

Daniela Cristina Wilwert

Influência do estado digestivo e do método
experimental na preferência térmica de *Tropidurus*
catalanensis (Squamata: Tropiduridae)

Effects of the digestive state and experimental method
influence on the thermal preferences of *Tropidurus*
catalanensis (Squamata: Tropiduridae)

São Paulo

2022

Daniela Cristina Wilwert

Influência do estado digestivo e do método
experimental na preferência térmica de *Tropidurus*
catalanensis (Squamata: Tropiduridae)

Effects of the digestive state and experimental method
influence on the thermal preferences of *Tropidurus*
catalanensis (Squamata: Tropiduridae)

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências, na Área de
Fisiologia Geral.

Orientador(a): Carlos A. Navas
Co-orientadora: Carla Piantoni

São Paulo

2022

Wilwert, Daniela Cristina

Influência do estado digestivo e do método experimental na preferência térmica de *Tropidurus catalanensis* (Squamata: Tropiduridae) / Daniela Cristina Wilwert ; orientador Carlos A. Navas ; coorientadora Carla Piantoni -- São Paulo, 2022.

41 p.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Fisiologia.

1. Tropiduridae. 2. Termofilia. 3. Gradiente térmico. 4. Temperaturas selecionadas. 5. Digestão. I. Navas, Carlos A., orient. II. Piantoni, Carla, coorient. III. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

DEDICATÓRIA

Na esperança de que um dia tal realidade melhore eu dedico este trabalho a tantos outros que, assim como eu, estariam aptos e gostariam de estar aqui, ocupando e vivendo este espaço, mas que não o fazem porque, pela escassez de possibilidades, ele vem se tornando quase que exclusivo a alguns privilegiados.

EPÍGRAFE

Só, preciso aprender a ser só, a me manter só, me fortalecer só
Porque eu quero viver e não sobreviver só, mas não guardo rancor aqui eu guardo amor só
Agora sou só eu, minha culpa, meu mérito, quem vai receber toda crítica ou crédito
Cérebro não tava preparado pra isso não, agora já não sabe o que e como diz pra mão
Escreva, expresse o que o coração sente, inspiração na frustração infelizmente
Mas eu sigo em frente, não quero que tenham dó de mim
Talvez seja melhor que eu me mantenha só assim, por um tempo
Pra refletir, repensar, se é melhor desistir, será que vai compensar, é recorrente
Deprê do rap de costume, me fecho no meu mundo e aumento o volume do som
Assim eu me recordo dos motivos que eu tenho pra ficar e me manter sendo positivo
Nem sempre tudo sai do jeito que a gente almeja, mas eu continuo até o fim mesmo que seja
Só, preciso aprender a ser só, a me manter só, me fortalecer só
Porque eu quero viver e não sobreviver só, mas não guardo rancor aqui eu guardo amor só
Autossuficiência, ânimo, paciência, só experiência não garante eficiência
Inspiração, visite-me, frustração, evite-me, paz me acompanhe, cobrança não irrite-me
Concentração, mente, corpo são, mais convicção e menos hesitação
Mão na massa, nada vem de graça, se eu não fizer por mim não há quem faça
O tempo passa e eu não posso esperar, pra me superar, me preparar pro que vem
Me recuperar, saber me virar com o que tem
Não me comparar, nunca copiar de ninguém
Eu não vou parar, eu quero mais e mereço
Achei que fosse o fim, é só um novo começo
Na mesma caminhada, pelo mesmo caminho
Por onde eu prossigo só

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais e família por me acompanharem em mais uma das minhas jornadas. Agradeço aos meus queridos amigos que continuam ao meu lado mesmo com uma maior distância física.

Agradeço à minha namorada, pelo apoio e companhia nas fases finais deste trabalho.

Agradeço às amigas maravilhosas da Fisio que compartilharam a vida acadêmica nesse período, sem vocês não teria tido tanta graça.

Agradeço também a outros amigos que a academia gentilmente me deu, os mais fofos que já conheci, Jade, Well, Gus e Gui.

Agradeço minhas amigas Hanna, Luiza e Vick, por serem e estarem sempre aqui!

Agradeço à minha prima, amiga e irmã Nathália, por tudo!

Agradeço ao meu querido amigo Danilo Fernandes, pela companhia em todas as fases desse trabalho.

Agradeço especialmente ao meu, uma vez orientador, que hoje tenho a honra de chamar de amigo, Daniel Stuginski. Sem você eu com certeza não teria começado, e talvez nem terminado!

Agradeço imensamente ao Prof. Dr. Carlos Navas e à Dra. Carla Piantoni pela orientação e todas as oportunidades que me ofereceram.

Agradeço ao Prof. Dr. Taran Grant, pela oportunidade que me ofereceu em seu laboratório na reta final dessa dissertação.

Agradeço também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pelo financiamento da bolsa de Mestrado via Cota Institucional.

E à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP pelo financiamento via Projeto Temático processo 2014/16320-7.

SUMÁRIO

1 Introdução	8
2 Objetivos & hipóteses.....	18
3 Materiais & métodos	19
3.1 Coleta e manutenção dos animais em cativeiro.....	19
3.2 Protocolo experimental	20
3.3 Análise estatística	23
4 Resultados	23
5 Discussão	28
6 Conclusões	34
7 Resumo	35
8 Abstract.....	35
9 Referências bibliográficas.....	36

1 INTRODUÇÃO

A temperatura afeta diretamente as reações químicas e, por conseguinte, os processos biológicos dos seres vivos (RANDALL et al., 2000; WILLMER et al., 2005; BIRO et al., 2007; ANGILLETTA JR., 2009), influenciando a vida dos animais desde os níveis micro, como por exemplo na velocidade das reações enzimáticas, até os níveis macro, como na distribuição geográfica das diferentes espécies (WOODWARD, 1990; GARLAND & CARTER, 1994; ANDREWS, 1998; LOGAN et al., 2006; BUCKLEY et al., 2012; HILL et al., 2012; MOYES & SCHULTE, 2014; SCHULTE et al., 2013; OTERO et al., 2015). Por este motivo, é importante que os animais mantenham suas temperaturas corporais dentro de limites que favoreçam suas reações metabólicas e que, conseqüentemente, os permitam desenvolver suas atividades diárias (BARTHOLOMEW, 1982; HUEY, 1982; NIEWIAROWSKI, 2001; BÍCEGO et al., 2007; ANGILLETTA JR., 2009).

A temperatura corporal (T_c) reflete a quantidade de energia térmica alocada no corpo do animal em um determinado momento (MOYES & SCHULTE, 2014; VITT & CALDWELL, 2014; POUGH et al., 2016). Essa energia térmica é dinâmica e os animais estão constantemente a trocando com o meio através da condução, convecção, radiação e evaporação (TRACY, 1982; O'CONNOR & SPOTILA, 1992; SPOTILA et al., 1992; FEI et al., 2012; POUGH et al., 2016; ROZEN-RECHELS et al., 2019). O resultado de toda energia trocada por essas vias somada à energia térmica produzida pelo próprio metabolismo dos animais constitui a T_c (DUNHAM et al., 1989; WILLMER et al., 2005; ANGILLETTA JR., 2009; HILL et al., 2012; MOYES & SCHULTE, 2014; POUGH et al., 2016).

Boa parte dos animais vive em ambientes onde as temperaturas ambientais variam, sejam essas variações sazonais, diárias ou até mesmo momentâneas, como as variações térmicas entre diferentes micro-habitats (HUEY 1974; RIECHERT & TRACY 1975; GRANT & DUNHAM 1990; LOGAN et al. 2013; POTTER et al. 2013; KEARNEY et al. 2014; OTERO et al., 2015; SEARS & ANGILLETTA 2015). Por esse motivo, muitos animais necessitam regular ativamente suas temperaturas corporais e, para que isso seja realizado, eles se valem de diferentes estratégias termorregulatórias (RANDALL et al., 2000; WILLMER et al., 2005; ANGILLETTA JR., 2009; MOYES & SCHULTE, 2014; ROZEN-RECHELS et al., 2019). Os animais podem ser, grosseiramente, classificados conforme a sua principal fonte de energia térmica em 1) endotermos – animais capazes de sustentar temperaturas corporais através de suas taxas metabólicas e mecanismos de isolamento térmico e 2) ectotermos – animais que não

são capazes de manter suas temperaturas corporais em níveis ótimos exclusivamente através do seu metabolismo e, por este motivo, se valem majoritariamente de manobras termorregulatórias comportamentais para a manutenção de temperaturas adequadas (BÍCEGO et al., 2007; POUGH et al., 2008; BUCKLEY et al., 2012; HILL et al., 2012). Essa dicotomização é uma simplificação do que ocorre na natureza e, na verdade, as diferentes espécies estão melhor distribuídas em um contínuo entre a ectotermia e a endotermia, já que momentos de endotermia e ectotermia podem ser variáveis para as diferentes espécies durante diferentes momentos fisiológicos (CASEY et al., 2014; MOYES & SCHULTE, 2014; POUGH et al., 2016; TATTERSALL et al., 2016). Além disso, a termorregulação comportamental não é exclusividade dos animais ectotermos e muitos animais endotérmicos se valem também de manobras comportamentais para a manutenção de suas temperaturas corporais, ao passo que muitos animais considerados ectotermos que vivem em ambientes termoestáveis não necessitam desses mesmos comportamentos para manutenção das temperaturas corporais (RANDALL et al., 2000; HILL et al., 2012; MOYES & SCHULTE, 2014; OTERO et al., 2015; POUGH et al., 2016).

De maneira geral, os animais endotermos têm a vantagem de regular suas temperaturas corporais dentro de intervalos térmicos relativamente estreitos e fixos, com isso suas reações metabólicas podem ocorrer constantemente em níveis ótimos (HINDS et al., 1993; SEEBACHER, 2009; REZENDE & BACIGALUPE, 2015). Entretanto, para manterem suas temperaturas corporais adequadas, os endotermos têm um grande gasto energético e, por esse motivo, têm de consumir uma quantidade maior de alimento quando comparados aos ectotermos (SCHOLANDER et al., 1953; WIESER, 1985; CANTERBURY, 2002; GRIGG et al., 2004; KOTEJA, 2004; CLARKE & ROTHERY, 2008; BUCKLEY et al., 2012; ROZEN-RECHELS et al., 2019). Em contrapartida, os ectotermos, devido às suas taxas metabólicas relativamente baixas, podem viver com uma quantidade mais modesta de alimento, entretanto, aqueles que vivem em ambientes termicamente desfavoráveis, dependem de manobras termorregulatórias, principalmente comportamentais, para manterem suas temperaturas corporais dentro de limites que favoreçam suas atividades (POUGH, 1980; BARTHOLOMEW, 1982; HUEY, 1991; ADOLPH & PORTER, 1993; GILLOOLY et al., 2001; SHINE, 2005; DILLON et al., 2010; BUCKLEY et al., 2012; CAREAU et al., 2014).

Os lagartos, assim como os demais répteis, são considerados animais ectotermos e as temperaturas ambientais influenciam em grande parte suas atividades diárias (BENNET, 1980; AVERY, 1982; HUEY, 1982; ADOLPH & PORTER, 1993; ZUG et al., 2001; ANGILLETTA

et al., 2002; WINKLER et al., 2002; SEARS, 2005). Animais que vivem em habitats termicamente favoráveis, ou mesmo em áreas onde o custo termorregulatório é muito alto, de maneira geral, não termorregulam ativamente, adotando a estratégia de termoconformação, por outro lado, espécies que habitam áreas aonde as temperaturas ambientais são desfavoráveis à manutenção das atividades, costumam utilizar da termorregulação comportamental para manter suas temperaturas corporais dentro de certos limites (HUEY & SLATKIN, 1976). Inclusive, a própria resposta termorregulatória comportamental pode variar dentro de uma mesma espécie e certos lagartos que vivem em ambientes com limitações térmicas (p. ex. escassez de áreas propícias a termorregulação) podem apresentar T_c diferentes quando expostos a ambientes com plenas oportunidades de termorregulação (HUEY & BENNETT, 1987; ANDREWS, 1998; HERCZEG et al., 2006; IBARGÜENGOYTÍA et al., 2010).

