



Pós-Graduação
ZOOLOGIA
MPEG/UFPA

MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE DOUTORADO EM ZOOLOGIA

ANÁLISE EVOLUTIVA DA MORFOLOGIA E ECOLOGIA EM
ESPÉCIES CONTINENTAIS DE LAGARTOS DO GÊNERO *ANOLIS*
DAUDIN 1804 (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE)

GABRIEL SILVA PINTO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em
Zoologia, Curso de Doutorado, do Museu Paraense
Emilio Goeldi e Universidade Federal do Pará como
requisito para a obtenção do grau de Doutor em
Zoologia

Orientador: Dra. Teresa Cristina Sauer de Ávila-Pires

BELÉM – PA
2007

GABRIEL SILVA PINTO

**ANÁLISE EVOLUTIVA DA MORFOLOGIA E ECOLOGIA EM
ESPÉCIES CONTINENTAIS DE LAGARTOS DO GÊNERO *ANOLIS*
DAUDIN 1804 (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE)**

Tese aprovada como requisito para obtenção do grau de Doutor no curso de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, pela Comissão formada pelos professores:

Orientador:

**Prof. Dra. Teresa Cristina Sauer de
Ávila-Pires
Centro de Zoologia, MPEG**

**Prof. Dr. Carlos Arturo Navas
Departamento de Fisiologia, USP**

**Prof. Dr. Tiana Kohlsdorf
Departamento de Ciências, USP-
Ribeirão Preto**

**Prof. Dr. Alexandre F. B. de Araújo
Departamento de Biologia, UFRRJ**

**Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da
Rocha
Departamento de Biologia, UERJ**

**Prof. Dr. Oscar Rocha-Barbosa
Departamento de Biologia, UERJ**

Belém, 02 de outubro de 2007

Ofereço este estudo ao nosso Deus e nosso Pai, e dedico o mesmo em memória de minha doce mãe Mercedes e querido pai Batista, pessoas que foram e são espelhos à minha vida.

Agradecimentos

A Dra. Teresa Cristina Sauer de Ávila-Pires, que ao longo de 6 anos contribuiu efetivamente na minha formação profissional de herpetólogo;

A Coordenação do Curso de Pós-graduação em Zoologia na pessoa do Dr. Jose ;

As secretárias da Pós-graduação e CZO, Dorotéia, Nete e Márcia;

Ao pessoal da biblioteca (Graça, Edna, Fátima e Leila) que estiveram sempre disponíveis a ajudar;

Aos pesquisadores do CZO Ulisses Gallati, Ana Albernaz, Ana Prudente, Sueli, Cazuzza e Gorayeb, pelo apoio e incentivo;

Aos técnicos do MPEG (Rochinha, Dico e Ramiro);

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de doutorado;

Ao CAPES, pela concessão da bolsa de doutorando sandwich;

A Smithsonian, por custear minha estadia na cidade de Washington DC;

Ao Dr. Jonathan B. Losos, pela “co-orientação”, disponibilidade a esclarecer dúvidas e fornecer valiosas sugestões;

Ao Dr. Carlos Navas, pelas boas sugestões;

A Tiana Kohlsdorf, pela contribuição valiosa para o entendimento de parte da metodologia da tese;

Ao Dr. Kevin de Queiroz, pelas discussões e sugestões;

Aos colegas da pós-graduação do MPEG, Márcio, Darlan, Marcos, Alessandra, Maurício, Guto (in memoriam), Renata, Gleomar e Isaura, e Emil;

A vários pesquisadores que colaboraram com informações, sugestões e bibliografias: Kirsten Nicholson, Donald Miles,

Aos meus amigos da Paróquia São Raimundo Nonato, pelas inúmeras orações e incentivos;

A minha querida esposa e filhos, Ana Lucia Moreira Faro Pinto, Lorena, Felipe e Bernardo, por serem grande forca e estimulos aos meus estudos;

Aos meus irmãos e irmãs (Breno in memorian), sogro e sogra, cunhados e cunhadas, os quais deram total apoio e incentivo aos meus projetos e lutas.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 1)	ix
LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 2)	x
LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 3)	xi
LISTA DE ANEXOS	xiii
INTRODUÇÃO GERAL	14

CAPÍTULO 1 - ANÁLISE DA MORFOLOGIA DAS ESPÉCIES CONTINENTAIS E CARIBENHAS DE LAGARTOS *ANOLIS* DAUDIN, 1802

RESUMO	26
ABSTRACT	27
1. INTRODUÇÃO	28
2. OBJETIVOS	30
3. MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1. Sistema de estudo e coleta de dados	30
3.2. Análises Estatísticas	32
4. RESULTADOS	34
4.1. Sinal Filogenético	35
4.2. Similaridade morfológica entre espécies continentais e caribenhas de <i>Anolis</i>	35
4.3. Similaridade morfológica entre espécies continentais de <i>Anolis</i>	42
5. DISCUSSÃO	47

CAPÍTULO 2 - ANÁLISE EVOLUTIVA DA MORFOLOGIA E ECOLOGIA EM ESPÉCIES CONTINENTAIS DE LAGARTOS *ANOLIS* DAUDIN, 1802

RESUMO	50
ABSTRACT	51
1. INTRODUÇÃO	52
2. OBJETIVOS	53
3. MATERIAL E MÉTODOS	53
3.1. Correlação entre morfologia e ecologia	55
3.2. Método Filogenético Comparativo	56
4. RESULTADOS	57
4.1. Análise de Correlação Canônica para os valores calculados dos contrastes independentes	59
5. DISCUSSÃO	62
6. CONCLUSÃO	63

CAPÍTULO 3 - CARACTERIZAÇÃO DA ESTRUTURAS DO HÁBITAT E RELAÇÃO ENTRE MORFOLOGIA E HÁBITAT EM TRÊS ESPÉCIES DE LAGARTOS *ANOLIS* DAUDIN 1802 NA AMAZÔNIA BRASILEIRA: UM ESTUDO DE UM CASO

RESUMO	65
ABSTRACT	66
1. INTRODUÇÃO	67
2. OBJETIVOS	69

3. MATERIAL E MÉTODOS	69
3.1. Áreas de Estudo para coletas de dados ecológicos	69
3.2. Protocolo de Pesquisa de Campo	70
3.3. Protocolo de Coletas de dados Morfológicos	73
4. RESULTADOS	74
4.1. Hábitat e Microhábitat (diâmetro e altura do substrato)	75
4.2. Morfometria	79
5. DISCUSSÃO	82
5.1. Relações entre morfologia e ecologia, e possíveis implicações no desempenho locomotor	83
6. CONCLUSÃO	84
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85

LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 1)

- Tabela 1. Resultado da ACP entre espécies continentais e caribenhas – valores das cargas de cada variável nos quatro primeiros componentes principais e porcentagem de variância explicada por cada componente. 36
- Tabela 2. Espécies segundo sua classe de ecomorfo, local de ocorrência e valores das distâncias euclidianas para o vizinho mais próximo (DVP) e para o centróide da classe de ecomorfo à qual pertence (DCENT) 37
- Tabela 3. Espécies continentais: distâncias euclidianas baseadas na análise morfológica e classificação em um dos ecomorfos caribenhos 42
- Tabela 4. ACPs sobre os resíduos das variáveis e o comprimento rostro-cloacal das espécies continentais e das espécies caribenhas (**negrito**) de *Anolis* 43
- Tabela 5. Espécies continentais: distâncias euclidianas baseadas na análise morfológica realizada pela ACP (somente pares que apresentaram valores menor ou igual a 0,46) 44
- Figura 1. Posição dos ecomorfos no espaço morfológico definido pela Análise de Componentes Principais. (AC = anão-de-copa, GA = grama-arbusto, GC = gigante-de-copa, TC = tronco-copa, TR = tronco, TS = tronco-solo) 38
- Figura 2. Valores médios do CRC para as espécies continentais e o valor da média e amplitude de variação de cada classe de ecomorfo. A numeração segue a ordem da tabela 3. (AC = anão-de-copa, GA = grama-arbusto, GC = gigante-de-copa, TC = tronco-copa, TR = tronco, TS = tronco-solo) 39
- Figura 3. Posição das espécies continentais no espaço morfológico. Os polígonos encerram o espaço ocupado por cada classe de ecomorfo caribenho. A numeração das espécies segue a tabela 3 40

Figura 4. Distribuição das espécies continentais no espaço morfológico baseado no I e II componentes principais. Os números equivalem à numeração das espécies

na tabela 3 45

Figura 5. Dendograma baseado nas distâncias euclidianas da morfologia das espécies continentais de *Anolis* 46

Figura 6. Segmentos parciais da árvore filogenética de Nicholson et al. (2005) para as espécies continentais de *Anolis*. Os agrupamentos foram definidos de acordo com os valores das distâncias euclidianas. (Vermelho) *A. altae*, *A. humilis*, *A. tropidogaster* e *A. uniformis*; (Verde) *A. aquaticus*, *A. lionotus*, *A. oxylophus* e *A. poecilopus*; (Rosa) *A. crassulus* e *A. nebuloides*; (amarelo) *A. ortonii*, *A. intermedius* e *A. quercorum*; (azul) *A. lemurinus* x *A. purpurgularis*; (Marrom) *A. limifrons* e *A. polylepis* 47

LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 2)

Tabela 1. Médias das variáveis morfológicas das 19 espécies de *Anolis* continentais (medidas em mm). CRC =comprimento rostro-cloacal, CB =comprimento do braço, CAB=comprimento do antebraço, CM=comprimento da mão, CDIV=comprimento do dedo IV, NLDIV=número de lamelas do dedo IV, LLDIV= largura das lamelas do dedo IV, LCP=largura da cintura pélvica, ACP=altura da cintura pélvica, CCX=comprimento da coxa, CT=comprimento da tíbia, CP=comprimento do pé, CAIV=comprimento do artelho IV, NLAIV=número de lamelas do artelho IV, LLAIV=largura das lamelas do artelho IV

Tabela 2. Dados ecológicos - diâmetro (DIAM) e altura (ALT) do substrato - das 19 espécies de <i>Anolis</i> continentais estudadas. Os números referem-se à média (número de indivíduos observados; desvio padrão)	59
Tabela 3. Porcentagem da variação e autovalores das variáveis morfológicas nos quatro primeiros componentes principais (CP1, CP2, CP3, CP4)	59
Tabela 4. Valores dos contrastes independentes sobre as variáveis ajustadas para o tamanho do corpo	60
Tabela 5. Resumo da Análise de Correlação Canônica utilizando os valores dos contrastes independentes ajustados para o tamanho do corpo	61
Tabela 6. Variância (R^2) explicada pelos eixos das correlações canônicas utilizando as correlações dos contrastes independentes para os dados morfológicos e ecológicos	61
Tabela 7. Valores do r (Pearson) da correlação entre as variáveis morfológicas e ecológicas (considerando os dois conjuntos de dados) (as correlações em negrito são significante a $p < 0,05$) (cmant = comprimento do membro anterior; cpost = comprimento do membro posterior)	62

LISTA DE TABELAS E FIGURAS (CAPÍTULO 3)

Tabela 1. Dados de esforço amostral em cada ambiente examinado na Estação Científica Ferreira Pena (EFCP)	76
Tabela 2. Valores das médias das variáveis morfológicas (exceto CRC – valor Máximo) e do diâmetro e altura dos substratos utilizados por <i>Anolis fuscoauratus</i> , <i>A. ortonii</i> e <i>A. auratus</i> Entre parênteses são o número de indivíduos observados, (desvio padrão e valor mínimo e máximo encontrado)	79

Tabela 3. Cargas dos eixos dos quatro componentes principais (CP)	80
Figura 1. Área de floresta de terra firme na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)	71
Figura 2. Área de mata de igapó na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)	71
Figura 3. Área de campo na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)	72
Figura 4. Área de savana na Vila de Alter do Chão, município de Santarém, PA	73
Figura 5. Indivíduos das espécies <i>A. fuscoauratus</i> (floresta de igapó) e <i>A. ortonii</i> (área de campo) na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)	75
Figura 6. Gráfico da porcentagem de lagartos <i>A. fuscoauratus</i> encontrados nos hábitat da estação científica Ferreira Pena (ECFP) (MTF = mata de terra firme; Migapó = mata de igapó)	77
Figura 7. Microhábitats utilizados pelas três espécies de <i>Anolis</i> (vermelho = <i>A. auratus</i> ; azul= <i>A. fuscoauratus</i> e; verde= <i>A. ortonii</i>)	77
Figura 8. Períodos do dia em que foram observados lagartos <i>Anolis fuscoauratus</i> e <i>A. ortonii</i> na estação científica Ferreira Pena (ECFP) e <i>A. auratus</i> na área de savanas em Alter-do-Chão	78
Figura 9. Distribuição dos indivíduos de cada espécie de <i>Anolis</i> em um morfo-espaco bidimensional, baseado nos escores dos dois primeiros eixos morfológicos dos componentes principais (au = <i>A. auratus</i> ; fus = <i>A. fuscoauratus</i> ; orto = <i>A. ortonii</i>)	81

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1.

89

INTRODUÇÃO GERAL

A noção geral de que a morfologia dos organismos é indicativa do modo pelo qual eles vivem vem fascinando pessoas ilustres desde os tempos dos filósofos da Grécia Antiga, tais como Aristóteles, chegando até a época de Darwin, e é a idéia central em estudos de ecomorfologia. Esse termo, morfologia ecológica, ou simplesmente ecomorfologia, foi cunhado por Van der Kaauw (1948), que o definiu como o estudo da relação entre a morfologia do organismo e seu ambiente. Essa definição ainda é a mais comum e permanece sendo utilizada até os dias atuais.

Os primeiros estudos desenvolvidos nessa área, que datam do início do século passado, procuravam relacionar os detalhes da morfologia do animal com os modos pelos quais esses animais utilizavam o ambiente. Esses estudos tinham como objetivo principal o entendimento e a descrição da morfologia dos animais, e como essa funcionava com base no conhecimento da história natural das espécies em estudo. A partir dos anos sessenta, estudos realizados em peixes, aves e lagartos procuraram analisar a relação entre a morfologia das espécies de determinadas comunidades, dentro do contexto ecológico ocupado por elas (Collete 1961; Grant 1968; Werner 1977). Em anos posteriores, estudos de Williams (1972) com lagartos e Karr & James (1975), com aves, utilizaram independentemente o termo ecomorfologia para a relação entre certos caracteres da morfologia, ecologia e comportamento. Estudos subseqüentes demonstraram correlações entre a morfologia e características da ecologia entre membros de uma comunidade (Miles & Ricklefs 1984; Pianka 1986), porém outros não verificaram uma possível relação entre morfologia e ecologia (Wiens & Rotenberry 1980; MacNally & Doolam 1986; entre outros). Possíveis explicações para esses resultados seriam que esses estudos não buscaram quantificar a relação entre a morfologia e a capacidade de desempenho nos organismos estudados, raramente incluíram trabalhos de campo para investigar as hipóteses

ecomorfológicas, além de não incorporarem as informações filogenéticas entre os organismos, uma vez que a história evolutiva pode ser um fator determinante para os padrões observados nos dias atuais (Irschick & Losos 2001).

A alavanca mestre que proporcionou a realização de muitos estudos ecomorfológicos, principalmente em lagartos, foi a proposta de Arnold (1983) que, visando quantificar a seleção natural, codificou uma metodologia relacionando morfologia, desempenho e ecologia. Essa metodologia possibilita testar o significado adaptativo da morfologia, de forma a se entender como as variáveis morfológicas determinam a habilidade de performance em um tipo de ambiente determinado (Losos 1990a). Espera-se uma fina associação entre morfologia e ecologia, de maneira que a morfologia de um animal em um determinado hábitat garanta o melhor desempenho nesse hábitat (Irschick & Losos 1999; Garland & Losos 1994). Essa metodologia foi desenvolvida através de um estudo baseado em dois componentes: (1) estudos experimentais para investigar se a variação em um caráter fenotípico determina diferenças na capacidade funcional; e (2) estudos de campo para determinar se a variação na capacidade funcional está relacionada com diferenças na aptidão dos organismos. Embora essa metodologia, que se tornou o foco central dos estudos em ecomorfologia, tenha sido originalmente aplicada em estudo intrapopulacional (Emerson & Arnold 1989), estudos subseqüentes adotaram metodologias análogas para estudos interespecíficos (Losos 1990, Wainwright 1986; Irschick & Losos 1999).

Paralelamente ao desenvolvimento dessa metodologia, surgiram novos métodos estatísticos levando em conta as relações de parentesco entre os grupos investigados, tais como o método dos contrastes independentes (Felsenstein 1985) e a análise filogenética de covariância por simulação em computador (Garland *et al.* 1993), propiciando também a

realização de muitos estudos interespecíficos em lagartos (Irschick & Garland 2001; Herrel *et al.* 2002).

Os vários estudos realizados com lagartos demonstraram a importância de se incluir dois fatores-chave em um estudo de ecomorfologia, comportamento e uso do hábitat, que não haviam sido explicitamente considerados no paradigma proposto por Arnold (1983). Isto se deve ao fato de que as diferenças em morfologia influenciam a capacidade de desempenho, e essa, por sua vez, resulta em diferenças no uso do hábitat. O comportamento é o mediador tanto da relação entre morfologia e desempenho, como da relação entre desempenho e uso do hábitat (Garland *et al.* 1990). Conseqüentemente, estudos entre espécies devem focar as quatro características-chave - morfologia; desempenho; comportamento e uso do hábitat, para se entender como as espécies se adaptaram a seus hábitats (Irschick 2002).

Pode-se concluir que, ao integrar métodos adotados em morfologia funcional, comportamento e ecologia, sintetizados e analisados dentro do contexto filogenético, os estudos de ecomorfologia têm contribuído para a melhor compreensão do processo de adaptação e diversificação evolutiva dos organismos (Schulte *et al.* 2004).

LAGARTOS DO GENERO *ANOLIS*

O gênero *Anolis* Daudin 1802 é o mais numeroso da família Polychrotidae, com mais de 350 espécies reconhecidas (Poe 2004). A presença de lamelas infradigitais alargadas e o apêndice gular extensível são características reconhecíveis para o gênero. Somente duas espécies, *A. onca* O'Shaughnessy, 1875 e *A. annectens* Williams 1974, são exceções por apresentarem lamelas não alargadas.

As espécies de *Anolis* estão amplamente distribuídas desde o sudeste dos Estados Unidos da América, através da América Central e grande parte da América do Sul, até a

Bolívia e Paraguai (Jackman *et al.* 1999; Peters & Donoso-Barros 1970; Vanzolini 1986; Zug *et al.* 2001).

Em geral, os lagartos *Anolis* são pequenos, ágeis, ligeiros e arborícolas, mas com algumas formas predominantemente terrícolas e até parcialmente aquáticas. Apresentam cabeça relativamente alongada, pescoço bem demarcado, corpo delgado, variando de cilíndrico a achatado, membros longos e uma cauda longa e delgada. Os machos apresentam o apêndice gular freqüentemente colorido e somente em algumas espécies as fêmeas apresentam também um apêndice, usualmente menor quando comparado ao dos machos.

O atual estado da arte da sistemática do gênero revela que, apesar de estudado sob diversos aspectos, desde os estudos osteológicos de Etheridge (1959), passando pelos diversos trabalhos de Williams (1976a, 1976b, 1983, 1989), os vários estudos cariológicos e eletroforéticos realizados por Gorman & Atkins (1969); Gorman *et al.* (1980, 1983); Hedges & Burnell (1990); Yang *et al.* (1974) e imunológicos (Shochat & Dessauer 1981), bem como os moleculares (Hass *et al.* 1993; Jackman *et al.* 1999; Glor *et al.* 2001; Nicholson 2002), as relações filogenéticas dentro do gênero ainda não são totalmente claras.

Etheridge (1959), com base em estudos osteológicos, dividiu o gênero em duas seções, Alpha *Anolis* e Beta *Anolis*, baseado em um único caráter; o processo caudal transversal - ausente nos Alpha e presente nos Beta. O mesmo estudo identificou também vários grupos informais, denominados séries, dentro de cada seção. Williams (1976a, b) subdividiu o gênero em subseções, subséries, grupos de espécies e superespécies. Gorman *et al.* (1983), Lieb (1981) e Shochat & Dessauer (1981) rearranjaram os conteúdos de muitos desses grupos. Guyer & Savage (1986 e 1989), com base em uma análise filogenética, propuseram a divisão de *Anolis* em quatro gêneros: *Anolis (sensu stricto)*,

Norops, *Ctenotus* e *Dactyloa*. Entretanto, resultados do estudo de Cannatella & de Queiroz (1989) não corroboraram os grupos propostos por Williams (1976) e por Guyer & Savage (1986).

Dada a complexidade das relações entre as espécies, a maioria dos estudos realizados na atualidade tem focado filogenias de grupos menores de *Anolis* (Hedges & Burnell 1990; Poe 1998; Nicholson 2002). Quatro exceções são os estudos de Burnell & Hedges (1990), que utilizaram dados de aloenzimas para estudar 50 espécies caribenhas; Jackman *et al.* (1999), com estudos moleculares em 44 espécies caribenhas e 9 continentais; Poe (2004), que estudou 174 espécies entre insulares e continentais; e Nicholson *et al.* (2005), que analisaram 132 espécies.

Os estudos de Burnell & Hedges (1990) não tiveram sucesso em resolver muitas relações entre as espécies porque obtiveram poucas informações nas análises de aloenzimas. Os resultados de Jackman *et al.* (1999) demonstraram a presença de grupos bem definidos, apoiando em parte as subdivisões propostas por Etheridge e Williams, além de confirmarem o monofiletismo da seção Beta. Não elucidaram, porém, as relações maiores entre as seções.

O estudo de Poe (2004), integrando dados de morfologia, imunologia e molecular, apontaram 18 sinapormofias para o gênero, sendo 11 morfológicas, incluindo comprimento do focinho, presença de lamelas infradigitais e apêndice gular. As espécies continentais da seção Beta também formaram um grupo monofilético, corroborando estudos de Jackman *et al.* (1999), exceto para o agrupamento de *Anolis lineatus* com um clado dos grupos *grahami* e *sagrei*, e o agrupamento de *A. ophiolepis* com *A. auratus*. De acordo com Poe (2004), muitos grupos propostos por Etheridge (1959) e Williams (1976a, b) são também monofiléticos ou aproximadamente monofiléticos, tanto na análise combinada como na análise morfológica. O clado mais basal compreende as espécies sul-americanas da série

latifrons, grupo *punctatus* e grupo *trigrinus*, e o bem estudado grupo *roquet* do sul da Antilhas menores. Esse grupo é constituído por espécies consideradas “gigantes”, por seu porte relativamente grande em relação à maioria dos *Anolis*. São arborícolas, habitando preferencialmente a copa das árvores, também utilizando o tronco para forragear, acasalar e defender seu território.

Finalmente, os resultados de Nicholson *et al.* (2005) corroboraram o estudo de Poe (2004) e demonstraram que as espécies continentais do Beta *Anolis* (gênero *Norops* de Guyer & Savage, 1986) são descendentes de um ancestral das ilhas do Caribe, Cuba e Jamaica (Índias Ocidentais) (Fig. 1, 2 e 3).

