

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

Joana de Dornellas Cysneiros Gomes de Amorim

No limiar da auto-mutilação: fatores ecológicos e morfológicos envolvidos na autotomia caudal em *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987) (Sauria:Tropiduridae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Comportamento e Biologia Animal como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre.

Juiz de Fora

2013

Joana de Dornellas Cysneiros Gomes de Amorim

No limiar da auto-mutilação: fatores ecológicos e morfológicos envolvidos na autotomia caudal em *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987) (Sauria:Tropiduridae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Comportamento e Biologia Animal como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Bernadete Maria de Sousa

Juiz de Fora

2013

No limiar da auto-mutilação: fatores ecológicos e morfológicos envolvidos na autotomia caudal em *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987) (Sauria:Tropiduridae)

Joana de Dornellas Cysneiros Gomes de Amorim

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração: Comportamento e Biologia Animal como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre.

Aprovado em 27 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA

Prof^ª. Dra. Bernadete Maria de Sousa - Orientadora

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa

Universidade Estadual do Rio de Janeiro (UERJ)

Prof. Dr. Carlos Alberto Mourão Júnior

Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

*“Para ser um bom observador
é preciso ser um bom teórico”*

Charles Darwin

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a meus Pais, por me tornarem quem hoje sou, por me guiarem pela vida e por apoiarem extensa e incondicionalmente minhas decisões, mas temperando-as com conselhos. Aos meus irmãos pela vivência incrível compartilhada desde sempre, por me aturarem, e por toda a ajuda prestada neste trabalho.

Agradeço também a todos os meus amigos, e em especial a Amanda Vidal Wanderley, pelo carinho e pela ajuda, pela descontração e pelo comprometimento, e por me dar uma base sólida onde me apoiar, sempre que necessário.

Ao meu noivo, Tiago Cotrim, nem tenho palavras para agradecer tanto incentivo, tanto amor, tanto companheirismo.

À minha orientadora, Profa. Dra. Bernadete Maria de Sousa, pela paciência e atenção, pela incrível disponibilidade sempre, pela dedicação total e compreensão maternal. Meus maiores agradecimentos também aos membros da Banca Examinadora, por consentirem em fazer parte deste momento tão importante, onde culminam dois inteiros anos de esforço, e por contribuírem com críticas e sugestões para o aprimoramento deste trabalho. Em especial ao Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa, pela disponibilidade de se deslocar de sua cidade para comparecer em minha defesa.

Agradeço a todos os professores e colegas que de alguma maneira fizeram parte desta pesquisa, e em especial ao Prof. Dr. Carlos Alberto Mourão Jr., por me inspirar e me estimular, instigando novas idéias e pontos de vista, sempre trazendo mais perguntas que respostas, pois é assim que se faz ciência, e é assim que evolui o pensamento.

Também agradeço aos funcionários que nos amparam diariamente, em particular a Rita Hasteres, por facilitar a vida de todos os pós-graduandos, sempre com impecável bom humor.

Meus sinceros agradecimentos a Isadora Travnik, incansável colaboradora, excelente companheira e bióloga promissora em formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), agradeço o suporte financeiro, que foi de imprescindível importância à execução deste trabalho, ao Instituto Estadual de Florestas (IEF) pela licença para coleta que permitiu sua realização e acima de tudo ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento e Biologia Animal da UFJF.

RESUMO

A autotomia caudal é uma resposta anti-predação voluntária amplamente empregada por lagartos. Suas consequências estão bem descritas na literatura, mas os fatores envolvidos na sua ocorrência carecem de aprofundamento. Pretendeu-se então averiguar se há diferença tanto na propensão à autotomia quanto no padrão de crescimento corporal e caudal de indivíduos com tamanho corporal diferente durante as estações quente/chuvosa (verão tropical) e fria/seca (inverno tropical). Para tanto foram mantidos em terrários externos três grupos experimentais (n = 19) de massas corpóreas diferentes (P1, P2 e P3), cujas caudas foram autotomizadas por constrição mecânica, medindo-se a pressão exercida e o tempo até a soltura da cauda. Dados morfométricos foram aferidos semanalmente e avaliados usando o test T bicaudal para amostras não pareadas, comparando-se as variáveis em função do peso corporal. As porções caudais liberadas foram conservadas em álcool e dissecadas, assim como quatro lagartos que morreram ao longo dos experimentos. A anatomia caudal foi analisada e comparada com descrições existentes. Elaborou-se um modelo tridimensional passível de ser usado como ferramenta didática e analítica. Foram encontradas em média 32 vértebras caudais em *T. itambere*. A maioria dos parâmetros avaliados não apresentou significância estatística, devido ao pequeno número amostral, mas tendências e possibilidades são apresentadas e discutidas em vista da literatura atual. Foi significativa a relação inversa entre temperatura cloacal e tempo até a autotomia.

Palavras-Chave: anatomia vertebra, morfologia caudal, modelagem tridimensional

ABSTRACT

Autotomy is an anti-predator behavior widely employed by lizards. The energetic consequences of this process are vastly describe in literature, yet the details involved in it's occurrence lack thoroughness. This study intent to evaluate if there are differences related to body weight in propensity to realize autotomy, in body and caudal growth, both during the hot/wet season (tropical summer) and the cold/dry season (tropical winter). To accomplish that three groups of lizards (n = 19) with different body mass (P1, P2 and P3) were kept in out-doors cages during cold (July to September 2012) and hot seasons (November 2012 to January 2013). Autotomy was induced by constriction of the tail, while measuring the pression applie to it's surface as well as the time until it's release. Morphometric data was assessed weekly and processed using two-tailed t-test for unpaired samples, comparing variables according to body weight. The released portion of the tail was preserved in alcohol and dissected, as were the four lizards that happened to die during the experimental process. Caudal anatomy was analyzed and compare with preexisting descriptions. A three-dimensional model with didactic and analytic potential was elaborated. We found an average of 32 caudal vertebraes in *T. itambere*. Most of the analyzed parameters did not present statistical significance, due to the small sample size. However we present and discuss every tendency and possibility in face of the current literature. We did found a significant inverse relation between cloacal temperature and the time subjects took to undergo autotomy.

Key-Words: vertebral anatomy, caudal morphology, three-dimensional modeling

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1: Fotografias de macho (esquerda) e fêmea (direita) de *Tropidurus itambere* em seu ambiente natural, no Parque Estadual do Ibitipoca 13
- Figura 2: Mapa da distribuição geográfica dos *Tropidurus* segundo alguns autores. Em vermelho a distribuição proposta por FROST et al. (2001). Em amarelo a distribuição de *T. itambere* no Brasil segundo RODRIGUES (1987). Os pontos representam os locais reportados nos artigos usados como referência e o pino, o local de coleta do presente trabalho 14
- Figura 3: Fotografias dos terrários de lona em ambiente externo coberto e cercado. **A:** Terrários individuais. **B:** Terrário coletivo. **C:** Disposição de alguns dos terrários no ambiente externo 31
- Figura 4: Fotografias das etapas do procedimento experimental de indução da autotomia. **A:** Sensor flexível alinhado com a cauda. **B:** Grampo metálico comprimindo a cauda e o sensor. **C:** Autotomia realizada 32
- Figura 5: Fotografias de **A:** Fêmea de *Tropidurus itambere* sendo dissecada **B:** Porção caudal autotomizada 35
- Figura 6: Gráfico da relação entre temperatura cloacal e tempo até a soltura da cauda em *Tropidurus itambere*. A reta de regressão linear demonstra correlação inversa entre os parâmetros 37
- Figura 7: Gráfico do crescimento caudal nos seis indivíduos de *Tropidurus itambere* 40
- Figura 8: Gráfico da variação de peso nos seis indivíduos de *Tropidurus Itambere* 41
- Figura 9: Fotografias de vértebras dissecadas de *Tropidurus itambere*. **A:** Quinta vértebra a partir da cintura pélvica, vista posterior. **B:** 13ª vértebra a partir da cintura pélvica, vista posterior. **C:** Vista anterior da porção proximal de uma vértebra fraturada no ponto de autotomia, mostrando sua superfície de conexão com a vértebra anterior. **D:** Vista lateral de sequência de vértebras iniciando na porção proximal (à direita) com uma vértebra inteira e terminando distalmente (à esquerda) num ponto de autotomia. **E:** Vista superior da mesma sequência de vértebras de D, mostrando que o plano de fratura se sobrepõe à porção basal dos processos transversais. **F:** Cintura pélvica, com ponto de inserção das patas posteriores, marcada pelo par de vértebras fundidas, e mostrando as primeiras 4 vértebras sofrendo transição de orientação dos processos transversais. EN = Espinho Neural. EA = Espinho Arterial. PT = Processo Transversal. PSZ = Pós-Zigapífise. PRZ = Pré-Zigapófise. CP = Cintura Pélvica. PA = Ponto de autotomia 42

Figura 10: Comparação entre fotografias reais de vértebras caudais de *Tropidurus itambere* e renderizações das respectivas imagens modeladas tridimensionalmente. EN = Espinho Neural. EA = Espinho Arterial. PT = Processo Transversal. PSZ = Pós-Zigapífise. PRZ = Pré-Zigapófise. PA = Ponto de autotomia 43

Figura 11: Renderização de modelagem tridimensional de estruturas caudais de *Tropidurus itambere*: **A:** Cauda completa em vista superior e em perspectiva lateral; **B:** Vértebra representativa das mais distais, onde não se pode visualizar o arco neural nem os processos transversais; **C:** Vértebra representativa de intermediárias, onde é possível visualizar o arco neural, mas não os processos transversais. **D:** Perspectivas posterior e anterior de vértebra representativa de intermediárias. **E:** Perspectivas posterior e anterior de vértebra representativa das mais proximais, onde se pode visualizar o espinho neural e os processos transversais 44

Figura 12: Representação ilustrativa do processo de regeneração caudal, com imagens renderizadas de **A:** O plano de autotomia; **B:** A ocorrência da autotomia; **C:** Os estágios iniciais da regeneração caudal, com a formação do bastão cartilaginoso; **D:** Cauda completamente regenerada..... 44

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Compilação das pressões que resultaram em autotomia para cada indivíduo, separados por grupo amostral e classificados de acordo com sexo, tratamento e peso. Pressões expressas em microVolts (conforme a leitura direta do aparelho de medição), e convertidas para pressão atmosférica (atm) e em função do peso exercido por unidade de área (g/cm^2) 38

Tabela 2: Análise descritiva e inferencial das variáveis durante a autotomia de *Tropidurus itambere*: Pressão (medida pela variação de voltagem) em microVolts, Tempo de soltura (tempo necessário até a autotomia), T movimentos vigorosos (tempo em que a cauda permaneceu em movimentos vigorosos), T movimentos lentos (tempo em que a cauda permaneceu em movimentos lentos), T movimentos espasmódicos (tempo após o qual que foi registrado o último movimento caudal) e Temperatura (em Celsius), todos em função do peso corporal dos grupos amostrais P1 e P2 39

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	REVISÃO DE LITERATURA	11
	2.1 Área de Estudo	11
	2.2 Objeto de Estudo	12
	2.3 Aspectos Caudais e da Autotomia	19
3	MATERIAL E MÉTODOS	30
4	RESULTADOS	36
5	DISCUSSÃO	45
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	51
7	CONCLUSÕES	52
8	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

1. INTRODUÇÃO

Entre os répteis, o grupo dos lagartos apresenta considerável variedade morfológica e um grande repertório comportamental, além de ampla distribuição geográfica, podendo ser encontrados em diversos habitats, desde florestas úmidas a desertos (HUEY *et al.*, 1983). Em consequência disso, são frequentemente utilizados como modelos ecológicos (HUEY *et al.*, 1983; ARRUDA, 2009).

O termo autotomia se refere à perda de partes do corpo ou apêndices, que ocorra de forma voluntária, ao longo de um plano de fratura específico, geralmente em resposta a um ataque predatório (BATEMAN e FLEMING, 2009). A perda voluntária de partes do corpo é amplamente empregada como estratégia de escape, por invertebrados e por um bom número de vertebrados, entre os quais prevalecem os répteis, e em especial os lagartos, como principal grupo capaz de autotomizar suas caudas e regenerá-las (MAGGINNIS, 2006).

Ainda que muitos artigos abordem a questão da perda da cauda e suas correlações ecológicas a partir da frequência populacional da autotomia (*e.g.* VAN SLUYS *et al.*, 2002; HARE e MILLER, 2009; LOVELY *et al.*, 2010), muito se pode inferir quando os questionamentos tratam da facilidade com que esta pode ser induzida (*e.g.* FOX, *et al.* 1998; COOPER Jr. *et al.*, 2004; PAFILIS *et al.*, 2009).

Ademais, os lagartos são os únicos amniotas a apresentarem tão extensa capacidade regenerativa, que inclui a reconstrução de uma estrutura complexa, e a multiplicação e o crescimento de tecidos altamente especializados, como o tecido nervoso, o cartilaginoso e o muscular. Portanto, merecem especial destaque nos trabalhos dedicados a estudar as características desse processo (ALIBARDI, 2010).

É sabido que a temperatura influencia na predisposição à autotomia (*e. g.* BUSTARD, 1968), mas até que ponto a sazonalidade interfere nessa relação? Foi proposta, para outras espécies, certa diferença sexual quanto à força necessária para sua indução (FOX, *et al.*, 1998), mas seria tal fato também observado em *Tropidurus itambere*? Ou haveria, por outro lado, variação em resposta ao tamanho corporal? Os movimentos caudais pós-autotomia, por desempenharem papel fundamental no escape ao predador, poderiam variar de acordo com o tamanho e peso dos indivíduos, em função da capacidade de fuga dos mesmos? A estrutura vertebral e a morfologia caudal apresentariam alguma diferença entre *T. itambere* e a espécie-tipo de seu gênero, *T. torquatus*?

O presente trabalho visou estabelecer se a temperatura ambiental e a estação do ano (verão x inverno) influenciariam na propensão à autotomia (nomeadamente na prontidão da mesma e na força necessária para sua indução). Também foram avaliadas possíveis diferenças entre a prontidão à autotomia, a força necessária para induzi-la, a duração dos movimentos caudais pós-autotomia, o crescimento corporal e caudal, em função do sexo, do tamanho e da massa corpórea e durante as duas estações estudadas. O material biológico proveniente dos experimentos foi dissecado e possibilitou detalhamento estrutural das vértebras e da osteologia caudal.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

2.1.1 O Parque Estadual do Ibitipoca

O Parque Estadual do Ibitipoca se estende por uma área total de 1.488 hectares, entre os municípios de Lima Duarte e de Santa Rita do Ibitipoca, (DIAS *et al.*, 2002). Estando dentro do bioma da Zona da Mata, nele predominam os Campos Rupestres de terrenos acidentados (WANDERLEY e MARTINELLI, 1987) onde as extensões de afloramentos rochosos permitem o acúmulo de material detrítico abundante em atividade biológica, sobretudo de artrópodes, que servem de base alimentar à fauna local (DIAS *et al.*, 2002).

As altitudes estão em média entre 1.350 a 1.650m, (RODELA e TARIFA, 2002) e o clima da região é tropical de altitude, com verões amenos e chuvosos, e invernos frios e secos (FEIO, 1990). As temperaturas variam de 12 a 15°C (média 14,6°C) durante o inverno, e de 18 a 22°C (média 21,6°C) durante o verão. A umidade relativa do ar se mantém alta e estável o ano todo (76-87%), mas já a precipitação pluviométrica varia intensamente entre as estações, chegando a 500 mm por mês, no verão (especialmente de novembro a março), e podendo baixar a apenas 6 mm por mês durante o inverno (RODELA e TARIFA, 2002).

A topografia peculiar do Parque responde por grande influência na distribuição das precipitações e da incidência solar, onde o solo nu e rochoso favorece variações térmicas

drásticas em sua superfície ao longo do dia (RODELA e TARIFA, 2002). Nas áreas compreendidas entre as escarpas de anticlinais, como nos local onde foram coletados os espécimes utilizados neste estudo, há grande concentração de nebulosidade e pluviosidade (RODELA e TARIFA, 2002).

2.2. OBJETO DE ESTUDO

2.2.1 O gênero *Tropidurus* e o grupo *Torquatus*

O gênero *Tropidurus* conta atualmente com 21 espécies, distribuídas por quase toda América do Sul continental a leste dos Andes (FROST *et al.*, 2001), e nas Ilhas Galápagos (LOPEZ *et al.*, 1992), onde ocorrem preferencialmente em áreas abertas de florestas tropicais e subtropicais (RODRIGUES, 1987). No Brasil há diversos relatos de ocupação por tropidurídeos nos mais diversos habitats, desde florestas, como a Amazônica e a Atlântica, às restingas costeiras, e em especial na Caatinga e no Cerrado, no Centro-Oeste brasileiro (ROCHA, 2000; RODRIGUES, 1987). O mapa apresentado na Figura 2 ilustra alguns desses relatos, bem como da distribuição encontrada em FROST *et al.* (2001), segundo a qual os *Tropidurus* seriam encontrados do sul da Venezuela até o nordeste brasileiro, passando ao leste pelas Guianas, e de lá seguindo para oeste pelo sudoeste da Amazônia e leste da Bolívia, para o sul até o extremo norte do Uruguai e até a Argentina central.

