

Eco-etologia de uma população insular de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) —um projecto(*)

LUÍS A. VICENTE(**)

CARLOS VIEIRA-DE-CASTRO(**)

OCTÁVIO PAULO(**)

AS ANÁLISES ETOLÓGICAS NA DEFINIÇÃO DE ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS

Como introdução ao projecto de trabalho que a seguir apresentamos, ilustraremos alguns aspectos da relação multifacetada, necessariamente biunívoca, entre a etologia (derivado do grego *ethos* = hábito, costume, também denominada biologia do comportamento ou fisiologia do movimento) e outros ramos da biologia, quer ao nível do indivíduo, quer ao nível das populações.

Nem sempre um certo estímulo (e. g. água, presa, parceiro sexual) provoca no animal a resposta esperada (beber, etc.); tal depende do seu estado interno (se sente ou não sede, etc.). A execução de um comportamento é função de um nível de motivação interno e da intensidade do factor externo.

Aos modelos de motivação bastante sim-

ples de Lorenz e Tinbergen sucedem os modelos cibernéticos que introduzem o conceito de Espaço Motivacional, o hipervolume que abarca as perturbações do estado interno do indivíduo e que pela acção de comportamentos o faz regressar a um estado óptimo (Sibly & Mcfarland, 1974).

Se bem que todo este desenvolvimento conceptual permita integrar uma quantidade apreciável de informação sobre a natureza biológica dos mecanismos do comportamento animal, como modelo teórico revela-se por vezes limitado na interpretação de comportamentos não homeostáticos.

Mas é sobretudo no campo da evolução e ecologia que se estabelecem as grandes relações recíprocas com a etologia.

O conceito tipológico de espécie (de que existe um tipo real sendo a variabilidade ilusão) foi substituído, devido em grande parte a Darwin, por um conceito populacional (a variabilidade é real e a média uma abstracção). Tal alteração, talvez a maior revolução conceptual na biologia (Mayr, 1970), permite o desenvolvimento de conceitos

(*) Agradecemos aos colegas Vitor Almada, Humberto Delgado Rosa e Margarida Matos pela revisão crítica do manuscrito, aos Professores E. G. Crespo e R. Barbault pela orientação e apoio à linha de trabalho que prosseguimos, e à Sr.^a D. Maria Teresa Lopes pela realização dos desenhos. Trabalho apoiado pelo I.N.I.C., Greco-C.N.R.S., S.N.P.R.C.N., Direcção-Geral de Faúnis e Capitania do Porto de Peniche.

(**) Secção de Desenvolvimento e Evolução, Departamento de Zoologia e Antropologia da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

como selecção natural (selecção efectuada pela Natureza que reduz o sucesso reprodutor acabando por eliminar os indivíduos menos aptos), população (conjunto de indivíduos existentes num dado local e que têm igual probabilidade de se reproduzirem entre si) e espécie (conjunto das diferentes populações locais).

A evolução biológica é em grande parte o resultado da selecção natural sobre a diversidade genética de uma população e que pode ou não, dependendo da intensidade e duração das pressões selectivas e do nível de isolamento da população, levar ao aparecimento de um novo grupo taxonómico.

O conhecimento da história evolutiva permite à etologia estabelecer as sequências de evolução de comportamentos e detectar a origem de certas ritualizações utilizadas por grupos de espécies afins.

O mecanismo etológico de isolamento entre espécies é o mais importante e frequente nos animais (Mayr, 1970). A comunicação recíproca entre potenciais parceiros sexuais através de um conjunto de padrões de comportamento conduz os indivíduos à reprodução. A receptividade só é no entanto possível se os padrões forem específicos, caso contrário não chega a haver cópula. Os etologistas chegaram mesmo a descobrir eto-espécies que diferem somente das afins pela diversidade de comportamentos.

A população ideal é formalmente panmítica (igual probabilidade de os seus elementos se reproduzirem entre si, desde que sejam sexualmente maduros e de sexos opostos); no entanto as populações reais afastam-se deste modelo. A escolha de um parceiro sexual não é aleatória, mas resulta de uma opção feita pelo indivíduo. Por opção entende-se um dos resultados possíveis, naturalmente seleccionados, do processamento da informação recebida pelas estruturas cerebrais.

Um dos mecanismos etológicos que segundo Bateson (1979) é responsável pela opção é a impregnação sexual. Tal permite

a um indivíduo aprender as características dos seus progenitores e subsequentemente escolher um parceiro ligeiramente diferente de si próprio. Esta atitude é o compromisso entre manter o seu complexo genético intacto cruzando-se com um parente próximo, mas com o risco de resultarem indivíduos não viáveis (letais recessivos) e o aumentar a variabilidade da descendência (vantajoso nos ambientes em mudança) cruzando-se com um indivíduo geneticamente muito diferente. Este critério existe por exemplo na codorniz japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) que opta por parceiros com ligeira diferença na cor da plumagem, ou no cisne de Bewick (*Cygnus columbianus*) em que a opção é feita por ligeiras diferenças nas marcas faciais. Desconhece-se até que ponto esta atitude é a regra, ou se as atitudes extremas são frequentes.

Em situações de agregação em que a frequência de cruzamentos com indivíduos geneticamente muito próximos é elevada, pode ser favorecido o aparecimento de sociedades complexas e estruturadas em que a selecção pode promover distinções rígidas de comportamento entre indivíduos, originando «papéis» e «castas» (Barnard, 1983).

Sendo um mecanismo de isolamento inter-específico, o comportamento é em algumas espécies de elevada plasticidade, paradoxalmente, o motor da especiação. Tal plasticidade permite a alguns indivíduos da população-mãe o alargamento do nicho e a colonização de meios até aí não explorados. As novas pressões selectivas a que as populações-filhas estão sujeitas tornam possível a fixação de certas mutações e o consequente isolamento reprodutor.

