

Programa interinstitucional de Pós-Graduação em
Ciências Fisiológicas – UFSCar/UNESP.

Efeito da temperatura sobre a ventilação, metabolismo e
preferência térmica em duas populações de lagarto da
espécie *Tropidurus torquatus*

Lays de Souza Porto

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Luciane Helena Gargaglioni Batalhão

Jaboticabal
2015

Programa interinstitucional de Pós-Graduação em Ciências Fisiológicas
UFSCar/UNESP.

**Efeito da temperatura sobre a ventilação, metabolismo e
preferência térmica em duas populações de lagarto da
espécie *Tropidurus torquatus***

Dissertação apresentada ao Programa Interinstitucional de Pós-Graduação em Ciência Fisiológicas- UFSCar/UNESP como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Fisiológicas.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Luciane Helena Gargaglioni Batalhão.

**Jaboticabal
2015**

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar
Processamento Técnico
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

P853e Porto, Lays de Souza
Efeito da temperatura sobre a ventilação,
metabolismo e preferência térmica em duas populações
de lagarto da espécie *Tropidurus torquatus* / Lays de
Souza Porto. -- São Carlos : UFSCar, 2015.
76 p.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal de
São Carlos, 2015.

1. Temperatura. 2. Metabolismo. 3. Ventilação. 4.
Lagarto. 5. Ambiente. I. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa Interinstitucional de Pós-Graduação em Ciências Fisiológicas

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Lays de Souza Porto, realizada em 09/09/2015:

Profa. Dra. Luciane Helena Gargaglioni Batalhao
UNESP

Prof. Dr. Denis Otávio Vieira de Andrade
UNESP

Prof. Dr. Cleo Alcântara Costa Leite
UFSCar

*Dedico aos meus avós,
que são a minha alegria!*

Agradecimentos

Agradeço imensamente à Professora Luciane, por ter me dado à oportunidade de trabalhar em seu laboratório, por ter me orientado por toda essa “grande jornada”, que foi o mestrado, desanuviando dúvidas e me guiando da melhor forma possível. Obrigada pelo pulso firme e por me acalmar inúmeras vezes. Obrigada pela abertura e autonomia, que me possibilitaram trabalhar com animais que tanto amo. Obrigada pela confiança, incentivo e principalmente pela paciência. Lú, você é para mim, um grande exemplo de profissionalismo e competência! Espero ser como você um dia!

Agradeço à Professora Kênia, pela co-orientação deste trabalho, por estar sempre presente no desenvolvimento do projeto, por apresentar sempre um olhar perspicaz, dando excelentes ideias e sugestões.

Ao Professor Wilfred, por nos ajudar desde o começo deste projeto, colocando a massa e colaborando com incontáveis ideias. Obrigada, de coração.

Ao Fábio, por ter sido um grande guia. Obrigada por dividir comigo conhecimentos práticos e teóricos.

Agradeço ao Mazza e ao Manacés, por me levarem para fazer as coletas e por serem tão legais durante nossas viagens. Agradeço à Elisa, à Renata e ao Jeferson, por irem comigo ao campo e me ajudarem a pescar meus lagartos. Sem vocês, meu trabalho teria sido impossível. Serei eternamente grata.

À banca examinadora, que tanto contribuiu para o resultado final deste trabalho. Muito obrigada!

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Fisiológicas da UFSCar/UNESP, aos professores, por todos os ensinamentos, e ao Alexandre, por toda ajuda e competência profissional na secretaria do programa.

À CAPES e a FAPESP (número do processo 2013/20421-0) pelas bolsas concedidas durante o mestrado.

Agradeço também à grande família “Fisiologia” (Mig’s, Cami’s, Débora, Carol, Lucas, Elisa, Jumela, Biskoito, Lango, Baiana, Lívia, Paula, Jô, Querol, Honey, Gabi, Bruno, Lara, Nikito, Carlos, Jaime, Laka, Kássia, Ixpulsa e Poázitcha) que me abraçou e acolheu desde que cheguei ao laboratório, por dividir comigo momentos inesquecíveis e me confortar nos momentos não tão fáceis. Cada um de vocês tem um lugarzinho especial no meu coração. Aos amigos Jô e Lango, que iniciaram junto

comigo essa empreitada, dividindo momentos de aprendizado, de diversão e desespero. Aos amigos Elisa e Lucas, por me ensinarem e ajudarem pacientemente. À pessoinha mais que especial, Nikito, por me acompanhar incontáveis vezes durante os experimentos e por cultivarmos uma linda amizade! Aos técnicos Euclides e Renata, por me socorrerem nas vezes que não pude alimentar os “meus filhos”. Obrigada, por toda ajuda!

Aos meus queridos amigos Pi, Braxos, Ju, Explica, Di e Pi-rua, que acompanharam de perto a minha trajetória, me dando todo o incentivo, apoio e carinho.

À Pi, em especial, não só por dividir comigo uma casa, mas por dividir comigo uma vida! Obrigada por aguentar as minhas loucuras e paranoias, por oferecer seu ombro e me proporcionar conforto naqueles dias em que queremos desistir de tudo. Obrigada por ser essa amiga incrível!

À minha família, que é o que eu tenho de mais valioso nessa vida. Quero agradecer aos meus pais, Luís Claudio e Edilene, por serem o meu porto seguro, por serem a razão que me faz querer ser melhor a cada dia, por me amarem de forma incondicional, por sempre me deixarem tomar minhas escolhas e decidir o meu caminho. Obrigada por confiarem em mim e não medirem esforços para me fazerem feliz. Obrigada pelas broncas e por terem me dito inúmeros não, pois hoje eu compreendo a importância de todos eles. Amo vocês!

Aos meus avós, Oswaldo, Ovídio, Maria e Luzia, que são a minha alegria, meus heróis! Obrigada por me amarem da forma mais pura e sincera. Vocês são meus exemplos de bondade e integridade! Amo vocês todos!

Aos meus irmãos, Luizinho e Bela, que são a minha metade mais linda! Obrigada por, apesar de nossas diferenças, me aceitarem e me compreenderem. Obrigada por nossos momentos de carinhos e de brigas, pois aprendi com todos eles. Peço desculpas também, por me ausentar tantas vezes, por tanto tempo. Entretanto, em pensamentos, nunca abandonei vocês! Obrigada, pois vocês traduzem o que é o amor de verdade.

Agradeço à Deus, por todas as oportunidades que colocou em meu caminho, por ter me proporcionado serenidade e força para cumprir meus deveres. Obrigada por essa fase maravilhosa que passei, pelas pessoas que conheci e pelas lições que aprendi.

Resumo

Muitos estudos têm demonstrado a influência do ambiente sobre a ecologia e a fisiologia dos organismos e que variações ambientais podem promover adaptações comportamentais e fisiológicas de um indivíduo, traçando assim sua história de vida. A temperatura ambiente, em particular, é um fator que tem ampla influência nos processos fisiológicos, podendo ocasionar mudanças nos padrões respiratórios e no metabolismo de algumas espécies. Em vista disso, o objetivo do presente estudo foi avaliar as respostas ventilatórias, metabólicas e de preferência térmica, de duas populações da espécie de lagarto *Tropidurus torquatus*, provenientes de regiões distintas do Brasil, sendo uma coletada no bioma Pampa e outra em áreas de restinga no bioma Mata Atlântica. Para avaliar as respostas ventilatórias e metabólicas de ambas populações, os indivíduos foram aclimatados em diferentes temperaturas (20°, 25° e 30°C) e expostos também a três temperaturas experimentais (20°, 25° e 30°C). A preferência térmica também foi obtida após um período de aclimação dos animais às temperaturas acima citadas. Nossos dados acerca da preferência térmica não mostraram diferenças significativas entre as populações estudadas e nem entre os grupos de aclimação, o que nos leva a sugerir que a temperatura corporal preferida desses animais é um traço filogeneticamente conservado. Quanto aos dados de ventilação e metabolismo, nossos estudos mostraram que tanto a população proveniente do Sul do Brasil, quanto a população do Nordeste, apresentaram uma mesma taxa metabólica, porém, a população dos Pampas exibiu uma maior ventilação, o que reflete em uma hiperventilação desses lagartos. Desta forma, sugerimos que os lagartos coletados no Sul e no Nordeste possam apresentar diferentes estratégias de para manter as mesmas taxas metabólicas. Por fim, constatamos que as temperaturas de aclimação não afetaram as variáveis estudadas, com exceção do volume corrente, o qual foi significativamente menor nos animais aclimatados à 20°C, e que o consumo de oxigênio é significativamente menor à temperatura experimental de 20°C. **Palavras-chave:** Temperatura, metabolismo, ventilação, lagarto, ambiente.

Abstract

Several studies have demonstrated the environment's influence on the ecology and physiology of organisms and that environmental variations can promote behavioral and physiological adaptations of an individual, thus tracing its life's story. Ambient temperature, in particular, is a factor that has large influence on the physiological processes, which can cause changes in breathing patterns and metabolism in some species. Hence, the objective of this study was to evaluate the ventilatory, metabolic and thermal preference responses of two populations of lizards of the *Tropidurus torquatus* specie, coming from different regions of Brazil: one collected in the Pampa biome and the other one collected in areas of sandbanks in the Mata Atlântica biome. To assess the ventilatory and metabolic responses of both populations, individuals were acclimated at different temperatures (20, 25 and 30°C) and exposed to three experimental temperatures (20, 25 and 30°C). The thermal preference was also obtained after a period of acclimatization of the animals to the above temperatures. Our data on the thermal preference showed no significant difference among the studied populations, which leads us to suggest that the preferred body temperature of these animals is a phylogenetically conserved trait. Regarding ventilation and metabolism data, our studies showed that both the population from the south of Brazil, as the population of the Northeast, showed the same metabolic rate, however, the population of the Pampas showed a greater ventilation, reflecting a hyperventilation of these lizards. Thus, we suggested that the lizards collected in South and Northeast may have different strategies to maintain the same metabolic rates. Finally, we found that the acclimation temperature did not affect the studied variables, except for tidal volume, which was significantly lower in animals acclimated to 20°C, and that oxygen consumption that was significantly less to the experimental temperature of 20°C. **Keywords:** temperature, metabolism, ventilation, lizard, environment.

Sumário

1. Lista de Figuras e tabelas	9
2. Introdução	11
3. Objetivos	24
4. Materiais e Métodos	25
4.1. Animais, coletas e manutenção	25
4.2. Gradiente Térmico e Preferência Térmica	29
4.3. Medidas da ventilação (V_E) e do Metabolismo (VO_2)	30
4.4. Protocolos experimentais	32
4.4.1. <i>Determinação da preferência térmica de <i>Tropidurus torquatus</i> provenientes dos Pampas e da restinga</i>	32
4.4.2. <i>Determinação da ventilação e metabolismo de <i>Tropidurus torquatus</i>, provenientes do bioma Pampa, em condições normóxicas normocárbicas, frente à diferentes temperaturas</i>	33
4.4.3. <i>Determinação da ventilação e metabolismo de <i>Tropidurus torquatus</i>, provenientes do bioma Mata Atlântica, em condições normóxicas normocárbicas frente à diferentes temperaturas</i>	34
4.5. Análise dos dados.....	34
4.5.1. <i>Temperatura corporal preferida e dados ecológicos</i>	34
4.5.2. <i>Ventilação e Metabolismo</i>	35
5. Resultados	38
5.1. Habitat, ecologia térmica e temperatura selecionada no laboratório.....	38
5.2. Respostas Ventilatórias e Metabolismo	45
6. Discussão.....	53
6.1. Habitat, ecologia térmica e temperatura selecionada no laboratório.....	53
6.2. Respostas Ventilatórias e Metabolismo	58
7. Conclusão	67
8. Referências Bibliográficas.....	68

1. Lista de Figuras e tabelas

Figura 1: Domínios morfoclimáticos brasileiros e locais de coleta das populações de *Tropidurus torquatus*. A estrela vermelha representa o município de Alegrete -RS, e o círculo vermelho representa o município de Prado-BA. Fonte: adaptado Ab'Saber, A. N.; Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil, Revista orientação, Instituto de Geografia da Universidade de São Paulo (IGEOG/USP), n, 3, p. 45-48, 1967.

Figura 2: Médias das temperaturas mínimas ($T_{\text{mín}}$) e máximas ($T_{\text{máx}}$) nas cidades de Alegrete (RS) e Prado (BA) nos últimos 30 anos. (Dados obtidos em <http://www.climatempo.com.br/climatologia/>).

Figura 3: Foto de um exemplar de *Tropidurus torquatus*.

Figura 4. Afloramento rochoso no bioma Campo, Alegrete-RS.

Figura 5: Área de restinga no município de Prado, BA.

Figura 6: Desenho esquemático dos gradientes térmicos.

Figura 7: Máscara com pneumotacógrafo.

Figura 8: Pneumotacógrafo.

Figura 9: Desenho esquemático do aparato experimental utilizado para obtenção das medidas respiratórias e de consumo de O_2 .

Figura 10: Correlação entre as temperaturas corporais de atividade dos animais e as temperaturas corporais do substrato, para os animais coletados em Prado-BA (círculos fechados) e Alegrete-RS (os círculos abertos). Correlação de Pearson, $p=0,0001$, $r=0,7601$ para animais coletados em Alegrete-RS e $p<0,0001$, $r=0,8510$, para os animais coletados em Prado-BA).

Figura 11: Temperatura corporal preferida dos lagartos coletados em Prado e em Alegrete, no gradiente térmico, nos diferentes grupos de aclimação (20, 25 e 30°C) durante o período de atividade (das 09:00 às 17:00 h). Não há diferenças significativas entre os diferentes grupos de aclimação, em ambas populações (two-way ANOVA; $p=0,3667$ para Alegrete, $p=0,4430$ para Prado) e também não há diferenças ao longo das horas do dia (two-way ANOVA; $p=0,9929$ para Alegrete; $p=0,6139$ para Prado).

Figura 12: Temperatura corporal preferida dos lagartos coletados em Prado e em Alegrete, no gradiente térmico, durante o período de atividade (das 09:00 às 17:00 h). Não há diferenças significativas entre as populações, em nenhum momento do dia (two-way ANOVA; efeito da população $p=0,3499$, efeito das horas do dia $p=0,9909$).

Figura 13: Diagrama de dispersão, mostrando a ausência de correlação entre a massa corporal e as temperaturas preferidas no gradiente térmico, para as duas populações de *Tropidurus torquatus* coletadas em Alegrete-RS ($n=16$) e Prado-BA ($n=15$).

Figura 14: Diagrama de dispersão, mostrando a ausência de correlação entre a massa corporal e as temperaturas preferidas no gradiente térmico, para ambos os sexos de *Tropidurus torquatus* (machos, n=20; fêmeas, n=11).

Figura 15: Frequência de distribuição (em %) das temperaturas corporais preferidas selecionadas no gradiente térmico, no laboratório, das populações de Alegrete-RS e Prado-BA.

Figura 16: Frequência respiratória (fR) nas populações de Prado-BA (círculos, com linha tracejada vermelha; n=17) e Alegrete-RS (quadrados com linhas pretas, n=17), às temperaturas experimentais de 20, 25 e 30°C.

Figura 17: V_T nos diferentes grupos de aclimação: Frio (n=11), Moderado (n=11) e quente (n=12), sendo que o V_T dos animais aclimatados ao frio foi significativamente diferente do V_T dos animais aclimatados à temperatura moderada ($p=0,00633$).

Figura 18: V_T das populações de Alegrete-RS (n=17) e Prado-BA (n=17). Onde o V_T de Prado é significativamente menor que o de Alegrete ($p<0,0001$).

Figura 19: Ventilação das populações de Alegrete-RS (n=17) e Prado-BA (n=17), onde a Alegrete apresentou maior V_E ($p=0,0163$).

Figura 20: Ventilação nas populações de Alegrete-RS (quadrados e linhas pretas, n=17) e Prado-BA (círculos com linhas vermelhas tracejadas, n=17), para todas as temperaturas experimentais (20, 25 e 30°C). À 30°C a V_E sofre uma queda significativa ($p=0,0145$).

Figura 21: VO_2 dos animais coletados em Alegrete-RS e Prado-BA, às temperaturas experimentais de 20 (n=34), 25 (n=34) e 30°C (n=34). À 20°C o VO_2 é significativamente menor que nas demais temperaturas ($p=0,003873$).

Figura 22: V_E/VO_2 das populações de Alegrete-RS (n=17) e Prado-BA (n=17). A população de Prado apresentou menor V_E/VO_2 ($p=0,0069$).

Figura 23: V_E/VO_2 nas temperaturas experimentais de 20 (n=34), 25 (n=34) e 30°C (n=34), para as populações de Alegrete-RS e Prado-BA. À 30°C o V_E/VO_2 foi significativamente menor ($t=-3,732$, $p=0,000338$).

Tabela 1. Local de coleta, exposição ao sol, número de animais (n), temperatura corporal de atividade (T_c), temperatura do substrato (T_s) e temperatura do ar (T_{ar}). Todos os valores são expressos como média e seu erro padrão.

Tabela 2: Massa corporal dos lagartos (expressa em média mais erro padrão) coletados em ambas localidades, por sexo e por população. Entre parênteses está o número de amostras.

Tabela 3: Efeito da massa sobre as variáveis respostas com os respectivos valores de t e P.

2. Introdução

Estima-se que os vertebrados compreendam cerca de 56.000 espécies viventes, distribuídas em nove Classes, que ocupam praticamente todos os habitats do planeta, desde as profundezas dos oceanos até as maiores altitudes (Pough *et al.*, 2008). Entretanto, para que os animais se estabeleçam em habitats distintos, é necessário que estes apresentem diversas adaptações morfológicas e fisiológicas, que os possibilitem viver com o que lhes é oferecido pelo meio. Para Ricklefs (2003), um habitat é definido como um lugar ou estrutura física no qual um organismo vive, sendo tais espaços diferenciados pelas características físicas que apresentam, incluindo frequentemente a forma predominante de vida vegetal, ou às vezes até mesmo a de vida animal.

