

Universidade do Estado de Mato Grosso
Campus de Nova Xavantina
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

NAIANE ARANTES SILVA



EFEITOS DA AUTOTOMIA CAUDAL NO DESEMPENHO LOCOMOTOR DE
Micrablepharus atticolus (SQUAMATA, GYMNOPTHALMIDAE)

Nova Xavantina-MT

Março de 2019



Universidade do Estado de Mato Grosso
Campus de Nova Xavantina
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação



EFEITOS DA AUTOTOMIA CAUDAL NO DESEMPENHO LOCOMOTOR DE
Micrablepharus atticolus (SQUAMATA, GYMNOPHTHALMIDAE)

NAIANE ARANTES SILVA

Dissertação para exame final de Mestrado
apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação da Universidade do Estado
de Mato Grosso, *Campus* de Nova Xavantina, para
obtenção do título de mestre.

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Nova Xavantina-MT

Março de 2019

Ficha catalográfica

**EFEITOS DA AUTOTOMIA CAUDAL NO DESEMPENHO LOCOMOTOR
DE *Micrablepharus atticolus* (SQUAMATA, GYMNOPHTHALMIDAE)**

NAIANE ARANTES SILVA

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO COMO REQUISITO PARCIAL À
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE “MESTRE”.

APROVADA EM 15 DE MARÇO DE 2019, PELA BANCA EXAMINADORA:

GUARINO RINALDI COLLI
UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA (UNB)
ORIENTADOR

EDDIE LENZA DE OLIVEIRA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO (UNEMAT)
MEMBRO TITULAR

RICARDO RODRIGUES DA SILVA FILHO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE (UFRN)
MEMBRO TITULAR

BEM HUR MARIMON JUNIOR
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO (UNEMAT)
MEMBRO SUPLENTE

“O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)”

“This study was financed in party by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)”

AGRADECIMENTOS

Agradecer e reconhecer a própria dependência e ver a necessidade de viver em grupo, pois sem amigos e parceiros nada se faz, nem ciência!

Primeiramente quero agradecer à CAPES pela bolsa de estudo que me permitiu desenvolver este projeto e assim torna-lo público.

Minha eterna gratidão ao meu orientador professor Guarino Rinaldi Colli, que me ensinou inúmeras estratégias e a compreender coisa das quais não pensava ser capaz. Muito obrigada pela paciência, pelos puxões de orelha (que não foram poucos), pelas constantes arguições sobre meu trabalho, por me fazer pensar sobre o que o que é “fazer ciência” e toda responsabilidade disso, por me acalmar nos momentos de desespero e me fazer enxergar minha capacidade. Sem sua contribuição não seria possível.

Meus colegas de laboratório, que no fim se tornaram grandes amigos (Leandro Godinho, Júlio Miguel Alvarenga, Bruno Araújo e Hosmano Batista) vocês são incríveis, sempre ao meu lado nos experimentos e aguentando as crises de ansiedade e “chiliques”. Vocês foram essenciais para o desenvolvimento desse trabalho, o crédito também é de cada um de vocês.

Muito obrigada especial ao Leandro Godinho que em todos os momentos, em todas as minhas dúvidas com as análises estatísticas, organização de pensamentos e até na edição das imagens, sempre esteve lá para me ajudar, me ensinar e tirar minhas dúvidas, as vezes até deixando de fazer as coisas dele próprio, sempre disposto a ajudar. Muito obrigada de coração, se não fosse você eu teria surtado umas mil vezes (risos).

Quero agradecer também a toda a equipe do Laboratório de Mamíferos (local onde está instalada a equipe de herpetofauna), à professora Elaine Dultra, por nos ceder o espaço para pesquisa. Ao Jonas e à Geruza que passaram um ano conosco, foi muito bom conhecer e estar com vocês, muito obrigada por me ajudarem a manter a sanidade mental e a animação para os fins de semana.

Aos meus pais, Ediney Batista e Clemilda Arantes, muito obrigada por estarem sempre ao meu lado, por me aguentarem nos momentos de desespero, por me fazerem ver que não era o fim e que mesmo que fossem vocês sempre estariam comigo. O crédito e o título são para vocês e por vocês; se hoje sou mestre foi porque vocês sonharam com isso, eu apenas executei.

À minha amiga Karine Peixoto, que sempre foi minha inspiração acadêmica; você me fez ver que vale a pena e que é possível chegar ao fim e obter sucesso.

Aos meus amigos, Karla Monique, Raiane Beu, Julio Miguel e esposa (Naiara), Leandro Godinho, Geruza Melo, Jonas Sponchiado, Hosmano Batista, ..., por se tirarem de casa ou que vieram a ela, por todas as cervejas que tomamos no bar, em casa, nas cachoeiras, por toda ajuda profissional, pessoal, emocional, pelos concelhos. Obrigado por sempre estarem comigo, em todos os momentos. Ao Fabricius e à Marina que sempre me aconselharam e mostram uma saída alternativa para os problemas aparentemente sem solução. Ao meu meio namorado (Silvio Gonçalves Longhi), por sempre estar comigo, até quando eu estava completamente insuportável, por me apoiar e sempre me fazer pensar nas piores possibilidades.

Gratidão eterna a todos que contribuíram de forma direta e indireta nesse projeto ou na vida de quem o desenvolveu, sem vocês a autora não teria defendido.