Ao invés da ideia anterior, e bastante mais frequentemente, os isolados populacionais sujeitos a diferentes pressões selectivas tendem a desenvolver comportamentos diferentes.

Uma pressão que pode alterar o comportamento é a predação. Se a sua intensidade for significativa e as potencialidades evolu-

tivas da população o permitirem, ela desenvolve uma estratégia de «viver escondido» ou “viver lento” por oposição ao “viver à mostra” (Barbault, 1981). O desenvolvimento desta estratégia implica uma redução das actividades de procura de alimento e, conseqüentemente, um crescimento mais lento, maturação sexual mais tardia, esforço de reprodução (montante de energia dispendida com as actividades reprodutoras) distendido no tempo.

A alteração de comportamento em parte associada à maior intensidade de predação é a que se passa com o género *Drosophila* no Hawai. Nas formas continentais e em algumas hawaianas, independentemente da complexidade das paradas nupciais, elas têm lugar nos locais de alimentação e oviposição. Bem sucedida ou não, a parada nupcial é bastante rápida e o macho normalmente persegue outra fêmea. Ao contrário, nalgumas espécies hawaianas a parada nupcial não ocorre nos locais de alimentação. O macho escolhe e defende um pequeno território próximo dos locais de alimentação, de onde atrai as fêmeas por meio de sinais visuais ou odoríferos, sendo a parada nupcial bastante mais complexa e elaborada do que nas *Drosófilas* continentais (associada a um nível elevado de comportamento agonístico). Enquanto que nas espécies continentais os indivíduos estão inteiramente alerta durante a cópula, nas insulares o par permanece imóvel e após a cópula o macho pode adoptar uma postura cataléptica por um minuto ou dois (Williamson, 1981).

Como as actividades reprodutoras, o comportamento geral destas espécies insulares é críptico, reservado, escolhendo substratos com os quais se confundem, permanecendo imóveis ou fazendo curtos voos de fuga para o substrato. Todas estas características podem ser vistas como adaptações à forte pressão de predação, em particular pelas cerca de cem espécies endémicas do género *Lissocephala* (Diptera).

As populações insulares de Vertebrados terrestres (Batráquios, Répteis, Aves e Mamíferos) estão, relativamente às continentais, geralmente sujeitas a mais baixa predação, a menor competição inter-específica, por estarem ausentes as espécies de nicho estreito e a maior competição intra-específica que facilita, juntamente com o parâmetro anterior um alargamento do nicho. Todos estes factores contribuem para um aumento de densidade populacional (MacArthur, Diamond e Karr, 1972).

Mas este aumento de densidade que geralmente caracteriza os isolados populacionais, não é só explicado pela ausência de factores limitantes, mas fundamentalmente por impossibilidade de emigração — Efeito de Krebs (MacArthur, 1972).

De acordo com Stamps e Buechner (1985), a maiores densidades populacionais está associada uma diminuição da agressividade, que pode ser expressa pela redução do tamanho do território, aumento da sobreposição de territórios, aceitação de subordinados, redução da agressividade para com certas classes de conspecíficos ou abandono do territorialismo.

Provavelmente por requererem maiores territórios, os predadores de grande porte estão normalmente ausentes nas pequenas ilhas, o que, entre outras conseqüências, pode fazer diminuir a pressão de predação.

O provável aumento do custo da defesa de territórios, devido ao incremento da densidade de intrusos e ao maior custo das disputas pelas áreas vagas, em adição a uma eventual abundância geral de recursos alimentares, tornam o balanço energético favorável a uma redução da agressividade. Esta alteração comportamental determinada por uma análise do tipo custo/benefício, é por vezes acompanhada de uma recolocação de recursos na produção de jovens com maiores capacidades competitivas, que se traduz pela diminuição do número e tamanho das posturas.

Stamps e Buechner (1985) sugerem por

outro lado, que o aumento de densidade não se traduza na maior parte dos casos por uma redução das dimensões do território, mas por um aumento do número de indivíduos sem território.

Segundo Diamond (1973), nem sempre a diminuição das pressões competitivas é suficiente para permitir a expansão do nicho e uma maior densidade populacional, resultante de uma menor diversidade específica. Nalgumas ilhas satélite da Nova Guiné e de Madagáscar em que a densidade populacional de algumas espécies é extremamente baixa, aquele autor atribui o facto a uma elevada taxa de extinção por falta de mecanismos genéticos compensadores de uma elevada taxa de *inbreeding*.

Para Wilson (1975), o aumento dos níveis de homozigotia característico dos isolados populacionais, pode favorecer o estabelecimento de «estruturas sociais» e aumentar a frequência de «atitudes altruístas». No entanto, a correlativa perda de variabilidade genética e de plasticidade adaptativa conduzirá, em última análise, a uma situação semelhante à anterior.

A territorialidade, à semelhança de outros aspectos comportamentais, só será seleccionada se aumentar a sobrevivência e o potencial reprodutor do indivíduo. Se os benefícios energéticos de defesa do território forem superiores aos seus custos, então é provável que a população a adopte.

Carpentier e Macmillen (1976) conseguiram mostrar que para a ave hawaiana sugadora de néctar (*Vesitaria coccinea*) ela só será territorial se:

energia básica do custo de vida + custo energético adicional pela defesa do território < energia ganha sem defesa de território + energia ganha adicional como resultado de ter território.

O modelo prevê, e verifica-se na prática, que estas aves só são territoriais dentro de um determinado intervalo de abundância de flores disponíveis, (60-120, 207)/indiví-

duo, deixando de o ser fora destes limites. Mas abaixo do limite inferior mudam-se para outra zona.