Ricklefs (2003) sugere que a definição de habitat pode ser ainda mais complexa, à medida que mais informações acerca do local são obtidas, já que um determinado território possui temperatura, luminosidade e umidade peculiares, relativos à sua localização no globo, o que confere à área um clima peculiar, caracterizando um habitat. O Brasil, por possuir um extenso território, apresenta regiões com climas bastante distintos entre si, consistindo, segundo Aziz Ab'Saber (2003), em um cenário completo das principais paisagens e ecologias do Mundo Tropical, apresentando diversos domínios morfoclimáticos e fitogeográficos, cada qual apresentando coerentes feições de relevo, tipos de solos, formas de vegetação e condições climático-hidrológicas.

De acordo com Ricklefs (2003), a idéia de habitat é importante, porque ela permite destacar a variedade de condições às quais os organismos estão expostos, e ainda que habitats diferentes apresentam propriedades bióticas e abióticas

também diferentes, sendo que cada um oferece para as formas de vida que os habitam, diferentes condições para sua existência.

Muitos trabalhos têm demonstrado a influência do ambiente sobre a ecologia e a fisiologia de um organismo e que variações ambientais podem nortear as repostas comportamentais e fisiológicas de um indivíduo (Mesquita *et al.*, 2007; Adolph e Porter, 1992; Navas, 1996). Neste contexto, Shine (1999) explica que nem sempre as condições impostas pelo meio são as mais favoráveis para o indivíduo, e quando este se depara com fontes estressoras, ele pode responder evolutivamente as tais de duas maneiras: ou desenvolvendo formas de as evitarem ou adaptando-se a elas. De acordo com Seebacher e Franklin (2012), alterações ambientais podem resultar em mudanças globais e destruição de habitat, as quais podem levar à alterações em variáveis como pH, temperatura, concentração de CO₂ no ambiente, etc. As respostas fisiológicas dos organismos à estas mudanças irão determinar o metabolismo, a taxa de crescimento, comportamento, a reprodução do indivíduo e por fim sua sobrevivência. Essas repostas são elementos chave que determinam as relações ecológicas e a persistência das espécies em um determinado habitat e, portanto, a biodiversidade.

Adolph e Porter (1992) relatam que respostas comportamentais e fisiológicas de lagartos podem sofrer influência dos fatores ambientais, traçando assim sua história de vida, sendo a temperatura, em particular, um fator que influencia amplamente os processos fisiológicos, podendo até mesmo restringir a atividade no grupo em questão.

Sinervo *et al.* (2010) relatam que em lagartos heliotérmicos (que utilizam a radiação solar para atingirem temperaturas corporais fisiologicamente ativas) a atividade em temperaturas muito elevadas pode resultar em temperaturas corporais superiores à

temperatura crítica máxima ($T_c \text{ max}$), levando os indivíduos à morte. Em ambientes com temperaturas elevadas, esses animais refugiam-se em suas tocas, mas esta estratégia ocasiona horas de restrição ao sol, encurtando o tempo de atividade dos lagartos, limitando o forrageamento e restringindo funções metabólicas custosas, como crescimento e reprodução, levando a um declínio das taxas de crescimento populacional e aumentando o risco de extinção. Os autores preveem a extinção de 39% de todas as populações de lagartos globais até 2080, em um cenário no qual a temperatura global segue aumentando.

Em um de seus estudos, Shine (1999) demonstrou que algumas espécies de lagartos, diante condições nas quais a temperatura do solo não é adequada para o desenvolvimento de seus embriões (como temperaturas muito baixas), os indivíduos podem evitar a postura de seus ovos, retendo-os na região abdominal, ou podem, como alternativa, ter as taxas de desenvolvimento dos embriões modificadas, adequando-se às condições impostas pelo ambiente.

É bem estabelecido que a eficácia do metabolismo e de outras funções fisiológicas depende do meio celular (temperatura, pH, equilíbrio ácido-base, etc), que é influenciado pelo ambiente externo. As alterações na temperatura corporal afetam a taxa das reações bioquímicas da maioria dos organismos, que funcionam melhor dentro de uma faixa relativamente estreita de temperatura corporal (Seebacher e Franklin, 2012). Sendo assim, variações na temperatura afetam consequentemente as taxas de desempenho da maioria das funções comportamentais e fisiológicas dos organismos (Huey e Stevenson, 1979).

Trabalhos realizados em laboratório demonstraram que mudanças na temperatura ambiente influenciam as respostas ventilatórias e o metabolismo de sauropsidas ectotérmicos (ver Nielsen, 1961; Andrade e Abe, 1999; Kraus e

Jackson, 1980, Klein *et al.*, 2002). Sabe-se que a função primordial do sistema respiratório é a manutenção do pH e das pressões parciais de oxigênio (PaO_2) e de dióxido de carbono (PaCO_2) no sangue arterial, adequando-os de acordo com a demanda tecidual. Em muitos vertebrados ectotérmicos, o aumento da temperatura corporal desencadeia uma diminuição do pH arterial e um aumento da PaCO_2 , devido a diminuição da relação V_E/VO_2 (equivalente respiratório), ao passo que diversos estudos sobre sauropsidas ectotérmicos relatam que a concentração de HCO_3^- no plasma não é influenciada por alterações na temperatura (Glass and Wood, 1983). Para Reeves (1985) tais ajustes ventilatórios implicam na manutenção do equilíbrio ácido-base do sangue, a fim de manter o controle da alcalinidade relativa constante. Adicionalmente, é sabido que a temperatura afeta diretamente a sensibilidade dos quimiorreceptores respiratórios (Branco *et al.*, 1993; Branco e Wood, 1993). Nesse contexto, estudo recente de Santin *et al.* (2013) demonstrou que o aumento da temperatura aumenta a sensibilidade dos neurônios quimiossensíveis ao CO_2/pH do *locus coeruleus* em rãs touro e o resfriamento abole completamente a quimiossensibilidade. Estas respostas persistem na presença de bloqueio de sinapses químicas e elétricas, o que sugere que a redução na quimiossensibilidade é uma propriedade intrínseca dos neurônios.

Experimentos realizados por Nielsen (1961), com as espécies de lagarto *Lacerta viridis* e *Lacerta sicula*, evidenciaram que os animais apresentaram um aumento da frequência respiratória, quando foram submetidos a temperaturas cada vez maiores. O mesmo trabalho mostrou que o aumento da frequência provocou um aumento da ventilação em ambas espécies e que a taxa metabólica dos lagartos também aumentou, sendo consequência do aumento da temperatura.

Estudo posterior ao de Nielsen, realizado por Lutz *et al.* (1989), tendo como espécie modelo a tartaruga *Caretta caretta*, veio confirmar as observações de Nielsen de que a temperatura pode ter um profundo efeito sobre a fisiologia respiratória de sauropsidas ectotérmicos. Lutz *et al.* (1989) demonstraram que o consumo de oxigênio pelos animais estudados aumentou com o aumento da temperatura, tanto em tartarugas em repouso quanto em tartarugas ativas. Contudo, Kraus e Jackson (1980) em seus experimentos realizados também com tartarugas verdes, observaram que os animais não apresentam alterações na frequência respiratória quando a temperatura encontrava-se entre 15 e 25°C, mas relataram um aumento da frequência quando a temperatura era elevada à 35°C.

Klein *et al.* (2002) também realizaram experimentos nos quais sauropsidas ectotérmicos foram expostos à temperaturas diferentes e foram avaliadas suas respostas ventilatórias. A espécie estudada foi do lagarto *Uromastyx aegyptius microlepis*, que foi submetida à temperaturas de 25 e 35°C. Os animais apresentaram maior frequência respiratória e conseqüente maior ventilação à temperatura de 35°C. Desta forma, estes dados mostram que sauropsidas ectotérmicos exibem alterações em suas variáveis ventilatórias quando expostos à temperaturas mais elevadas.

Para Angilletta *et al.* (2002), a temperatura corporal é talvez a mais importante variável ecofisiológica que afeta o desempenho de organismos ectotérmicos. Temos, portanto, que estudos acerca da variação térmica e seus efeitos sobre os seres vivos são de fundamental importância para prever os impactos das mudanças ambientais sobre a biodiversidade. Torna-se válido ressaltar que é extremamente interessante o estudo da influência das mudanças térmicas sobre as espécies de sauropsidas ectotérmicos, em especial os Squamata, que segundo Jetz e Fine

(2012) possui grande parte de sua diversidade habitando as regiões tropicais e subtropicais do globo e que, de acordo com Clusella-Trullas e Chown (2013), são regiões que atualmente estão sujeitas à significativas mudanças ambientais, seja pela ação antrópica ou pelo efeito impactante das mudanças climáticas, podendo ambos efeitos exercerem influências negativas sobre a biodiversidade.

O IPCC (International Panel on Climate Change) estimou em seu Terceiro Relatório de Avaliação em 2001, que nos próximos 100 anos, a temperatura média do planeta sofrerá um aumento de 1,6°C a 5,8°C, o que reflete em taxas de aquecimento de 0,1°C a 0,4°C por década, sendo um aquecimento mais rápido do que aquele observado durante o século XX, no qual a temperatura média da atmosfera aumentou em $0,6^{\circ} \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. Tais alterações podem desencadear um profundo efeito sobre a biodiversidade. Segundo Sinervo *et al.* (2010), mudanças climáticas globais afetam organismos em todos os biomas e ecossistemas, levando os indivíduos à duas respostas compensatórias naturais possíveis, podendo as espécies se deslocar para ambientes térmicos mais favoráveis, ou podendo estas se adaptarem a novos ambientes por plasticidade comportamental, plasticidade fisiológica, ou por adaptação. Se as espécies não se ajustam ou não se adaptam frente às mudanças, elas podem culminar em colapso demográfico ou em extinção.

A página da *Union for Conservation of Nature and Natural Resources* (IUCN) aponta que cerca de 10% das espécies de Squamatas está listada de vermelho, o que significa que correm risco altíssimo de serem extintas (www.iucnredlist.org). Clusella-Trullas e Chown (2013) alertaram a importância de estudos de fisiologia (em particular, fisiologia térmica) na conservação de sauropsidas ectotérmicos. Entretanto, o número de estudos sobre esse aspecto ainda é pequeno e tem aumentado de forma lenta nos últimos 70 anos.

Dentre os animais, os lagartos podem ser considerados organismos modelo para diversos estudos, principalmente em estudos ecológicos, pois são animais fáceis de observar, capturar e manusear. Acredita-se que um grupo que pode sofrer as mais diversas pressões ambientais é o dos lagartos do gênero *Tropidurus*, por apresentarem uma ampla distribuição territorial (Rodrigues, 1987). Tal fato foi constatado no trabalho de Mesquita *et al.* (2007), que estudaram comunidades desses lagartos e descobriram que o gênero possui respostas ecológicas afetadas por pressões ambientais.

A espécie de lagarto *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) é integrante da família Tropiduridae, a qual é amplamente distribuída por toda a América do Sul e Ilhas Galápagos (Frost *et al.*, 2001). Tal espécie representa a maior distribuição do gênero *Tropidurus*, segundo Rodrigues (1987). Em seu estudo, Rodrigues relata que no Brasil a espécie habita restingas, áreas abertas no interior do país e também áreas costeiras, além de algumas ilhas litorâneas. Tem-se que a espécie é amplamente encontrada no território brasileiro (Figura 1), desde o Maranhão (Rodrigues, 1987) até o Rio Grande do Sul (Arruda *et al.* 2008). Desta forma, populações de uma mesma espécie estão submetidas á condições climáticas e geográficas bastante diferentes, o que nos leva a sugerir que cada grupo, específico de uma localidade, pode também apresentar respostas fisiológicas muito específicas ao clima predominante em cada uma das regiões do país.



Figura 1: Domínios morfoclimáticos brasileiros e locais de coleta das populações de *Tropidurus torquatus*. A estrela vermelha representa o município de Alegrete -RS, e o círculo vermelho representa o município de Prado-BA. Fonte: adaptado Ab'Saber, A. N.; Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil, Revista orientação, Instituto de Geografia da Universidade de São Paulo (IGEOG/USP), n, 3, p. 45-48, 1967.

De acordo com Rodrigues (1987), *T. torquatus* é classificado como uma espécie essencialmente saxícola, ou seja, que vive sobre ambientes rochosos. Alguns indivíduos também são encontrados sobre galhos, portanto também podem ser considerados arborícolas. Geralmente são as populações do interior do continente que recebem essas definições, pois as populações litorâneas, que habitam dunas e restingas, são denominadas psamófilas (que vivem sobre a areia). No entanto, o grupo apresenta uma ecologia predominantemente saxícola e esta condição é, segundo Rodrigues, muito provavelmente a mais primitiva.

O fato de a espécie exibir populações submetidas a condições climáticas e geográficas bastante diferentes, leva-nos a hipotetizar que cada grupo específico de uma localidade pode apresentar metabolismo, preferência térmica e respostas ventilatórias, frente a desafios térmicos, distintas. Neste contexto, Kiefer *et al.* (2008)

já mostraram que alguns aspectos ecológicos de *T. torquatus* variam de acordo com a variação geográfica e mudança ambiental, ao longo das áreas de restinga no litoral brasileiro, entre eles o tamanho do corpo das fêmeas e o volume dos ovos.

Quando populações de *Tropidurus torquatus* de diferentes localidades são comparadas, encontram-se normalmente algumas diferenças fisiológicas e ecológicas entre elas, como, por exemplo, o período reprodutivo. As populações de *T. Torquatus* que habitam a região Centro-Oeste apresentam período reprodutivo que se estende de agosto a fevereiro (Wiederhecker *et al.*, 2002), já as populações que residem em cidades da região Sul do Brasil exibem um período reprodutivo de setembro a janeiro (Arruda *et al.* 2008).

Assim sendo, comparar alguns aspectos fisiológicos da espécie *Tropidurus torquatus*, como metabolismo, ventilação e preferência térmica, em populações distintas, sujeitas à ecossistemas e climas bastante diferentes, deve gerar dados importantes, auxiliando na interpretação dos processos adaptativos da espécie e também gerar dados que identifiquem populações que são mais vulneráveis às alterações ambientais.

Estudos acerca do metabolismo são importantes, pois o gasto energético é de grande relevância para todas as atividades do organismo, sendo que o metabolismo exerce, por exemplo, implicações diretas em atividades relacionadas com a função locomotora, como comportamento reprodutivo, competição e forrageamento (Hill *et al.*, 2012). Segundo Huey e Stevenson (1979), como metabolismo representa um importante e constante dreno de energia, os custos metabólicos podem influenciar o resultado das interações entre fisiologia e ecologia.

Estudos relacionados às variáveis ventilatórias podem gerar dados fisiológicos interessantes, pois para a maioria dos vertebrados de ventilação aérea, a

convecção dos gases por meio da ventilação pulmonar (V_E) entre o ambiente e a os pulmões são os meios necessários para atender as necessidades do organismo por oxigênio (Mortola e Maskrey, 2011). Além do mais, frente à alterações na temperatura ambiente, as variáveis ventilatórias podem se alterar, já que a ventilação contribui para as perdas evaporativas de calor de vias aéreas superiores e inferiores, sendo que alterações na frequência respiratória podem, portanto, refletir um estresse térmico (Heatwole *et al*, 1973).

Apesar da temperatura preferida de atividade do animal nem sempre se traduzir em outros aspectos da biologia termal da espécie, investigar as temperaturas de preferência no laboratório pode nos dar um vislumbre da história de vida da espécie, pois há evidências de que comportamentos de termorregulação e fisiologia térmica devem ser estreitamente relacionados, já que temperaturas corporais selecionadas comportamentalmente por ectotérmicos influenciam o fitness, devido aos efeitos diretos da temperatura corporal no desempenho fisiológico (Huey e Stevenson, 1979; Huey, 1982; Huey e Bennett, 1987). Segundo Hertz *et al.* (1993), as medições da temperatura corporal de preferência são úteis porque elas indicam a temperatura que o organismo tenta atingir na natureza, durante a termorregulação. Além do mais, segundo Angilletta e Werner (1998), apenas a temperatura corporal de atividade dos animais no campo não é o bastante para indicar as temperaturas preferidas pelos animais, já que muitas vezes o ambiente no qual os animais se encontram pode limitar a termorregulação dos mesmos. Sendo assim, a temperatura corporal preferida é a temperatura corporal mantida por um organismo, livre de todas as restrições ecológicas, e medida em um gradiente térmico no laboratório, que fornece uma ampla gama de temperaturas, sendo todas igualmente acessíveis (Angilletta e Werner, 1998).

Percorrendo o Brasil latitudinalmente, encontra-se a espécie *Tropidurus torquatus* habitando áreas muito distintas, como os campos Sulinos e as restingas da Mata Atlântica (Arruda *et al*, 2007; Siqueira *et al*, 2013). O bioma Pampa, ou campos Sulinos, estende-se pelo Estado do Rio Grande do Sul, no sul do Brasil, apresentando um clima temperado, e de acordo com Marchiori (2004) é caracterizado por uma vegetação na qual predomina-se gramíneas, apresentando manchas dispersas de vegetação arbórea ou arbustiva. Segundo Moreno (1961), o Rio Grande do Sul se enquadra na zona fundamental temperada ou "C" e no tipo fundamental "Cf" ou temperado úmido de acordo o sistema de Köppen, sendo que o município de Alegrete, onde aconteceram as coletas, se localiza na variedade específica "Cfa", que se caracteriza por apresentar chuvas durante todos os meses do ano e por possuir a temperatura do mês mais quente superior a 22°C, e a do mês mais frio superior a 3°C.

