



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO PAULO
Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas
Campus de Diadema



**O PAPEL DO CONSUMO ALIMENTAR NA TERMORREGULAÇÃO
COMPORTAMENTAL E NO BALANÇO DE ÁGUA NO LAGARTO
TROPIDURÍDEO *TROPIDURUS CATALANENSIS***

DYLAN J. PADILLA-PEREZ

Diadema, São Paulo, Brasil

Junho – 2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO PAULO
Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas
Campus de Diadema



**O PAPEL DO CONSUMO ALIMENTAR NA TERMORREGULAÇÃO
COMPORTAMENTAL E NO BALANÇO DE ÁGUA NO LAGARTO
TROPIDURÍDEO *TROPIDURUS CATALANENSIS***

DYLAN J. PADILLA-PEREZ

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade Federal de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

ORIENTADOR: Dr. CARLOS ARTURO NAVAS IANNINI

CO-ORIENTADOR: Dr. JOSE EDUARDO DE CARVALHO

Diadema, São Paulo, Brasil

Junho - 2019

Padilla-Perez, Dylan J.

O PAPEL DO CONSUMO ALIMENTAR NA TERMORREGULAÇÃO
COMPORTAMENTAL E NO BALANÇO DE ÁGUA NO LAGARTO
TROPIDURÍDEO *TROPIDURUS CATALANENSIS* / Dylan J. Padilla-Perez. --
Diadema, 2019.

24 f.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução - Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Evolução) - Universidade Federal de São Paulo
- Campus Diadema, 2019.

Orientador: Carlos Arturo Navas Iannini
Co-Orientador: Jose Eduardo de Carvalho

1. Balanço energético. 2. Desidratação. 3. Calor. 4. Tamanho da refeição
I. Título.

CDD 597. 95

Agradecimentos

Agradecemos ao Parque Estadual Fontes do Ipiranga por nos autorizar a coleta dos lagartos. Agradecemos também a Camila Tabares, Danilo Giacometti, Danilo Fernandes e Daniela Wilwert pela assistência no trabalho de campo. Igualmente agradecemos a todos os membros do laboratório de Eco-fisiologia e Fisiologia Evolutiva (USP) e a todos os membros do laboratório de Ecologia, Zoologia e Fisiologia Comparada (UNIFESP) pelos seus valiosos comentários sobre o projeto. Este estudo foi financiado em parte pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) - Código Financeiro 001 e pelas bolsas 2017/21747-8 e 2014/16320-7, da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Resumo

Modelos teóricos predizem que os lagartos após o consumo de uma refeição devem manter temperaturas corporais altas e constantes por meio de ajustes comportamentais. Ainda assim, a termorregulação comportamental pode ser afetada por outros fatores fisiológicos, como o estado de hidratação, a condição corporal ou pode entrar em conflito com a atividade locomotora dos animais. Assim, o comportamento termorregulatório de um lagarto deve ser o resultado de interações entre todos esses processos. Neste estudo, nosso objetivo foi investigar o papel da ingestão alimentar e o estado de hidratação na termorregulação comportamental e atividade locomotora no lagarto tropidurídeo *Tropidurus catalanensis*. Nós levantamos a hipótese de que a ingestão de alimentos pode influenciar a termorregulação comportamental através de uma interação com o estado de hidratação. Também formulamos a hipótese de que os lagartos devem se esforçar para gastar o mínimo de tempo possível para alcançar suas temperaturas corporais preferidas a fim de defender outras funções fisiológicas e/ou ecológicas. Para testar as nossas hipóteses, combinamos trabalho de campo e experimentos de laboratório para medir as temperaturas ambientais preferenciais e as distâncias totais percorridas dos lagartos em estados alimentados e em jejum e com estado de hidratação variável. Nossos resultados mostraram que o consumo de alimentos e a condição corporal dos lagartos foram os indicadores mais importantes de suas temperaturas ambientais preferidas. Em contraste, a osmolalidade plasmática por si só, ou a interação entre a osmolalidade plasmática e o consumo de alimentos, não tiveram um efeito importante nas preferências térmicas dos lagartos. Além disso, encontramos que as distâncias totais percorridas pelos lagartos não foram afetadas por nenhum dos preditores testados. Fornecemos novo conhecimento sobre até que ponto a interação entre o consumo de alimento e o estado de hidratação pode influenciar a termorregulação comportamental e a atividade locomotora em uma espécie de lagarto que escapa ao padrão de espécies comumente estudadas (por exemplo, répteis do deserto). Nossos resultados são importantes para entender a termo-hidrorregulação e a tomada de decisão em lagartos.

Palavras-chave: Balanço energético, desidratação, calor, tamanho da refeição, Tropiduridae.

Abstract

Theoretical models predict that lizards after meal consumption must maintain high and constant body temperatures by making behavioral adjustments. Still, behavioral thermoregulation can be affected by other physiological factors such as the hydration state, body condition or can conflict with the locomotor activity of animals. Hence, the thermoregulatory behavior of a lizard should be the result of interactions among all these physiological and ecological processes. In this study we aimed to investigate the role of food intake and the hydration state on behavioral thermoregulation and locomotor activity in the tropidurid lizard *Tropidurus catalanensis*. We hypothesized that food intake can influence behavioral thermoregulation via an interaction with the hydration state. We also hypothesized that lizards should endeavor to spend as little time as possible to reach their preferred body temperatures in order to defend other physiological and/or ecological functions. We combined field work and laboratory experiments in order to measure preferred environmental temperatures and total traveled distances of the lizards in fed and fasted states and with variable hydration state. Our results showed that food consumption and body condition of the lizards were the most important predictors of their preferred environmental temperatures. In contrast, either plasma osmolality by itself, or the interaction between plasma osmolality and food consumption did not have an important effect on the thermal preferences of lizards. Also, we found that the total traveled distances of lizards were unaffected by any of the predictors tested. We provided novel insights on the extent to which the interaction between meal consumption and the hydration state can influence behavioral thermoregulation and locomotor activity in a species of lizard that escapes the pattern of species commonly studied (e.g., desert reptiles). Our findings should be important to understand thermo–hydroregulation and decision making in lizards.