O território está também associado ao aumento do potencial reprodutor. Em muitas espécies o macho (nem sempre é o macho que defende os recursos limitados) defende um espaço e a fêmea escolhe-o ou não em função das características desse território, como os recursos alimentares e o tamanho, com o «objectivo» de otimizar o investimento energético na descendência.

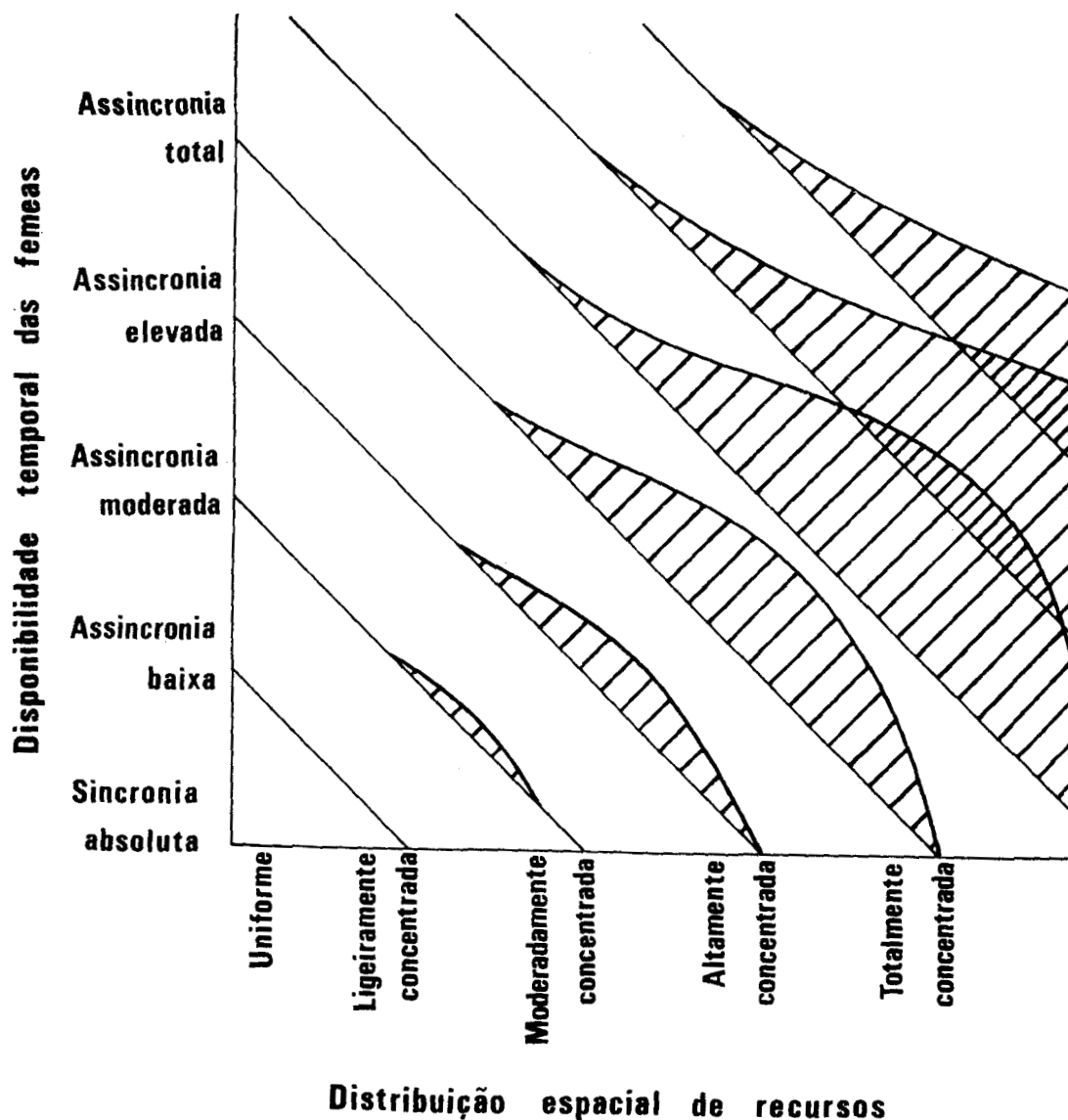
Nem sempre o território está associado a recursos. Por vezes numa área limitada todos os machos têm pequenos territórios de um ou dois metros quadrados, que defendem energeticamente e onde executam simultaneamente os seus comportamentos de atracção das fêmeas. Estas copulam com um reduzido número de machos, os que geralmente estão no centro da área, ou alternativamente os mais activos no período do dia em que mais fêmeas chegam ao local.

Em muitos casos, do comportamento territorial resulta uma efectiva limitação da densidade da população. Só é possível um certo número de territórios e os excedentes não se reproduzem (Dawkins, 1976).

Por último pode-se considerar que para algumas espécies o territorialismo parece ser a maneira arbitrária mas económica de evitar confrontos que de outra forma teriam custos elevados (Barnard, 1983).

A poliginia está, segundo o modelo de Emlen e Oring (1977), associada aos recursos alimentares, não só à sua abundância, mas essencialmente ao padrão da sua distribuição. Quando os recursos estão uniformemente distribuídos no espaço e estabilizados no tempo, há pouca possibilidade de alguns indivíduos os monopolizarem, sendo o potencial ambiental para a proliginia baixo.

Se pelo contrário eles estão concentrados, a possibilidade de alguns machos terem melhores áreas alimentares é maior e, conseqüentemente, o potencial ambiental para



a poliginia aumenta. Este potencial depende também da sincronia ou assincronia da receptividade das fêmeas. Se a sincronia for elevada, o macho dificilmente consegue ser polígamo; se pelo contrário a assincronia for extrema, os custos da defesa das melhores áreas alimentares excedem benefícios da poliginia.