As restingas, por sua vez, constituem uma formação integrante do bioma Mata Atlântica, sendo ecossistemas costeiros, oriundos de depósitos arenosos, que ocupando grandes extensões do litoral brasileiro, sobre dunas e planícies costeiras, tendo como vegetação principal gramíneas e espécies rasteiras (Lacerda *et al*. 1984). As restingas são caracterizadas por um clima tropical, com verões quentes e chuvosos e invernos secos (Pereira e Araújo, 2000). Segundo Mello (1973), o litoral da Bahia possui um clima tropical úmido ou superúmido, "Af", de acordo com a classificação do sistema de Köppen, desde o extremo sul da Bahia até arredores de Salvador, sendo a temperatura média dos meses mais quentes (janeiro e fevereiro) de 24 a 25°C, com a temperatura máxima podendo chegar a 40°C (Nimer, 1979).

Através do BDMEP (Banco de dados Meteorológicos para o Ensino e Pesquisa), disponível na página na internet do INMet (Instituto Nacional de

Meteorologia), foi possível obter os dados meteorológicos das estações meteorológicas mais próximas aos pontos de coleta. Os dados coletados mostram que a temperaturas médias, máxima e mínima, em janeiro de 2013 no Sul, na região de Santa Maria (há 190 km de Alegrete), foram respectivamente 32,6 °C e mínima de 20,6 °C, sendo a umidade relativa média 78,36%. Já no Nordeste, em janeiro de 2015, as temperaturas médias foram de 31,2°C para a máxima e 23°C para a mínima, e a umidade relativa de 87,10%, na região de Caravelas (cerca de 50 km de Prado). A figura 2 mostra a média das temperaturas médias, mínimas e máximas, mensais das cidades de Prado e Alegrete dos últimos 30 anos (dados obtidos em <http://www.climatempo.com.br/climatologia/1376/alegrete-rs> e <http://www.climatempo.com.br/climatologia/3033/prado-ba>).

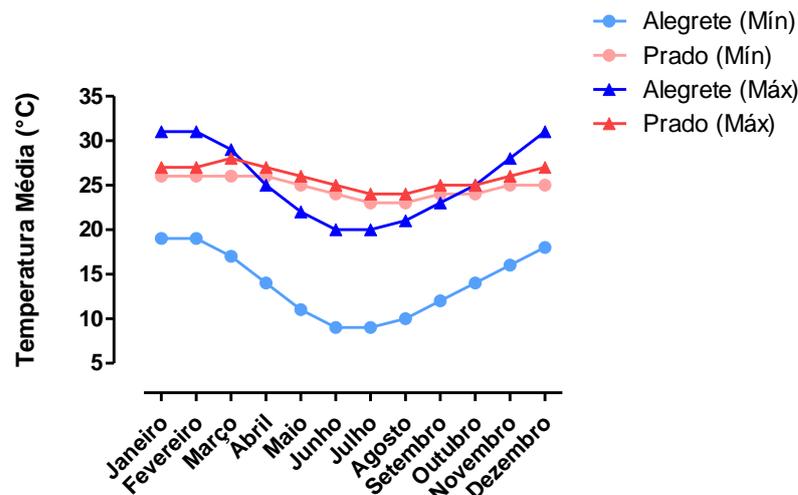


Figura 2. Médias das temperaturas mínimas (T_{\min}) e máximas (T_{\max}) nas cidades de Alegrete (RS) e Prado (BA) nos últimos 30 anos. (Dados obtidos em <http://www.climatempo.com.br/climatologia/>).

Temos, portanto, que os locais marcados pelos biomas Pampa e restinga constituem regiões muito distintas em seus aspectos morfoclimáticos. Diante tais fatos, hipotetizamos que as populações de *T. torquatus*, provenientes desses dois

ecossistemas tão distintos, possam apresentar respostas fisiológicas também muito distintas, influenciadas por tais aspectos.

Tropidurus torquatus é uma espécie que vem sendo muito estudada em seus aspectos ecológicos, mas pouco se conhece sobre sua fisiologia e como esta se relaciona com a distribuição da espécie. Experimentos realizados em nosso laboratório (Porto *et al.*, em preparação), com este organismo, mostraram que a espécie em questão, assim como demais espécies de ectotérmicos, apresenta uma respiração do tipo intermitente que, segundo Jones (1982), é caracterizada por eventos respiratórios, individuais ou agrupados, separados por períodos não-ventilatórios de comprimento variável, chamados apneias. É bem conhecido que este padrão respiratório é vantajoso para os vertebrados ectotérmicos, uma vez que reduz o custo energético da respiração destes animais, em comparação com mamíferos e aves (Kinkead, 1997). Em *T. torquatus* o ciclo respiratório, assim como relatado em outros ectotérmicos (Glass and Wood, 1983), começa com uma expiração sendo seguido de uma inspiração.

Sendo uma espécie de ampla ocorrência, *T.torquatus* é um modelo muito interessante para o entendimento de padrões fisiológicos e de relações ambientais. Desta forma, o objetivo do presente estudo foi avaliar se populações distintas da espécie em questão, coletadas na região Sul e Nordeste do Brasil, apresentam diferenças nas respostas ventilatórias, metabólicas e de preferência térmica.

3. Objetivos

A proposta do presente estudo foi testar a hipótese de que populações da espécie de lagarto *Tropidurus torquatus*, provenientes das áreas de restinga (bioma Mata Atlântica, no Estado da Bahia) e Campos Sulinos (no bioma Pampa, no Rio Grande do Sul), frente à diferentes temperaturas, apresentam repostas ventilatórias, metabólicas e de preferência térmica diferentes. Para tal, em nosso estudo foram realizados os seguintes experimentos:

1- Avaliação da preferência térmica das populações de *T. torquatus* provenientes dos biomas Pampas e Mata Atlântica-restinga, aclimatados à diferentes temperaturas (20°, 25° e 30°C);

2- Avaliação das repostas ventilatórias e metabólicas de populações de *T. torquatus* provenientes dos biomas Pampas e Mata Atlântica-restinga, aclimatados à diferentes temperaturas (20°, 25° e 30°C) e expostos à diferentes temperaturas experimentais (20°, 25° e 30°C).

4. Materiais e Métodos

4.1. Animais, coletas e manutenção

Foram utilizados lagartos da espécie *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) (figura 3), coletados em regiões com climas distintos no Brasil. As localidades avaliadas no estudo foram os campos, no bioma Pampa (figura 4), no Estado do Rio Grande do Sul, e as restingas (figura 5) do bioma Mata Atlântica, no Estado da Bahia, por constituírem biomas distintos em suas propriedades morfoclimáticas. As coletas se deram em janeiro de 2014 em um afloramento rochoso no município de Alegrete, RS (29°47'33"S 55°27'34"W) e em janeiro de 2015 em uma área de restinga no município de Prado, BA (17°20'09"S 39°13'11"W).



Figura 3: Foto de um exemplar de *Tropidurus torquatus*.



Figura 4. Afloramento rochoso no bioma Campo, Alegrete-RS.



Figura 5. Área de restinga no município de Prado, BA.

Os animais foram coletados com laço, durante o verão e trazidos para a cidade de Jaboticabal-SP, na qual foram aclimatados e submetidos aos experimentos. No campo, medidas de temperatura corporal de atividade (T_C) foram coletadas no momento da captura, com um termômetro de mercúrio de leitura rápida (T-6000 cloacal thermometers model, Miller and Weber), inserido na cloaca dos lagartos. Dados acerca da temperatura do ar do microhabitat (T_{ar}), bem como a

temperatura do substrato (T_s), também foram coletadas (com o mesmo termômetro de mercúrio de leitura rápida), como descrito por Keifer *et al*, (2005). O tipo de substrato e exposição do animal ao sol, também foram anotados.

Os lagartos foram mantidos no biotério de vertebrados não mamíferos do Laboratório de Fisiologia da FCAV/UNESP, em caixas de plástico reforçado equipadas com luz de UV, sob um ciclo claro/escuro de 12h/12 horas. Os animais provenientes de cada região foram divididos em 3 grupos e cada grupo foi aclimatado à temperaturas distintas, sendo elas 20, 25 e 30°C, mantidas por meio de ajuste da temperatura da sala e por meio de luzes de infra-vermelho. As caixas foram forradas com maravalha e galhos e esconderijos foram incluídos aos recintos para que o ambiente fosse enriquecido e se tornasse o mais parecido possível com o ambiente natural. Cada caixa (com as dimensões 41 cm de altura, 56 cm de largura e 78 cm de comprimento), abrigou até 7 indivíduos. Os lagartos foram aclimatados por ao menos 3 semanas nessas condições antes do início dos experimentos. A alimentação dos animais foi realizada 3 vezes por semana, com iscas vivas. Os animais foram mantidos em jejum um dia antes de serem submetidos ao procedimento experimental.

Todos os experimentos foram realizados de acordo com os princípios éticos na experimentação animal adotado pelo Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA) e foi aprovado pela Comissão de Ética no uso de animais (CEUA) da Faculdade de Ciências Agrárias Veterinárias de Jaboticabal (Protocolo nº 018937/13). Os animais foram capturados, transportados e mantidos no laboratório sob a Licença do ICMBio 40514-3.

4.2. Gradiente Térmico e Preferência Térmica

A temperatura corporal preferida foi determinada em uma câmara de gradiente térmico (1,5 m x 0,15 m x 0,2 m). O assoalho da câmara, feito de alumínio, teve uma das extremidades resfriada a 15°C e a outra aquecida a 40°C por meio de serpentinas de tubos de cobre presas à parte inferior do assoalho e conectadas a dois banhos de circulação externa (VWR Scientific, 1160A, Niles, IL). Para garantir a eficiência dos gradientes, data loggers (SubCue, Calgary, CA) foram distribuídos ao longo dos mesmos em intervalos de 10 cm, e as temperaturas foram coletadas em intervalos de 30 minutos por um período de 24 horas. As temperaturas obtidas para cada ponto produziram boas regressões lineares em ambos gradientes ($r^2 = 0,92$ para o gradiente 1 e $r^2 = 0,93$ para o gradiente 2), validando-os desta forma. Placas de Petri contendo água foram dispostas ao longo do gradiente para que o animal tivesse livre acesso à água em todas as temperaturas (figura 6).

Durante todo o experimento, a câmara foi ventilada com ar atmosférico. Os indivíduos foram colocados, um de cada vez, dentro do gradiente térmico cerca de 24 horas antes da coleta dos dados de temperatura, para que explorassem o gradiente e se habituassem à câmara. As temperaturas corporais foram coletadas continuamente ao longo do segundo dia, utilizando-se um sensor de temperatura (termopar ML309, ADI Instruments, USA), que foi inserido cerca de 1cm dentro da cloaca dos animais e presos com esparadrapos na base da cauda desses. A eficiência dos sensores de temperatura (termopares) foi verificada através de um termômetro de mercúrio, ao medirmos diferentes temperaturas da água. As temperaturas foram continuamente registradas por um programa coletor de dados LabChart (ML309, ADI Instruments, USA) e armazenadas em um computador. A temperatura corporal preferida dos animais foi coletada em intervalos de 10 minutos

e as médias da temperatura corporal preferida dos animais foram expressas a cada hora, para cada um dos indivíduos, durante a fase clara do dia, durante o período do dia em que os animais são mais ativos na natureza (das 09:00 às 17:00h).

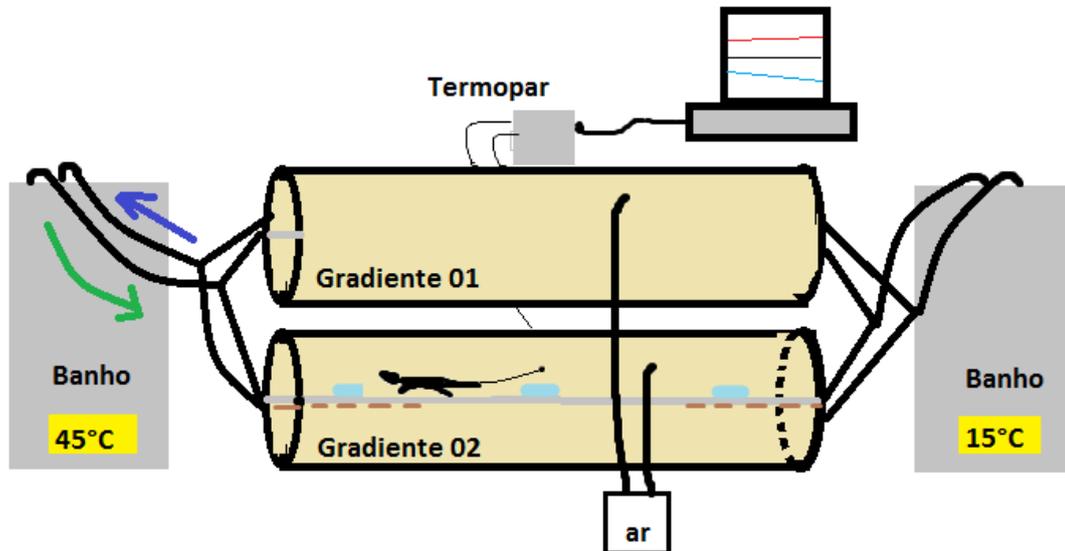


Figura 6: Desenho esquemático dos gradientes térmicos.

4.3. Medidas da ventilação (V_E) e do Metabolismo (VO_2)

A ventilação pulmonar foi medida pelo método pneumotacográfico para animais pequenos (Glass *et al.*, 1978). Primeiramente, um molde da cabeça do animal foi feito em alginato, a partir do qual um contramolde foi feito em gesso. Com o contramolde pôde-se construir uma máscara de silicone, que se encaixou ao redor das narinas do animal e a qual foi acoplado um pneumotacógrafo (figura 07). O ar passa, necessariamente, por dentro do pneumotacógrafo durante a inspiração (entrando na máscara) e durante a expiração (saindo da máscara). O pneumotacógrafo é preenchido com tubos pequenos que garantem um fluxo laminar ao ar que passa por dentro dele (figura 08). De acordo com o princípio de Poiseuille, o fluxo laminar do ar ao longo do tubo é proporcional ao gradiente de pressão nas

extremidades desse. Tal diferença de pressão foi medida por um transdutor diferencial de pressão (MLT141 Spirometer, PowerLab System, ADInstruments®/LabChart Software, version 7.3, Sydney, Australia). O sinal do transdutor é transferido através de um conversor analógico-digital (ADInstruments®/LabChart Software, version 7.3, Sydney, Australia), digitalizados em um computador equipado com um programa de aquisição de dados (ADInstruments®/LabChart Software, version 7.3, Sydney, Australia) e então integrados e analisados com o programa LabChart Software. A calibração do volume de ar que entra na máscara pôde ser obtida por meio da injeção de volumes conhecidos de ar a esta com uma seringa.

Para medirmos o metabolismo (VO_2), um pequeno tubo foi conectado à máscara do animal, no espaço entre as narinas deste, como descrito anteriormente por Munns e Daniels (2007). Tal tubo foi conectado a um analisador de oxigênio (Sable Systems, EUA), que puxou constantemente amostras de ar da máscara, em um fluxo de 50 ml/min. Durante as expirações dos animais, o aparelho registra uma queda no O_2 , juntamente com as mudanças de pressão no pneumotacógrafo.

Todas as máscaras foram calibradas para obtenção do volume ao final de cada experimento, injetando-se volumes conhecidos de ar com uma seringa a fim de simular os eventos respiratórios. Para a calibração do VO_2 , concentrações conhecidas de O_2 (5, 10, 15, 20 e 25 %) foram injetadas dentro da máscara em diferentes volumes (0,5; 1; 1,5; 2; 3; 4; 5; e 6 ml). A relação entre o sinal registado no sistema de aquisição de dados e o volume e composição de gás produziu boas regressões lineares ($r^2 > 0,87$ em todos os casos).



Figura 7: Máscara com pneumotacógrafo.

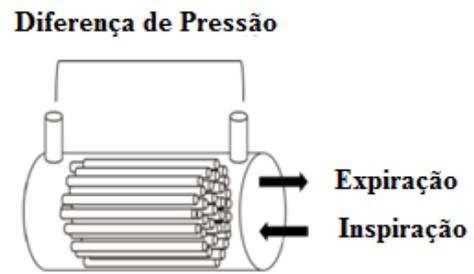


Figura 8: Pneumotacógrafo.

4.4. Protocolos experimentais

4.4.1. Determinação da preferência térmica de *Tropidurus torquatus* provenientes dos Pampas e da restinga

Para a determinação da temperatura corporal preferida, os animais foram posicionados, um de cada vez, no meio do gradiente térmico (descrito anteriormente – item 3.3) cerca de 24 horas antes do início da coleta dos dados. A temperatura corporal de preferência de cada animal foi registrada em intervalos de 10 em 10 minutos, no segundo dia do animal no gradiente, que foi o dia do experimento.

*4.4.2. Determinação da ventilação e metabolismo de *Tropidurus torquatus*, provenientes do bioma Pampa, em condições normóxicas normocárbicas, frente à diferentes temperaturas.*

Este protocolo se destinou à avaliação das respostas ventilatórias dos animais coletados bioma Pampa, em janeiro de 2014, frente às diferentes temperaturas experimentais.

Lagartos da espécie *Tropidurus torquatus* foram coletados em Alegrete-RS, levados até Jaboticabal-SP e divididos em três grupos. Cada grupo foi previamente aclimatado em temperaturas diferentes, sendo elas 20, 25 e 30°C, por no mínimo 3 semanas antes do início dos experimentos. Pelo menos 12 horas antes do início do procedimento experimental, uma máscara foi colada nas narinas do animal, sendo este em seguida, depositado em um aparato experimental e submetido a um processo de aclimação dentro de uma câmara climática (figura 9), sob condições de normóxia normocárbica e a uma temperatura definida. Após o período de aclimação as medidas das variáveis ventilatórias e VO_2 , no ar expirado pelo animal, foram coletadas por um período contínuo de 5 minutos, após 30 minutos do início do experimento. Este procedimento foi realizado com cada animal nas três temperaturas experimentais diferentes, 20, 25 e 30°C, sendo elas escolhidas aleatoriamente. Para que as três temperaturas fossem testadas, os animais foram mantidos nas câmaras climáticas por três dias. As temperaturas eram ajustadas na câmara climática pelo menos 12 horas antes do início da coleta dos dados, a fim de que o animal se habituassem à nova temperatura. Todos os experimentos foram realizados na fase clara do dia, entre às 7 e às 18 horas.