Estudando uma espécie de lagarto que vive em uma região da Patagônia Argentina – representando uma das espécies com distribuição mais austral do gênero *Liolaemus* –, Ibargüengoytía e colaboradores (2010) relataram que as temperaturas corporais dos lagartos registradas na natureza estão diretamente relacionadas à temperatura ambiental, sem que tenha sido detectado qualquer comportamento termorregulatório, caracterizando a espécie como termoconformadora (HERTZ et al., 1993). Porém, quando os espécimes são colocado em um ambiente artificial com disponibilidade termorregulatória sem nenhum custo relacionado (p. ex. presença de predadores; DOWNES, 2001), os animais termorregulam ativamente, mantendo suas temperaturas preferenciais acima das temperaturas corporais registradas na natureza e próximas às temperaturas selecionadas por outras espécies do gênero (LABRA, 1998; MEDINA et al., 2009). O que, provavelmente, é resultado das fortes restrições para termorregulação que um local de latitude extrema, como o sul da Patagônia, impõe (HUEY & SLATKIN, 1976; IBARGÜENGOYTÍA et al., 2010). De maneira similar, a espécie *Zootoca vivipara* (LICHTENSTEIN, 1823), descrita como uma termorreguladora ativa, é bastante eficiente e capaz de manter suas temperaturas corporais dentro de limites estreitos (GVOŽDIK, 2002). Inclusive, a espécie apresenta populações que ocupam altitudes mais elevadas e que podem investir até 50% a mais de tempo se expondo ao Sol para atingir sua temperatura de atividade, priorizando a termorregulação em detrimento de outras atividades (p. ex. busca por parceiros, alimentação; GVOŽDIK, 2002). Entretanto, em laboratório, quando os animais foram colocados em determinados ambientes térmicos artificiais que ofereciam diferentes faixas de temperaturas, foi observado que quando o ambiente não contemplava a faixa de temperatura preferencial da espécie, os indivíduos passavam a usar a estratégia

termoconformadora (HERCZEG et al., 2006), demonstrando uma clara relação de custo benefício nas atividades termorregulatórias dessas espécies (HUEY & SLATKIN, 1976).

Os mecanismos termorregulatórios em lagartos podem ser tanto autonômicos (involuntários) quanto comportamentais (voluntários), com muitas espécies utilizando ambos (STEVENSON, 1985; ZUG et al., 2001; SUNDAY et al., 2014; VITT & CALDWELL, 2014; POUGH et al., 2016). Dentre os mecanismos autonômicos destacam-se: 1) a regulação da absorção de energia térmica por irradiação através de mudanças na coloração, 2) aumento/diminuição na troca de energia térmica pela vasodilatação/vasoconstrição periférica e 3) aumento na troca de energia térmica via evaporação (gapping) (BARTHOLOMEW, 1982; RANDALL et al., 2000; SEEBACHER & FRANKLIN, 2005; POUGH et al., 2016), já entre os mecanismos comportamentais, estão: 1) alternância entre ambientes ensolarados/sombreados, alterando o fluxo de energia térmica, 2) modificações posturais, mudando a área da superfície exposta a fontes de calor e 3) controle do achatamento corporal, controlando a área em contato com o substrato entre outros (COWLES & BOGERT, 1944; HUEY & SLATKIN, 1976; BAUWENS et al., 1996; CASTILLA et al., 1999; ANGILLETTA et al., 2002; KEARNEY et al., 2009; ROCHA et al., 2009; POUGH et al., 2016; RANGEL-PATIÑO et al., 2020).

Um exemplo clássico do uso desses diferentes tipos de mecanismos termorregulatórios para atingir T_c mais favoráveis às suas atividades, ainda que em ambientes desafiadores, pode ser observado nas iguanas de Galápagos (*Amblyrhynchus cristatus* BELL, 1825), que são lagartos que se alimentam de algas marinhas, ou seja, forrageiam dentro da água do mar em temperaturas relativamente baixas (DARWIN, 1883; HOBSON, 1965; CARPENTER, 1966; BOERSMA, 1984; WIKELSKI & TRILLMICH, 1994). Na maior parte do tempo essa população está no ambiente terrestre, entrando na água apenas para se alimentar, então se valem primariamente do mecanismo comportamental, tomando Sol no costão rochoso, absorvendo energia térmica via irradiação e condução, e resfriando em áreas sombreadas ou através da convecção, para manterem suas temperaturas corporais (WHITE, 1973; RANDALL et al., 2000; POUGH et al., 2016). Entretanto, no momento em que entram na água para se alimentarem (pode estar até 15°C mais fria do que a temperatura do ar), os indivíduos que estavam até então a temperaturas mais altas, utilizam um mecanismo autonômico para otimizar a manutenção da sua T_c , restringindo a vasculatura periférica e diminuindo a frequência cardíaca (bradicardia) afim de minimizar a troca de energia térmica com a água (que por sua vez apresenta uma condutância térmica muito superior a do ar), mantendo assim sua temperatura corporal em níveis adequados durante mais tempo, permitindo que o animal

prolongue o seu forrageio (WHITE, 1973; NAGI & SHOEMAKER, 1983; TRILLMICH & TRILLMICH, 1986; WIKELSKI & TRILLMICH, 1994; POUGH et al., 2016).

Todas essas manobras termorregulatórias dos lagartos visam manter suas temperaturas corporais dentro de intervalos térmicos que maximizem o desempenho de suas diferentes atividades, chamamos essas temperaturas de temperaturas ‘ótimas’ (T_o) (HEATH, 1965; HUEY & STEVENSON, 1979; HERTZ et al., 1993; ANGILLETTA et al., 2002; VITT & CALDWELL, 2014). Diferentes atividades podem apresentar diferentes T_o , hipótese levantada décadas atrás (HUEY, 1982; VAN DAMME et al., 1991), e denominada “ótimas múltiplas”, hoje confirmada para muitas espécies em seus diferentes processos biológicos (BEUCHAT & ELLNER, 1987; JI et al., 1996; DU et al., 2000). Du e colaboradores (2000), por exemplo, observaram que o lagarto *Eumeces elegans* apresentou correlação entre a temperatura e o desempenho fisiológico relacionado ao ganho de massa e a velocidade de corrida, e as duas atividades apresentaram diferentes temperaturas ótimas. Beuchat & Ellner (1987) observaram que as T_o de crescimento e de sobrevivência das fêmeas prenhes do lagarto *Sceloporus jarrovi* também são diferentes das T_o relacionadas ao desenvolvimento de seus embriões, sendo que a taxa de desenvolvimento dos embriões aumenta com a elevação da temperatura, mas a sobrevivência e o crescimento dos adultos começam a ficar comprometidos nessas mesmas temperaturas.

Dentre os muitos processos fisiológicos vitais aos indivíduos, um que se destaca é a digestão. Através dela a energia contida nos alimentos vai ser disponibilizada para os organismos (RANDALL et al., 2020; HILL et al., 2012). A sensibilidade térmica do processo digestório é observada e descrita há décadas, sendo que questões como o tempo de passagem do alimento pelo trato gastrointestinal e a eficiência de assimilação dos alimentos consumidos pelos lagartos podem ser afetados pelas T_c em diferentes direções (HARLOW et al., 1976; MCKINON & ALEXANDER, 1999; MCCONNACHIE & ALEXANDER, 2004; ZHANG & JI, 2004). Em *Dipsosaurus dorsalis* a eficiência digestória é maximizada com T_c elevada, desde que dentro da sua faixa de T_o (HARLOW et al., 1976), já em *Takydromus septentrionalis* a elevação da temperatura afetou principalmente o tempo de passagem do alimento pelo trato digestório, que foi reduzido (JI et al., 1996). Para *Eumeces elegans* Du e colaboradores (2000) registraram uma diminuição do tempo de passagem do alimento pelo trato digestório e um aumento na quantidade de alimento consumida frente a elevação de temperatura até certos níveis, sendo que além dessas temperaturas a eficiência digestória foi comprometida.

A aquisição energética em lagartos é determinada tanto pela busca por alimento quanto por seu processamento (CONGDON, 1989; ADOLPH & PORTER, 1993) e, no geral, a velocidade com que o alimento é processado se eleva com a temperatura corporal até um limite, conseqüentemente, quanto menor é o tempo de trânsito digestório, mais tempo restará para as outras atividades a serem desenvolvidas pelos animais, entre elas, a própria busca por mais alimento (HAINSWORTH & WOLF, 1978; HUEY, 1982; SECOR & DIAMOND, 1997; ANDRADE et al., 2005; CRUZ et al., 2009). Inclusive, modelos de termorregulação ótima baseados nos custos e benefícios energéticos preveem que lagartos termorreguladores ativos ajustariam sua T_c em função da ingestão de alimento (HUEY, 1982). Tal comportamento é chamado de termofilia pós-prandial, ou seja, uma preferência por temperaturas mais altas após a ingestão de alimentos. Esse comportamento já foi registrado para diversas espécies de répteis (não-aves) e anfíbios (BRADSHAW et al., 1980; HUEY, 1982; PETERSON et al., 1993; SIEVERT & ANDREADIS, 1999; WITTERS & SIEVERT, 2001; GVOZDÍK, 2003; ANDRADE et al., 2005; SIEVERT et al., 2005; SECOR, 2009). Além das questões energéticas, durante a digestão o animal pode ter a sua mobilidade reduzida, principalmente no caso de espécies que se alimentam de uma grande proporção de sua massa corporal, ficando vulneráveis aos predadores, portanto o aumento na velocidade do processamento digestório também diminui o risco de predação durante esse processo (TATTERSALL et al., 2004).

Apesar da termofilia pós-prandial em lagartos ter sido descrita para algumas espécies, ela não é uma regra entre o grupo (SIEVERT, 1989; WALL & SHINE, 2008; SCHULER et al., 2011; CORKERY et al., 2014). Brown & Griffin (2005) observaram que a T_p de *Anolis carolinensis*, quando em jejum, diminuiu com uma diferença de até 2,1°C da sua T_p quando alimentado, resultado que vai de encontro a outros trabalhos que registraram essa diminuição na T_p de lagartos com até 5 dias de jejum (LI et al., 2010; GILBERT & MILES, 2016). Em *Anguis fragilis*, um pequeno lagarto de clima temperado, Brown & Roberts (2008) detectaram uma resposta termofílica pós-prandial, porém, de baixa amplitude térmica (0,39 a 1,15°C). Respostas termofílicas pós-prandiais de maior amplitude foram também registradas para *Heloderma suspectum* (3,00 °C) e *Uromastyx acanthinura* (3,82°C) (GINGER et al., 2013; BEREC et al., 2014). Gienger e colaboradores (2013) encontraram um efeito da quantidade de alimento na resposta termofílica pós-prandial de um lagarto carnívoro, sendo que animais que se alimentaram proporcionalmente de maior quantidade de alimento apresentaram um efeito positivo na magnitude e no tempo em que se mantinham com T_c mais alta, e indivíduos alimentados com 20% de sua massa corporal mantiveram essa elevação das T_c por até seis dias.

Por outro lado, para outras espécies de lagarto o comportamento termofílico não foi detectado (SIEVERT, 1989; SCHULER et al., 2011; VAN BERKEL & CLUSELLA-TRULLAS, 2018), como no caso do estudo feito com *Agama atra*, espécie de lagarto sul-africana que tem T_p entre 32 - 34°C desenvolvido por Berkel & Clusella-Trullas (2018). Nesse trabalho, os autores observaram que, além de não apresentar resposta termofílica, a espécie demonstrou uma alta repetibilidade individual da temperatura preferencial. Essa ausência de resposta termofílica foi atribuída pelos autores a questões ecológicas como o tipo de alimentação dos animais (alimentação frequente) e as temperaturas corporais por eles mantidas (T_c relativamente altas).

Há discussões sobre o fenômeno da termofilia pós-prandial em lagartos ocorrer principalmente em espécies com T_p mais baixas ou em lagartos de hábitos aquáticos, mas essas são hipóteses ainda pouco corroboradas (HAMMERSON, 1987; SIEVERT, 1989; BROWN & ROBERTS, 2008). Para espécies que vivem em ambientes com temperaturas mais elevadas há a hipótese de que não apresentariam o comportamento termofílico pós-prandial, por já viverem sob condições térmicas favoráveis à digestão, portanto elevar ainda mais sua T_c não traria grandes benefícios em termos digestórios, podendo até mesmo apresentar um efeito negativo devido ao aumento das taxas metabólicas e, conseqüentemente, do gasto energético (HAMMERSON, 1979; SIEVERT, 1989; WALL & SHINE, 2008; BERKEL & CLUSELLA-TRULLAS, 2018).