Figura 1. Hipótese filogenética para o gênero *Anolis* (Nicholson et al. 2005) (+ = nós sustentados com probabilidade bayesiana maiores que 90 – 100; * = valores de bootstrap maiores que 0,75)

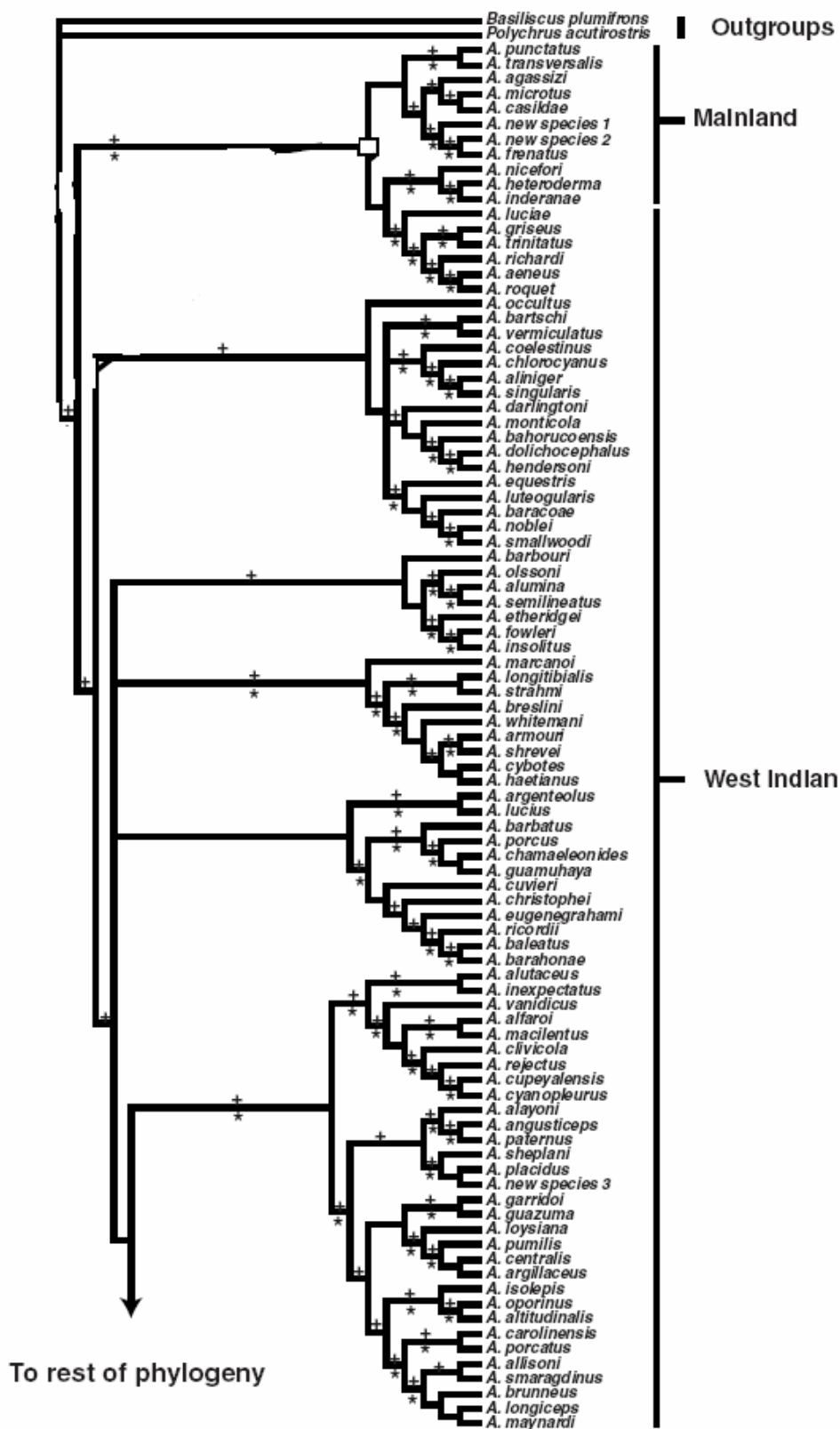


Figura 2. Hipótese filogenética do gênero *Anolis* (continuação da figura 1- Nicholson *et al.* 2005)

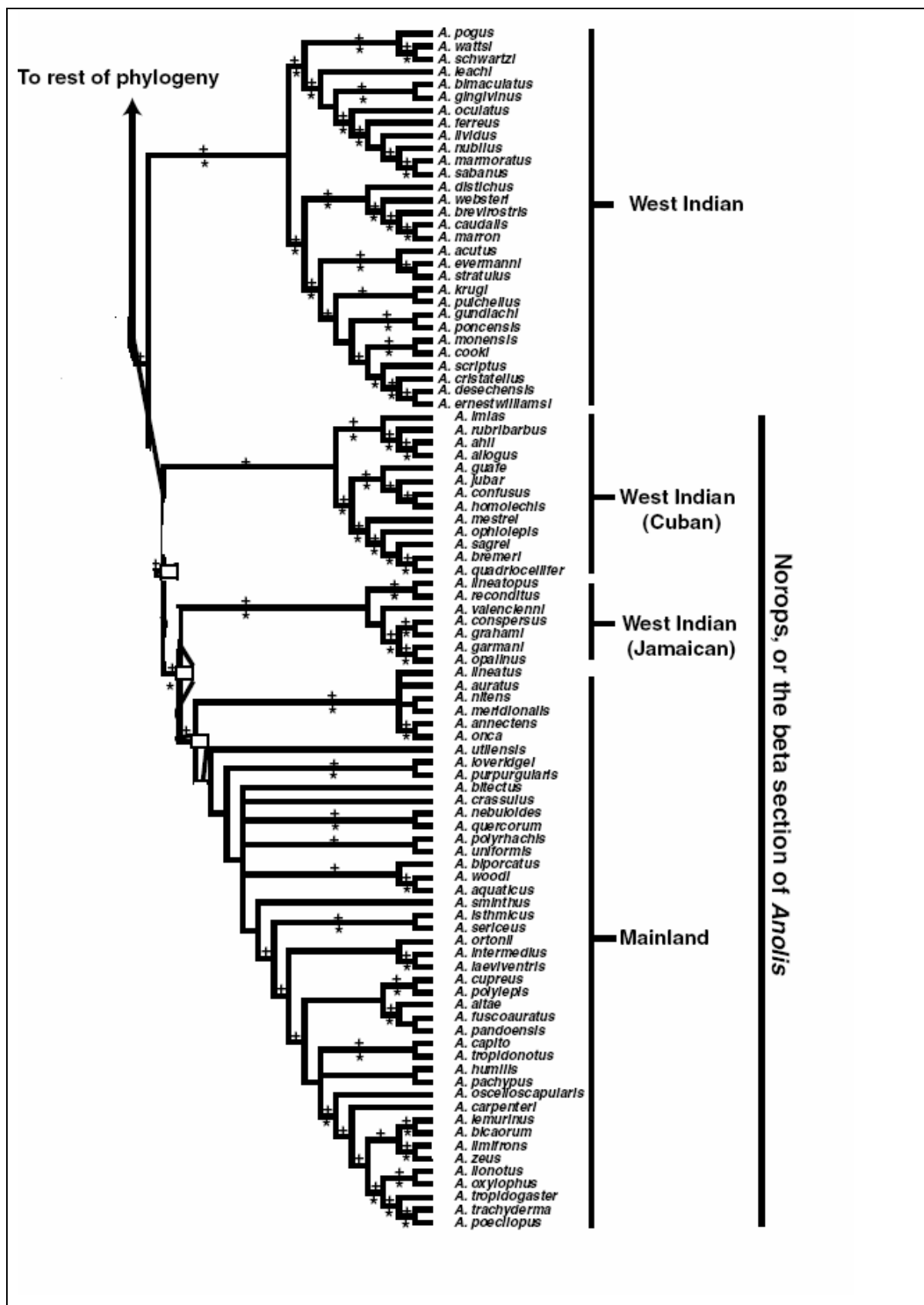
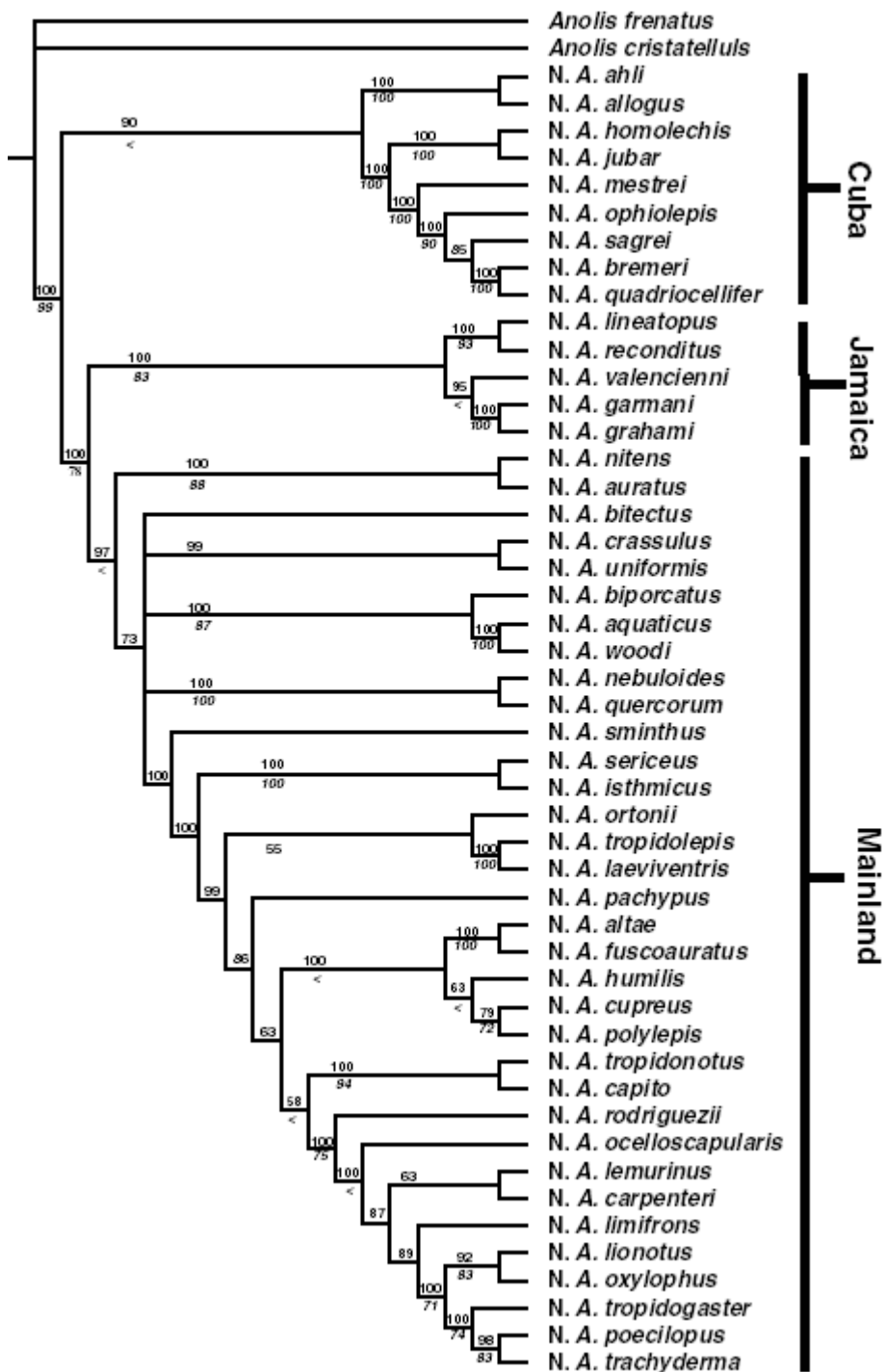


Figura 3. Cladograma das relações filogenéticas entre as espécies continentais e espécies das Índias Ocidentais da seção Beta *Anolis* (*Norops*) (Nicholson *et al.* 2005)



*valores acima dos nós indicam probabilidade bayesiana e abaixo dos nós são os valores de bootstrap.

As espécies caribenhas do gênero *Anolis* representam um dos melhores exemplos em ecomorfologia. As diferentes ilhas do arquipélago das Antilhas apresentam uma constelação de espécies morfológica e ecologicamente similares, ainda que não sejam, necessariamente, as mais próximas filogeneticamente. Tais grupos de espécies, resultantes de processos de evolução convergente, foram denominados ecomorfos. Foram reconhecidos, inicialmente, seis ecomorfos básicos: gigante da copa (“crown giant”); anão de galhos (“twig dwarf”); copa-tronco (“crown-trunk”); tronco (“trunk”); tronco-chão (“trunk-ground”); e arbustos-gramíneas (“bush-grass”) (Arnold, 1983). Embora estudos subsequentes feitos por Williams (1983), Roughgarden *et al.* (1983), Losos (1990, 1992), Irschick *et al.* (1997), Beuttell & Losos (1999), entre outros, tenham aprofundado a discussão sobre os ecomorfos de *Anolis* na região do Caribe, o conceito básico permanece válido.

Por essa marcante característica, grande atenção foi devotada a essas espécies, com o intuito de compreender os fatores que afetaram o padrão de radiação adaptativa exibida por elas, além de ser um material atrativo para examinar as bases adaptativas da morfologia, entre outras questões evolutivas. Por outro lado, mesmo apresentando uma extensa radiação e uma considerável variação morfológica e ecológica, pouca atenção foi dirigida às espécies continentais de *Anolis*. A maioria dos estudos já realizados abordou, principalmente, aspectos da ecologia (Vitt *et al.* 1995, 2001, 2002, 2003; Vitt & Zani 1996, 2005; Campbell 1998), da taxonomia (Vanzolini 1974; Williams 1976a, b; Campbell 1989a; Ávila-Pires, 1995), da história natural (Ávila-Pires, 1995; Campbell *et al.* 1989b), da biogeografia e da relação filogenética entre elas (Glor *et al.* 2001; Nicholson 2002; Nicholson *et al.* 2005; Jackman *et al.* 1999; Williams 1972).

Poucos estudos sobre ecomorfologia foram desenvolvidos com as espécies continentais. Os resultados obtidos nesses poucos estudos sugerem que os ecomorfos

podem ser resultantes de processos evolutivos específicos ao contexto ecológico insular. Pounds (1988), estudando uma comunidade de *Anolis* na Costa Rica, argumentou que a disponibilidade de estruturas do hábitat possibilita explicar a presença ou ausência de vários ecomorfos, e a distribuição espacial local desses microhábitats pode ter influenciado a distribuição de cada espécie nas quatro maiores ilhas do Caribe. Irschick *et al.* (1997) e Vitt *et al.* (2003), comparando diferentes espécies de *Anolis* de áreas continentais e insulares, demonstraram que o conceito ecomorfo é difuso no continente. Uma explicação possível para esses resultados, conforme argumentaram os estudos citados acima, é a interação com elementos de uma comunidade mais diversa e com um hábitat mais complexo encontrado na esfera continental.

O presente estudo visa aprofundar a questão sobre a existência ou não de ecomorfos entre as espécies continentais de *Anolis*, e como se comparariam aos ecomorfos insulares, tendo como base um conjunto expressivo de espécies, representando extensa diversidade morfológica e ecológica, e o conhecimento atual das relações filogenéticas no gênero.

Estrutura da Tese

A tese compreende 3 capítulos. No primeiro capítulo apresento os resultados sobre a associação entre similaridade morfológica entre as espécies e suas relações filogenéticas, para 35 espécies que se distribuem nas áreas continentais e 59 no Caribe. Determino quais espécies continentais agrupam com as classes de ecomorfos propostos para as espécies caribenhas, investigo os casos de similaridade morfológica entre as espécies continentais, e verifico se existem agrupamentos entre as espécies morfológicamente similares. No capítulo dois, analiso evolutivamente a relação entre morfologia e ecologia para 19 espécies continentais de *Anolis*. No capítulo três, um estudo de caso, caracterizo as estruturas do habitat e outros atributos ecológicos de três espécies que ocorrem na Amazônia brasileira e busco associar as diferenças morfológicas entre elas com as

diferenças de habitat, à luz dos resultados encontrados nos capítulos anteriores e em outros estudos ecomorfológicos.

RESUMO

Este capítulo apresenta como objetivo principal comparar a morfologia de um número expressivo de espécies caribenhas e continentais de *Anolis*, verificando quanto o sinal filogenético determina a similaridade morfológica entre as espécies, e será discutido as questões levantadas por estudos prévios sobre as similaridades e diferenças nos processos evolutivos dos *Anolis* continentais e insulares. Os resultados demonstraram que o sinal filogenético das espécies continentais está presente, ainda que fraco, ao contrário do observado para as espécies caribenhas; e a associação entre filogenia e morfologia é diferente nos dois grupos. A grande maioria das espécies continentais não se conformam a qualquer dos ecomorfos caribenhos e; embora diferentes, tanto as espécies caribenhas como as continentais, diferenciam-se principalmente quanto ao comprimento dos membros e, em segundo plano, na largura e número de lamelas e largura e altura do corpo. No espaço morfológico multivariado, as espécies continentais parecem se concentrar em um quadrante do espaço CP1-CP2. De um lado parecem ocupar um espaço menor que as espécies caribenhas, de outro lado é um espaço não ocupado pelas caribenhas. Alguns agrupamentos morfológicos foram observados entre as espécies continentais, e estes são em grande parte incongruentes com a filogenia, sugerindo uma possível existência de alguns ecomorfos típicos dessa radiação continental em *Anolis*.

ABSTRACT

Morphology of a large number of Caribbean and mainland anoles species will be compared and it will be verified on how the phylogenetic signal determines the morphological similarity among species. Previous studies on the similarities and the differences in the evolutionary process of Caribbean and mainland anoles were analyzed.

Results showed a weak presence of the phylogenetic effect in mainland anoles and it is totally absent in Caribbean anoles. The relationship between phylogeny and morphology was different for mainland and Caribbean anoles. The majority of mainland anoles are not morphologically similar to any Caribbean ecomorphs. Although the morphology is different, both sets of anole species were differentiated mainly by limb length and to a less extent by the lamellae number and the width, weight, and height of the pelvic girdle. Some morphological clusters of mainland anoles were observed, and they are incongruent with phylogeny. These findings suggest a possible existence of some typical ecomorphs in mainland radiation.

1.INTRODUÇÃO

O gênero *Anolis* é um clado especioso e ecologicamente diverso entre os lagartos neotropicais, e tem sido considerado como “um sistema modelo para endereçar questões biológicas” (Nicholson 2002). Isso se deve à grande diversificação morfológica e ecológica do gênero *Anolis*, que inclui mais de 150 espécies no Caribe e um número similar em áreas continentais do Neotrópico, desde o sudeste dos Estados Unidos, através da América Central, até a Bolívia e Paraguai, na América do Sul (Irschick *et al.* 1997, Nicholson *et al.* 2005, Zug *et al.* 2001).

Por essa expressiva diversidade tanto na região insular como em áreas continentais, o gênero fornece uma excelente oportunidade para estudos de radiação adaptativa, comparando como o processo se deu nesses dois ambientes distintos (insular e continental). As bases adaptativas da radiação das espécies caribenhas de *Anolis* estão melhor compreendidas – nas quatro grandes ilhas do arquipélago das Antilhas, ou seja, Cuba, Jamaica, Porto Rico e República Dominicana, um processo de evolução convergente levou ao surgimento de formas similares em microhábitats similares, independente das relações filogenéticas entre as espécies. Tais grupos de espécies foram denominados ecomorfos (Williams 1972; Irschick *et al.* 1997; Beuttell & Losos 1999). Seis ecomorfos básicos foram inicialmente reconhecidos: gigante da copa (“crown giant”); anão de galhos (“twig dwarf”); copa-tronco (“crown-trunk”); tronco (“trunk”); tronco-solo (“trunk-ground”); e gramíneas-arbustos (“grass-bush”). Cada classe apresenta determinadas características morfológicas que a distingue entre as demais. Gigante da copa apresenta o maior tamanho do corpo (> 100 mm), com cabeça bem desenvolvida e corpo robusto; anão de galhos possui cabeça longa, corpo e membros curtos; copa-tronco apresenta o segundo maior tamanho do corpo (> 70 mm), cabeça larga, corpo tendendo a ser longo e pernas curtas; classe tronco, juntamente com anão de galhos e gramíneas-arbustos, apresentam

menor tamanho do corpo (< 50 mm), com cabeça e corpo curto; tronco-solo, terceiro maior comprimento do corpo (> 60 mm), com cabeça relativamente curta, corpo curto e delgado, com membros bem desenvolvidos e; arbustos-gramíneas com cabeça moderadamente longa, corpo delgado e cauda longa.

Por outro lado pouca atenção tem sido prestada para o entendimento dos fatores que influenciaram o modo da radiação das espécies continentais. Irschick *et al.* 1997 demonstraram que, ao se comparar um conjunto de espécies continentais e um conjunto de espécies caribenhas, as relações entre morfologia e ecologia são bastante diferentes nas duas regiões. Segundo esses autores, os fatores que promoveram a evolução convergente repetida de certas espécies de *Anolis* em cada uma das quatro grandes ilhas caribenhas, somado às interações com elementos de uma comunidade mais diversa e com um hábitat mais complexo nas áreas continentais, podem ter influenciado a forma da radiação adaptativa apresentada pelos dois conjuntos de espécies. Macrini *et al.* (2003), estendendo essa análise, constataram que uma das características morfológicas chave do gênero, as lamelas infradigitais, também diferiu tanto morfológicamente, como na sua relação com o uso do hábitat, entre as espécies das duas regiões. As espécies caribenhas apresentam lamelas maiores e mais largas em relação a altura do diâmetro do substrato. Esses resultados a princípio indicam que as espécies caribenhas e continentais foram alvo de diferentes pressões seletivas, que resultaram em diferentes morfologia, uso de hábitat, comportamento e modo de vida.

O primeiro passo em um estudo comparativo interespecífico de qualquer aspecto da morfologia é investigar se a similaridade morfológica apresentada pelas espécies está associada ao grau de parentesco entre elas, isto é, o sinal filogenético. A não constatação desse sinal em espécies próximas filogeneticamente é indicativo de mudanças ocorridas a

partir da separação dessas espécies, resultantes de fatores que levaram à sua diferenciação (Blomberg *et al.* 2003; Derrickson & Ricklefs 1988).

O presente estudo compara a morfologia de um número expressivo de espécies caribenhas e continentais de *Anolis*, no intuito de verificar o quanto o sinal filogenético determina a similaridade morfológica entre as espécies, buscando ao mesmo tempo aprofundar as questões levantadas por Irschick *et al.* (1997) e Macrini *et al.* (2003) sobre as similaridades e diferenças nos processos evolutivos dos *Anolis* continentais e insulares.

2.OBJETIVOS

- Comparar as espécies caribenhas e continentais quanto à associação entre similaridade morfológica e filogenética;
- Investigar se as espécies continentais agrupam morfologicamente com as classes dos ecomorfos propostos para o Caribe;
- Analisar as espécies continentais que apresentam similaridade morfológica e verificar se são próximas ou não filogeneticamente.

3.MATERIAL E MÉTODOS

3.1-Sistema de estudo e coleta de dados

Para examinar o sinal filogenético, foram realizadas medidas em 35 espécies continentais e 59 caribenhas do gênero *Anolis* (Apendice 1) e, para investigar as espécies continentais que podem ser classificadas como pertencentes morfológicamente a uma das classes dos ecomorfos, 35 espécies, tanto continentais como caribenhas, foram utilizadas para esse objetivo. Os números de espécies caribenhas nos dois objetivos diferiram porque nem todas as espécies investigadas para o sinal filogenético são classificadas em uma das seis classes de ecomorfos caribenhos. Os caracteres morfológicos mensurados são aqueles identificados, com base em estudos prévios realizados tanto em laboratório como no

campo, como adaptações a diferenças no uso do hábitat em espécies caribenhas (Losos & Miles 2002 e referências aí contidas).

Foram utilizados somente machos adultos para coleta dos dados morfológicos, e nas amostras com um único indivíduo o espécime mensurado geralmente foi um parátipo ou holótipo. Considerou-se adulto aquele indivíduo que apresentou CRC até 1,5 cm menor que o tamanho máximo descrito para a espécie.

Todas as mensurações foram realizadas utilizando paquímetro Mitutoyo, aferição 0,05 mm, seguindo a metodologia adotada por Warheit *et al.* (1999) e Beuttell & Losos (1999). Quinze variáveis foram analisadas: comprimento rostro-cloacal (CRC) (da extremidade do focinho até a margem anterior da abertura da cloaca); comprimento do braço (CB - distância da axila à extremidade do cotovelo); comprimento do antebraço (CAB - do ponto extremo do cotovelo ao ponto médio ventral do pulso); comprimento da mão (CM - do ponto médio ventral do pulso à base do dedo IV); comprimento do dedo IV (CIVM - da extremidade da garra até o ponto de inserção na mão); número de lamelas infradigitais do dedo IV (LID); largura máxima das lamelas infradigitais do dedo IV da mão (LLIVD); largura da cintura pélvica (LCP); altura da cintura pélvica (ACP); comprimento da coxa (CCX - distância da virilha à extremidade do joelho); comprimento da tíbia (CT - do ponto distal do joelho ao ponto médio ventral do pé); comprimento do pé (CP - do ponto médio ventral do calcânhar à base do IV artelho); comprimento do artelho IV (CIVA - do extremo da garra até o ponto de inserção no pé); número de lamelas infradigitais do artelho IV (LIA); largura máxima das lamelas infradigitais do artelho IV (LLIVA) As mensurações foram consideradas reprodutíveis quando mensurações consecutivas num conjunto de 10 indivíduos, alternando-se os exemplares por espécie, diferiram entre si menos de 5%. As variáveis relativas aos membros anteriores e posteriores foram tomadas preferencialmente do lado esquerdo dos lagartos; somente

quando isso não foi possível (por estar danificado ou muito deformado), o lado direito foi utilizado.

3.2-Análises Estatísticas

O valor calculado da média de cada variável para cada espécie foi utilizado nas análises estatísticas. Antes das análises, todas variáveis morfológicas foram log-transformadas (logaritmo decimal), visando buscar a homogeneidade das variâncias entre as variáveis e produzir uma matriz de correlação independente de escalas (Creighton & Strauss 1986; Strauss & Fuiman 1985). No intuito de comparar a forma do corpo, foi realizada a regressão linear de cada variável com o CRC e calculado os resíduos, os quais foram utilizados nas análises subsequentes, removido o efeito do tamanho sobre as variáveis morfológicas.

Para investigar se a relação entre similaridade morfológica e filogenética se comporta da mesma forma entre as espécies continentais e caribenhas, utilizou-se o Teste de Mantel, baseado em permutações, para o qual foram produzidas duas matrizes representando as distâncias entre todos os pares de espécies nas relações morfológicas e filogenéticas. Para construção da matriz de distância morfológica foi aplicada uma Análise de Componentes Principais (ACP). Os dados dos escores das espécies nos quatro primeiros componentes principais contabilizaram 92,68% da variação e foram utilizados para calcular as distâncias euclidianas entre cada par de espécies no espaço morfológico, utilizando-se para tal o programa NTSYS versão 2.0. A matriz de distância patrística foi produzida utilizando metodologia adotada por Harmon *et al.* (2003) e Melville *et al.* (2005), a partir da hipótese filogenética com base molecular proposta por Nicholson *et al.* (2005). As relações filogenéticas no gênero foram reconstruídas através da seqüências alinhadas de DNA, utilizando a metodologia Bayesiana e parsimônia. As hipóteses foram testadas por dois

meios: (1) pela reconstrução da localização do ancestral geográfico para o clado referente a seção beta *Anolis* (“Norops”) utilizando a abordagem bayesiana de Pagel & Iltis (2002) e; (2) por testar os arranjos alternativos da topologia via teste de ranqueamento assinalado de Wilcoxon (Templeton, 1983) e testes de Shimodaira–Hasegawa (Shimodaira & Hasegawa, 1999).