As espécies desse gênero, de porte pequeno a mediano, são predadores de emboscada, que utilizam a estratégia de forrageamento denominada “senta-e-espera” (ARAÚJO, 1987; VAN SLUYS, 1993b). De hábitos diurnos, podem tanto utilizar a irradiação solar direta quanto a transmissão superficial do calor das rochas para manter sua termorregulação (NUNES *et al.*, 2007). Os machos, e algumas vezes as fêmeas, são territorialistas (PINTO, 1999), e pode-se observar dimorfismo sexual, com os machos sendo geralmente maiores que as fêmeas (VAN SLUYS, 1993a).

FROST *et al.* (2001) descrevem as principais características diagnósticas do gênero *Tropidurus* e dos *Tropidurus* do grupo *torquatus*, entre as quais podemos ressaltar: 1) Crânio não altamente elevado ao nível das órbitas; 2) Pré-maxila não alargada; 3) Marcas na parte ventral das coxas presentes; 4) Escamas circum-orbitais diferentes das supra-orbitais; 5)

Membrana lateral do quarto dedo não desenvolvida em ambos os lados; 6) Cauda arredondada; 7) Hemipenis atenuado, sem discos apicais.

2.2.2 A espécie *Tropidurus itambere*

2.2.2.1 Morfologia geral e identificação

Tropidurus itambere Rodrigues, 1987 é um lagarto de porte pequeno a mediano, sendo normalmente menor que *T. torquatus* (WIED, 1920). Possui coloração críptica com a parte dorsal em tons de marrom-acinzentado, coberta por inúmeros pequenos pontos brancos e pretos (VAN SLUYS, 1992), enquanto que o ventre apresenta coloração mais clara, próxima do bege-amarelado (Figura 1).



Figura 1: Fotografias de macho (esquerda) e fêmea (direita) de *Tropidurus itambere* em seu ambiente natural, no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais.

O dimorfismo sexual é bastante evidente, sendo manifestado especialmente em relação ao tamanho corporal, que é maior nos machos do que nas fêmeas (VAN SLUYS, 1993a). Também nos machos adultos podemos encontrar manchas enegrecidas no pescoço, na parte ventral das coxas posteriores, e da base ventral da cauda à porção posterior basal do ventre (RODRIGUES, 1987).

Os micro-habitats usualmente ocupados por *T. itambere*, no Brasil são áreas abertas, que incluem costões ou afloramentos rochosos (RODRIGUES, 1988, NUNES *et al.*, 2007), ainda que existam relatos de que populações da espécie podem ser também encontradas em áreas de Restinga e na faixa transicional entre matas costeiras e o bioma de praias, no litoral nordeste do Brasil (*e.g.* ARAÚJO, 1987; ROCHA e BERGALLO, 1990; VANZOLINI, 1972; VITT e CALDWELL, 1993; ZERBINI, 1988).

2.2.2.3 Alimentação e manutenção da homeostase

A estratégia de alimentação adotada por cada espécie de lagartos tem diversas implicações em outros aspectos de sua vida (CARVALHO *et al.*, 2007). Não só a estratégia de obtenção de alimento, evidentemente, se relaciona intimamente ao tipo de presa consumida, mas também à anatomia e fisiologia do animal, bem como ao comportamento de termorregulação e de escape de predação. Animais mais ágeis, que utilizam demonstrações de agressividade e “displays” de dominância para afastar intra e interespecíficos, ou que preferencialmente fogem de possíveis predadores, em geral se apresentam como forrageadores ativos, e procuram ativamente suas presas, concentrando sua alimentação em animais gregários ou sedentários, como em estágios iniciais do desenvolvimento de certos artrópodes, alimentando-se de larvas, ovos e ninfas. Os animais robustos e de coloração inconspícua, que apostam mais na imobilidade críptica e na camuflagem como maneira de evitar encontros agonísticos, são aqueles que geralmente adotam a estratégia “senta-e-espera”.

SCHARF *et al.* (2006) demonstraram, usando um modelo computadorizado, que forrageadores ativos apresentam melhores chances de encontro com presas cuja velocidade seja menor que a deles mesmos, em concordância com o estabelecido na literatura, de que forrageadores ativos usualmente se alimentam de presas sedentárias. O mesmo modelo prevê que, quando a velocidade das presas supera a do predador, são os forrageadores “senta-e-espera” que obtêm o maior sucesso, corroborando os estudos que demonstram que os mesmos geralmente se alimentam de presas vágies e ágeis. *Tropidurus itambere* não foge a esta regra, e embora possua dieta onívora, o conteúdo estomacal mais frequentemente encontrado consiste majoritariamente de formigas e cupins (VAN SLUYS, 1993b; FARIA, 2006; FARIA e ARAÚJO, 2004).

Outro fator que está intimamente ligado ao comportamento de alimentar é a termorregulação. A manutenção da temperatura corporal, conforme revisado por ROCHA *et al.* (2009) é um processo altamente refinado nos lagartos, que envolve uma interação precisa entre os padrões de comportamento e a fisiologia. Manter a temperatura numa determinada faixa garante melhor desempenho nas atividades diárias e pode ser fundamental para a sobrevivência do indivíduo, embora não se possa dizer que haja, para cada espécie, uma temperatura “ótima”. Considera-se, ainda segundo Rocha *et al.* (2009), que existam diversas temperaturas “ótimas”, dependendo da atividade realizada num dado momento. Ou seja, a temperatura mais apropriada ao forrageamento pode não ser, necessariamente, a mais apropriada à digestão. Para *T. itambere* a temperatura corporal média, em atividade, varia de 30,9°C a 34,1°C, com amplitude de 20,3 a 38,4°C (VAN SLUYS, 1992; FARIA e ARAÚJO 2004; KOHLSDORF e NAVAS, 2006; NUNES *et al.*, 2012;).

2.2.2.4 Ciclo de vida e reprodução

Tropidurus itambere é uma espécie territorialista, na qual os machos defendem espaços contendo refúgios, como frestas ou buracos na superfície rochosa (VAN SLUYS, 1997; VAN SLUYS, 2000). Como esperado para animais territoriais, é comum ocorrer a poliginia, pois machos cujos territórios apresentam melhores recursos tendem reunir um maior número de fêmeas, residentes ou visitantes, em seu território (KOHLSDORF *et al.*, 2006). A espécie apresenta dimorfismo sexual, sendo as fêmeas geralmente menores que os machos (FARIA, 2001; FARIA e ARAÚJO, 2004).

O pico do período reprodutivo para *T. itambere* ocorre geralmente entre setembro e outubro, sendo iniciado em coincidência com a época de grande pluviosidade, que aparenta ser o fator decisivo para o início e a sincronização dos ciclos reprodutivos de machos e fêmeas, ainda que a temperatura também pareça desempenhar um papel importante na regulação dos ciclos anuais (FERREIRA *et al.*, 2011). A estação reprodutiva pode se estender até meados de abril, transcorrendo durante a estação chuvosa e quente, o “verão tropical” (VAN SLUYS, 1998). As fêmeas apresentam sistema reprodutor propício à fecundação apenas durante seu período reprodutivo, quando o epitélio do oviduto está repleto de glândulas unicelulares que liberam uma secreção translúcida (FERREIRA *et al.*, 2011). Os machos, embora possam permanecer férteis, com testículos túrgidos e cheios de

espermatozoides, durante todo o ano (VAN SLUYS, 1993a) também possuem um pico reprodutivo, que coincide com o apresentado pelas fêmeas, durante o qual os túbulos seminíferos, com o epitélio aumentado e o tecido intersticial reduzido, encontram-se preenchidos por células germinativas em diferentes estágios de espermatogênese, e numerosos espermatozoides livres ocupam o estreito lúmen (FERREIRA *et al.*, 2011). Os espermatozoides, estando em diferentes estágios de diferenciação, continuam seu processo de amadurecimento pós-testicular, mesmo durante o armazenamento dentro do corpo da fêmea (FERREIRA e DOLDER, 2003).

O tamanho da ninhada de *T. itambere* pode variar de 1 a 8 ovos ou folículos reprodutivos (FARIA, 2001), tendo em média 3.5 ovos (VAN SLUYS, 1993a). Lagartos recém-eclodidos e filhotes jovens podem ser encontrados desde o auge da estação chuvosa, em janeiro, até seu fim, em maio (VAN SLUYS, 1993a). A maturidade sexual ocorre por volta dos 180 dias em fêmeas, e em apenas 150 nos machos (VAN SLUYS, 1998), sendo que animais que tenham eclodido de ovos colocados no início da estação reprodutiva podem se tornar potencialmente reprodutivos na primeira estação quente-chuvosa após aquela de sua eclosão (VAN SLUYS, 1993a).

2.2.2.5 Comportamento

O comportamento animal tem diversas facetas, englobando desde atitudes e posicionamentos que promovem, em última instância, a sobrevivência, como comportamentos alimentares e termorregulatórios, até os que se desenrolam no âmbito da interação e comunicação social, que podem sinalizar de investidas reprodutivas a demonstrações de dominância e agressividade. NUNES *et al.* (2012) descrevem 86 atos comportamentais registrados para *T. itambere*, que ela classifica em nove categorias: 1) comportamentos de termorregulação, 2) exploratórios, 3) defensivos, 4) comportamentos de manutenção, 5) de deslocamento, 6) de escape, 7) sociais, 8) comportamentos com mais de uma função e 9) outros comportamentos.

O comportamento mais frequentemente registrado por NUNES *et al.* (2012) foi o “head bob”, geralmente associado a demonstrações de agressividade, com grande uso na comunicação intraespecífica de dominância, no reconhecimento e na defesa de territórios.

Dentre os padrões comportamentais mais ricamente demonstrados pelos répteis está a termorregulação corpórea. A manutenção da temperatura depende tanto do habitat quanto da atividade realizada em dado momento, e envolve diversos mecanismos de interação com o ambiente, que interligam fisiologia e comportamento de maneira complexa e refinada (BOGERT, 1959). Orientando-se contra ou a favor do sol, achatando-se ao substrato ou elevando o corpo e a cauda, ou mesmo ainda abrindo a boca com a cabeça erguida, *T. itambere* controla comportamentalmente sua temperatura num dado momento (NUNES *et al.*, 2007), e pode, inclusive, mudar seu padrão de atividade diária de bimodal para unimodal, de acordo com a estação do ano (VAN SLUYS, 1992).

Outros comportamentos exibidos por *T. itambere* são compatíveis com os descritos para outras espécies de lagartos, e incluem os comportamentos envolvidos na sinalização visual de interações sociais, como corte e acasalamento, defesa de território, demonstração de dominância ou agressividade, entre outros, bem como comportamentos defensivos, entre os quais podemos citar a autotomia (NUNES *et al.*, 2012).

2.2.2.5.1 A determinação comportamental da estratégia anti-predação

Modelos matemáticos prevêm que o comportamento anti-predador deve levar em conta os custos e riscos da estratégia de escape em questão, mas tais valores podem variar ao longo da vida de um animal, em face de eventos como reprodução e defesa de território. YDENBERG e DILL (1986) propuseram um modelo que definia que a distância a que o predador deveria chegar para disparar o comportamento de fuga deveria ser baseada nos custos de fugir (e.g. custos de abandonar o local, parar o forrageamento, gastar energia) e nos de ficar (e.g. risco de predação). Para CLARK (1994), o comportamento anti-predação utilizado deveria também levar em conta as conseqüências futuras, em especial o “valor reprodutivo” de um organismo, que pode variar de acordo com a idade e o estado físico. Ou seja, quanto maior for o potencial reprodutivo de um indivíduo, com mais empenho ele deve tentar “protegê-lo” (i.e. sobreviver ao ataque de um predador). O modelo de COOPER e FREDERICK (2009) engloba o conceito proposto por CLARK (1994), mas considera a autotomia como uma variável na letalidade de um predador (e.g. para um lagarto com a cauda intacta, o encontro com um predador não necessariamente implica em morte, mas a letalidade desse encontro aumenta quando o lagarto já sofreu autotomia e ainda não regenerou sua

cauda), e prediz que a resposta anti-predador considerar as vantagens, os custos e as consequências de optar pela autotomia.

2.3. ASPECTOS CAUDAIS E DA AUTOTOMIA

2.3.1 Anatomia e fisiologia caudal

2.3.1.1 Anatomia muscular

Os músculos presentes na cauda dos lagartos possuem em sua maioria fibras de contração rápida e metabolismo glicolítico, que são capazes de sustentar os movimentos intensos e vigorosos que ocorrem durante algum tempo após a autotomia na porção caudal liberada (MEYER *et al.*, 2002).

As vértebras da porção basal da cauda servem de plano de fixação e suporte para tração dos músculos flexores dos membros anteriores e do músculo de projeção peniana, respectivamente *m. caudifemoralis longus* e *m. retractor penis* (RAYNAUD *et al.*, 1975, RITZMAN *et al.*, 2012). Embora tais músculos não estejam envolvidos na realização da autotomia propriamente dita, sua disposição anatômica tem causado grande discussão a respeito de seus possíveis efeitos sobre a ocorrência da autotomia (ARNOLD, 1994; RUSSELL *et al.*, 2001). Em geral, o ponto mais proximal de autotomia está ainda mais distal que o ponto mais distal de fixação desses músculos, mas em certas espécies se estendem sobre vértebras que apresentam planos de fratura (RUSSELL e BAUER, 1992, ZANI, 1996).

Como tais músculos não possuem morfologia segmentada apresentada pelos demais músculos caudais capazes de se desprenderem durante a autotomia, muitos estudos concluíram que, ou sua ligação a essas vértebras suprimia a capacidade de as mesmas recorrerem à autotomia, ou os músculos deveriam ser rasgados no processo, comprometendo seu posterior funcionamento e prejudicando o fitness do animal (*e.g.* RUSSELL e BAUER, 1992; ARNOLD, 1994, BARBADILLO *et al.*, 1995). No entanto, novos estudos vêm mostrando que pode haver autotomia em vértebras proximais envoltas pelo *m. caudifemoralis longus*, sem rompimento de suas fibras nem prejuízo de suas funções, pelo simples

descolamento das vértebras a serem autotomizadas, seguido de posterior fixação sobre o bastão cartilaginoso formado durante a regeneração (*e.g.* RUSSELL *et al.*, 2001).

O *m. caudifemoralis longus*, em espécies mais ágeis, encontra-se maior e mais desenvolvido, ligando-se a uma grande extensão da cauda, enquanto que espécies mais sedentárias, como os lagartos do gênero *Tropidurus*, possuem apenas as primeiras vértebras caudais comprometida com essa função de suporte muscular e, portanto, podem realizar autotomia em uma porção maior da cauda (RUSSELL e BAUER, 1992; ZANI, 1995).

Os demais músculos, responsáveis pelos movimentos caudais, que se encontram nas áreas susceptíveis à autotomia, são arrançados numa disposição segmentada, com barreiras bem definidas de tecido conjuntivo entre cada feixe muscular, de maneira a possibilitar a liberação de uma parte da cauda sem que haja secção do tecido muscular. Tais "linhas de fraqueza" que compartimentam os segmentos musculares estão alinhadas com os planos de fratura que atravessam as vértebras, formando assim os pontos de autotomia (BELLAIRS e BRYANT, 1985).

A disposição dos músculos caudais em arranjos interdigitais (Figura 5B, página 35) proporciona maior superfície de contato entre os feixes musculares, permitindo maior equilíbrio de forças num fenômeno denominado "fricção-e-adesão", onde o atrito entre os músculos e o tecido conjuntivo contribui para a integridade de todo o sistema. Assim, a estrutura muscular em "v" agrega à contração dos próprios músculos caudais a capacidade de facilitar a autotomia voluntariamente, ao mesmo tempo promovendo atrito suficiente que evite a ruptura acidental da cauda em seus pontos de fratura (SANGGAARD *et al.*, 2012).