Por conta de toda essa diversidade, é importante que as técnicas através das quais as respostas termofílicas pós-prandiais em lagartos são determinadas, sejam bastante criteriosas (GVOZDÍK, 2003; WALL & SHINE, 2008; FIGUEROA-HUITRÓN et al., 2019). Críticas com relação as análises empregadas, ao número de indivíduos utilizados e, principalmente, com relação as metodologias empregadas na determinação da T_p são bastante frequentes na literatura, (BROWN & GRIFFIN, 2005; TSAI & TU, 2005; ANDERSEN, 2008; WALL & SHINE, 2008) e tornam a caracterização desse fenômeno nos lagartos uma área nebulosa dentro da termofisiologia dos lagartos. Por exemplo, o fato da T_p ser muitas vezes medida em estado jejuo, quando na verdade grande parte dos lagartos apresenta conteúdo estomacal durante boa parte de seus períodos de atividade, podem enviesar os resultados, principalmente no caso de espécies que se alimentem frequentemente (HUEY et al., 2001; GVOZDÍK, 2003).

A ambigüidade encontrada em diferentes estudos e o fato de que a maioria dos trabalhos realizados não leva em consideração questões metodológicas potencialmente importantes, como por exemplo: o posicionamento inicial dos indivíduos, a formatação do gradiente térmico de acordo com os hábitos dos animais, preparação dos animais antes dos experimentos, a

validação do gradiente térmico, a eliminação dos animais que apresentem movimentação ou falta de movimentação no gradiente que não esteja atrelada a procuras térmicas, coloca em cheque a crença de que a termofilia pós-prandial é, de fato, tão comum em lagartos (BROWN & GRIFFIN, 2005; TSAI & TU, 2005; ANDERSEN, 2008; WALL & SHINE, 2008; FIGUEROA-HUITRÓN et al., 2019).

Nesse contexto, Andersen (2008) levanta a hipótese de que o comportamento termofílico pós-prandial em lagartos poderia ser fruto de um artefato experimental, já que ainda não se tem um padrão bem estabelecido para tal comportamento e as metodologias utilizadas são diferentes entre si, podendo levar a diferentes conclusões. Além disso, nos trabalhos que relatam um aumento na T_p após a ingestão alimentar, esse aumento costuma ser discreto, em média entre 0,4°C e 1,6°C (SIEVERT, 1989; BROWN & GRIFFIN, 2005; BROWN & ROBERTS, 2008). O impacto de um aumento de temperatura dessa magnitude no processo digestório dos animais é algo questionável e que precisa ser testado, mas, de certa forma, abre um questionamento sobre qual seria a vantagem dessa resposta termofílica, bem como, se de fato ela existe em todos os animais em que foi detectada ou se a metodologia empregada está influenciando no tipo de respostas encontradas (SIEVERT, 1989; BROWN & GRIFFIN, 2005; ANDERSEN, 2008; BROWN & ROBERTS, 2008; BEREC et al., 2014).

Um bom exemplo do problema na determinação de respostas termofílicas ocorre com o lagarto *Lialis burtonis* (Gray, 1835), um lagarto ápode, com hábitos de forrageamento por espreguita e que se alimenta infreqüentemente de presas relativamente grandes. Além disso, esses lagartos possuem hábitos fossoriais, são sedentários locomovendo-se apenas em curtas distâncias e apresentando uma estratégia de termorregulação mais próxima da termoconformação (WALL & SHINE, 2013). Bradshaw e colaboradores (1980) coletaram dados de temperatura preferencial da espécie em um gradiente térmico e concluíram que a espécie selecionava temperaturas mais altas durante o período digestivo, ou seja, apresentava termofilia pós-prandial (BROWN & ROBERTS, 2008). Entretanto, anos mais tarde, Wall e Shine (2008) aplicando uma metodologia diferente chegaram em uma conclusão distinta. Esses autores montaram um experimento onde utilizaram o gradiente térmico de duas maneiras distintas, primeiro. testaram os indivíduos jejuos e alimentados iniciando o experimento pela extremidade mais quente do gradiente termal e depois todos os grupos refizeram o experimento iniciando pela extremidade de menor temperatura. Os resultados demonstraram que, quando colocados inicialmente no lado mais quente, os lagartos apresentaram T_p mais altas do que quando iniciaram o experimento no lado mais frio da arena, sem que ocorresse uma seleção

térmica diferenciada entre os estados pré e pós-prandial. Os autores concluíram que os lagartos alimentados apenas optaram por não se locomover, provavelmente devido ao fato de estarem com a locomoção restrita por conta do estômago cheio, ao invés de ativamente selecionarem temperaturas mais altas (WALL & SHINE, 2008). Tais resultados somam-se a outros que jogam luz sobre a importância da metodologia a ser empregada e a interpretação cautelosa dos dados coletados para a detecção de termofilia pós-prandial (TSAI & TU, 2005; ANDERSEN, 2008; WALL & SHINE, 2008; FIGUEROA-HUITRÓN et al., 2019).

A maior parte dos estudos de termofilia pós-prandial em lagartos geralmente é realizada em um ambiente isolado que oferece diferentes opções de temperatura (arena térmica) dispostas de forma gradativa de um extremo a outro da arena, de modo que o custo associado à sua termorregulação seja mínimo (HERTZ et al., 1993; BROWN & ROBERTS, 2008; BEREC et al., 2014). O animal é mantido nessa arena por um determinado período, de acordo com a metodologia utilizada, e é então realizado o monitoramento das temperaturas selecionadas pelos indivíduos (LICHT et al., 1966; DEWITT & FRIEDMAN, 1979; HUEY, 1982; HERTZ et al., 1993). Apesar de parecer um método relativamente simples, ele pode ser montado em diferentes configurações, utilizando diferentes técnicas e equipamentos, o que pode interferir nas conclusões dos estudos (WALL & SHINE, 2008; FIGUEROA-HUITRÓN et al., 2019). Sendo assim, para trazer mais clareza e confiança na interpretação de dados coletados referentes à termofilia pós-prandial em lagartos, faz-se necessário avaliar como espécies de hábitos e características diversas se comportam quanto à seleção de temperaturas, não apenas em relação ao estado digestivo, mas também a diferentes delineamentos experimentais (ANDERSEN, 2008; WALL & SHINE, 2008).

Tropidurus catalanensis (Gudynas & Skuk, 1983), até recentemente considerada *T. torquatus* (Wied-Neuwied, 1820), é uma espécie de lagarto da família Tropiduridae, cuja distribuição vai desde o centro-oeste da Argentina até a região central do Brasil, chegando ao estado do Tocantins (KUNZ & BORGES-MARTINS, 2013; SENA, 2015). No geral, é um lagarto generalista quanto a seleção de seu micro-habitat, mas costuma ser encontrado em áreas mais abertas com substrato arenoso, rochoso ou de serrapilheira, e também empoleirado em árvores (RODRIGUES, 1987). São lagartos de porte médio (127-72 mm de comprimento rostro-cloacal), possuem escamas fortemente imbricadas e quilhadas na cauda e uma coloração escura (KUNZ & BORGES-MARTINS, 2013). Apresentam dimorfismo sexual com relação ao tamanho, sendo os machos maiores que fêmeas (PINTO et al, 2005; BRANDT & NAVAS, 2013). São animais territorialistas e os machos mais robustos defendem os territórios com a

maior quantidade de fêmeas (PINTO et al., 2005; KOHLSDORF et al., 2006). São lagartos de hábitos diurnos e heliófilos, com pronunciada estratégia de termorregulação ativa. A temperatura preferencial de *T. catalanensis* é de 34,4°C, sendo que seu intervalo térmico preferencial é de 33,6 – 35,2°C (PIANTONI et al., 2016; KIEFER et al., 2007; RIBEIRO et al., 2008).

Apesar de poderem se valer da radiação, condução e convecção para a regulação de suas temperaturas corporais, a exposição direta a luz solar (radiação) é o mecanismo termorregulatório comportamental prevalente para a espécie (RIBEIRO et al., 2008). Nas primeiras horas do dia, quando a T_c ainda está baixa, aquecem-se ao sol por um tempo prolongado até atingirem as temperaturas adequadas para desenvolverem suas atividades, após atingirem essas T_c as buscas pelo Sol tornam-se mais breves (KIEFER et al., 2005; KIEFER et al., 2007; RIBEIRO et al., 2008). São lagartos de alimentação frequente, com estudos mostrando menos de 5% de indivíduos coletados com ausência de conteúdo estomacal (TEIXEIRA & GIOVANELLI, 1999) e sua dieta consiste principalmente de invertebrados, em especial formigas, mas também podem se alimentar de folhas, flores e frutos (TEIXEIRA & GIOVANELLI, 1999; FIALHO et al., 2000).

O comportamento termofílico após ingestão alimentar foi recentemente registrado para *T. catalanensis* em um estudo que Padilla Perez e colaboradores (2021) desenvolveram com o objetivo de observar o efeito que a hidratação e a ingestão alimentar têm na locomoção e na T_p da espécie. A T_p foi aferida em um gradiente tigmotérmico e a posição dos animais foi registrada ao longo do tempo experimental, sendo que a posição inicial dos indivíduos no gradiente foi aleatória. Diferentemente das T_p a locomoção dos indivíduos não foi afetada pelo estado alimentar dos animais. Devido ao fato de *T. catalanensis* ser uma espécie que se alimenta frequentemente de presas de tamanho relativamente pequeno e que, além disso, apresenta temperaturas preferenciais relativamente altas, a resposta termofílica pós-prandial detectada por Padilla Perez e colaboradores (2021) é surpreendente. Nesse contexto, estudos com lagartos de outras espécies de hábitos e preferências térmicas relativamente similares aos de *T. catalanensis* não detectaram esse tipo de resposta pós-prandial (BERKEL & CLUSSELLA-TRULLAS, 2018) o que poderia ser reflexo de diferentes estratégias fisiológicas adotadas pelas espécies. Entretanto, tendo em vista que a detecção de comportamentos termofílicos pós-prandiais é algo recorrentemente problemático no tocante à metodologia empregada, é possível que essas diferenças estejam relacionadas às diferenças de desenho experimental e análise dos dados e não necessariamente à resposta termofílica em si. Na determinação de termofilia pós-prandial

do trabalho de Padilla Perez e colegas (2021) foram utilizados dois grupos distintos de indivíduos, portanto as temperaturas preferenciais pré e pós-prandiais não foram determinadas para cada indivíduo. Apesar de ser comum a comparação de tratamentos distintos utilizando respostas de grupos experimentais distintos, no caso da detecção de resposta termofílicas em espécies com uma grande variação individual nas temperaturas preferenciais esse tipo de agrupamento pode causar certa interferência nas análises (PADILLA PEREZ et al., 2021).

Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo testar novamente a resposta termofílica pós-prandial de *Tropidurus catalanensis*, entretanto utilizando uma metodologia ligeiramente distinta daquela empregada em Padilla Perez e colegas (2021). Além disso, foi testado o efeito da posição inicial dos indivíduos no gradiente sobre as temperaturas selecionadas (pré e pós-prandiais). E, por fim, foi testado o efeito da alimentação sobre o deslocamento dos animais no gradiente térmico.

2 OBJETIVOS & HIPÓTESES

1) Determinar se *T. catalanensis* apresenta termofilia pós-prandial.

H₀: O estado digestório de *T. catalanensis* não exerce influência sobre a temperatura preferencial.

H₁: O estado digestório de *T. catalanensis* influencia a sua temperatura preferencial.

2) Determinar se a condição experimental inicial (temperatura que os animais iniciam o experimento) exerce influência sobre as temperaturas selecionadas pré e pós-prandiais exibidas por *T. catalanensis* no gradiente térmico.

H₀: A condição experimental inicial (posicionamento inicial) não influencia as temperaturas pré e pós-prandiais selecionada por *T. catalanensis*.

H₁: A condição experimental inicial (posicionamento inicial) exerce influência sobre as temperaturas pré e pós-prandiais selecionada por *T. catalanensis*.

3) Determinar se o estado digestório e a condição experimental inicial exercem influência sobre as taxas de deslocamento de *T. catalanensis* no gradiente térmico.

H₀: O estado digestório e a condição experimental inicial não influenciam as taxas de deslocamento de *T. catalanensis* no gradiente.

H₁: O estado digestório e a condição experimental influenciam as taxas de deslocamento de *T. catalanensis* no gradiente.