Os comprimentos dos ramos da árvore filogenética, que equivalem às distâncias genéticas entre as espécies, foram cedidos pelos autores do estudo de sistemática. Com base nos valores obtidos das distâncias genéticas, foi calculada a matriz patrística através da similaridade filogenética entre os pares combinados das espécies entre si. Para essas análises foi utilizado TREE Edit V1 (Rambaut & Charleston 2001).

Posteriormente a análise de permutação Mantel foi executada utilizando as duas matrizes de dados. A existência de sinal filogenético em cada um dos grupos (continental e caribenho) foi testada realizando-se 9.999 permutações randômicas das linhas e colunas, gerando uma distribuição z-estatístico equivalente à hipótese nula, a partir da qual calculou-se o valor da probabilidade (p) de a distribuição real dos dados ser randômica. No teste para checar se o sinal filogenético é diferente entre as espécies continentais e caribenhas, foram utilizadas 1000 permutações, sendo que para cada permutação foi atribuído aleatoriamente para cada espécie se essa pertencia à região continental ou caribenha. Foi calculada, em cada um desses conjuntos de dados permutados, a correlação Mantel entre filogenia e morfologia para cada conjunto de espécies, as continentais e as caribenhas, e posteriormente foi comparada a distribuição z dos dados reais com a hipótese nula gerada pelo conjunto de distribuições randômicas.

Na investigação sobre possível similaridade morfológica entre espécies continentais e cada classe de ecomorfo caribenho, foi utilizada metodologia de Losos & de Queiroz (1997). Aplicou-se a Análise de Componentes Principais (ACP) seguindo o mesmo

procedimento da ACP realizada anteriormente para o teste do sinal filogenético, contudo adicionou-se a variável CRC (comprimento rostro-cloacal) para que na análise estejam incluídas as dimensões da forma e do tamanho do corpo dos lagartos. Foi calculado o centróide para cada classe de ecomorfo (grama-arbusto, tronco, tronco-solo, anão de copa, tronco-copa e gigante de copa), baseado nos quatro primeiros componentes principais, os quais contabilizaram 92,90% da variância observada. Para cada grupo de espécies caribenhas de um ecomorfo foram calculadas a distância entre cada espécie e o centróide e as distâncias entre todos os pares de espécies.

Para as espécies continentais foram calculadas a distância para a espécie mais próxima pertencente a um dos ecomorfos e a distância para o centróide mais próximo entre os ecomorfos. Para ser classificada como membro de uma classe de ecomorfo, a espécie continental precisa satisfazer um de dois critérios: (1) estar inserida no espaço morfológico multidimensional, determinado pela ACP, definida pelos membros daquela classe; ou (2) apresentar distância euclidiana para um membro de um dos ecomorfos menor que 0,30. Esse número refere-se à média da distância do vizinho mais próximo (DVP) das espécies do ecomorfo grama-arbusto, que apresentou o menor valor de DVP comparado às demais classes de ecomorfos.

Para determinar se é possível identificar grupos morfológicamente similares entre as espécies continentais adotou-se dois procedimentos: (1) calculou-se as distâncias euclidianas entre os pares de espécies formados pelas combinações das espécies entre si e, delimitou-se os agrupamentos das espécies no espaço morfológico multidimensional, formado pelo CP1xCP2 e CP1xCP3 e; (2) com base nos valores calculados das distâncias euclidianas obtidas no item anterior, aplicou-se a análise de agrupamento UPGMA. Para determinar os potenciais agrupamentos em ambos os procedimentos adotados acima, foi

estipulado o valor de 0,46, valor máximo da distância euclidiana entre os membros de uma classe de ecomorfo (Tabela 2), como parâmetro para delimitar os agrupamentos.

Utilizou-se a hipótese filogenética de Nicholson *et al.* (2005) para determinar se as espécies continentais que são similares morfologicamente, também são próximas filogeneticamente.

4.RESULTADOS

4.1-Sinal Filogenético

A associação entre as relações filogenéticas e a similaridade morfológica entre as espécies continentais de *Anolis* foi marginalmente significativa ($p = 0,06$). Ao contrário, o resultado não foi significativo para o conjunto de dados referente às espécies caribenhas ($p = 0,50$).

A associação entre relação filogenética e similaridade morfológica apresentada em cada grupo de espécies, insular e continental, foi significativamente diferente ($p = 0,01$).

4.2-Similaridade morfológica entre espécies continentais e caribenhas de *Anolis*

Na Análise de Componentes Principais, os quatro primeiros eixos contabilizaram 92,90% da variação (tabela 1). As variáveis que apresentaram maiores cargas no primeiro componente principal foram os comprimentos dos segmentos do membro anterior e posterior (braço, antebraço, mão e dígito IV, coxa, tibia, pé e artelho IV). No segundo componente, o número e largura das lamelas infradigitais do dígito IV e artelho IV, juntamente com a largura e altura do corpo ao nível da cintura pélvica, apresentaram maiores cargas. O número de lamelas do dígito IV e artelho IV, mais a largura e altura do corpo ao nível da cintura pélvica, tiveram maiores valores no terceiro componente. O quarto componente apresentou carga somente para o comprimento rostro-cloacal (CRC).

A lista dos ecomorfos e os valores das distâncias euclidianas para o vizinho mais próximo e para o centróide estão na tabela 2 e a distribuição dos ecomorfos no espaço morfológico baseado nos componentes principais é apresentada na figura 1. Observa-se que cada classe ocupa uma posição única. A respeito do tamanho do corpo (CRC), a única classe que se destaca é o gigante-de-copa. Anão-de-copa, grama-arbusto e tronco possuem CRC similares e um pouco menores que o CRC nos ecomorfos tronco-solo e tronco-copa (Fig. 2).

No exame para determinar quais espécies continentais podem ser associadas a uma das classes de ecomorfos, de acordo com o critério 1, apenas *A. fuscoauratus* e *A. transversalis* classificaram-se como ecomorfo grama-arbusto, porém *A. transversalis* apresenta tamanho maior do que o esperado para essa classe de ecomorfo (figura 3). Conforme o critério 2, *A. uniformis* se agrupou na classe de ecomorfo tronco-solo e *A. sericeus* na classe grama-arbusto (Tabela 3), mas *A. uniformis* é menor do que o esperado para pertencer ao ecomorfo tronco-solo. Assim, apenas duas das 35 espécies continentais estudadas se agrupam morfológicamente com algum dos ecomorfos caribenhos

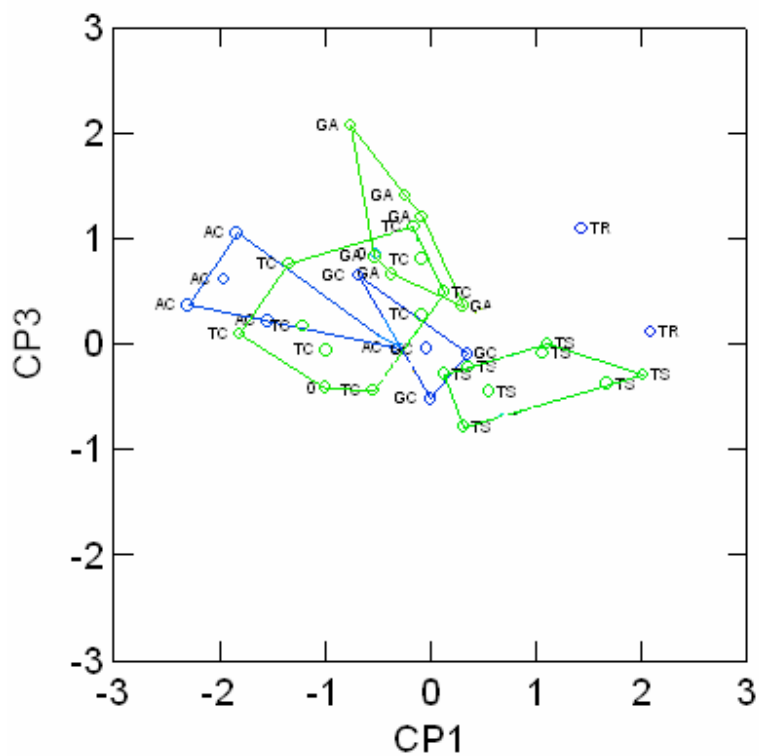
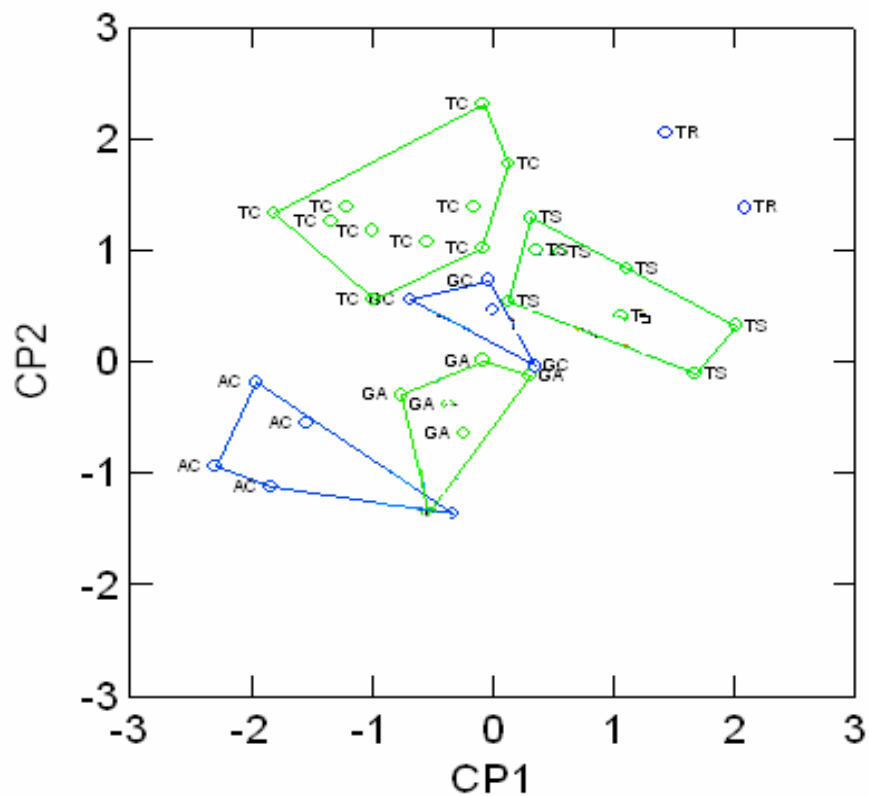
Tabela 1. Resultado da ACP entre espécies continentais e caribenhas – valores das cargas de cada variável nos quatro primeiros componentes principais e porcentagem de variância explicada por cada componente

VARIAVEL	CP1	CP2	CP3	CP4
CRC	0	0	0	1
CB	0.874	0.088	0.126	0
CAB	0.883	0.219	0.100	0
CM	0.707	0.247	-0.199	0
CDIV	0.870	0.138	-0.029	0
NLDIV	-0.305	0.712	0.559	0
LLDIV	-0.259	0.890	-0.052	0
LCP	0.369	0.696	-0.453	0
ACP	0.443	0.629	-0.573	0
CCX	0.927	-0.093	0.257	0
CT	0.951	-0.062	0.207	0
CP	0.950	0.027	0.185	0
CAIV	0.898	0.100	0.188	0
NLAIV	0.381	0.666	0.532	0
LLAIV	-0.211	0.865	0.102	0
% variância	52,45	25,76	8,02	6,67
Σ variância	52,45	78,21	86,23	92,90

Tabela 2. Espécies segundo sua classe de ecomorfo, local de ocorrência e valores das distâncias euclidianas para o vizinho mais próximo (DVP) e para o centróide da classe de ecomorfo à qual pertence (DCENT)

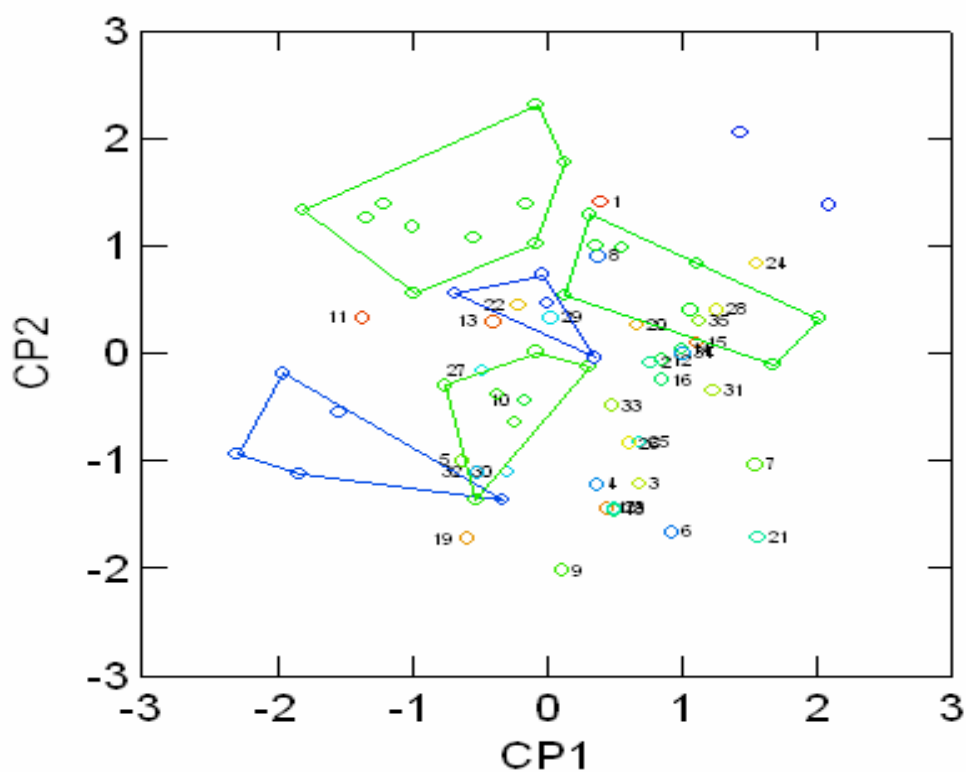
ESPECIE	LOCAL	ECOMORFO	DVP	DCENT
<i>A. cuvieri</i>	Puerto Rico	gigante-de-copa	0.33	0.23
<i>A. equestris</i>	Cuba	gigante-de-copa	0.46	0.51
<i>A. garmani</i>	Jamaica	gigante-de-copa	0.31	0.21
<i>A. ricordii</i>	Haiti	gigante-de-copa	0.31	0.42
<i>A. bahorucoensis</i>	Rep. Dominicana	grama-arbusto	0.33	0.49
<i>A. confusus</i>	Cuba	grama-arbusto	0.33	0.38
<i>A. krugi</i>	Puerto Rico	grama-arbusto	0.34	0.38
<i>A. ophiolepis</i>	Cuba	grama-arbusto	0.23	0.26
<i>A. semilineatus</i>	Rep. Dominicana	grama-arbusto	0.33	0.35
<i>A. vanidicus</i>	Cuba	grama-arbusto	0.23	0.36
<i>A. aliniger</i>	Rep. Dominicana	tronco-copa	0.37	0.39
<i>A. chlorocyanus</i>	Rep. Dominicana	tronco-copa	0.39	0.5
<i>A. coelestinus</i>	Haiti	tronco-copa	0.31	0.26
<i>A. evermani</i>	Puerto Rico	tronco-copa	0.43	0.44
<i>A. isolepis</i>	Cuba	tronco-copa	0.39	0.51
<i>A. maynardi</i>	Ilha de Cayman	tronco-copa	0.42	0.41
<i>A. opalinus</i>	Jamaica	tronco-copa	0.34	0.55
<i>A. porcatus</i>	Cuba	tronco-copa	0.31	0.32
<i>A. singularis</i>	Haiti	tronco-copa	0.37	0.45
<i>A. stratulus</i>	ilhas Britanicas Virgens	tronco-copa	0.35	0.47
<i>A. cooki</i>	Puerto Rico	tronco-solo	0.28	0.3
<i>A. cristatellus</i>	Puerto Rico	tronco-solo	0.41	0.49
<i>A. jubar</i>	Cuba	tronco-solo	0.29	0.35
<i>A. lineatopus</i>	Jamaica	tronco-solo	0.37	0.54
<i>A. longitibiali</i>	Rep. Dominicana	tronco-solo	0.36	0.28
<i>A. marcanoi</i>	Rep. Dominicana	tronco-solo	0.36	0.37
<i>A. sagrei</i>	Cuba	tronco-solo	0.28	0.33
<i>A. strahmi</i>	Rep. Dominicana	tronco-solo	0.35	0.57
<i>A. distichus</i>	Bahamas	tronco	0.46	0.52
<i>A. loysiana</i>	Cuba	tronco	0.46	0.52
<i>A. angusticeps</i>	Cuba	anao-de-copa	0.33	0.43
<i>A. insolitus</i>	Rep. Dominicana	anao-de-copa	0.33	0.47
<i>A. occultus</i>	Puerto Rico	anao-de-copa	0.36	0.42
<i>A. placidus</i>	Rep. Dominicana	anao-de-copa	0.41	0.62
<i>A. valenciennes</i>	Jamaica	anao-de-copa	0.39	0.32

Figura 1. Posição dos ecomorfos no espaço morfológico definido pela Análise de Componentes Principais. (AC = anão-de-copa, GA = grama-arbusto, GC = gigante-de-copa, TC = tronco-copa, TR = tronco, TS = tronco-solo)



Os espaços ocupados pelos ecomorfos anão-de-copa e tronco-copa, em especial, são destituídos de espécies continentais, enquanto diversas espécies continentais ocupam espaços distantes daqueles associados aos ecomorfos caribenhos. Para esses espaços, a morfologia dessas espécies tende a apresentar, em primeiro plano, um corpo com membros bem desenvolvidos e, em segundo plano, com número moderadamente baixo de lamelas infradigitais, que também são relativamente finas, comparadas com aquelas apresentadas pelas caribenhas.

Figura 3. Posição das espécies continentais no espaço morfológico. Os polígonos encerram o espaço ocupado por cada classe de ecomorfo caribenho. A numeração das espécies segue a tabela 3



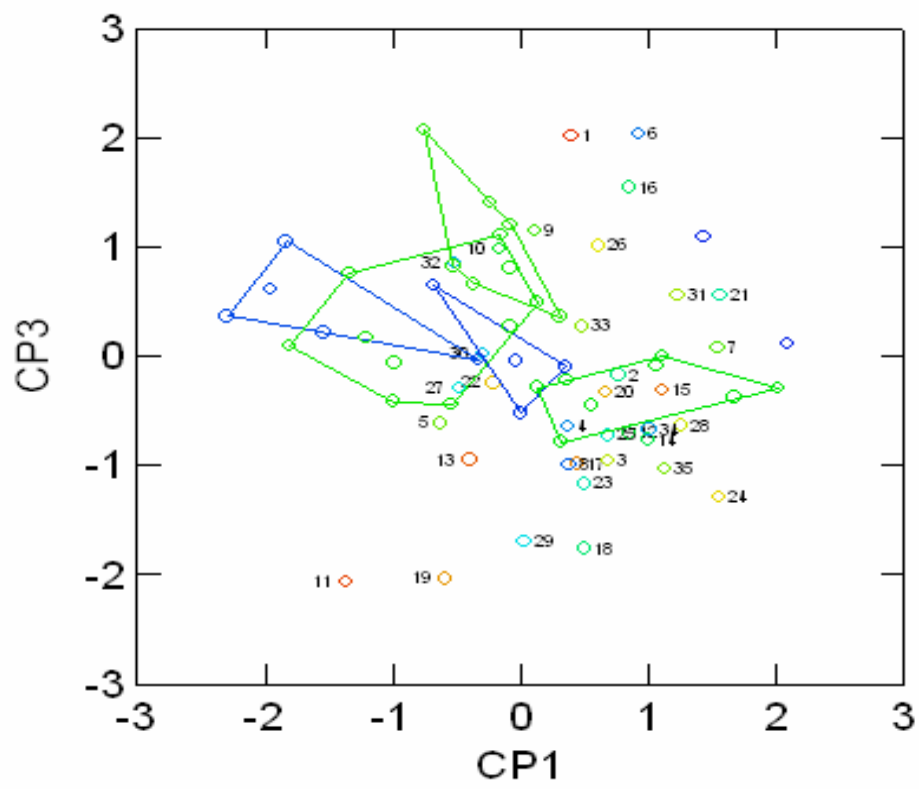


Tabela 3. Espécies continentais: distâncias euclidianas baseadas na análise morfológica e classificação em um dos ecomorfos caribenhos

ESPÉCIE	Distância vizinho mais próximo	Distância centróide mais próximo	Classificação morfológica
(1) <i>A. agassi</i>	TS 0,87	TS 1,03	
(2) <i>A. altae</i>	GC 0,54	GC 0,69	
(3) <i>A. aquaticus</i>	GA 0,82	GA 0,93	
(4) <i>A. auratus</i>	GA 1,30	GA 1,54	
(5) <i>A. biporcatus</i>	GA 0,52	GA 0,70	
(6) <i>A. bitectus</i>	GA 0,81	GA 0,89	
(7) <i>A. capito</i>	TS 0,78	TS 0,89	
(8) <i>A. crassulus</i>	TS 0,52	TS 0,72	
(9) <i>A. frenatus</i>	AC 1,10	AC 1,16	
(10) <i>A. fuscoauratus</i>	GA 0,88	GA 1,02	GA
(11) <i>A. heteroderma</i>	TC 0,94	TC 1,26	
(12) <i>A. humilis</i>	TS 0,63	TS 0,69	
(13) <i>A. intermedius</i>	GC 0,65	GC 0,70	
(14) <i>A. isthmicus</i>	TS 0,53	TS 0,75	
(15) <i>A. lemurinus</i>	TS 0,34	TS 0,30	
(16) <i>A. limifrons</i>	GA 0,51	GA 0,72	
(17) <i>A. lionotus</i>	AC 0,82	TS 0,97	
(18) <i>A. meridionalis</i>	AC 0,98	AC 1,34	
(19) <i>A. microtus</i>	GC 1,29	GC 1,40	
(20) <i>A. nebuloides</i>	TS 0,77	TS 0,85	
(21) <i>A. nitens tandai</i>	TS 1,16	TS 1,48	
(22) <i>A. ortonii</i>	TC 0,66	TC 0,98	
(23) <i>A. oxylophus</i>	AC 0,80	TS 1,14	
(24) <i>A. pachypus</i>	TS 0,54	TS 0,53	
(25) <i>A. poecilopus</i>	TS 0,63	TS 0,73	
(26) <i>A. polylepis</i>	AC 0,68	TG 0,85	
(27) <i>A. punctatus</i>	TC 0,62	TC 0,83	
(28) <i>A. purpurgularis</i>	TS 0,35	TS 0,35	
(29) <i>A. quercorum</i>	GC 0,81	GC 0,84	
(30) <i>A. sericeus</i>	GA 0,21	GA 0,68	GA
(31) <i>A. trachyderma</i>	TS 0,63	TR 0,90	
(32) <i>A. transversalis</i>	GA 1,10	GA 1,23	GA
(33) <i>A. tropidogaster</i>	TS 0,52	TS 0,56	
(34) <i>A. tropidonotus</i>	TS 0,62	TS 0,58	
(35) <i>A. uniformis</i>	TS 0,27	TS 0,29	TS

4.3-Similaridade morfológica entre espécies continentais de *Anolis*

Os quatro primeiros componentes da ACP realizada somente para as espécies continentais contabilizaram 80,04% da variação. Observou-se um padrão relativamente similar àquele encontrado para a ACP de todas as espécies, ou seja, as mesmas variáveis repetiram as maiores cargas nos quatro primeiros componentes (tabela 4). Por essa

particularidade, foi realizada uma outra ACP somente com as espécies caribenhas, para verificar se as mesmas variáveis contribuiriam para a diferenciação morfológica entre os dois conjuntos de espécies. Os dados demonstraram que o mesmo padrão ocorre para as espécies caribenhas (Anova entre os escores dos quatro primeiros componentes principais: CP1 (F= 0,006; p = 0,94); CP2 (F = 0,005; p = 0,94); CP3 (F = 0,000; p = 0,99); CP4 (F = 0,001; p = 0,98). Algumas diferenças, porém, foram observadas, particularmente na importância do comprimento da mão e altura e largura do corpo ao nível da cintura pélvica em CP1 (tabela 4).