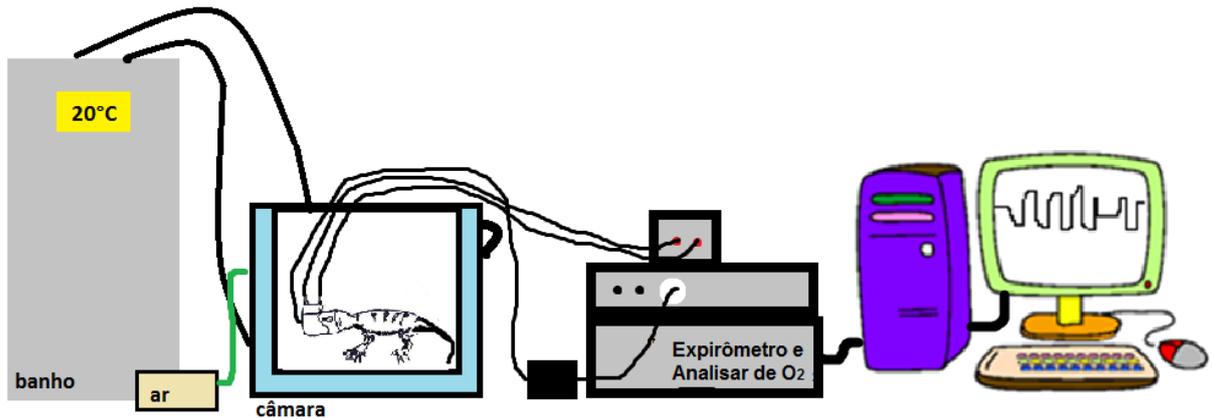


Figura 9: Desenho esquemático do aparato experimental utilizado para obtenção das medidas respiratórias e de consumo de O₂.

4.4.3. *Determinação da ventilação e metabolismo de *Tropidurus torquatus*, provenientes do bioma Mata Atlântica, em condições normóxicas normocárbicas frente à diferentes temperaturas.*

Os mesmos procedimentos experimentais do Protocolo 4.4.1 foram repetidos para os animais coletados na restinga (bioma Mata Atlântica) em janeiro de 2015.

4.5. Análise dos dados

4.5.1. *Temperatura corporal preferida e dados ecológicos*

Dados da temperatura corporal preferida, selecionada no gradiente térmico, foram coletados para as duas populações e foram obtidos durante os seus períodos de maior atividade (09:00 às 17:00 h) em intervalos de 10 minutos, e a média e o desvio-padrão para cada população, foram calculados com base em valores médios individuais. A média e o desvio-padrão para cada hora do período de atividade também foi calculada, em ambas populações, tendo por base os valores individuais. ANOVAs de duas vias foram realizadas para testar se haveriam diferenças das temperaturas selecionadas no gradiente entre os grupos de aclimação durante as horas do dia, para ambas populações, e também se haveriam diferenças entre as

populações ao longo das horas do dia, sendo que para tais análises só foram considerados significativos $P \leq 0,05$. Uma vez que diferenças entre os grupos de aclimatação e horas do dia não foram encontrados, os grupos foram mesclados e apenas diferenças entre as populações foram testadas. O limite inferior de temperatura corporal preferida (primeiro quartil) e o limite superior (terceiro quartil), também foram calculados para ambas populações, com base nos valores individuais. Teste t foi realizado para verificar diferenças entre as populações e foram considerados significativos valores $P \leq 0,05$.

Correlações de Pearson foram realizadas para verificar associações entre as temperaturas de atividade de campo e temperaturas do ar e do substrato, além também para verificar as correlações entre a temperatura selecionada nos gradientes térmicos e massa corporal dos animais. Comparações entre as temperaturas do ar, temperatura do substrato e temperatura corporal de atividade no campo, também foram realizadas, para verificar se haviam diferenças significativas entre as populações. Nós também comparamos as temperaturas selecionadas no gradiente com as temperaturas corporal de atividade no campo, para cada uma das populações. Para todas essas análises foram feitos teste t, sendo que para tais análises só foram considerados significativos $P \leq 0,05$.

Gráficos acerca da frequência de distribuição das temperaturas corporal selecionadas no gradiente foram feitos para as duas populações, apenas para ilustrar como se deu a distribuição da temperatura em ambas populações.

4.5.2. Ventilação e Metabolismo.

Este trabalho testou a hipótese de que parâmetros fisiológicos associados à ventilação e metabolismo na espécie *Tropidurus torquatus* podem variar de acordo

com os seguintes fatores: (1) o regime térmico a que os animais são expostos em laboratório (efeito de aclimatação); (2) as temperaturas corpóreas de atividade; e (3) a localidade de coleta.

As variáveis ventilatórias e o consumo de O_2 de cada animal foram determinados 30 minutos após o início dos experimentos, a partir do registro contínuo dos dados por um período de cinco minutos. O mesmo procedimento foi adotado em todas as temperaturas experimentais - 20, 25 e 30°C. Ao todo, cinco variáveis foram consideradas no presente trabalho. A frequência respiratória (fR) foi quantificada pela análise do número de eventos ventilatórios por minuto, sendo expressa por eventos.min⁻¹. O volume corrente (V_T) foi obtido a partir da integral do sinal do fluxo expiratório do animal (abaixo da linha do zero) e expresso em mL.kg⁻¹. A ventilação (V_E) (dos eventos expiratórios) foi calculada através da fórmula $V_E = V_T \times fR$, e expressa em mL BTPS kg⁻¹min⁻¹. Todos os valores são apresentados em BTPS (condições de temperatura corporal e pressão saturadas). O VO_2 foi calculado a partir da área convertida das calibrações com as concentrações de O_2 contidas no ar expirado pelo animal, medidas e expresso em mL STPD kg⁻¹ min⁻¹. Os valores para esta variável foram convertidos em STPD (condições padrão de temperatura e pressão barométrica em ar seco). Finalmente, o equivalente respiratório foi calculado pela razão entre V_E e o consumo de oxigênio (VO_2).

Todos os procedimentos estatísticos desta seção foram realizados na plataforma R (versão 2.9.1, R Development Core Team, 2009), por meio de RStudio (versão 0.99.467, 2014). Os dados obtidos para todas as variáveis foram logaritimizados (logaritmo de base 10), de modo a minimizar os efeitos de dados discrepantes e torná-los homocedásticos. Em seguida foram realizadas regressões da massa corpórea sobre as variáveis fisiológicas de interesse dado que a

incorporação do peso dos animais no cálculo das unidades de medida pode não ser suficiente para anular o efeito do tamanho no conjunto de dados. Os resíduos de regressão foram retidos de todas as variáveis fisiológicas em que o efeito da massa corpórea foi observada. Nos casos em que não houve um efeito significativo da massa corpórea sobre o desempenho, os dados logaritmizados foram utilizados para as análises subseqüentes.

De acordo com a hipótese acima mencionada, o efeito conjunto da temperatura experimental, da aclimatação e populacional sobre cada parâmetro fisiológico foi considerado num modelo linear complexo, de acordo com a equação $y \sim \text{Aclimatação} * \text{Temperatura} * \text{População}$ por meio do pacote *car* em RStudio. A partir deste modelo linear complexo, modelos mais simples e que melhor explicam a variação dos dados foram selecionados automaticamente com base no Critério de Informação Akaike (AIC) e no valor de F , por meio da eliminação sequencial de fatores, utilizando a função “step” (pacote *stats*). O nível de significância considerou apenas valores de $P \leq 0,05$. Os gráficos que representam a influência dos fatores sobre as variáveis fisiológicas foram construídos a partir do pacote *phia* (*Pos-Hoc Interaction Analysis*).

5. Resultados

5.1. Habitat, ecologia térmica e temperatura selecionada no laboratório

Animais coletados em Alegrete foram, em sua maioria, capturados enquanto repousavam à sombra, sobre as rochas. Nenhum animal foi coletado repousando ao sol. A temperatura corporal média de atividade, dos animais coletados no Sul do Brasil, foi $35,8 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ ($n=22$). No bioma Mata Atlântica, a temperatura corporal média de atividade, dos animais coletados na restinga foi $35,4 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ ($n=22$). Em Prado, os lagartos foram encontrados em diversos substratos em meio a uma área urbana, principalmente sobre troncos de árvores e muros de concreto (tabela 1). Quando as temperaturas corporais de atividade são comparadas entre as populações, sem considerar a condição em que foram coletadas (se no sol ou à sombra), não encontramos diferenças entre as populações (teste t, $p=0,4827$; $t=0,7082$).

Os valores da temperatura corporal de atividade (T_c) e temperatura referentes ao microclima (temperatura do substrato (T_s) e temperatura do ar (T_{ar}), assim como o número de animais coletados na sombra, sol e mosaico, para ambas populações, são resumidos na tabela 1.

Tabela 1. Local de coleta, exposição ao sol, número de animais (n), temperatura corporal de atividade (T_c), temperatura do substrato (T_s) e temperatura do ar (T_{ar}). Todos os valores são expressos como média e seu erro padrão.

Local	Exposição	n	T_c (°C)	T_s (°C)	T_{ar} (°C)
Prado-BA	sombra	6	33,8±0,8	31,9±1,0	26,8±0,6
	sol	11	36,3±0,5	34,7±1,0	28,8±0,5
	mosaico	5	36,1±0,9	35,6±2,4	29,3±0,4
Alegrete-RS	sombra	17	35,6±0,2	34,2±0,2	34,3±0,3
	sol	—			
	mosaico	5	36,4±0,4	35,2±0,5	34,7±0,2

As temperaturas do substrato, nos quais os animais foram coletados, foram semelhantes, não diferindo significativamente entre as populações (tabela 1; teste t, $p=0,76$, $t=0,3$). A temperatura do ar, no entanto, foi significativamente diferente entre Prado e Alegrete, sendo seus valores $28,4\pm0,4^\circ\text{C}$ e $34,4\pm0,3^\circ\text{C}$ respectivamente (teste t, $p<0,001$, $t=13,06$).

Nossos dados mostram que a temperatura de atividade dos animais coletados, tanto no Sul quanto no Nordeste, exibem uma forte correlação com a temperatura do substrato (figura 10; correlação de Pearson, $p=0,0001$, $r=0,7601$ para animais coletados em Alegrete-RS e $p<0,0001$, $r=0,8510$, para os animais coletados em Prado-BA).

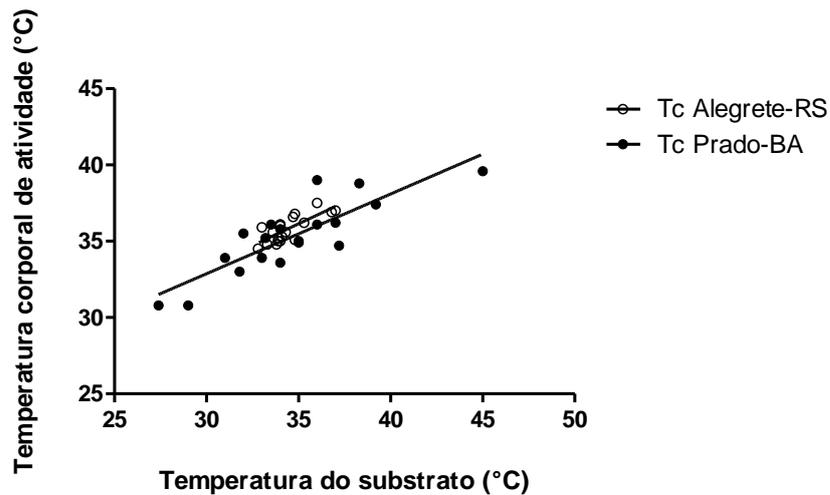


Figura 10: Correlação entre as temperaturas corporais de atividade dos animais e as temperaturas corporais do substrato, para os animais coletados em Prado-BA (círculos fechados) e Alegrete-RS (os círculos abertos). Correlação de Pearson, $p=0,0001$, $r=0,7601$ para animais coletados em Alegrete-RS e $p<0,0001$, $r=0,8510$, para os animais coletados em Prado-BA).

Nós comparamos a temperatura corporal de atividade e as temperaturas do ar, na população de Alegrete e na população de Prado, e constatamos que os animais apresentam temperaturas corporal de atividade superiores às temperaturas do ar, para as duas populações (tabela 01; teste t, $p<0,0001$, $t=17,2$ para os animais de Prado-BA e $p=0,0003$, $t=4,336$, para os animais de Alegrete-RS). No entanto, a correlação entre a temperatura do ar e a temperatura de atividade dos animais foi moderada na restinga (correlação de Pearson, $p=0,0051$, $r=0,5748$) e fraca nos Pampas (correlação de Pearson; $p=0,7511$, $r=0,07172$).

Os dados obtidos para a temperatura corporal preferida no gradiente térmico mostrou que não houve efeito das temperaturas de aclimação sobre a escolha da temperatura corporal preferida, ao longo do período de atividade, em nenhuma das populações (Figura 11; two-way ANOVA, $p>0,05$).

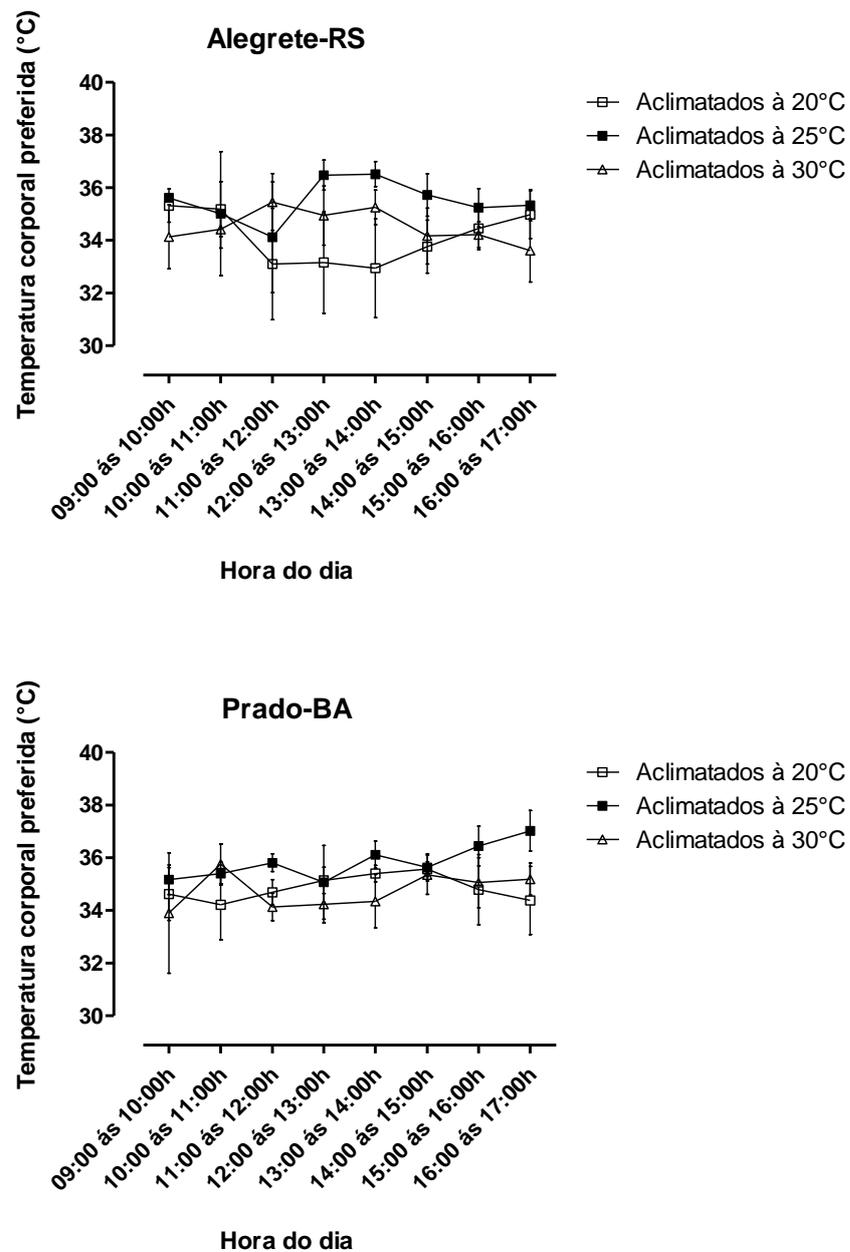


Figura 11: Temperatura corporal preferida dos lagartos coletados em Prado e em Alegrete, no gradiente térmico, nos diferentes grupos de aclimação (20, 25 e 30°C) durante o período de atividade (das 09:00 às 17:00 h). Não há diferenças significativas entre os diferentes grupos de aclimação, em ambas populações (two-way ANOVA; $p=0,3667$ para Alegrete, $p=0,4430$ para Prado) e também não há diferenças ao longo das horas do dia (two-way ANOVA; $p=0,9929$ para Alegrete; $p=0,6139$ para Prado).

Nós também encontramos que lagartos de Prado e de Alegrete selecionam temperaturas similares no gradiente térmico, portanto as duas populações não diferem em suas temperaturas corporal preferida durante o período de atividade,

sendo a média da temperatura selecionada por Prado igual $35,1 \pm 0,4^\circ\text{C}$ ($n=15$) e a de Alegrete igual a $34,7 \pm 0,4^\circ\text{C}$ ($n=16$) (figura 12; (two-way ANOVA; efeito da população $p=0,3499$, efeito das horas do dia $p=0,9909$).