2.3.1.2 Anatomia vertebral

A aparência externa da cauda dos lagartos apresenta uma grande diversidade entre os gêneros e famílias, de acordo com as funções por elas desempenhadas, mas variações na estrutura morfológica da coluna vertebral, exceto as que estejam relacionadas às diferenças funcionais da cauda, são altamente conservadas entre os táxons relacionados (ETHERIDGE, 1967). Entretanto, ainda que a morfologia óssea geral da cauda possa parecer semelhante entre as espécies, extensas variações podem ser observadas, quanto ao número total de vértebras, capacidade de recorrer a autotomia, tamanho e forma do processo transversal e dos espinhos neurais (RITZMAN *et al.*, 2012).

A anatomia vertebral das caudas de lagartos pode variar entre as espécies segundo a presença, número e orientação dos processos transversais, e quanto à relação destes com o plano de fratura da cauda (ETHERIDGE, 1967). Cada vértebra caudal pode conter um ou dois processos transversais, ou em alguns casos não conter nenhum. O local específico de quebra da cauda, o plano de fratura, está intimamente ligado ao processo transversal, podendo ocorrer anterior ou posteriormente a este, no caso de só haver um processo, ou entre os processos transversais, caso haja dois (ETHERIDGE, 1967).

O plano de fratura é uma estrutura formada por um septo cartilaginoso desenvolvido posteriormente à formação embrionária das vértebras, que atua de maneira a criar uma área de fragilidade em meio à rigidez óssea das vértebras, facilitando o rompimento e possibilitando a soltura da cauda (ETHERIDGE, 1967). Ele atravessa a vértebra transversalmente, passando pelo centro da mesma e ao menos por parte do arco neural, resultando num rompimento intra-vertebral que divide a própria vértebra em duas partes (ARNOLD, 1984).

Na figura 9 (página 42) são apresentados os principais elementos anatômicos vertebrais aqui discutidos, como o espinho neural, os processos transversais e os planos de autotomia.

2.3.1.3 Fisiologia e anatomia geral da cauda

As reservas lipídicas normalmente mantidas na região caudal encontram-se em sua maioria (em torno de 90 a 95% do estoque total) localizadas no terço proximal (em relação à cloaca) da cauda, de maneira a minimizar a perda de energia quando da ocorrência da autotomia. A parte intermediária da cauda armazena apenas 10% dos lipídios, em média, enquanto que o terço final geralmente não possui nenhuma reserva energética (CHAPPLE e SWAINE, 2002).

Uma espessa camada de tecido conjuntivo, rico em lipídios, reveste a coluna vertebral da cauda original dos lagartos, sobre a qual o tecido muscular se dispõe em sua peculiar organização compartimentada. Entre o tecido muscular e sua cobertura de tecido epitelial também se encontra outra camada de tecido conjuntivo, que, assim como sua contraparte supracitada, é intrincadamente permeada por uma densa rede de vasos sanguíneos e linfáticos (DANIELS *et al.*, 2003).

Os nervos presentes na cauda dos lagartos desempenham fundamental papel tanto na ocorrência da autotomia, enviando a sinalização necessária para sua ativação, quanto na posterior regeneração caudal, controlando a proliferação e diferenciação de novas células e a subsequente organização dos tecidos formados (CLAUSE e CAPALDI, 2006).

A principal artéria responsável pelo irrigamento sanguíneo caudal em lagartos atravessa longitudinalmente o comprimento da cauda, em posição ventral à coluna vertebral (PAYNE, 2012). Essa artéria também possui adaptações particulares à ocorrência da autotomia, como uma série regular de anéis constritores de músculo liso (esfíncteres), localizados sempre em proximidade a um ponto de autotomia (PAYNE, 2012). São tais esfíncteres musculares os responsáveis pela constrição da artéria quando do processo de soltura da cauda, de maneira a prevenir a perda excessiva de sangue (ARNOLD, 1984; BELLAIRS e BRYANT, 1985).

2.3.2 O processo de autotomia e suas implicações

2.3.2.1 A Ocorrência da autotomia

Segundo COOPER Jr. (2003a), a autotomia é um sacrifício feito como último recurso na tentativa de escape de uma presa em face de um ataque, e conforme a revisão feita por BATEMAN e FLEEMING (2009), diversos autores a descrevem como uma estratégia eficiente e que aumenta significativamente as chances de sobrevivência de um lagarto a um ataque predatório.

A autotomia, portanto, na condição de ação voluntária, é sempre iniciada por sinalização neural, esta geralmente acionada por um estímulo, que pode ser mecânico ou apenas visual (CLAUSE e CAPALDI, 2006). Esse sinal neuronal promove uma série de contrações dos músculos que circundam a região onde irá ocorrer a autotomia, que terminam por seccionar a vértebra em seu "ponto de fraqueza", o processo transversal. Em seguida os músculos se desprendem de seus pontos de fixação na vértebra oposta e a cauda começa a se separar. A pele distendida então se rompe no ponto de maior tensão, assim como os demais tecidos conjuntivos, finalizando a ruptura da cauda ao redor do plano de fratura (ARNOLD, 1984). Um processo similar, mas dito "passivo" pode resultar da aplicação de força suficiente

para promover a separação caudal sem o auxílio das contrações dos músculos caudais (BELLAIRS e BRYANT, 1985). Embora esse processo envolva menos atividade muscular, ainda se trata de uma ação voluntária que necessita de comando neuronal para ser iniciada.

A cauda pode ser fracionada em vários pontos de autotomia ao longo de seu comprimento, e a determinação do local de fratura pode ocorrer em resposta ao ataque do predador (*e.g.* o animal libera apenas a parte da cauda necessária ao escape), como já há muito descrito por WOODLAND (1920) ou ser modulado evolutivamente para determinada população ou espécie (ARNOLD, 1984), ou ainda ser afetado pela temperatura corporal, como observado por BUSTARD, em 1968, cujos sujeitos experimentais tendiam a liberar uma porção maior que a mínima (o ponto onde a cauda estava sendo constricta) quando a autotomia era induzida sob temperaturas abaixo ou acima da considerada “ótima”.

2.3.2.2 Evolução da autotomia

ZANI (1995) demonstrou, através de análise da ocorrência de autotomia em 39 espécies, que a evolução da mesma ocorre de maneira intimamente associada à evolução de outros parâmetros morfológicos, anatômicos e fisiológicos, como o comprimento caudal, velocidade de corrida, ponto inicial de autotomia, e desenvoltura muscular (em especial do acima mencionado *caudifemoralis longus*).

Outro ponto de vista bastante discutido foi o proposto por ARNOLD (1984) segundo o qual a habilidade de autotomizar a cauda, através de um ponto de fratura intra-vertebral, seria na verdade uma evolução de um estado anterior em que tal habilidade tenha sido suprimida. Segundo tal teoria, os lagartos ancestrais apresentavam uma forma primitiva de autotomia inter-vertebral, ainda atualmente encontrada, embora em menor escala (ETHERIDGE, 1967), que foi posteriormente abandonada, originando uma “geração” de lagartos que não possuíam a capacidade de realizar autotomia, para ser então readquirida, sob a forma atual de autotomia intra-vertebral, pelos lagartos “modernos”.

2.3.2.3 Consequências da autotomia

2.3.2.3.1 Consequências energéticas

A perda da cauda pode envolver, em certas espécies de lagartos, enormes custos energéticos, pois em tais espécies é nela que se encontra a maior parte da alocação de gordura desses animais (FOX e MCCOY, 2000). No entanto, CHAPPLE e SWAIN (2002) apontam que nem sempre a perda da energia estocada na cauda é significativa, uma vez que o armazenamento de gordura se dá na porção caudal mais próxima ao corpo, e a autotomia em geral ocorre numa região posterior. Considera-se, portanto, que a perda energética resultante não supere, em média, 10% do total estocado (CHAPPLE e SWAINE, 2002b).

Ainda assim a autotomia impõe severos custos energéticos, embora os mesmos, em sua maioria, não sejam decorrentes diretos da perda do estoque de gordura. Regenerar a cauda, por si só, já demanda um considerável gasto de energia, que será desviada de outras funções, como reprodução ou crescimento corporal (SMITH, 1997).

Ademais, alguns indivíduos podem alterar seu comportamento após a autotomia, de maneira a evitar encontros agonísticos enquanto sua cauda não estiver regenerada, levando a mudanças nos padrões de uso de esconderijos, de escape e fuga, e mesmo de forrageamento, tendo COOPER Jr. (2003b) relatado diminuição na taxa de consumo de presas por lagartos sem cauda, incorrendo em ainda mais prejuízo energético pós-autotomia.

Outras consequências que também, de certa maneira, envolvem gastos ou perdas energéticas, mas de maneira mais indireta, como através da perda de um território e dos alimentos nele contidos, estarão sendo abordadas abaixo, nos tópicos subsequentes.

2.3.2.3.2 Consequências na hierarquia e reprodução

Segundo revisado por BATEMAN e FLEMING (2009), a perda da cauda, ou de parte dela, em geral afeta o comportamento social e a interação do indivíduo com seus coespecíficos, podendo representar uma alteração comportamental mais dramática para os machos do que para as fêmeas, pois nestes reduz a capacidade de corte e de dominância em encontros agonísticos.

Um macho com a cauda autotomizada torna-se menos atrativo para as fêmeas, resultando em menor sucesso reprodutivo, e menos ameaçador e agressivo para outros

machos, prejudicando sua posição hierárquica na sociedade. FOX (1998) especula que o valor agregado à cauda em machos seja tão grande que os mesmos estariam mais relutantes em recorrer à autotomia.

2.3.2.3.3 Consequências locomotoras e termodinâmicas

Lagartos que sofreram autotomia podem ter aspectos de seu desempenho locomotor, como velocidade e equilíbrio, prejudicados por até várias semanas após o ocorrido (CHAPPLE *et al.*, 2004; DOWNES e SHINE, 2001), comprometendo suas habilidades de escape e tornando-os mais susceptíveis a ataques de predadores (ARNOLD 1988; ROBINSON *et al.*, 1991; SMITH 1997).

Outras mudanças nos padrões de locomoção de lagartos autotomizados, em vez de inabilidades físicas propriamente ditas, possuem caráter mais comportamental: Lagartos com caudas reduzidas tendem fugir mais cedo quando aproximados por predadores, passam menos tempo em movimento e podem restringir o uso de micro-habitats, se afastando menos dos abrigos (MARTIN e SALVADOR, 1997).

Os padrões de comportamentos envolvidos na manutenção da temperatura, bem como as temperaturas médias registradas, parecem não sofrer influência após a ocorrência da autotomia, permanecendo semelhantes àquelas apresentadas por indivíduos com caudas intactas (*e.g.* CHAPPLE e SWAIN, 2004; HERCZEG *et al.*, 2004).

2.3.2.4 Propensão à autotomia e suas variações

A literatura mostra que a resposta anti-predador pode variar em populações naturais de lagartos segundo diversos fatores: (1) Ambientais, como temperatura do ar (BULOVA, 1994), existência e localização de possíveis esconderijos (BULOVA, 1994; SMITH, 1997 E MARTÍN e LOPES, 1999) e região geográfica (SMITH, 1997); (2) Ecológicos, como tipo de micro-habitat (HOWARD *et al.*, 1988) densidade, eficiência, persistência e modo de ataque dos predadores (MEDEL, 1988; BULOVA, 1994; COOPER, 1997; SMITH, 1997; COOPER *et al.*, 2004); e (3) Fisiológicos, como temperatura corporal (Bustard, 1968), ocorrência prévia

de autotomia (SMITH, 1997), tamanho corporal e idade (WHITING *et al.*, 2003; PAFILIS e VALAKOS, 2008).

2.3.2.4.1 Sexo e idade como fatores de influência

PIANKA (1967) observou que, em geral, machos de lagartos encontrados na América do Norte apresentaram maior frequência de autotomia do que as fêmeas das mesmas espécies, e HARE e MILLER (2009) constataram que fêmeas de lagartos na Nova Zelândia tendiam a demorar mais em optar pela autotomia. A explicação para essa discrepância sexual não se encontra apenas em questões morfológicas ou fisiológicas, estando provavelmente mais intimamente relacionada ao repertório comportamental que cada sexo apresenta (WAKE e DRESNER, 1967). Pode-se supor que a territorialidade e os encontros agonísticos favoreçam uma maior frequência de autotomia em machos na América do Norte (VITT *et al.*, 1974), enquanto que, para as fêmeas de lagartos neozelandeses, que arcam com um custo maior durante a reprodução, o valor agregado à cauda é significativamente maior do que para os machos (HARE e MILLER, 2009).

Juvenis e filhotes estão sujeitos a maiores pressões de predação, sendo fundamental a utilização da cauda como distração num ataque predatório (BALLINGER e TINKLE, 1979). Por isso, muitas vezes encontramos lagartos que apresentam caudas com coloração conspícua, divergindo a atenção do predador para a mesma (VITT e COOPER Jr., 1986). Assim, por vezes a idade e o tamanho corporal podem ser fatores de grande influência no comportamento anti-predação (WHITING *et al.*, 2003), bem como na autotomia.

2.3.2.4.2 Temperatura como fator de influência

Não apenas fatores intrínsecos, mas também os extrínsecos podem modular a força necessária para iniciar a autotomia (CLAUSE e CAPALDI, 2006). A literatura versa amplamente sobre o efeito que a temperatura ambiental exerce na prontidão da autotomia (e.g.; BUSTARD, 1968), sendo que em geral quanto menor a temperatura, mais relutantes estão os animais em recorrer à autotomia, sendo necessário mais tempo (WERNER, 1964) e

maior força (BRATTSTROM, 1965; FOX, 1998) para desencadear a liberação da cauda. Assim, existe uma relação inversa entre temperatura e facilidade de realizar a autotomia, exceto em condições de torpor decorrente de hipotermia, caso em que os lagartos estão mais propensos a perder a cauda, possivelmente em decorrência da inibição da capacidade de controle voluntário (BUSTARD, 1968).

2.3.3 Regeneração caudal pós-autotomia

2.3.3.1 Fisiologia da regeneração caudal

No primeiro dia após a autotomia, a regeneração caudal toma rumos muito semelhantes, histologicamente, à cicatrização de ferimentos em outros membros, com a degeneração parcial do material exposto na superfície da lesão e a formação de uma cicatriz com o epitélio se espalhando sobre a mesma. Células mesenquimais, resultantes da diferenciação, podem ser encontradas, durante as primeiras 24 horas, tanto em caudas autotomizadas quanto em membros amputados (BARBER, 1944).

Apenas depois do primeiro dia é que se pode notar diferenças entre a progressão de ferimentos na cauda, que virá a se regenerar, em outros membros. Em ambos, percebe-se que o epitélio continua se desenvolvendo, sob a cicatriz formada, e que o número de células mesenquimais também aumentou, no entanto, em membros amputados, vemos que a pele antiga, que circunda o ferimento, tende a se projetar em direção à área atingida, e que assim ocorre um retraimento de tecidos distais, podendo levar à aparente protrusão do osso. Já na cauda autotomizada a pele circundante permanece no mesmo local, bem como os tecidos distais, não havendo protrusão óssea nem diminuição da área exposta pelo ferimento (BARBER, 1944).

Artérias e veias estão entre as primeiras estruturas a se diferenciarem no tecido regenerativo, começando a se formar a partir do segundo dia, por um processo chamado angiogênese, que permite remodelar vasos sanguíneos já existentes ou mesmo criar novos vasos a partir deles (PAYNE, 2012). A angiogênese observada na regeneração caudal transcorre de maneira semelhante àquela da criação de novos tecidos durante a embriogênese (PAYNE, 2012).

No segundo e terceiro dias após a autotomia a medula vertebral começa a se retrair dentro da vértebra seccionada, e os vasos sanguíneos nas margens da mesma se dilatam, transportando inúmeros elementos linfáticos que começam a se acumular no canal vertebral, bem como algumas células microgliais provenientes da própria medula. Por volta do quinto dia já se pode diferenciar camadas germinativas (HUGHES e NEW, 1959).

Após 6 dias, como a área da ferida na cauda autotomizada não sofre encolhimento, há uma diferenciação massiva, com formação de tecido mesenquimal na área coberta pela cicatriz (BARBER, 1944). Também podemos ver, a partir deste momento e durante os próximos dias, a formação e o desenvolvimento de um novo blastema na cauda, que se estende cobrindo a extremidade óssea (BARBER, 1944), podendo chegar a 0,5 mm de espessura em seu ápice, mas formando uma leve concavidade na sua porção interna, onde se notam dois conjuntos de estruturas: Um plexo de vasos sanguíneos dilatados e as crescentes ramificações longitudinais da medula vertebral (HUGHES E NEW, 1959).

A diferenciação das fibras musculares começa em geral 10 dias após a autotomia, ou quando a porção caudal regenerada atinge cerca de 1mm de comprimento, e desde seu início já se pode delinear, pela orientação das células, a formação e disposição dos segmentos musculares que serão originados. Quando a nova porção caudal em formação chega a 1,5mm, por volta do 15º dia de regeneração, os mioblastos já estão completamente alinhados em colunas, que nos próximos dias irão se alongar, levando a taxa de crescimento caudal ao seu maior pico (HUGHES e NEW, 1959).