Tabela 4. ACPs sobre os resíduos das variáveis e o comprimento rostro-cloacal das espécies continentais e das espécies caribenhas (negrito) de *Anolis*

Variáveis	CP1	CP2	CP3	CP4	CP1	CP2	CP3	CP4
CRC	0	0	0	-1,00	0	0	0	1,00
CB	0,826	0,080	0,225	0,00	0,864	-0,081	0,078	0,00
CAB	0,866	0,147	0,064	0,00	0,929	-0,038	0,150	0,00
CM	0,771	0,172	-0,253	0,00	0,321	0,372	0,194	0,00
CDIV	0,795	0,266	-0,242	0,00	0,877	-0,012	0,002	0,00
NLDIV	-0,253	0,786	0,275	0,00	-0,246	0,838	-0,333	0,00
LLDIV	-0,296	0,872	0,005	0,00	0,133	0,860	0,362	0,00
LCP	0,052	0,618	-0,581	0,00	0,516	0,704	0,274	0,00
ACP	0,013	0,440	-0,784	0,00	0,641	0,381	0,234	0,00
CCX	0,937	0,015	0,182	0,00	0,910	-0,286	-0,148	0,00
CT	0,936	-0,022	0,136	0,00	0,940	-0,245	-0,161	0,00
CP	0,922	-0,003	0,024	0,00	0,947	-0,140	-0,244	0,00
CAIV	0,891	0,190	-0,020	0,00	0,882	-0,077	-0,359	0,00
NLAIV	-0,073	0,582	0,695	0,00	-0,083	0,634	-0,732	0,00
LLAIV	-0,333	0,835	0,046	0,00	0,294	0,722	-0,020	0,00
% Variância	39,21	20,83	13,33	6,67	48,02	21,40	8,06	6,67
Σ Variância	39,21	60,04	73,37	80,04	48,02	69,42	77,48	85,54

Com base nas distâncias euclidianas entre as espécies (tabela 5), foram identificados os seguintes agrupamentos e pares de espécies, que foram demarcados no espaço morfológico multivariado formado pelos componentes principais I e II e I e III, que, por sinal, não demonstraram formação nítida de agrupamentos de espécies: (A) *A. altae*, *A. humilis*, *A. tropidogaster* e *A. uniformis*; (B) *A. aquaticus*, *A. lionotus*, *A. oxylophus* e *A. poecilopus*; (C) *A. crassulus* e *A. nebuloides*; (D) *A. intermedius*, *A. ortonii* e *A. quercorum*; (E) *A. lemurinus* x *A. isthmicus* e; (F) *A. limifrons* e *A. polylepis* (figura 4).

Tabela 5. Espécies continentais: distâncias euclidianas baseadas na análise morfológica realizada pela ACP (somente pares que apresentaram valores menor ou igual a 0,46)

<i>A. altae</i> x <i>A. humilis</i>	0,29
<i>A. altae</i> x <i>A. isthmicus</i>	0,40
<i>A. altae</i> x <i>A. tropidogaster</i>	0,09
<i>A. altae</i> x <i>A. uniformis</i>	0,28
<i>A. aquaticus</i> x <i>A. lionotus</i>	0,42
<i>A. aquaticus</i> x <i>A. poecilopus</i>	0,44
<i>A. crassulus</i> x <i>A. nebuloides</i>	0,44
<i>A. humilis</i> x <i>A. tropidogaster</i>	0,26
<i>A. humilis</i> x <i>A. uniformis</i>	0,17
<i>A. intermedius</i> x <i>A. quercorum</i>	0,25
<i>A. intermedius</i> x <i>A. ortonii</i>	0,30
<i>A. isthmicus</i> x <i>A. lemurinus</i>	0,39
<i>A. limifrons</i> x <i>A. polylepis</i>	0,35
<i>A. lionotus</i> x <i>A. oxylophus</i>	0,25
<i>A. lionotus</i> x <i>A. poecilopus</i>	0,36
<i>A. oxylophus</i> x <i>A. poecilopus</i>	0,42
<i>A. ortonii</i> x <i>A. quercorum</i>	0,17
<i>A. tropidogaster</i> x <i>A. uniformis</i>	0,20

Na figura 5 é apresentado o dendograma obtido pela análise de UPGMA, demonstrando os agrupamentos hierarquicamente, com base nas distâncias euclidianas calculadas.

Figura 4. Distribuição das espécies continentais no espaço morfológico baseado no I e II componentes principais. Os números equivalem à numeração das espécies na tabela 3

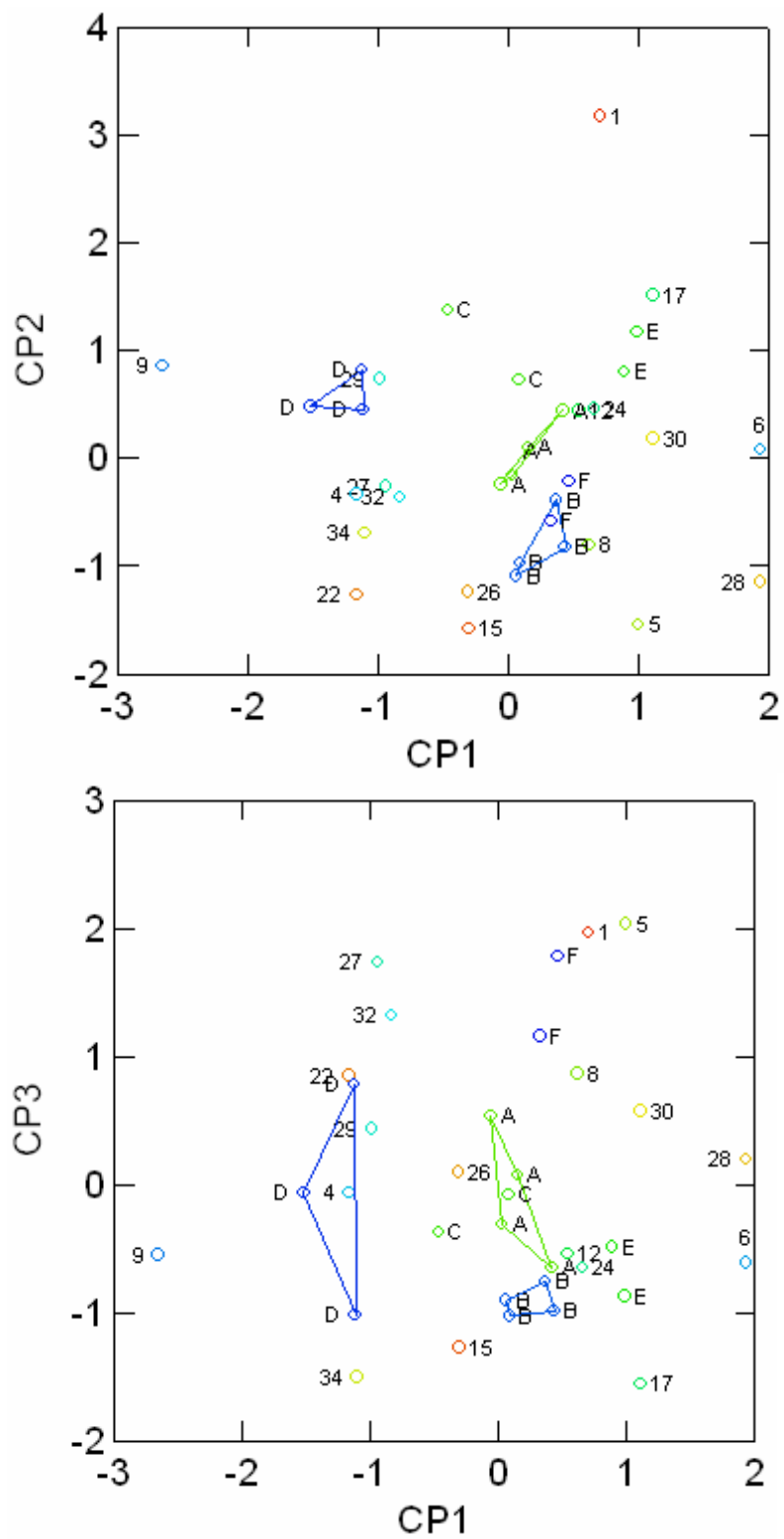
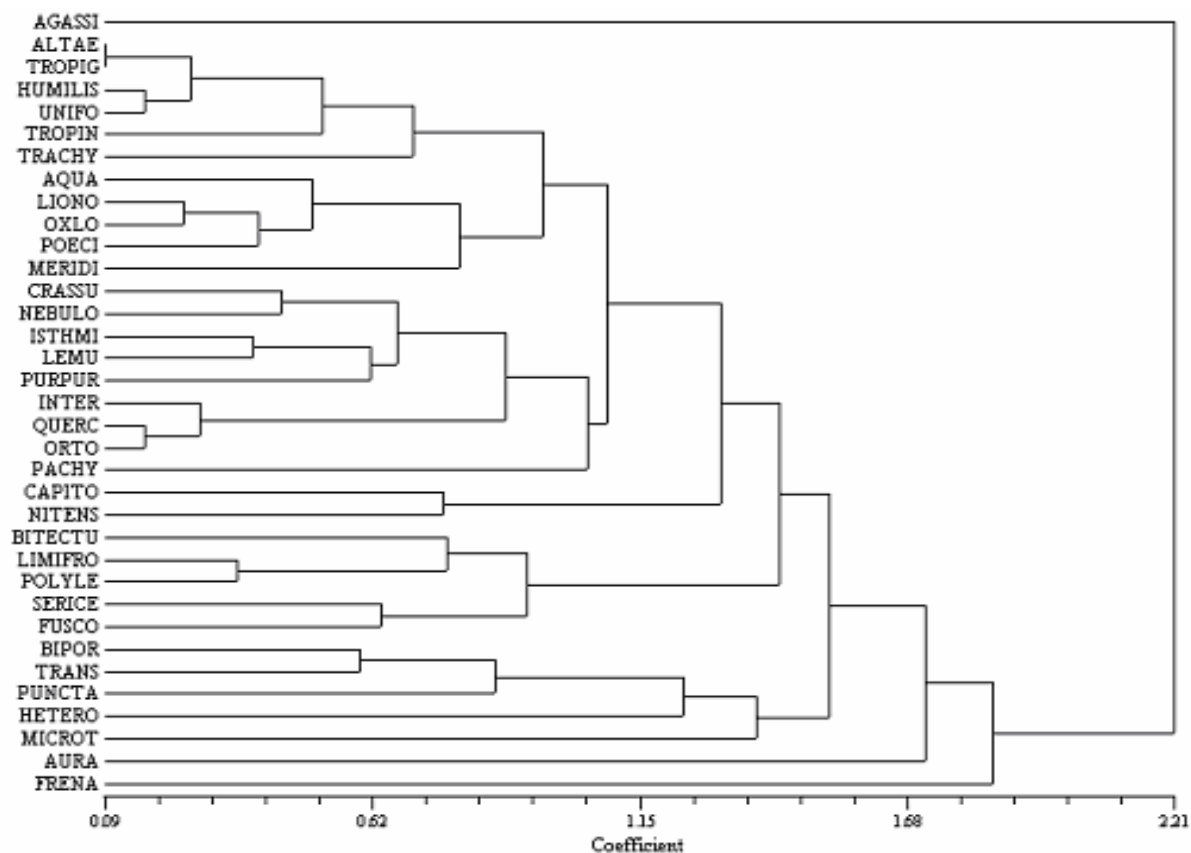
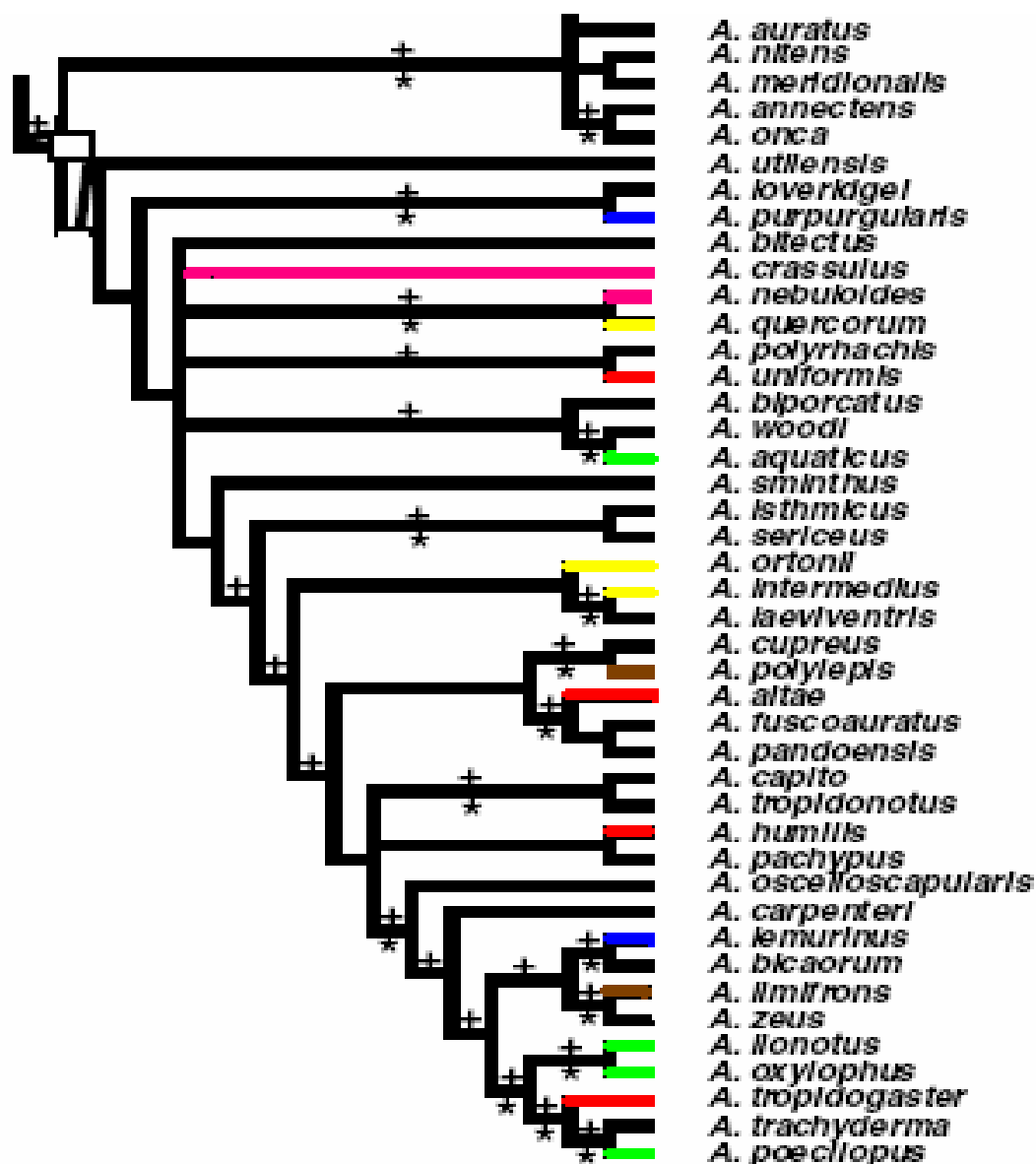


Figura 5. Dendograma obtido pela UPGMA, baseado nas distâncias euclidianas da morfologia das espécies continentais de *Anolis*



Todos esses agrupamentos envolvem espécies da radiação continental do grupo *Norops*, seção beta *Anolis*. A similaridade morfológica entre as espécies não reflete, na maioria dos casos, afinidades filogenéticas, considerando-se a filogenia de Nicholson *et al.* (2005). As exceções são *A. intermedius* e *A. ortonii*, *A. crassulus* e *A. nebuloides*, e *A. lionotus* e *A. oxylophus* (figura 6).

Figura 6. Segmentos parciais da árvore filogenética de Nicholson *et al.* (2005) para as espécies continentais de *Anolis*. Os agrupamentos foram definidos de acordo com os valores das distâncias euclidianas. (Vermelho) *A. altae*, *A. humilis*, *A. tropidogaster* e *A. uniformis*; (Verde) *A. aquaticus*, *A. lionotus*, *A. oxylophus* e *A. poecilopus*; (Rosa) *A. crassulus* e *A. nebuloides*; (amarelo) *A. ortonii*, *A. intermedius* e *A. quercorum*; (azul) *A. lemurinus* x *A. purpurularis*; (Marrom) *A. limifrons* e *A. polylepis*



5. DISCUSSÃO

O presente estudo analisou a morfologia externa de lagartos do gênero *Anolis*, que apresenta extensa radiação tanto nas áreas continentais como áreas insulares caribenhas, localizadas na região do Neotrópico (Zug *et al.* 2001). Em termos gerais, conforme estudos anteriores (Williams 1972, 1983; Andrews 1979; Pounds 1988, Losos 1995; Irschick *et al.* 1997), os resultados demonstraram uma divergência morfológica entre as espécies de

Anolis nas duas regiões. Em primeiro lugar, as análises mostraram que as espécies caribenhas e continentais não se comportam da mesma forma em termos de associação entre similaridade morfológica e filogenética, e que nas espécies continentais o sinal filogenético, embora fraco, está presente, ao contrário do observado para as espécies caribenhas. Adicionalmente, os resultados sobre possíveis similaridades morfológicas entre as espécies continentais e as classes dos ecomorfos caribenhos demonstraram que a maioria das espécies não se conforma a qualquer desses ecomorfos, como observado previamente pelos estudos de Macrini *et al.* (2003) e Irschick *et al.* (1997). As espécies continentais ocupam espaços ora periféricos aos espaços morfológicos definidos pelas classes de ecomorfos caribenhos, ora desprovidos de quaisquer espécies caribenhas classificadas como ecomorfos. Da mesma forma que Irschick *et al.* (1997), observou-se a ausência de espécies continentais adjacentes ao espaço morfológico definido pelo ecomorfo anão-de-copa. Há portanto uma diferenciação evidente no espaço multidimensional morfológico ocupado por esses dois grupos de espécies.

Apesar das espécies continentais e caribenhas ocuparem áreas parcialmente distintas no espaço multidimensional, os caracteres morfológicos mais importantes na diferenciação entre as espécies em cada um dos grupos foram praticamente os mesmos – comprimento dos membros e, em segundo plano, largura e número de lamelas infradigitais. A largura e altura da cintura pélvica foi também importante entre as espécies caribenhas, enquanto o comprimento da mão foi mais importante para as espécies continentais. Esses dados não diferem muito daqueles encontrados por Irschick *et al.* (1997) e Macrini *et al.* (2003).

Quando focalizamos as espécies continentais, alguns grupamentos podem ser candidatos a ecomorfos, embora não tão bem delimitados no espaço como no caso das espécies caribenhas. Considerando a filogenia proposta por Nicholson *et al.* (2005), cinco grupos de espécies dentro da radiação continental de “*Norops*” parecem convergir morfolologicamente, de forma independente das relações filogenéticas entre elas. Esses dados, portanto, sugerem a possibilidade de existirem alguns ecomorfos típicos dessa radiação continental, conforme postulado também por Vitt *et al.* (2003b) e Irschick *et al.* (1997). Um desses agrupamentos de espécies morfolologicamente similares, constituído por *A. aquaticus*, *A. lionotus*, *A. oxylophus* e *A. poeciolopus*, representam espécies semi-aquáticas. Leal *et al.* (2000) já haviam proposto uma possível evolução convergente para explicar a similaridade entre essas espécies, o que está de acordo com os resultados ora encontrados.

6. CONCLUSÃO

Os resultados mostraram que as espécies caribenhas e continentais não se comportam da mesma forma em termos de associação entre similaridade morfológica e relações filogenéticas, e que nas espécies continentais o sinal filogenético, embora fraco, está um pouco mais presente que nas espécies caribenhas.

Como demonstrado em estudos prévios, foi observado que as espécies continentais, com poucas exceções, não se enquadram à morfologia dos ecomorfos caribenhos.

Dentro da radiação continental de um grupo da secção beta *Anolis*, “*Norops*”, os dados revelaram que a relação de similaridade entre várias espécies não está associada com suas relações filogenéticas, sugerindo, portanto, uma possível existência de alguns ecomorfos típicos dessa radiação continental.

RESUMO

Neste capítulo, será investigado, utilizando uma abordagem filogenética, se a variação morfológica correlaciona com diferenças na ecologia apresentadas por 19 espécies continentais de *Anolis*, e será examinado o quanto tais relações coincidem com aquelas encontradas nos ecomorfos caribenhos. Em especial, será verificado como caracteres morfológicos relativos à proporção corporal e número de lamelas se correlacionam com a altura e diâmetro do substrato em dezenove espécies continentais. O estudo demonstra que aspectos sutis da morfologia e características estruturais do hábitat estão associados, e os caracteres morfológicos das espécies continentais de *Anolis* analisados apresentaram correlação principalmente com a altura do substrato ocupado por elas. Tanto o comprimento dos membros como a cintura (altura e largura) correlacionaram-se negativamente com a altura do substrato, enquanto o número e largura das lamelas no dedo IV correlacionaram-se positivamente com a altura do substrato. Apenas a largura das lamelas do dedo IV e do artelho IV mostrou correlação (positiva) com o diâmetro do substrato. Esses dados confirmam estudos prévios e contrapõem-se ao que ocorre com as espécies caribenhas de *Anolis*. Nestas observa-se uma clara correlação entre o comprimento dos membros e a massa corpórea com o diâmetro do substrato, sendo as correlações com a altura do substrato menos evidentes. Implicações biomecânicas forneceram a base funcional para algumas dessas correlações, mas outras necessitam de explicações. O estudo reforça a necessidade de conhecimentos de mais atributos ecológicos das espécies, para uma investigação da presença de ecomorfos nas espécies continentais de *Anolis*.

ABSTRACT

We investigate the relationship between morphology and ecology among 19 mainland anoles in a phylogenetic framework, and we examine how such relationships were similar to those found in Caribbean ecomorphs. We verify how morphological characters relate to body proportions and lamellae number, and how they are correlated with perch diameter and perch height for the mainland anoles. The study showed that subtle traces of morphology and structural characteristics of habitat are related, and some analyzed morphological characters presented correlation mainly with perch height. The limb length and the width and height of the pelvic girdle are correlated negatively with perch height, while lamellae number and width of the fourth finger are correlated positively with perch height. Only lamellae width in the fourth finger and fourth toe are correlated positively with perch diameter. This data confirms previous studies and contrasts with studies done on Caribbean anoles. Biomechanical implications provide a functional basis for some of these correlations, but others remain to be explained. A better knowledge of ecological attributes is necessary to investigate the presence of ecomorph in mainland anoles species.

1.INTRODUÇÃO

Os estudos com répteis Squamata têm sido, até agora, os mais representativos nas pesquisas no que tange os estudos em ecomorfologia. Enfocando particularmente as demandas da estrutura do habitat sobre a locomoção e a morfologia associada, diversos estudos desde a década de sessenta tem examinado as correlações ecológicas da diversidade morfológica em vários grupos de lagartos, p.ex., 30 espécies de lagartos da família Phrynosomatidae, os gêneros da família Lacertidae (*Acanthodactylus*, *Adolfus*, *Algyroides*, *Eremias*, *Gallotia*, *Heliobolus*, *Holaspis*, *Ichnotropis*, *Lacerta*, *Mesalina*, *Ophisops*, *Podarcis* e *Takydromus*) , e os generos *Tropidurus*, *Ctenotus*, *Anolis*, *Niveoscincus*, *Liolaemus*, *Bothrops*, *Bradypodion*, *Brookesia*, *Calumma*, *Chamaeleo* e *Furcifer* (Collete 1961; Pianka 1969; Jaksic, Nunez & Ojeda 1980; Pianka 1986; Scheibe 1987; Pounds 1988, Losos 1990, Miles 1994, Irschick *et al.* 1997, Vitt *et al.* 1997, Vanhooydonck & Van Damme 1999, Zani 2000, Kohlsdorf *et al.* 2001). Esses estudos encontraram, com poucas exceções, uma variedade de correlações ecomorfológicas, por exemplo, em *Niveoscincus*, longos membros e corpo robusto estão relacionados com habitats de vegetação aberta (Melville & Swain 2000); em *Tropidurus*, tibia curta está relacionada com ambientes fechados e pés longos com habitats arenosos (Kohlsdorf *et al.* 2001); em camaleões, cauda longa, membros longos e cabeça pequena estão relacionados com habitat arbóreo (Bickel & Losos 2002) e; em Phrynosomatinae, membros longos e pelve larga estão correlacionados com ambiente aberto de chão (Herrel *et al.* 2002).

O gênero *Anolis* fornece uma excelente oportunidade de realizar estudos ecomorfológicos, porque diversificou morfológica e ecologicamente tanto na região insular do Caribe como nas áreas continentais do Neotrópico (Irschick *et al.* 1997; Losos & Miles 2002; Macrini *et al.* 2003). Além disso, vários estudos recentes (p.ex., Nicholson *et al.* 2005; Poe 2004) têm levado a um melhor entendimento de sua filogenia.

As espécies caribenhas de *Anolis* constituem a obra prima da ecomorfologia, porque nas quatro grandes ilhas do arquipélago das Antilhas (Cuba, Jamaica, Porto Rico e Republica Dominicana) ocorrem espécies morfológica e ecologicamente similares, ainda que não sejam, necessariamente, as mais próximas filogeneticamente (Losos 1990, 1992; Irschick *et al.* 1997; Beuttell & Losos 1999). Esses grupos de espécies, resultantes de processos de evolução convergente (Losos 1990; Irschick *et al.* 1997), foram denominados ecomorfos (Williams 1972, 1983).

Em relação ao conhecimento atual da ecomorfologia das espécies de *Anolis* das áreas continentais, somente dois estudos foram realizados. Primeiro, Pounds (1988), estudando uma comunidade de *Anolis* em florestas na Costa Rica, verificou que tanto a variação na forma como no tamanho do corpo estão associadas com a variação no uso do microhábitat. Segundo, Irschick *et al.* (1997), comparando diferentes espécies de *Anolis* de áreas continentais e insulares, demonstraram que as relações entre morfologia e ecologia são diferentes entre os dois conjuntos de espécies. Nas espécies continentais o número de lamelas infradigitais da terceira e quarta falanges do artelho IV está associado à altura do substrato e o comprimento da cauda está correlacionado negativamente ao diâmetro do substrato. Por sua vez, entre as espécies caribenhas, tanto o comprimento do membro anterior como a massa corpórea estão associados positivamente com o diâmetro do substrato, enquanto que os comprimentos do membro posterior e da cauda estão relacionados negativamente à altura do substrato. Um melhor entendimento sobre essas questões é ainda necessário, assim como analisar essas relações à luz das hipóteses filogenéticas mais recentes.