Key words: Energy balance, dehydration, heat, meal size, Tropiduridae.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. MATERIAIS E MÉTODOS	11
2.1. REGIME DE MANUTENÇÃO	11
2.2. DESCRIÇÃO DOS TRATAMENTOS.....	11
2.3. EXPERIMENTOS DE TEMPERATURA PREFERENCIAL E ATIVIDADE LOCOMOTORA .	12
2.4. COLETA DO SANGUE.....	12
2.5. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	13
3. RESULTADOS	15
3.1. EFEITOS DA INGESTÃO DE ALIMENTOS E DA OSMOLALIDADE PLASMÁTICA NA TEMPERATURA PREFERENCIAL.....	15
3.2. EFEITOS DA INGESTÃO ALIMENTAR E DA OSMOLALIDADE PLASMÁTICA NA DISTÂNCIA TOTAL PERCORRIDA DOS LAGARTOS	16
4. DISCUSSÃO	18
5. REFERÊNCIAS	21

1. Introdução

A disponibilidade de água e alimentos varia muito no espaço e no tempo, influenciando na manutenção do balanço hídrico e no balanço energético dos animais e impulsionando a evolução de diferentes características nestes animais para lidar com ambientes em constante mudança (Rozen-Rechels et al., 2019). Em répteis, a temperatura pode limitar os benefícios energéticos restringindo as taxas de reação bioquímica que suportam processos fisiológicos, como a digestão (Little e Seebacher, 2016). Como os padrões de consumo, digestão e conversão de alimentos em biomassa dependem fortemente da temperatura corporal (Angilletta, 2001; Greenwald e Kanter, 1979; Waldschmidt et al., 1986), os répteis após o consumo de alimentos devem manter temperaturas corporais relativamente altas e constante por meio de ajustes comportamentais; por exemplo, selecionando microhabitats com condições térmicas apropriadas (Cowles e Bogert, 1944; Huey e Slatkin, 1976). No entanto, a seleção de altas temperaturas ambientais às vezes é acompanhada por uma demanda conflitante com uma potencial perda de água, especialmente quando a água é limitada temporal e espacialmente no ambiente, ou quando o número de competidores aumenta, levando a uma maior exploração, bem como a interferência competitiva por água entre os indivíduos (Owen-Smith e Goodall, 2014; Rozen-Rechels et al., 2019; Valeix et al., 2008). Por exemplo, os lagartos que termorregulam em áreas abertas e secas geralmente estão em contato com ar quente e seco, o que aumenta a taxa metabólica (Christian e Bedford, 1995), aumentando assim a perda de água pulmonar e cutânea, cuja soma pode impor um considerável custo de dessecação para os animais. Curiosamente, a água da dieta (isto é, a água presente na refeição consumida) pode constituir uma porção considerável da ingestão de água de um organismo (Lillywhite, 2017). De fato, algumas espécies de lagartos podem contar com suficiente água na dieta para manter o equilíbrio hídrico (Nagy et al., 1991). Mas esta não é uma característica geral dado que algumas espécies não podem adquirir água de seus alimentos (Davis e DeNardo, 2007, 2009, 2010). Assim, dada a variação existente entre as espécies, investigar até que ponto a interação entre o consumo de refeições e o estado de hidratação influencia a termorregulação comportamental pode ser importante para entender a termo-hidrorregulação e a tomada de decisão em lagartos.

Segundo um modelo de custo-benefício, a termorregulação comportamental seria exibida pelos lagartos quando os benefícios energéticos e ecológicos dessa conduta excedem os custos (Huey e Slatkin, 1976). A manutenção de uma temperatura corporal relativamente

alta combinada com alimentos prontamente disponíveis pode ser importante para os lagartos porque os répteis com alimentos abundantes crescem melhor a uma temperatura relativamente alta. No entanto, se o alimento se torna restrito, a temperatura ideal para o crescimento cai abaixo da de um animal com acesso irrestrito a alimentos (Brett, 1971; Elliott, 1982; Jonassen et al., 1999, Angilletta, 2011). Da mesma forma, a água também é um recurso importante para os lagartos, pois constitui o solvente das reações bioquímicas e um fluido vital para o abastecimento nutricional das células (Chaplin, 2006). Em conjunto, manter condições de temperatura e hidratação apropriadas é, portanto, crucial para as reações bioquímicas e para o metabolismo celular (Rozen-Rechels et al., 2019). Mas, os lagartos fazem mais do que manter a hidro-termorregulação, eles devem também evitar os predadores, defender os territórios e atrair os parceiros, as quais são atividades que envolvem a atividade locomotora dos animais. Quando a termorregulação entra em conflito com essas outras atividades, um indivíduo incorre em um custo de oportunidades perdidas (Angilletta, 2009). Dado um custo de oportunidades perdidas, os indivíduos devem se esforçar para gastar o mínimo de tempo possível para alcançar suas temperaturas corporais preferidas (Angilletta, 2009). De acordo com o anterior, tem sido demonstrado que os lagartos são capazes de detectar diferenças nas propriedades térmicas dos microhabitats, de modo que eles podem selecionar o microhabitat que oferece a taxa mais rápida de aquecimento (Belliure e Carrascal, 2002).