O blastema continua se desenvolvendo rumo ao que irá se tornar o bastão cartilaginoso que, nas caudas regeneradas, substitui o tecido ósseo. Entre o 10º e o 12º dia já podemos ver que ele forma um cone oco e denso, onde já se nota a diferenciação de novos tecidos, em especial de células musculares (HUGHES e NEW, 1959), além da formação de vasos sanguíneos, e ainda um acúmulo de células que dará origem ao tubo cartilaginoso que substituirá a coluna vertebral na cauda regenerada (BARBER, 1944).

Aos 43 dias após a autotomia os novos vasos sanguíneos são abundantes e já se encontram músculos estriados entre o tubo cartilaginoso, já parcialmente formado, e o epitélio, o qual já apresenta uma camada dermal, que começa a se dobrar para formar as escamas (BARBER, 1944). A formação de escamas no tecido regenerado ocorre por meio de invaginações epidérmicas, diferentemente da formação embrionária das escamas originais, na qual dá-se uma elevação externa do tecido (MADERSON, 1965; ALIBARDI, 1994).

O encolhimento da superfície da ferida num membro amputado parece ser o principal inibidor da regeneração (BARBER, 1944), mas também foi observado que indivíduos com

hipotireoidismo podem apresentar retardo na formação do blastema, e uma completa inibição do alongamento caudal após a autotomia (TURNER e TIPTON, 2005).

2.3.3.2 Fisiologia das porções caudais regeneradas

A fisiologia da produção de ácido láctico e seus derivados, relacionada à exaustão muscular, durante os movimentos pós-autotomia, não apresenta diferença significativa entre caudas originais e as já previamente autotomizadas. As caudas que sofrem autotomia pela primeira vez e as que passam por esse processo novamente apresentam em geral o mesmo tempo de duração dos movimentos pós-autotomia, e as mesmas concentrações basais iniciais e finais de ácido láctico, indicando que autotomias múltiplas continuam a oferecer os mesmos níveis de proteção contra predação que a primeira (SIMOU *et al.*, 2008).

Alguns artigos observaram um aumento na quantidade de energia, em particular de origem lipídica, armazenada nas caudas regeneradas, em comparação com o normalmente encontrado nas caudas originais (*e.g.* VITT *et al.*, 1977; SIMOU *et al.*, 2008). NAYA *et al.* (2007) sugerem que estocar uma quantidade maior de gordura possa ser uma maneira de compensar pela perda energética sofrida em decorrência da autotomia e da posterior regeneração caudal.

2.3.3.3 Anatomia das porções caudais regeneradas

A estrutura óssea caudal é substituída, na porção regenerada, por um bastão cartilaginoso oco, que pode ser mais ou menos flexível, dependendo da natureza e disposição de suas fibras cartilaginosas (ALIBARDI e MEYER-ROCHOW, 1989).

Embora as escamas que recobrem a porção caudal regenerada se assemelhem às da cauda original, geralmente é possível notar diferença tanto macroscópica quanto microscopicamente (QUATTRINI, 1952).

As artérias e capilares que irrigam o novo tecido caudal regenerado, ainda que possam apresentar continuidade com as que emanam da porção caudal proximal, não apresentam a sequência de esfíncteres característica da cauda original (PAYNE, 2012).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Coleta e alocação dos espécimes

Foram coletados um total de 24 espécimes de *Tropidurus itambere*, entre março e maio (durante outono), e entre novembro e dezembro de 2012 (durante o verão), no Parque Estadual de Ibitipoca (21° 43' S, 43° 54' W), no estado de Minas Gerais, Brasil.

Para a coleta foram utilizados tanto o laço quanto armadilhas adesivas (Victor® Mouse glue traps), colocadas na entrada de tocas e esconderijos, e uma vez capturados, os lagartos foram transportados individualmente até às dependências do Laboratório Avançado de Zoologia da Universidade Federal de Juiz de Fora (21° 41' 20" S e 43° 20' 40" W) dentro de caixas plásticas medindo 37x26x14cm, com perfurações na tampa e areia como substrato.

Os indivíduos coletados foram mantidos, durante o tempo que antecedeu os experimentos, em terrários de 60x20x40cm situados dentro do Laboratório Avançado de Zoologia, com suas necessidades ecológicas atendidas de maneira adequada, com suprimento constante de água, radiação luminosa, fonte de calor e alimento (*e.g.* insetos, como larvas e adultos de *Tenebrio molitor* e ninfas e adultos de grilo comum, comprados de criadouro especializado e mantidos no biotério da UFJF).

Após a ocorrência da autotomia os lagartos foram transferidos para terrários externos de no mínimo 50x50x40 cm, para os terrários individuais, e 80x50x40 cm para os compartilhados. Os terrários foram confeccionados com lona, adaptados de NUNES *et al.* (2012) e preenchidos com substratos semelhantes aos do local de coleta (areia grossa, pedras e galhos secos de arbustos), conforme mostrado na Figura 3. A partir do momento de transferência para os terrários externos, os animais ficaram sujeitos às condições ambientais e temperaturas durante o inverno e durante o verão.

Todos os lagartos da primeira etapa de foram mantidos em terrários individuais, portanto a identificação pode ser efetuada através de marcação nos próprios terrários. Os animais coletados durante o verão foram alocados em grupos familiares (macho, fêmea e filhote) ou em casais (macho e fêmea), e para facilitar a identificação foram marcados com elásticos de silicone coloridos, usados como colares em combinações de duas cores (com os machos portando sempre um colar na cor azul, as fêmeas na cor rosa e os filhotes na cor amarelo) conforme RIBEIRO e SOUSA (2006).



Figura 3: Fotografias dos terrários de lona em ambiente externo coberto e cercado. **A:** Terrários individuais. **B:** Terrário coletivo. **C:** Disposição de alguns dos terrários no ambiente externo.

3.2 Separação em grupos e tratamentos

Em função da grande variância dos pesos dos animais, e da discrepância entre adultos e juvenis, nossa amostra foi dividida, ficando os jovens em um grupo à parte, e os adultos separados em dois grupos em função do valor da mediana de seus pesos (18g). O primeiro grupo (P1) era composto por oito indivíduos, em sua maioria fêmeas, cujo peso, antes da indução da autotomia, variava entre 13 e 18g (média = 15.25, desvio padrão = 1.58). O segundo grupo (P2) continha sete indivíduos, majoritariamente, mas não exclusivamente, machos, de pesos variando de 19 a 30.5g (média = 25.29, desvio padrão = 4.56). No terceiro grupo (P3), foram agrupados os filhotes (n=3), cujos pesos variavam de 6 a 9.5g (média = 7.67, desvio padrão = 1.76). Os grupos formam categorias estatisticamente distintas ($p < 0.01$).

Os tratamentos avaliados foram “Verão” e “Inverno”, correspondendo às respectivas estações do ano, tendo havido 7 sujeitos (2 machos, 4 fêmeas e 1 jovem) experimentados durante o verão, e 11 (5 machos, 4 fêmeas e 2 jovens) durante o inverno.

3.3 Indução experimental da autotomia

A autotomia foi induzida por constrição da porção caudal, distando em torno de 2 a 3cm da base proximal da cauda (medida a partir da cloaca). Para a constrição caudal foram utilizados instrumentos que exerciam forças constantes, à base de resiliência do material, como molas ou a própria deformação do instrumento metálico (Figura 4).



Figura 4: Fotografias das etapas do procedimento experimental de indução da autotomia. **A:** Sensor flexível alinhado com a cauda. **B:** Grampo metálico comprimindo a cauda e o sensor. **C:** Autotomia realizada.

Para melhor precisar a força necessária para induzir a autotomia nas diferentes situações e diferentes grupos amostrais, a pressão exercida pelos artefatos foi medida por meio de um dinamômetro flexível de alta sensibilidade (Tekscan FlexiForce), acoplada a uma placa de processamento e um multímetro (Figura 4), desenvolvida em parceria com alunos do curso de Graduação em Engenharia Mecânica da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). O aparelho informava uma variação (em volts) correspondente à pressão exercida na ponta do sensor.

Após a calibração do equipamento de medida, foi verificado que no escopo da presente aplicação, a resposta do sistema ao impulso se comportava praticamente de maneira linear, sendo ínfimo o erro ao assumir essa linearidade para os cálculos efetuados. Desconsiderou-se também a variação do potencial de referencia ($\pm 37\text{mV}$) encontrado no circuito, por ser tal variação irrelevante perante o valor médio considerado de 1.6V . A calibração foi feita utilizando pesos de valor conhecido, aferidos por balança com precisão de $0,1\text{g}$, e a partir dos quais encontrou-se uma relação linear entre massa e potencial de saída (V_o) de $7,538\text{ g/mV}$.

Em função de ter-se assumido a linearidade da relação entre a pressão real e o valor informado pelo aparelho no momento da medição, o último foi utilizado para os cálculos estatísticos inferenciais que se encontram expostos na Tabela 2 (página 39). O valor da pressão real exercida nas caudas para indução da autotomia foi posteriormente calculada, e se encontra na Tabela 1 (página 38), tendo sido também utilizada para os demais cálculos das estatísticas descritivas apontadas nos Resultados.

A temperatura cloacal dos indivíduos foi aferida imediatamente antes da condução do experimento de constrição caudal por um termômetro de leitura rápida, e a temperatura do ar imediatamente após. O tempo necessário para a soltura da cauda a partir do momento da constrição foi marcado com cronômetro de precisão. Caso um animal tenha permanecido sob a mesma pressão por mais de 25 segundos sem realizar a autotomia, foi considerado que a mesma teria sido insuficiente para induzir a liberação da cauda, e uma pressão maior, exercida por um grampo mais forte, foi tentada após intervalo de dois dias, sucessivamente, até que a autotomia tenha sido realizada. A pressão utilizada nos cálculos estatísticos foi aquela que tenha induzido a soltura da cauda em cada animal.

3.4 Acompanhamento pós-autotomia

Todos os animais foram acompanhados semanalmente, sendo medidos e pesados conforme acima descrito, ao longo do tempo necessário para o crescimento de pelo menos um terço do tamanho original da cauda.

A massa corpórea dos lagartos foi obtida através de balança com precisão de 0.1 g e foram aferidas as seguintes medidas morfométricas: CRC = Comprimento Rostro-Cloacal – da ponta do focinho até a cloaca, CC = Comprimento Caudal – da cloaca até a ponta da cauda (de onde se pode obter, pela soma das duas, CT = Comprimento Total), CCab = Comprimento da Cabeça, LCab = Largura da Cabeça - na parte mais larga, e LAb = Largura do Abdomen - logo abaixo das costelas. Uma vez que se tenha iniciado o crescimento caudal também passou a ser aferido o CCR= Comprimento Caudal Regenerado. Todas as medições foram obtidas com o auxílio de um paquímetro (precisão de 1 mm).

Os eventos de ocorrência da autotomia e alguns eventos esparsos durante os tratamentos foram gravados em vídeo por uma filmadora de alta definição da marca Aiptek, modelo Action HD GVS 1080P.

3.5 Dissecção e detalhamento da osteologia caudal

As porções de cauda liberadas durante os experimentos foram conservadas em álcool e posteriormente dissecadas (Figura 5). Também os indivíduos que morreram durante o experimento foram mantidos em etanol para dissecção.

Ao todo, foram dissecadas as caudas completas, inclusive a cintura pélvica, de quatro exemplares de *T. itambere* (dois machos e duas fêmeas), depositados na coleção herpetológica da UFJF, sob os números 957 a 960, bem como 19 porções caudais autotomizadas, além de três exemplares de *T. torquatus* (dois machos e uma fêmea) provenientes da Coleção Herpetológica da UFJF.

O detalhamento da estrutura vertebral e caudal foi feito com o auxílio de lupa Olympus sz40, aumento 10x22, além de séries de fotografias, em diversas posições, obtidas com câmera Cannon, modelo T2i, equipada de lente Canon EF-S 18-55mm f/3.5-5.6. As fotografias foram usadas como referência para a criação de um modelo em 3 dimensões de

toda a estrutura da cauda e de suas vértebras individualmente, através dos softwares Autodesk Maya 2012 e Pixologic Zbrush 4.

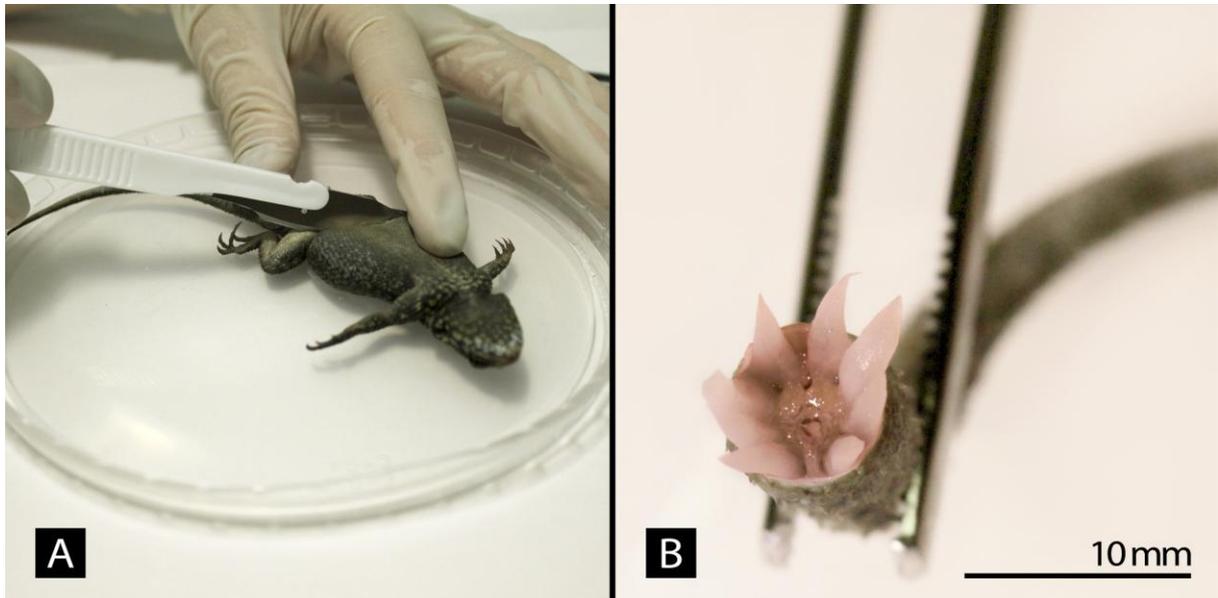


Figura 5: Fotografias de **A**: Fêmea de *Tropidurus itambere* sendo dissecada **B**: Porção caudal autotomizada.

3.6 Análises estatísticas

Após a coleta foi feita a análise descritiva dos dados. Em seguida as médias das outras variáveis pretendidas foram comparadas entre os dois grupos de adultos (P1 e P2) por meio do teste-t não pareado e bicaudal. Os resultados são apresentados na Tabela 2 (Página 39) como média e desvio padrão (DP).

O grupo P3 não foi utilizado nas análises estatísticas inferenciais, por se encontrar fora dos contextos de comparação de pesos entre os indivíduos, sendo apenas considerado na avaliação de parâmetros de crescimento caudal e na estatística descritiva.

Foi realizado também o teste de correlação de Pearson a fim de verificar a força de associação entre algumas variáveis. A normalidade e a cedasticidade das distribuições foram testadas, respectivamente, pelos seguintes testes: Shapiro-Wilk e Levene. O nível de significância (α) adotado foi de 5%. As análises foram realizadas por intermédio do aplicativo SPSS versão 11.

Alguns animais vieram a morrer em diferentes etapas do experimento, acarretando em números amostrais divergentes entre algumas das etapas aqui descritas.

3.6 Conformação e adequação legal do projeto

O presente trabalho foi desenvolvido em consonância com os princípios adotados pelo Colégio Brasileiro de Experimentação Animal - COBEA (Protocolo nº 089/2012) e autorização do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais – IBAMA/SISBIO (nº 17917-1) e do Instituto Estadual de Florestas – IEF (nº 113/11).

4. RESULTADOS

4.1 Tempo até a autotomia

A autotomia, quando efetivamente ocorreu, foi realizada, em menos de 25 segundos (de 1 a 21 segundos, média = 7,4s). No inverno os lagartos maiores (P2) realizaram a autotomia em menos tempo que os lagartos menores (P1), apesar de tal diferença não ter sido verificada durante o verão nem ter resultado significativo quando avaliada na totalidade da amostra. Ainda assim, o tempo médio necessário para a ocorrência da autotomia foi consideravelmente maior em P1 (8 segundos) do que em P2 (4,7 segundos), ainda que, devido ao grande desvio das amostras (respectivamente 7,2 e 2,9) tal diferença não tenha se mostrado estatisticamente significativa ($p = 0,26$). O grupo que continha os filhotes, P3, apresentou o maior tempo até a autotomia (21s) e também a maior média (12s), mas seu número amostral extremamente baixo ($n = 3$) tornou qualquer inferência incabível.