2.OBJETIVOS

O presente estudo visa aprofundar a questão sobre as relações entre morfologia e ecologia nas espécies continentais de *Anolis* e o quanto tais relações coincidem com aquelas encontradas nos ecomorfos caribenhos. Em especial, será verificado como caracteres morfológicos relativos à proporção corporal e número de lamelas se correlacionam com a altura e diâmetro do substrato em diversas espécies continentais.

3.MATERIAL E MÉTODOS

Entre as espécies de *Anolis* continentais foram escolhidas 19 espécies sul e centro-americanas que apresentam, já documentada em estudos, uma considerável variação ecológica e morfológica, e que estão incluídas no estudo filogenético de Nicholson *et al.* (2005). Entre as espécies, um sub-grupo do conjunto total de espécies amostradas no capítulo anterior, incluem-se formas arborícolas, semi-arborícolas, terrestres e semi-aquáticas, representando, portanto, um conjunto de espécies propício para se testar uma possível relação entre morfologia e ecologia.

Foram medidos 17 indivíduos machos adultos de *Anolis auratus* Daudin, 1802; 13 *A. fuscoauratus* Duméril & Bibron, 1837; 19 *A. nitens* (Wagler, 1830); 20 *A. ortonii* Cope, 1869; 15 *A. punctatus* Daudin, 1802; 03 *A. frenatus* (Cope, 1899); 19 *A. trachyderma* Cope, 1876; 05 *A. lemurinus* (Cope, 1861b); 17 *A. biporcatus* (Wiegmann, 1834a); 06 *A. capito* (W. Peters, 1863b); 17 *A. humilis* (Peters, 1863b); 13 *A. limifrons* (Cope, 1862c); 06 *A. oxylophus* (Cope, 1875); 13 *A. tropidonotus* (Peters, 1863); 25 *A. uniformis* (Cope 1885), 9 *A. altae* (Dunn, 1930), 6 *A. intermedius* (Peters, 1863), 14 *A. polylepis* (Peters, 1873), e 5 *A. sericeus* (Hallowell, 1856).

A procedência do material utilizado na coleta de dados morfológicos foi a mesma, quando possível, do material objeto do estudo ecológico. Boa parte do material relativo às espécies que habitam a Amazônia brasileira está disponível na coleção herpetológica do

Museu Paraense Emílio Goeldi. O restante do material analisado da Amazônia brasileira foi emprestado da coleção herpetológica do Sam Noble Museum of Natural History, Oklahoma, e do Museu de Zoologia da USP. O material analisado concernente às espécies da América Central e do Sul, fora o Brasil, está depositado nos seguintes museus: National Museum of Natural History – Smithsonian Institution, Museum of Comparative Zoology, Florida Museum of Natural History e University of Texas at Arlington (Apêndice 1).

As características ecológicas utilizadas nesse estudo, definidas como variáveis estruturais do hábitat, segundo Rand (1964) e Irschick *et al.* (1997), são o diâmetro e a altura do substrato. Essas duas características são tradicionais em estudos de ecomorfologia desde o estudo de Rand (1964), e têm sido utilizadas em estudos com *Anolis* que enfocam o dimorfismo sexual (Fleming & Hooker, 1975), a competição intra e interespecífica (Schoener 1968, Schoener & Gorman 1968), e a segregação de espécies (Losos & Irschick 1996; Irschick & Losos 1998; Schulte *et al.* 2004). Os valores da média do diâmetro e altura do substrato em relação ao solo foram coligidos da literatura.

Todas as medidas da morfologia externa dos lagartos foram realizadas utilizando paquímetro Mitutoyo, aferição 0,05 mm, seguindo a metodologia adotada por Warheit *et al.* (1999) e Beuttell & Losos (1999). Quinze variáveis foram analisadas: (1) comprimento rostro-cloacal (CRC) (da extremidade do focinho até a margem anterior da abertura da cloaca); (2)- comprimento do braço (CB) (distância da axila à extremidade do cotovelo); (3) comprimento do antebraço (CAB) (do ponto extremo do cotovelo ao ponto médio ventral do pulso); (4) comprimento da mão (CM) (do ponto médio ventral do pulso à base do dedo IV); (5) comprimento do dedo IV da mão (CDIV) (da extremidade da garra até o ponto de inserção na mão); (6) número de lamelas infradigitais do dedo IV (NLDIV); (7) largura máxima das lamelas infradigitais do dedo IV (LLDIV); (8) largura do corpo na altura da cintura pélvica (LCP); (9) altura do corpo na altura da cintura pélvica (ACP); (10)

comprimento da coxa (CCX) (distância da virilha à extremidade distal do joelho); (11) comprimento da tíbia (CT) (da extremidade distal do joelho ao ponto médio ventral do pé); (12) comprimento do pé (CP) (do ponto médio ventral do calcanhar à base do artelho IV); (13) comprimento do artelho IV (CAIV) (do extremo da garra até o ponto de inserção no pé); (14) número de lamelas infradigitais do artelho IV (NLAIV); e (15) largura máxima das lamelas infradigitais do artelho IV (LLAIV).

As mensurações foram consideradas reprodutíveis quando mensurações consecutivas num conjunto de 10 indivíduos, alternando-se os exemplares por espécie, diferiram entre si menos de 5%.

As mensurações dos membros anteriores e posteriores foram tomadas preferencialmente do lado esquerdo dos lagartos; somente quando isso não foi possível (por estar danificado ou muito deformado), o lado direito foi utilizado.

Os valores da média de cada variável morfológica em cada espécie foram utilizados nas análises subseqüentes (Tabela 1). Todas as variáveis morfológicas foram log-transformadas (logaritmo decimal), visando buscar a redução da assimetria das variáveis originais e tornar suas variâncias homogêneas (Creighton & Strauss 1986; Strauss & Fuiman 1985).

Para remover o efeito do tamanho sobre a forma do corpo, foi feita uma análise de regressão linear das variáveis morfológicas sobre o comprimento rostro-cloacal (CRC) e utilizado os resíduos dessas variáveis nas análises subseqüentes. O CRC tem sido usado por vários autores (Losos 1994; Vitt et al. 1997; Irschick *et al.* 1997) como representando o tamanho do corpo, sendo sua interpretação mais simples do que a de uma variável composta, tal como o primeiro eixo de uma análise de componentes principais.

Uma Análise de Componentes Principais (ACP) baseada na matriz de correlação foi empregada sobre os resíduos contabilizados das variáveis morfológicas para reduzir a

dimensionalidade dos dados e verificar se as espécies estudadas podem ser separadas em grupos de acordo com sua morfologia.

3.1-Correlação entre morfologia e ecologia

A Análise de Correlação Canônica (ACC) foi empregada para obter o grau de similaridade da posição das espécies nos espaços morfológico e ecológico. Segundo Miles & Ricklefs (1984) a ACC busca, através da rotação do espaço delimitado pelas coordenadas das espécies baseado em um conjunto de dados (morfológicos, por exemplo), maximizar a correlação com as coordenadas correspondentes em um espaço determinado por um segundo conjunto de dados (ecológicos, por exemplo).

Nos estudos com espécies caribenhas de *Anolis*, verificou-se que na maioria das classes de ecomorfos, exceto “anão-de-copa”, a variação interespecífica do tamanho do corpo dos lagartos estava associada com a variação no diâmetro e altura do substrato utilizado (Losos 1990a; 1994). Dessa forma tornou-se convencional retirar o efeito do tamanho do corpo sobre as duas variáveis estruturais do hábitat, a fim de facilitar a interpretação da associação entre morfologia e ecologia. No presente estudo, a altura do substrato se correlacionou significativamente com o tamanho do corpo dos lagartos ($F=6,68$ e $P=0,007$), enquanto a correlação entre o diâmetro do substrato e o tamanho do corpo não foi significativa ($F=2,83$ e $P=0,09$). Ainda assim, optou-se por remover o efeito do tamanho do corpo sobre as duas variáveis ecológicas, de forma similar ao realizado com as variáveis morfológicas.

3.2-Método Filogenético Comparativo

Uma vez que espécies filogeneticamente próximas não podem ser consideradas unidades independentes na análise estatística, foi utilizado um método estatístico que contabiliza as relações filogenéticas entre os táxons, o “método dos contrastes independentes” (Felsenstein 1985, 1988). Esse método é o mais utilizado para analisar a

correlação evolutiva entre caracteres quantitativos (Diniz Filho 2000). O método requer uma topologia filogenética específica e o conhecimento do comprimento das ramificações. Ele assume que cada ancestral hipotético em uma árvore filogenética tem dois clados descendentes e que o grau de diferença entre dois táxons terminais reflete a quantidade de evolução desde sua divergência no cladograma e pode ser resumido pelo contraste. Esse contraste é independente das mudanças evolutivas que podem ter ocorrido em outro ancestral hipotético em um nóculo da árvore. Para realização do método foi empregado o programa PDAP (PHENOTYPIC DIVERSITY ANALYSIS PROGRAM). Dentro desse programa foi utilizado o PDTREE (Garland *et al.* 1993) para exibir a árvore filogenética (Nicholson *et al.* 2005), editar os arranjos necessários de exclusão de espécies que não estavam contidas na filogenia e calcular os contrastes independentes para as variáveis morfológicas e ecológicas. Após cálculo dos contrastes pelo programa PDAP, esses valores foram padronizados, isto é, dividido pela raiz quadrada da sua variância (desvio-padrão), para posteriormente serem utilizados na análise de correlação canônica. Das 19 espécies analisadas foram obtidos 18 contrastes independentes.

Para verificar se as espécies se agrupam no espaço ecológico, analisou-se sua distribuição no espaço definido pelo diâmetro e altura dos substratos.

4.RESULTADOS

Na tabela 1 e 2 estão os valores da média das variáveis morfológicas e ecológicas (diâmetro e altura dos substratos) para as 19 espécies continentais de *Anolis*. Os valores das médias do diâmetro e altura dos substratos foram retirados de D’Cruze (2005), Vitt *et al.* (2003b), Savage (2002), Vitt *et al.* (2001), Irschick *et al.* (1997), Losos *et al.* (1991), Lee (1980), Fitch (1973a, b) e Andrews (1971).

Os resultados da ACP da morfologia com os dados ajustados para o tamanho do corpo estão na tabela 3. Os quatro primeiros eixos contabilizaram 87,06% da variação. Somente esses quatro primeiros componentes foram considerados, porque o componente 5 apresentou baixa porcentagem de variância. As variáveis que apresentaram maiores autovalores no primeiro componente foram os segmentos do membro anterior (comprimentos do braço, antebraço, e dígito IV, com exceção do comprimento da mão), e segmentos do membro posterior (comprimentos da coxa, tíbia, pé e artelho IV). No segundo e terceiro componentes, somente a largura das lamelas infradigitais do dígito IV e artelho IV, e a largura e altura do corpo ao nível da cintura pélvica tiveram maiores cargas.

Tabela 2. Dados ecológicos - diâmetro (DIAM) e altura (ALT) do substrato - das 19 espécies de *Anolis* continentais estudadas. Os números referem-se à média (número de indivíduos observados; desvio padrão)

ESPÉCIE	DIAM (cm)	ALT (m)
(1) <i>A. altae</i>	10 (14; 1,2)	0,68 (14; 0,5)
(2) <i>A. auratus</i>	0,40(11; 0,2)	0,40 (15; 0,2)
(3) <i>A. biporcatus</i>	7,90 (5; 3,7)	1,40 (5; 0,7)
(4) <i>A. capito</i>	20,10 (19; 13,1)	0,90 (26; 0,90)
(5) <i>A. frenatus</i>	20,80 (19; 2,4)	2,60 (11; 0,4)
(6) <i>A. fuscoauratus</i>	9,60 (51; 4,4)	1,00 (62; 0,9)
(7) <i>A. humilis</i>	110,00 (2; 47,7)	0,40 (5; 0,3)
(8) <i>A. intermedius</i>	10 (25; 1,3)	1,6 (17; 0,6)
(9) <i>A. lemurinus</i>	2,32 (18; 0,37)	0,632 (18; 0,44)
(10) <i>A. limifrons</i>	8,20 (11; 5,1)	0,90 (11; 0,4)
(11) <i>A. nitens</i>	13,6 (13; 3,3)	0,50 (13; 0,3)
(12) <i>A. ortonii</i>	31,30 (7; 22,6)	1,20 (7; 0,6)
(13) <i>A. oxylophus</i>	9,00 (53; 8,8)	0,60 (65; 0,4)
(14) <i>A. polylepis</i>	1,1 (27; 0,3)	1,15 (27; 0,4)
(15) <i>A. punctatus</i>	20,30 (15; 19,3)	4,90 (16; 3,5)
(16) <i>A. sericeus</i>	8,5 (22; 1,3)	1,14 (14; 1,1)
(17) <i>A. trachyderma</i>	11,90 (18; 8,8)	1,10 (32; 0,9)
(18) <i>A. tropidonotus</i>	7,60 (34; 0,2)	0,75 (34; 0,7)
(19) <i>A. uniformis</i>	2,76 (17; 0,2)	0,30 (17; 0,1)

Tabela 3. Porcentagem da variação e autovalores das variáveis morfológicas nos quatro primeiros componentes principais (CP1, CP2, CP3, CP4)

VARIÁVEL	CP1	CP2	CP3	CP4
CRC	0,01	-0,03	0,01	1,00
CB	0,72	0,14	0,21	-1
CAB	0,73	0,12	0,23	0,04
CM	0,48	0,35	0,11	0,05
CDIV	0,75	0,38	0,01	0,03
NLDIV	-0,41	0,30	0,34	-0,03
LLDIV	-0,37	0,82	0,07	0,05
LCP	0,18	0,38	-0,77	-0,03
ACP	0,35	0,36	-0,88	-0,09
CCX	0,95	0,33	0,17	0,05
CT	0,97	0,27	0,12	0,04
CP	0,94	0,22	0,09	-0,09
CAIV	0,87	0,47	0,04	-0,01
NLAIV	-0,53	0,47	0,17	-0,04
LLAIV	-0,46	0,95	0,11	0,04
EIGEN-VALUES	7,85	2,56	1,98	0,78
% Variance	52,72	18,13	10,07	6,14
Σ Variance	52,72	70,85	80,92	87,06

4.1-Análise de Correlação Canônica para os valores calculados dos contrastes independentes

Na tabela 4 estão os valores do contrastes independentes calculados para as variáveis morfológicas (componentes principais 1, 2, 3 e 4), e para as duas variáveis ecológicas (diâmetro e altura do substrato), considerando todas variáveis sem o efeito do tamanho do corpo. O resultado da análise de correlação canônica para os contrastes das variáveis morfológicas e ecológicas foi significativa (Wilks' $\lambda = 0,077$, $F = 5,378$, $P = 0,01$). A correlação canônica foi de 0,78 ($\chi^2 = 19,99$; $df = 8$). Na análise da correlação canônica entre os contrastes independentes das variáveis morfológicas e ecológicas, somente o primeiro eixo canônico foi significativa ($p < 0,05$), e o segundo eixo marginalmente significativa (tabela 5). Os valores da redundância indicam que a morfologia explicou 41,34% da ecologia, e a ecologia explicou 24,92% da morfologia.

A tabela 6 apresenta a quantidade de variação em cada variável explicada pelos eixos canônicos da correlação morfologia-ecologia, através da análise dos contrastes independentes. A primeira variável canônica morfológica está correlacionada negativamente com a altura do substrato. A VC1 ecológica apresenta alta carga para o CP1 e CP3, indicando que a altura do substrato esta ligado com as características dos membros e da cintura pélvica..

Tabela 4. Valores dos contrastes independentes sobre as variáveis ajustadas para o tamanho do corpo

Contraste 1 (CP1)	Contraste 2 (CP2)	Contraste 3 (CP3)	Contraste 4 (CP4)	Contraste 5 (Diâmetro)	Contraste 6 (altura)
0,265	-0,046	-0,284	-0,871	-0,312	0,048
-0,09	-1,468	-0,5	3,485	-1,525	-2,286
-1,877	-0,097	-0,782	0,621	-0,212	0,121
1,455	0,571	-0,867	-0,566	0,63	0,274
-0,534	-0,802	0,37	-0,764	0,274	0,966
-1,02	-0,737	1,23	-0,802	-0,585	0,327
0,425	-0,173	-0,824	0,101	1,213	1,046
-1,676	0,572	-0,346	-0,287	-0,925	0,75
0,639	1,339	-0,548	-0,728	0,588	0,259
0,599	-0,394	1,976	0,068	-0,8	0,259
1,803	-1,45	-0,784	-0,976	0,208	-0,823
-1,347	0,779	0,659	-0,032	-0,032	1,124
-0,051	-1,11	-2,284	-0,193	0,283	-0,408
0,226	-0,833	0,808	-0,99	-1,725	-0,852
-1,731	1,136	-0,443	0,261	-0,794	1,784
-1,133	-1,815	0,004	-0,555	-0,728	0,358
1,052	0,238	0,352	-0,276	-0,398	0,456
0,555	1,01	-0,917	0,73	1,647	-2,199

Com base nesses resultados e no intuito de entender mais detalhadamente as correlações entre morfologia e ecologia nas espécies em estudo, foram calculadas as correlações de Pearson entre as variáveis morfológicas e as duas variáveis estruturais do hábitat. Os dados demonstraram que os comprimentos do antebraço, pé, artelho IV, largura e altura do corpo ao nível da cintura pélvica estão correlacionados negativamente com a altura do substrato, e o número e largura das lamelas no dígito IV estão relacionados positivamente com a altura do substrato. Enquanto que somente a largura das lamelas no dígito IV e artelho IV estão correlacionados positivamente com o diâmetro do substrato. Esses dados da correlação de Pearson tendem a espelhar o padrão obtido na análise de correlação canônica, considerando-se que o diâmetro dos substratos esteja ligado relativamente com a largura das lamelas infradigitais.

A fim de permitir a comparação com outros estudos, foram calculadas também as correlações entre as variáveis morfológicas, com as variáveis ecológicas utilizando-se o comprimento total dos membros anterior e posterior. Considerou-se aqui o membro inteiro como a somatória de seus elementos. Além das similaridades observadas nas correlações entre características das lamelas e cintura pélvica, verificou-se que ambos os membros estão correlacionados negativamente com a altura do substrato (tabela 7).

Tabela 5. Resumo da Análise de Correlação Canônica utilizando os valores dos contrastes independentes ajustados para o tamanho do corpo

Variável Canônica	Correlação Canônica	R ²	X ²	Df	P
1	0.78	0.60	19.99	8	0.01
2	0.60	0.36	6.57	3	0.09

Tabela 6. Variância (R²) explicada pelos eixos das correlações canônicas utilizando as correlações dos contrastes independentes para os dados morfológicos e ecológicos

MORFOLOGIA-ECOLOGIA		
	ECOLOGIA	
	VC 1	VC 2
MORFOLOGIA CP 1	0,71	-0,001
MORFOLOGIA CP 2	0,27	-0,69
MORFOLOGIA CP 3	-0,57	0,38
MORFOLOGIA CP 4	0,32	0,19

MORFOLOGIA		
ECOLOGIA	VC1	VC2
DIAMETRO	-0,17	-0,73
ALTURA	-0,97	-0,35

Tabela 7. Valores do r (Pearson) da correlação entre as variáveis morfológicas e ecológicas (considerando os dois conjuntos de dados) (as correlações em negrito são significante a $p < 0,05$) (cmant = comprimento do membro anterior; cpost = comprimento do membro posterior; D= diâmetro; A= altura)

	Cb	Cab	cm	cdiv	nldiv	Lldiv	lcp	aep	Ccx	Ct	Cp	Caiv	nlaiv	Llaiv
D	-0,07	0,232	0,24	0,16	0,09	0,52	0,27	0,20	0,06	0,05	-0,08	0,05	-0,07	0,57
A	-0,34	-0,50	-0,18	-0,46	0,55	0,46	-0,46	-0,51	-0,38	-0,43	-0,56	-0,48	0,41	0,39
		Cmant			nldiv	lldiv	lcp	aep		Cpost		Caiv	nlaiv	Llaiv
D		0,10			0,09	0,51	0,26	0,20		0,02			-0,07	0,57
A		-0,47			0,55	0,46	-0,46	-0,51		-0,49			0,41	0,39

5.DISSCUSSÃO

Apesar de Irschick *et al.* (1997) ter investigado a relação entre morfologia e ecologia em espécies continentais de *Anolis*, sem considerar o contexto histórico, pois o efeito filogenético não foi observado, porque os dados das relações filogenéticas das espécies, disponíveis na época do estudo, eram limitados e incongruentes, o presente estudo

investigou uma possível relação entre morfologia e ecologia em um número maior de espécies, utilizando o método filogenético comparativo.

Os caracteres morfológicos das espécies continentais de *Anolis* aqui analisados apresentaram correlação principalmente com a altura do substrato ocupado por elas. Tanto o comprimento dos membros como a cintura (altura e largura) correlacionaram-se negativamente com a altura do substrato, enquanto o número e largura das lamelas no dedo IV correlacionaram-se positivamente com a altura do substrato. Apenas a largura das lamelas do dedo IV e do artelho IV mostrou correlação (positiva) com o diâmetro do substrato. Esses dados estão de acordo com o encontrado por Irschick *et al* (1997) e contrapõem-se ao que ocorre com as espécies caribenhas de *Anolis*. Nestas observa-se uma clara correlação entre o comprimento dos membros e a massa corpórea com o diâmetro do substrato, sendo as correlações com a altura do substrato menos evidentes.

A maioria dos estudos correlacionando morfologia e ecologia em *Anolis* trabalhou com o comprimento total dos membros (Collete 1961; Losos 1990, 1994; Irschick *et al.* 1997). Analisando separadamente os diversos segmentos, apenas o antebraço e o dedo IV, no membro anterior, e o pé e o artelho IV, no membro posterior, apresentaram correlação significativa (e negativa) com a altura do substrato.

Esses resultados indicam que, nas espécies continentais, as espécies que ocupam substratos mais altos tendem a apresentar dedos com lamelas em maior número e mais largas, antebraço, pés e dedos mais curtos, e corpo mais delgado, quando comparado com as espécies que utilizam substratos mais baixos. Por outro lado, espécies que utilizam substratos de maior diâmetro tendem a apresentar lamelas infradigitais mais largas que aquelas que utilizam substratos mais finos.

Com base nas relações ecomorfológicas encontradas nas espécies continentais de *Anolis*, foi possível tecer as seguintes implicações biomecânicas envolvidas: (1) nas

espécies que ocupam substratos mais altos, conseqüentemente mais finos, o corpo mais delgado, juntamente com os pés mais curtos, dão ao animal uma forma aerodinâmica mais adequada para o equilíbrio (Sinervo & Losos 1991, Losos & Irschick 1996), somado a uma maior capacidade de aderência ao substrato, promovida pelo grande número de lamelas bem largas localizadas nos dedos, ajudando o animal a não cair e; (2) sabe-se que as lamelas contém milhares de estruturas microscópicas queratinizadas, em forma de fio de cabelo, as setas (Macrini *et al.* 2003), dessa forma, nas espécies que utilizam substratos de maior diâmetro, as lamelas infradigitais mais larga contém maior número de estruturas microscópicas, as setas, as quais, por sua vez, aumentam a força adesiva das lamelas, possibilitando o animal movimentar em um substrato de superfícies largas.

Estudos prévios (Lister 1976, Moermond 1979, Vanhooydonck & Van Damme 1999) sugeriram que os ecomorfos possam ser o resultado de processos evolutivos específicos ao contexto ecológico insular. Irschick *et al* (1997) e Pounds (1988) buscaram explicar o porquê das relações ecomorfológicas em *Anolis* continentais serem diferentes daquelas encontradas para as espécies caribenhas. Segundo esses autores, as espécies continentais vivem em um hábitat estruturalmente mais complexo e estão expostos a uma competição interespecífica mais intensa. Inserido nesse contexto ecológico, *Anolis* não é mais o “ator principal” de uma comunidade de lagartos, como ocorre nas ilhas caribenhas, mas um lagarto a mais em uma comunidade mais complexa.

Finalmente, o presente estudo, apoiando proposta de Pounds (1988), aponta a necessidade do conhecimento tanto de mais atributos ecológicos, como o próprio conhecimento detalhado das estruturas dos microhábitas utilizados pelas espécies, para ter mais subsídios na investigação da presença de ecomorfos nas espécies continentais de *Anolis*.

6.CONCLUSÃO

O presente estudo confirma estudo prévio, que encontrou relações entre morfologia e ecologia entre espécies continentais de *Anolis*, e que essas relações ecomorfológicas são distintas daquelas documentadas para as espécies caribenhas.

Infelizmente não foi possível verificar se os agrupamentos morfológicos definidos no capítulo anterior, se comportam da mesma forma no espaço definido pelas duas variáveis ecológicas estudadas. Para esse intuito é necessária tanto realização de estudos ecológicos, uma vez que não existem dados disponíveis para a maioria das espécies continentais, assim como uma hipótese filogenética somente para as espécies continentais.