SUMÁRIO

Abstract	1
Resumo	2
1. Introdução	3
2. Material e Métodos	6
2.1. Área de Estudo	6
2.2. Coleta de Dados	7
2.3. Desempenho Locomotor	8
2.4. Análises de Dados	9
3. Resultados	10
4. Discussão	11
5. Conclusão	14
6. Referências Bibliográficas	14
Tabelas	24
Figuras e Legendas	25

ABSTRACT

Caudal autotomy is a drastic defense strategy used by most reptiles, especially lizards, for immediate escape from a predatory attack. However, this voluntary detachment of the tail may also entail substantial costs to individuals, such as energy imbalance, slow growth, decreased jumping performance and locomotor performance. We investigated the effects of caudal autotomy on the locomotor performance of the lizard *Micrablepharus atticolus*, taking into account sex, body temperature, reproductive condition, and ontogeny, through generalized additive mixed models (GAMM). Pregnant females have lower performance than non-pregnant males and females due to increased egg mass and physiological changes occurring during pregnancy. Body mass had a positive effect on locomotor performance, due to the greater energy reserve, and locomotor performance varied with temperature, since ectothermic organisms have locomotion directly affected by thermal oscillations. Locomotor performance was higher in autotomized individuals, including pregnant females. This can be attributed to the characteristics of the tail and to the type of locomotion of the species, since a long and thin tail tends to increase the friction with substrate and to diminish the locomotion speed of species dependent of quadrupedal locomotion, and considering conspicuous coloration and occurrence in open environments, this increase in performance may also be a response to the loss of the defensive system. We conclude that locomotor performance is positively affected by caudal autotomy and is also subject to reproductive condition, body mass and body temperature.

RESUMO

A autotomia caudal é uma drástica estratégia de defesa utilizada pela maioria dos répteis, em especial os lagartos, para escape imediato de um ataque predatório. Porém, esse desprendimento voluntário da cauda pode também implicar também em custos substanciais para os indivíduos, tais como, desbalanceamento energético, crescimento lento, diminuição da performance de saltos e desempenho locomotor. Nós investigamos os efeitos da autotomia caudal sobre o desempenho locomotor do lagarto *Micrablepharus atticolus*, levando em consideração o sexo, a temperatura corporal e a condição reprodutiva tamanho e temperatura corporal e ontogenia, através de modelos mistos aditivos generalizados (GAMM). Fêmeas grávidas possuem menor desempenho que machos e fêmeas não grávidas devido ao aumento de massa decorrente dos ovos e mudanças fisiológicas que ocorrentes na gestação. A massa corporal teve um efeito positivo sobre o desempenho locomotor devido a maior reserva energética, desempenho locomotor variou conforme a temperatura, pois organismos ectotérmicos têm locomoção diretamente afetada pelas oscilações térmicas. Vimos que o desempenho locomotor foi melhor em indivíduos autotomizados, incluindo fêmeas grávidas. O que pode ser atribuído as características da cauda e ao tipo de locomoção da espécie, pois, uma cauda longa e fina tende a aumentar o atrito com substrato e diminuir a velocidade locomotora de espécies dependentes da locomoção quadrupede, e considerando a coloração conspícua e a ocorrência em ambientes abertos, esse aumento do desempenho pode também ser uma resposta a perda do sistema defensivo. Concluimos que o desempenho locomotor é afetado positivamente pela autotomia caudal e também está sujeito as condições reprodutivas do indivíduo, a massa e a temperatura corporal.

INTRODUÇÃO

Ao longo do processo evolutivo, uma “corrida armamentista” permitiu o desenvolvimento de técnicas variadas de captura de presas e de escape de predadores (Dawkins and Krebs 1979). A autotomia, ou auto-amputação de uma parte do corpo, é uma das mais drásticas adaptações para evitar a predação. A autotomia caudal é uma característica dos répteis desde o Permiano e que persiste até os dias de hoje em Squamata (LeBlanc et al. 2018). Ela está presente em algumas espécies de serpentes, salamandras e na maioria das espécies de lagartos (Downes and Shine 1999), permitindo que a presa escape enquanto o predador é distraído pela parte abandonada da cauda (Arnold 1988). O desprendimento da cauda pode ocorrer de forma intervertebral, onde o desprendimento acontece entre as vértebras e na maioria dos casos não permite que a cauda se regenere, e também através de planos de fratura intravertebrais, a forma de autotomia mais antiga e mais comum até os dias de hoje, onde a ruptura da cauda se dá por meio de planos de fratura pré-estabelecidos, permitindo que cresça uma nova cauda, sustentada por um tubo de cartilagem calcificada (Arnold 1984, Boozalis et al. 2012, Higham et al. 2013).

Apesar do benefício de evitar a predação, a autotomia também envolve custos que podem influenciar diretamente a sobrevivência do indivíduo. Mesmo quando recursos são limitantes, a regeneração da cauda é uma prioridade, que provavelmente está associada à sobrevivência e ao sucesso reprodutivo em longo prazo (Maginnis 2006, Lynn et al. 2013). Dessa forma, a alocação de energia para a produção de uma nova cauda pode afetar negativamente o balanço energético (Lynn et al. 2013), a imunidade (Kuo et al. 2013), a taxa de crescimento (Iraeta et al. 2012), o *status* social (Salvador and Veiga 2005, Anderson et al. 2012) e o sucesso reprodutivo (Lu et al. 2012). A autotomia resulta na perda temporária de um importante mecanismo para evitar a predação; portanto, indivíduos autotomizados podem alterar seus padrões de atividade e de uso do espaço, bem como horários e frequências de

forrageio para minimizar a exposição a predadores (Cooper Jr and Smith 2009, Cromie and Chapple 2012).