Constatou-se forte correlação negativa ($r = -0,60$; $p = 0,02$) entre o tempo de soltura da cauda e a temperatura (Figura 6), evidenciando que quanto menor a temperatura mais relutantes estavam os indivíduos em realizar a autotomia.

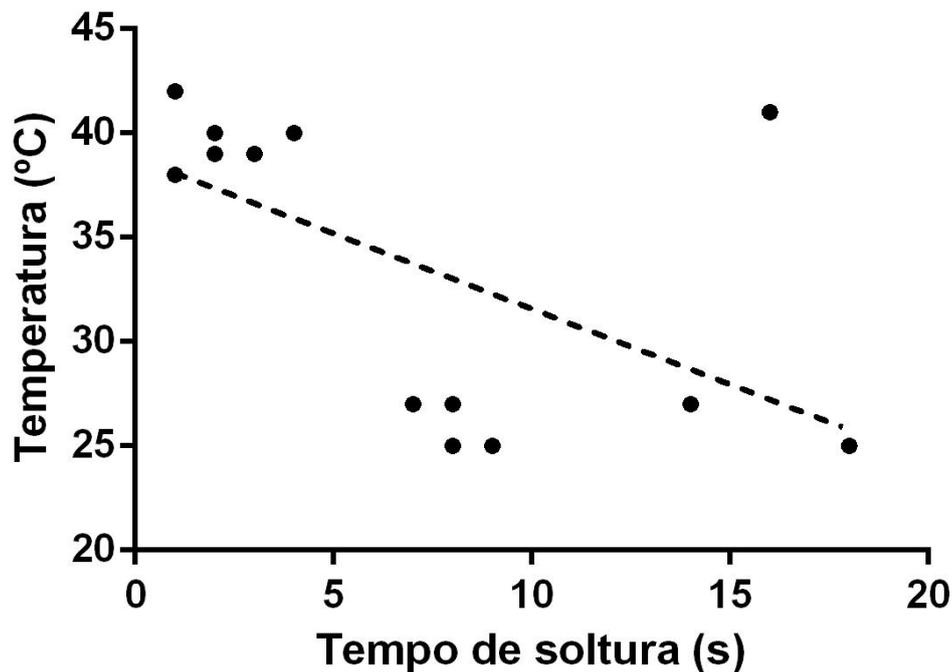


Figura 6: Gráfico da relação entre temperatura cloacal e tempo até a soltura da cauda em *Tropidurus itambere*. A reta de regressão linear demonstra correlação inversa entre os parâmetros.

4.2 Pressão necessária à autotomia

A pressão que efetivamente incorreu em autotomia variou entre 560 e 1691 g/cm² (média = 1198,9), não tendo sido verificada diferença estatística entre machos e fêmeas ($p = 0,61$), entre sujeitos dos diferentes grupos amostrais ($p = 0,45$) ou entre os tratamentos de verão ou inverno ($p = 0,35$). A Tabela 1 apresenta informações individuais detalhadas sobre a pressão necessária à autotomia.

Apesar de indivíduos maiores terem requerido maior pressão para a realização da autotomia (média de P2 = 1253,6g/cm², contra 1121,7g/cm² de P1), tendo resistido em recorrer à mesma quando tratados com grampos que exerciam menor pressão, o teste estatístico não revelou significativa relação entre o peso corporal e a pressão exercida ($p = 0,14$). Fêmeas demoraram em média duas vezes mais tempo (média = 9s) para soltar suas caudas que os machos (média = 4,25s), mas tal dado não apresentou significância estatística ($p = 0,16$).

Não foi observada relação estatística entre a pressão em que ocorreu a autotomia em cada sujeito e sua temperatura cloacal ($r = -0,24$; $p = 0,39$).

Alguns indivíduos resistiram a pressões consideravelmente altas, que haviam sido suficientes para a indução da autotomia em outros espécimes, em particular o Macho 1 do tratamento Verão, o menor macho entre os amostrados, que suportou até 2293,2 g/cm² sem incorrer em autotomia. Quando o experimento foi repetido, dois dias depois, o mesmo soltou a cauda com apenas 1130,8 g/cm², menos da metade da pressão exercida anteriormente.

Tabela 1: Compilação das pressões que resultaram em autotomia para cada indivíduo, separados por grupo amostral e classificados de acordo com sexo, tratamento e peso. Pressões exprimidas em microVolts (conforme a leitura direta do aparelho de medição), e convertidas para pressão atmosférica (atm) e em função do peso exercido por unidade de área (g/cm²).

	INDIVÍDUOS	PESO	Vo(mV)	P(atm)	g/cm ²
GRUPO AMOSTRAL P1	MACHO 1 – Verão	14	1707	1,108143	1130,758
	MACHO 2 – Verão	18	1670	0,724953	739,7483
	FÊMEA 1 – Inverno	17	1701	1,046004	1067,351
	FÊMEA 2 – Inverno	15	1701	1,046004	1067,351
	FÊMEA 3 – Inverno	15	1701	1,046004	1067,351
	FÊMEA 4 – Verão	15	1760	1,657036	1690,853
	FÊMEA 5 – Verão	15	1653	0,548893	560,0951
	FÊMEA 6 – Verão	13	1720	1,242777	1268,14
GRUPO AMOSTRAL P2	MACHO 3 – Inverno	26	1742	1,47062	1500,632
	MACHO 4 – Inverno	30	1742	1,47062	1500,632
	MACHO 5 – Inverno	28	1742	1,47062	1500,632
	MACHO 6 – Verão	30,5	1731	1,356698	1384,386
	MACHO 7 – Verão	23	1730	1,346342	1373,818
	MACHO 8 – Verão	19	1670	0,724953	739,7483
	FÊMEA 7 – Verão	20,5	1722	1,26349	1289,276
	GRUPO P3	FILHOTE 1 – Inverno	9,5	1701	1,046004
FILHOTE 2 – Verão		7,5	1751	1,563828	1595,743
FILHOTE 3 – Verão		6	1698	1,014935	1035,648

4.3 Movimentos caudais pós-autotomia

A porção caudal liberada apresentou movimentos vigorosos após a autotomia por, em média, 24,8 segundos, seguidos por movimentos mais lentos, que duraram em média 16,6 segundos, e podendo ou não continuar com movimentos espasmódicos (movimentos repentinos e descontinuados) por até 3 minutos (média de 47,3 segundos).

Não houve diferença significativa entre os dois grupos quanto ao tempo em que a cauda apresentou cada um dos tipos de movimento (respectivamente: $p = 0,98$; $p = 0,55$ e $p = 0,69$), entretanto os indivíduos de P1 apresentaram movimentos caudais por um tempo consideravelmente maior ($m = 84,7$) que os de P2 ($m = 69,9$).

Tabela 2: Análise descritiva e inferencial das variáveis durante a autotomia de *Tropidurus itambere*: Pressão (medida pela variação de voltagem) em microVolts, Tempo de soltura (tempo necessário até a autotomia), T movimentos vigorosos (tempo em que a cauda permaneceu em movimentos vigorosos), T movimentos lentos (tempo em que a cauda permaneceu em movimentos lentos), T movimentos espasmódicos (tempo após o qual que foi registrado o último movimento caudal) e Temperatura (em Celsius), todos em função do peso corporal dos grupos amostrais P1 e P2.

VARIÁVEL	GRUPO	MÉDIA	DP	t (gl = 13)	P
Voltagem/Pressão (mVo)	P1 (n = 8)	1701,9	31,7	- 1,57	0,14
	P2 (n = 7)	1725,6	25,7		
Tempo de soltura (s)	P1 (n = 8)	8,0	7,2	1,18	0,26
	P2 (n = 7)	4,7	2,9		
T movimento vigoroso (s)	P1 (n = 8)	21,6	16,4	0,03	0,98
	P2 (n = 7)	21,4	12,6		
T movimento lento (s)	P1 (n = 8)	14,1	9,7	- 0,61	0,55
	P2 (n = 7)	17,1	9,3		
T movimento espasmódico (s)	P1 (n = 8)	44,9	39,8	0,39	0,69
	P2 (n = 7)	33,9	66,3		
Temperatura (°C)	P1 (n = 8)	34,5	7,4	0,21	0,84
	P2 (n = 7)	33,7	6,9		

gl: graus de liberdade. t: valor da estatística t. p: nível de significância ($\alpha = 5\%$).

4.4 Crescimento caudal

O crescimento caudal tornou-se perceptível, no grupo experimental tratado durante o inverno, apenas entre a 12^a e a 13^a semanas após a autotomia, a partir da qual foi observado um crescimento médio constante (Figura 8) de 0,7 mm por semana (desvio padrão = 1.15).

Machos e o filhote possuíram crescimento caudal mais pronunciado, enquanto que as fêmeas registraram menor taxa de regeneração (sem diferença estatística, $p= 0,16$).

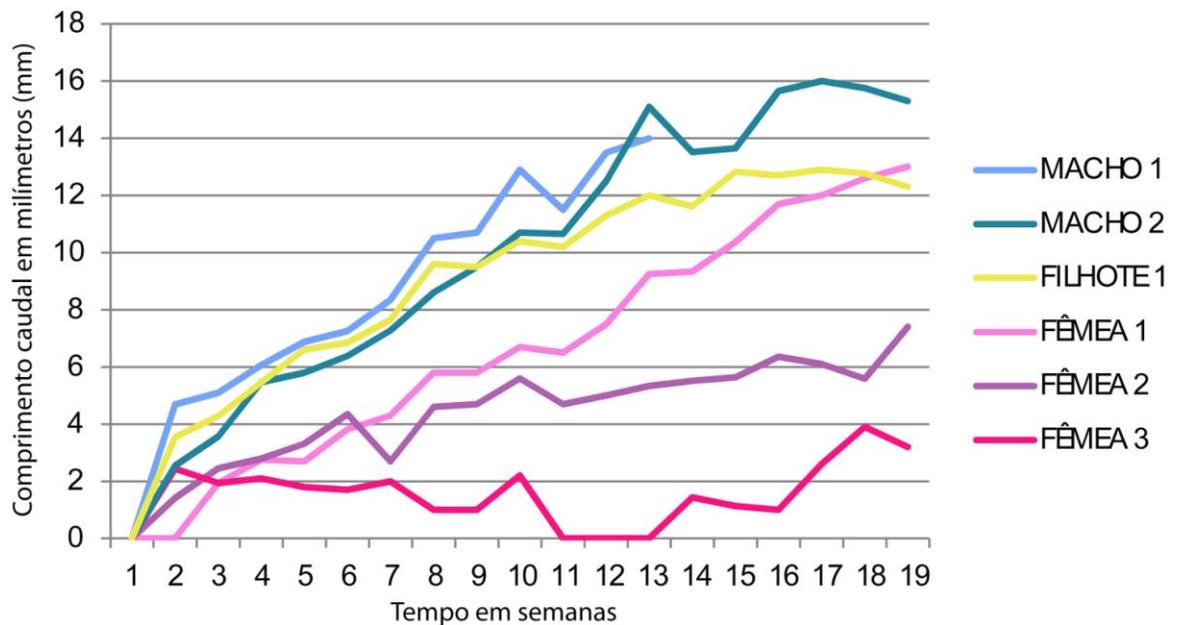


Figura 7. Gráfico do crescimento caudal dos seis espécimes de *Tropidurus itambere*.

4.5 Condição corporal e peso dos indivíduos

Foi observado, para quase todos os sujeitos, uma perda de peso que, embora pequena (média de 0.2g por lagarto por semana), se manteve constante durante os meses de temperaturas mais baixas (Figura 7). Não houve diferença estatística entre a variação de peso dos indivíduos de P1, P2 e P3 ($p = 0.09$).

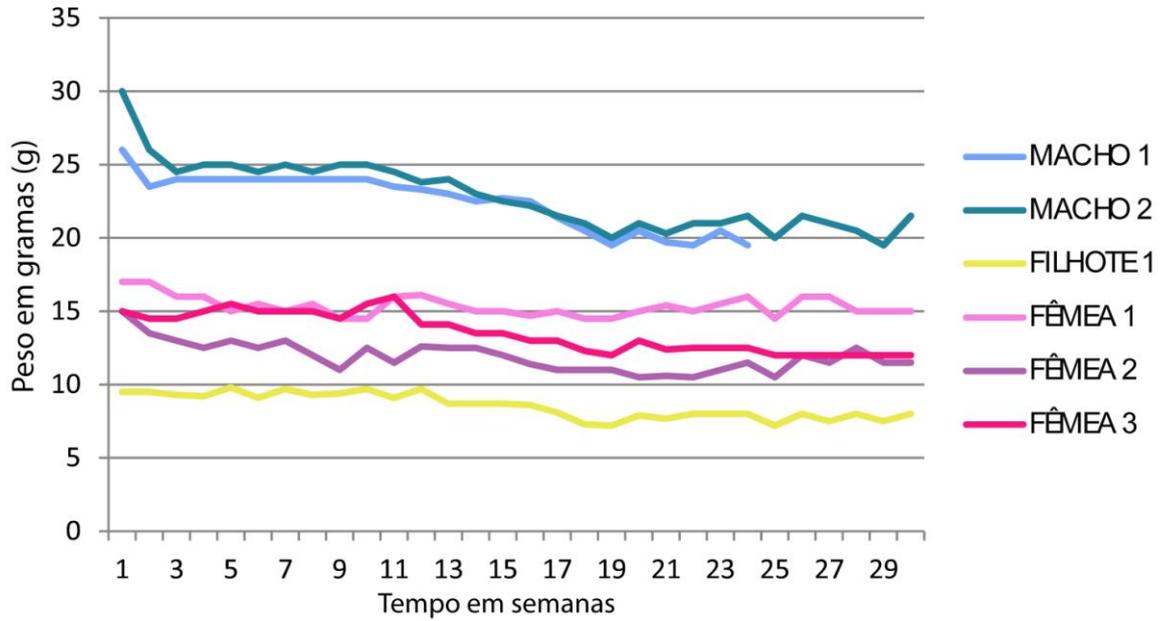


Figura 8. Gráfico da variação de peso nos seis espécimes de *Tropidurus itambere*.

4.6 Análise da estrutura caudal e vertebral

Nos exemplares dissecados de *T. itambere* foram encontradas 32 (± 1) vértebras caudais, contadas do ponto de inserção das patas posteriores, na cintura pélvica, sem diferença numérica observada entre machos e fêmeas. Destas vértebras, as primeiras seis (± 1) não apresentavam pontos de autotomia. Em *T. torquatus* foram encontradas em média 35 (± 1) vértebras, das quais as sete mais proximais (± 1) não apresentavam plano de fratura.

A análise microscópica e tridimensional da estrutura óssea caudal permitiu observar três tipos de vértebras fundamentalmente diferentes entre si (Figura 9), além de inúmeros intermediários entre estes padrões, que se sucedem numa fluida gradação de formas (Figura 10). As primeiras vértebras caudais, incluindo as que não possuem plano de fratura e as primeiras a possuírem-no, apresentam os processos transversais altamente desenvolvidos, projetando-se, nas mais proximais, a distâncias até três vezes maiores que o comprimento total da vértebra (Figura 9A). Entretanto, esses processos transversais diminuem bruscamente de tamanho a partir da terceira e quarta vértebra, reduzindo em mais de metade seu comprimento entre a sexta e a sétima vértebra, e até se tornarem praticamente indistinguíveis, por volta da décima vértebra, para em seguida ausentarem-se por completo (Figura 9B e Figura 11, página 44).