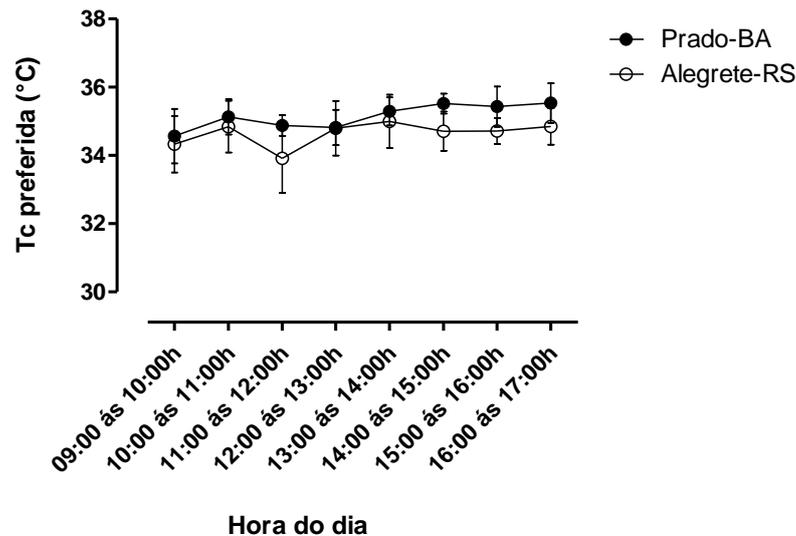


Figura 12: Temperatura corporal preferida dos lagartos coletados em Prado e em Alegrete, no gradiente térmico, durante o período de atividade (das 09:00 às 17:00 h). Não há diferenças significativas entre as populações, em nenhum momento do dia (two-way ANOVA; efeito da população $p=0,3499$, efeito das horas do dia $p=0,9909$).

Diferenças entre as populações dos limites inferior (primeiro quartil) e superior (terceiro quartil) das temperaturas preferidas selecionadas no gradiente, não foram encontradas. O limite inferior de Prado foi de $34,11 \pm 0,51^\circ\text{C}$ e de Alegrete $33,16 \pm 0,66^\circ\text{C}$ (teste t, $p=0,2726$, $t=1,118$), já os limites superiores foram $36,42 \pm 0,26^\circ\text{C}$ para Prado e $36,81 \pm 0,30^\circ\text{C}$ para Alegrete (teste t, $p=0,3450$, $t=0,959$).

Entretanto, ao compararmos as temperaturas preferidas no laboratório e as temperaturas corporais de atividade no campo, observamos que os animais de Alegrete selecionam temperaturas mais baixas no gradiente do que as temperaturas de atividade encontradas no campo (teste t, $p=0,0123$, $t=2,635$), sendo que a

população de Prado seleciona a mesma temperatura no laboratório, do que aquela obtida para os animais no campo (teste t, $p=0,7092$, $t=0,3759$).

Como a massa dos lagartos foi muito variável e também muito diferente entre as populações (tabela 2; teste t, $p=0,0008$, $t=3,6$), nós também verificamos se existia uma correlação entre a massa dos animais e as temperaturas selecionadas no gradiente térmico, e nenhuma correlação entre a massa e a temperatura preferida no gradiente foi encontrada (figura 13; correlação de Pearson, $p= 0,7211$, $r=-0,0969$, para os animais de Alegrete e $p=0,6502$, $r=0,1277$, para os animais de Prado).

Tabela 2: Massa corporal dos lagartos (expressa em média mais erro padrão) coletados em ambas localidades, por sexo e por população. Entre parênteses está o número de amostras.

População	Sexo	Massa corporal (g)	Massa média da população (g)
Prado (22)	Machos (14)	26,3±1,4	19,9±2,0
	Fêmeas (8)	8,9±0,6	
Alegrete (22)	Machos (11)	41,9±3,7	32,6±2,9
	Fêmeas (11)	23,3±1,7	

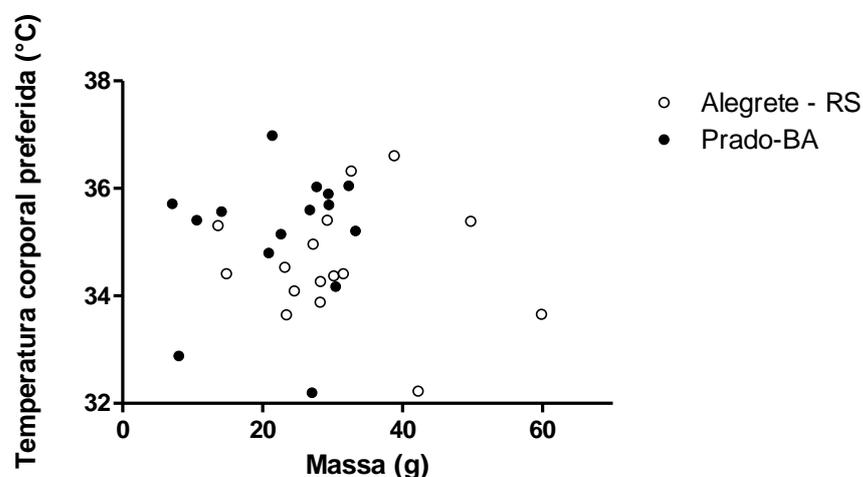


Figura 13: Diagrama de dispersão, mostrando a ausência de correlação entre a massa corporal e as temperaturas preferidas no gradiente térmico, para as duas populações de *Tropidurus torquatus* coletadas em Alegrete-RS ($n=16$) e Prado-BA ($n=15$).

Nós também verificamos se houve alguma diferença entre as temperaturas preferidas no gradiente e o sexo dos animais, mas ambos os sexos selecionaram as mesmas temperaturas no gradiente térmico (teste t, $p=0,4050$, $t=0,8443$). O diagrama de dispersão mostra a ausência de correlação entre a massa corporal e a temperatura corporal preferida em ambos os sexos (figura 14; correlação de Pearson, $p=0,3253$, $r=-0,2318$, para machos e $p=0,8154$, $r=-0,07988$, para as fêmeas).

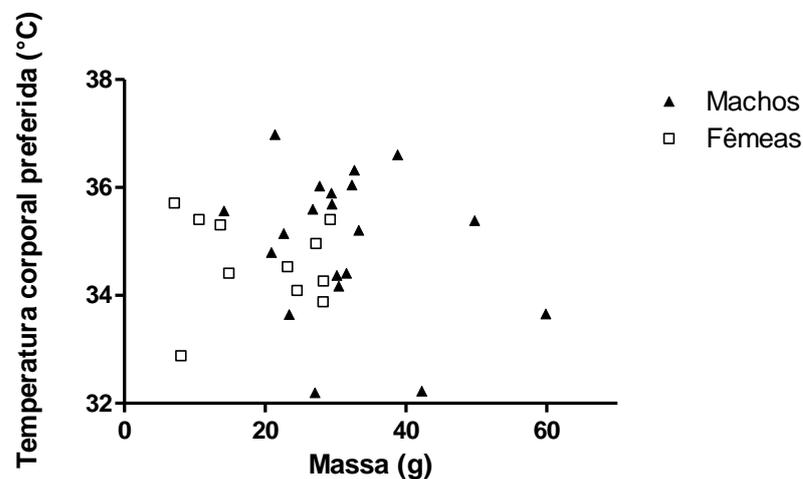


Figura 14: Diagrama de dispersão, mostrando a ausência de correlação entre a massa corporal e as temperaturas preferidas no gradiente térmico, para ambos os sexos de *Tropidurus torquatus* (machos, $n=20$; fêmeas, $n=11$).

Através de um gráfico de frequência de distribuição (figura 15), nós pudemos averiguar a temperatura selecionada com maior frequência, no gradiente térmico, pelos lagartos de ambas populações, durante o período de atividade (das 9:00 às 17:00h) das mesmas.

Os picos nos gráficos representam as temperaturas que os animais selecionaram com mais frequência no gradiente. A população de Alegrete apresentou a maior frequência da temperatura corporal preferida em torno de 35°C, no tempo em que permaneceu no gradiente térmico. Através desse gráfico de

frequência constatamos também que os animais de Alegrete tiveram suas frequências de temperaturas preferidas mais distribuídas ao longo do gradiente. Já os lagartos de Prado exibiram uma frequência de temperatura corporal preferida não tão bem distribuída ao longo do gradiente térmico, sendo o pico da frequência da temperatura corporal preferido em torno dos 36°C.

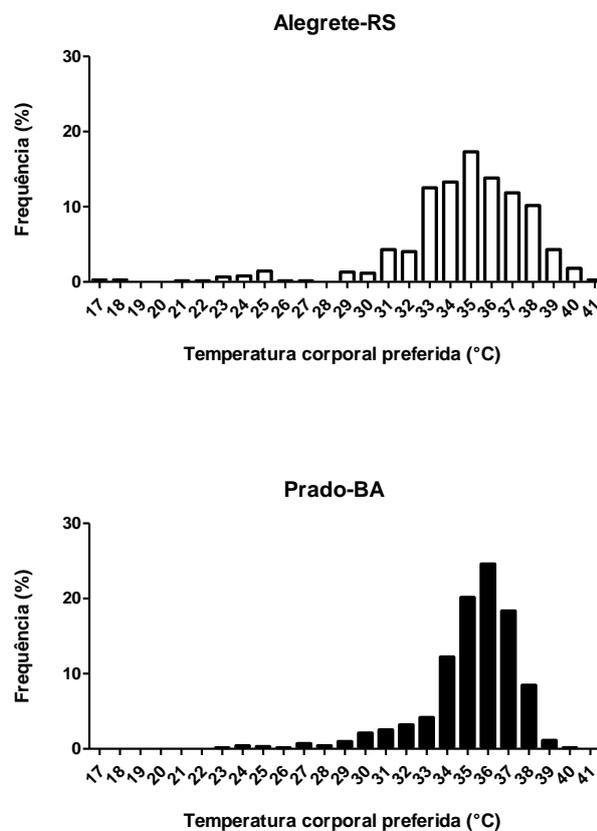


Figura 15: Frequência de distribuição (em %) das temperaturas corporais preferidas selecionadas no gradiente térmico, no laboratório, das populações de Alegrete-RS e Prado-BA.

5.2. Respostas Ventilatórias e Metabolismo

Todos os dados, referentes à frequência respiratória (f_R), volume corrente (V_T), ventilação (V_E) e consumo de oxigênio (VO_2) foram transformados em logaritmo

($\log(10)$), de modo a minimizar os efeitos de dados discrepantes e torna-los homocedásticos. Como os animais das populações de Prado e Alegrete apresentaram massas muito discrepantes (tabela 2; teste t, $p=0,0008$, $t=3,6$), nós testamos o efeito da massa corpórea sobre as variáveis repostas e observamos que a mesma tem efeito sobre todas as variáveis, com exceção do V_T (tabela 3).

Tabela 3: Efeito da massa sobre as variáveis respostas com os respectivos valores de t e P.

Variáveis	Valores de t	Valores de P
fR	-3,516	0,0007
V_T	-0,751	0,4540
V_E	-3,484	0,0007
VO_2	-12,08	<0,0001
V_E/VO_2	4,559	<0,0001

Todas as variáveis que sofreram efeito da massa corporal foram corrigidas para este fator ($\log_{10}(\text{massa})$), para ficarem isentas da influência do mesmo, e os resíduos da regressão foram utilizados para testar quais outros fatores (temperatura experimental, aclimatação e população) influenciaram nossas variáveis.

Após correção dos dados, nós encontramos diferença na fR entre as populações, apenas à temperatura experimental de 30°C, onde houve interação do fatores população e temperatura experimental, como pode ser observado na figura 16, onde ocorreu uma queda acentuada da fR na população de Alegrete ($p=0,00353$), sendo que os animais de Prado mantiveram a fR em um mesmo patamar, nas três temperaturas experimentais. Em temperaturas mais baixas (20 e 25°C) não houve diferença entre as populações. Houve efeito das temperaturas

experimentais, à 30°C, onde ocorreu uma queda da fR, ocasionada pela população de Alegrete (p=0,00161). As temperaturas de aclimação não influenciaram a fR.

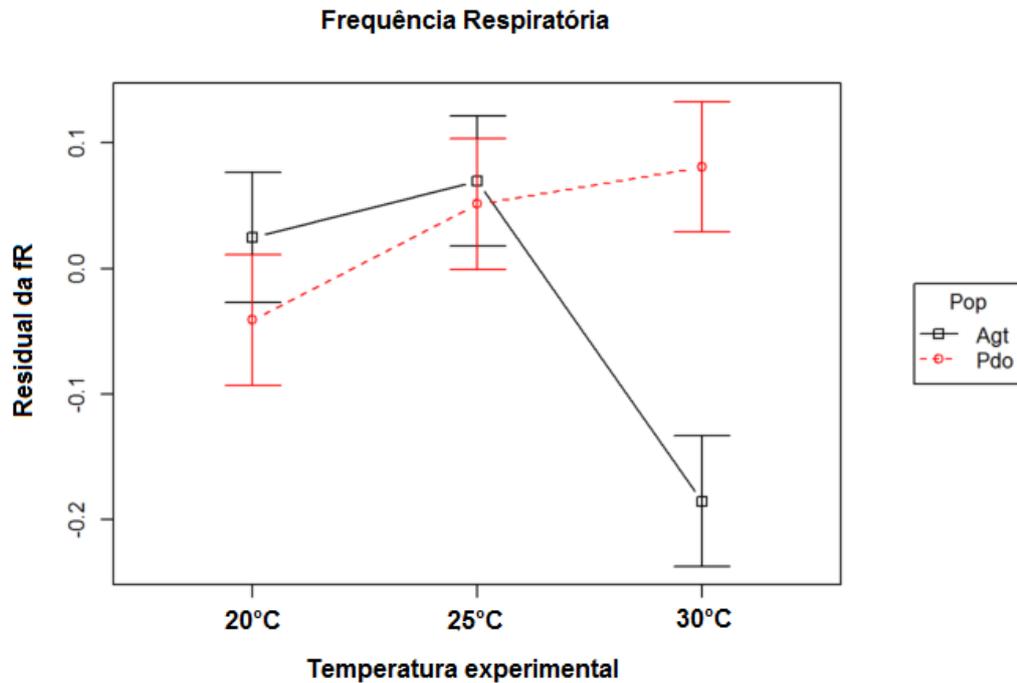


Figura 16: Frequência respiratória (fR) nas populações de Prado-BA (círculos, com linha tracejada vermelha; n=17) e Alegrete-RS (quadrados com linhas pretas, n=17), às temperaturas experimentais de 20, 25 e 30°C.

O Volume corrente (V_T) teve efeito das temperaturas de aclimação (p=0,02336) sendo tal resultado independente da população, onde os animais aclimados ao frio apresentaram um maior V_T em relação aos animais aclimatados à temperatura mais quentes, sendo significativamente maior que V_T dos animais aclimatados a 25°C (figura 17; p=0,00633). O volume corrente foi diferente entre as populações, onde Alegrete-RS apresentou um maior V_T (figura 18; p<0,0001), sendo este resultado independente das massas corpóreas. As temperaturas experimentais não afetaram os valores de V_T .

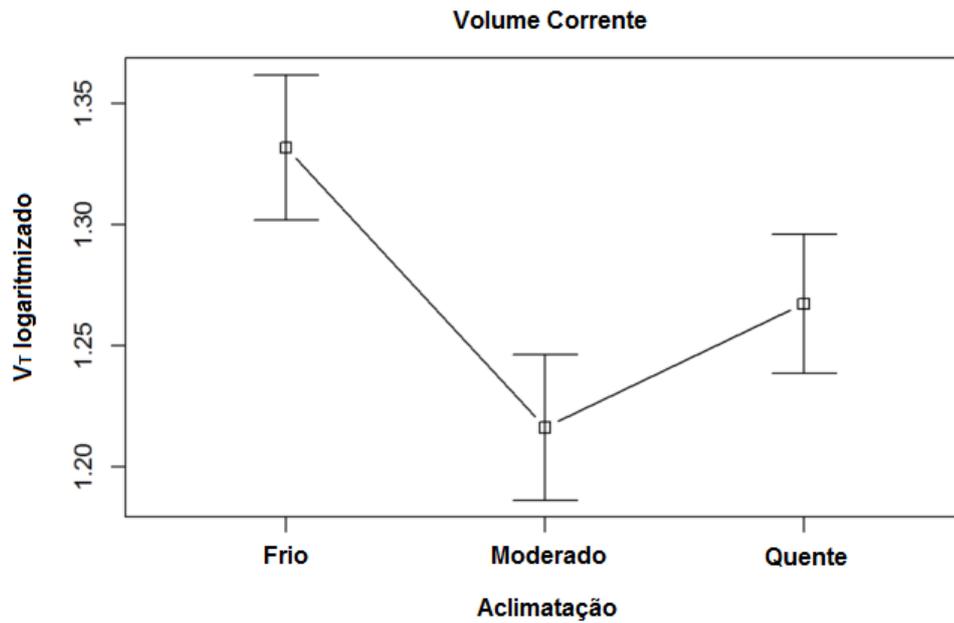


Figura 17: V_T nos diferentes grupos de aclimação: Frio (n=11), Moderado (n=11) e quente (n=12), sendo que o V_T dos animais aclimatados ao frio foi significativamente diferente do V_T dos animais aclimatados à temperatura moderada ($p=0,00633$).