Além de afetar o comportamento dos indivíduos, a autotomia da cauda afeta o desempenho locomotor de algumas espécies. A cauda funciona como um contrapeso, equilibrando a cabeça e o corpo durante a corrida, e sua ausência resulta na transferência de peso para os membros anteriores, dificultando a locomoção (Arnold 1988). Em algumas espécies, a cauda também funciona como amortecedor inercial dos movimentos da cintura pélvica e sua perda resulta na oscilação desordenada dos membros posteriores durante a corrida (Arnold 1984), bem como na redução da estabilidade e do desempenho de saltos (Gillis et al. 2009). De maneira geral, a autotomia resulta na diminuição do desempenho locomotor (Anderson et al. 2012); porém, em alguns casos, pode não interferir (Huey et al. 1990, McElroy and Bergmann 2013) ou mesmo até aumentar o desempenho locomotor de algumas espécies (Daniels 1983). Esses resultados opostos podem resultar de diferenças na intensidade de predação ao longo da ontogenia, no hábito de vida das espécies e entre os sexos. Por exemplo, em espécies sexualmente dimórficas onde machos possuem coloração conspicua, o seu desempenho locomotor é pouco afetado pela autotomia, pois são mais facilmente vistos por possíveis predadores e por concorrentes de parceiros ou territórios (Anderson et al. 2012). Ainda, podem existir diferenças entre e dentro de linhagens evolutivas (McElroy and Bergmann 2013) associadas às diferentes formas e funções da cauda, como exibições sexuais, distração de predadores, defesa, equilíbrio, armazenamento de gordura, estabilização e órgão auxiliar na escalada (Vitt et al. 1977).

O lagarto *Micrablepharus atticolus* Rodrigues, 1996 (Squamata, Gymnophthalmidae) (Fig.1) é endêmico do Cerrado e amplamente distribuído nesse bioma (Colli et al. 2002, Santos et al. 2014). Indivíduos dessa espécie são semifossoriais e vivem em meio ao folhice de áreas de campos e savanas (Vitt 1991, Vitt and Caldwell 1993, Vieira et al. 2000,

Gainsbury and Colli 2003). Possuem o tronco alongado com membros reduzidos e se deslocam rapidamente, tanto em meio à serapilheira, quanto sobre ela e o solo, pois podem alternar entre a locomoção serpentina por ondulação lateral do eixo vertebral e a locomoção quadrúpede, conforme o ambiente onde se encontram (Renous et al. 1998, 1999). A atividade reprodutiva é concentrada na estação seca e as populações passam por uma substituição anual quase que completa (Sousa et al. 2015). *Micrablepharus atticolus* possui uma cauda azul brilhante que, em ambientes abertos, contribui para desviar a atenção de predadores visualmente orientados para uma parte não-vital do corpo no momento de um ataque, o que pode estar associado a maiores taxas de autotomia em ambientes mais abertos (Sousa et al. 2016). A autotomia nessa espécie é intravertebral e o processo de cicatrização e regeneração caudal se inicia logo após a perda da cauda.

A perda da cauda em *Micrablepharus atticolus* não afeta a condição corporal, sugerindo que os custos energéticos da autotomia são baixos ou que os indivíduos compensam a perda da cauda com o aumento da taxa de forrageamento (Sousa et al. 2016). Consequentemente, é possível que a autotomia tampouco afete o desempenho locomotor, pois indivíduos com menores reservas energéticas tendem a ter um menor desempenho (Gillis and Higham 2016). No entanto, por ser uma espécie semifossorial, a locomoção serpentina por ondulação lateral pode ser comprometida após a perda da cauda. O desempenho locomotor é um importante determinante da aptidão, pois sua redução pode comprometer a sobrevivência e o sucesso reprodutivo (Christian and Tracy 1981, Jayne and Bennett 1990), forrageamento (Greenwald 1974, Webb 1984) e dominância social (Garland et al. 1990). Uma vez que o ambiente afeta as taxas de autotomia em *M. atticolus*, mas essas não afetam a sobrevivência (Sousa et al. 2016), estudar o efeito da autotomia sobre o desempenho locomotor pode contribuir para o entendimento de possíveis mecanismos compensatórios. Aqui, nós investigamos os efeitos da autotomia caudal sobre o desempenho

locomotor de *M. atticolus*, considerando os possíveis efeitos do sexo, da temperatura corporal e da ontogenia, uma vez que (1) o desempenho locomotor é frequentemente menor em fêmeas, especialmente as grávidas, pelo efeito da carga adicional representada pela ninhada (Chapple and Swain 2002, Dayananda et al. 2017), (2) existe alometria positiva entre tamanho corporal e desempenho locomotor (Garland 1983), e (3) a temperatura afeta o desempenho locomotor em organismos ectotérmicos (Huey and Kingsolver 1989). Assim, temos como hipótese que os efeitos da autotomia caudal sobre o desempenho locomotor são proporcionais ao tamanho da porção perdida da cauda (Lin and Ji 2005).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Nós amostramos os lagartos no Parque do Bacaba, município de Nova Xavantina, Mato Grosso (14° 41' 09" S e 52° 20' 09" W). O parque possui uma área de 500 ha, (Fig. 2). A vegetação local apresenta formações florestais e savânicas, incluindo cerrado *sensu stricto*, cerrado rupestre, mata de galeria e cerradão (Marimon-Junior and Haridasan 2005). O clima da região é do tipo Aw, de acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al. 2013), com períodos de seca e chuva bem definidos, sendo período quente e chuvoso (Outubro a Março) e um período frio e seco (Abril a Setembro), a precipitação média anual em torno de 1600 mm e temperatura média em torno de 25°C (Marimon-Junior and Haridasan 2005). A altitude do sítio de estudo varia de 250 a 300 m (Marimon-Junior and Haridasan 2005).