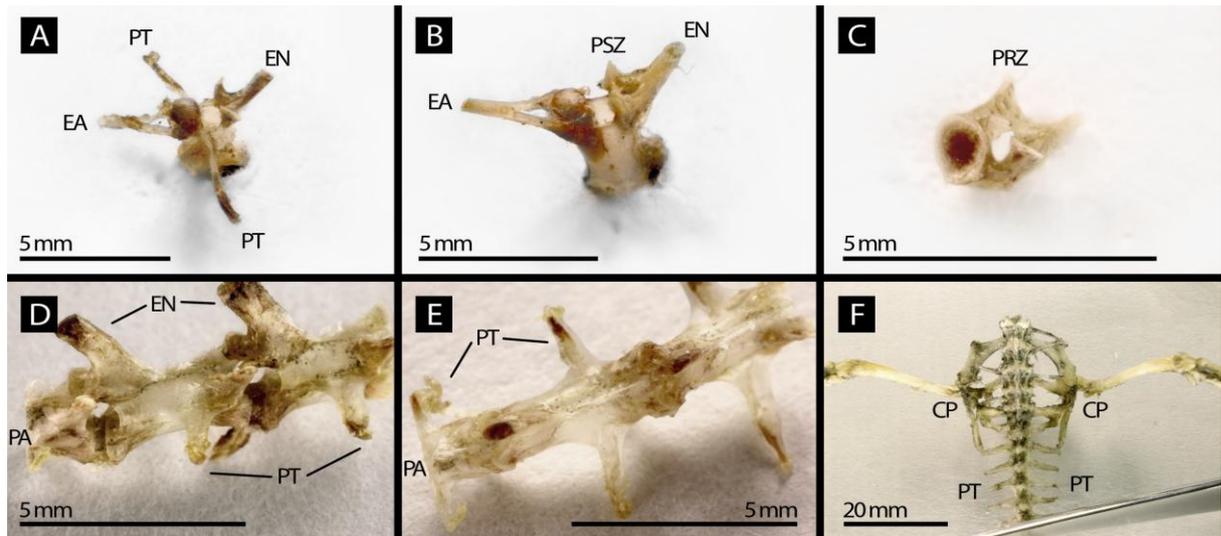


Figura 9: Fotografias de vértebras dissecadas de *Tropidurus itambere*. **A:** Quinta vértebra a partir da cintura pélvica, vista posterior. **B:** 13ª vértebra a partir da cintura pélvica, vista posterior. **C:** Vista anterior da porção proximal de uma vértebra fraturada no ponto de autotomia, mostrando sua superfície de conexão com a vértebra anterior. **D:** Vista lateral de sequência de vértebras iniciando na porção proximal (à direita) com uma vértebra inteira e terminando distalmente (à esquerda) num ponto de autotomia. **E:** Vista superior da mesma sequência de vértebras de D, mostrando que o plano de fratura se sobrepõe à porção basal dos processos transversais. **F:** Cintura pélvica, com ponto de inserção das patas posteriores, marcada pelo par de vértebras fundidas, e mostrando as primeiras 4 vértebras sofrendo transição de orientação dos processos transversais. EN = Espinho Neural. EA = Espinho Arterial. PT = Processo Transversal. PSZ = Pós-Zigapifise. PRZ = Pré-Zigapófise. CP = Cintura Pélvica. PA = Ponto de autotomia

As espinhas neurais também diminuem progressivamente de tamanho, mas de maneira menos abrupta que os processos transversais, tornando-se pouco mais que leves protuberâncias entre décima sétima à vigésima segunda vértebra e sendo visualmente imperceptíveis a partir de então (Figura 11, página 44).

Ao longo da cauda as vértebras vão se tornando mais longas em relação a seu diâmetro, assim, enquanto as primeiras ainda apresentam menos de comprimento que de largura, as intermediárias já possuem o dobro de comprimento que seu maior diâmetro e nas vértebras mais posteriores, o comprimento chega a superar em quase três vezes a largura.

Tropidurus itambere apresenta um par de processos transversais por vértebra, e o plano de fratura ocorre de maneira imediatamente anterior aos mesmos, sendo que entre a sétima e a décima vértebras, as primeiras a possuírem pontos de autotomia, mas ainda apresentando processos transversais bem pronunciados, o plano de fratura pode sobrepor-se a uma pequena porção basal anterior dos processos, como apresentado na Figura 9E.

Nas vértebras mais proximais (duas a quatro primeiras após a cintura pélvica) os processos transversais podem ter sua orientação mais posteriolateralmente orientadas, gradativamente mudando para uma orientação plenamente lateral (Figura 9F).

Não foi encontrada diferença notável na estrutura caudal e anatomia vertebral entre *T. torquatus* e *T. itambere*. Foi observada pequena variação quanto à inclinação das três primeiras vértebras entre machos e fêmeas tanto em *T. torquatus* quanto em *T. itambere*.

A frequência de autotomia de campo, medida a partir dos animais que já apresentavam cauda autotomizada e plenamente regenerada quando do momento de sua captura, totalizou 33% dos espécimens capturados neste experimento.

4.7 Elaboração e aplicação de modelo tridimensional

A modelagem 3-D permitiu a criação de sólidos virtuais de aparência fidedigna aos seus moldes, as vértebras originais. Tais sólidos podem ser rotacionados em todos os eixos, e seccionados em qualquer plano. Assim, podem substituir ilustrações científicas e desenhos esquemáticos com grande praticidade, sem comprometimento do caráter informativo dos mesmos, e com incontáveis possibilidades.

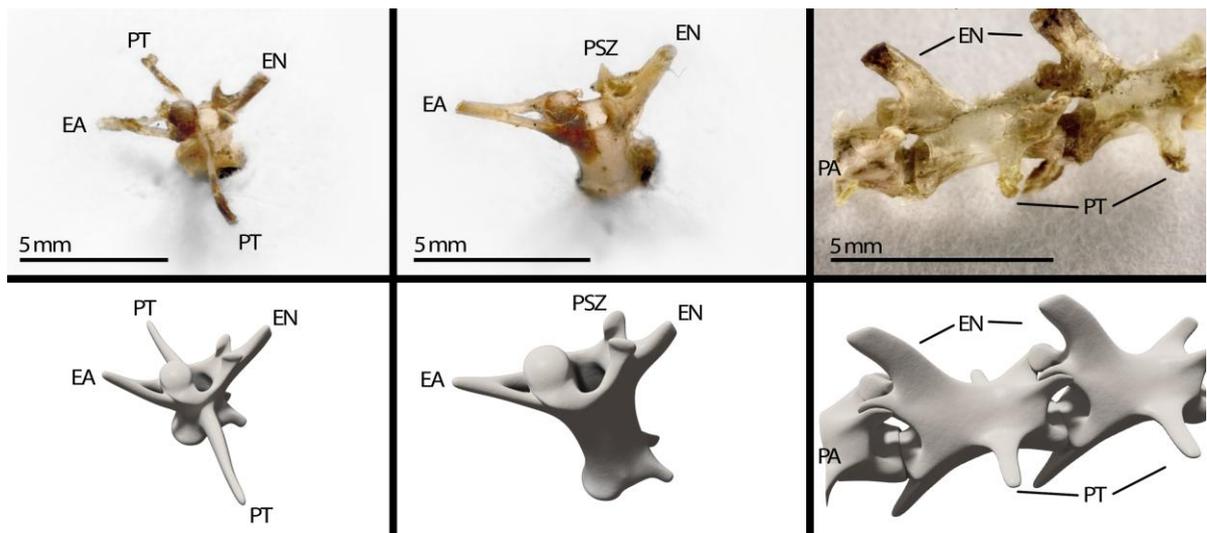


Figura 10: Comparação entre fotos reais de vértebras caudais de *Tropidurus itambere* e respectivas imagens modeladas tridimensionalmente. EN = Espinho Neural. EA = Espinho Arterial. PT = Processo Transversal. PSZ = Pós-Zigapófise. PRZ = Pré-Zigapófise. PA = Ponto de autotomia

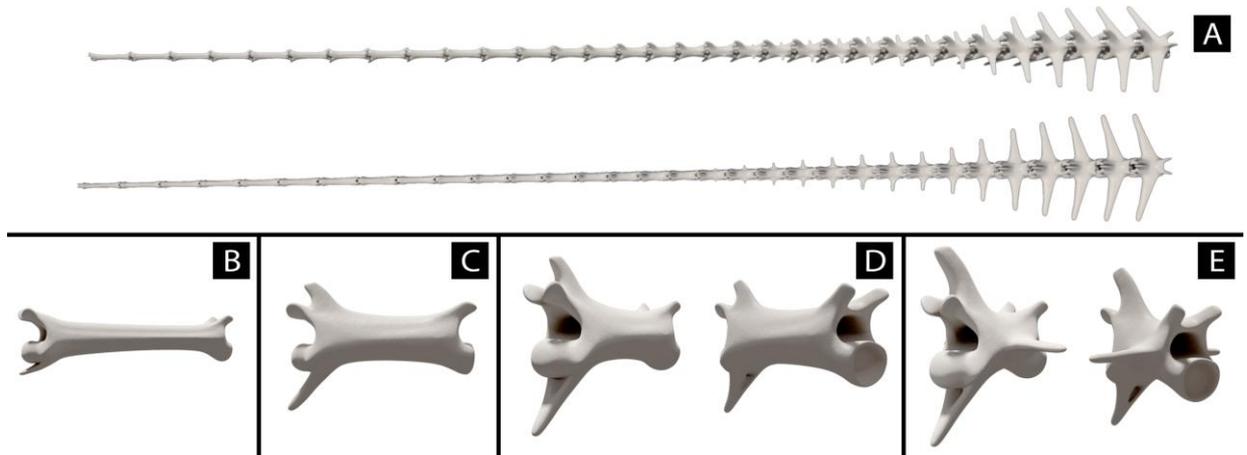


Figura 11: Renderização de modelagem tridimensional de estruturas caudais de *Tropidurus itambere*: **A**: Cauda completa em vista superior e em perspectiva lateral; **B**: Vértebra representativa das mais distais, onde não se pode visualizar o arco neural nem os processos transversais; **C**: Vértebra representativa de intermediárias, onde é possível visualizar o arco neural, mas não os processos transversais. **D**: Perspectivas posterior e anterior de vértebra representativa de intermediárias. **E**: Perspectivas posterior e anterior de vértebra representativa das mais proximais, onde se pode visualizar o espinho neural e os processos transversais

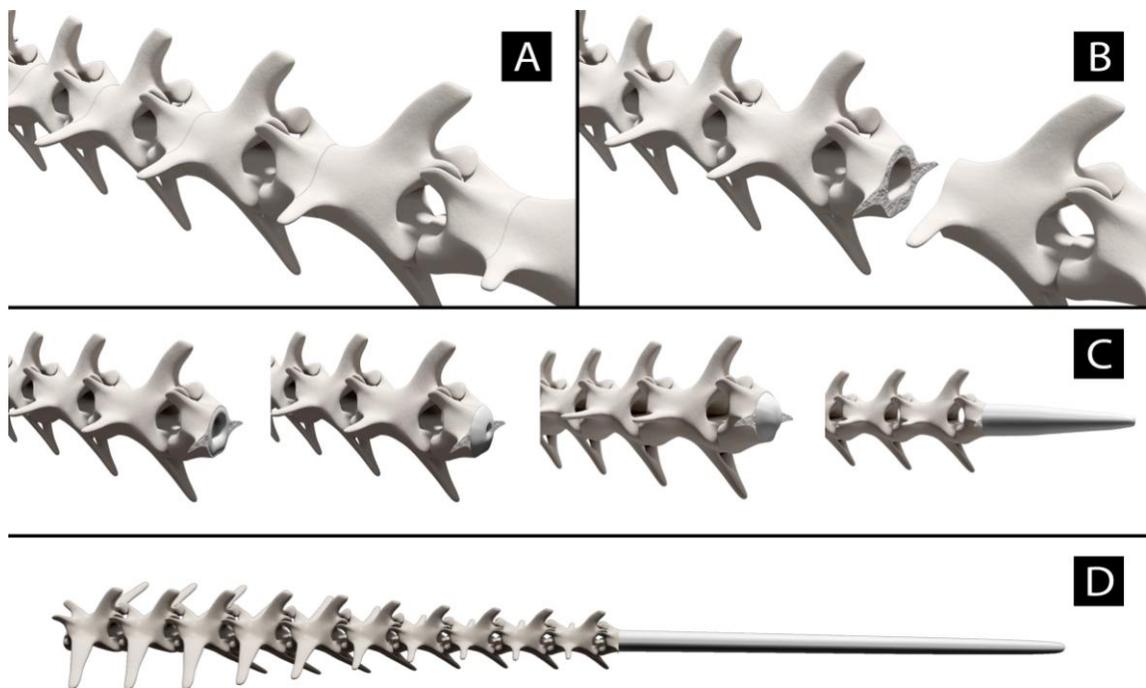


Figura 12: Representação ilustrativa do processo de regeneração caudal, com imagens renderizadas de **A**: O plano de autotomia; **B**: A ocorrência da autotomia; **C**: Os estágios iniciais da regeneração caudal, com a formação do bastão cartilaginoso; **D**: Cauda completamente regenerada.

5. DISCUSSÃO

5.1 Tempo até a autotomia

Neste trabalho partiu-se da suposição que durante o inverno os animais estariam menos propensos a recorrer à autotomia, sendo necessário maior força e/ou maior tempo para que a mesma ocorresse, em função das temperaturas mais baixas. Tal pressuposto estaria em concordância com o estabelecido na literatura (*e.g.* BRATTSTROM, 1965; BUSTARD, 1968) de que a temperatura influencia a predisposição à autotomia, sendo os animais cujas temperaturas se encontrassem abaixo das ditas “ideais” para termorregulação proporcionalmente mais relutantes em realizar a autotomia. Ainda que essa divergência tenha sido demonstrada neste trabalho pela relação inversamente proporcional encontrada entre temperatura e tempo de soltura da cauda (Figura 6, página 37), também foi observado um padrão de interesse singular: Em três ocasiões, todas durante o verão, a constrição da cauda induziu movimentos espasmódicos da porção caudal mais distal a partir do ponto de inserção do grampo, positivamente semelhantes aos apresentados quando da ocorrência de autotomia, indicando a possível ativação da via metabólica responsável pelos movimentos pós-autotômicos, mas na cauda ainda agregada ao corpo. Estas observações ilustram a que ponto um animal pode relutar em perder a cauda, e podem estar relacionada ao período reprodutivo que ocorre, em *T. itambere*, justamente durante o verão (VAN SLUYS, 1998).

Estes eventos dispersos, mesmo necessitando de mais replicações comprobatórias, indicam que o controle neural voluntário da autotomia pode até mesmo sobrepujar a reação fisiológica dos tecidos caudais ao estresse induzido pela constrição. Como a perda da cauda pode afetar o sucesso reprodutivo dos lagartos (DIAL e FITZPATRICK, 1981) e adicionar mais custos energéticos aos já enormes gastos envolvidos na cópula, corte e gametogênese e vitelogênese (RAMÍREZ-BAUTISTA et al., 2012), seria sensato que os animais tentassem evitar ao máximo recorrer à autotomia em face da estação reprodutiva. VAN SLUYS (1998) encontrou grande variação nas reservas energéticas de fêmeas de *T. itambere* ao longo do ano, sendo as mesmas mais escassas durante o período reprodutivo, e ainda, segundo RAMÍREZ-BAUTISTA et al. (2012) os gastos energético em fêmeas e machos reprodutivamente ativos é desproporcionalmente maior que a quantidade dispendida durante os outros meses do ano. Essa necessidade sazonal de investimento energético pode tornar os animais em estágio

reprodutivo mais relutantes em recorrer a um evento tão drástico em termos metabólicos quanto é a autotomia.

5.2 Pressão necessária à autotomia

A diferença observada entre os grupos de *Tropidurus itambere* quanto à força necessária para realização da autotomia, ainda que não estatisticamente significativa, pode ser explicada, em concordância com SCROGGIE e CLEMANN (2009), pela diferença de tamanho entre os indivíduos. Como a autotomia é uma resposta direta à ameaça de predação (COOPER Jr., 2003a; BATEMAN e FLEMING, 2009), e sendo sumariamente uma ação voluntária (CLAUSE e CAPALDI, 2006), tem-se que a decisão de a ela recorrer deve estar de acordo com o grau de ameaça oferecido, e com a capacidade do animal de perceber o perigo iminente (KATS e DILL, 1998). Assim, para espécimens de maior porte, uma força maior, simulando um ataque predatório que represente maior risco, seria o necessário para induzir a resposta anti-predação que culmina na autotomia. Uma vez que a pressão foi medida diretamente na superfície da cauda, através de um sensor flexível, a variável da espessura da cauda pôde ser desconsiderada.

Ainda que inúmeros artigos apontem não haver diferenças na ocorrência de autotomia entre os sexos (e.g. CHAPPLE e SWAIN, 2002b; VAN SLUYS, 2002), quando avaliado sob a perspectiva da frequência em populações, foi apontado por FOX, em 1998, uma diferença intrínseca entre machos e fêmeas quanto à predisposição de recorrer à autotomia. Este conceito foi testado por FOX (1998) através da medição da força necessária à sua indução, de maneira diferente, mas compatível com a executada neste estudo, e encontrou que machos teriam maior relutância que fêmeas em perder a cauda, em termos de ser necessária maior força à indução da autotomia nos machos. Os resultados aqui apresentados corroboram tal afirmação, também apontando que, independentemente da espessura da cauda, indivíduos maiores (como são os machos de *T. itambere*), requerem mais pressão para realizarem autotomia.