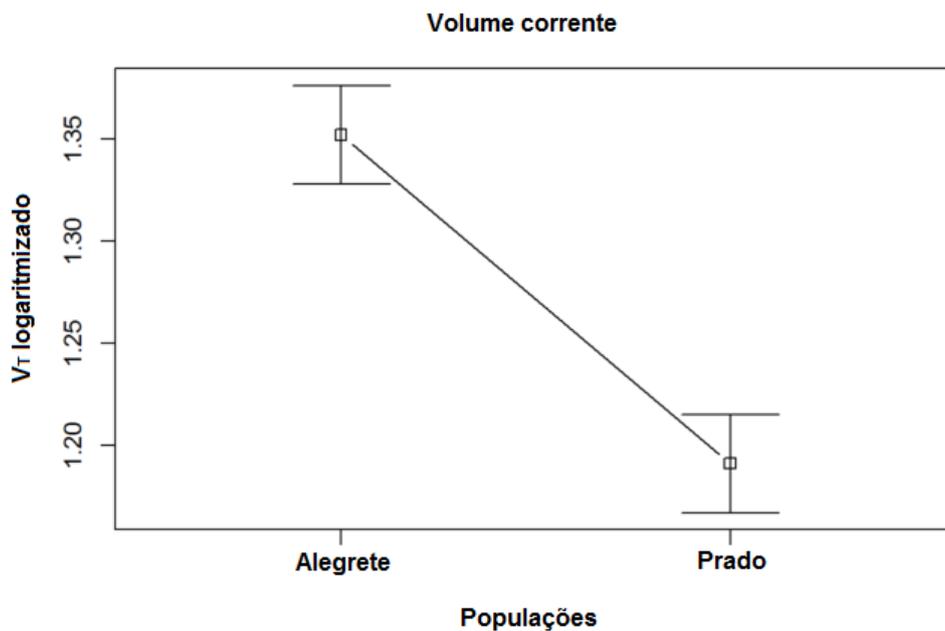


Figura 18: V_T das populações de Alegrete-RS (n=17) e Prado-BA (n=17). Onde o V_T de Prado é significativamente menor que o de Alegrete ($p<0,0001$).

No geral, a população de Alegrete apresentou uma maior ventilação do que a população de Prado (figura 19; $p=0,0163$), mesmo após corrigirmos os valores para a massa corpórea. Houve efeito da temperatura experimental, mas apenas a 30°C , onde a V_E foi menor que nas demais temperaturas experimentais (figura 20; $p=0,0036$), sendo esta diminuição ocasionada pela queda da V_E nos animais de Alegrete, que equipararam-se a V_E dos animais de Prado. A ventilação de Prado foi constante em todas as temperaturas experimentais. A variável ventilação não foi influenciada pelas diferentes temperaturas de aclimação.

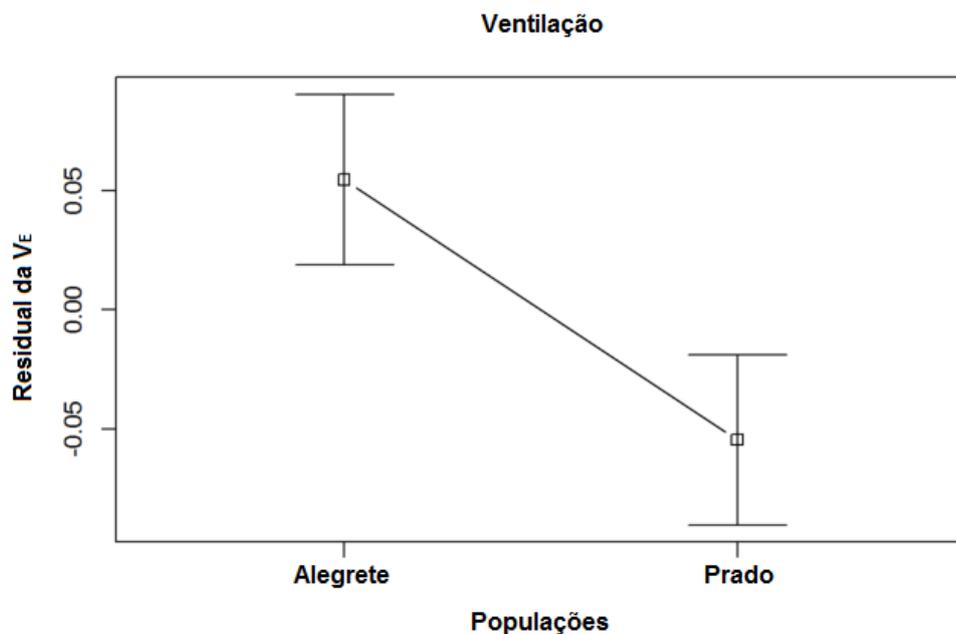


Figura 19: Ventilação das populações de Alegrete-RS ($n=17$) e Prado-BA ($n=17$), onde a Alegrete apresentou maior V_E ($p=0,0163$).

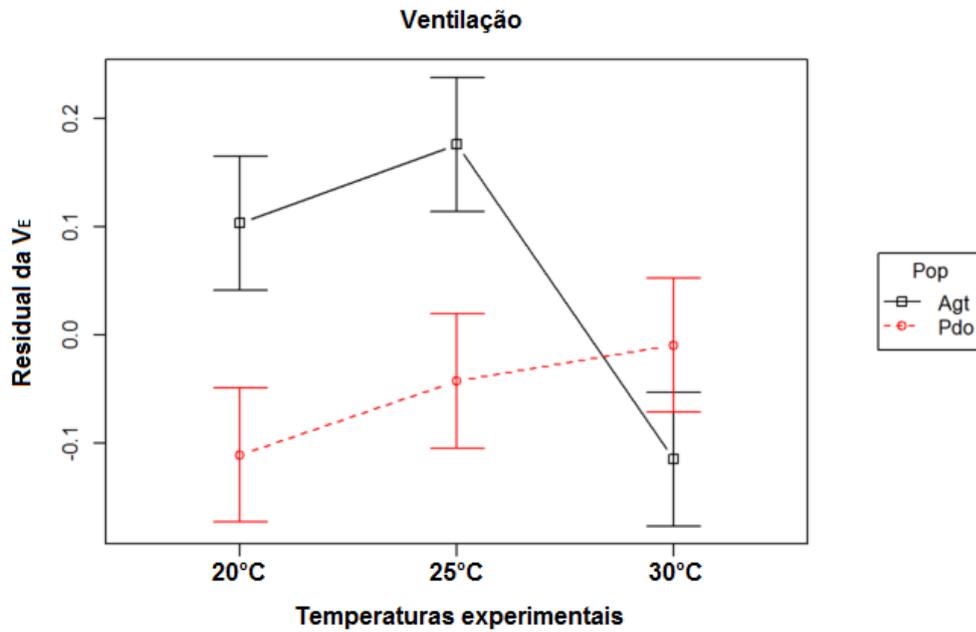


Figura 20: Ventilação nas populações de Alegrete-RS (quadrados e linhas pretas, $n=17$) e Prado-BA (círculos com linhas vermelhas tracejadas, $n=17$), para todas as temperaturas experimentais (20, 25 e 30°C). À 30°C a V_E sofre uma queda significativa ($p=0,0145$).

Para os dados de consumo de oxigênio nós não encontramos diferenças entre as populações, após excluirmos o efeito da massa, e tão pouco foi encontrado efeito das temperaturas de aclimação sobre o VO_2 . No entanto, o VO_2 sofreu efeito das temperaturas experimentais, sendo o VO_2 muito menor à 20°C do que à temperaturas mais altas, 25 e 30°C, (figura 21; $p=0,003873$). Às temperaturas de 25 e 30°C o VO_2 não foi diferente.

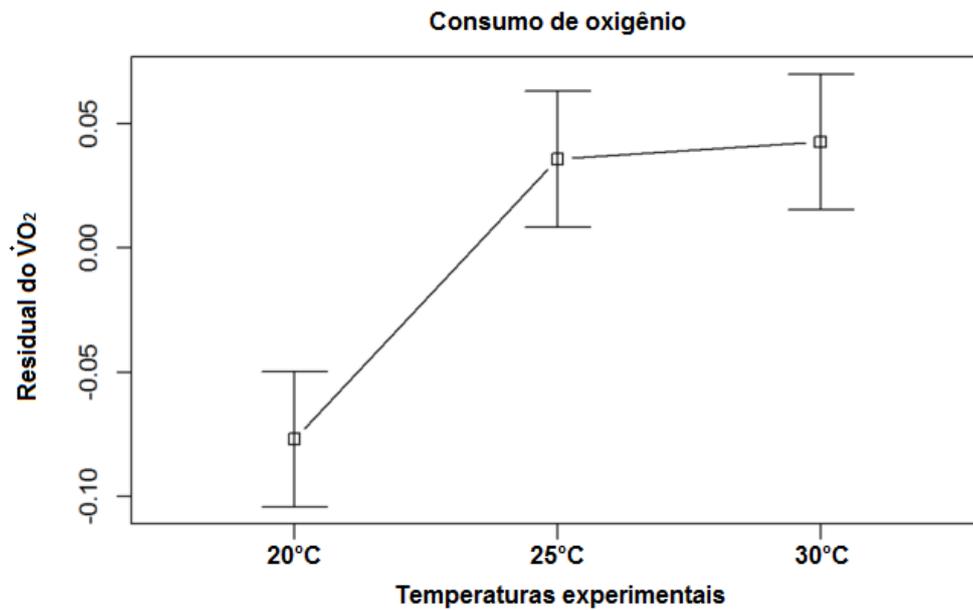


Figura 21: $\dot{V}O_2$ dos animais coletados em Alegrete-RS e Prado-BA, às temperaturas experimentais de 20 (n=34), 25 (n=34) e 30°C (n=34). À 20°C o $\dot{V}O_2$ é significativamente menor que nas demais temperaturas ($p=0,003873$).

Nós encontramos um efeito da população sobre o equivalente respiratório, onde Alegrete apresentou maiores valores, em relação à população de Prado (figura 22; $p=0,006977$). Os valores do $V_E/\dot{V}O_2$ sofreram efeito das temperaturas experimentais (figura 23; $p=0,001083$), sendo o $V_E/\dot{V}O_2$ significativamente menor à 30°C, em relação as demais temperaturas ($t=-3,732$, $p=0,000338$).

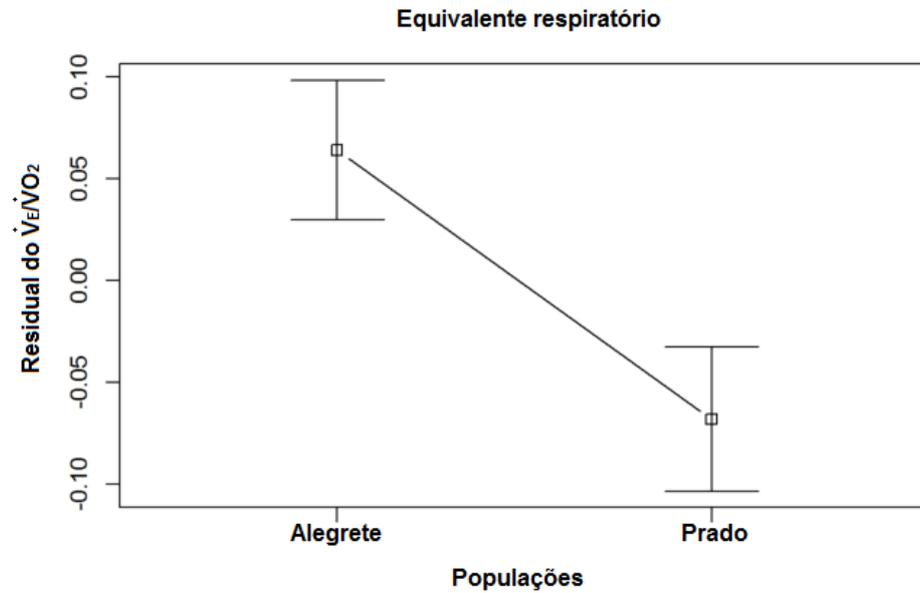


Figura 22: V_E/VO_2 das populações de Alegrete-RS (n=17) e Prado-BA (n=17). A população de Prado apresentou menor V_E/VO_2 (p=0,0069).

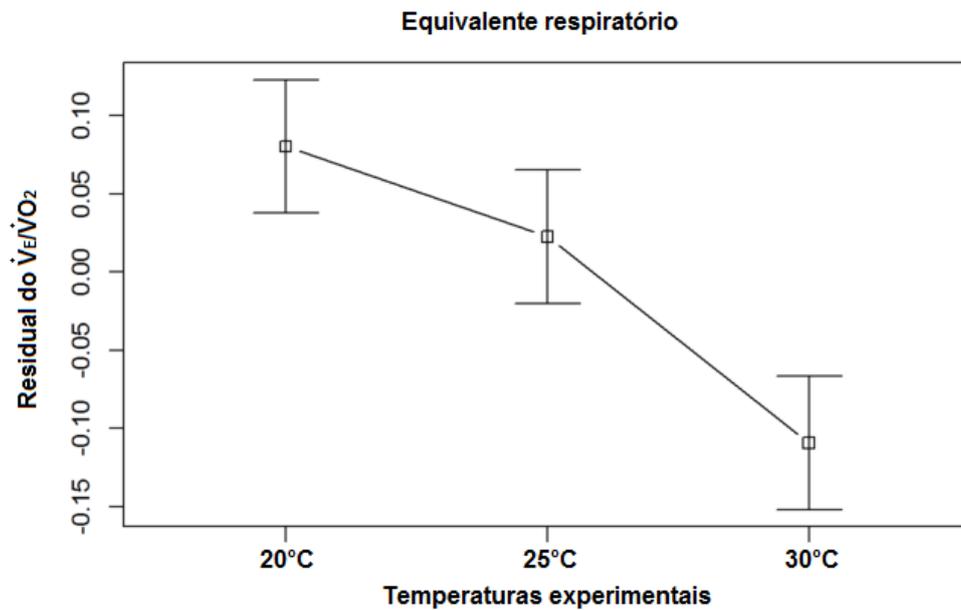


Figura 23: V_E/VO_2 nas temperaturas experimentais de 20 (n=34), 25 (n=34) e 30°C (n=34), para as populações de Alegrete-RS e Prado-BA. À 30°C o V_E/VO_2 foi significativamente menor (t=-3,732, p=0,000338).

6. Discussão

6.1. Habitat, ecologia térmica e temperatura selecionada no laboratório

Nossos dados demonstraram que as temperaturas corporal de atividade no campo, dos animais coletados no bioma Pampa e na restinga, não foram diferentes. É bem estabelecido que a temperatura de atividade dos animais ectotérmicos é estreitamente relacionada com as temperaturas ambientais (do substrato e do ar) (Borget, 1948), e o fato das temperaturas de atividade de ambas populações não terem diferido pode estar relacionado com fato de que as temperaturas dos substratos, nos quais os animais foram coletados, não terem sido diferentes entre as localidades. Nós encontramos uma forte correlação entre as temperaturas corporais de atividade e as temperaturas dos substratos, como em outros trabalhos que estudaram a mesma espécie (Bergallo e Rocha, 1993; Keifer *et al*, 2007) e, segundo Kohlsdorf e Navas (2006), a temperatura do substrato é um melhor preditor da temperatura atividade de campo de lagartos do que a própria temperatura do ar, fato com o qual concordamos devido às correlações entre a temperatura do ar e temperatura de atividade terem sido modera e fraca em Prado e Alegrete, respectivamente.

Prado e Alegrete apresentaram temperaturas do ar, referentes aos seus microclimas, muito diferentes, sendo as temperaturas mais elevadas em Alegrete do que em Prado. Mas ainda assim, em ambas localidades, as temperaturas de atividade dos lagartos foram significativamente superiores que as temperaturas do ar, o que nos leva a sugerir que esses animais realizam termorregulação comportamental se expondo ao sol ou se posicionando em um substrato quente e elevando assim sua temperatura corporal. Como as temperaturas do substrato e as

temperaturas de atividade tiveram positiva correlação, pode ser que este comportamento de regulação da temperatura se dê pela escolha do substrato. Segundo Keifer *et al.*(2007), muitas populações de lagartos realizam termorregulação ativa, por meio de alterações comportamentais, principalmente em relação às temperaturas do substrato, sendo bem estabelecido que diversas espécies de lagartos utilizam mecanismos comportamentais para manter a temperatura corporal (Bogert, 1949; Bennett, 1980; Van Sluys *et al.*, 2004). Ajustes da temperatura corporal são necessários para que os animais encontrem uma faixa ótima de temperatura, na qual possam realizar com eficácia suas atividades, como forrageio, reprodução e interações sociais (Bogert, 1959). Nossos dados sugerem que os *Tropidurus torquatus*, de ambas localidades, podem realizar termorregulação ativa.

As temperaturas corporais preferidas, selecionadas no gradiente térmico no laboratório, foram as mesmas para os animais provenientes de ambos biomas (assim como as temperaturas corporal de atividade). Como o gradiente térmico de laboratório exclui as restrições ecológicas, que existiriam se os animais estivessem em seu ambiente natural, e mantém uma ampla gama de temperaturas, todas igualmente acessíveis, ele é um excelente preditor das temperaturas de preferência reais de um organismo (Angilletta e Werner, 1998). Desta forma, sugerimos que a espécie em questão apresenta temperaturas corporais preferidas filogeneticamente conservadas, apesar dos indivíduos ocuparem biomas distintos. Trabalhos que avaliaram a temperatura corporal preferida em lagartos, no laboratório, já demonstraram que a preferência térmica é conservada em alguns clados, inclusive em Tropidurinaes que ocupam ambientes contrastantes (Licht *et al.* 1966; Kohlsdorf e Navas, 2006), suportando nossa ideia. Kohlsdorf e Navas (2006) já sugeriram que,

as preferências térmicas são bastante conservadas em Tropicurinaes, embora ajustes evolutivos rápidos, de alguns graus Celsius, possam ocorrer entre as espécies.

Estudos têm indicado que as espécies sofrem influência de um importante componente filogenético na expressão de vários aspectos de sua fisiologia térmica, sendo a temperatura corporal uma característica filogenética, moldada ao longo da história evolutiva (Bogert, 1949; Hert *et al.*, 1983). Além da conservação da temperatura de preferência, a conservação da temperatura corporal de atividade de lagartos, também foi descrita em outros grupos, como Teídeos (Mesquita e Colli, 2003) e mesmo para outras populações de Tropicurídeos (Van Sluys *et al.*, 2004, Kiefer *et al.*, 2005). Desta forma, há um forte indicativo de que existe uma maior similaridade nas temperaturas corporais entre espécies de mesmo gênero ou família, mesmo que estas ocupem ambientes distintos, do que entre espécies correspondentes a grupos diferentes, que vivem simpatricamente.