A correlação entre estas variáveis pode ser observada na figura 1.

A organização social alternativa ao territorialismo é a agregação. Tal compor-

tamento é adoptado como resultado dos benefícios que traz para o indivíduo.

A probabilidade de detectar um agregado (concentrado no espaço) é menor do que a soma das probabilidades de cada um dos indivíduos ser detectado, se estivessem isolados. Por vezes o agregado torna-se mais conspicuo do que os indivíduos isolados e pode por isso ser mais facilmente detectado.

Um conjunto de indivíduos detecta mais facilmente um predador do que o faz um único indivíduo. O efeito do grupo pode

inclusivamente dissuadir o predador de atacar, e caso o faça o esquema de fuga conjunto das presas potenciais é tal que o confunde. A indecisão momentânea em relação a que presa escolher pode ser suficiente para que todos escapem. O risco individual de ser predado é portanto bastante menor no agregado do que no indivíduo isolado.

Os benefícios alimentares serão outra das razões pela qual muitas espécies se agregam. Cada indivíduo dispõe de mais tempo para se alimentar porque o seu tempo na actividade de vigilância é menor. O agregado descobre e tem melhores informações sobre os locais de alimentação, aumentando cada indivíduo a sua eficiência alimentar. Um conjunto de animais pode inclusive capturar presas que um único não conseguiria.

Muitas aves marinhas coloniais têm a sua época de reprodução sincronizada como resultado da pressão de predação, pois assim saturam a população de predadores com comida potencial (Barnard, 1983).

Da mesma maneira que existem influências recíprocas entre a biologia de uma população ou de um indivíduo e o seu comportamento (caso da organização social), tal reciprocidade é também válida para outros aspectos das estratégias adaptativas das populações, como por exemplo as estratégias de caça.

Em Lagartos, os dois comportamentos de procura e captura de alimentos — prospecção activa (*widely foraging*) e espera (*sit-and-wait*) — estão relacionados com os comportamentos antipredadores e a massa relativa da postura (Vitt e Price, 1982). Na procura intensiva o Lagarto tem que ser ágil por forma a fugir aos seus predadores e a conseguir capturar as presas. Por outro lado a massa relativa da postura tem que ser pequena, ou as fêmeas perderiam a sua agilidade. Na espera os animais estão imóveis, favorecendo a selecção o ser críptico. Como nestes casos a eficácia de caça já não depende da massa relativa das posturas, estas podem ser maiores, sendo principal-

mente determinadas pelas tácticas de evitamento de predadores.

O facto de um animal estar limitado pela sua biologia a regressar a um local com as presas capturadas (por exemplo às crias no ninho) altera significativamente a estratégia de caça. Sob este constrangimento prevê-se, e os dados experimentais têm vindo a confirmá-lo, que ao contrário do que seria intuitivo, estes animais começam a busca em locais distantes e vão regressando até à base central. Quando a carga óptima é atingida a viagem de regresso é bastante mais curta. Se começarem por explorar locais perto da base, não só os mesmos se esgotariam rapidamente, sendo necessário explorar cada vez mais longe, como seria energeticamente desfavorável, pois teriam de transportar presas na direcção contrária à da base.

A teoria prevê também que quanto mais longe for o local de busca de alimento maior será a carga transportada no regresso, no claro sentido de compensar os custos energéticos das viagens (Barnard, 1983).

No nosso discurso tem estado implícito que os comportamentos são determinados por unidades genéticas de complexidade variável, sem no entanto excluir uma modelação por parte de factores ambientais.

A optimização parece ser naturalmente seleccionada. No entanto certas estratégias (agressão intra-específica, conflito pais-filhos, proporção entre os sexos, estratégias de caça) parecem ter sido seleccionadas mais pela sua imutabilidade, isto é, por serem evolutivamente estáveis, do que pela optimização dos benefícios individuais. A estratégia é um programa comportamental inconsciente, competindo durante a evolução com outras alternativas. A evolutivamente estável é aquela que é capaz de resistir a essa competição (Parker, 1984).

A ideia pode ser expressa linearmente de outro modo: uma estratégia evolutivamente estável seria aquela que, se adoptada pela maioria dos membros de uma população,

não poderia ser sobrepujada por uma estratégia alternativa. Assim, sendo a população um conjunto de entidades individuais, tendendo cada uma delas maximizar o seu próprio sucesso, a única estratégia que persistirá será aquela que depois de desenvolvida, não possa ser aperfeiçoada por nenhum indivíduo anômalo (Dawkins, 1976).

Contudo, o que parece verificar-se é um equilíbrio de estratégias alternativas. O sucesso de cada uma parece depender, não só da sua estabilidade evolutiva, mas também da frequência relativa de indivíduos que as adoptem.

O aspecto talvez mais interessante resultado desta armadura conceptual, é que o valor do comportamento de um indivíduo depende do que o outro adoptar.

LACERTA LEPIDA, DAUDIN 1802
(SAURIA — LACERTIDAE)

Lacerta lepida (fig. 2) integra-se no grupo que Arnold (1973) designa por *Lacerta*

Parte I (*Lacerta s. str.*), ao qual pertencem também *L. schreiberi*, *L. agilis*, *L. strigata*, *L. princeps* e *L. trilineata*. Segundo o mesmo autor, *Lacerta* Parte I seria uma derivação relativamente recente de *Lacerta* Parte II, grupo que englobaria, entre outras formas, *L. vivipara*, *L. dugesii* e ainda os membros do antigo subgénero *Archaeolacerta* (*L. monticola*, *L. bedriagai*, etc.); os subgéneros *Podarcis* (Wagler) e *Gallotia* (Boulanger) estariam filogeneticamente mais afastados.