2.2. Coleta de lagartos

A amostragem de lagartos teve início em 2015, com auxílio de 25 armadilhas de interceptação-e-queda. Cada armadilha consistiu de quatro baldes de 35 l, enterrados no chão, dispostos em forma de “Y” com um no centro e três nas pontas, interconectados por três

chapas galvanizadas de 6 m de comprimento (distância entre os baldes) que funcionaram como cercas-guia (Fig. 3). As armadilhas foram distribuídas a cada 30 m (a partir do centro da armadilha), ao longo de uma transeção linear de 750 m entre cerrado *sensu stricto* e cerradão (Fig. 2). As armadilhas foram abertas mensalmente de forma aleatória, e permanecem abertas durante sete dias e vistoriadas no período da manhã.

Logo após a captura, foram registradas as seguintes medidas para cada lagarto: massa corporal, através de dinamômetro de mola Pesola® com precisão de 0,1 g; comprimento rostro-cloacal, comprimento total da cauda e comprimento da porção não-autotomizada da cauda através de régua metálica com precisão de 1 mm; e sexo, sempre que possível, através da presença de folículos vitelogênicos ou ovos em fêmeas grávidas e da extrusão dos hemipênis em machos (Fig. 4A). Depois de serem medidos, foram levados ao laboratório para coleta de dados ecofisiológicos, marcados de forma permanente (corte das falanges) e liberados próximo do local de captura. A marcação permanente, feito através do corte de falanges é amplamente utilizada em estudos ecológicos com lagartos e não afeta o desempenho locomotor, nível de estresse ou sobrevivência (Borges-Landaez and Shine 2003, Jones and Bell 2010, Hoehn et al. 2015). Não mais do que duas falanges foram cortadas por membro.

2.3. Desempenho locomotor

Nós registramos o desempenho locomotor em uma pista de madeira (300 cm x 30 cm x 40 cm) onde cada lagarto foi induzido a correr o mais rápido possível por estimulação manual, simulando uma perseguição predatória, para verificar a velocidade máxima atingida no percurso de 1 m. As corridas foram feitas em três diferentes temperaturas—quente (30-32 C), ambiente (25-27 C) e fria (19-20 C)—com 5 C de diferença entre elas a cada experimento, tendo a temperatura ambiente como parâmetro para não atingir o limite térmico

da espécie. Cada indivíduo correu duas vezes em cada temperatura, totalizando seis corridas. As medidas de temperatura foram tomadas imediatamente antes da corrida com um termômetro cloacal de leitura rápida, com precisão de 0,2 C. As corridas foram filmadas em 420 fps, com uma câmera digital Casio HS EX-FH25, montada em um tripé a 1,5 m de altura no centro da pista (Figs. 4C-D). Os vídeos foram analisados com o programa Tracker 4.80, de onde obtivemos a velocidade máxima de corrida.

As temperaturas críticas mínima e máxima foram coletadas com um termômetro cloacal de leitura rápida com precisão de 0,2 C. A temperatura crítica mínima foi considerada aquela onde os lagartos, colocados em uma caixa com gelo, perderam capacidade de retornar à posição prona quando virados em decúbito dorsal (sem levar o animal à morte). A temperatura crítica máxima foi aquela onde os lagartos, aquecidos com auxílio de lâmpada incandescente, perderam capacidade de retornar à posição prona quando virados em decúbito dorsal (sem levar o animal à morte).

Para testar os efeitos da autotomia caudal sobre o desempenho locomotor, consideramos também o comprimento da porção regenerada da cauda e a presença/ausência de autotomia.

2.4. Análise de dados

Para determinar o efeito da autotomia caudal sobre o desempenho locomotor nós construímos modelos aditivos mistos generalizados – GAMM (Wood 2017) com o pacote MGCV (Wood 2011) em ambiente R (R Core Team 2018). Nesses modelos, utilizamos como variável resposta a velocidade máxima de corrida (maior valor de velocidade de corrida para cada temperatura); o indivíduo, como fator aleatório; e o sexo, massa, o comprimento rostro-cloacal, o comprimento total da cauda, o comprimento da porção regenerada da cauda, temperatura corporal, presença/ausência de autotomia e gravidez como fatores fixos. Nós

utilizamos GAMMs para gerar curvas de desempenho e avaliar a influência dos preditores na forma e localização das curvas, por permitirem respostas não-lineares e serem flexíveis devido às funções de suavização não paramétrica usadas em seções dos dados (Wood 2006).

Para determinar a importância dos preditores, construímos um modelo nulo menos complexo, composto apenas pela variável resposta e pela interseção, sem efeito dos preditores. Em seguida, procedemos à seleção automática de modelos (*backward*) baseada no Critério de Informação de Akaike (AIC_c), com o pacote MuMIn (Bartón 2018). Verificamos também significância do teste da verossimilhança, para verificar se um dado modelo foi significativamente afetado pela retirada de um determinado preditor.

3. RESULTADOS

Coletamos dados de 69 indivíduos; porém, devido à impossibilidade de determinação do sexo, removemos cinco indivíduos jovens das análises. Com isso, utilizamos 22 fêmeas (8 grávidas e autotomizadas, 3 grávidas e com cauda inteira, 7 não-grávidas e autotomizadas, 4 não-grávidas e com cauda inteira) e 42 machos (30 autotomizados, 12 com a cauda inteira), totalizando 64 indivíduos.

A seleção de modelos indicou que gravidez, temperatura, massa corporal e autotomia foram os preditores mais importantes do desempenho locomotor (Tabela 1). O comprimento rostro-cloacal, o comprimento total da cauda, o comprimento da porção regenerada da cauda e o sexo não influenciaram o desempenho locomotor. O desempenho locomotor apresentou um máximo em torno de uma temperatura intermediária, diminuindo abruptamente em direção às temperaturas críticas (Fig. 1). O desempenho locomotor foi maior em indivíduos autotomizados, em fêmeas não-grávidas e em indivíduos com maior massa corporal (Fig. 1).