3 MATERIAIS & MÉTODOS

3.1 Coleta e manutenção dos animais em cativeiro

As coletas dos animais foram realizadas no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI – Jardim Botânico), na zona sul da cidade de São Paulo/SP (23°38'19.3"S 46°37'24.5"O). Foram coletados um total de 34 indivíduos de *Tropidurus catalanensis* em três datas distintas, entre novembro de 2018 e março de 2019: 14/11/2018 (n= 10), 09/01/19 (n= 12) e 08/03/19 (n= 12). As coletas ocorreram sempre entre 09:00 e às 14:00h. A procura pelos animais se deu por busca ativa e os indivíduos foram capturados com auxílio de um laço. Após a captura os animais foram colocados individualmente em sacos de pano e transportados até o laboratório de ecofisiologia e fisiologia evolutiva IB-USP.

Durante todo período experimental os lagartos foram mantidos no biotério de répteis e anfíbios do Departamento de Fisiologia Geral, no Instituto de Biociências da USP. Os animais foram alocados individualmente ou em duplas em terrários montados em caixas plásticas organizadoras com volume de cerca de 30 litros (Fig. 2A). O substrato utilizado foi a vermiculita. Os terrários foram checados diariamente e sempre que necessário foi realizada a sua higienização. Durante todo o período em que os animais foram mantidos foi ofertada água filtrada *ad libitum* em potes plásticos, que também foram higienizados sempre que necessário.

Uma lâmpada incandescente de 40W na parte superior dos terrários permaneceu ligada das 08:00 às 18:00h, mantendo um fotoperíodo de 10:14h (claro : escuro) e oferecendo oportunidade de termorregulação para os animais. Um tijolo de seis furos foi colocado dentro de cada terrário como abrigo para os animais. A temperatura da sala do biotério foi mantida constante em 25°C. Para a alimentação dos animais foram utilizadas baratas cinéreas (*Nauphoeta cinerea*) criadas no próprio biotério. O regime de alimentação ocorreu de acordo com o protocolo experimental (descrito a seguir) e, durante o período em que os indivíduos não estavam passando pelo protocolo experimental, as baratas eram ofertadas *ad libitum*.

As coletas e experimentos ocorreram sob licença de número 61841-3 do ICMBio e foram previamente autorizadas pelo Comitê de Ética no Uso de Animais – CEUA do IB/USP (protocolo n° 309) e pelo diretor do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga.

3.2 Protocolo experimental

Logo que chegaram ao biotério os indivíduos passaram por biometria (comprimento total, comprimento rostro-cloacal e massa corporal) antes de serem alocados em seus terrários. Foram então mantidos de 3 a 7 dias em adaptação as condições de cativeiro. Após esse período, cada indivíduo passou por um treinamento que simulou o protocolo experimental, com intuito de habituá-los ao gradiente térmico. Passadas essas etapas foram iniciados os experimentos.

a) Validação da busca ativa por temperaturas no gradiente térmico

Previamente a realização do protocolo experimental para a determinação da resposta termofílica pós-prandial foi realizado um experimento com 12 indivíduos em jejum visando determinar se os animais estariam, de fato, selecionando ativamente as temperaturas no gradiente térmico ou se a escolha dos quadrantes se deve a outros fatores não ligados a temperatura. Para isso, os animais passaram por uma rodada experimental com a arena desligada (detalhes na sequência) e o tempo médio de uso dos diferentes quadrantes com a arena desligada foi então comparado ao tempo médio de uso com a arena ligada.

b) Determinação da resposta termofílica pós-prandial em *Tropidurus catalanensis* e a influência do posicionamento inicial na seleção de temperatura pelos animais.

Durante o protocolo experimental os animais passaram por 4 experimentos, sendo cada um com um tratamento diferente:

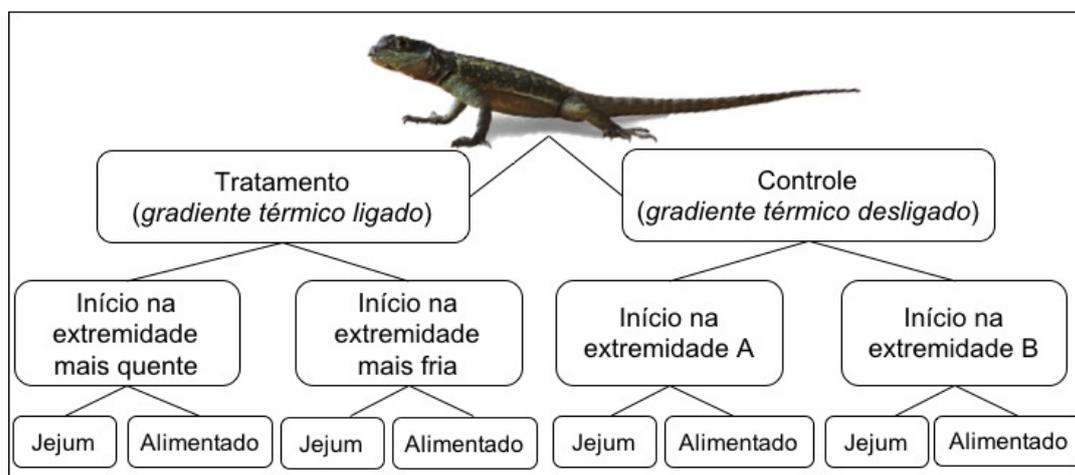


Figura 1. Esquema do protocolo experimental.

1. Indivíduo em jejum solto inicialmente do lado mais frio do gradiente;
2. Indivíduo em jejum solto inicialmente do lado mais quente do gradiente;
3. Indivíduo alimentado solto inicialmente no lado mais frio do gradiente;
4. Indivíduo alimentado solto inicialmente no lado mais quente do gradiente

Antes de cada experimento os indivíduos ficaram dois dias em jejum, independente de qual tratamento seriam submetidos. Então, logo antes dos experimentos, os indivíduos eram pesados e colocados em uma caixa plástica pequena forrada com vermiculita para serem transportados até o laboratório. Já no laboratório, os animais foram colocados dentro de uma



Figura 2. A: Indivíduo de *T. catalanensis* alojado no terrário. B: Indivíduo na extremidade do gradiente térmico ao iniciar o experimento.

câmara climática a 35°C (temperatura próxima de sua T_p) por um período de 30 minutos. Ainda dentro da câmara climática, nos 5 minutos finais, os animais dos tratamentos “alimentados” foram alimentados, e no caso dos tratamentos jejunos foi simulada a entrega de alimento, na tentativa de igualar qualquer possível estresse relacionado ao manejo alimentar. A quantidade de alimento ofertada no tratamento “alimentado” foi de 2,5% da massa corporal do indivíduo. Em seguida, os animais foram colocados em uma das extremidades do gradiente térmico de acordo com o tratamento pré-estabelecido (Fig. 2B). Cada experimento teve a duração total de 2,5 horas e ocorreu sempre entre 09:00 e 17:00h, horário que compreende o período de atividade da espécie (BERGALLO & ROCHA, 1993).

O gradiente térmico foi alocado dentro de uma câmara climática a uma temperatura constante de 25°C e suas extremidades tiveram as temperaturas ajustadas para 13,7 e 53,1°C (Fig. 3). As temperaturas escolhidas para cada extremidade levaram em consideração as temperaturas críticas da espécie e as temperaturas ambientais registradas no local de coleta durante os horários de atividade da população. Não foi utilizado nenhum tipo de substrato no gradiente, mas foi observado que os indivíduos se locomoveram de maneira natural e sem dificuldades durante os experimentos. O gradiente térmico automatizado Bioseb® (modelo TGT2-2/1) é tigmotérmico (120 x 17 x 14cm), com suas extremidades resfriando/aquecendo, de acordo com a temperatura escolhida. Entre elas fica uma chapa de alumínio de 1,2m de comprimento onde forma-se o gradiente de temperatura que foi dividido em 10 quadrantes (12cm) com as diferentes temperaturas disponíveis aos animais (Fig. 3). Diariamente, antes do

13,7	16,7	20,4	23,2	25,6	28,6	32	37,4	45,8	53,1
-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-------------	-----------	-------------	-------------	-------------

Figura 3. Esquema representando a temperatura dos quadrantes do gradiente térmico

início dos experimentos, a temperatura das extremidades e de cada quadrante era calibrada com o auxílio de um termômetro de precisão. O equipamento usa uma câmera que fica posicionada acima do gradiente térmico e capta as imagens dos animais automaticamente. O software gera uma planilha com os dados de permanência dos animais nos quadrantes em intervalos de 2 segundos. A partir desta planilha, usando uma média ponderada, foi calculada a média da temperatura selecionada pelo indivíduo durante o experimento.

A ordem dos tratamentos foi aleatória, bem como a ordem dos indivíduos e os horários em que cada experimento um ocorreu. Entre cada tratamento os indivíduos passaram por, no

mínimo, dois dias de descanso e o gradiente térmico foi higienizado com álcool 70% antes do início do próximo experimento.

O deslocamento de cada indivíduo nos diferentes tratamentos também foi computado. Cada vez que o animal trocou de quadrante o movimento foi registrado. Considerou-se como índice de deslocamento dos animais o número total de vezes que cada animal trocou de quadrante dentro de uma mesma rodada experimental.

3.3 Análise estatística

Para as análises estatísticas foram utilizados dados de 14 dos 34 indivíduos coletados. Os dados gerados para os demais indivíduos foram desconsiderados na análise por conta de ao menos um dos seguintes motivos: 1) animais que permaneceram imóveis em algum dos tratamentos; 2) animais que não se alimentaram durante a rotina experimental; 3) animais que não se apresentaram hígidos antes dos experimentos; 4) fêmeas prenhes e 5) animais que vieram a óbito.

Para testar o efeito do estado digestório e da temperatura inicial do experimento sobre as temperaturas selecionadas, foi realizada uma ANOVA 2-way de medidas repetitivas considerando como fatores 1) o estado digestório (jejuno ou alimentado) e 2) a temperatura em que o animal iniciou o experimento (lado quente ou lado frio) e 3) a temperatura média selecionada como variável dependente. Para testar se estes mesmos fatores têm influência sobre o deslocamento dos animais, foi realizada outra ANOVA 2-way de medidas repetitivas considerando os mesmos fatores e o índice de deslocamento como variável dependente. Anteriormente a realização das ANOVAs a normalidade de cada grupo amostral foi testada utilizando o teste de Shapiro-Wilk, foram procurados outliers e foi testada a esferecidade dos dados através do teste de Mauchly. No caso de dados cuja esferecidade foi violada, foi utilizada a correção de Greenhouse-Geisser para dados não esféricos antes da realização da ANOVA. Os níveis de significância adotados para todos os testes foi de $p < 0,05$.

4 RESULTADOS

A análise para determinar se o uso dos quadrantes variou conforme o estado da arena (ligado vs. desligado) revelou uma interação entre a variável quadrante e o estado da arena ($F = 7,889$; $df = 9$; $p < 0,0001$), assim sendo, o fato da arena estar ligada ou desligada teve influência sobre o tempo médio de uso dos diferentes quadrantes pelos animais, o que indica que os lagartos estavam de fato selecionando temperaturas ativamente no gradiente quando essa possibilidade lhes era oferecida (Fig. 4).

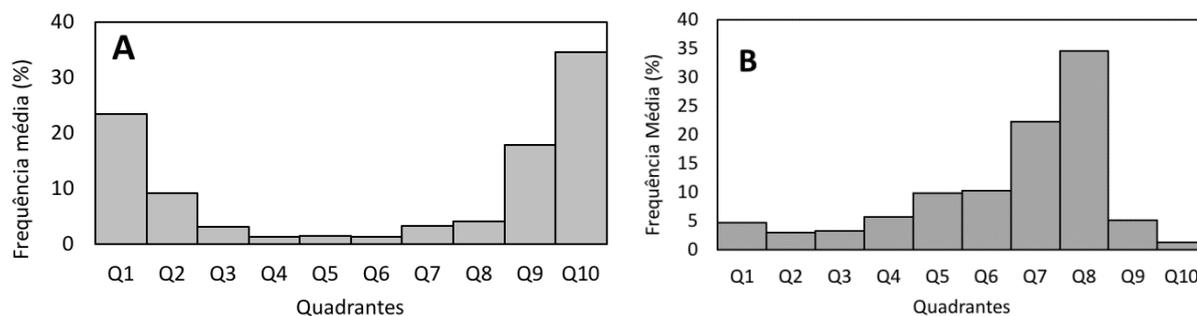


Figura 4. (A) Frequência média de tempo de uso dos diferentes quadrantes pelos animais jejuos quando a arena está desligada. Note que o tempo médio de uso dos quadrantes nas extremidades da arena foi maior do que em outras posições. (B) Frequência média de tempo de uso dos diferentes quadrantes pelos animais jejuos quando a arena estava ligada. Note que os animais passaram a maior parte do tempo nos quadrantes entre as temperaturas de 25,7°C (Q5) até 37,4 °C (Q8).

a) *Resposta termofílica pós-prandial*

Todos os tratamentos apresentaram distribuição normal no teste Shapiro-Wilk. Jejuo + frio ($p=0,759$), jejuo + quente ($p=0,163$), alimentado + frio ($p=0,158$), alimentado + quente ($p=0,181$); Figura 5. Não foram detectados outliers nos grupos testados. No teste de Mauchly os dados apresentaram esfericidade ($W = 0,579$; $df = 5$; $p = 0,271$).