No entanto, de acordo com Rocha *et al.*(2009), apesar da filogenia ser um importante componente na determinação da temperatura corpórea, os ambientes podem atuar como forte elemento, influenciando a expressão local da temperatura corpórea. Por este motivo, o fato de as temperaturas corporais de atividade, das populações por nós estudadas, terem sido as mesmas, deve ser avaliada com cautela, pois pode ser tanto resultado da influência filogenética, como do ambiente, sendo que temperaturas corporais de atividade diferentes, entre lagartos Tropicurinaes, já foram relatadas em indivíduos que habitam localidades com características climáticas e morfológicas diferentes (Kohlsdorf e Navas, 2006; Keifer *et al.*, 2005). Além do mais, outros parâmetros ambientais não medidos por nós,

como intensidade do vento, podem ter afetado a temperatura corporal de atividade dos lagartos nas duas populações.

A temperatura selecionada no laboratório, pela população do Sul do Brasil, foi significativamente menor do que a temperatura corporal de atividade no campo, sendo que o mesmo não ocorreu para os animais da restinga. Essa diferença observada na população dos Pampas pode possivelmente refletir a indisponibilidade de microclimas preferidos nos dias de coleta, sendo interessante ressaltar que a temperatura do ar, referente aos microclimas, foi elevada. Mesquita e Colli, (2003) observaram que diferenças entre as populações, em relação à temperatura corporal de atividade, podem refletir na verdade a disponibilidade do microclima e não a preferência por dado microclima. Para os animais do presente estudo, o que pode ter ocorrido é que a indisponibilidade de microclimas preferidos resultou na mesma temperatura corporal de atividade entre as populações.

Ambas as populações foram aclimatadas, no laboratório, em diferentes temperaturas (20, 25 e 35°C), mas nenhuma das temperaturas de aclimação surtiu efeito sobre a seleção da temperatura corporal preferida. Alguns estudos demonstraram que em lagartos de diferentes espécies a temperatura corporal preferida, no gradiente térmico, não é afetada pela aclimação térmica (Wilhoft e Anderson, 1959; Wheeler, 1986). No entanto, Wilhoft e Anderson (1960) demonstraram que, lagartos aclimatados às temperaturas de 12, 25 e 35°C, apresentam preferência térmica diferente apenas quando aclimatados a 35°C. Os autores explicam que este resultado pode ser devido ao fato de que a temperatura de aclimação de 35°C pode ter atingido ou ter sido muito próxima a gama de temperatura ótima dos lagartos, sugerindo que a exposição prolongada à essa temperatura deve ter desencadeado algum efeito deletério nos animais, como a

hipertrofia da glândula tireoide, levando à alterações na escolha da temperatura corporal preferida. Muito provavelmente as temperaturas que utilizamos para aclimação dos animais não atingiu essa faixa ideal de temperatura para os nossos lagartos, já que as mesmas estavam abaixo das temperaturas de atividade dos animais e também das temperaturas preferidas, o que não afetou a escolha no gradiente térmico.

Como sexo dos animais e massa corpórea são fatores que podem causar importantes influências na biologia térmica de lagartos e afetar a temperatura corporal dos mesmos (Maia-Carneiro e Rocha, 2013; Beal *et al*, 2014), nós resolvemos testar se existia alguma correlação entre esses fatores e as temperaturas selecionadas no laboratório, já que os animais coletados na restinga e nos Pampas exibiram uma diferença significativa entre suas massas corpóreas, além dessas massas diferirem significativamente também em relação ao sexo dos lagartos, em ambas localidades. Nossos dados mostram que a escolha da temperatura corporal no gradiente térmico por, *Tropidurus torquatus*, não está relacionada à massa ou ao sexo dos animais.

Bogert (1949) já havia demonstrado a inexistência de correlação entre massa corporal, sexo e temperatura corporal de atividade, em duas espécies de lagartos. Em adição, um estudo recente de Beal *et al.* (2014) demonstrou que, pelo menos na espécie de lagartos *Sceloporus jarrovi*, a massa corpórea não afetou a escolha da temperatura corporal preferida de machos e fêmeas, no gradiente térmico, quando alimentados ou em jejum, embora a temperatura corporal preferida tenha sido afetada pelo sexo, o que é explicado pelos autores por diferenças comportamentais entre machos e fêmeas.

Talvez para *Tropidurus torquatus*, a mesma temperatura corporal preferida em ambos os sexos também possa ser relacionada com atividades comportamentais, pois apesar dos machos dessa espécie serem territorialistas e defenderem seus territórios agressivamente (Pinto, 1999; Kohlsdorf *et al.* 2006), muitos dos comportamentos exibidos no campo para essa espécie, são semelhantes entre machos e fêmeas, podendo as fêmeas também serem agressivas e exibir comportamentos de defesa (Pinto, 1999; Scandelai, 2005), selecionando desta forma, temperaturas semelhantes para desempenhar as mesmas funções.

Em conclusão, sugerimos que a temperatura corporal preferida das duas populações de *Tropidurus torquatus*, avaliadas em nosso estudo, parece ser influenciada por fatores filogenéticos, mesmo ambas populações estando sujeitas a habitats com características marcadamente distintas. Em adição, verificamos que a temperatura preferida não é afetada por aclimação térmica, massa corporal ou sexo. Por fim, ainda propomos que as populações de *T. torquatus* estudadas, efetuam comportamentos de termorregulação, em busca de temperaturas corporais adequadas para o desempenho de suas atividades.

6.2. Respostas Ventilatórias e Metabolismo

Nossas análises nos mostraram que todas as variáveis investigadas, com exceção do V_T , tiveram influência da massa corpórea dos animais, sendo assim, algumas das diferenças anteriormente por nós observadas, entre as populações, se deram por conta de um efeito da massa e não por um efeito da população em si. Como no caso do consumo de oxigênio, onde os animais de Prado aparentavam apresentar um maior consumo em relação aos animais de Alegrete, mas essa

diferença era resultante da diferença corpórea entre os indivíduos, já que os animais de Prado eram significativamente menores que os de Alegrete. Como é bem estabelecido, a taxa metabólica específica tende a diminuir com o aumento da massa corpórea, mesmo em indivíduos da mesma espécie, sendo tal fato observado também em répteis (Bennett e Dawson, 1976; Hill *et al*, 2012). Depois das devidas correções, algumas das diferenças encontradas entre as populações desapareceram.

Em relação à fR, nós encontramos que a mesma foi praticamente constante nos animais de Prado, nas três temperaturas experimentais. No entanto, nos animais de Alegrete, a fR não apresentou alterações entre 20 e 25°C, mas diminuiu muito à 30°C, sendo significativamente diferente da fR nas demais temperaturas experimentais e também significativamente mais baixa da fR respiratória de Prado a 30°C. Embora muitos trabalhos com répteis tenham relatado que a fR é uma variável dependente da temperatura corporal, aumentando com o aumento da mesma (Frappel e Daniels, 1991; Andrade e Abe, 1999; Klein *et al*, 2002), outros trabalhos, realizados com diferentes espécies de répteis, também não encontraram efeito da temperatura corporal sobre a fR, em determinados intervalos de temperaturas (muitas vezes com temperaturas variando em até 10°C), como em lagartos e tartarugas marinhas (Dawson, 1960; Pough, 1969; Kraus e Jackson, 1980; Lutz *et al*, 1989).

Hudson e Bertram (1966) ao observarem que a frequência respiratória na espécie de lagarto *Lygosoma laterale* foi constante, em um intervalo de temperatura entre 26 e 33°C e que a mesma aumentou significativamente apenas em temperaturas superiores a 33°C, sugerem que nesses animais a fR só se eleva quando a temperatura corporal atinge níveis acima da temperatura corporal

preferida, como um meio de compensação para atender as exigências do organismo. Como observamos em nossos experimentos acerca da temperatura corporal preferida, *Tropidurus torquatus* apresenta uma preferência térmica entorno de 35°C, portanto, sugerimos que talvez alterações significativas da fR seriam observadas em temperaturas experimentais superiores a 35°C.

No entanto, não encontramos nenhum estudo mostrando que a fR pode diminuir quando sauropsidas ectotérmicos foram expostos à temperatura de 30°C, como ocorreu com os animais de Alegrete, sendo que tal queda independe da massa corporal. Entretanto, um trabalho de Giordano e Jackson (1973), foi observado uma queda da fR em iguanas verdes, à temperatura experimental de 35°C, em relação à temperatura de 30°C, embora essa diminuição aparentemente não tenha sido significativa. Mais estudos são necessários para entender tal resultado apresentado pela população de Alegrete. Com exceção desta diferença, ambas populações não apresentaram diferenças em suas frequências respiratórias.

Como observado por Frappell e Daniels (1991), a fR e o VT podem ser muito variáveis, diante às alterações de temperatura, sendo que a fR em particular, pode ser alterada pelo comprimento dos períodos não ventilatórios e pelo número dos eventos respiratórios durante os períodos ventilatórios. Aparentemente, a queda da fR nos animais de Alegrete se deu pelo aumento do número de apneias, durante os períodos em que se deram as medições.

O V_T não apresentou alterações significativas frente a nenhuma das temperaturas experimentais testadas. Esta não alteração do V_T frente alterações da temperatura corporal já foi observada em diversas espécies de lagartos (Nielsen, 1971; Bennett, 1973; Frappell e Daniels, 1991; Andrade e Abe, 1999). De acordo com Bennett (1973), um fato que possivelmente explicaria tal resultado é que

lagartos, quando em descanso, diante aumentos da temperatura corporal, geralmente não atendem à demanda crescente por oxigênio através do aumento da área de pulmão ventilado, mas sim aumentando a frequência respiratória ou aumentando a porcentagem de oxigênio extraído do ar ventilado. Como a fR respiratória não apresentou alterações significativas frente às alterações de temperatura (com exceção dos animais de Alegrete à 30°C), provavelmente esses animais podem ter a extração de O₂ aumentada nos pulmões.

Glass e Wood (1983), em uma revisão sobre a fisiologia respiratória de répteis, relataram que em lagartos, a ventilação geralmente apresenta uma correlação positiva com a temperatura, aumentando conforme a temperatura corporal aumenta. Entretanto, nossos dados mostram que nos animais de Prado, a V_E não sofreu alterações significativas com o aumento da temperatura, o que acreditamos ser resultado das não alterações de V_T e fR. Já para os animais de Alegrete, a V_E teve queda à temperatura experimental de 30°C, indo na contramão do que era esperado. Esta queda na V_E pode ter sido consequência da redução da fR nesta mesma temperatura, já que o V_T não foi diferente. O fato da V_E não aumentar com o aumento da temperatura também foi relatado em outros sauropsidas ecotérmicos, sendo relacionado com as não alterações da fR e/ou do V_T (Jackson, 1971; Lutz *et al*, 1989).

Um fato interessante foi que os animais de Alegrete apresentaram um maior V_T e também uma maior V_E, em relação aos animais de Prado. Como Frappell e Daniels (1991) explicam, o V_T é uma das variáveis que definem a V_E (além da fR e da relação dos períodos não ventilatórios pelos períodos ventilatórios), portanto nossos dados indicam que a maior V_E encontrada na população de Alegrete tenha sido decorrente desse maior V_T, já que a fR só foi diferente entre as duas

populações apenas à temperatura experimental de 30°C. O equivalente respiratório nos diz que animais de Alegrete hiperventilam em relação aos animais de Prado, já que esta variável foi significativamente superior para a população de Alegrete, sendo resultado da maior V_E neste grupo, enquanto que o consumo de O_2 foi o mesmo para as duas populações.

É bem estabelecido que as taxas do consumo de oxigênio são definidas por ajustes da ventilação pulmonar (aumentando ou diminuindo a fR e/ou V_t) ou por ajustes da extração de oxigênio nos pulmões (Chappell e Roverud, 1990). Diante este fato, ao olharmos nossos dados, sugerimos que talvez a extração de oxigênio nos pulmões, pelos animais de Alegrete, seja menor que a dos animais de Prado, já que os animais dos campos sulinos apresentaram um maior volume corrente e conseqüentemente uma maior ventilação que os animais da restinga, e por fim, uma mesma taxa metabólica. Talvez, os lagartos do Sul do Brasil necessitem ter uma maior ventilação de forma a obter o oxigênio necessário para atender as demandas metabólicas. Pode ser que os animais de Prado tenham adquirido outra estratégia para aumentar a captação de oxigênio, que não seja pelo aumento da V_E .

Em um trabalho de Bennett (1973), no qual foi avaliado o consumo de O_2 de duas espécies de lagartos (*Varanus exanthematicus* e *Sauromalus hispidus*), observou-se que as duas espécies apresentaram as variáveis ventilatórias (fR e V_T) em um mesmo patamar, mas que o consumo de O_2 era maior na espécie *V. exanthematicus*. Desta forma, o autor sugeriu que o maior consumo na espécie em questão foi resultante de uma melhor extração de O_2 nos pulmões da mesma. O que observamos em nossos dados pode acompanhar a mesma linha de raciocínio, no entanto o que é constante para as populações é o VO_2 , e o que difere é a ventilação.

A princípio, acreditávamos que talvez por ocuparem biomas tão diferentes, as duas populações exibiriam taxas metabólicas distintas, entretanto, após avaliarmos os dados ecológicos da espécie mais atentamente, parece coerente que as duas populações apresentem a mesma taxa metabólica, já que aparentemente esses animais podem ocupar, na natureza, microhabitats semelhantes. Entretanto, muitos fatores poderiam explicar a mesma taxa metabólica nas duas populações, como por exemplo, hábitos alimentares e comportamentais. Em relação à alimentação, temos que artrópodes (predominantemente insetos) são, em sua maioria, o item mais consumido pelos lagartos por nós estudados (Arruda *et al*, 2207; Siqueira *et al*, 2013) e durante a permanência dos animais no laboratório, a dieta dos mesmos se constitui de insetos também. Desta forma, não esperaríamos que os itens alimentares interferissem na taxa metabólica.

Os comportamentos envolvendo os hábitos de forrageio dos lagartos também podem ser levados em consideração, pois podem nos dar um vislumbre da atividade dos animais, se são mais ativos ou sedentários e, portanto, se despendem mais ou menos energia ao forragear, além do tipo de metabolismo (Pough *et al*, 2008). Para os animais de ambas localidades, o comportamento forrageador do tipo “senta-e-espera” é uma característica amplamente descrita para a espécie, tendo sido relatada em diversas populações de *T. torquatus*, inclusive nas localidades onde ocorreram as coletas (Araujo, 1987; Bergallo e Rocha, 1994; Arruda *et al*, 2207; Siqueira *et al*, 2013), sendo assim, a mesma taxa metabólica, encontrada para as populações, condiz com a mesma alimentação e o mesmo comportamento forrageador apresentado por ambas.

O único fator que influenciou o consumo de oxigênio da espécie em questão foi a temperatura experimental. Assim como relatado para diversas espécies de

ectotérmicos (Frappell e Daniels, 1991; Rocha e Branco, 1998; Toledo *et al.*, 2008), nós encontramos que em temperaturas mais baixas (20°C), o consumo de O₂ foi significativamente menor. Isto ocorre, pois em baixas temperaturas as exigências metabólicas são menores e o organismo não necessita captar muito oxigênio.

Entretanto, não encontramos diferenças no VO₂ entre as temperaturas de 25 e 30°C. Glass e Wood (1983), explicam que apesar VO₂ nos répteis aumentar com a temperatura corporal, sempre há exceções, pois há répteis que, quando em faixas de temperatura nas quais é normalmente ativo, o consumo pode não alterar, sendo um efeito espécie específico. Há casos em que até mesmo foi relatado uma diminuição do VO₂ com o aumento da temperatura, como no caso da espécie de crocodilo *Crocodylus niloticus*, que em temperaturas próximas a sua temperatura corporal preferida (30°C) há uma diminuição da taxa metabólica, provavelmente relacionada com a melhor eficiência metabólica, o que permitiria o animal reduzir o consumo de O₂ (Brown e Loveridge, 1981). Embora devemos tomar certas explicações com cautela, a falta de alteração do VO₂ à 30°C em *Tropidurus torquatus*, seja devido à uma maior eficiência do metabolismo a essa temperatura, por ser uma temperatura mais próxima à temperatura corporal preferida pelo animal. Mas não podemos descartar também a possibilidade de metabolismo anaeróbico.

As alterações no equivalente respiratório condizem com o relatado para outros ectotérmicos diminuindo com o aumento da temperatura corporal (Nielsen, 1961; Giordano e Jackson, 1973), devido ao aumento do consumo de oxigênio (Glass e Wood, 1983). Todavia, apesar de nossas especulações, os dados acerca da relação V_E/VO₂ devem ser tomados com cautela, uma vez que o *shunting* sanguíneo que ocorre em répteis (Glass e Wood, 1983) pode dificultar com que as análises acerca da eficiência da ventilação sejam feitas com precisão.

Em relação às temperaturas de aclimação, constatamos que as mesmas não tiveram efeito sobre as variáveis estudadas, com exceção do V_T , que apresentou valores significativamente maiores nos animais aclimatados à 20°C, em relação aos animais aclimatados a 25°C. Nós não encontramos trabalhos que tenham relatado alterações no volume corrente frente à aclimação a temperaturas mais frias o que torna difícil a interpretação deste resultado. Contudo, diversos trabalhos tem demonstrado a influencia da aclimação térmica sobre metabolismo em diversas espécies de ectotérmicos, frente à diferentes temperaturas experimentais, e os resultados não são convergentes, já que cada espécie parece responder a aclimação de uma forma (Dawson e Bartholomew, 1956; Holzman e McManus, 1973; Ragland *et al*, 1981; Al-Sadoon e Spellerberg, 1985). Nossos dados sugerem que *T. torquatus* não respondeu a aclimação, apresentando as mesmas taxas metabólicas para as três temperaturas de aclimação.