4. DISCUSSÃO

Observamos que o desempenho locomotor de *M. atticolus* aumentou proporcionalmente com o aumento da massa corporal, ou seja, lagartos maiores atingem maiores velocidades (Jones and Lindstedt 1993, Clemente et al. 2012). Essa relação é comumente observada em espécies de locomoção quadrúpede e se deve ao aumento do comprimento dos membros com o aumento da massa (tamanho) corporal (Schmidt-Nielsen 1972, Heglund et al. 1974, Garland et al. 1990, Van Damme and Vanhooydonck 2001). Quanto maior o comprimento dos membros, maior a largura do passo e, por conseguinte, maior a velocidade.

O desempenho locomotor de *Micrablepharus atticolus* variou de acordo com a temperatura corporal, conforme esperado em organismos ectotérmicos (Hertz et al. 1982). Nessas espécies, existe uma temperatura ótima onde o desempenho é máximo e ele tende a diminuir à medida em que a temperatura corporal se afasta do valor ótimo (Dawson 1975, Pinch 2009, Valdecantos et al. 2013). Isso pode causar restrição do nicho térmico, limitando a manutenção das atividades, tais como alimentação, reprodução e demarcação de território em determinadas horas do dia, o que pode colocar em risco a sobrevivência da população (Sinervo et al. 2010).

O desempenho locomotor é afetado de alguma forma em algum momento da vida do indivíduo, seja por uma condição morfológica, ambiental ou fisiológica. Em algumas espécies, fêmeas tendem a ser mais lentas que os machos (Cooper Jr et al. 2009) e isso pode estar ligado ao comportamento, coloração do corpo (Anderson et al. 2012), comprimento e/ou massa corporal (Van Damme and Vanhooydonck 2001), principalmente quando existe dimorfismo sexual. Verificamos que as fêmeas grávidas de *M. atticolus* tem o desempenho locomotor afetado negativamente, e isso se repete para a maioria das espécies de lagartos (Shine 1980, Seigel et al. 1987, Van Damme et al. 1989, Shine 2003b, Cooper Jr et al. 2009), pois fêmeas grávidas tendem a minuir a velocidade e aumentar o tempo de percurso. Esse

decréscimo ocorre devido o adicional da carga física da ninhada, tornando o corpo mais largo e pesado (Shine 2003a), e também pelas as mudanças fisiológicas ligadas a reprodução (Olsson et al. 2001), como, diminuição da força muscular, capacidade metabólica reduzida (Bauwens and Thoen 1981) e alocação de energia (Itonaga et al. 2012), para garantir um bom desenvolvimento embrionário, e esse efeito negativo pode permanecer por um dado período após a postura dos ovos (Sinervo et al. 1991, Olsson et al. 2001). Por se tornarem mais lentas, fêmeas grávidas acabam se tornando mais suscetíveis a predação e isso pode promover uma série de mudanças comportamentais durante a gestação.

A autotomia caudal de um modo geral afeta negativamente o desempenho locomotor de lagartos (Goodman 2006, Anderson et al. 2012, Cromie and Chapple 2012). Isso é comum em espécies de caudas robustas, com grandes reservas lipídicas, e em autotomias proximais, o que sugere um efeito maior perda energética (Vitt 1983, Vitt and Cooper 1986). Nós verificamos que indivíduos de *Micrablepharus atticolus* com caudas autotomizadas possuem maior desempenho locomotor que indivíduos com caudas inteiras, à semelhança de outras espécies já estudadas (Daniels 1983, Huey et al. 1990, Brown et al. 1995, Chapple and Swain 2002, McElroy and Bergmann 2013). Uma vez que a autotomia caudal não afeta a condição corporal de *M. atticolus* (Sousa et al. 2016), as reservas energéticas aparentemente não são significativamente reduzidas. Os efeitos da autotomia caudal devem ser entendidos à luz da forma e função da cauda, bem como do hábito de vida e forma de locomoção da espécie (Arnold 1988, Renous et al. 1998, 1999, Lin and Ji 2005, Higham et al. 2013, McElroy and Bergmann 2013, Jagnandan et al. 2014).

O desempenho locomotor de fêmeas grávidas cuja cauda não foi autotomizada foi significativamente menor em relação àquelas com caudas autotomizadas, assim como já registrado por (2009). Isso mostra que, apesar do desempenho locomotor variar com o estado reprodutivo, o efeito da autotomia sobre o desempenho locomotor é o mesmo.

O maior desempenho locomotor dos indivíduos autotomizados pode estar relacionado ao hábito de vida e morfologia corporal da espécie estudada. *Micrablepharus atticolus* é uma espécie semifossorial, com corpo alongado e membros reduzidos (Rodrigues 1996). Quando se encontram no meio da serapilheira, lagartos de corpo alongado (e.g., Anguidae, Gymnophthalmidae) utilizam principalmente a locomoção por ondulação lateral através da movimentação axial do corpo (Gans 1986, Gans et al. 1992). Porém, quando sobre superfícies planas desprovidas de pontos de apoio laterais, a locomoção por ondulação lateral não é eficiente e a locomoção quadrúpede prevalece (Renous et al. 1999). Nessas circunstâncias, uma cauda longa pode reduzir o desempenho locomotor devido ao seu peso ou ao atrito quando é arrastada pelo substrato (Daniels 1983, Garland 1985).