RESUMO

Neste capítulo, será caracterizado o hábitat e microhábitat ocupados por *Anolis auratus*, *A. fuscoauratus* e *A. ortonii*, em duas localidades da Amazônia brasileira. Adicionalmente será verificado se as correlações entre morfologia e ecologia, edencontradas no capítulo anterior, podem ser verificadas nas três espécies, e, finalmente, buscará entender como essas características influenciam no desempenho locomotor de cada uma dessas espécies. Os dados desse trabalho mais os dados disponíveis revelam que *Anolis fuscoauratus* vive tanto em áreas de mata tanto de terra firme, como de igapó e matas secundárias. Vive em ambientes onde a luz solar é filtrada pela vegetação, assim como em ambiente sombreado. Utiliza preferencialmente substratos, em geral troncos finos de árvores, galhos e ramos, troncos e galhos caídos em clareiras e cipós. *Anolis ortonii* habita área aberta dentro da mata de terra firme, seja em clareira natural ou em manchas de vegetação de situação relativamente aberta e matas de várzea. É uma espécie arborícola que utiliza em geral substratos de espessura relativamente maior e que estão mais altos em relação ao solo do que àqueles utilizados por *A. fuscoauratus*. *Anolis auratus* habita área de savana, com os indivíduos permanecendo frequentemente trepados na parte inferior dos troncos de arbustos e sobre e entre a vegetação de gramíneas. As relações ecomorfológicas encontradas no capítulo anterior foram encontradas nessas espécies, e, baseando-se nos modelos biomecânicos, suas características morfológicas podem afetar o desempenho locomotor.

ABSTRACT

We study ecological aspects of the polychrotid lizards *Anolis auratus*, *Anolis fuscoauratus* e *Anolis ortonii*, at two localities in the Brazilian Amazon during winter season from 2004 to 2006. Additionally, we investigate whether ecomorphological correlations found in previous chapter can be confirmed, thus we can understand how these morphological traces can affect performance in these species. The existing related literature and data from this study confirmed that *A. fuscoauratus* lives in forested habitat of terra firme - 'mata de igapo' and 'capoeira'. It is arboreal on tree trunks, limbs and branches as well as vines and fallen trunks or branches, avoids direct sun light during periods of activity. *Anolis ortonii* lives in open area of forested habitat, forest of terra firme and secondary forest, disturbed or undisturbed clearing or grass field with sparse trees. Arboreal on tree trunks, limbs and branches, often on higher and larger substrate than *A. fuscoauratus*. *Anolis auratus* inhabits open formations either natural savanna or perianthropic situations, and it is found frequently low on bush trunk and on and among grasses. Ecomorphological correlations found in previous chapter were confirmed and according to biomechanical models, some morphological traces can affect performance in these species.

1.INTRODUÇÃO

É inquestionável a importância do conhecimento da ecologia se alguém deseja compreender como o plano corpóreo do organismo interage com o ambiente. Conhecer os atributos ecológicos de um organismo possibilita entender porque um determinado caráter morfológico desenvolveu em determinado contexto ambiental, e porque esse traço conferiu vantagem competitiva quando duas espécies ocorrem no mesmo hábitat. Pesquisas relacionando morfologia e uso do hábitat revelam que as diferenças no uso do hábitat estão relacionadas com diferenças na capacidade locomotora, além das diferenças na morfologia dos membros (Verwaijen et al. 2002; Garland & Losos 1994). Dessa forma o hábitat particular utilizado por um organismo é o resultado da interação entre as características daquele organismo e o hábitat no qual ele ocorre.

Estudos com lagartos têm demonstrado que certos atributos ecológicos dos lagartos, tais como diferentes substratos que variam em diâmetro e altura em relação ao solo, densidade da vegetação, e outros aspectos da estrutura do hábitat, correlacionam com aspectos da morfologia (Ruibal 1961; Rand 1964; Schoener & Gorman 1968; Williams 1972; Jaksic et al. 1980). Por exemplo, espécies de lagartos que vivem em áreas abertas tendem a apresentar membros posteriores relativamente longos (Vanhooydonck et al. 2000; Garland & Losos 1994) e membros anteriores curtos (Losos 1990). Ao contrário, espécies com habilidade para trepar tendem a apresentar membros curtos e corpo achatado dorso-ventralmente (Pounds 1988; Sinervo & Losos 1991; Miles 1994). Entre lagartos das espécies caribenhas de *Anolis*, há uma forte correlação entre o diâmetro do substrato e comprimento dos membros. Espécies que utilizam substratos grossos apresentam membros proporcionalmente maiores do que aquelas que utilizam substratos mais finos (Losos 1990).

Entre as nove espécies de *Anolis* que habitam a Amazônia brasileira; três espécies, *A. auratus*; *A. fuscoauratus* e *A. ortonii*, apresentam variação tanto na ecologia como na morfologia. *Anolis fuscoauratus* é um lagarto ágil, de corpo relativamente delgado e membros longos, com lamelas infradigitais bem desenvolvidas. Ocorre em áreas de matas de terra firme, matas de igapó e matas secundárias (Avila-Pires 1995; Vitt *et al.* 2003). Parece ser a mais generalista na preferência do microhabitat. Pode ser encontrada em troncos finos, galhos e ramos de árvores e arbustos, cipós e periodicamente utiliza o chão, galhos e troncos caídos em clareiras (Avila-Pires 1995; Vitt *et al.* 2003). *Anolis ortonii*, apresenta corpo mais robusto, com membros relativamente mais curtos e lamelas infradigitais mais largas que em *A. fuscoauratus*. A espécie é mais comum em áreas relativamente abertas, como borda de matas primárias, matas secundárias, clareiras naturais e artificiais nas matas, algumas áreas cultivadas, parques e jardins. É considerada arborícola, ocorrendo sobre a vegetação e ocasionalmente no solo. *Anolis auratus*, ao contrário das duas anteriores, habita formações abertas, áreas de campo e savanas, onde é encontrada entre gramíneas e na parte inferior dos troncos de arbustos. É um lagarto de corpo delgado, membros alongados e lamelas infradigitais pouco desenvolvidas (Avila-Pires, 1995).

Em termos da distribuição geográfica, tanto *A. fuscoauratus* como *A. ortonii* estão amplamente distribuídas na Amazônica, ocorrendo também em áreas na mata Atlântica, na zona costeira do Brasil, alcançando ao sul o estado do Espírito Santo. Por sua vez, *A. auratus* ocorre em todo o norte da América do Sul, no norte do Brasil, Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela e Colômbia, alcançando ainda o Panamá, na América Central. Embora as três espécies pertençam ao clado de *Norops* continental, cada uma parece ser mais aparentada a outras espécies da América do Sul ou Central (Nicholson *et al.*, 2005).

Dessa forma, essas três espécies apresentam claras diferenças tanto morfológicas como ecológicas, constituindo um bom modelo para um estudo de caso buscando aprofundar o entendimento sobre as relações entre a morfologia e o hábitat utilizado por espécies de *Anolis* continentais.

2.OBJETIVOS

- Caracterizar o hábitat e microhábitats ocupados por cada espécie;
- Verificar se as correlações entre morfologia e ecologia encontradas no capítulo anterior podem ser verificadas nessas três espécies.
- Entender como essas características influenciam no desempenho locomotor de cada uma dessas espécies.

3.MATERIAL E MÉTODOS

3.1-Áreas de Estudo para coletas de dados ecológicos

-Floresta Nacional de Caxiuanã

O estudo foi desenvolvida na Estação Científica Ferreira Penna (ECPF), localizada na porção nordeste da Floresta Nacional de Caxiuanã, município de Melgaço, Estado do Pará (01° 42' 30" S, 51° 31' 45" W).

-Área de Savana próxima a vila de Alter do Chão, Santarém, Pará

A formação de savana próxima a Alter-do-Chão (2°1'S, 55°00'W) cobre uma área de 53 ha. (530m x 1000m) e está localizada aproximadamente a 28 km a sudoeste da cidade de Santarém, estado do Pará.

3.2-Protocolo de Pesquisa de Campo

Os estudos de campo na Floresta Nacional de Caxiuanã e na área de savana em Alter-do-Chão foram realizados durante o período de chuvas da região, respectivamente de

26 de fevereiro a 14 de maio de 2005 e 03 a 27 de maio de 2006 para a primeira área, e de 28 de março a 14 de abril de 2006 na área de savana.

Na Floresta Nacional de Caxiuanã foram realizadas 10 excursões no total, cada uma com duração de uma semana. As coletas dos dados e dos lagartos ocorreram principalmente na mata de terra firme, mata de igapó, capoeira e campo. Em Alter-do-Chão o trabalho de campo foi contínuo, com duração de 14 dias.

Em ambas áreas nas observações e coletas de dados ecológicos realizados durante o dia, período onde os lagartos em geral estão ativos, foi utilizada a técnica de procura ativa, isto é, caminhadas em trilhas dentro das áreas de matas e andanças ao acaso, por não haver trilhas, na área de savanas. Essa técnica foi utilizada com sucesso em diversos estudos ecológicos sobre os lagartos da Amazônia, realizados por Vitt & Zani (1996), Vitt *et al.* (1997, 1998 e 2002). As trilhas existentes nos plotes devidamente delimitados na ECFP cortam áreas de mata de terra firme, mata de Igapó, área de floresta secundária (capoeira) e área de campo (Figuras 1, 2 e 3) As distâncias entre as trilhas (25-30 metros) e o protocolo de caminhadas ininterruptas realizadas nas áreas acima citadas minimizaram possíveis ocorrências de observações de um mesmo lagarto das espécies em questão. Nas andanças ao acaso na área de savanas (Figura 4), toda área contínua de 53 hectares foi investigada.

O solo e vegetação foram cuidadosamente observados por duas pessoas, geralmente durante 8 horas diárias. Quando observado um lagarto, foram registrados o horário, as condições do tempo e exposição à luz pelo lagarto. Essa exposição teve as seguintes categorias: (1) exposto ao sol; (2) exposto à sombra; e (3) exposto ao sol filtrado, quando as árvores filtram o sol (um mosaico de sol e sombra). Foram coletados os seguintes dados para cada indivíduo observado: tipo de hábitat e se o local do substrato estava localizado em vegetação densa ou aberta.

Figura 1. Área de floresta de terra firme na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)

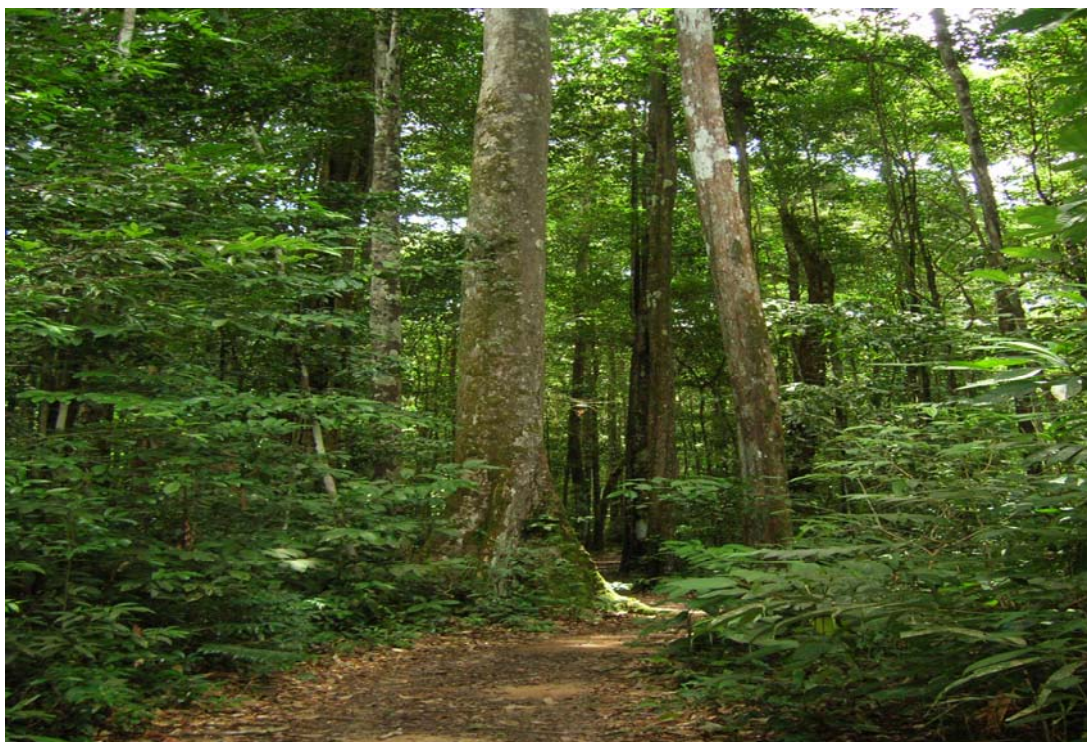


Figura 2. Área de mata de igapó na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)



Figura 3. Área de campo na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)



Figura 4. Área de savana na Vila de Alter do Chão, município de Santarém, PA.



Os lagartos coletados foram depositados na coleção herpetológica do Museu Paraense Emilio Goeldi (Anexo I).

3.3-Protocolo de Coletas de dados Morfológicos

Para cada espécime foram medidas dez variáveis morfológicas: comprimento rostro-cloacal (CRC); comprimentos do braço (CB); antebraço (CAB); mão (CM); e dedo IV (CDIV); comprimentos da coxa (CCX); tibia (CT); pé (CP); artelho IV (CAIV); e número de lamelas do dedo IV (NLDIV; LLDIV) e artelho IV (NLAV; LLAIV). As características morfológicas foram mensuradas somente em machos adultos, animais com CRC semelhante ou próximo ($\pm 2,0$ cm) àquele indicado pela literatura. Todas as medidas foram realizadas com paquímetro digital precisão de 0,05 mm.

Foram calculadas as médias de cada variável morfológica para cada espécie e utilizadas nas análises subseqüentes. Em primeiro lugar, para analisar o tamanho do corpo entre as três espécies, foi comparado o comprimento rostro-cloacal utilizou-se o teste de Anova com a correção de Bonferroni para o nível de significância. Em seguida, todas as variáveis morfológicas foram log-transformadas (logaritmo decimal), visando buscar a redução da assimetria das variáveis originais e tornar suas variâncias homogêneas (Creighton & Strauss 1986; Strauss & Fuiman 1985). Dado a necessidade de considerar a importância do efeito alométrico sobre a forma morfológica, foi empregada a Análise de Regressão linear de cada variável morfológica sobre o comprimento rostro-cloacal (CRC). Os resíduos calculados foram empregados em uma Análise dos Componentes Principais (ACP), e os resultantes escores de cada fator foi comparado com uma Anova 1 Fator.

4.RESULTADOS

Durante o período de estudos na ECFP, que contabilizou 352 hora (os dados por ambiente estão na tabela 1) de procuras por lagartos, foram encontrados 38 *A. fuscoauratus*

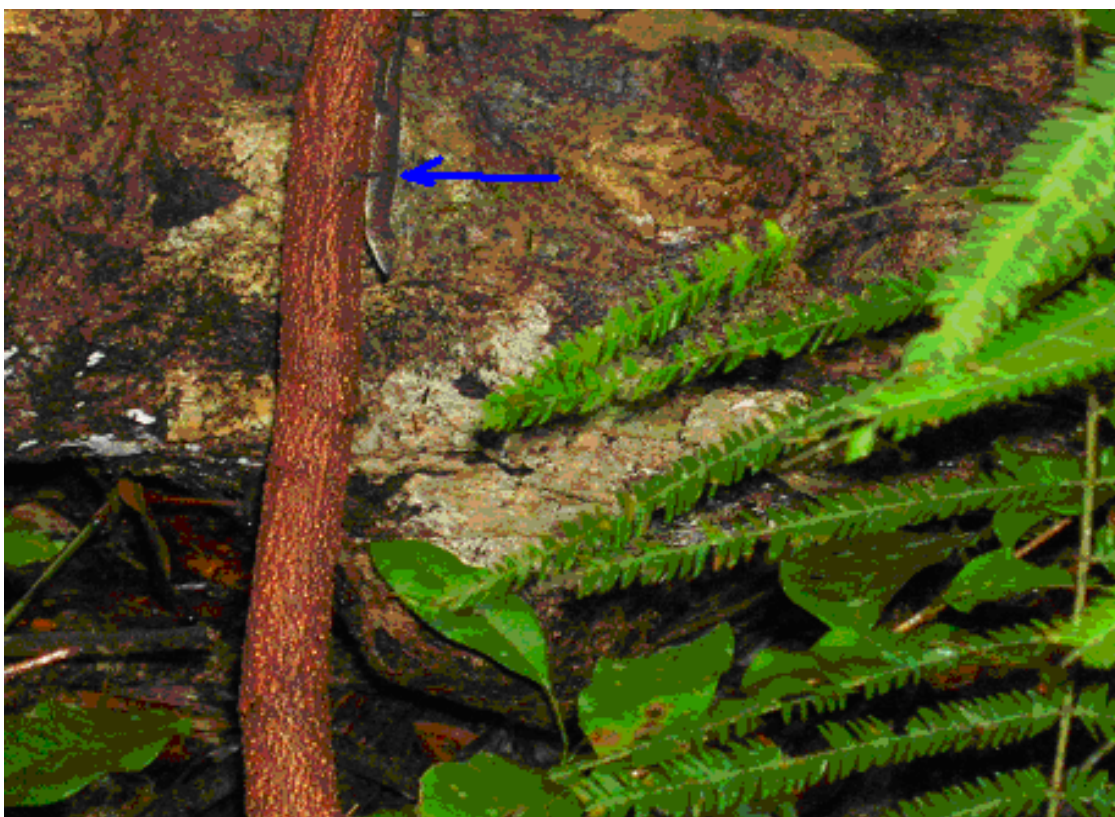
e 18 *A. ortonii* (figura 5). Dos lagartos avistados, foram coletados 15 *A. fuscoauratus* e 10 *A. ortonii*. A maioria dos lagartos foi capturada manualmente em troncos de arbustos e árvores de porte pequeno, cipós, sobre os galhos caídos nas clareiras da mata e sobre as gramíneas.

Os trabalhos de campo na área de savana em Alter-do-Chão foram realizados por duas pessoas, contabilizando 60 hora e 28 minutos por pessoa. Foram observados 41 e coletados 20 *A. auratus*, sendo 1 fêmea adulta, 4 machos adultos, 2 machos jovens e 17 juvenis. Pelo baixo número de amostragem de machos adultos coletados, utilizaram-se também, para obtenção dos dados morfológicos, os indivíduos disponíveis dessa espécie depositados na coleção herpetológica do Museu Paraense Emílio Goeldi. (Anexo 1).

4.1-Hábitat e Microhábitat (diâmetro e altura do substrato)

A figura 6 apresenta o gráfico da porcentagem de lagartos *A. fuscoauratus* que se encontrava em diferentes habitats na área da estação científica Ferreira Pena. Observa-se que a espécie ocupa tanto ambiente em terra firme como área de igapó. Em relação a *A. ortonii* os indivíduos foram encontrados em uma mancha de campo com árvores esparsas e em clareira natural em floresta de terra firme.

Figura 5. Indivíduos das espécies *A. fuscoauratus* (floresta de igapó) e *A. ortonii* (área de campo) na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)



Anolis fuscoauratus



Anolis ortonii

Tabela 1. Dados de esforço amostral em cada ambiente examinado na Estação Científica Ferreira Pena (ECFP)

Ambiente/hora-pessoa	Floresta de terra firme (incluindo clareira natural)	Mata de Igapó	Mata secundária	Área de campo
	78 hora e 15 minutos	38 hora e 10 minutos	29 hora e 45 minutos	8 hora e 10 minutos

A figura 7 apresenta o gráfico da porcentagem de lagartos *A. auratus*, *A. fuscoauratus* e *A. ortonii* encontrados em diferentes microhábitats na floresta Nacional de Caxiuanã e na área de savanas em Alter-do-Chão. Verifica-se que *A. fuscoauratus* e *A. ortonii* compartilham um número maior de microhábitats. Observa-se também que cada espécie utiliza microhábitat específico, por exemplo, somente *A. auratus* foi encontrado sob e entre as moitas de capim e sob folhas caídas no chão. *Anolis fuscoauratus* foi a única espécie que utilizou cipós e *A. ortonii* os galhos nas copas de árvores e arbustos.

A figura 8 ilustra a distribuição dos números de lagartos *A. auratus*, *A. fuscoauratus* e *A. ortonii* encontrados nos diferentes horários ao longo do dia. Em geral as três espécies foram encontradas ativas em todos os períodos de observação. Durante o período compreendido entre 12 e 13 horas encontraram-se mais indivíduos de *A. auratus*, e no período das 11 às 12 horas as espécies *A. fuscoauratus* e *A. ortonii*. Nenhuma espécie foi encontrada após às 17 horas.

Figura 6. Gráfico da porcentagem de lagartos *A. fuscoauratus* encontrados nos hábitat da estação científica Ferreira Pena (ECFP) (MTF = mata de terra firme; Migapó = mata de igapó)

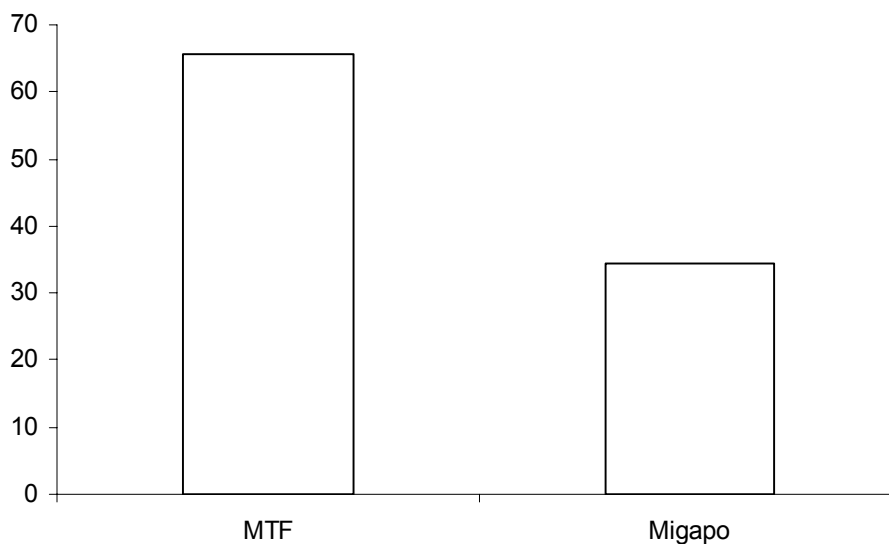


Figura 7. Microhabitats utilizados pelas três espécies de *Anolis* (vermelho = *A. auratus*; azul = *A. fuscoauratus* e; verde = *A. ortonii*)

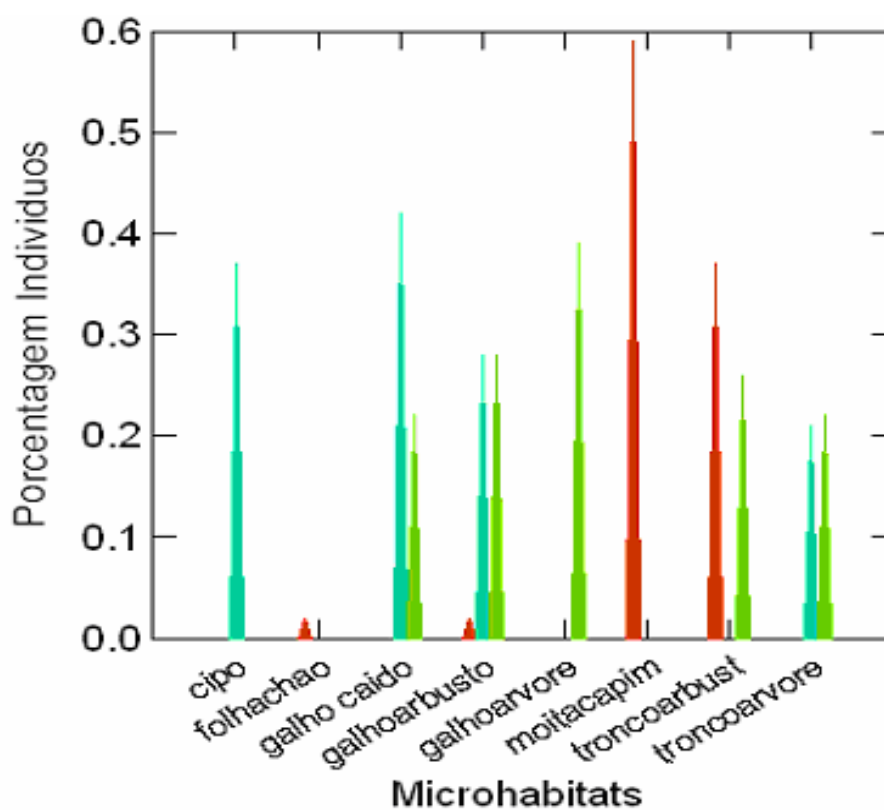
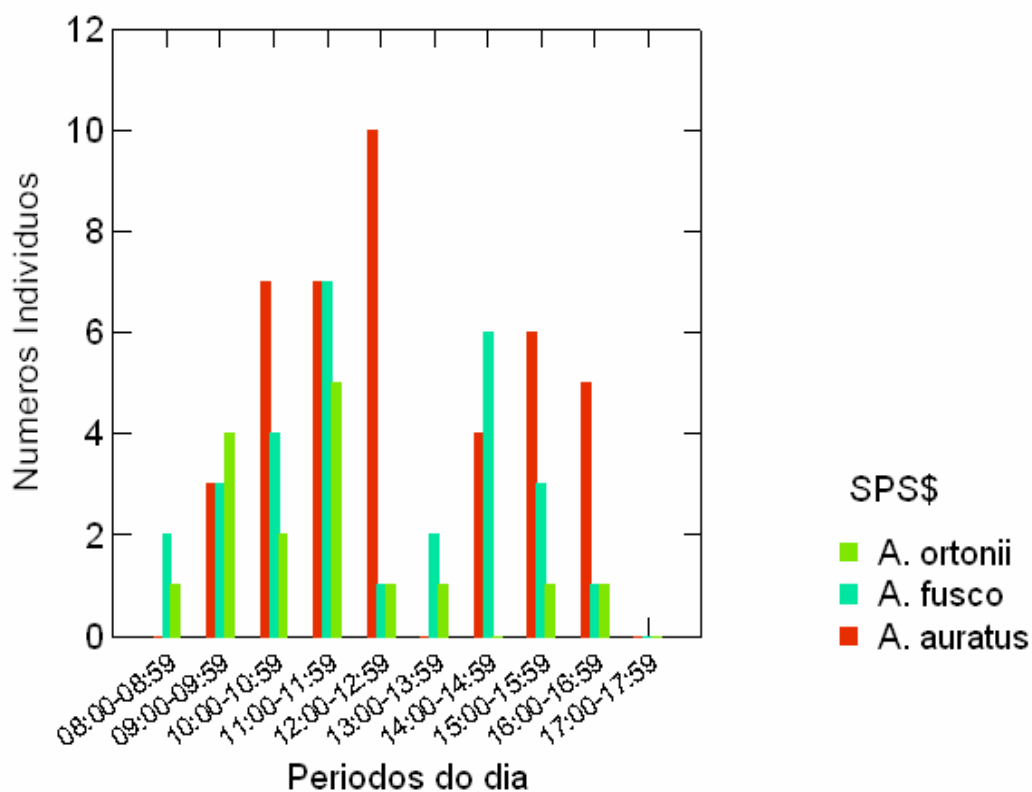


Figura 8. Períodos do dia em que foram observados lagartos *Anolis fuscoauratus* e *A. ortonii* na estação científica Ferreira Pena (ECP) e *A. auratus* na área de savanas em Alter-do-Chão



Em relação à intensidade luminosa do ambiente onde o animal se encontrava, para *A. fuscoauratus* 63,33% estavam sob sol filtrado e 36,67% na sombra. Todos os exemplares de *A. ortonii* foram encontrados no sol. Todos os lagartos observados, de ambas as espécies acima, foram registrados em dias ensolarados ou após a chuva, sendo que nenhum foi observado em dias de chuvas prolongadas. Para *A. auratus*, 88,67% estavam no sol e 11,33% estavam sob sol filtrado.