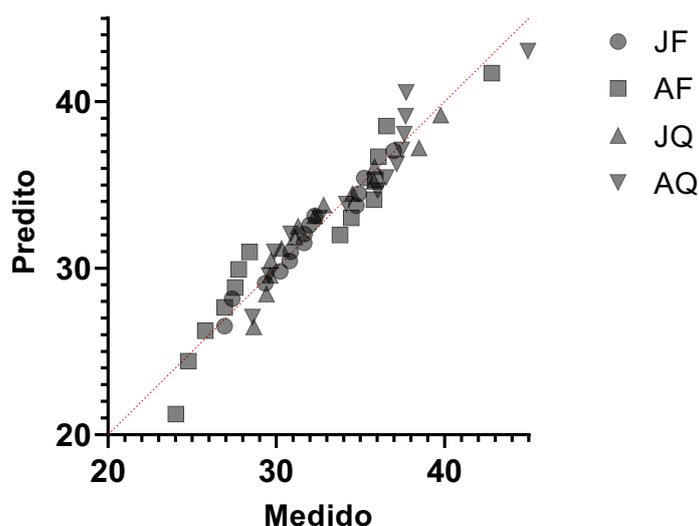


Figura 5. QQ plot dos diferentes grupos. JF (jejuno + frio), JQ (jejuno + quente), AF (alimentado + frio) e AQ (alimentado + quente).

A condição alimentar, a temperatura experimental inicial e a interação entre condição alimentar e temperatura não foram estatisticamente significantes (Anova 2-way com medidas repetitivas [condição alimentar: $F=0,642$ e $p=0,437$; temperatura: $F= 3.98$ e $p=0,067$; Alimentação*Temperatura: $F=1,182$ e $p=0.297$]). Portanto, os animais não apresentam resposta termofílica pós-prandial e o estado inicial do experimento (quente ou frio) também não apresentou influência sobre as temperaturas selecionadas (Tabela 1; Figura 5). A variação individual nas escolhas térmicas representou a maior fonte de variação do modelo (18,48%; Figuras 6 e 7).

	JF	JQ	AF	AQ
Média \pm DP	31,78 \pm 2,92°C	32,83 \pm 3,53°C	31,47 \pm 5,67°C	35,45 \pm 4,42°C
Mínimo	26,93°C	28,66°C	24,03°C	28,58°C
Máximo	36,97°C	39,76°C	42,80°C	44,94°C
Amplitude	10,04°C	11,10°C	18,77°C	16,36°C

Tabela 1. Valores de média, desvio padrão (DP), máximo, mínimo e amplitude das temperaturas selecionadas pelos animais no gradiente. Jejuno + frio (JF), jejuno + quente (JQ), alimentado + frio (AF) e alimentado + quente (AQ).

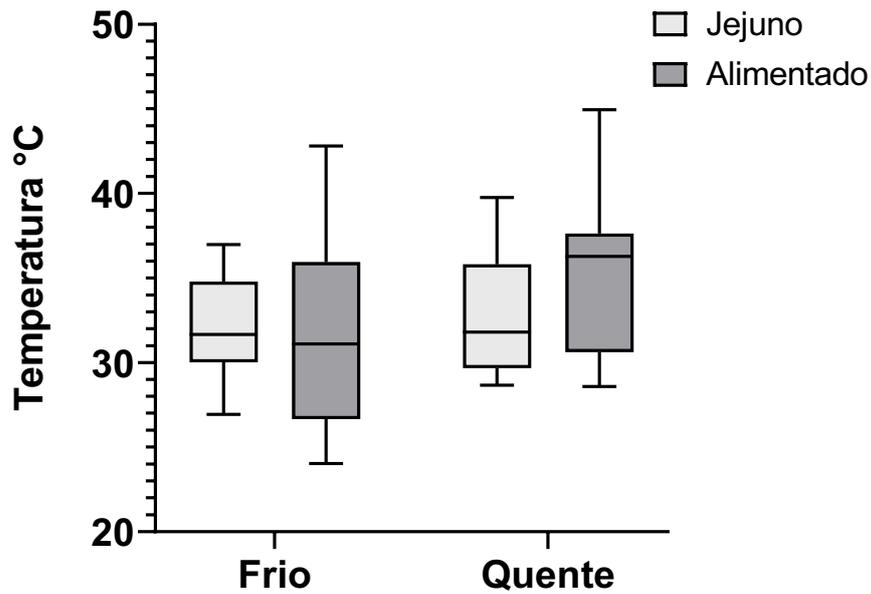


Figura 6. Temperaturas médias, quartis e desvio padrão das temperaturas selecionadas pelos indivíduos nos quatro tratamentos. Não houve diferença estatística entre os grupos.

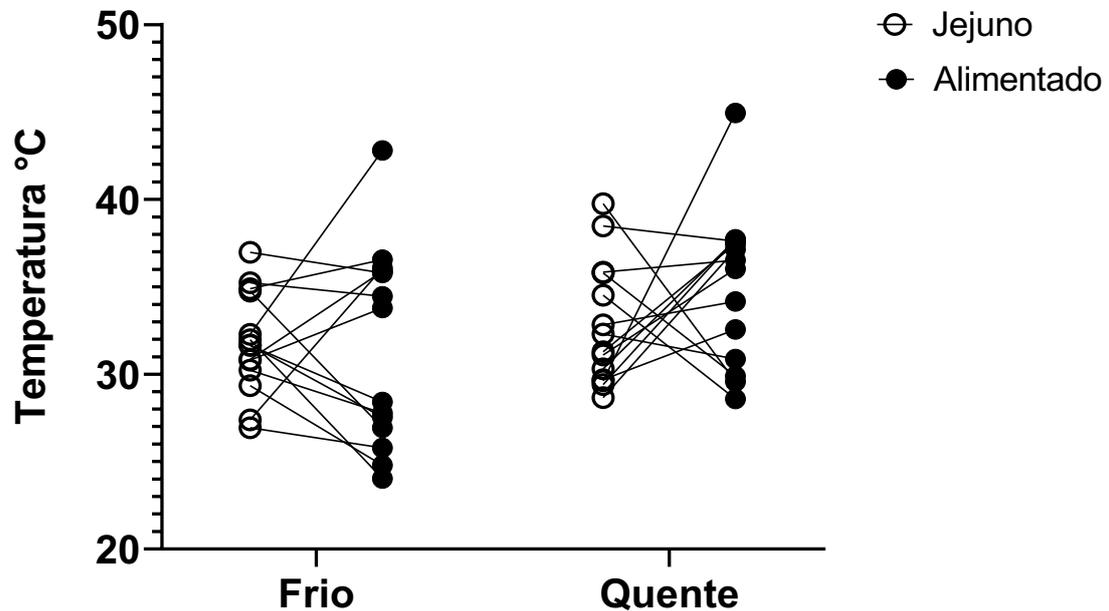


Figura 7. Temperaturas individuais selecionadas em ambos os tratamentos. Note a grande variação entre os indivíduos.

b) Taxas de deslocamento no gradiente

Os dados referentes ao deslocamento no gradiente foram transformados em Log_{10} antes das análises. Após a transformação todos os tratamentos apresentaram distribuição normal no teste

Shapiro-Wilk. Jejueno + frio ($p = 0,729$), jejueno + quente ($p = 0,305$), alimentado + frio ($p = 0,065$) e alimentado + quente ($p=0,317$); Figura 8 e 9. Não foram detectados outliers nos grupos testados. No teste de Mauchly os dados não apresentaram esfericidade ($W = 0,365$; $df = 5$; $p = 0,038$). Por isso, foi adotada a correção de Greenhouse-Geisser para a realização da ANOVA 2-way de medidas repetitivas.

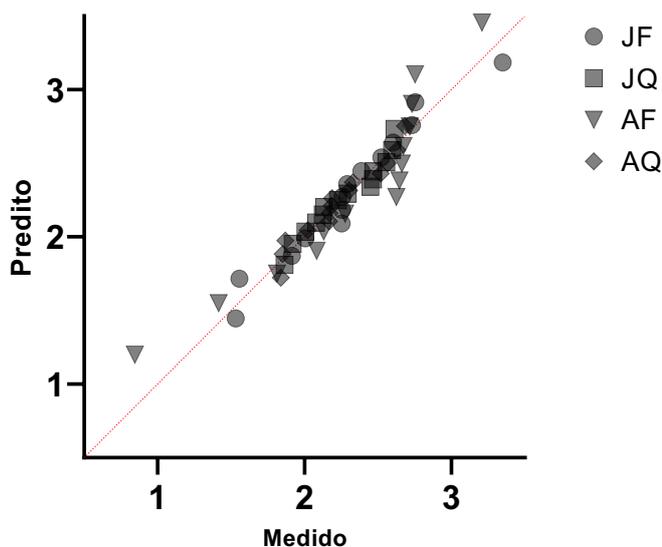


Figura 8. QQ plot dos índices de deslocamento dos diferentes grupos. JF (jejuno + frio), JQ (jejuno + quente), AF (alimentado + frio) e AQ (alimentado + quente).

A condição digestória (jejuno ou alimentado), a temperatura experimental inicial (iniciando do lado frio ou quente) e a interação entre condição alimentar e temperatura inicial não foram estatisticamente significantes (Anova 2-way com medidas repetitivas [condição alimentar: $F=0,014$ e $p=0,906$; temperatura: $F= 0,398$ e $p=0,539$; Alimentação*Temperatura: $F=0,046$ e $p=0,833$]. Portanto, os animais não apresentam diferença nas taxas de deslocamento no gradiente independentemente do estado alimentar e do ponto de início do experimento (tabela A2; Figura 9). A variação individual nas escolhas térmicas representou a maior fonte de variação do modelo (44,02%; Figura 9).

	JF	JQ	AF	AQ
Média \pm DP	401 \pm 575	219 \pm 123	387 \pm 420	193 \pm 126
Mínimo	34	73	7	69
Máximo	2232	409	1614	482

Tabela 2. Valores de média, desvio padrão (DP), máximo e mínimo do deslocamento dos animais no gradiente. Jejueno + frio (JF), jejueno + quente (JQ), alimentado + frio (AF) e alimentado + quente (AQ). Dados não transformados.

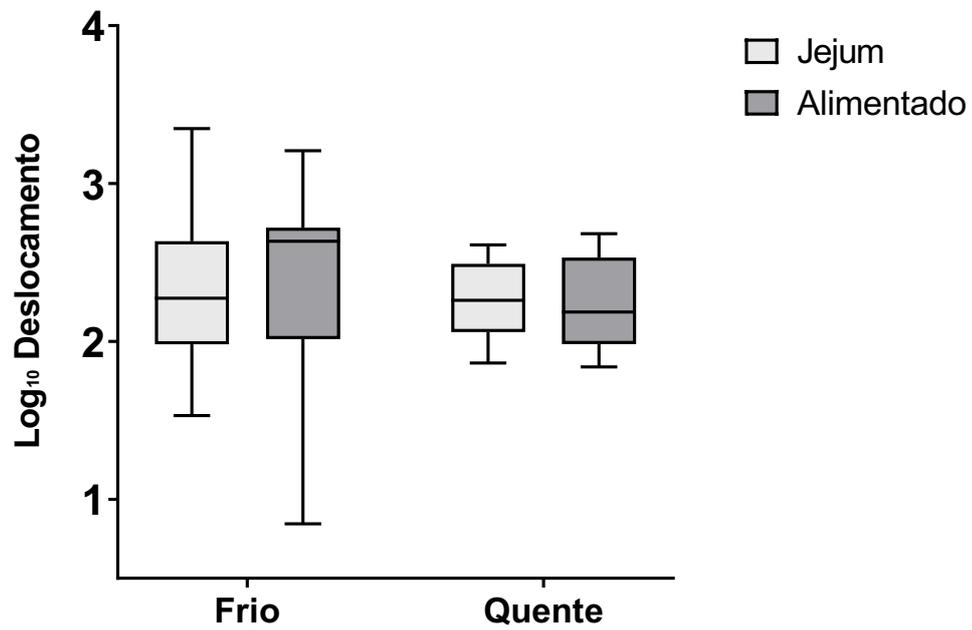


Figura 9. Deslocamento médio, quartis e desvio padrão nos quatro tratamentos. Não houve diferença estatística entre os grupos.