As taxas de autotomia caudal e predação em *Micrablepharus atticolus* são maiores em ambientes abertos (Sousa et al. 2016), provavelmente porque os indivíduos são mais expostos a predadores visualmente orientados (Fleming et al. 2013). Assim, o aumento do desempenho locomotor em animais com caudas autotomizadas pode ser uma forma de compensar a perda de um eficiente mecanismo de defesa contra predadores (Daniels 1983, Brown et al. 1995). Ainda assim, a autotomia caudal também pode implicar em uma série de mudanças comportamentais, como diminuição da área e aumento das horas de forrageio, com preferência por locais próximos a esconderijos fáceis, para evitar possíveis encontros com predadores (Ortega et al. 2014, Domínguez-López et al. 2015).

5. CONCLUSÃO

O desempenho locomotor do lagarto *M. atticolus* é influenciado pela massa corporal, temperatura e gravidez, condições fisiológicas e morfológicas que afetam a aptidão do indivíduo. O desempenho locomotor é maior em animais com caudas autotomizadas, devido

ao predomínio da locomoção quadrúpede em superfícies planas. A consideração do tipo de substrato é fundamental em estudos experimentais sobre o desempenho locomotor.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (NORMAS DE ACORDO COM REVISTA ECOLOGY)

- Alvares, C. A., J. L. Stape, P. C. Sentelhas, J. L. D. Goncalves, and G. Sparovek. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**:711-728.
- Anderson, M. L., C. N. Cavalieri, F. Rodríguez-Romero, and S. F. Fox. 2012. The differential effect of tail autotomy on sprint performance between the sexes in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Herpetology* **46**:648-652.
- Arnold, E. N. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* **18**:127-169.
- Arnold, E. N. 1988. Caudal autotomy as a defense. *in* C. Gans and R. B. Huey, editors. *Biology of the Reptilia. Ecology B: Defense and Life History*, New York.
- Bartón, K. 2018. MuMIn: Multi-Model Inference.
- Bauwens, D., and C. Thoen. 1981. Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*.
- Boozalis, T. S., L. T. LaSalle, and J. R. Davis. 2012. Morphological and biochemical analyses of original and regenerated lizard tails reveal variation in protein and lipid composition. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology* **161**:77-82.
- Borges-Landaez, P. A., and R. Shine. 2003. Influence of toe-clipping on running speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian scincid lizard. *Journal of Herpetology* **37**:592-595.
- Brown, R. M., D. H. Taylor, and D. H. Gist. 1995. Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Herpetology* **29**:98-105.

- Chapple, D. G., and R. Swain. 2002. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology* **16**:817-825.
- Christian, K. A., and C. R. Tracy. 1981. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. *Oecologia* **49**:218-223.
- Clemente, C. J., P. C. Withers, and G. Thompson. 2012. Optimal body size with respect to maximal speed for the yellow-spotted monitor lizard (*Varanus panoptes*; Varanidae). *Physiological and Biochemical Zoology*: PBZ **85**:265-273.
- Colli, G. R., R. P. Bastos, and A. F. B. Araujo. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. Pages 223-241 in P. S. Oliveira and R. J. Marquis, editors. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savannah*. Columbia University Press, New York.
- Cooper Jr, W. E., and C. S. Smith. 2009. Costs and economy of autotomy for tail movement and running speed in the skink *Trachylepis maculilabris*. *Canadian Journal of Zoology* **87**:400-406.
- Cooper Jr, W. E., D. S. Wilson, and G. R. Smith. 2009. Sex, reproductive status, and cost of tail autotomy via decreased running speed in lizards. *Ethology: International Journal of Behavioural Biology* **115**:7-13.
- Cromie, G. L., and D. G. Chapple. 2012. Impact of tail loss on the behaviour and locomotor performance of two sympatric *Lampropholis* skink species. *PLoS One* **7**:34732.
- Daniels, C. B. 1983. Running: an escape strategy enhanced by autotomy. *Herpetologica* **39**:162-165.
- Dawkins, R., and J. R. Krebs. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **205**:489-511.

- Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. Pages 443-473 in D. M. Gates and R. B. Schmerl, editors. Perspectives of Biophysical Ecology. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Dayananda, B., N. Ibarquengoytia, M. J. Whiting, and J. K. Webb. 2017. Effects of pregnancy on body temperature and locomotor performance of velvet geckos. Journal of Thermal Biology **65**:64-68.
- Domínguez-López, M. E., Á. M. Ortega-león, and G. J. Zamora-abrego. 2015. Tail autotomy effects on the escape behavior of the lizard *Gonatodes albogularis* (Squamata: Sphaerodactylidae), from Córdoba, Colombia. Revista Chilena de Historia Natural **88**.
- Downes, S. J., and R. Shine. 1999. Do incubation-induced changes in a lizard's phenotype influence its vulnerability to predators? Oecologia **120**:9-18.
- Fleming, P. A., L. E. Valentine, and P. W. Bateman. 2013. Telling tails: selective pressures acting on investment in lizard tails. Physiological and Biochemical Zoology: PBZ **86**:645-658.
- Gainsbury, A. M., and G. R. Colli. 2003. Lizard assemblages from natural Cerrado enclaves in southwestern Amazonia: The role of stochastic extinctions and isolation. Biotropica **35**:503-519.
- Gans, C. 1986. Locomotion of limbless vertebrates: Pattern and evolution. Herpetologica **42**:33-46.
- Gans, C., W. K. Morgan, and E. S. Allen. 1992. Surface locomotion of the elongate and limbless lizard *Anniella pulchra* (Anguidae). Herpetologica **48**:246-262.
- Garland, J. T. 1983. The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals. Journal of Zoology: Proceedings of the Zoological Society of London **199**:157-170.