4.2-Morfometria

As espécies variaram quanto ao comprimento do corpo ($F = 55,266$; $p = 0,001$ – correção de Bonferroni). *A. ortonii* apresentou o maior comprimento do corpo, seguido de *A. auratus* e *A. fuscoauratus*. A tabela 2 apresenta as médias para as demais variáveis

morfológicas e ecológicas (altura e diâmetro dos substratos) de *A. fuscoauratus* (25 indivíduos), *A. ortonii* (15) e *A. auratus* (6).

Tabela 2. Valores das médias das variáveis morfológicas (exceto CRC – valor Máximo) e do diâmetro e altura dos substratos utilizados por *Anolis fuscoauratus*, *A. ortonii* e *A. auratus* Entre parênteses são o número de indivíduos observados (desvio padrão e valor mínimo e máximo encontrado)

Variáveis	<i>A. auratus</i>	<i>A. fuscoauratus</i>	<i>A. ortonii</i>
CRC	48,56	46,72	54,60
CB	6,53	5,84	7,09
CAB	5,65	5,89	7,09
CM	1,61	1,88	1,93
CDIV	4,89	4,80	5,39
NLDIV	15,2	16,43	18,2
LLDIV	0,51	0,74	0,82
LCP	4,95	4,31	5,51
ACP	5,32	4,09	5,24
CCX	9,64	10,49	10,01
CT	9,33	10,16	9,51
CP	5,72	4,84	4,42
CAIV	8,73	8,24	8,53
NLAIV	26,4	27,43	28,1
LLAIV	0,56	0,92	1,10
DIÂMETRO (cm)	1,32 (6; 0,45; 0,2-4,5)	3,81 (25; 2,70; 2,3-11)	5,16 (15; 3,54; 3,5-14)
ALTURA (m)	0,39 (6; 0,16; 0,01-1.1)	0,95 (25; 0,84; 0,03-3,1)	1,6 (15; 0,91; 0,48-3,5)

Os três primeiros componentes principais contabilizaram 73,26 % da variância. O quarto componente principal não foi considerado, porque apresentou baixo valor da variância. Os valores das cargas apresentadas por cada variável e a variância explicada por cada componente estão na tabela 3. A figura 9 mostra a distribuição das espécies no espaço morfológico definido pelo CP 1 e CP 2.

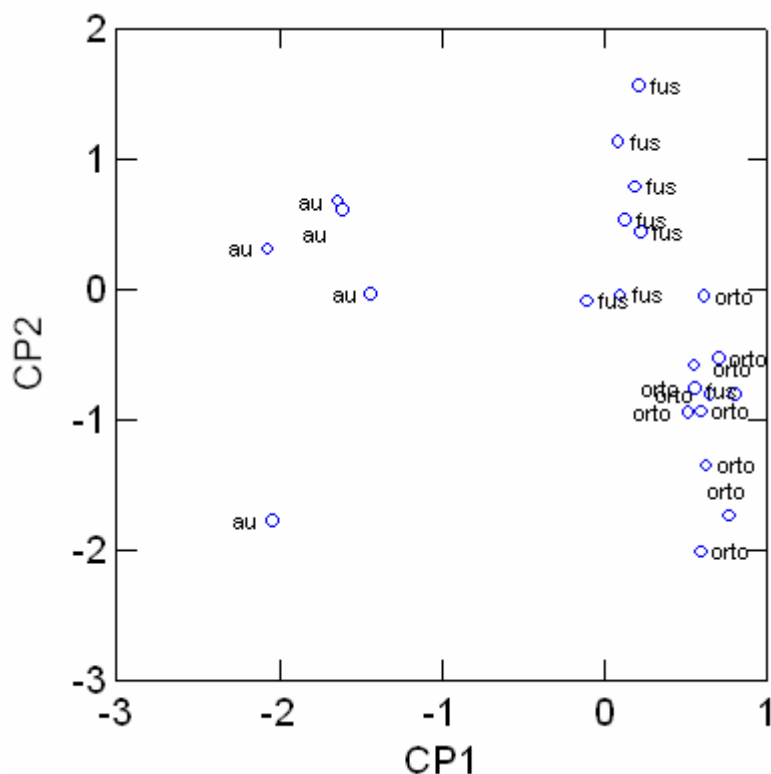
As variáveis que mais contribuíram para a variação da forma entre as espécies no primeiro componente foram o comprimento do braço, comprimento da mão, altura da cintura pélvica, comprimento do pé e largura da lamela infradigital do dedo IV e artelho IV. No segundo componente foram o número de lamelas do dedo IV e comprimento da tibia, e no terceiro componente o comprimento do braço, comprimento do antebraço e comprimento do dedo IV.

Tabela 3. Cargas dos eixos dos quatro componentes principais (CP)

VARIAVEL	CP1	CP2	CP3
CB	-0,76	0,07	0,56
CAB	-0,83	0,08	0,61
CM	0,82	-0,28	0,18
CDIV	-0,10	-0,16	0,68
NLDIV	0,50	0,72	0,03
LLDIV	0,91	0,04	0,08
LCP	-0,44	0,30	0,39
ACP	-0,85	0,12	0,22
CCX	0,79	-0,55	-0,10
CT	0,31	-0,80	0,27
CP	-0,82	-0,42	-0,09
CAIV	-0,57	-0,56	0,20
NLAIV	0,40	0,23	0,45
LLAIV	0,92	-0,06	0,15
AUTOVETOR	6,26	2,25	1,74
% Variância	44,72	16,08	12,46
Σ Variância	44,72	60,80	73,26

Os resultados da Anova demonstraram uma diferença significativa entre as espécies somente no primeiro componente ($F= 263,94$ e $p = 0,00001$). Nesse eixo, *A. fuscoauratus* e *A. ortonii* apresentaram valores positivos, ao contrário de *A. auratus*. Esses dados sugerem-se que, em relação ao tamanho do corpo, *A. ortonii* tende a apresentar um comprimento maior da mão e lamelas dos dígitos IV mais larga, e *A. auratus* o menor comprimento da mão e lamelas dos dígitos IV mais estreitas. Por outro lado, *A. auratus* tende a possuir o maior comprimento do braço, antebraço e pé, e maior altura da cintura pélvica, ao passo que *A. ortonii* tende a apresentar os menores valores para essas variáveis.

Figura 9. Distribuição dos indivíduos de cada espécie de *Anolis* em um morfo-espaco bidimensional, baseado nos escores dos dois primeiros eixos morfológicos dos componentes principais (au = *A. auratus*; fus = *A. fuscoauratus*; orto = *A. ortonii*)



De acordo com os dados de ecologia e morfometria obtidos para as três espécies, verificou-se que, em geral, as relações ecomorfológicas encontradas para as espécies continentais no capítulo anterior, foram confirmadas. *A. ortonii*, que ocorre em substratos mais altos em relação ao solo, tende a apresentar menores comprimentos do antebraço e pé, porém tende a possuir lamelas dos dedo IV mais largas. Ao contrário do observado para *A. auratus*, que ocupa geralmente substratos mais baixos.

5.DISSCUSSÃO

Os dados obtidos nesse trabalho somado aos dados disponíveis na literatura revelam que *Anolis fuscoauratus* vive tanto em áreas de mata tanto de terra firme, como de igapó e habita também matas secundárias (Vitt *et al.* 2003; Ávila-Pires 1995). Utiliza preferencialmente substratos acima do solo e ligeiramente inclinados, esses substratos

acima do solo são em geral troncos finos de árvores de pequeno porte, galhos caídos em clareiras e cipó. Nenhum lagarto foi encontrado diretamente no solo e sobre a liteira, embora Vitt *et al.* (2003) tenham registrado a liteira como sendo o segundo microhábitat preferido por essa espécie.

Essa espécie apresenta preferência tanto por ambiente onde a luz solar é filtrada pela vegetação, como ambiente sombreado. Nenhum lagarto observado estava plenamente sob o sol, contudo Vitt *et al.* (2003) novamente revelam que esse lagarto também se encontra em ambiente com luminosidade total. Essas discrepâncias de resultados entre o presente estudo e Vitt *et al.* (2003) podem ser decorrentes do número de horas de observação utilizado em cada estudo.

Conforme observações, seu período de atividade ocorre ao longo do dia tanto ensolarados como nublados.

Os dados coletados para *Anolis ortonii* são congruentes com aqueles já documentados para essa espécie, isto é; ela habita área aberta dentro da mata de terra firme, seja em clareira natural ou em manchas de vegetação de situação relativamente aberta e matas de várzea (Avila-Pires 1995). É uma espécie arborícola que utiliza em geral substratos de diâmetro maior do que os utilizados por *A. fuscoauratus*, e que estão mais altos em relação ao solo do que aqueles também utilizados por *A. fuscoauratus*.

Nas duas espécies acima, a probabilidade maior de encontrá-las ativas foi durante o período da manhã, mesma observação encontrado por Vitt *et al.* (2003).

Em relação a *Anolis auratus*, essa espécie habita área de savana adjacente ao rio, corroborando os dados de literatura que documentam as áreas de vegetação aberta ao longo do rio Amazonas e ao norte desse rio, incluindo enclaves no interior da floresta tropical úmida amazônica, como hábitat preferido por essa espécie (Avila-Pires 1995). Frequentemente é avistada trepada na parte inferior dos troncos de arbustos e sobre e entre

a vegetação de gramíneas. Vive tanto em ambientes onde a luz solar irradia diretamente, como em ambiente onde a vegetação atua como filtro dos raios solares. Em geral foi encontrada com mais facilidade ao longo do período mais quente do dia, isto é, período compreendido entre as 9 horas até as 17 horas.

5.1-Relações entre morfologia e ecologia, e possíveis implicações no desempenho locomotor

Em relação a forma do corpo, representada pelas variáveis do corpo ajustada pelo tamanho do corpo, foi observado que os elementos do membro anterior: braço; antebraço e mão, mais a altura da cintura pélvica, comprimento do pé e largura das lamelas no dedo IV e artelho IV, foram importantes na diferenciação morfológica das espécies. Esses dados juntamente com os dados de ecologia corroboram as relações ecomorfológicas encontradas nas espécies continentais, e são compatíveis com a hipótese de que as diferenças no uso do hábitat estão relacionadas com as diferenças na morfologia dos membros, que por sua vez traduz em diferenças na capacidade locomotora (Verwaijen *et al.* 2002; Garland & Losos 1994).

As tendências das características morfológicas apresentadas pelas três espécies têm implicações físicas no desempenho locomotor, que por sua vez são apoiadas pelos modelos biomecânicos. Esses modelos sugerem-se que espécies arborícolas devem apresentar membros curtos e corpo achatado para manter o corpo mais próximo do substrato (Herrel *et al.* 2002 e referências aí contidas). Essas características pode ser observado em *A. ortonii* e *A. fuscoauratus*, espécies que ocupam substratos mais altos comparado com *A. auratus*.

Em relação a *A. auratus*, essa espécie tende a apresentar pé mais comprido do que as outras duas espécies, o que pode estar associado com a capacidade de atingir grande velocidade, conforme observado em estudo com o gênero *Niveoscincus* (Melville & Swam

2000). Essa característica provavelmente propicia uma vantagem para o desempenho locomotor em áreas abertas, onde a corrida em alta velocidade é importante para a fuga do predador e captura de presas (Vitt *et al.* 1997).

Em relação as lamelas infradigitais, os resultados obtidos no presente estudo corroboram estudos prévios tanto em espécies caribenhas de *Anolis* (Collete 1961, Williams 1983 e Glossip & Losos 1997), assim como em estudos com espécies do gênero Gekkonidae e Scincidae (Peterson, 1983; Bauer & Good, 1986). Os dados sugerem que *A. auratus*, que tende a apresentar um menor número de lamelas caracteristicamente mais fina do que as duas outras espécies, possui menor capacidade de escalar substratos mais altos em relação ao solo, ao contrário do apresentado por *A. ortonii*, que tende a apresentar lamelas mais largas, conseqüentemente com maior número de estruturas microscópicas que a compoem, as setas, as quais traduzem em maior capacidade de adesão, conseqüentemente maior habilidade em escalar superfícies lisas.

6.CONCLUSÃO

O estudo caracterizou as estruturas do hábitat utilizadas por três espécies de *Anolis*, que habitam a Amazônia brasileira. Duas espécies arborícolas e sintópicas; *A. fuscoauratus* e *A. ortonii*; e uma espécie que vive em áreas abertas, *A. auratus*. As duas espécies simpátricas em áreas de matas utilizam diferentes tipos de substratos, e quando do mesmo tipo, o diâmetro e altura em relação ao solo são diferentes. *A. ortonii*, utiliza áreas do hábitat com luminosidade maior comparado com o hábitat ocupado por *A. fuscoauratus*, sugerindo-se que as duas espécies também estão separadas em escala de microclima. O que confirma pelos dados de temperatura corpórea apresentada pelas espécies: $29,93 \pm 1,10$ para *A. ortonii* (Vitt *et al.* 1999), e $28,70 \pm 0,20$ para *A. fuscoauratus* (Vitt *et al.* 2003). *A.*

auratus habita formações abertas e pode ser considerada como sendo semi-arborícola.

Utiliza substratos finos e relativamente baixos em relação ao solo.

Com bases nos resultados dos capítulos anteriores e estudos prévios, verificou-se que as relações ecomorfológicas encontradas para as espécies continentais foram observadas, o que possibilitou entender suas implicações no desempenho locomotor com base nos modelos de biomecânica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AERTS P., VAN DAMME R., VANHOOYDONCK B., ZAAF A. & HERREL A. 2000. Lizard locomotion: how morphology meets ecology. **Netherlands Journal of Zoology**, **50**:2: 261-278
- ANDREWS, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. **Ecology**, **52**: 262-270
- ARNOLD, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. **American Zoologist**, **23**: 347-361.
- AVILA-PIRES, T.C.S 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische Verhandelingen**. Leiden **299**: 1-706.
- AYALA, S. C. 1986. Saurios de Colombia: lista actualizada, y distribucion de ejemplares combianos em los museus. **Caldasia**, **15** (71-75): 555-575
- BALLINGER, R. E., MARION, K. R. & SEXTON, O. J. 1970. Thermal ecology of the lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes of three additional Panamanian anoles. **Ecology**, **51**: 246-254
- BAUER, A. M. & GOOD, D. A. 1986. Scaling of scansorial surface area in the genus Gekko. In Z. Roeck (ed.). **Studies in Herpetology**, pp 363-366. Charles University, Praga, Chescolovaquia
- BEUTTELL, K. & LOSOS, J. B. 1999. Ecological morphology of Caribbean anoles. **Herpetological Monographs**, **13**: 1-28.
- BICKEL, R. & LOSOS, J. B. 2002. Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in chameleons. **Biological Journal of the Linnean Society**, **76**: 91-10.
- BLOMBERG, S. P., GARLAND JR., T. & IVES, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, **57**(4): 717-745.

- BONINE, K. E. & GARLAND JR., T. 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. **Journal of Zoology (London)**, **248**:255-265.
- CAMPBELL, J. A. 1989a. Rediscovery of a rare Mexican lizard, *Norops milleri* (Sauria: Iguanidae). **The Southwestern Naturalist**, **34**(4):560–561.
- CAMPBELL, J. A., HILLIS, D. M. & LAMAR, W. W. 1989b. A new lizard of the genus *Norops* (Sauria: Iguanidae) from the cloud forest of Hidalgo, Mexico. **Herpetologica**, **45**(2):232–242.
- CAMPBELL, J. A. 1998. **The Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, Yucatán, and Belize**. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. 367 pp.
- CANNATELLA, D. C. & DE QUEIROZ, K. 1989. Phylogenetic systematics of the anoles: Is a new taxonomy warranted? **Systematic Zoology**, **38**: 57-68.
- COLLETTE, B. B. 1961. Correlations between ecology and morphology in anoline lizards from Havana, Cuba and Southern Florida. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **5**: 137-162
- CORN, M. J. 1981. Ecological separation of *Anolis* lizards in a Costa Rican rain forest. Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- CREIGHTON, G. K. & STRAUSS, R. E. 1986. Comparative patterns of growth and development in Cricetine rodents and the evolution of ontogeny. **Evolution**, **40**(1): 94-106.
- ELSTROTT, J., & IRSCHICK, D. J. 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, **83**:389-398.
- ETHERIDGE, R. 1959. The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): An interpretation based on skeletal morphology. Ph.D. Dissertation, Univ.

Michigan, Ann Arbor.

- FARIA, A. S., LIMA, A. P. & MAGNUSSON, W. E. 2004. The effects of fire on behavior and relative abundance of three lizard species in an Amazonian savanna. **Journal of Tropical Ecology**, **20**: 591-594
- FELSENSTEIN, J. 1988. Phylogenies and quantitative characters. **Annual Review of Ecology and Systematic**, **19**: 45-471.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, **125**: 1-15.
- FITCH, H. S., ECHELLE, A. F. & ECHELLE, A. A. 1976. Field observations on rare or little known mainland anoles. **The University of Kansas Science Bulletin** **51**(3): 91-128
- FITCH, H. S. 1973. A field study of Costa Rican lizards. **The University of Kansas Science Bulletin** **50**(2): 39-126
- FLEMING, T. H. & HOOKER, R. S. 1975. *Anolis cupreus*: The response of a lizard to tropical seasonality. **Ecology** **56**(6): 1243-1261
- FLORES-VILLELA, O. & MCCOY, C. J. 1993. Herpetofauna Mexicana: Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. **Carnegie Museum of Natural History**. Special Publication, no. **17**. Pittsburgh, Pennsylvania, USA. 73pp.
- GARLAND JR, T., DICKERMAN, A. W., JANIS, C. M. & JONES, J. A. 1993. Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. **Systematic Biology**, **42**(3): 265-292
- GARLAND JR, T. & LOSOS, J. B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pages 240-302 in **Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology**, P. C. Wainwright and S. M. Reilly, eds. University of Chicago Press, Chicago.

- GLOR, R. E., VITT, L. J. & LARSON, A. 2001. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. **Molecular Ecology**, **10**: 2661-2668.
- GLOSSIP, D. & LOSOS, J. B. 1997. Ecological correlates of number of subdigital lamellae in anoles. **Herpetologica** **53**: 192-199.
- GORMAN, G. C. & ATKINS, L. 1969. New karyotypic data for 16 species of *Anolis* (Sauria: Iguanidae) from Cuba, Jamaica, and the Cayman Islands. **Herpetologica**, **24**: 13-21.
- GORMAN, G. C., BUTH, D. G., SOULE, M. & YANG, S. Y. 1983. The relationships of the Puerto Rican *Anolis*: Electrophoretic and karyotypic studies. In: **Advances in herpetology and evolutionary biology: Essays in honor of E. E. Williams**. G. J. Rhodin & K. Miyata (Eds). Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts. p: 626-642.
- GORMAN, G. C., BUTH, D. G. & WYLES, J. S. 1980. *Anolis* lizards of the eastern Caribbean: A case study in evolution. III. A cladistic analysis of albumin immunological data, and the definitions of species groups. **Systematic Zoology**, **29**: 143-158
- GUYER, C. 1988. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: demographic effects. **Ecology**, **69**:350-361
- GUYER, C. & SAVAGE, J. M. 1992. Anole systematic revisited. **Systematic Biology**, **41**: 89-110.
- GUYER, C. & SAVAGE, J. M. 1986. Cladistic relationships among anoles. **Systematic Biology**, **35**: 509-531.
- HARMON, L. J., SCHULTE, J. A., LARSON, A. & LOSOS, J. B. 2003. Tempo and mode of evolutionary radiation in iguanian lizards. **Science**, **301**: 961-964
- HASS, C. A., HEDGES, S. B. & MAXSON, L. R. 1993. Molecular insights into the

- relationships and biogeography of West Indian anoline lizards. **Biochemical Systematics and Ecology**, **21**: 97-114.
- HEDGES, S. B. & BURNELL, K. L. 1990. The jamaican radiation of *Anolis* (Sauria: Iguanidae): An analysis of relationships and biogeography using sequential electrophoresis. **Caribbean Journal of Science**, **26**: 31-44.
- HENDERSON, R. S. & FITCH, H. S. 1975. A comparative study of the structural and climatic habits of *Anolis sericeus* (Reptilia: Iguanidae) and its syntopic congeners at four localities in southern Mexico. **Herpetologica**, **31**: 459-471
- HERREL, A., MEYERS, J. J. & VANHOOYDONCK, B. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, **77**: 149-163.
- HILDEBRAND, M. 1985. Walking and running. In: Hildebrand, M., Liem, K. F., Bramble, D. M. & Wake, D. B. (eds). **Functional Vertebrate Morphology**. Cambridge, Belknap Press, 38-57.
- IRSCHICK, D. J. 2003. Studying performance in nature: Implications for fitness variation within populations. **Integrative and Comparative Biology**, **43**: 396-407.
- IRSCHICK, D. J. 2002. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. **Integrative and Comparative Biology**, **42**: 278-290.
- IRSCHICK, D. J. & GARLAND JR., T. 2001. Integration function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **32**: 367-396.
- IRSCHICK, D.J. & LOSOS, J. B. 1999. Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal?: The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. **American Naturalist**, **154**:293-305.

- IRSCHICK, D.J. & LOSOS, J. B. 1998. A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. **Evolution**, **52**: 219-226.
- IRSCHICK, D. J., VITT, L. J., ZANI, P. A. & LOSOS, J. B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and caribbean *Anolis* lizards. **Ecology**, **78**(7): 2191-2203.
- IRSCHICK D. J., AUSTIN C. C., PETREN K., FISHER R. N., LOSOS J. B. & ELLERS O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, **59**:21-35.
- JACKMAN, T. D., LARSON, A., DE QUEIROZ, K. & LOSOS, J. B. 1999. Phylogenetic relationships and tempo of early diversification in *Anolis* lizards. **Systematic Biology**, **48**(2): 254-285.
- JACKMAN, T., LOSOS, J. B., LARSON, A. & DE QUEIROZ, K. 1997. Phylogenetic studies of convergent adaptive radiations in Caribbean *Anolis* lizards. In **Molecular Evolution and Adaptive Radiation**. T. Givnish & K. Systma (Eds). 535-557p. Cambridge Univ. Press.
- JAKSIC, F. M., NUNEZ, H. & OJEDA, F. P. 1980. Body proportions, micro-habitat selection, and adaptive radiation in *Liolaemus* lizards in central Chile. **Oecologia**, **45**: 178-181.
- JENSSEN, T. A. 1975. Display repertoire of a male *Phenacosaurus heterodermus* (Sauria: Iguanidae). **Herpetologica**, **31**: 48-55
- KOEHL, M. A. R. 1996. When does morphology matter? **Annual Review of Ecology and Systematics**, **27**: 501-542.
- KOHLSDORF, T., GARLAND JR., T. & NAVAS, C. A. 2001. Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. **Journal of Morphology**, **248**: 151-164.