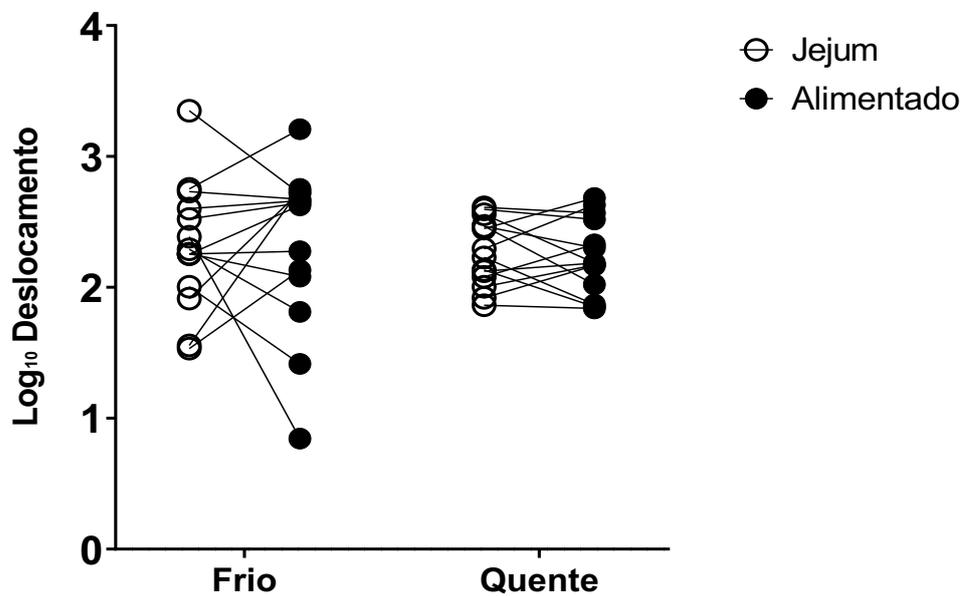


Figura 10. Índices de deslocamentos individuais nos diferentes tratamentos. Note a grande variação entre os indivíduos, em especial, no tratamento frio.

5 DISCUSSÃO

Durante os experimentos para a determinação da termorregulação, foi possível observar que *T. catalanensis* parece estar, de fato, selecionando as posições no gradiente ativamente em função da manutenção de sua temperatura corporal, ou seja, aparentemente os animais estão termorregulando (HERTZ, 2003; GVOZDIK et al., 2003). Assim, foi descartada a possibilidade de que as escolhas pelos diferentes quadrantes estivessem relacionadas a outros fatores que não a temperatura, o que poderia causar um importante viés nas análises. Esses resultados validam a utilização do gradiente térmico para a detecção das respostas térmicas necessárias nos testes de hipóteses propostos pelo presente estudo, além disso, a resposta termorregulatória que foi detectada vai também diretamente de encontro ao que já se tem registrado para o grupo, incluindo as temperaturas preferenciais previamente registradas para a espécie (KOHLSDORF & NAVAS, 2006; ARRUDA et al., 2008; RIBEIRO et al., 2008; PIANTONI, 2015; PIANTONI et al., 2016). Os *Tropidurus sp* são recorrentemente descritos como termorreguladores ativos e, em campo, são rotineiramente observados se expondo ao Sol, aquecendo-se por radiação e condução térmicas (observação da autora; ARRUDA et al., 2008; PIANTONI, 2015).

Com relação ao efeito do estado digestivo sob as temperaturas selecionadas por essa população de *T. catalanensis* no gradiente térmico, nenhuma diferença estatística foi notada entre os grupos, ou seja, não houve detecção de resposta termofílica para a espécie. Esses resultados vão na contramão daqueles recentemente reportados por Padilla Perez e colaboradores (2021) estudando a mesma espécie e utilizando o mesmo equipamento. A divergência nos resultados encontrados em ambos os trabalhos pode estar relacionada a certas diferenças metodológicas empregadas. Padilla Perez e colaboradores (2021) utilizaram dois grupos amostrais diferentes, sendo um o grupo jejuno e um outro grupo alimentado para a mensuração da resposta termofílica pós-prandial, enquanto que o presente estudo utilizou os mesmos animais nos diferentes tratamentos alimentares. Tendo em vista a grande variação individual nas escolhas das temperaturas pelos animais, é possível que a escolha de indivíduos diferentes em cada um dos grupos tenha influenciado na média das respostas térmicas detectadas pelos autores supracitados. Além disso, no trabalho de Padilla Perez e colaboradores (2021) os autores, durante a fase pré-experimental, alimentaram os animais menos frequentemente (a cada três dias) do que no presente trabalho (*ad libitum* até o início dos experimentos) e, durante o protocolo experimental, fizeram um jejum mais prolongado antes das rodadas experimentais quando comparado a este estudo (72 horas de jejum vs. 48 horas). Essas diferenças na rotina alimentar poderiam ser refletidas numa diferente resposta térmica

adotada pelos animais em ambos os experimentos. Tendo em vista que os *Tropidurus* são lagartos ativos e de alimentação frequente (FIALHO et al., 2000; SIQUEIRA et al., 2013; GOMIDES et al., 2013), a exposição a jejuns prolongados ou dietas previamente restritivas talvez possa levar a diferentes respostas termofílicas.

As temperaturas jejunas e pós-prandiais detectadas por Padilla e colaboradores (2021) foram respectivamente $31.8 \pm 2.9^{\circ}\text{C}$ e $34.3 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$, enquanto aquelas detectadas no presente trabalho foram respectivamente $31,78 \pm 2,92^{\circ}\text{C}$ (jejum frio); $32,83 \pm 3,53^{\circ}\text{C}$ (jejum quente); $31,47 \pm 5,67^{\circ}\text{C}$ (alimentado frio) e $35,45 \pm 4,42^{\circ}\text{C}$ (alimentado quente), ou seja, as temperaturas jejunas registradas pelos autores são virtualmente as mesmas registradas no presente trabalho, enquanto que as temperaturas pós-prandiais apresentam certa congruência nas médias mas sobretudo diferem nos desvios padrões, que são muito maiores no presente trabalho. Mesmo quando utilizamos a média entre as temperaturas em ambos os tratamentos térmicos (média entre a medida iniciada no lado frio e no lado quente) a resposta termofílica pós-prandial segue ausente para o nosso modelo e as temperaturas médias passam a ser $32.3 \pm 2.0^{\circ}\text{C}$ e $33.3 \pm 3.7^{\circ}\text{C}$ respectivamente. A grande variação individual nas escolhas de temperaturas tanto jejunas como pós-prandiais no presente trabalho está refletida no fato de que diferentes indivíduos apresentaram diferentes respostas térmicas durante os tratamentos alimentares, ou seja, alguns indivíduos aumentaram as temperaturas selecionadas, outros mantiveram praticamente imutadas e outros ainda procuraram temperaturas mais baixas.

A variação individual nas temperaturas selecionadas por *Tropidurus* também foi previamente estudada por Leirião e colaboradores (2019). Esses autores conduziram experimentos manipulando os custos termorregulatórios de *Tropidurus torquatus*, utilizando populações muito próximas das de *T. catalanensis* utilizada no presente trabalho, e que apresentam comportamento termorregulatório quase idêntico. Utilizando uma pista circular com lâmpadas incandescentes que chegavam a 40°C instaladas a diferentes distâncias uma da outra, e que poderiam ser acesas/apagadas em diferentes momentos, os autores puderam controlar e/ou alterar os custos termorregulatórios dos animais. Assim, os autores registraram uma grande variação nas decisões termorregulatórias entre diferentes indivíduos, mesmo esses pertencendo a uma mesma população. Concluindo por fim que as “quantidades ótimas” de termorregulação não variam apenas de acordo com seu custo ou com o ambiente térmico, mas também entre os diferentes indivíduos (CLUSELLA-TRULLAS et al., 2007; LEIRIÃO et al., 2019).

No presente trabalho, também não foi detectada influência da posição inicial dos animais no gradiente térmico, ou seja, não houve diferença entre as temperaturas selecionadas pelos animais quando estes iniciaram do lado frio ou do lado quente da arena. O posicionamento inicial dos animais na arena é um importante ponto nos estudos de respostas termofílicas já que pode afetar a resposta experimental. Wall & Shine (2008) estudando o lagarto australiano *Lialis burtonis* concluíram que as respostas termofílicas pós-prandiais previamente registradas para a espécie (BRADSHAW, 1980) advinham do posicionamento inicial dos animais no gradiente, em especial, quando os animais estavam alimentados. No caso de *L. burtonis*, o estado pós-prandial teve uma grande influência nas taxas de deslocamento dos indivíduos, e com isso, o tempo de permanência nos quadrantes próximos ao ponto aonde o animal iniciou o experimento foi maior, levando a impressão de uma falsa resposta termofílica pós-prandial que na verdade era consequência do baixo deslocamento dos indivíduos. Assim sendo, o posicionamento inicial dos indivíduos, bem como, as taxas de deslocamento demandam certa atenção em medidas de termofilia pós-prandial em lagartos (ANDERSEN, 2008; WALL & SHINE, 2008). Diferentemente de *T. catalanensis*, *L. burtonis* é uma espécie de lagarto ápoda, que caça primariamente por espreita, alimenta-se de presas relativamente grandes (p. ex. outros lagartos) com uma frequência mais baixa e é considerada uma espécie relativamente sedentária, deslocando-se muito pouco (WALL & SHINE, 2013). Por esses motivos o posicionamento inicial, em especial dos animais alimentados, teve um impacto grande nos resultados observados pelos autores, impacto esse que não foi visto no presente trabalho já que o posicionamento inicial dos animais não afetou nem as temperaturas procuradas pelos indivíduos e nem os índices de deslocamento dos animais. A influência do estado alimentar sobre as taxas de deslocamento dos animais já foi vista em outros estudos (GARLAND & ARNOLD, 1983; MEHTA, 2006; GIENGER et al., 2013) e deve ser cautelosamente avaliada durante estudos com respostas termofílicas pós-prandiais.

A ausência de impacto do estado alimentar sobre os índices de deslocamento dos lagartos no presente trabalho está de acordo com os resultados previamente publicados por Padilla Perez e colaboradores (2021) que também não detectaram esse efeito. O fato de *Tropidurus catalanensis* ser um animal ativo, que mantém suas temperaturas corporais através da termorregulação ao longo de seu período de atividade (RIBEIRO et al., 2008; PIANTONI, 2015) e que se alimenta frequentemente de presas relativamente pequenas (FIALHO et al., 2000; SIQUEIRA et al., 2013; GOMIDES et al., 2013) é, provavelmente, a causa da falta de

influência do estado alimentar nas taxas de deslocamento e, por conseguinte, na ausência de efeito do posicionamento inicial dos animais nas temperaturas selecionadas.

A detecção de resposta termofílica pós-prandial em Padilla Perez e colaboradores (2021) é, de certa forma, inesperada já que *Tropidurus catalanensis* é uma espécie de forrageio frequente e que mantém temperaturas corporais relativamente altas durante seu período de atividade (KOHLSDORF & NAVAS, 2006; ARRUDA et al., 2008; PIANTONI, 2015; PIANTONI et al., 2016). Esses lagartos quando capturados na natureza, muitas vezes, apresentam conteúdo alimentar, como foi visto por Teixeira & Giovanelli (1999), que coletaram 108 indivíduos, dos quais apenas 3 não apresentavam conteúdo estomacal, além disso, as temperaturas corporais registradas para a espécie na natureza são de cerca de 34°C (KOHLSDORF & NAVAS, 2006; ARRUDA et al., 2008; PIANTONI, 2015; PIANTONI et al., 2016), ou seja, bastante próximas daquelas medidas experimentalmente (LEIRIÃO et al., 2019; PADILLA PEREZ et al., 2021; presente trabalho).