- Garland, J. T. 1985. Ontogenetic and individual variation in size, shape and speed in the Australian agamid lizard *Amphibolurus nuchalis*. *Journal of Zoology: Proceedings of the Zoological Society of London* **207**:425-439.
- Garland, T., E. Hankins, and R. B. Huey. 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology* **4**:243-250.
- Gillis, G., and T. E. Higham. 2016. Consequences of lost endings: caudal autotomy as a lens for focusing attention on tail function during locomotion. *Journal of Experimental Biology* **219**:2416-2422.
- Gillis, G. B., L. A. Bonvini, and D. J. Irschick. 2009. Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology* **212**:604-609.
- Goodman, R. M. 2006. Effects of tail loss on growth and sprint speed of juvenile *Eumeces fasciatus* (Scincidae). *Journal of Herpetology* **40**:99-102.
- Greenwald, O. E. 1974. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. *Copeia* **1974**:141-148.
- Heglund, N. C., C. R. Taylor, and T. A. McMahon. 1974. Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science* **186**:1112-1113.
- Hertz, P. E., R. B. Huey, and E. Nevo. 1982. Fight versus flight: Body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour* **30**:676-679.
- Higham, T. E., A. P. Russell, and P. A. Zani. 2013. Integrative biology of tail autotomy in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ* **86**:603-610.
- Hoehn, M., K. Henle, and B. Gruber. 2015. The effect of toe-clipping on the survival of gecko and skink species. *Herpetological Conservation and Biology* **10**:242-254.

- Huey, R. B., A. E. Dunham, O. K. L., and R. A. Newman. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriam*. *Physiological Zoology* **63**:845-872.
- Huey, R. B., and J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in ecology and evolution* **4**:131-135.
- Iraeta, P., A. Salvador, and J. A. Díaz. 2012. Effects of caudal autotomy on postnatal growth rates of hatchling *Psammotromus algirus*. *Journal of Herpetology* **46**:342-345.
- Itonaga, K., S. M. Jones, and E. Wapstra. 2012. Do gravid females become selfish? Female allocation of energy during gestation. *Physiological and Biochemical Zoology* **85**:231-242.
- Jagnandan, K., A. P. Russell, and T. E. Higham. 2014. Tail autotomy and subsequent regeneration alter the mechanics of locomotion in lizards. *Journal of Experimental Biology* **217**:3891-3897.
- Jayne, B. C., and A. F. Bennett. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* **44**:1204-1229.
- Jones, C., and T. Bell. 2010. Relative effects of toe-clipping and pen-marking on short-term recapture probability of McCann's skinks (*Oligosoma maccanni*). *Herpetological Journal* **20**:237-241.
- Jones, J. H., and S. L. Lindstedt. 1993. Limits to maximal performance. *Annu Rev Physiol* **55**:547-569.
- Kuo, C. C., C. J. Yao, T. E. Lin, H. C. Liu, Y. C. Hsu, M. K. Hsieh, and W. S. Huang. 2013. Tail loss compromises immunity in the many-lined skink, *Eutropis multifasciata*. *Naturwissenschaften* **100**:379-384.

- LeBlanc, A. R. H., M. J. MacDougall, Y. Haridy, D. Scott, and R. R. Reisz. 2018. Caudal autotomy as anti-predatory behaviour in Palaeozoic reptiles. *Scientific Reports* **8**:3328.
- Lin, Z. H., and X. Ji. 2005. Partial tail loss has no severe effects on energy stores and locomotor performance in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* **175**:567-573.
- Lu, H., J. Gao, X. Ma, Z. Lin, and X. Ji. 2012. Tail loss affects fecundity but not offspring traits in the Chinese skink *Eumeces chinensis*. *Current Zoology* **58** 228-235.
- Lynn, S. E., B. P. Borkovic, and A. P. Russell. 2013. Relative apportioning of resources to the body and regenerating tail in juvenile leopard geckos (*Eublepharis macularius*) maintained on different dietary rations. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ* **86**:659-668.
- Maginnis, T. L. 2006. The costs of autotomy and regeneration in animals: a review and framework for future research. *Behavioral Ecology* **17**:857-872.
- Marimon-Junior, B. H., and M. Haridasan. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **19**:913-926.
- McElroy, E. J., and P. J. Bergmann. 2013. Tail autotomy, tail size, and locomotor performance in lizards. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ* **86**:669-679.
- Olsson, Shine, and O. Bak. 2001. Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *Journal of Evolutionary Biology* **13**:263-268.

- Ortega, J., P. López, and J. Martín. 2014. Conspicuous blue tails, dorsal pattern morphs and escape behaviour in hatchling Iberian wall lizards (*Podarcis hispanicus*). *Biological Journal of the Linnean Society* **113**:1094-1106.
- Pinch, F., C. . 2009. Effects of temperature and slope on the sprint speed and stamina of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology* **37**:671-679.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Renous, S., E. Hofling, and J. P. Gasc. 1998. Respective role of the axial and appendicular systems in relation to the transition to limblessness. *Acta Biotheoretica* **46**:141-156.
- Renous, S., E. Hofling, and J. P. Gasc. 1999. On the rhythmical coupling of the axial and appendicular systems in small terrestrial lizards (Sauria: Gymnophthalmidae). *Zoology-Analysis of Complex Systems* **102**:31-49.
- Rodrigues, M. 1996. A new species of lizard, genus *Micrablepharus* (Squamata: Gymnophthalmidae), from Brazil. *Herpetologica* **52**:535-541.
- Salvador, A., and J. Veiga, P. 2005. Activity, tail loss, growth and survivorship of male *Psammodromus algirus*. *Amphibia-Reptilia* **26**:583-585.
- Santos, M. G., C. Nogueira, L. G. Giugliano, and G. R. Colli. 2014. Landscape evolution and phylogeography of *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae), an endemic lizard of the Brazilian Cerrado. *Journal of Biogeography* **41**:1506-1519.
- Schmidt-Nielsen, K. 1972. Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. *Science* **177**:222.
- Seigel, R. A., M. M. Huggins, and N. B. Ford. 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia* **73**:481-485.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* **46**:92-100.

