



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
Centro Biomédico  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Daniel Cunha Passos

**Área de vida, organização social e comunicação visual de  
*Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* (Squamata:Tropiduridae)**

Rio de Janeiro

2016

Daniel Cunha Passos

**Área de vida, organização social e comunicação visual de  
*Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* (Squamata:Tropiduridae)**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha

Rio de Janeiro

2016



Daniel Cunha Passos

**Área de vida, organização social e comunicação visual de  
*Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* (Squamata:Tropiduridae)**

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 01 de abril de 2016.

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha (Orientador)  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Gisele Regina Winck  
Universidade do Estado do Rio de Janeiro - UERJ

---

Prof. Dr. Conrado Aleksander Barbosa Galdino  
Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais - PUC-MG

---

Prof<sup>a</sup>. Dra. Milena Wachlevski Machado  
Universidade Federal Rural do Semi-Árido - UFERSA

Rio de Janeiro

2016

## DEDICATÓRIA

Dedico esta obra à toda minha família, passada, presente e futura.  
Por esbelecer o alicerce fundamental da minha história de vida;  
por fornecer as condições para meu desenvolvimento pessoal;  
por ser a motivação primordial para prosperar nosso legado.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente a **Deus**, por todas as bênçãos e dádivas concedidas a mim, especialmente pela proteção, orientação e pelas maravilhosas oportunidades nesta vida.

À minha querida mãe, **Nadja**, por desde sempre ter me concedido a liberdade de trilhar meus próprios caminhos e por sempre me incluir em suas poderosas orações. Ao meu irmão mais “novo”, **Secundino**, que considero um filho, por ser tão educado, compreensivo e pelo seu incrível exemplo de resignação. Ao meu pai, amigo e ídolo, **Cesar**, por todos os inesquecíveis ensinamentos, exemplos e conselhos que refletem muito do que sou hoje em dia. À minha querida irmã **Cristiani**, por cuidar de mim desde a mais tenra infância e por nunca ter deixado de administrar nossa família. Ao meu cunhado, **Ernany**, pelo respeito e consideração de sempre, e à minha querida sobrinha **Heloísa**, por me ensinar a amar verdadeiramente as crianças e, principalmente, por materializar nossa união familiar.

À minha amada, **Laís**, pela companhia prazerosa, pela amizade sincera e por todo o amor compartilhado desde quando nos conhecemos, há quase nove anos. Agradeço principalmente pela incondicional disponibilidade em me ajudar nas mais diversas tarefas, pelas infinitas revisões textuais, pelas inúmeras representações junto ao Programa de Pós-Graduação, pela imensurável ajuda nas coletas de campo, pelo estímulo e auxílio nas preparações para concursos e, sobretudo, pela incansável paciência com esse bruto velho.

À minha tia **Diana** e sua família, pelo imprescindível suporte durante minha estada no Rio de Janeiro e pela dedicação em sempre me oferecer conforto, segurança e lazer. Às minhas tias, **Ana** e **Silvia**, por todos os auxílios à minha formação profissional e, sobretudo, pelo apoio dado à minha mãe e irmão nos momentos em que estava ausente.

Aos meus grandes amigos, **Pedro** e **Ney**, por me acompanharem, mesmo à distância, ao longo de tantos anos, sempre me ensinando com seus conselhos e exemplos. Aos meus estimados amigos lagartólogos, **Conrado** e **Gisele**, pelo exemplo de competência profissional e por sempre estimularem meu desenvolvimento acadêmico. Aos amigos do **Laboratório de Ecologia de Vertebrados** da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, do grupo de pesquisa em **Ecologia Comportamental de Lagartos Neotropicais** da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais e do **Núcleo Regional de Ofiologia** da Universidade Federal do Ceará pelas imensuráveis contribuições à minha capacitação profissional.

Ao meu magnífico orientador, Prof. Dr. **Fred Rocha**, por me conceder a oportunidade de fazer parte do seu grupo de pesquisa, pela incondicional atenção de sempre, pelo incentivo motivador à minha formação acadêmica e pela confiança no meu trabalho.

Ao meu Sensei acadêmico, Prof. Dr. **Conrado Galdino**, pela honra de ser seu discípulo, pelas inúmeras oportunidades de aprendizado ao colaborar com suas pesquisas e, sobretudo, por ter acreditado e confiado no meu potencial como pesquisador.

À minha mentora intelectual na pós-graduação, Profa. Dra. **Gisele Winck**, por ter estado disposta a me ajudar em tudo desde o mestrado, e por sua invariável sinceridade e elevado senso-crítico, que levo como exemplos para minha vida profissional.