O lagarto tropidurídeo *Tropidurus catalanensis* representa um bom modelo para este estudo, pois, além de ser relativamente abundante no município de São Paulo, apresenta uma notável capacidade de termorregulação comportamental (por exemplo, se expondo ao sol). Observações de campo indicam que os indivíduos são capazes de se alimentar de uma variedade de itens, desde flores até outras espécies de lagartos (observações pessoais dos autores). Além disso, a distribuição dessa espécie inclui localidades onde os indivíduos podem passar por longos períodos sem água no ambiente, como no Cerrado brasileiro ou em áreas urbanas, onde as populações desta espécie têm sido introduzidas. Neste estudo, nosso objetivo foi investigar os efeitos do consumo alimentar e estado de hidratação sobre a termorregulação comportamental e a atividade locomotora no lagarto *T. catalanensis*. Nesse sentido, levantamos a hipótese de que existem duas maneiras possíveis pelas quais a ingestão de alimentos e o estado de hidratação podem interagir para determinar a temperatura preferida dos lagartos; 1) se a ingestão de alimentos fornece água aos animais, então esperamos que os lagartos desidratados selecionem temperaturas mais altas do que os lagartos desidratados não alimentados, e 2) se a ingestão de alimentos e o processo subsequente de digestão exigem, mas não fornecem água

para os animais, então esperamos que lagartos alimentados desidratados selecionem temperaturas ambiente mais baixas que os lagartos não-alimentados e desidratados. Além disso, o consumo de alimentos às vezes compromete a atividade locomotora dos animais. A termorregulação comportamental mediada pelo consumo de alimentos provavelmente limita os lagartos a permanecer mais tempo em microhabitats com altas temperaturas a fim de otimizar a digestão. No entanto, os lagartos devem gastar o mínimo de tempo possível para atingir a temperatura corporal desejada, de forma que possam evitar um custo de oportunidade perdida. Portanto, previmos que lagartos em estados alimentados e em jejum teriam a mesma atividade locomotora.

2. Materiais e Métodos

2.1. Regime de manutenção

Foram coletados 28 lagartos entre janeiro e agosto de 2018 em duas localidades diferentes: o Parque Continental e o Parque Estadual Fontes do Ipiranga, no município de São Paulo, Brasil. Ambas as localidades correspondem a áreas urbanas onde as populações das espécies de estudo foram introduzidas. Transportamos os lagartos para o laboratório do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, onde foram mantidos em uma sala a temperatura ambiente com ciclo 12:12h dia/noite. Alojamos os lagartos individualmente em caixas plásticas (51 x 40 x 13 cm), com água *ad libitum* e alimentos oferecidos de acordo com o tratamento. Usamos uma lâmpada de halogênio de 100 W como fonte de calor. A manutenção dos animais e experimentos foram realizados com a autorização do Comitê de Ética para o Uso de Animais da Universidade Federal de São Paulo (CEUA nº 5791280218) e do ICMBio (Instituto Chico Mendes-IBAMA).

2.2. Descrição dos tratamentos

Antes de começar com os tratamentos, primeiro pesamos e medimos o comprimento rosto-cloaca (SVL) de todos os lagartos usando uma fita métrica. Em seguida, os separamos aleatoriamente em dois grupos de 14 indivíduos e selecionamos um desses grupos no qual alimentamos regularmente a todos os lagartos a cada três dias durante a primeira semana após coleta. A dieta foi composta por uma quantidade de baratas suficiente para produzir uma refeição equivalente a 5% da massa corporal de cada lagarto (referido aqui como “lagartos alimentados”), enquanto o outro grupo não recebeu nenhum alimento (aqui referido como “lagartos não alimentados”). Durante a segunda semana após coleta, manipulamos o nível de hidratação dos lagartos nos dois grupos. Assim, selecionamos aleatoriamente metade dos lagartos ($n = 7$) dentro de cada grupo para moderadamente desidratá-los, negando o acesso à água por um período de tempo suficiente para reduzir sua massa corporal em pelo menos 10-15%. No grupo de lagartos que vinham sendo alimentados regularmente, também negamos o alimento, dado que uma das nossas premissas era que eles poderiam reidratar através de água dietética e metabólica. A outra metade dos lagartos nos dois grupos (alimentados e não alimentados) foi mantida com água *ad libitum* (e alimento regular no caso do grupo de lagartos alimentados). No final dos tratamentos, pesamos novamente os lagartos para nos certificarmos de que certamente controlamos a massa corporal dos lagartos em cada um dos grupos.

2.3. Experimentos de temperatura preferencial e atividade locomotora

Para medir a termorregulação comportamental e a atividade locomotora dos lagartos, usamos um Gradiente Térmico independente TGT2 da Bioseb. Adotamos a temperatura (ambiente) preferencial selecionada pelos lagartos dentro de um gradiente térmico como um proxy da termorregulação comportamental. Da mesma forma, usamos a distância total percorrida dos lagartos ao longo do gradiente como a variável operacional da atividade locomotora. A temperatura preferida selecionada no gradiente térmico é uma boa medida da termorregulação comportamental, dado que a seleção do microclima é uma das principais formas em que os lagartos e outros répteis ajustam a sua temperatura corporal (por exemplo, Reinert, 1993). O gradiente térmico consistiu em uma caixa retangular de alumínio (133 x 17 x 14 cm), com um topo de acrílico perfurado para permitir a ventilação e observação do lagarto. Colocamos este dispositivo em uma sala com temperatura controlada a 25°C e 50% de umidade relativa. Utilizamos o software fornecido pelo fabricante Bioseb para estabelecer um gradiente térmico linear composto por 20 zonas de temperatura, com a temperatura mais baixa ajustada a 10°C e a mais quente a 40,7°C através da qual os animais estavam livres para se movimentar de forma livre. Conectamos uma câmera de vídeo ao gradiente para filmar continuamente os lagartos. Desse modo, medimos o tempo gasto pelos lagartos em cada zona de temperatura, juntamente com a distância total percorrida ao longo do gradiente. Introduzimos os lagartos um por um, a partir de um dos dois grupos descritos na seção “2.2 Descrição dos tratamentos”, dentro do gradiente e registramos a posição do animal a cada minuto após 30-60 min para minimizar os erros associados ao manuseio. Portanto, a temperatura preferida de um lagarto foi a temperatura média ponderada das zonas em que os lagartos gastaram tempo durante 5 horas de observação. É importante mencionar que todos os experimentos começaram às 9:00 da manhã e quando selecionamos um lagarto do grupo alimentado, o alimentamos 10 minutos antes do início do experimento. Também selecionamos aleatoriamente a posição do gradiente em que introduzimos os animais (zona fria, no meio ou zona quente do gradiente).