- Shine, R. 2003a. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia* **136**:450-456.
- Shine, R. 2003b. Locomotor speeds of gravid lizards: Placing 'costs of reproduction' within an ecological context. *Functional Ecology* **17**:526-533.
- Sinervo, B., R. Hedges, and S. C. Adolph. 1991. Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus Occidentalis*: Variation among populations. *Journal of Experimental Biology* **155**:323-336.
- Sinervo, B., F. Mendez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagran-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martinez-Mendez, M. L. Calderon-Espinosa, R. N. Meza-Lazaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. Victoriano Sepulveda, C. F. Rocha, N. Ibarguengoytia, C. Aguilar Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert, and J. W. Sites, Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* **328**:894-899.
- Sousa, H. C., B. M. Costa, C. J. S. Morais, D. L. Pantoja, T. A. de Queiroz, C. R. Vieira, and G. R. Colli. 2016. Blue tales of a blue-tailed lizard: ecological correlates of tail autotomy in *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a Neotropical savannah. *Journal of Zoology: Proceedings of the Zoological Society of London* **299**:202-212.
- Sousa, H. C., A. H. B. Soares, B. M. Costa, D. L. Pantoja, G. H. Caetano, T. A. Queiroz, and G. R. Colli. 2015. Fire regimes and the demography of the lizard *Micrablepharus atticolus* (Squamata, Gymnophthalmidae) in a biodiversity hotspot. *South American Journal of Herpetology* **10**:143-156.

- Valdecantos, S., V. Martínez, F. Lobo, and F. B. Cruz. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* **38**:126-134.
- Van Damme, R., D. Bauwens, and R. F. Verheyen. 1989. Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Herpetology* **23**:459 - 461.
- Van Damme, R., and B. Vanhooydonck. 2001. Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology* **15**:186-202.
- Vieira, G. H. C., D. O. Mesquita, A. K. Péres Jr, K. Kitayama, and G. R. Colli. 2000. *Micrablepharus atticolus* (NCN). Natural history. *Herpetological Review* **31**:241-242.
- Vitt, L., and W. Cooper. 1986. Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): Age-specific differences in costs and benefits.
- Vitt, L. J. 1983. Tail loss in lizards: the significance of foraging and predator escape modes. **39**:151-162.
- Vitt, L. J. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. *Journal of Herpetology* **25**:79-90.
- Vitt, L. J., and J. P. Caldwell. 1993. Ecological observations on Cerrado lizards in Rondônia, Brazil. *Journal of Herpetology* **27**:46-52.
- Vitt, L. J., J. D. Congdon, and N. A. Dickson. 1977. Adaptive strategies and energetics of tail autotomy in lizards. *Ecology* **58**: 326-337.
- Webb, W. P. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**:107-120.
- Wood, S., N. . 2006. *Generalized Additive Models: An Introduction With R*.
- Wood, S. N. 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Statistical Methodology* **73**:3-36.

Wood, S. N. 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*. 2nd edition. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.

Tabela 1. Seleção de modelos e importância relativa de preditores para modelos aditivos generalizados de efeitos mistos (GAMMs) relacionando o desempenho locomotor com a gravidez, autotomia caudal (AU), temperatura, massa, porção regenerada da cauda (RC), sexo e comprimento total da cauda (CC), do lagarto *M. atticolus*.

Modelo	GL	AIC _C	Δ AIC _C	wAIC _C
AU + Gravidez + Massa + Temperatura	9	-1321.37	0.00	0.26
Gravidez + Massa + Temperatura	8	-1321.03	0.34	0.22
Gravidez + Massa + RC + Temperatura	10	-1319.97	1.40	0.13
AU + Gravidez + Massa + Temperatura + Sexo	10	-1319.91	1.46	0.12
Gravidez + Massa + Temperatura + Sexo	9	-1319.68	1.69	0.11
Gravidez + Massa + RC + Temperatura + Sexo	11	-1318.27	3.10	0.05
AU + Gravidez + Massa + RC + Temperatura	11	-1318.20	3.17	0.05
Gravidez + CC + Massa + Temperatura	10	-1318.14	3.23	0.05
Importância relativa	Gravidez	Massa	Temperatura	AU
Importância	1.00	1.00	1.00	0.44

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Espécime do lagarto *Micrablepharus atticolus*, Parque do Bacaba, Nova Xantina – MT.

Figura 2. Área de reserva do Parque do Bacaba em Nova Xavantina – MT, onde foram instaladas as armadilhas para coleta de lagartos.

Figura 3. Armadilha de interceptação e queda (pitfall), instalada no Parque do Bacaba Nova Xavantina – MT.

Figura 4. Coleta de dados de campo e ecofisiológicos. A: procedimento de coleta das medidas morfológicas dos lagartos (CC, BC, CRC e Massa); B: disposição da pista de corrida e localização da câmera filmadora; C: filmagem das corridas dos lagartos.

Figura 5. Efeitos da temperatura, massa corporal, gravidez e presença de autotomia caudal sobre o desempenho locomotor do lagarto *M. atticolus*, de acordo com modelos aditivos generalizados de efeitos mistos (GAMMs).



Foto: Peregrine, N.