Em outras espécies de lagartos, apenas uma aclimação parcial à diferentes temperaturas foi observada, como por exemplo na espécie *Chalcides ocellatus*, na qual lagartos aclimatados à 10 e 30°C, respondem parcialmente a aclimação, já que apenas à temperatura experimental de 10°C que os grupos de aclimação diferem em suas taxas metabólicas, sendo a do grupo aclimatado à 10°C menor que a do grupo aclimatado a 30°C, e que em temperaturas mais elevadas, de 15 a 35°C, os grupos de aclimação não apresentam consumo de oxigênio diferente entre si (Al-Sadoon e Spellerberg, 1985). Os autores sugerem que como *C. ocellatus* é uma espécie não hiberna, mas que diminui sua atividade durante o inverno, a redução do consumo de oxigênio a 10°C apresentado pelo grupo aclimatado também a 10°C, pode parecer uma adaptação às baixas temperaturas, de modo que o metabolismo é reduzido no inverno.

Como *T. torquatus* é um lagarto ativo o ano todo, poderíamos sugerir que essa espécie não apresentou aclimação às diferentes temperaturas porque está sujeito, no ambiente, a essas mesmas temperaturas, sendo ativos em todas elas. Talvez, para manter seus padrões de atividade, eles tenham que sustentar as mesmas taxas metabólicas às diferentes temperaturas.

7. Conclusão

Diante nossos dados, sugerimos que *Tropidurus torquatus* pode ser uma espécie influenciada por fatores filogenéticos, já que ambas populações estudadas (Pampas e restinga) apresentaram a mesma temperatura corporal preferida, mesmo habitando biomas distintos, sendo preferência não influenciada por aclimação térmica, massa corporal ou sexo. Por fim, sugerimos que os lagartos coletados em Prado e Alegrete possam apresentar diferentes estratégias de para manter as mesmas taxas metabólicas, já que os animais da restinga exibem o mesmo consumo de oxigênio que os animais dos pampas, ventilando uma menor quantidade de ar. Sendo assim, nossa hipótese de que a espécie em questão, ao ocupar biomas distintos, apresentaria respostas de preferência térmica, ventilação e metabolismo diferentes, só se confirma em relação as respostas ventilatórias, as quais foram maiores nos animais de Alegrete. Por fim, concluímos que *T. torquatus* é uma espécie muito influenciada por fatores filogenéticos.

8. Referências Bibliográficas

AB'SÁBER, A.; Os Domínios de Natureza no Brasil – Potencialidades Paisagísticas, 2ªed, Ateliê Editorial, São Paulo, 2003.

ADOLPH, S.C.; PORTER, W.P.; Temperature, Activity, and Lizard Life Histories. **The American Naturalist**, v. 142, n. 2, p. 273-295, 1993.

AL-SADOON, M. K.; SPELLERBERG, I. F.; Comparison of thermal acclimation effects on the metabolism of *Chalcides ocellatus* (desert lizard) and *Lacerta vivipara* (cool-temperate lizard). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 81A, n. 4, p. 939-943, 1985.

ANDRADE, D. V.; AND ABE, A.S.; Gas exchange and ventilation during dormancy in the Tegu lizard *Tupinambis merianae*. **The Journal of Experimental Biology**. v. 202, p. 3677-3685, 1999.

ANGILLETA, M. J.; WERNER, L. Y.; Australian Geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. **Copeia**, v. 3, p.736-742, 1998.

ANGILLETTA, M. J., NIEWIAROWSKI, P. H.; NAVAS, C. A.; The evolution of thermal physiology in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**. v. 27, p. 249-268, 2002.

ARAUJO, A. F. B.; Comportamento alimentar dos lagartos: o caso do *Tropidurus* do grupo *torquatus* da Serra de Carajás, Pará (Sauria: *Iguanidae*). **Anais de Etologia**, v. 5, p. 189-197, 1987.

ARRUDA, D. A.; ARRUDA, J. L. S. DE; AUED, A. W.; CECHIN, S. T. Z.; A dieta de *Tropidurus torquatus* (Squamata: tropiduridae) Reflete a disponibilidade de presas no meio? In: Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 23 a 28 de Setembro de 2007, Caxambu – MG.

ARRUDA, J. L. S. DE; ARRUDA, D. A.; CECHIN, S. Z.; Notes On Geographic Distribution - Reptilia, Squamata, Tropiduridae, *Tropidurus torquatus*: Distribution extension. **Check List**, v. 4, n. 3, p.269–271, 2008.

BEAL, M. S.; LATTANZIO, M. S.; MILES, D. B.; Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation to sex and body size, **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 22, p.4220–4229, 2014.

BENNETT, A. F.; Ventilation in two species of lizards during rest and activity. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.46A, p.653-671, 1973.

BENNETT, A. F.; DAWSON, W. R.; 1976. Metabolism, p. 127-223. In C. Gans and W. R. Dawson [eds.] *Biology of the Reptilia*, Vol. 5 (Physiology A). Academic Press, New York.

BENNETT, A.F.; The thermal dependence of lizard behaviour. **Animal Behavioral**, v.28, n. 3, p.752–762, 1980.

BERGALLO, H. G.; ROCHA, C. F. D.; Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with diferente foraging tactics in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v.14, p. 312-315, 1993.

BERGALLO, H. G.; ROCHA, C. F. D.; Spatial and trophic niche differentiation in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with diferente foraging tactics. **Australian Journal of Ecology**, v. 19, p.72-75, 1994.

BOGERT, C. M.; Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. **Evolution**, v. 3, p.195-211, 1949.

BOGERT, C.M.; How reptiles regulate their body temperature. **Scientific American**, v. 200, p.105-120, 1959.

BRANCO, L. G.; WOOD, S.; Effect of temperature on central chemical control of ventilation in the alligator *Alligator mississippiensis*. **Journal experimental Biology**, v. 179, p. 261-272, 1993.

BROWN, C. R.; LOVERIDGE, J. P. The effect of temperature on oxygen consumption and evaporative water loss in *Crocodylus niloticus*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.69, p.51-57, 1981.

CHAPPELL, M. A.; ROVERUD, R. C.; Temperature effects on metabolism, ventilation, and oxygen extraction in a neotropical bat. **Respiration Physiology**, v.81, p. 401-412, 1990.

CLUSELLA-TRULLAS, S.; CHOWN, S. L.; Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. **Journal Comp Physiology B**, v. 183, p. 323-32, 2013.

DAWSON, W. R.; BARTHOLOMEW, G. A.; Relation of oxygen consumption to body weight, temperature, and temperature acclimation in lizards *Uta stansburiana* and *Sceloporus occidentalis*. **Physiological Zoology**, v. 29, n.1, p. 40-51, 1956.

DAWSON, W. R.; Physiological responses to temperature in the lizard *Eumeces obsoletus*. **Physiological Zoology**, v 33, n 2, p.87-103, 1960.

FRAPPELL, P.B.; DANIELS, C.B.; Temperature effects on ventilation and metabolism in the lizard, *Ctenophorus nuchalis*. **Respiration Physiology**, v. 86, p.257-270, 1991.

FROST, D.R., M. T. RODRIGUES, et al. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropoduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive Efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.21, n.3, p.352-371. 2001.

GIORDANO, R. V.; JACKSON, D. C.; The effect of temperature on ventilation in the green iguana (*Iguana iguana*). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 45A, p.235-238, 1973.

GLASS, M.L.; WOOD, S.C.; JOHANSEN, K. The application of pneumotachography in small unrestrained animals. **Comparative Biochemical Physiology**, v. 59A, n. 4, p. 425-427, 1978.

GLASS, M. L.; WOOD S. C.; Gas exchange and control of breathing in reptiles. **Physiological reviews**, v. 63, p. 232-270, 1983.

HERTZ, P.E.; HUEY, R.B.; NEVO, E.; Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. **Evolution**, v. 37, p.1075–1084, 1983.

HEATWOLE, H.; FIRTH, B. T.; WEBB, G. J. W.; Panting Thresholds of lizards – I. Some methodological and internal influences on the panting threshold of an Agamid, *Amphibolurus muricatus*. **Comparative Biochemistry Physiology**, v. 46A, p.799-826, 1973.

HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M.; Energy Metabolism. In: Animal physiology. 3 ed, 2012. p. 161-182.

HOLZMAN, N.; McMANUS, J. J.; Effects of acclimation on metabolic rate and thermal tolerance in the carpenter frog, *Rana vergatipes*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 45A, p. 833-842, 1973.

HUDSON, J. W.; BERTRAM, F. W.; Physiological responses to temperature in the ground Skink, *Lygosoma laterale*. **Physiological Zoology**, v. 39, n. 1, p. 21-29, 1966.

HUEY, R. B.; STEVENSON, R. D.; Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: discussion of approaches. **American Zoology**, v.19, p.357-366, 1979.

HUEY, R. B.; 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, pp. 25-91. In C. Gans and F. H. Pough (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, N.Y.

HUEY, R. B.; BENNETT, A. F.; Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. **Evolution**, v. 41, n. 5, p.1098-1115, 1987.

JACKSON, D. C.; The effect of temperature on ventilation in the turtle, *Pseudemys scripta elegans*. **Respiration Physiology**, v. 12, p.131-140, 1971.

JETZ ,W.; FINE, P.; Area and productivity of the world's biomes integrated over geological time predicts global patterns of vertebrate diversity. *PLoS Biology*; 2012.

JONES, R.M., 1982. How toads breathe: control of air flow to and from the lungs by the nares in *Bufo marinus*. **Respiration Physiology**, v. 49, n. 2, p 251-265, 1982.

KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M.; and ROCHA, C.F.D.; Body temperature of *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from coastal populations: Do body

temperature vary as long their geographic range? **Journal of Thermal Biology**, v. 30, p. 449-456, 2005.

KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D.; Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. **Acta Zoologica**, v. 88, p.81 – 87, 2007.

KIEFER, M.C.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D.; Clutch and egg size of the tropical lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) along its geographic range in coastal Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 86, n.12, p. 1376-1388, 2008.

KINKEAD, R., Episodic breathing in frogs: converging hypothesis on neural control of respiration in air breathing vertebrates. **American Zoology**, v. 37, p. 31-40, 1997.

KLEIN, W.; ANDRADE, D. V.; WANG, T.; TAYLOR, E.W. Effects of temperature and hypercapnia on ventilation and breathing pattern in the lizard *Uromastix aegyptius microlepis*, **Comparative Biochemistry and Physiology Part A**, v. 132, p. 847–859, 2002.

KOHLSDORF, T.; NAVAS, C.A.; Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropidurinae lizards. **Evolutionary Ecology**, v. 20, p. 549-564, 2006.

KOHLSDORF, T.; RIBEIRO, J. M.; NAVAS, C.; Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). **Phyllomedusa**, v. 5, n. 2, p. 109-118, 2006.

KRAUS, D.R. AND JACKSON, D.C.; Temperature effects on ventilation and acid-base balance of the green turtle. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, v. 239, p. 254-358, 1980.

LACERDA, L. D.; ARAÚJO, D. S. D., CERQUEIRA, R., TURCQ, B. Restingas, Origem, Estrutura, Processos. CEUFF, Niterói, 1984.

LIGHT, P.; DAWSON, W. R.; SHOEMAKER, V. H.; MAIN, A. R.; Observations on the thermal relations of western Australian lizards. **Copeia**, v. 1, p. 97-110, 1966.

LUTZ, P.L.; BERGEY, A.; BERGEY, M.; Effects of Temperature on Gas Exchange and Acid-Base Balance in the Sea Turtle *Caretta caretta* at rest and During Routine Activity. **Journal Experimental Biology**, v.144, p. 144-169, 1989.

MAIA-CARNEIRO, T.; ROCHA, C. F. D.; Influences of sex, ontogeny, and body size on the thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a restinga remnant in southeastern Brazil. **Journal of Thermal Biology**, v. 38, p. 41- 46, 2013.

MARCHIORI, J. N. C.; Fitogeografia do Rio Grande do Sul: Campos Sulinos. **Porto Alegre: EST edições**, p.110, 2004.

MELLO, M.O. de A.; Ecologia da Bahia e o reflorestamento. In: SIMPÓSIO FLORESTAL DA BAHIA, Salvador. Anais. Salvador: Secretaria da Agricultura, p.45-118; 1973.

MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; Geographical variation in the ecology of population of some Brazilian species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). **Copeia**, v.2003, p. 285-298, 2003.

MESQUITA, D. O.; COLLI, G. R.; VITT, J. L.; Ecological release in lizard assemblages of neotropical savanas. **Oecologia**, v. 153, p.185-195, 2007.

MORENO, José Alberto, Clima do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, **Secretaria da Agricultura**, 42p; 1961.

MORTOLA, J. P.; MASKREY, M.; Metabolism, Temperature, and Ventilation. **Comprehensive Physiology**, v.1, p. 1679-1709, 2011.

NAVAS, A. C.; Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. **Oecologia** v.108, p.617-626, 1996.

NIELSEN, B. On the regulation respiration in the reptiles. I. The effect of temperature and CO₂ on the respiration of lizards (*Lacerta*). **Journal Experimental Biology**, v. 38, p. 301-314, 1961.

NIMER, E., 1979. Climatologia do Brasil. IBGE, Rio de Janeiro.

- PEREIRA, O. J.; ARAÚJO, D. S. D.; Análise florística das restingas do estado do Espírito Santo e Rio de Janeiro, 2000. In: F. A. Esteves & L. D. Lacerda (Eds.). *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. NUPEM/UFRJ, Macaé, pp. 25-63.
- PINTO, A. C. S.; Dimorfismo sexual e comportamento social do lagarto *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) em uma área de Cerrado no Distrito Federal. Universidade de Brasília, Brasília. 1999.
- POUGH, F. H.; Physiological aspects of the burrowing of sand lizards (*Uma*, Iguanidae) and other lizards. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 31, p.869 – 884, 1969.
- POUGH, F. H.; JANES, C. M.; HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4ª Ed. São Paulo: Atheneu Editora, 2008.
- REEVES, R. B.; Temperature induced changes in blood acid-base status: pH and PCO₂ in a binary buffer. **Journal. Appl. Physiology**, v. 40, p. 752-761, 1976.
- REGLAND, I. M.; WIT, L. C.; SELLERS, J. C.; Temperature acclimation in the lizards *Cnemidophorus sexlineatus* and *Anolis carolinensis*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 70A, p. 33-36, 1981.
- RICKLEFS, R. E.; A Economia da Natureza. 5ª ed., Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2003.
- ROCHA, P. L.; BRANCO, L. G. S.; Seasonal changes in the cardiovascular, respiratory and metabolic responses to temperature and hypoxia in the bullfrog *Rana catesbeiana*. **Journal Experimental Biology**, v. 201,p. 761-768, 1998.
- ROCHA, C. F. D.; VAN SLUYS, M.; VRCIBRADIC, D.; KIEFER, M. C.; MENEZES, V. A.; SIQUEIRA, C. C.; Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. **Oecologia Bras**, v. 13, n. 1, p. 115-131, 2009.
- RODRIGUES, M. T. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *Torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, v.31 n.3, p.105-230. 1987.

SANTIN, J. M.; WATTERS, K. C.; PTNAM, R. W.; HARTZLER, L. K.; Temperature influences neural activity and CO₂/pH sensitivity of locus coeruleus neurons in the bullfrog, *Lithobates catesbeianus*. **American Journal Physiology Regul Integr Comparative Physiology**; v. 305, p. 1451-1464, 2013.

SCANDELAI, C. S.; Comportamento territorial e de corte do lagarto *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) na Ilha da Marambaia, Estado do Rio de Janeiro. Monografia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2005.

SEEBACHER, F.; FRANKLIN, C. E.; Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. **Phil. Trans. R. Soc. B**, v. 367, p. 1607–1614, 2012.

SINERVO, B.; MÉNDEZ-DE-LA-CRUZ, F.; MILES, D.B.; HEULIN, B.; BASTIAANS, E.; VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, M.; LARA-RESENDIZ, R.; MARTÍNEZ-MÉNDEZ, N.; LUCÍA CALDERÓN-ESPINOSA, M.; MEZA-LÁZARO, R. N.; ET AL.; Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. **Science**, v. 328, p. 894–899; 2010.

SIQUEIRA, C. C.; KIEFER, M. C.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D.; Variation in the diet of lizard *Tropidurus torquatus* along its coastal range in Brazil. **Biota Neotropica**, v.13, n. 3, p. 93-101, 2013.

SHINE, R. Egg-laying in cold climates: determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. **Journal of Evolutionary Biology**, v.12, p. 918-926, 1999.

TOLEDO, L. F.; BRITO, S. P.; MILSOM, W. K.; ABE, A. S.; ANDRADE, D. V.; Effects of season, temperature, and body mass on the standard metabolic rate of tegu lizards (*Tupinambis merrianae*). **Physiol. Biochem. Zool.** v. 81, n. 2, p.158-164, 2008.

VAN SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D.; GALDINO, C. A. B.; FONTES, A. F.; Diet, activity, and microhabitat use of two syntopic *Tropidurus* species (Lacertilia: Tropiduridae) in Minas Gerais, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 18, n. 4, p. 606-611, 2004.

WHEELER, P. E.; Thermal acclimation of metabolism and preferred body temperature in lizards. **Journal Thermal Biology**, v. 11, n. 3, p. 161-166, 1986.

WILHOFT, D. C.; ANDERSON, J. D.; Effect of acclimation on the preferred body temperature of the lizard, *Sceloporus occidentalis*. **Science**, n. 131, p. 610-611, 1959.

WIEDERHECKER, H. C.; PINTO, A. C. S. AND COLLI, G. R.; Reproductive Ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in highly Seasonal Cerrado Biome of Central Brazil. **Journal Herpetology**, v. 36, n. 1, p. 82-91., 2002.