2.4. Coleta do sangue

Depois de terminar as medições da temperatura preferencial e movimentação dos lagartos, extraímos aproximadamente 0,1 ml de sangue de cada lagarto por cardiocentese, usando uma seringa heparinizada de 1 ml. O tempo total para amostragem de sangue foi

tipicamente inferior a 5 min. Imediatamente centrifugamos amostras de sangue a 4.000 g por 3 min para separar o plasma das células sanguíneas. Separamos o plasma (30 uL) em um recipiente e o congelamos a -80°C por máximo 1 semana para medir a osmolalidade do plasma. Medimos a osmolalidade de 3 alíquotas (10 µL cada) de plasma por lagarto usando um osmômetro de vapor de água Wesscor Inc. Evitamos coletar amostras de sangue da veia caudal porque a contaminação linfática é possível por esse método (Hernandez-Diver, 2006). Ao realizar cardiocentese, conseguimos coletar um volume maior de sangue e nenhum dos lagartos foi ferido.

2.5. Análises estatísticas

Primeiramente, modelamos (modelos lineares) os efeitos da ingestão de alimentos e da osmolalidade plasmática nas temperaturas preferidas dos lagartos. Assim, adotamos as temperaturas ambientais preferidas selecionadas pelos lagartos como nossa variável de resposta. Da mesma forma, adotamos o consumo alimentar (fator) e a osmolalidade plasmática (variável contínua) como nossos preditores. Como a manipulação do estado de hidratação dos lagartos alterou massa corporal final deles, também incluímos a condição corporal (variável contínua) como preditor para controlar seu possível efeito em nossa variável resposta. Para fazer isso, usamos um índice de condição corporal (M, “o índice de massa escalado”) o qual é um bom indicador do tamanho relativo das reservas de energia e outros componentes do corpo (Peig e Green, 2009). Posteriormente, ajustamos um conjunto de modelos candidatos (incluindo o modelo nulo, em que a temperatura preferida foi descrita por um único parâmetro, a média geral) e executamos um procedimento de cálculo de médias condicional pelo qual definimos um ponto de corte <5 para o delta do Akaike e calculamos a média de todos os modelos dentro deste ponto de corte. Além disso, calculamos a importância relativa de cada uma de nossas variáveis preditoras, o qual representa a soma dos pesos entre todos os modelos que incluem cada preditor (Bartón, 2019).

Usamos o mesmo procedimento mencionado acima para modelar os efeitos do consumo alimentar e o estado de hidratação na atividade locomotora dos lagartos. Neste caso, nossos preditores foram os mesmos que os anteriores, mas adotamos as distâncias totais percorridas dos indivíduos como nossa variável de resposta. Finalmente, como análise descritiva, calculamos os valores médios para a temperatura preferida, osmolalidade plasmática e distâncias percorridas totais dos lagartos, a fim de fornecer dados para comparar com os da

literatura existente. Realizamos todas as análises usando o software R 3.6.1 para Mac OS X GUI (R Core Team, 2019).

3. Resultados

3.1. Efeitos da ingestão de alimentos e da osmolalidade plasmática na temperatura preferencial

Nossos resultados sugerem que o índice de condição corporal e o consumo de alimentos foram os preditores mais prováveis das temperaturas ambientais preferidas selecionadas pelos lagartos. A probabilidade de que o índice de condição corporal dos lagartos determinasse sua temperatura preferencial foi relativamente alta (0,86), com base na soma dos pesos do Akaike (probabilidades do modelo) dos modelos que incluíam essa variável. Encontramos uma relação linear positiva entre o índice de condição corporal e a temperatura preferencial, o que significa que a temperatura preferencial dos lagartos aumentou à medida que o índice de condição corporal também aumentou (Figura 1 A). Da mesma forma, o consumo de alimentos teve uma probabilidade de 0,62 de determinar as temperaturas preferenciais dos lagartos. Nossos resultados mostraram que os lagartos após o consumo de refeições selecionaram uma temperatura ambiental mais alta do que os lagartos em estado de jejum (Figura 1 B). No entanto, a interação entre essas duas variáveis apresentou uma probabilidade relativamente baixa de determinar a temperatura preferencial dos lagartos (0,19) (Figura 1 C). Curiosamente, a osmolalidade plasmática também teve uma probabilidade relativa baixa de afetar a temperatura preferencial de nossas espécies em estudo (0,03).