São de dimensões relativamente grandes — os adultos podem atingir, segundo Naulleau (1980), 90 cm de comprimento total (corpo + cauda). Uma das características mais evidentes consiste na sua poderosíssima musculatura mandibular. De aspecto robusto e cabeça maciça (características mais salientes nos machos), o «Sardão» ou «Lagarto-comum», designações correntes de *Lacerta lepida*, é assim o maior lacertídeo europeu. A sua área de distribuição restringe-se à Península Ibérica, Sul de França, extremo



NW de Itália e também NW de África (Arnold e Burton, 1978).

São animais de actividade diurna, extremamente ágeis e de uma grande plasticidade adaptativa, podendo ser encontrados nos biótopos mais variados. Contudo, os seus *habitats* preferenciais são os lugares secos e arbustivos, olivais velhos, zonas rochosas, muros velhos, ruínas, bordos das estradas, enfim, os locais de boa exposição solar onde facilmente encontrem abrigo em buracos dos troncos de árvores, sob pedras ou em galerias escavadas por coelhos (Arnold e Burton, 1978). A sua dieta inclui essencialmente insectos (91 %), pequenos frutos, aracnídeos, vermes, moluscos, pequenos lacertídeos e, muito raramente, micro-mamíferos (Naulleau, 1980).

Activos durante grande parte do ano, permanecem contudo em letargia durante períodos mais ou menos longos, correlacionados com a latitude da sua situação; no extremo norte da sua área de distribuição, o período letárgico inicia-se em Outubro para só terminar no início de Março, principiando a actividade sexual em fins de Abril e tendo as posturas lugar durante o mês de Junho (6 a 20 ovos por fêmea abrigados entre as raízes ou sob as pedras). Com um tempo de incubação de 90 a 100 dias, a eclosão ocorre de fins de Agosto a fins de Setembro (Volot, 1978).

De territorialismo muito acentuado, as interacções agonísticas macho-macho são extremamente frequentes, constituindo fundamentalmente agressões faciais, aliás bem evidentes nas cicatrizes mandibulares visíveis em todos os indivíduos que temos observado. A parada nupcial parece ser pouco ritualizada relativamente a observações que temos de outros répteis. A cópula é imediatamente antecedida pela captura ritual da fêmea pelo macho, que a segura pela cauda, com as mandíbulas (Vicente, 1986).

Em Portugal Continental a espécie ocorre praticamente em todo o território, incluindo a Ilha da Berlenga (Crespo, 1972).

A ILHA DA BERLENGA

Na costa ocidental portuguesa, a 5,4 milha a WNW do Cabo Carvoeiro (39° 29' N, 9° 30' W) e com uma área de cerca de 79 hectares (1500 metros de comprimento máximo, 800 metros de largura máxima e 88 metros de altura máxima), a Berlenga constitui a maior ilha de um pequeno arquipélago que inclui ainda as Estelas, os Farilhões e as Forcadas (fig. 3).

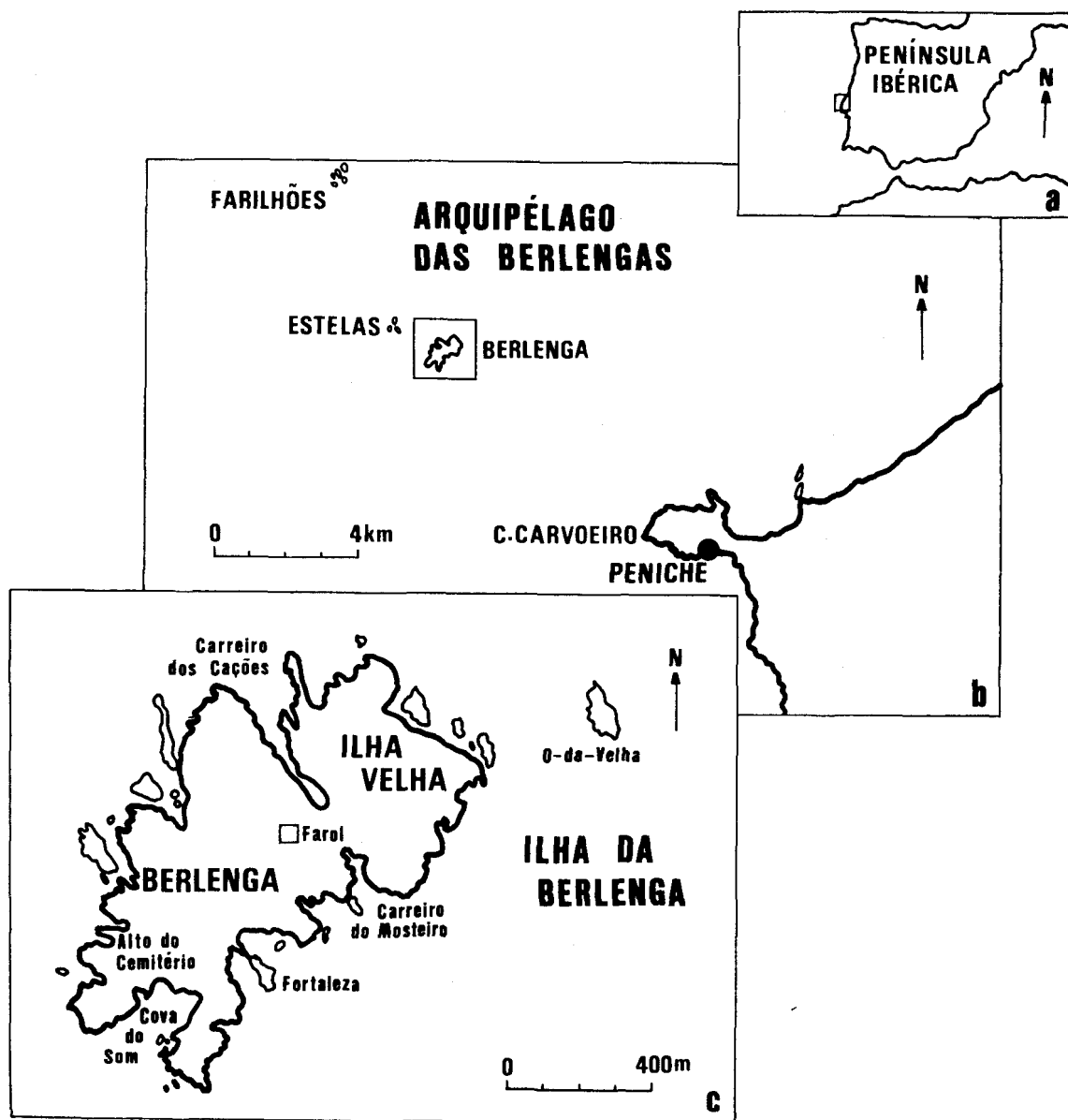
Geologicamente, é um afloramento granítico calco-alcalino, quase todo constituído por granito grosseiro com feldspato vermelho e quartzo leitoso um pouco acinzentado (Andrade, 1937).