Tendo em vista os resultados do presente estudo, somados aos dados ecológicos dos animais (KOHLSDORF & NAVAS, 2006; ARRUDA et al., 2008; PIANTONI, 2015; PIANTONI et al., 2016), é possível levantar a hipótese de que as temperaturas mantidas por esses animais tanto na natureza (T_c), quanto na arena térmica (T_p) já estejam próximas daquelas necessárias para o processamento digestório adequado, não havendo assim a necessidade de uma resposta (CLUSELLA-TRULLAS, 2007) termofílica pela espécie. Nesse contexto, em um estudo com lagartos sul-africanos do gênero *Cordylus*, que vivem em ambientes térmicos bastante heterogêneos, Clusella-Trullas (2007) encontrou uma alta repetibilidade nas temperaturas preferenciais selecionadas, independentemente do estado alimentar dos animais, ou seja, não encontraram resposta termofílica pós-prandial. Os autores concluíram que a ausência de resposta termofílica nesses animais ocorreu, provavelmente, devido ao fato de que as temperaturas normalmente selecionadas pelos animais já seriam adequadas à digestão (HAMMERSON, 1979; SIEVERT, 1989; BROWN & ROBERTS, 2008).

Temperaturas ótimas digestórias já foram determinadas para diferentes espécies de lagartos (HARLOW et al., 1976; MCKINON & ALEXANDER, 1999; QU et al., 2011) e elas podem ou não estarem próximas as temperaturas preferenciais das espécies. Espécies que mantêm suas temperaturas elevadas e em estreitos níveis de regulação costumam apresentar temperaturas ótimas digestórias mais próximas das temperaturas selecionadas em gradientes térmicos (SCHULER et al., 2011; BERKEL & CLUSELLA-TRULLAS, 2018). Infelizmente, até o presente momento, não existem dados acerca das temperaturas ótimas digestórias para

Tropidurus, o que poderia ajudar a esclarecer a discrepância entre os resultados do presente trabalho e aqueles obtidos por Padilla Perez e colaboradores (2021).

A falta de repetibilidade e a dissonância entre a metodologia empregada e os resultados são, há muito, uma questão relevante nos estudos termais em lagartos (BRADSHAW et al., 1980; LUTTERSCHMIDT & REINERT, 1990; BROWN & WEATHERHEAD, 2000; WALL & SHINE, 2008) e boa parte dos estudos que se preocuparam com essas questões, levantaram determinadas características metodológicas como possíveis razões para essas discrepâncias (SEEBACHER, 2005; CLUSELLA-TRULLAS et al., 2011; GRIGG & BUCKLEY, 2013; CAMACHO & RUSCH, 2017). Dentre estas razões estão: o N amostral utilizado, o uso do gradiente térmico, a metodologia de aferição da resposta e o tipo de análise na determinação do fenômeno.

O baixo número amostral utilizado em alguns estudos (tanto poucos indivíduos quanto poucas observações) pode alterar a capacidade de detecção de fenômenos como a resposta termofílica pós-prandial, o que é especialmente problemático no caso de espécies com grande variação individual em suas respostas (BRADSHAW et al., 1980; SIEVERT, 1989; BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2001). O uso do gradiente térmico para a determinação das temperaturas preferenciais e respostas termofílicas é quase universal, e o uso dessa ferramenta está bem estabelecida nos estudos termais (HERTZ et al., 1993; BROWN & ROBERTS, 2008; BEREC et al., 2014), entretanto, a forma como o gradiente vai ser usado muitas vezes é diferente e essas diferenças podem ter influência direta sobre os resultados. Os gradientes não têm um padrão definido, podendo ser retilíneos ou não, podendo apresentar abrigo para os animais ou não, podendo apresentar um gradiente de temperatura linear ou não, podendo ter ou não substrato, podendo apresentar a possibilidade termorregulatória para os animais através de irradiação ou condução, podendo ainda ter tamanhos diversos e, conseqüentemente, custos termorregulatórios diferentes e assim por diante (LICHT et al., 1966; DEWITT, 1967; GREENBERG, 1976; BOWKER, 1984; SCHULER et al., 2011; CAMACHO et al., 2015; CAMACHO & RUSCH, 2017). Essas variações podem ter implicação direta nas respostas termais dos animais (TSAI & TU, 2005). De maneira similar, o tratamento pré-experimental dos animais, o tempo de jejum utilizado, o tempo que os animais permanecerão na arena durante as medições, o tempo que os animais têm para ambientar-se com a arena antes da rodada experimental, a posição em que os indivíduos iniciam os experimentos, o horário experimental, a temperatura do ar na sala em que os experimentos e o modo como os grupos e tratamentos experimentais são selecionados apresentam uma grande influência nos resultados (BLOUIN-

DEMERS & WEATHERHEAD, 2001; BROWN & GRIFFIN, 2005; BROWN & ROBERTS, 2008; GIENGER et al., 2013; CAMACHO & RUSCH, 2017; FIGUEROA-HUITRON et al., 2019). Além disso, estudos diferentes muitas vezes usam análises e ferramentas estatísticas distintas, com diferentes poderes de detecção o que por vezes torna dificultosa até mesmo a comparação entre os resultados distintos (BLOUIN-DEMERS & WEATHERHEAD, 2001; CAMACHO & RUSCH, 2017).

Por fim, concluímos que em nosso trabalho, os indivíduos de *T. catalanensis* utilizaram o gradiente térmico para regular sua temperatura corporal, mas não apresentaram uma resposta termofílica pós-prandial detectável. Além disso, a posição inicial dos animais não afetou as temperaturas selecionadas e o estado alimentar não afetou as taxas de deslocamento dos indivíduos. Resultados esses que acreditamos estarem de acordo com os hábitos termorregulatórios e alimentares da espécie, mas que divergem dos resultados de Padilla Perez e colegas (2021). Essa divergência parece estar relacionada a diferenças na metodologia e análise dos trabalhos, algo recorrente em trabalhos que acessaram temperaturas selecionadas pré e pós-prandiais em lagartos através do uso de gradientes térmicos (BROWN & WEATHERHEAD, 2000; LUTTERSCHMIDT & REINERT, 1990). Nesse contexto, a padronização metodológica, bem como, futuros estudos que acessem as temperaturas de desempenho ótimo dos diferentes processos fisiológicos nos lagartos podem auxiliar na melhor compreensão da resposta termofílica pós-prandial e outras respostas termofílicas nesses animais.

6 CONCLUSÕES

- *T. catalanensis* termorregula neste gradiente tigmotérmico.
- *T. catalanensis*, neste delineamento experimental, não apresenta uma resposta termofílica pós-prandial.
- A temperatura da extremidade em que os indivíduos começam o experimento não influencia as temperaturas selecionadas por *T. catalanensis*.
- A taxa de deslocamento de *T. catalanensis* não é afetada pelo seu estado digestivo.
- As metodologias utilizadas para aferir a temperatura preferencial em lagartos têm influência nos resultados obtidos.

- Mais trabalhos que avaliem o desempenho de diferentes processos fisiológicos em lagartos de hábitos variados podem ajudar no entendimento da relação entre temperatura preferencial e estado digestivo dentro do grupo.

7 RESUMO

Os lagartos habitam ambientes termais diversos, e apresentam diferentes estratégias de termorregulação, que incluem respostas fisiológicas e comportamentais, para manter suas temperaturas corporais (T_b) dentro de temperaturas ótimas (T_o), que aumentam a eficiência de seus processos e atividades fisiológicas. Diferentes processos e fatores podem impactar a preferência termal de lagartos, sendo um deles a digestão. Alguns tetrápodes ectotérmicos, como lagartos, após a ingestão alimentar, procuram por temperaturas ambientais (T_a) mais altas e aumentam sua T_b . Para aferir a temperatura preferencial os lagartos são colocados em um equipamento aonde ficam isolados e com um gradiente de temperatura disponível a nenhum custo termorregulatório. Apesar de ser o método utilizado há décadas já se sabe que, dependendo da metodologia aplicada em seu uso e/ou montagem, ele pode gerar alguns tipos de influência nos resultados. Este estudo teve o objetivo de avaliar se 1) o lagarto *Tropidurus catalanensis* apresenta o comportamento termofílico pós-prandial, 2) se o delineamento experimental aplicado pode afetar os resultados encontrados e 3) se a digestão interfere na locomoção desses animais. *T. catalanensis* não apresenta termofilia pós-prandial e os resultados para a espécie não foram influenciados pela temperatura do lado em que os indivíduos começavam os experimentos, e o seu deslocamento foi igualmente inalterado. A espécie se firma mais uma vez como termorreguladores ativos que priorizam sempre que possível a manutenção de suas temperaturas corporais dentro da melhor faixa para suas atividades. Porém os resultados encontrados divergem de outro trabalho que também analisou o efeito do estado digestivo na temperatura preferencial de *T. catalanensis*, portanto apesar da questão metodológica explorada neste trabalho não ter influenciado os resultados obtidos provavelmente outras questões estão propiciando esta divergência.

Palavras-chave: Tropiduridae; termofilia; gradiente térmico; preferência térmica; digestão.

8 ABSTRACT

Lizards inhabit diverse thermal environments and present different strategies for thermoregulation, both autonomic and behaviorally, so they can keep their body temperature (T_b) within some limits that can maximize their processes and activities. Some processes and factors can impact lizard's thermal preferences, like digestion, when some go to hotter areas so to elevate T_b . To measure thermal preferences of lizards we put them on an isolated setup that offers a thermal gradient for them to freely choose. Although this is a well-known methodology it has already been proven that depending on how it is build and used it could affect the results somehow. For this reason, the goal of this work was to 1) observe if *Tropidurus catalanensis* shows a postprandial thermophilic response, 2) check if the way we use the thermal gradient setup can impact the found results and 3) if postprandial state has influence over theses lizards' locomotion. We found that these lizards don't show any change on their thermal preferences after food ingestion and that the different ways we used the thermal gradient didn't have an impact on the results found, likewise their digestive state didn't impair their locomotion. But, even though we haven't seen any effects of digestion on *T. catalanensis*' thermal preferences herein, is known that these effects have already been found for the same species on another study, so even the methodological factor we manipulated in this work didn't impact the results other factors are interacting to provide this divergence and deserve more attention in future studies.

Key words: Tropiduridae; thermophily; thermal gradient; thermal preferences; digestion.

9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADOLPH, S. C.; PORTER, W. P. **Temperature, activity and lizard life histories.** The American Naturalist, v. 142, n. 2, p. 273-295, 1993.
- ANDERSEN, J. B. **Is postprandial termophily an experimental artifact?** Journal Of Experimental Biology, [s.l.], v. 211, n. 17, p.7-8, 2008. The Company of Biologists.
- ANDRADE, D. V. et al. **Specific dynamic action in ectothermic vertebrates: A review of the determinants of postprandial metabolic response in fishes, amphibians, and reptiles.** Physiological and Ecological Adaptations to Feeding in Vertebrates, p. 305-324, 2005.
- ANGILLETTA, M. J. **Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*).** Ecology, v. 82, n. 11, p. 3044-3056, 2001.
- ANGILLETTA, M. J. **Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis.** 1 ed. New York: Oxford University Press, 2009.