À estimada profa. PhD **Emília Martins**, pelos trabalhos clássicos sobre comunicação em lagartos, que tanto me inspiraram, bem como pelos conselhos e dicas sobre a coleta e análise de dados de sinalização visual, essenciais para o quarto capítulo desta tese.

À Profa. Dra. **Gisele Winck**, por ter aceitado fazer a revisão da versão pré-defesa desta tese, tecendo várias sugestões adicionais para o aprimoramento deste documento. Aos membros da comissão de avaliação da tese, Profa. Dra. **Gisele Winck**, Profa. Dra. **Milena Wachlewski**, Prof. Dr. **Conrado Galdino**, Profa. Dra. **Vanderlaine Menezes** e Prof. Dr. **Davor Vrcibradic** por aceitarem participar da minha banca de defesa, me concedendo a valorosa oportunidade de acessar suas opiniões, sugestões e críticas.

Aos meus estimados "desorientados", **Fred Lima**, **Ítalo Souza** e **Romana Andrade** por me confiarem a função de orientá-los em suas pesquisas individuais, me dando a oportunidade de colaborar com projetos muito interessantes. Em especial, ao Fred e ao Ítalo, pela companhia e auxílio concedidos durante as primeiras coletas de campo do doutorado.

Ao povo sertanejo da Caatinga do Brasil, pela solidária hospitalidade que recebi onde quer que eu passei e que me faz ter ainda mais orgulho da cultura nordestina. Em especial, agradeço ao **Sr. Marco** e **D. Ana** de São João do Jaguaribe - CE, ao **Sr. Assis** e **D. Marizélia** de Coronel José Dias - PI e ao **Sr. Osmaro** e **D. Laila** de Gentio do Ouro - BA.

Ao **Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade**, representado por **Lucia Carvalho**, pelas autorizações para observar, capturar e coletar informações sobre as espécies-alvo e à **Fundação Museu do Homem Americano**, em particular a **Niéde Guidon**, por fornecer suporte logístico no Parque Nacional da Serra da Capivara.

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES** pela concessão da bolsa de doutorado e pela **Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro – FAPERJ** pelo auxílio financeiro à pesquisa.

Faz como o camaleão quando anda: olha sempre para frente,  
mas ao mesmo tempo, não deixes de ver o que passa atrás de ti.

*Raymond Decary*



## RESUMO

PASSOS, Daniel Cunha. *Área de vida, organização social e comunicação visual de Tropidurus do grupo semitaeniatus (Squamata:Tropiduridae)*. 2016. 100 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

Nesta tese, estruturada em quatro capítulos, foram abordados aspectos ecológicos e comportamentais de um grupo de lagartos endêmicos da Caatinga, os *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*. Especificamente, investigamos os padrões de uso do espaço, a estrutura de seus sistemas sociais, bem como o processo de comunicação visual em três espécies: *T. helena*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*. No primeiro capítulo, analisamos a trajetória histórica dos estudos sobre área de vida de lagartos na América do Sul. Observamos que as pesquisas sobre área de vida de lagartos sul-americanos são escassas e que a informação acumulada é filogeneticamente e geograficamente restrita, com a maioria dos estudos focados em espécies da linhagem *Iguania* e desenvolvida na região noroeste da Argentina e sudeste do Brasil. Com base nesse cenário de limitação de informação, fornecemos uma diretriz básica para obtenção e análise de dados para futuros estudos sobre área de vida de lagartos. No segundo capítulo, buscamos a detecção de padrões de uso do espaço em lagartos saxícolas, através da investigação dos tamanhos das áreas de vida das três espécies-alvo. Não encontramos relação entre o tamanho das áreas de vida e o comprimento rostro-cloacal em nenhuma das espécies. Os tamanhos das áreas de vida também não diferiram entre os sexos, nem entre as espécies estudadas. Estes resultados sugerem que apesar dos diferentes papéis sociais de machos e fêmeas e das diferenças morfológicas interespecíficas, as contingências inerentes à saxicolidade são preponderantes para os padrões de uso do espaço em espécies altamente especializadas na utilização de ambientes rochosos. No terceiro capítulo, avaliamos a organização social dos lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*, através da análise da disposição e sobreposição das áreas de vida das três espécies supracitadas. Nós encontramos que não houve diferença nas porcentagens de sobreposição de áreas de vida entre associações espaciais intra e intersexuais em nenhuma das espécies. Além disso, o número de fêmeas espacialmente associadas a machos não esteve relacionado aos tamanhos das áreas de vida nem aos tamanhos corpóreos dos machos. Estes resultados reforçam a hipótese de que as espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* não constituem espécies territoriais e, na verdade, se organizam provavelmente em hierarquias de dominância. No quarto capítulo, fornecemos informações sobre a comunicação por sinalização visual do gênero *Tropidurus*, caracterizando e comparando a estrutura das exibições visuais das três espécies estudadas. Nós diagnosticamos duas principais categorias de exibições, de asserção e de desafio. As exibições de asserção apresentaram padrões únicos de cabeceios em cada espécie, enquanto as exibições de desafio foram relativamente mais conservadas interespecificamente, sugerindo um possível efeito filogenético na evolução deste tipo de exibição.