O seu aspecto é bastante árido (particularmente nos meses de estio) e a cobertura vegetal, de tipo rasteiro, herbáceo, é essencialmente constituída por plantas vasculares anuais, grande parte delas representada no litoral estremenho português.

LACERTA LEPIDA NA ILHA DA BERLENGA

Não é conhecida a origem da população de *Lacerta lepida* da Berlenga, bem como do outro lacertídeo ali existente, a lagartixa-de-Bocage, *Lacerta (Podarcis) bocagei berlengensis* (Vicente, 1985) ignorando-se também há quanto tempo ocorreu a colonização.

A primeira referência que conhecemos relativamente à sua presença na ilha deve-se a Girard (1883) que a considera pouco comum e praticamente restrita à Ponta do Penedo. Saliente-se que, além da Berlenga, só é conhecida outra população insular de *Lacerta lepida* em Porquerolles, arquipélago de Hyères (Sueste de França), cujo efectivo reduzido e dificuldades de observação (Cheylan, 1983) constituem sério entrave à realização de estudos aprofundados.



De facto, na Ilha da Berlenga, dadas as características do meio, a observação dos sardões é favorecida em relação a qualquer outro ponto geográfico da sua distribuição. Assim, encontramos na Berlenga condições verdadeiramente singulares, enquanto meio de estudo, que advêm das suas características peculiares e da linearização das cadeias tróficas inerente à generalidade dos ecossistemas insulares.

Temos também vindo a constatar, na população de lagartos, características que desde logo nos têm chamado a atenção, por apresentarem particularidades individuais e colectivas distintas relativamente a populações continentais conhecidas da mesma espécie, onde raramente ocorrem isolados populacionais.

De entre as particularidades da população de *Lacerta lepida* da Berlenga, as que

se traduzem em aspectos morfológicos e comportamentais parecem ter um significado adaptativo muito importante.

Assim, e com base numa análise morfológica preliminar que já realizámos, podemos salientar quatro aspectos:

1 — A globalidade das dimensões somáticas são significativamente inferiores às verificadas nas populações continentais de controlo;

2 — O corpo apresenta, no seu conjunto, uma forma mais «arredondada», correspondendo a um aumento de volume e diminuição de superfície que poderão estar relacionados, entre outros, com a escassez de água do meio;

3 — As dimensões dos membros parecem ser relativamente inferiores às encontradas nas formas continentais;

4 — A armadura muscular das mandíbulas parece também mais reduzida, em relação às formas continentais.

Ainda que só qualitativas, as observações comportamentais que possuímos até à data, parecem evidenciar já certas conotações morfo-etológicas.

Assim, as menores dimensões das patas podem estar relacionadas com a ausência de predadores constantes e com a inexistência de actividade trepadora, e a redução da armadura muscular mandibular com o menor nível de interações agonísticas intra-específicas. Este último facto é aliás confirmado pela menor incidência de cicatrizes nas mandíbulas, o que pelo menos sugere a baixa frequência de combates «boca-a-boca».

Por outro lado, a observação de comportamentos agonísticos ritualizados que não se traduzem por agressões efectivas, ao invés do que temos observado no continente, sugere também uma clara diminuição dos níveis de agressividade (Vicente, 1986).

Temos podido constatar uma nítida diminuição da agressividade quando da manipulação dos indivíduos capturados. Estes comportam-se também de uma forma menos «assustadiça», permitindo a nossa aproxima-

ção no terreno por vezes até distâncias inferiores a um metro, o que nunca ocorre no continente, onde os animais fogem, quando se apercebem, ainda a grandes distâncias, da presença humana.

Embora ainda sem um recenseamento definitivo do povoamento, calculamos que o seu efectivo seja inferior, actualmente, aos 300 indivíduos.

Como consequências da escassez de locais de abrigo, decorre um outro aspecto extremamente interessante e singular desta população insular, talvez até o mais curioso, que se traduz no facto de, na maior parte dos casos, os indivíduos se encontrarem agrupados em «colónias», onde as densidades são algumas vezes elevadas, aproveitando as galerias escavadas pelos coelhos. De facto a distribuição espacial da população não se faz homogeneamente ou ao acaso pela ilha; há antes uma distribuição preferencial por zonas de solo desenvolvido, onde frequentemente ocorre uma grande aglomeração dessas galerias.