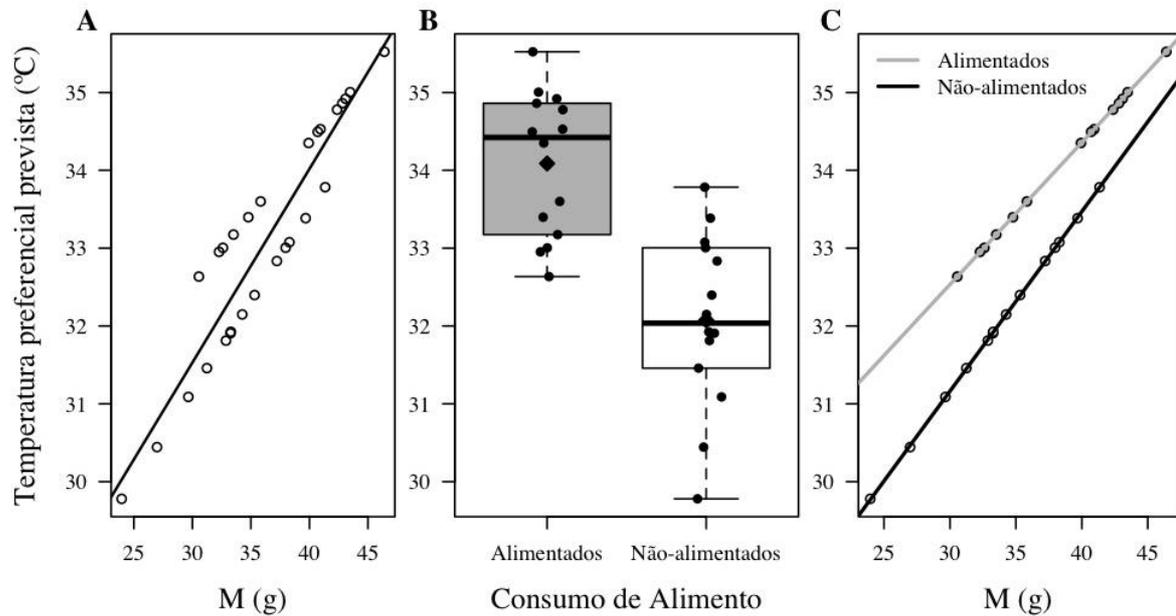


Figura 1. Os preditores mais importantes da temperatura preferencial selecionada pelo lagarto *Tropicurus catalanensis* foram o índice de condição corporal (A), o consumo de alimento (B) e a interação entre o índice de condição corporal e o consumo alimentar (C). Os diamantes na figura (B) representam valores médios, as linhas horizontais dentro das caixas representam valores da mediana e os círculos representam os valores previstos pelo modelo.

A temperatura preferencial selecionada pelos lagartos alimentados no gradiente térmico variou desde 29,210 até 37,316 °C, com um valor médio de 34,320 °C. Da mesma forma, a temperatura selecionada pelos lagartos não alimentados no gradiente térmico variou desde 28,6 até 37,745 °C, com um valor médio de 31,842 °C. A diferença na temperatura preferencial entre os grupos experimentais foi de 2,478 °C. Além disso, a osmolalidade plasmática de lagartos alimentados em condições de cativeiro variou desde 291 até 420 mOsm/Kg, com um valor médio de 370 mOsm/Kg. Em contraste, a osmolalidade plasmática dos lagartos não alimentados variou desde 332,3 até 523 mOsm / Kg, com um valor médio de 381,757 mOsm/Kg. A diferença na osmolalidade entre os grupos experimentais (alimentados vs não alimentados) foi de 10,95 mOsm/Kg.

3.2. Efeitos da ingestão alimentar e da osmolalidade plasmática na distância total percorrida dos lagartos

Encontramos que o modelo nulo, em que a temperatura preferida é descrita por um único parâmetro, a média geral, foi o modelo mais provável que se ajusta aos nossos dados. Ainda assim, o índice de condição corporal e a osmolalidade plasmática mostraram leves

probabilidades de afetar as distâncias totais percorridas dos lagartos (0,32 e 0,20; respectivamente). De acordo com os nossos resultados, as distâncias totais percorridas pelos lagartos diminuíram linearmente à medida que a condição corporal deles também diminuiu (Figura 2 A). Curiosamente, a osmolalidade plasmática dos lagartos não teve uma influência clara em suas temperaturas preferidas, dado que o tamanho do efeito dessa variável foi muito próximo de zero (Figura 2 B).