No entanto, a medição, neste trabalho, do tempo transcorrido desde a constrição caudal até que ocorresse sua soltura, proporciona mais uma variável que não foi quantificada e analisada por FOX (1998): a da Prontidão à autotomia. Esta variável aponta, ainda que com pouca significância, para a direção oposta, levando a especular que na verdade as fêmeas,

ainda que necessitem de menor pressão para liberar a cauda, tendem a relutar em soltá-la por mais tempo que os machos. Propõe-se então que, conquanto a pressão necessária esteja relacionada à ameaça de predação que seria suficiente para promover a resposta extrema que é a autotomia, o tempo que um animal espera até que a mesma seja desencadeada estaria relacionada à relutância em incorrer nos custos energéticos, reprodutivos ou sociais envolvidos na perda da cauda.

5.3 Movimentos caudais pós-autotomia

O tempo em que as caudas autotomizadas permaneceram em movimento após a soltura variou, embora sem significância estatística (possivelmente devido ao coeficiente amostral muito baixo), entre os indivíduos, de maneira inversamente proporcional à sua massa corporal, tendo as caudas de indivíduos menores permanecido em movimento por mais tempo. Em COOPER *et al.*, 2004 propõe-se que a facilidade da autotomia e o tempo que a cauda permanece em movimento após a mesma variam significativamente em diferentes populações, em função da pressão de predação a que tais populações estejam submetidas. Deste prisma, pode-se especular que, uma vez que lagartos menores encontram-se mais susceptíveis a serem superados num encontro agonístico, tenham maior necessidade de utilizar sua cauda como meio de distração de predadores, sendo necessário para tanto recorrer aos movimentos pós-autotômicos da mesma. Assim, seria esperado que, conforme o encontrado neste artigo, animais menores apresentem movimentos caudais pós-autotomia por mais tempo que os maiores. No entanto, se faz necessário reproduzir os experimentos aqui descritos em uma amostra maior para corroborar estas especulações.

5.4 Crescimento caudal

Observou-se sutil diferença entre o crescimento caudal dos espécimes utilizados neste estudo, sendo aqueles com maiores e menores pesos (machos e filhotes) apresentando regeneração mais acelerada, enquanto que as fêmeas, com pesos intermediários, apresentaram menor taxa de crescimento caudal. Pode-se considerar que tal resultado, em especial por não

apresentar significância estatística, seja mera consequência do pequeno número amostral, entretanto, ainda assim propõe-se embasamento literário que justifique tais observações, de maneira a discutir apropriadamente todas as possibilidades aqui apresentadas.

Filhotes e juvenis estão muito mais sujeitos aos riscos de predação, em especial quando ainda não apresentam a cauda regenerada (GOODMAN, 2006). O crescimento caudal, nessas circunstâncias, seria de grande importância, podendo vir a ser priorizado, ainda que em detrimento do crescimento corporal (BALLINGER e TINKLE, 1979). Ademais, como proposto em 1988 por ARNOLD, em concordância com os achados de DIAL (1978), para indivíduos menores e mais frágeis, o uso da cauda como distração, para evitar ataques à cabeça ou ao corpo seria “mais importante” do que para animais mais robustos e capazes de se defender de ataques predatórios com mandíbulas e músculos. E ainda, por crescerem mais rapidamente que adultos, apresentando metabolismo mais eficiente, jovens podem estar arcando com menos custos associados à regeneração caudal (VAN SLUYS, 1998).

Machos de *T. itambere*, de um modo geral, apresentam taxa de crescimento, em qualquer momento de suas vidas, consideravelmente maior que fêmeas, que tendem a reduzir seu crescimento após atingir a maturidade sexual (VAN SLUYS, 1998), quando também passam a consumir uma quantidade extensivamente maior de suas reservas lipídicas que os machos (GAFFNEY e FITZPATRICK, 1973, LACY *et al.*, 2002). Assim, também podemos supor que os machos de grande porte, por apresentarem metabolismo mais ativo e maiores taxas de crescimento, e possivelmente também maiores reservas energéticas estocadas na forma de lipídios (RAMÍREZ-BAUTISTA *et al.*, 2012), teriam maior eficiência em regenerar suas caudas, atingindo em menos tempo que as fêmeas, maiores comprimentos caudais.

5.5 Condição corporal e peso dos indivíduos

A ligeira perda de peso encontrada para a maioria dos espécimes de *T. itambere* pode estar relacionada com a demanda energética decorrente da regeneração caudal, com a sazonalidade e as variações de temperatura, com a dieta oferecida ou mesmo com a redução de consumo alimentar apresentada por certas espécies após a autotomia, concordando com COOPER Jr. (2003b). Pode ainda ser uma flutuação natural da espécie, sem aparente relação com nenhum desses fatores, como já anteriormente observado por VITT e GOLDBER (1983) e VAN SLUYS (1998). Entretanto, como os dados aqui avaliados sobre a regeneração caudal

foram obtidos durante o inverno, é possível que a temperatura tenha sido o principal responsável pela redução de peso.

BATEMAN e FLEMING (2009) descreveram os efeitos da perda da cauda influenciando negativamente o crescimento corporal e até a sobrevivência durante o inverno, e mesmo VAN SLUYS (1998), que não encontrou diferenças significativas entre o crescimento corporal de *T. itambere* com caudas intactas e aqueles que as haviam perdido durante as diferentes estações do ano, especulou que tal variação deveria existir, e ter sido de alguma maneira mascarada em seus resultados. Por não ter havido diferença entre a variação de massa corporal entre os indivíduos de P1, P2 e P3, pode-se inferir que as consequências energéticas da autotomia, caso existam, se manifestem entre os espécimes, indiferente de seu peso, tamanho, idade ou sexo.

5.6 Análise da estrutura caudal e vertebral

Quanto à anatomia vertebral das caudas, não foi encontrado, como proposto por ETHERIDGE (1967), diferença entre machos e fêmeas quanto ao número de vértebras sem plano de fratura. No entanto foi encontrada sutil diferença na orientação dos processos transversais das mesmas, sendo estes, em fêmeas de *T. itambere*, mais voltados para a região caudal, e em machos mais lateralmente orientados. Essa diferença pode ser apenas representativa de variações individuais na formação óssea, mas pode, contudo, indicar função diferenciada, uma vez que a inserção muscular nas vértebras caudais não é igual em machos e fêmeas, em especial quanto ao ponto de inserção do *m. retractor penis*, o músculo associado às funções penianas conforme BARBADILLO *et al.* (1995).

O número de vértebras caudais encontrado neste trabalho em *T. Itambere* (32 ± 1) esteve de acordo com o proposto por ETHERIDGE (1967) para os tropidurídeos, os quais foram agrupados com outros iguanídeos de estrutura caudal semelhante, para os quais o autor reporta um mínimo de 16 e um máximo de 60 vértebras caudais. A variação observada, em sequência de transição entre vértebras com processos transversais pronunciados e vértebras sem processos transversais esteve parcialmente de acordo com o descrito como sendo o padrão para o gênero *Tropidurus* (ETHERIDGE, 1967), pois o artigo citado afirma que a maioria das vértebras mantem uma sequência uniforme após a região de mudança abrupta dos processos transversais, podendo estar os processos transversais ausentes apenas nas vértebras

finais. Este trabalho encontrou, no entanto, em vez de processos com comprimentos iguais, uma transição contínua de redução do tamanho dos processos transversais, até que os mesmos se tornassem indistinguíveis, o que ocorreria em torno da metade da cauda, e não apenas nas poucas últimas vértebras, em discordância com o proposto por ETHERIDGE (1967).

Também esteve parcialmente de acordo com o constatado no presente estudo, a descrição de ETHERIDGE (1967) sobre a ocorrência do plano de fratura imediatamente anterior à base dos processos transversais, uma vez que foi aqui verificado que nas primeiras vértebras dentre aquelas que apresentavam pontos de autotomia os mesmos se sobrepunham à porção inicial da base dos processos transversais, que ainda se projetam consideravelmente nessas vértebras (Figura 9E, página 42). Nas demais vértebras o plano de fratura de fato ocorre de maneira imediatamente anterior aos processos transversais.

5.7 Elaboração e aplicação de modelo tridimensional

A criação inovadora de um modelo virtual da cauda utilizando modelagem 3D permite maior detalhamento da complexidade vertebral sem prejuízo da capacidade informativa de uma ilustração esquemática. Sobretudo, a visualização dinâmica com possibilidade ilimitada de ângulos e perspectivas, torna a modelagem tridimensional um recurso didático valioso e um auxiliar promissor nos estudos focados em anatomia funcional ou comparativa. KHUN *et al.* (2008) propuseram a utilização de imagens tridimensionais obtidas por meio de Micro-Tomografia Computadorizada para o melhor entendimento da estrutura caudal de lagartos. Ainda que esse método possa trazer certos benefícios, e sem dúvida garantir a precisão anatômica do modelo obtido, as imagens muitas vezes resultam confusas, e podem apresentar artefatos de distorção.

Ademais, ainda que a manipulação do animal dentro do aparelho também possa proporcionar diferentes vistas, as imagens obtidas pelo método descrito em KHUN *et al.* (2008) são estáticas e não permitem a manipulação verdadeiramente tridimensional e a capacidade de movimentação que um modelo digitalizado apresenta. Através de linhas de programação é possível comandar todo o tipo de movimentos num modelo virtual, tornando-o também uma ferramenta útil no entendimento de padrões locomotores.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Trabalhos de campo frequentemente envolvem o trato com animais vivos, dependem de condições climáticas e estão sujeitos a inúmeros imprevistos e variáveis. Assim também a execução desta pesquisa esteve repleta de dificuldades, algumas sem grande impacto, outras potencialmente devastadoras. Entretanto, apesar do muito que se aprende com os problemas enfrentados, suas consequências podem gerar danos irreparáveis aos resultados pretendidos num trabalho.

O local de coleta, por seu difícil acesso, e imposições logísticas específicas, como a reserva de alojamento, requeria um planejamento adiantado das saídas de campo, o que muitas vezes não coincidia com o clima necessário à realização das coletas.

Os contratempos climáticos contribuíram para o reduzido número amostral, que ficou consideravelmente abaixo do esperado, limitando a quantidade de tratamentos programados e prejudicando a interpretação mesmo daqueles de fato realizados. Reduzindo ainda mais essa amostra já inferior ao desejável, ocorreram sucessivos ataques, atribuídos a mamíferos como saguis ou gambás, em busca de presas fáceis. Diversas medidas foram tomadas para contornar novos ataques mas todas foram frustrada pelo predador. Quando finalmente conseguiu-se impedir o acesso aos lagartos, já haviam sido perdidos 16 animais, entre 5 que não haviam sido ainda submetidos ao procedimento de autotomia e 11 dos sujeitos experimentais. Destes, pouco mais que pedaços de pele destroçados foram encontrados, ao lado de fezes que permitiram a dedução dos possíveis predadores. Outros quatro lagartos foram encontrados mortos, sem causa aparente, em diferentes momentos do acompanhamento, e puderam ser dissecados.

7. CONCLUSÕES

A temperatura cloacal influencia na prontidão com que a autotomia ocorre, sendo que em menores temperaturas maior é o tempo necessário para a soltura da cauda;

Observações pontuais sugerem grande controle voluntário da autotomia.

Apesar de indivíduos maiores terem requerido maior pressão e força para a realização da autotomia, o teste estatístico não apresentou relação significativa entre o peso corporal e a pressão exercida;

Tanto a anatomia vertebral quanto a estrutura caudal de *T. itambere* não variam significativamente entre os sexos, sendo semelhantes a de *Tropidurus torquatus*;

Contou-se em média 32 vértebras caudais em *T. itambere*, das quais as primeiras seis, em média, não apresentaram pontos de autotomia;

O modelo tridimensional apresentado permite melhor entendimento da disposição funcional dos elementos vertebrais e da estrutura da cauda de um modo geral, com potencial para ser utilizado como ferramenta didática.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALIBARDI, L. Muscle differentiation and morphogenesis in the regenerating tail of lizards. **Journal of Anatomy, Australia**, 186. 143-151. 1994.

ALIBARDI, L. Regeneration in Reptiles and Its Position Among Vertebrates. Pp. 1-49. *In: Morphological and Cellular Aspects of Tail and Limb Regeneration in Lizards*. Springer Berlin Heidelberg. v. 207, 2010.

ALIBARDI, L.; MEYER-ROCHOW, V. B. Comparative fine structure of the axial skeleton inside the regenerated tail of some lizard and the tuatara (*Sphenodon punctatus*). **Gegenbaurs Morphol Jahrb**, 135(5):705-16. 1989.

ARAÚJO, A.F.B. Comportamento alimentar dos lagartos: o caso dos *Tropidurus* do grupo *Torquatus* da Serra de Carajás, Pará (Sauria: Iguanidae). *In: V Encontro Anual de Etologia, 1987. Anais do V Encontro Anual de Etologia*, 5:203-234. 1987.

ARNOLD, E. N. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. **Journal of Natural History**, 1(18):127-169. 1984.

ARNOLD, E. N. Caudal autotomy as a defense. Pp. 235–273. *In: Biology of the Reptilia.. Ecology*. B.C. Gans and R.B. Huey (ed.). Alan R. Liss, Inc., New York, v. 16, 1988.

ARNOLD, E. N. (1994), Investigating the evolutionary effects of one feature on another: does muscle spread suppress caudal autotomy in lizards? **Journal of Zoology**, 232:505–523.

ARRUDA, J. L. S. Ecologia de *Tropidurus torquatus* (Squamata: tropiduridae) no bioma pampa, extremo Sul do Brasil. Dissertação (Mestrado: Biodiversidade Animal). Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal de Santa Maria. 2009.

BALLINGER, R. E.; TINKLE, D. W. Cost of tail regeneration to body growth in lizards. **Journal of Herpetology** 13:374–375. 1979.

BARBADILLO, L. J.; BAUWENS, D.; BARAHONA, F.; SANCHEZ-HERRÁIZ, M. J. Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. **Journal of Zoology**, 236(1):83-93. 2009.

BARBER, L. W. Correlations between wound healing and regeneration in fore-limbs and tails of lizards. **The Anatomical Record**, 89:441–453. 1944.

BATEMAN, P. W.; FLEMING, P. A. To cut a long tail short: a review of lizard caudal autotomy studies carried out over the last 20 years. **Journal of Zoology**, London, 277: 1–14. 2009.

- BRATTSTROM B H. Body temperatures of reptiles. **American Midland Naturalist**, 73:376-422. 1965.
- BELLAIRS, D. A.; BRYANT, S. V. Autotomy and regeneration in reptiles. in C. Gans and F. Billet, eds. **Biology of the reptilia**,. John Wiley and Sons, New York, NY, 15:301–410. 1985.
- BOGERT, C.M. How reptiles regulate their body temperature. **Scientific American**, 200:105-120. 1959.
- BULOVA, S. J. Ecological Correlates of Population and Individual Variation in Antipredator Behavior of Two Species of Desert Lizards. **Copeia**, ano 1994 4:980-992. 1994.
- BUSTARD, H. R. Temperature dependent tail autotomy mechanism in gekkonid lizards. **Herpetologica**, v.2, (24): p.127-130. 1968.
- CARVALHO, A. L. G.; SILVA, H. R.; ARAÚJO, A. F. B.; ALVES-SILVA, R.; SILVA-LEITE, R. R. Feeding ecology of *Tropidurus torquatus* (Wied) (Squamata, Tropicuridae) in two areas with different degrees of conservation in Marambaia island, Rio de Janeiro, Southwestern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v.1(24): p.222-227. 2007.
- CHAPPLE, D. G.; SWAIN, R. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. **Functional Ecology**, 16:817-825. 2002.
- CHAPPLE, D. G.; SWAIN, R. Distribution of energy reserves in a viviparous skink: does tail autotomy involve the loss of lipid stores? **Austral Ecology**, 27:565–572. 2002b.
- CHAPPLE, D. G.; MCCOULL, C. J.; SWAIN, R. Effect of Tail Loss on Sprint Speed and Growth in Newborn Skinks, *Niveoscincus metallicus*. **Journal of Herpetology**, Tasmania, Australia 38(1)137–140, 2004.
- CHAPPLE, D.G.; SWAIN, R. Caudal autotomy does not influence thermoregulatory characteristics in the metallic skink, *Niveoscincus metallicus*. **Amphibia-Reptilia**, 3(25):326-333. 2004.
- CLAUSE, A. R.; CAPALDI, E. A. Caudal autotomy and regeneration in lizards. **Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology**, 12(305A):965-973. 2006.
- COOPER, W. E. Jr. Effect of risk on aspects of escape behavior by a lizard, *Holbrookia propinqua*, in relation to optimal escape theory. **Ethology**,109:617-626. 2003a.
- COOPER, W.E., JR. Shifted balance of risk and cost after autotomy affects use of cover, escape, activity, and foraging in the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). **Behav. Ecol. Sociobiol**, 54:179–187. 2003b
- COOPER, W. E.; PEREZ-MELLADO, V.; VITT, L. J. 2004. Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. **J. Zool**. 262:243–255.