Parece-nos portanto de realçar que, neste caso, uma forma particular de comportamento (comportamento «colonial») é determinada por limitações de um dos parâmetros do nicho: a estrutura do substrato (Vicente, 1986).

Esta situação é tão curiosa quão invulgar, já que nas situações continentais que conhecemos nenhuma distribuição espacial deste tipo ocorre, o que sugere a existência de organização social muito particular, assente em formas de comportamento também muito particulares, como as que já referenciámos.

BASES PROGRAMÁTICAS DE ACTUAÇÃO E METODOLOGIA PROPOSTA

A problemática da insularidade assumiu nas últimas décadas, particularmente a partir de MacArthur e Wilson (1967), uma

importância crescente na área da biologia das populações. A maior linearização das relações interespecíficas, consequência da insularidade, juntamente com o relativo isolamento das populações e a existência de pressões selectivas diferentes das dos biótopos continentais, permitem a manifestação por parte das populações insulares de estratégias adaptativas distintas.

O desenvolvimento teórico do conceito de estratégias adaptativas e, simultaneamente, a constatação dos parâmetros que as permitem diagnosticar, tornou o estudo comparativo ilha-continente numa das temáticas contemporâneas da biologia de populações.

O presente projecto enquadra-se num programa mais vasto que tem por objectivo traçar os perfis demográficos (senso lato) da população de *Lacerta lepida* da Ilha da Berlenga, comparativamente a uma outra continental (Samarra, Sintra), averiguando os elos explícitos entre estes ou parte destes e o ambiente em relação ao qual terão um valor adaptativo.

A determinação da estrutura etária, variações e recrutamento dos efectivos, taxa de mortalidade e densidade, possibilitam constatar as consequências (no sentido em que são resultado de um diálogo permanente entre os factores bióticos e abióticos) dos diferentes constrangimentos (meio, espaço, predação, alimento) a que as duas populações estão diferentemente sujeitas.

Para além da comparação das variáveis da cinética populacional, importa conhecer que meios, ou melhor, que mecanismos individuais e populacionais permitem ao conjunto obter tais resultados. Nesta perspectiva importa estudar as diferenças interpopulacionais nas variáveis que indicam diferentes atribuições de energia às actividades reprodutoras, às capacidades competitivas e aos mecanismos antipredadores.

Refiram-se ainda outras variáveis, menos dependentes das pressões selectivas e por isso mais constantes, como sejam os dis-

pêndios energéticos nas actividades de predação e manutenção.

Por outro lado, o perfil demográfico (senso lato), inclui também aspectos como o estudo das áreas vitais, distribuição espacial e temporal, tácticas de reprodução, territorialidade, relações interindividuais, renovação da estrutura social e tácticas de caça.

Estas variáveis sugerem, sem aí se esgotarem, a organização social da população, e estão estreitamente associadas à ecologia e demografia. Se a densidade é uma consequência das variáveis ecológicas do perfil e interactua com a organização social, então existe também uma ligação entre a organização social e as variáveis ecológicas do perfil.

Será a densidade populacional a responsável por diferentes organizações sociais, ou serão estas a induzirem diferenças de densidade?

Será que um ligeiro aumento de densidade beneficiará fenótipos mais sociáveis, que por sua vez permitem maior densidade, sendo o limite desta retroacção positiva a capacidade de suporte do meio?

Será que poderemos falar em estratégia adaptativa na acepção de que se encontra geneticamente determinada, ou não serão tais diferenças populacionais resultado de uma plasticidade fenotípica?

Como se pode depreender, a componente etológica deste tipo de análise requer, a curto prazo, um domínio mais perfeito do etograma de *Lacerta lepida* nas duas situações descritas (insular e continental).

As técnicas de focagem que preparamos para 1987, permitirão estudar o tipo de relação macho-fêmea, o seu carácter efémero ou perene, as combinações de indivíduos, a percentagem real e efectiva de fêmeas por macho, os períodos de receptividade das fêmeas e a eficácia da eventual manifestação de não receptividade. As mesmas técnicas possibilitam também a determinação da estrutura social.

Técnicas de armadilhagem associadas a métodos cartográficos permenorizados já ensaiados, quer na área continental de estudo, quer na Berlenga, permitirão o conhecimento das áreas vitais (*home range*) nas duas situações. O grau de sobreposição das áreas vitais, juntamente com o mapeamento de posturas agonísticas de animais com marcações individualizantes, poderá constituir um indicador de uma estrutura territorial e da sua configuração, ou da sua inexistência.

A análise quantitativa dos dados dos etogramas associada ao desenvolvimento de estudos de genética enzimática poderá contribuir para um melhor conhecimento de distâncias genéticas interpopulacionais e mesmo, indirectamente, da determinação genética de comportamentos.

Por último, a corroboração ou não destes dados por correlação com os dados morfológicos que possuímos e aprofundaremos, poderá também constituir outra aproximação ao tipo de análise em que estamos interessados.

RESUMO

Na Ilha da Berlenga (costa ocidental portuguesa) existe uma das únicas populações insulares conhecidas de Lacerta lepida (Sauria, Lacertidae). Como característica muito particular do seu comportamento social, chama-se a atenção para a estrutura colonial desta população. Com base nesta situação propõe-se e justifica-se um projecto de investigação em eto-ecologia, fundamentado na análise de estratégias adaptativas como modelos evolutivamente estáveis.

SUMMARY

At Berlenga's Islands (portuguese occidental coast) exists one of the only insular populations of Lacerta lepida (Sauria,

Lacertidae). As a very particular feature of their social behavior, the authors call attention to the colonial structure of that population. Based upon these facts, a research project on eco-ethology is proposed and justified, by means of the analysis of adaptative strategies in a evolutionarily stable model.