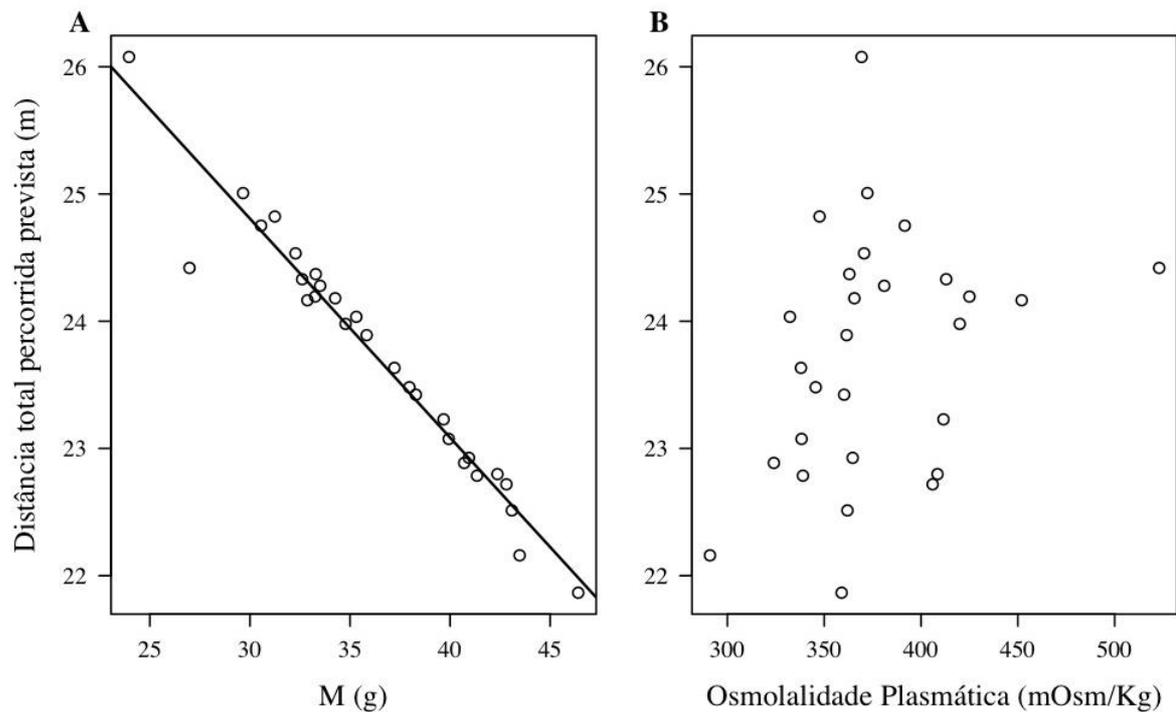


Figura 2. A distância total percorrida pelos lagartos foi levemente determinada pelo índice de condição corporal (A) e pela osmolalidade plasmática (B).

A distância total percorrida pelos lagartos alimentados variou desde 1,625 até 44,980 m, com uma média de 22,366 m. Para os lagartos não alimentados, esta variável variou desde 6,11 até 55,51 m, com média de 25,099 m. A diferença de média entre os dois grupos foi de 2,732 m.

4. Discussão

Modelos de termorregulação ótima baseada em custos e benefícios energéticos predizem que animais ectotérmicos que termorregulam ajustam sua temperatura corporal em função da disponibilidade de alimento (por exemplo, ver Elliot, 1982; Huey, 1982). De acordo com isto, vários estudos têm mostrado que os répteis selecionam temperaturas corporais mais altas depois de se alimentarem no laboratório ou no campo (Cowles e Bogert, 1944; Regal, 1966; Moll e Legler, 1971; Cogger, 1974; Schall, 1977, Bradshaw et al., 1980). Consistente com as pesquisas citadas previamente, encontramos neste estudo que os lagartos alimentados termorregularam mais ativamente em comparação com os lagartos não alimentados, o que corrobora o fato de que diferentes processos fisiológicos têm diferentes temperaturas ótimas (Bustard, 1967b; Pough, 1974, 1980; Lang, 1979). A taxa na qual o alimento é processado aumenta com a temperatura, mas depois se torna estável em algum valor (Hainsworth e Wolf, 1978; Huey, 1982); quanto mais alta a taxa digestiva, mais a energia bruta ganha por unidade de tempo. No entanto, a energia total por unidade de tempo deve ser máxima na temperatura em que o ganho bruto menos o custo metabólico é máximo (Huey, 1982). Curiosamente, não encontramos um efeito importante nem do estado de hidratação em si, nem da interação entre o estado de hidratação e o consumo de alimentos. Embora não tenhamos quantificado a quantidade de água obtida da dieta, o fato de não haver um efeito importante do estado de hidratação na termorregulação comportamental indica que os lagartos provavelmente não dependem da água da dieta ou metabolicamente produzida para eles termorregularem, ou também é possível que o nível máximo de desidratação obtido em nossos experimentos fosse insuficiente para que os lagartos gerassem diferentes respostas em suas preferências térmicas. Em contraste, nossos resultados sugeriram que a condição corporal foi um melhor preditor de termorregulação comportamental. Ou seja, os indivíduos termorregularam mais ativamente à medida que sua condição corporal melhorou. Mas, o padrão de seleção de temperatura dos lagartos com diferentes condições corporais permaneceu o mesmo independentemente do consumo de alimentos. A combinação de uma boa condição corporal e uma temperatura relativamente alta pode favorecer as taxas de crescimento, aumentando as chances de um indivíduo manter a temperatura corporal próxima da temperatura média de atividade, aumentando o tempo de forrageamento e, conseqüentemente, sua taxa de digestão, (Ballinger, 1977; Sinervo 1990; Grant e Dunham, 1990), produzindo taxas de crescimento mais rápidas.

Observações comportamentais em várias espécies de répteis relatam que a temperatura

corporal preferencial aumenta durante a digestão (Huey 1982; Peterson et al. 1993; Dorcas et al. 1998; Sievert e Andreadis, 1999). No entanto, as preferências térmicas durante o período pós-prandial são altamente variáveis entre as espécies de répteis e dependem de muitos fatores, como os custos energéticos das altas temperaturas corporais (Schuler et al., 2011). Enquanto nós descobrimos que o consumo de alimentos levou os indivíduos do lagarto *Tropidurus catalanensis* a termorregularem, Schuler e colaboradores em (2011) descobriram que tanto a temperatura média quanto a máxima (33 ° e 35 °C, respectivamente) não foram afetadas pelo estado metabólico do lagarto *Sceloporus jarrovi*. Isto sugere que os benefícios de forragear efetivamente, fugir de predadores e defender territórios às vezes superam o custo energético de uma temperatura corporal alta durante o jejum. Da mesma forma, Van Berkel e Clusella-Trullas (2018) mostraram que a termorregulação comportamental é altamente repetível, mas não é afetada pelo estado digestivo no lagarto *Agama atra*.