- ASCOUGH, et al. **Temperature-dependent seed germination in *Watsonia* species related to geographic distribution**, South African Journal of Botany, Volume 73, Issue 4, 2007, Pages 650-653, ISSN 0254-6299, <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2007.05.004>.
- AVERY, R. A. et al. **The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker**. Behavioral Ecology and Sociobiology, v. 11, p. 261-267, 1982.
- BENNETT, A. F. **The thermal dependence of lizard behaviour**. Animal Behaviour, v. 28, n. 3, p. 752-762, 1980.
- BEREC, M. et al. **Relation between Body-Size and Thermoregulation Behavior: Postprandial Thermophily in Spiny-Tailed Agama, *Uromastix acanthinura* Bell**. Polish Journal of Ecology, v. 62, n. 1, p. 139-145, 2014.
- BOWKER, R. G. **Precision of thermoregulation of some african lizards**. Physiological Zoology, v. 57, n. 4, p. 401-412, 1984.
- BRADSHAW, S. D. et al. **Behavioral thermoregulation in a pygopodid lizard, *Lialis burtonis***. Copeia, v. 1980, n. 4, p. 738-743, 1980.
- BROWN, G. P. et al. **Radiotelemetry of body temperatures of free-ranging snapping turtles (*Chelydra serpentina*) during summer**. Canadian Journal of Zoology, v. 68, n. 8, p. 1659-1663, 1990.
- BROWN, R. P.; GRIFFIN, S. **Lower selected body temperatures after food deprivation in the lizard *Anolis carolinensis***. Journal of Thermal Biology, v. 30, n. 1, p. 79-83, 2005.
- BROWN, R. P.; ROBERTS, N. **Feeding state and selected body temperatures in the slow-worm (*Anguis fragilis*)**. The Herpetological Journal, v. 18, n. 1, p. 59-62, 2008.
- CAMACHO, Agustín; RUSCH, Travis W. **Methods and pitfalls of measuring thermal preference and tolerance in lizards**. Journal of Thermal Biology, v. 68, p. 63-72, 2017
- CLARK, D. R. J.; KROLL, J. C. **Thermal ecology of anoline lizards: temperate versus tropical strategies**. The Southwestern Naturalist, p. 9-19, 1974.
- CLUSELLA TRULLAS, Susana et al. **Low repeatability of preferred body temperature in four species of cordylid lizards: temporal variation and implications for adaptive significance**. Evolutionary Ecology, v. 21, n. 1, p. 63-79, 2007.
- CLUSELLA-TRULLAS, Susana; CHOWN, Steven L. **Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review**. Journal of Comparative Physiology B, v. 184, n. 1, p. 5-21, 2014.
- CORKERY, I. et al. **Behavioral thermoregulation of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, under hydric and digestive constraints**. Herpetological Conservation and Biology, v. 9, p. 29-37, 2014.
- CRUZ, F. B. et al. **Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation?** Zoology, v. 112, n. 6, p. 425-432, 2009.
- DAYANANDA, Buddhi; WEBB, Jonathan K. **Thermophilic response to feeding in adult female velvet geckos**. Current zoology, v. 66, n. 6, p. 693-694, 2020.
- DELL, A.I. et al. **Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy**. J Anim Ecol, 83: 70-84. 2014

- DORCAS, M. E. et al. **The thermal biology of digestion in rubber boas (*Charina bottae*): physiology, behavior, and environmental constraints.** *Physiological Zoology*, v. 70, n. 3, p. 292-300, 1997.
- DU, W. et al. **Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*.** *Journal of Thermal Biology*, v. 25, n. 3, p. 197-202, 2000.
- DUBOIS, P. Mason et al. **Effects of oxygen on responses to heating in two lizard species sampled along an elevational gradient.** *Journal of thermal biology*, v. 68, p. 170-176, 2017.
- FIALHO, R. F. et al. **Feeding ecology of *Tropidurus torquatus*: ontogenetic shift in plant consumption and seasonal trends in diet.** *Journal of Herpetology*, p. 325-330, 2000.
- FIGUEROA-HUITRÓN, R. et al. **The effect of thermal gradient design on the evaluation of thermoregulation in snakes.** *Herpetological Journal*, v. 29, n. 3, 2019.
- FITZGERALD, M. et al. **A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest.** *Journal of Thermal Biology*, v. 28, n. 6, p. 515-524, 2003.
- FREDERICH, M.; PÖRTNER, H. O. **Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*.** *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, v. 279, n. 5, p. R1531-R1538, 2000.
- GANGLOFF, E. J.; TELEMECO, R. S. **High temperature, oxygen, and performance: Insights from reptiles and amphibians.** *Integrative and comparative biology*, v. 58, n. 1, p. 9-24, 2018.
- GIENGER, C. M. et al. **Thermal responses to feeding in a secretive and specialized predator (*Gila monster, Heloderma suspectum*).** *Journal of thermal biology*, v. 38, n. 3, p. 143-147, 2013.
- GILBERT, A. L.; MILES, D. B. **Food, temperature and endurance: effects of food deprivation on the thermal sensitivity of physiological performance.** *Functional Ecology*, v. 30, n. 11, p. 1790-1799, 2016.
- GREGORY, P. T. **Feeding, thermoregulation, and offspring viability in gravid Garter Snakes (*Thamnophis sirtalis*): what makes laboratory results believable?** *Copeia*, v. 2001, n. 2, p. 365-371, 2001.
- GVOŽDÍK, L. **Postprandial thermophily in the Danube crested newt, *Triturus dobrogicus*.** *Journal of Thermal Biology*, v. 28, n. 8, p. 545-550, 2003.
- HARLOW, H. J. et al. **The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard, *Dipsosaurus dorsalis*.** *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, v. 111, n. 1, p. 1-6, 1976.
- HEATH, J. E.. **Reptilian Thermoregulation: Evaluation of Field Studies.** *Science*, [s.l.], v. 146, n. 3645, p.784-785, 6 nov. 1964.
- HERCZEG, G. et al. **Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply.** *Oecologia*, v. 155, p. 1-10, 2006.

- HERREL, A. et al. **Fight versus flight: physiological basis for temperature-dependent behavioral shifts in lizards.** *Journal of Experimental Biology*, v. 210, n. 10, p. 1762-1767, 2007.
- HERTZ, P. E. et al. **Evaluating Temperature Regulation by Field-Active Ectotherms: The Fallacy of the Inappropriate Question.** *The American Naturalist*, [s.l.], v. 142, n. 5, p.796-818, nov. 1993.
- HERTZ, P. E. et al. **Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards.** *Animal Behaviour*, v. 30, n. 3, p. 676-679, 1982.
- HUEY, R. B. **Temperature, physiology, and the ecology of reptiles.** In: *Biology of the Reptilia*. 1982.
- HUEY, R. B.; SLATKIN, M. **Cost and benefits of lizard thermoregulation.** *The Quarterly Review of Biology*, v. 51, n. 3, p. 363-384, 1976.
- HUEY, R. B.; STEVENSON, R. D. **Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches.** *American Zoologist*, v. 19, n. 1, p. 357-366, 1979.
- HUEY, R. B. et al. **How often do lizards “run on empty”?.** *Ecology*, v. 82, n. 1, p. 1-7, 2001.
- Ji, X. et al. **Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*.** *Journal of Thermal Biology*, v. 21, n. 3, p. 155-161, 1996.
- KIEFER, M. C. et al. **Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards.** *Acta Zoologica*, v. 88, n. 1, p. 81-87, 2007.
- KOHLSDORF, T. et al. **Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae).** *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, v. 5, n. 2, p. 109-118, 2006.
- KUNZ, T. S.; BORGES-MARTINS, M. **A new microendemic species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) from southern Brazil and revalidation of *Tropidurus catalanensis* Gudynas & Skuk, 1983.** *Zootaxa*, v. 3681, n. 4, p. 413-439, 2013.
- LEIRIÃO, Luciana et al. **Independent influence of thermoregulatory cost on the lower and upper set-points of a heliothermic lizard.** *Behavioural processes*, v. 164, p. 17-24, 2019.
- LI, H. et al. **Many-lined sun skinks (*Mabuya multifasciata*) shift their thermal preferences downwards when fasted.** *Asian Herpetological Research*, v. 1, n. 1, p. 36-39, 2010.
- MCCONNACHIE, S.; ALEXANDER, G. J. **The effect of temperature on digestive and assimilation efficiency, gut passage time and appetite in an ambush foraging lizard, *Cordylus melanotus melanotus*.** *Journal of Comparative Physiology B*, v. 174, n. 2, p. 99-105, 2004.
- MCKINON, W.; ALEXANDER, G. J. **Is temperature independence of digestive efficiency an experimental artifact in lizards? A test using the common flat lizard (*Platysaurus intermedius*).** *Copeia*, p. 299-303, 1999.

- PADILLA PEREZ, D. J. et al. **Effects of food intake and hydration state on behavioral thermoregulation and locomotor activity in the tropidurid lizard *Tropidurus catalanensis***. *Journal of Experimental Biology*, v. 224, n. 6, p. jeb242199, 2021.
- PIANTONI, C. et al. **Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology**. *Animal Conservation*, v. 19, n. 4, p. 391-400, 2016.
- PINTO, A. C. S. et al. **Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae)**. *Amphibia-Reptilia*, v. 26, n. 2, p. 127-137, 2005.
- PÖRTNER, H. O. et al. **Oxygen-and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology**. *Journal of Experimental Biology*, v. 220, n. 15, p. 2685-2696, 2017.
- RANDALL, D., BURGGREN, W., FRENCH, K. Eckert **Fisiologia Animal – Mecanismos e Adaptações**. 4. Ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2000.
- RIBEIRO, L. B. et al. **Thermoregulatory behavior of the saxicolous lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae), in a rocky outcrop in Minas Gerais, Brazil**. *Herpetological Conservation and Biology*, v. 3, n. 1, p. 63-70, 2008.
- ROBERT, K. A.; THOMPSON, M. B. **Influence of feeding on the metabolic rate of the lizard, *Eulamprus tympanum***. *Copeia*, v. 2000, n. 3, p. 851-855, 2000.
- ROCHA, C. F. D. et al. **Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros**. *Oecologia Brasiliensis*, 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.
- SCHULER, M. S. et al. **Food consumption does not affect the preferred body temperature of Yarrow's spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*)**. *Journal of Thermal Biology*, v. 36, n. 2, p. 112-115, 2011.
- SECOR, S. M.; DIAMOND, J. **Determinants of the postfeeding metabolic response of Burmese pythons, *Python molurus***. *Physiological zoology*, v. 70, n. 2, p. 202-212, 1997.
- SENA, M. A. de. **Filogenia e evolução dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* (Squamata: Tropiduridae)**. 2015. Tese (Doutorado em Zoologia) - Instituto de Biociências, University of São Paulo, São Paulo, 2015.
- SIEVERT, L. M. *et al.* **Postprandial thermophily, transit rate, and digestive efficiency of juvenile cornsnakes, *Pantherophis guttatus***. *Journal of Thermal Biology*, v. 30, n. 5, p. 354-359, 2005.
- SIEVERT, L. M. **Postprandial temperature selection in *Crotaphytus collaris***. *Copeia*, p. 987-993, 1989.
- SIEVERT, L. M.; ANDREADIS, P. **Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon***. *Journal of Thermal Biology*, v. 24, n. 1, p. 51-55, 1999.
- SIMANDLE, E. T. et al. **Lizards, lipids, and dietary links to animal function**. *Physiological and Biochemical Zoology*, v. 74, n. 5, p. 625-640, 2001.

- SMITH, K. R. et al. **Colour change on different body regions provides thermal and signaling advantages in bearded dragon lizards.** In: Proc. R. Soc. B. The Royal Society, v. 283, 2016.
- STUGINSKI, D. R. et al. **Postprandial thermogenesis in *Bothrops moojeni* (Serpentes: Viperidae).** Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases, v. 17, n. 3, p. 287, 2011.
- TATTERSALL, G. J. et al. **The thermogenesis of digestion in rattlesnakes.** Journal of Experimental Biology, v. 207, n. 4, p. 579-585, 2004.
- TEIXEIRA, R. L.; GIOVANELLI, M. **Ecology of *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) of a sandy coastal plain of Guriri, São Mateus, ES, southeastern Brazil.** Revista Brasileira de Biologia, v. 59, n. 1, p. 11-18, 1999.
- TELEMECO, Rory S. et al. **Physiology at near-critical temperatures, but not critical limits, varies between two lizard species that partition the thermal environment.** Journal of Animal Ecology, v. 86, n. 6, p. 1510-1522, 2017.
- TSAI, T.; TU, M. **Postprandial thermophily of Chinese green tree vipers, *Trimeresurus s. stejnegeri*: interfering factors on snake temperature selection in a thigmothermal gradient.** Journal of Thermal Biology, v. 30, n. 6, p. 423-430, 2005.
- VAN BERKEL, J.; CLUSELLA-TRULLAS, S. **Behavioral thermoregulation is highly repeatable and unaffected by digestive status in *Agama atra*.** Integrative zoology, v. 13, n. 4, p. 482-493, 2018.
- WALL, M.; SHINE, R. **Ecology and behaviour of Burton's Legless Lizard (*Lialis burtonis*, Pygopodidae) in tropical Australia.** Asian Herpetological Research, v. 4, n. 1, p. 9-21, 2013.
- WALL, M.; SHINE, R. **Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis* Gray, Pygopodidae): laboratory studies can provide misleading results.** Journal of Thermal Biology, v. 33, n. 5, p. 274-279, 2008.
- WITTERS, L. R.; SIEVERT, L. **Feeding causes thermophily in the woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*).** Journal of Thermal Biology, v. 26, n. 3, p. 205-208, 2001.
- ZHANG, Y.; JI, X. **The thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in southern grass lizards, *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae).** Journal of Thermal Biology, v. 29, n. 1, p. 45-53, 2004.