BIBLIOGRAFIA

- ANDRADE, C. F. (1937) — «Os vales submarinos portugueses e o diastrofismo das Berlengas e da Estremadura.» *Mems. Servs. Geol. Port.*, 2-35.
- ARNOLD, E. N. (1973) — «Relationships of the Palearctic Lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algiroides* and *Psammotromus* (Reptilia: Lacertidae)» *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist) Zoology*, 25 (8): 291-366.
- ARNOLD, E. N. & J. A. BURTON (1978) — *A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe*. Collinj. London.
- BARBAULT, R. (1981) — «Les stratégies de reproduction. Intérêt et limites de la problématique évolutionniste en ecologie». *Bull. Soc. Zool. France*, 106 (4): 445-450.
- BARNARD, C. J. (1983) — *Animal Behaviour, Ecology and Evolution*. Croom Helm: London.
- BATESON, P. (1979) — «How do sensitive periods arise and what are they for?» *Anim. Behav.*, 27: 470-486.
- CARPENTER, F. L. & R. E. MACMILLEN (1976) — «Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper». *Science*, 194: 639-642.
- CHEYLAN, M. (1983) — «Statut actuel des Reptiles et Amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères.» *Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros*, 9: 35-51.
- CRESPO, E. G. (1972) — «Répteis de Portugal Continental das colecções do Museu Bocage.» *Arq. Mus. Boc. (ser. 2)*, 3 (17): 447-612.
- DAWKINS, R. (1976) — *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford.
- DIAMOND, J. M. (1973) — «Distributional ecology of New Guinea Birds.» *Science*, 179: 759-769.
- EMLEN, S. T. & L. W. ORING (1977) — «Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems.» *Science*, 197: 215-223.
- GIRARD, A. A. (1883) — «Zoologie». In: J. DAVEAU, 1883, *Excursion aux Iles Berlen-*

- gas et Farilhões. *Bol. Soc. Geogr. Lisb.* (ser. 4), 9: 435-452.
- MACARTHUR, R. H. (1972) — *Geographical Ecology*, Harper & Row, New York.
- MACARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967) — *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MACARTHUR, R. H., J. M. DIAMOND & J. R. KARR (1972) — «Density compensation in island faunas.» *Ecology*, 53: 330-342.
- MAYR, E. (1970) — *Populations, species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- NAULLEAU, G. (1980) — «Les Lézards de France». *Rev. Fr. Aquar.*, 3: 65-96.
- PARKER, G. A. (1984) — «Evolutionarily Stable Strategies.» In: J. R. KREBS & N. B. DAVIES (eds), *Behavioural Ecology, an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SILBY, R. M. & D. J. MCFARLAND (1974) — «A state space approach to motivation». In: D. J. MCFARLAND (ed), *Motivational Control Systems Analysis*. Academic Press, London.
- STAMPS, J. A. & M. BUECHNER (1985) — «The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates», *Q. Rev. Biol.*, 60 (2): 155-181.
- VICENTE, L. A. (1985) — Description d'une nouvelle sous-espece de *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) (Sauria, Lacertidae) de l'île de Berlenga: *Podarcis bocagei berlengensis*.» *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, ser 4, 7-A, n.º 1: 267-274.
- VICENTE, L. A. (1986) — «Contribuição para o conhecimento do etograma de uma população insular de *Lacerta lepida* (Daudin, 1802) (Sauria, *Lacertidae*). *Análise Psicológica* (1986) — presente edição.
- VITT, J. & H. PRICE (1982) — «Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in Lizards.» *Herpetologica*, 38: 237-255.
- VOLOT, R. (1978) — *Je reconnais les Reptiles*. André Leson. Paris.
- WILLIAMSON, M. (1981) — *Island populations*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, E. O. (1975) — *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge.



INSTITUTO SUPERIOR DE PSICOLOGIA APLICADA

Torne-se leitor da Biblioteca do ISPA

(Rua Jardim do Tabaco, n.º 44, 1100 Lisboa, Telef. 86 31 84/5/6)

Últimas publicações periódicas recebidas:

- **JOURNAL OF OCCUPATIONAL BEHAVIOR** — Vol. 8, n.º 1, 1987
- **JOURNAL OF PERSONALITY AND SOCIAL PSYCHOLOGY** — Vol. 52, n.º 2, 1987
- **MEMORY & COGNITION** — Vol. 14, n.º 6, 1986
- **NEUROPSYCHIATRIE DE L'ENFANCE ET DE L'ADOLESCENCE** — n.º 10, 1986
- **NOUVELLE REVUE DE PSYCHANALYSE** — n.º 34, 1986
- **ORIENTAMENTI PEDAGOGICI** — n.º 5, 1986
- **L'ORIENTATION SCOLAIRE ET PROFESSIONNELLE** — n.º 4, 1986
- **PHYSIOLOGICAL PSYCHOLOGY** — Vol. 14, n.º 3/4, 1986
- **PSICOLOGIA** — Vol. 5, n.º 1, 1986
- **RELIGIÓN Y CULTURA** — n.º 154, 1986
- **REVISTA DE CIENCIAS DE LA EDUCATION** — n.º 128, 1986
- **REVISTA DE PSICOLOGIA E DE CIÊNCIAS DA EDUCAÇÃO** — N.º 1, 1986
- **REVUE BELGE DE PSYCHOLOGIE ET DE PEDAGOGIE** — Vol. 48, n.º 195/196, 1986
- **REVUE INTERNATIONALE DU TRAVAIL** — Vol. 125, n.º 6, 1986
- **LE TRAVAIL HUMAIN** — Vol. 49, n.º 4, 1986

HORÁRIO: Das 9 às 21 horas