- LARSON, A. & LOSOS, J. B. 1996. Phylogenetic systematics of adaptation. In M.R. Rose & G.V. Lauder, Eds., **Adaptation**. Pp. 187-220. Academic Press: San Diego.
- LEAL, M., KNOX, A. K. & LOSOS, J. B. 2002. Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. **Evolution**, **56**:785-791
- LISTER, B. C. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards. I. Ecological consequences of reduced competition. **Evolution** **30**: 659-676
- LOSOS, J. B. 1990a. Ecomorphology, performance capability, and scaling of west Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. **Ecology Monographs**, **60**(3): 369-388.
- LOSOS, J. B. 1990b. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance ability in West Indian *Anolis* lizards. **Evolution**, **44**: 1189-1203.
- LOSOS, J. B. 1992. The evolution of convergent community structure in Caribbean *Anolis* communities. **Systematic Biology**, **41**: 403-420
- LOSOS, J. B. 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **25**:467-493.
- LOSOS, J. B. 1995. Community evolution in Greater Antillean *Anolis* lizards: Phylogenetic patterns and experimental tests. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, **B**, **349**:69-75.
- LOSOS, J. B. & IRSCHICK, D. J. 1996. Escape behaviour in Caribbean *Anolis* lizards: laboratory-based predictions and field tests. **Animal Behavior**, **51**: 593-602
- LOSOS, J. B. & DE QUEIROZ, K. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, **61**: 459-483.
- LOSOS, J. B. & MILES, D. B. 2002. Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: iguanid lizard clades as a case study. **American Naturalist**, **160**: 147-157.
- LOSOS, J. B., ANDREWS, J. B., SEXTON, O. J. & SCHULER, A. 1991. Behavior, ecology, and

- locomotor performance of the giant anole, *Anolis frenatus*. **Caribbean Journal of Science** **27**: 173-179.
- MACRINI, T. E., IRSCHICK, D. J. & LOSOS, J. B. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. **Journal of Herpetology**, **37**: 52-58.
- MARTINS, E. P., DINIZ-FILHO, J. A. & HOUSWORTH, E. A. 2002. Adaptation and the comparative method: A computer simulation study. **Evolution**, **56**: 1-13.
- MELVILLE, J. & SWAIN, R. 2000. Evolutionary relationships between morphology, performance and habitat openness in the lizard genus *Niveoscincus* (Scincidae: Lygosominae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **70**: 667-683
- MELVILLE, J., HARMON, L. J. & LOSOS, J. B. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. **Proceedings of the Royal Society Series B: Biological Sciences**, **273**: 557-563
- MILES, D. B. & RICKLEFS, R. E. 1984 The correlation between ecology and morphology in deciduous forest. passerine birds. **Ecology**, **65**: 1629-40.
- MILES, D. B. 1994. Covariation between morphology and locomotory performance in *Scleropine* lizards. **Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives**. L. J. Vitt & E. R. Pianka eds. Princeton University Press, Princeton, pp 207-235.
- MIYATA, K. 1983. Notes on *Phenacosaurus heterodermus* in the Sabana de Bogotá, Colombia. **Journal of Herpetology**, **17**(1): 102-105.
- MOERMOND, T. C. 1979. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. **Ecology**, **60**: 152-164
- NICHOLSON, K. E. 2002. Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric classification of *Norops* (beta *Anolis*). **Herpetological Monographs**, **16**: 93-120.
- NICHOLSON, K. E., GLOR, R. E., KOLBE, J. J., LARSON, A., HEDGES, S. B. & LOSOS, J. B. 2005.

- Mainland colonization by island lizards. **Journal of Biogeography**, **32**: 929-938.
- PAGEL, M. & LUTZONI, F. (2002) Accounting for phylogenetic uncertainty in comparative studies of evolution and adaptation. **Biological evolution and statistical physics** (ed. N. MacLeod e P. Forey), pp. 148–161. Springer-Verlag, Berlin.
- PETERS, J. A. & DONOSO-BARROS, R. 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part II. Lizards and Amphisbaenians. **Bulletin of the United States National Museum**, **297**: viii + 293.
- PETERSON, J. A. 1983. The evolution of the subdigita pad in Anolis. I. Comparisons among anoline genera. In A. G. J. Rhodin & K. Miyata (eds.). **Advances in Herpetology and Evolutionary Biology**. Essays in honor of Ernest E. Williams, pp. 245-283. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Ma.
- POE, S. 1998. Skull characters and the cladistic relationships of the Hispaniolan dwarf twig *Anolis*. **Herpetological Monographs**, **12**: 192-236.
- POE, S. 2004. Phylogeny of Anoles. **Herpetological Monographs**, **18**: 37-89
- POUNDS, J. A. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: patterns in a tropical mainland *Anolis* community. **Ecological monographs**, **58**: 299-320.
- ROUGHGARDEN, J., HECKEL, D. & FUENTES, E. 1983. Coevolutionary theory and the biogeography and community structure of *Anolis*. In **Lizard Ecology: Studies of a Model Organism**. R. B. Huey, E. R. Pianka & T. W. Schoener (Eds). 371-410 p. Harvard Univ. Press.
- SANCHES-C., H., CASTAÑO-M., O. & CARDENAS-A., G. 1987. Diversidad de los reptiles en Colômbia. **COLOMBIA. Diversidad Biótica I**. J. Orlando Rangel Ch. Ed. Instituto De Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colômbia. Editorial Guadalupe Ltda. Santafé de Bogotá, Colômbia.

- SAVAGE, J. M. 2002. **The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two continents, between two seas.** University of Chicago Press, Chicago.
- SAVAGE, J. M. & TALBOT, J. J. 1978. The giant anoline lizards of Costa Rica and Western Panama. **Copeia**, **3**: 480-492.
- SCHULTE II, J. A. LOSOS, J. B., CRUZ, F. B. & NUNEZ, H. 2004. The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae*: Liolaemini). **Journal of Evolutionary Biology**, **17**: 408-420.
- SEXTON, O. J. & HEATWOLE, H. F. 1968. An experimental investigation of habitat selection and water loss in some anoline lizards. **Ecology**, **49**: 762-767
- SEXTON, O. J., BAUMAN, J. J. & ORTLEB, E. 1972. Seasonal food habits of *Anolis limifrons*. **Ecology**, **53**: 182-186.
- SHIMODAIRA, H. & HASEGAWA, M. (1999) Multiple comparisons of log-likelihoods with applications to phylogenetic inference. **Molecular Biology and Evolution**, **16**, 1114–1116.
- SHOCHAT, D. & DESSAUER, H. C. 1981. Comparative immunological study of the albumins of *Anolis* lizards of the Caribbean Islands. **Comparative Biochemistry and Physiology**, **68A**: 67-73.
- SMITH, H. M. & TAYLOR, E. H. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico. Exclusive of the snakes. **Bulletin of the United States National Museum**, **199**: 1-253.
- STRAUSS, R. E. & FUIMAN, L. A. 1985. Quantitative comparisons of body form and allometric in larval and adult Pacific sculpins (Teleostei: Cottidae). **Canada Journal of Zoology**, **63**:1582-1589.
- TALBOT, J. J. 1979. Time budget, niche overlap, inter- and intraspecific aggression in

- Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. **Copeia**, **3**: 472-481
- TORRES-CARVAJAL, O. 2001. Lizards of Ecuador: checklist, distribution, and systematic references. **Smithsonian Herpetological Information Service**, **131**:1–35.
- VAN DER KLAUW, C. J. 1948. Ecological morphology. **Bibl. Biotheor.**, **4**: 1-111.
- VANHOYDONCK, B. & VAN DAMME, R. 1999. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertids lizards. **Evolutionary Ecology Research**, **1**: 785-805.
- VANHOYDONCK, B., VAN DAMME, R. & AERTS, P. 2000. Ecomorphological correlates of habitat partitioning in Corsican lacertid lizards. **Functional Ecology**, **14**: 358-368.
- VANHOYDONCK, B. & VAN DAMME, R. 2001. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. **Evolutionary Ecology Research**, **1**: 785-805.
- VANZOLINI, P. E. 1986. Addenda and corrigenda to the catalogue of Neotropical Squamata. Addenda and corrigenda to part II Lizards and Amphisbaenia.- **Smithsonian Herpetological Information Service**, **70**: 1-25
- VERWAIJEN, D., VAN DAMME, R. & HERREL, A. 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. **Functional Ecology**, **16**: 842-850
- VILLA, J., WILSON, L. D. & JOHNSON, J. D. 1988. **Middle American Herpetology. A bibliographic checklist**. University of Missouri Press, Columbia.
- VITT, L. J. & ZANI, P. A. 2005. Ecology and Reproduction of *Anolis capito* in rainforest of southeastern Nicaragua. **Journal of Herpetology**, **39**: 36-42.
- VITT, L. J., AVILA-PIRES, T. C. S., ESPOSITO, M. C., SARTORIUS, S. S. & ZANI, P. A. 2003a. Sharing Amazonian Rain-Forest trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis Transversalis* (Squamata: Polychrotidae). **Journal of Herpetology** **37**(2): 276-285.

- VITT, L. J., AVILA-PIRES, T. C. S., ZANI, P. A., SARTORIUS, S. S. & ESPOSITO, M. C. 2003b. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and Comparisons with its nearest relative. **Canadian Journal of Zoology**, **81**: 142-156.
- VITT, L. J., SARTORIUS, S. S., AVILA-PIRES, T. C. S., ZANI, P. A. & ESPOSITO, M. C. 2002. Life in shade: the ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. **Copeia** **2002**: 275-286..
- VITT, L. J., SARTORIUS, S. S., AVILA-PIRES, T. C. S. & ESPOSITO, M. C. 2001. Life on the leaf litter: the ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. **Copeia** **2001**: 401-412.
- VITT, L. J., ZANI, P. A. & ESPOSITO, M. C. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: Implications for community ecology. **Oikos** **87**: 286-294.
- VITT, L. J. & ZANI, P. A. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. **Canadian Journal of Zoology**, **72**: 1313-1335.
- VITT, L. J., ZANI, P. A. & DURTSCHKE, R. D. 1995. Ecology of the lizard *Norops oxylophus* (Polychrotidae) in lowland forest of southeastern Nicaragua. **Canadian Journal of Zoology**, **73**: 1918-1927.
- WARHEIT, K. I., FORMAN, J. D., LOSOS, J. B. & MILES, D. B. 1999. Morphological diversification and adaptive radiation: a comparison of two diverse lizard clades. **Evolution**, **53**(4): 1226-1234.
- WIENS, J. J., BRANDLEY, M. C. & REEDER, T. W. 2006. Why does a trait evolve multiple times within a clade? Repeated evolution of snakelike body form in Squamate Reptiles. **Evolution**, **60**(1): 123-141.
- WILLIAMS, E. E. 1989. A Critique of Guyer and Savage (1986): Cladistic relationships

among anoles (Sauria: Iguanidae): Are the data available to reclassify the anoles?

In: **Lizard ecology: Studies of a model organism**. R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener (Eds). Harvard Univ. Press, Cambridge. Massachusetts. p: 433-477.

WILLIAMS, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. In: **Lizard ecology: Studies of a model organism**. R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener (Eds). Harvard Univ. Press, Cambridge. Massachusetts. p: 326-370

WILLIAMS, E. E. 1976a. South American anoles: The species groups. **Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**, **29**: 259-268.

WILLIAMS, E. E. 1976b. West Indian anoles: A taxonomic and evolutionary summary. I. Introduction and a species list. **Breviora**, **440**: 1-21.

WILLIAMS, E. E. 1972. The origins of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. **Evolutionary Biology**, **6**: 47-89.

YANG, S. Y., SOULÉ, M. & GORMAN, G. C. 1974. *Anolis* lizards of the eastern Caribbean: A case study in evolution. I. Genetic relationships, phylogeny, and colonization sequence of the roquet group. **Systematic Zoology**, **23**: 387-399.

ZANI, P. A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. **Journal of evolutionary biology**, **13**: 316-325.

ZUG, G. R., VITT, L. J. & CALDWELL, J. P. (2001). **HERPETOLOGY: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles** (2nd edition). Academic Press, San Diego

ANEXO 1

As seguintes espécies foram examinados para coleta de dados morfológicos. As acronimias são as seguintes: MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard; USNM – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; UTA – University of Texas at Arlington; KU – Kansas University; FLMNH – Florida Museum of Natural History;

SNOMNH – Sam Nobles Oklahoma Museum of Natural History; MPEG – Museu Paraense Emilio Goeldi; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de Sao Paulo.

ESPÉCIES CARIBENHAS DE ANOLIS

- A. acutus*: MCZ139194, MCZ139207, MCZ139198;
- A. aeneus*: MCZ81769, MCZ81767, MCZ81768, MCZ81769;
- A. alliniger*: MCZ128208, MCZ143368, MCZ128211, MCZ128206, MCZ143369, MCZ56912;
- A. allisoni*: MCZ26741, MCZ26734, MCZ26736;
- A. alumina*: MCZ146629, MCZ143849, MCZ146627;
- A. angusticeps*: MCZ7956, MCZ59254, MCZ171846, MCZ171847;
- A. argillaceous*: MCZ173789, MCZ173788, MCZ173791;
- A. armouri*: MCZ169776, MCZ169779, MCZ169778;
- A. bahorucoensis*: MCZ139939, MCZ139940, MCZ183208;
- A. baleatus*: MCZ125635, MCZ125639, MCZ125637;
- A. baracoae*: MCZ139576, MCZ139586, MCZ139574;
- A. bartschi*: MCZ44763, MCZ44767, MCZ44768;
- A. caudalis*: MCZ125014, MCZ125031, MCZ125032;
- A. chamaeleonides*: MCZ159586;
- A. chlorocyanus*: MCZ57503, MCZ57499, MCZ57495;
- A. christophei*: MCZ66902, MCZ66917, MCZ66913, MCZ124618;
- A. coelestinus*: MCZ69291, MCZ68648, MCZ69295, MCZ69304, MCZ124691, MCZ124889, MCZ69301, MCZ69287, MCZ68653;
- A. confusus*: MCZ178767;
- A. cooki*: MCZ61595, MCZ93423, MCZ61593, MCZ93427, MCZ93431;

- A. cristatellus*: MCZ115614, MCZ115613, MCZ115612;
- A. cuvierii*: MCZ35971, MCZ35967, MCZ35968;
- A. darlingtoni*: MCZ38251;
- A. distichus*: MCZ110076, MCZ125584, MCZ161433, MCZ6776, MCZ125577, MCZ161431;
- A. equestris*: MCZ59442, MCZ55628, MCZ57929);
- A. etheridgei*: MCZ126141, MCZ126142, MCZ126143;
- A. eugenegrahami*: MCZ132384, MCZ154497, MCZ154507;
- A. evermanni*: MCZ137729, MCZ137728, MCZ148420, MCZ148427, MCZ148431, MCZ148431, MCZ148433;
- A. fowleri*: MCZ125640;
- A. garmani*: MCZ7035, MCZ51886, MCZ51880, MCZ45031, MCZ45030, MCZ51883;
- A. insolitus*: MCZ107014, MCZ128311, MCZ128307, MCZ128304, MCZ128303, MCZ125511;
- A. isolepis*: MCZ39660;
- A. jubar*: MCZ63994, MCZ63998, MCZ63997, MCZ63996, MCZ63995;
- A. krugi*: MCZ151260, MCZ151263, MCZ151264, MCZ151268, MCZ151266;
- A. lineatopus*: MCZ67086, MCZ67104, MCZ67100, MCZ67091, MCZ67090, MCZ67099, MCZ67093;
- A. longitibialis*: MCZ128342, MCZ58419, MCZ151828;
- A. loysiana*: MCZ74046, MCZ74036, MCZ74038, MCZ74040;
- A. lucius*: MCZ67992, MCZ67989, MCZ67988;
- A. marcanoi*: MCZ107075, MCZ117810, MCZ143241;
- A. marron*: MCZ124735, MCZ124732, MCZ124734;
- A. maynardi*: MCZ92721, MCZ45121, MCZ10528;

- A. monticola*: MCZ124881, MCZ124898, MCZ124897, MCZ124887;
- A. occultus*: MCZ101804, MCZ101807;
- A. opalinus*: MCZ177919, MCZ177918, MCZ 73703, MCZ 73702, MCZ 73699, MCZ 73700;
- A. ophiolepis*: MCZ59336, MCZ59337, MCZ59339;
- A. paternus*: MCZ59240, MCZ59237, MCZ59235;
- A. placidus* 173208;
- A. porcatus*: MCZ61015, MCZ61009, MCZ61010, MCZ61020, MCZ61018, MCZ61010;
- A. porcus*: MCZ47895;
- A. richardi*: MCZ83041, MCZ83042;
- A. ricordii*: MCZ132322, MCZ132325, MCZ132319, MCZ132320;
- A. sagrei*: MCZ 71505, MCZ 71527, MCZ 71517, MCZ 71518, MCZ 71535, MCZ 71507, MCZ 71532, MCZ 71514, MCZ 71544, MCZ 71531, MCZ 71516, MCZ 71534, MCZ 71526;
- A. semilineatopus*: MCZ143623, MCZ143618, MCZ143649, MCZ143630, MCZ143650, MCZ143652;
- A. shrevei*: MCZ143579, MCZ143578, MCZ143575;
- A. singularis* MCZ124637, MCZ124639, MCZ124636;
- A. strahmi* MCZ151849, MCZ151850, MCZ151859;
- A. stratulus*: MCZ173721, MCZ173724, MCZ173723;
- A. valencienne*: MCZ180571, MCZ12564, MCZ21883, MCZ146681, MCZ68758;
- A. vanidicus*: MCZ74082, MCZ22768;
- A. vermiculatus*: MCZ38426, MCZ38427

ESPÉCIES CONTINENTAIS DE ANOLIS

A. aequatorialis: MCZ 156806, MCZ107700, MCZ110549, MCZ110553, MCZ110547-48, MCZ110555, MCZ110562, MCZ110559, MCZ

A. agassizi: MCZ 130561, MCZ130566-68, MCZ18027, MCZ130588, MCZ130602, MCZ130604, MCZ130600, MCZ130606, MCZ130594, MCZ130608, MCZ133493;

A. altae: KU3955-57, KU9336-37, KU3966;

A. aquaticus: FLMNH219547-48, FLMNH219550-51, FLMNH71986-88, FLMNH72370-71, FLMNH72373-75, FLMNH72360-61, FLMNH72353, FLMNH72031, FLMNH72354, FLMNH72380, FLMNH72362, FLMNH72035, FLMNH72381-82, FLMNH72369;

A. auratus: MPEG4106, MPEG4074, MPEG3989-91, MPEG4081, MPEG3923-24, MPEG4403, MPEG4068-69, MPEG4037, MPEG4002, MPEG4147, MPEG4078-79, MPEG3921, MPEG 13885, MPEG 13900, MPEG 17361-62, MPEG 17369-71, MPEG 17382, MPEG 17395, MPEG 17412, MPEG 17420-21, MPEG24315, MPEG24318, MPEG 24327-28;

A. biporcatus: FLMNH30932, FLMNH30731, FLMNH31156-57, FLMNH31001, FLMNH31092, FLMNH30855, FLMNH30730, FLMNH31097, FLMNH31056-57, FLMNH31068, FLMNH31449, FLMNH30963, FLMNH30534, FLMNH30530, FLMNH31159;

A. bitectus: MCZ 154580-81, MCZ151616, MCZ154316, MCZ151624, MCZ151614, MCZ153508, USNM285673, USNM285752-53, USNM285750, USNM28575, USNM285749;

A. bourgeaei: USNM324162, USNM326140-41, USNM496650-52, USNM496665-66, USNM496660, USNM496647-49, USNM496662, USNM496654-58, USNM496659

A. capito: MCZ 133799, MCZ133801, MCZ133796, MCZ133629, USNM319787-88;

A. crassulus: UTA19892-93, UTA19888, UTA14669, UTA14671, UTA14667;

A. frenatus: MCZ 28199, MCZ115673, MCZ115681;

A. fuscoauratus MPEG20598, MPEG20589, MPEG20608, MPEG20590-91, MPEG20585, MPEG20604, MPEG 20322, MPEG 20320, MPEG 20976, MPEG 16449, MPEG 16422, MPEG 16364, MPEG 16461, MPEG 16473, MPEG 17836, MPEG 16410, MPEG 21718, MPEG 24308, MPEG 24310-11, MPEG24313-14, MPEG22363-68, SNOMNH37387, SNOMNH37381, SNOMNH37379, SNOMNH37384, SNOMNH37377, SNOMNH37389;

A. heteroderma: MCZ 74316-17, MCZ112116-17, MCZ139571, MCZ74311;

A. humilis: MCZ 128792-93, MCZ128745-46, MCZ128787-88, MCZ128780-82, MCZ128760, MCZ128813, MCZ128763, MCZ128806, MCZ128771, MCZ128769, MCZ128776-(77);

A. intermedius: KU0822-25, KU5723-25, KU6935, KU125734-35, KU125727, KU125729;

A. isthmicus: KU193168, KU193165-66, KU193151, KU42269, KU193162, KU33853, KU193170;

A. lemurinus: MCZ 71593, MCZ71596;

A. limifrons: MCZ 174216, MCZ174202, MCZ144209, MCZ174205-07, MCZ174440-41, MCZ174210-14;

A. lionotus: FLMNH122269-69, FLMNH31736-39, FLMNH31621-24, FLMNH31732-34, FLMNH32429, FLMNH122271-74, FLMNH31251, FLMNH30753;

A. meridionalis: MCZ 10617, MCZ19772, MCZ79130;

A. microtus: MCZ 15424;

A. nebuloides: MCZ 92967-68;

A. nebulosus: USNM24614, USNM237912, USNM24620, USNM81923, USNM

A. nitens tandai: MPEG18918, MPEG18926-930, MPEG18934-35, MPEG18924, MPEG18920-21, SNOMNH37671-72, SNOMNH37658-59, SNOMNH37668, SNOMNH37675, SNOMNH37660, SNOMNH37663;

A. onca: USNM151517-18, USNM285820;

A. ortonii: MPEG7560, MPEG7736-39, MPEG7745, MPEG7175, MPEG7172, MPEG7730, MPEG12761, MPEG6192, MPEG16551, MPEG11362, MPEG14593, MPEG6376, MPEG6378, MPEG6371, MPEG7788, MPEG7753, MPEG15625, MPEG16471, MPEG 21767, MPEG 20271, MPEG 21778, MPEG 21781, MPEG 20048, MPEG 20352, MPEG 16471, MPEG 7788, MPEG 7753, MPEG22361-62, MPEG24303-05, MPEG24307, MPEG22361-62;

A. oxylophus: KU85662-64, KU85658, KU85660, KU85673;

A. pachypus: KU113313, KU113315, KU113301, KU113294-95, KU113304-05, KU113297, KU113318-19, KU113292, KU113322;

A. poecilopus: FLMNH122881, FLMNH122996-98, FLMNH122992-93, FLMNH122977, FLMNH122877, FLMNH122990, FLMNH122902, FLMNH122987, FLMNH122916-18, FLMNH122923, FLMNH122883, FLMNH122975, FLMNH122921, FLMNH122979, FLMNH122984;

A. polylepis: MCZ 134482-83, MCZ134474, MCZ134522, MCZ134480, MCZ134506, MCZ134487, MCZ134476-78, MCZ134493-94, MCZ134511, MCZ134472, MCZ134497, MCZ134517, USNM219562-65;

A. princeps: MCZ147173, USNM234721, USNM234773, USNM285447;

A. punctatus: MPEG17616, MPEG17552, MPEG17593, MPEG17499, MPEG17451, MPEG18556, MPEG18553, MPEG13191, MZUSP21236, MZUSP20998, MZUSP20934, SNOMNH36664-65, SNOMNH36668, SNOMNH36670;

A. purpurgularis: USNM344806, USNM344813, USNM344817, USNM344808-10, USNM344815;

A. quercorum: MCZ177946-47, MCZ177949, MCZ93671, MCZ54954-56, MCZ79562-64, MCZ86374-75, MCZ171143-44;

A. sericeus: MCZ 27885, MCZ27887-88, MCZ27891-94, MCZ27896, MCZ27898;

A. subocularis: MCZ 167241, MCZ56003, MCZ32080, MCZ42136;

A. trachyderma: MPEG17501, MPEG17530, MPEG17553, MPEG17495, MPEG17544, MPEG17488, MPEG17537, MPEG17576-77, MPEG17586, SNOMNH36672-75, SNOMNH36685-87, SNOMNH36683, SNOMNH36678;

A. tropidogaster: MCZ 78510-11, MCZ78485, MCZ78474-75, MCZ78501, MCZ78508, MCZ78492, MCZ78479, MCZ78495, MCZ78489, MCZ78499, MCZ78471-72;

A. tropidonotus: MCZ 25077, MCZ25064, MCZ25074-75, MCZ25061-62, MCZ25082-83, MCZ25079-80, MCZ25072, MCZ25066-67;

A. uniformis: MCZ 43579, MCZ41890, MCZ326158-63, MCZ496682-84, MCZ496690, MCZ496686, MCZ496688-89, MCZ496677-78, MCZ496672-74, MCZ496692, UTA37606, UTA43578, UTA41889, UTA37617, UTA41893