A alimentação é um processo vital requerido que algumas vezes entra em conflito com a atividade locomotora. A interação entre o carregamento de peso resultante da ingestão de uma presa grande e atividade locomotora de um animal fornece um modelo familiar de tal demanda conflitante, que beneficia um processo em detrimento do outro (Davis e DeNardo, 2007). Nesse contexto, a carga adicional associada ao consumo de refeições pode alterar a atividade locomotora, resultando também na redução da capacidade de forrageamento ou aumento do risco de predação ou ambos (Garland e Arnold, 1983; Huey e Hertz, 1984; Mehta, 2006). No entanto, essa demanda conflitante é mais provável de ocorrer em espécies que possuem a capacidade de ingerir presas > 25% de sua massa corporal, o que não é o caso do lagarto *T. catalanensis*. Nossos resultados apoiam a ideia mencionada acima, dado que encontramos neste estudo que o modelo nulo foi o modelo mais provável que descreve a atividade locomotora em nossa espécie em estudo. Os lagartos alimentados provavelmente gastaram o menor tempo possível para alcançar a temperatura corporal preferencial, de modo que puderam compensar qualquer custo da oportunidade perdida. Neste caso, o fato de ambos os grupos terem apresentado a mesma atividade locomotora provavelmente reflete os ajustes comportamentais para procurar refugio ao longo do gradiente ou para melhorar sua capacidade de forrageio.

Os processos fisiológicos podem ter diferentes sensibilidades, mesmo quando as temperaturas ideais são semelhantes (Huey, 1982). Por um lado, mantendo altas temperaturas corporais durante a digestão, o lagarto *T. catalanensis* pode aumentar sua capacidade de crescimento, como previsto pela teoria de história de vida (Brett, 1971; Elliott, 1982; Jonassen

et al., 1999). Por outro lado, os lagartos devem se esforçar para gastar o menor tempo possível para alcançar as temperaturas corporais preferencias, mesmo quando os indivíduos estão em estados alimentados ou em jejum, a fim de defender sua capacidade de desempenhar outras funções críticas, como a locomoção. Assim, deviera-se esperar uma atividade locomotora semelhante em lagartos alimentados e não alimentados. Além disso, o fato de que o estado de hidratação pode influenciar a preferência térmica tem sido bem documentado em anfíbios (Preest e Pough, 1989; Malvin e Woods, 1991; O'Connor e Tracy, 1992), mas ainda faltam evidências diretas para uma relação similar entre répteis (Ballinger et al. 1970, Mautz, 1982), especialmente nas espécies tropicais e subtropicais. Em particular, a termorregulação comportamental no lagarto *T. catalanensis* não foi afetada pelo estado de hidratação dos indivíduos, mas foi levemente afetada por sua condição corporal. A pressuposto básico da condição corporal é que indivíduos mais pesados devem ter mais sucesso em explorar seu ambiente do que os mais leves, como consequência da inércia térmica.

5. Referências

- Angilletta, M.J., 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta, M.J., 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology*. 82, 3044–3056.
- Ballinger, R.E., 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628–635.
- Belliure, J., Carrascal, L.M., 2002. Influence of heat transmission mode on heating rates and on the selection of patches for heating in a Mediterranean lizard. *Physiological and Biochemical Zoology*. 75:369–376.
- Bradshaw, S.D., Gans, C., Saint Girons, H., 1980. Behavioral thermoregulation in a pygopodid lizard, *Lialis burtonis*. *Copeia* 1980, 738–743.
- Brett, J.R., 1971. Energetic responses of salmon to temperature: a study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* 11, 99–113.
- Bustard, H.R., 1967b. Activity cycle and thermoregulation in the Australian gecko *Cehyra variegata*. *Copeia*. 753–758.
- Chaplin, M., 2006. Do we underestimate the importance of water in cell biology? *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 7, 861–866.
- Christian, K.A., Bedford, G.S., 1995. Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in tropical Australia. *Ecology*. 76 (1), 124–132.
- Cogger, H.G., 1974. Thermal relations of the Malee dragon *Amphibolurus fordi* (Lacertilia: Agamidae). *Aust. J. Zool.* 22, 319–339.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the AMNH* 83 (5).
- Davis, J.R., DeNardo, D.F., 2010. Seasonal patterns of body condition, hydration state, and activity of Gila monsters (*Heloderma suspectum*) at a Sonoran desert site. *Journal of Herpetology*. 44, 83–93.
- Davis, J.R., DeNardo, D.F., 2009. Water supplementation affects the behavioral and physiological ecology of gila monsters (*Heloderma suspectum*) in the Sonoran desert. *Physiological and Biochemical Zoology*. 82 (6), 739–748.

- Davis J.R., DeNardo, D.F., 2008. Water storage compromises walking endurance in an active forager: evidence of a trade-off between osmoregulation and locomotor performance. *Journal of Comparative Physiology A*. 194 (8): 713–8.
- Davis, J.R., DeNardo, D.F., 2007. The urinary bladder as a physiological reservoir that moderates dehydration in a large desert lizard, the gila monster *Heloderma suspectum*. *Journal of Experimental Biology*. 210 (8), 1472–1480.
- Dorcas M.E., Peterson, C.R., Flint, M.E.T., 1998. The thermal biology of digestion in rubber boas (*Charina bottae*): physiology, behavior and environmental constraints. *Physiol. Zool.* 70:292–300.
- Elliott, J.M., 1982. The effects of temperature and ration size on the growth and energetics of salmonids in captivity. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 73, 81–91.
- Garland, T., Arnold, S.J., 1983. Effects of a full stomach on locomotor performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis elegans*). *Copeia*. (4), 1092–1096.
- Grant, B.W., Dunham, A.E., 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71:1765–1776.
- Greenwald, O.E., Kanter, M.E., 1979. Effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (*Elaphe guttata guttata*). *Physiological Zoology*. 52, 398–408.
- Hainsworth, F.R., Wolf, L.L., 1978. The economics of temperature regulation and torpor in nonmammalian organisms. In "Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis." (c. H. Wang and J. W. Hudson, eds). Academic Press, New York and London, pp. 147–184.
- Hernandez-Divers, S.J., 2006. Diagnostic techniques, In: *Reptile Medicine and Surgery*, Mader D (ed.), 2nd edition. St. Louis, MO: Saunders Elsevier.
- Huey, R.B., Hertz, P.E., 1984. Is a jack-of-all-temperatures a master of none?. *Evolution*. 38 (2), 441–444.
- Huey, R.B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, In: Gans, C., Pough, F. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press: New York, pp. 25–91.
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*. 51 (3), 363–384.
- Jonassen, T.M., Imsland, A.K., Stefansson, S.O., 1999. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut. *Journal of Fish Biology* 54, 556–572.
- Lang, J.W., 1979. Thermophilic response of the American alligator and the American crocodile to feeding. *Copeia*. 48–59.