DANIELS, C. B.; LEWIS, B. C.; TSOPELAS, C.; MUNNS, S. L.; ORGEIG, S.; BALDWIN, M. E.; STACKER, S. A.; ACHEN, M. G.; CHATTERTON, B. E.; COOTER, R. D. Regenerating lizard tails: a new model for investigating lymphangiogenesis. **The FASEB Journal**, 17(3):479-481, mar. 2003.

DIAL, B. The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx*. **Herpetologica**, 34: 194-201. 1978.

DIAL, B., L. FITZPATRICK. The energetic costs of tail autotomy to reproduction in the lizard *Coleonyx brevis*. **Oecologia**, 51: 310-317. 1981.

DIAS H. C., FILHO E. I., SCHAEFER C. E., Fontes L. E., VENTORIM L. Geoambientes do parque estadual do Ibitipoca, município de Lima Duarte-MG. **Revista Árvore** 2002; 26777-786.

DOUGHTY, P.; SHINE, R.; LEE, M. S. Y. Energetic costs of tail loss in a montane scincid lizard. **Comparative Biochemistry and Physiology a Molecular and Integrative Physiology** 135A:215–219. 2003.

DOWNES S.; SHINE R. Why does tail loss increase a lizard's later vulnerability to snake predators? **Ecology**, Sydney, Australia, 5(82):1293–1303. 2001.

ETHERIDGE, R.. Lizard Caudal Vertebrae. **Copeia**, 4:699-721. 1967

FARIA, R.G.; ARAÚJO, A.F.B. Syntopy of two *Tropidurus* lizard species (squamata: tropiduridae) in a rocky Cerrado habitat in Central Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 64:775-786. 2004.

FARIA, R.G. Ecologia de duas espécies simpátricas de Tropiduridae (*Tropidurus itambere* e *Tropidurus oreadicus*) em uma área de cerrado rupestre no Brasil central. 2001. (Mestrado em Zoologia)-Universidade de Brasília, Brasília. 2001.

FARIA, R. G. Estudo da interação entre *Tropidurus oreadicus* e *Tropidurus itambere* (Iguanidae: Tropiduridae), em áreas de cerrado rupestre do Brasil Central: uma abordagem comparativa e experimental. 2006. (Doutorado em Zoologia)–Universidade de Brasília, Brasília, 2006.

FEIO, R.N. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados no parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais (Amphibia, Anura). Rio de Janeiro: UFRJ, 1990. 1065 p. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas/Zoologia - Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1990.

FERREIRA, A.; DOLDER, H. Cytochemical study of spermiogenesis and mature spermatozoa in the lizard *Tropidurus itambere* (Reptilia, Squamata). **Acta Histochem**, 4(105):339-52. 2003.

FERREIRA, A.; KIHARA, V. O.; MEHANNA, M. Reproductive strategies of Brazilian lizards of the genus *Tropidurus Rodrigues*, 1987 (Squamata, Tropiduridae) in the temporal and spatial. **Internacional. Journal of Morphology**, 4(29):1414-1421. 2011.

FOX, S. F.; CONDER, J. M.; SMITH, A. E. Sexual Dimorphism in the Ease of Tail Autotomy: *Uta stansburiana* with and without Previous Tail Loss. **Copeia**, 2:376-382. 1998.

FOX, S. F.; MCCOY, J. K. The effects of tail loss on survival, growth, reproduction, and sex ration of offspring in the lizard *Uta stansburiana* in the field. **Oecologia**, 122:327–34. 2000.

FROST D. R.; RODRIGUES, M. T.; GRANT, T.; TITUS, T. A. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization, Descriptive Efficiency, and Sensitivity Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 21(3):352–371, dec, 2001.

GAFFNEY, F. G.; FITZPATRICK, L. C. Energetics and Lipid Cycles in the Lizard, *Cnemidophorus tigris*. **Copeia**, 3:446-452. 1973.

GEOBRASIL. Disponível em: <http://www.geobrasil.net/ibitipoca%5Cibitipoca.htm>. Acesso: 12 de mar. de 2012a.

GOODMAN, R. M. Effects of Tail Loss on Growth and Sprint Speed of Juvenile *Eumeces fasciatus* (Scincidae). **Journal of Herpetology**, 40(1): 99–102. 2006.

HARE, K. M.; MILLER, K. A. What dives beneath: diving as a measure of performance in lizards. **Herpetologica**, 65:227-236. 2009.

HERCZEG, G.; KOVÁCS, T.; TÓTH, T.; TÖRÖK, J.; KORSÓS, Z.; MERILÄ, J. Tail loss and thermoregulation in the common lizard *Zootoca vivipara*. **Naturwissenschaften**, 91(10):485-488. 2004.

HOWARD, S. L.; Jennings, R. D.; Snell, H. M.; Harcourt, S. Intrapopulation variation in predator-avoidance performance of Galápagos lava lizards: The interaction of sexual and natural selection. **Evolutionary Ecology** 2 (4): 353-369. 1988.

HUEY, R. B.; PIANKA, E. R.; SCHOENER, T. W. Lizard Ecology: Studies of a Model Organism. **Harvard Univeristy Press**, Cambridge, 1:501. 1983.

HUGHES A.; NEW D. Tail regeneration in the gecknonid lizard, *Sphaerodactylus*. **J. Embryology Explore Morphology**, 7:281-302. 1959

IEF. Instituto Estadual de Florestas. Disponível em: <<http://www.ief.mg.gov.br>>. Acesso em: 22 de jan. de 2012.

KATS, L. B.; DILL, L. M. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. **Ecoscience**, 5:361—394. 1998:

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

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

Ao meu noivo, Tiago Cotrim, nem tenho palavras para agradecer tanto incentivo, tanto amor, tanto companheirismo.

KUHN, P. G.; GRUBER, R. M.; RÜHLI, F. Three-dimensional evaluation of structures in small bones by Micro-CT: tail fracture planes of autotomizing lizards (*Scincidae* and *Geconidae* families). **The Internet Journal of Biological Anthropology**. 2008.

LOPEZ, T. J.; HAUSELMAN, E. D.; MAXSON, L. R.; WRIGHT, J. W. Preliminary analysis of phylogenetic relationships among Galapagos Island lizards of the genus *Tropidurus*. **Amphibia-Reptilia**, 13:327-339. 1992.

LOVELY, K. R.; MAHLER, D. L.; REVELL, L. J. The rate and pattern of tail autotomy in five species of Puerto Rican anoles. **Evolutionary Ecology Research**, Massachusetts, 12:67-88. 2010.

MADERSON, P. F. A. The embryonic development of the *Squamate* integument. **Acta Zool.** 46:275-295. 1965.

MAGINNIS, T. L. Costs of regeneration and autotomy in animals: a review and framework for future research. **Behavioral Ecology** 17(5):857-872. 2006.

MARTIN, J.; SALVADOR, A. Effects of tail loss on the time-budgets, movements, and spacing patterns of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. **Herpetologica**, 53:117-125. 1997.

NAYA, D. E.; VELOSO, C.; MUÑOZ, J. L. P.; BOZINOVIC, F. Some vaguely explored (but not trivial) costs of tail autotomy in lizards. **Comparative Biochemistry and Physiology, Part A**, 146:189-193. 2007.

MEDEL, R. G.; JIMÉNEZ, J. E.; FOX, S. F.; JAKSIĆ, F. M. Experimental evidence that high population frequencies of lizard tail autotomy indicate inefficient predation. **Oikos**, 53 (3): 321-324. 1988.

NUNES, J. V.; ELISEI, T.; LOPES, J.F.S.; GOMIDES, S. C. e SOUSA, B. M. Aspectos da ecologia termal do lagarto *Tropidurus itambere* Rodrigues, 1987 (Squamata: Tropiduridae) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais (dados preliminares). In: VIII Congresso de Ecologia do Brasil, 2007, Caxambu. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**, 2007.

NUNES, J. V.; ELISEI, T. e SOUSA, B. M. Anti-predator behaviour in the Brazilian lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) on a rocky outcrop. **Herpetological Bulletin**, 120: 22-28, 2012.

PAFILIS, P.; VALAKOS, E.D. (2008). Loss of caudal autotomy during ontogeny of Balkan green lizard, *Lacerta trilineata*. **Journal of Natural History**, 42: 409–419.

PAFILIS, P.; FOUFOPOULOS, J.; POULAKAKIS, N.; LYMBERAKIS, P.; VALAKOS, E. D. Tail shedding in island lizards (Lacertidae, Reptilia): Decline of antipredator defenses in relaxed predation environments. *Evolution*, 63 (5): 1262-1278. 2009.

PAYNE, S. L. Angiogenesis during Multi-Tissue Regeneration Following Tail Loss in the Leopard Gecko (*Eublepharis macularius*). Dissertação de Mestrado em Ciências Biomédicas - The University of Guelph. 2012.

PIANKA, E. R. On lizard species diversity: North American flatland deserts. **Ecology**, 3(48):333–351. 1967.

PINTO, A. C. S. Dimorfismo sexual e comportamento sexual em *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) no Brasil Central. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasil. 1999.

QUATTRINI, D. Ricerche anatomiche e sperimentali sulla autotomia della coda delle lucertole. I. Dinamica dell' autotomia e conseguenza nel tegumento (Osservazioni nella *Lacerta sicula sicula*). **Archo. Zool. Ital.**, 37:131–170. 1952.

RAMÍREZ-BAUTISTA, A.; STEPHENSON, B. P.; HERNÁNDEZ-IBARRA, X.; HERNÁNDEZ-SALINAS, U.; CRUZ-ELIZALDE, R.; LOZANO, A., SMITH, R. Reproductive strategy of male and female eastern spiny lizards *Sceloporus spinosus* (Squamata: Phrynosomatidae) from a region of the Chihuahuan Desert, México. **Acta Herpetologica** 7(2): 239-252. 2012

RITZMAN, T. B.; STROIK, L. K.; JULIK, E.; HUTCHINS, E. D.; LASKU, E.; DENARDO, D. F.; WILSON-RAWLS, J.; RAWLS, J. A.; KUSUMI, K.; FISHER, E. R. The Gross Anatomy of the Original and Regenerated Tail in the Green Anole (*Anolis carolinensis*). **The Anatomical Records**, 295:1596–1608.

ROBINSON, J. V.; HAYWORTH, D. A.; HARVEY, M. B. The effect of caudal lamellae loss on swimming speed of the damselfly *Argia moesta* (Hagen) (Odonata, Coenagrionidae). **American Midland Naturalist**, 125:240–244. 1991.

ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G. Thermal Biology and Flight Distance of *Tropidurus oreadicus* (Sauria, Iguanidae) in an area of Amazonian Brazil. **Ethology Ecology & Evolution**, 2:263-268. 1990.

ROCHA, C. F. D.; VAN SLUYS, M.; VRCIBRADIC, D.; KIEFER, M. C.; MENEZES, V. A.; SIQUEIRA, C. C. Comportamento de termorregulação em lagartos brasileiros. **Oecologia Australis**, 13(1): 115-131. 2009.

RODELA, L. G.; TARIFA, J. R. O clima na Serra do Ibitipoca, sudeste de Minas Gerais. **GEOUSP - Espaço e Tempo**, 11:101-113. 2002.

RODRIGUES, M. T. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do Grupo *Torquatus* ao sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, 3(31):105-230. 1987.

RODRIGUES, M. T. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae), In VANZOLINI, PE. & HEYER, WR. **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution**, Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. p.413-425. 1988.

RUSSELL, A. P.; BAUER, A. M. The *m. caudifemoralis longus* and its relationship to caudal autotomy and locomotion in lizards (Reptilia: Sauria). **Journal of Zoology**, 227:127–143. 1992.

SALIMENA-PIRES, F.R. 1997. Aspectos fisionômicos e vegetacionais do Parque Estadual de Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. In: G.C. Rocha (coord.). **Anais do 1º Seminário de Pesquisa sobre o Parque Estadual de Ibitipoca**. Núcleo de Pesquisa em zoneamento Ambiental da UFJF. Juiz de Fora, p. 51-60.

SANGGAARD, K. W.; DANIELSEN, C. C.; WOGENSEN, L.; VINDING, M. S.; RYDTOFT, L. M.; MORTENSEN, M. B.; KARRING, H.; NIELSEN, C. R.; WANG, T.; THØGERSEN, I. B.; ENGHILD, J. J. (2012) Unique Structural Features Facilitate Lizard Tail Autotomy. **PLoS ONE** 7(12): e51803.

SCHARF, I.; NULMAN, E.; OVADIA, O.; BOUSKILA, A. Efficiency Evaluation of two competing foraging modes under different conditions. **The American naturalist**, 1(3):168. 2006.

SCROGGIE, M. P.; CLEMANN, N. Handling-related tail loss in an endangered skink: incidence, correlates and a possible solution. **Journal of Zoology**, 277:214-220. 2009.

SIMOU, C.; PAFILIS, P.; SKELLA, A.; KOURKOULI, A.; VALAKOS, E. D. Physiology of original and regenerated tails in aegean wall lizard (*Podarcis erhardii*) **Copeia**, 3: 504–509. 2008.

SMITH, D. G. Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the ground skink, *Scincella lateralis*. **Behavioral Ecology**, 8:622-629. 1995.

TURNER J. E.; TIPTON S. R. The role of the lizard thyroid gland in tail regeneration. **Journal of Experimental Zoology**, 178:63–85. 2005.

VAN SLUYS, M. Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Iguanidae) em uma área do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, 52:181-185. 1992.

VAN SLUYS, M. The Reproductive Cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, 27(1):28-32. 1993a.

- VAN SLUYS, M. Food Habits of the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, 27:347-351. 1993b.
- VAN SLUYS, M. Growth and Body Condition of the Saxicolous Lizard *Tropidurus itambere* in Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, 32(3):359-365. 1998.
- VAN SLUYS, M. Population dynamics of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in a seasonal habitat of southeastern Brazil. **Herpetologica**, 1(56):55-62. 2000.
- VAN SLUYS, M.; VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C.F.D. Tail loss in the syntopic lizards *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) and *Mabuya frenata* (Scincidae) in southeastern Brazil. **Stud. Neotrop. Fauna Environ**, 37:227–231. 2002.
- VANZOLINI, P.E. Miscellaneous notes on the ecology of some brazilian lizards (Sauria). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 8(26):83-115. 1972.
- VITT, L. J.; GOLDBERG, S. R. Reproductive Ecology of Two Tropical Iguanid Lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. **Copeia**, 1: 131-141. 1983
- VITT, L.J.; COOPER JR., W.E. Tail loss, tail color and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age specific differences in costs and benefits. **Canadian Journal of Zoology** 64:583-592. 1986.
- VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. Ecological observations on Cerrado Lizards in Rondônia, Brazil. **Journal of Herpetology**, 1(27)46-52. 1993.
- VITT, L. J.; CONGDON, J. D.; DICKSON, N.A. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. **Ecology**, 58:326–337. 1977.
- VITT, L. J.; CONGDON, J. D.; HULSE, A. C.; PLATZ, J. E. Territorial aggressive encounters and tail breaks in the lizard *Sceloporus magister*. **Copeia**, 1974:990-993. 1974.
- WAKE, D. B.; DRESNER, I. G. Functional morphology and evolution of tail autotomy in salamanders. **Journal of Morphology**, 122:265–306. 1967.
- WERNER, Y. L. Frequencies of regenerated tails, and structure of caudal vertebrae in Israeli desert geckos (Reptilia: Gekkonidae). Israel. **J. Zoo.** 13:134-136. 1964.
- WHITING, M. J. LAILVAUX, S. P.; REANEY, L. T.; WYMAN, M. 2003. To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). **Journal of Zoology**, 260: 123-128.

WOODLAND, W. N. F. Some observations on caudal autotomy and regeneration in the gecko (*Hemidactylus flaviviridis* Rüppel), with notes on the tail of *Sphenodon* and *Pygopus*. *Quart. J. Micr. Sci.* 65:63-100.

ZANI, P. A. Patterns of caudal-autotomy evolution in lizards. **Journal. of zoology**, London 240:201-220. 1996.

ZERBINI, G. J. Partição de recursos por duas espécies de *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) na Restinga de praia das neves. Dissertação de Mestrado -Universidade de Brasília, Brasília. 1998.