- Bartoń, K., 2019. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Lillywhite, H. B., 2017. Feeding begets drinking: Insights from intermittent feeding in snakes. *Journal of Experimental Biology*, 220, 3565–3570.
- Lillywhite, H. B., 2016. Behavior and physiology: An ecological and evolutionary viewpoint on the energy and water relations of ectothermic amphibians and reptiles, In: Andrade D., Bevier C., de Carvalho J. (Eds.), *Amphibian and Reptile Adaptations to the Environment: Interplay Between Physiology and Behavior*, CRC Press, Ch. 1, pp. 1–27.
- Little, A.G., Seebacher, F., 2016. Acclimation, acclimatization, and seasonal variation in amphibians and reptiles, In: Andrade D., Bevier C., de Carvalho J. (Eds.), *Amphibian and Reptile Adaptations to the Environment: Interplay Between Physiology and Behavior*, CRC Press, Ch. 1, pp. 41–51.
- Malvin G.M., Woods S.C., 1991. Behavioural thermoregulation in the toad, *Bufo marinus*: effects of air humidity. *J. Exp. Zool.* 258:322–326.
- Mautz, W.J., 1982. Patterns of evaporative water loss. In: Gans C, Pough FH (eds) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London, pp 443–481
- Mehta, R.S., 2006. Meal size effects on antipredator behavior of hatchling trinket snakes, *Elaphe helena*. *Ethology*. 112 (7), 649–656.
- Moll, E.O., Legler, J.M., 1971. The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff) in Panama. *Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. (Sci.)* 11, 1–102.
- Nagy, K.A., Clarke, B.C., Seely, M.K., Mitchell, D., Lighton, J.R.B., (1991). Water and energy balance in Namibian desert sand-dune lizards *Angolosaurus skoogi* (Andersson, 1916). *Funct. Ecol.* 5, 731–739.
- Peig, J., Green, A.J., 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos*, 118(12), pp.1883–1891.
- Peterson C.R., Gibson, A.R., Dorcas, M.E., 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body temperature variation. pp.241–314 in Seigel R.A., Collins, J.T., eds. *Snakes: Ecology and Behavior*. McGraw-Hill, New York.
- O'Connor M.P., Tracy C.R., 1992. Thermoregulation by juvenile toads of *Bufo woodhousei* in the field and in the laboratory. *Copeia*. 865–876
- Owen-Smith, N., Goodall, V., 2014. Coping with savanna seasonality: Comparative daily activity patterns of African ungulates as revealed by GPS telemetry. *Journal of Zoology*, 293, 181–191.

- Pough, F.H., 1974. Preface to facsimile reprint of "A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles," by R.B., Cowles and C.M., Bogert, Misc. Publ. Soc. Study of Amphibians and Reptiles, Milwaukee, Wisconsin, pp. i–iv.
- Pough, F.H., 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Am. Natur.* 115, 113–120.
- Preest M.R., Pough, F.H., 1989. Interaction of temperature and hydration on locomotion of toads. *Funct Ecol* 3:693–699.
- Rozen-Rechels, D., Dupoué, A., Lourdais, O., Chamailé-Jammes, S., Meylan, S., Clobert, J., Le Galliard, J.F., 2019. When water interacts with temperature: Ecological and evolutionary implications of thermo-hydroregulation in terrestrial ectotherms. *Ecology and Evolution*.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Regal, P.J., 1966. Thermophilic responses following feeding in certain reptiles. *Copeia*. 588–590.
- Reinert, H., 1993. Habitat selection in snakes, In: Siegel, R.A., Collins, J.T. (Eds.), *Snakes: Ecology and Behavior*, McGraw–Hill New York, pp. 201–240.
- Schall, J.J., 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 33, 261–272.
- Schuler, M.S., Sears, M.W., Angilletta, M.J., 2011. Food consumption does not affect the preferred body temperature of Yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Journal of Thermal Biology*. 36(2), 112–115.
- Sievert, L.M., Andreadis, P., 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *J. Therm. Biol.* 24:51–55.
- Sinervo, B., 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 83:228–237.
- Valeix, M., Fritz, H., Matsika, R., Matsvimbo, F., Madzikanda, H., 2008. The role of water abundance, thermoregulation, perceived predation risk and interference competition in water access by African herbivores. *African Journal of Ecology*, 46, 402–410.
- Van Berkel, J., Clusella-Trullas, S., 2018. Behavioural thermoregulation is highly repeatable and unaffected by digestive status in *Agama atra*. *Integrative zoology*. 13, 482–493.
- Waldschmidt, S.R., Jones, S.M., Porter, W.P., 1986. The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time, and digestive coefficient in the lizard *Uta stansburiana*. *Physiological Zoology*. 59, 376–383.