Palavras-chave: Ecologia espacial. Uso do espaço. Socialidade. Sistemas de acasalamento. Comunicação animal, Sinalização visual. Lagartos. Semiárido. Caatinga. Nordeste. Brasil.

## ABSTRACT

PASSOS, Daniel Cunha. *Home range, social organization and visual communication of Tropidurus semitaeniatus group (Squamata:Tropiduridae)*. 2016. 100 f. Tese (Doutorado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

In this thesis, composed by four chapters, we addressed ecological and behavioral aspects of an endemic lizard group from Caatinga, the *Tropidurus* of group *semitaeniatus*. Specifically, we investigated the patterns of space use, the structure of the social systems, as well as the process of visual communication in three species: *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*. In the first chapter, we analyzed the historical path of studies on home range of lizards in South America. We observed that the studies on home range of South American lizards are scarce and that accumulated information up to now is both phylogenetically and geographically restricted, with the majority of studies focusing on species of *Iguania* lineage and have been carried out in northwestern Argentina and southeastern Brazil. Based on this scenario of limited information, we provided a basic guideline to improve data gathering and analysis for future studies on home range of lizards. In the second chapter, we searched for patterns of space use in saxicolous lizards investigating the home range size of the three target-species. We did not find relationship between the home range size and the snout-vent length in any species. The home range size also did not differ between the sexes nor between the studied species. These results suggest that despite distinct social roles of males and females, and the interspecific dissimilarities in morphology, the inherent contingencies of saxicolity are preponderant to the patterns of spatial usage in species highly specialized in rocky environments. In the third chapter, we evaluated the social organization of the lizards *Tropidurus* of the *semitaeniatus* group analyzing the arrangement and overlapping of home range areas of the three abovementioned species. We found there was not significant difference in the average percentage of home range overlaps between intra and intersexual spatial associations in none of the species. Furthermore, the number of females spatially associated to males was not related to the home range size and body size of the males. These results reinforce the hypothesis that *Tropidurus* species of the *semitaeniatus* group did not constitute territorial species and, actually, are organized in dominance hierarchies. In the fourth chapter, we provide by the first time information on visual communication of three species of the genus *Tropidurus* characterizing and comparing the structure of their visual displays. We diagnosticated two main types of visual displays, of assertion and of challenge. The assertion displays had a singular pattern in each species, while the challenge displays were relatively more conserved interspecifically, suggesting a possible phylogenetic effect along the evolution of this kind of visual display.

Keywords: Spatial ecology. Space use. Sociality. Mating system. Animal communication. Visual signaling. Lizards. Semiarid. Caatinga. Northeast. Brazil.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	13
<b>Apresentação e estrutura da tese</b> .....	13
<b>Contextualização teórica e justificativa</b> .....	14
<b>Espécies e áreas de estudo</b> .....	15
<b>Referências</b> .....	18
<b>1 DESAFIOS E PERSPECTIVAS PARA ESTUDOS SOBRE ÁREA DE VIDA DE LAGARTOS DA AMÉRICA DO SUL</b> .....	20
1.1 <b>Introdução</b> .....	20
1.2 <b>Métodos</b> .....	21
1.3 <b>Resultados</b> .....	22
1.4 <b>Discussão</b> .....	29
1.5 <b>Referências</b> .....	33
<b>2 VIVENDO SOBRE ROCHAS: ÁREA DE VIDA DOS LAGARTOS <i>TROPIDURUS</i> DO GRUPO <i>SEMITAENIATUS</i></b> .....	38
2.1 <b>Introdução</b> .....	38
2.2 <b>Métodos</b> .....	40
2.3 <b>Resultados</b> .....	42
2.4 <b>Discussão</b> .....	48
2.5 <b>Referências</b> .....	51
<b>3 CONVIVENDO SOBRE ROCHAS: ORGANIZAÇÃO SOCIAL DOS LAGARTOS <i>TROPIDURUS</i> DO GRUPO <i>SEMITAENIATUS</i></b> .....	55
3.1 <b>Introdução</b> .....	55
3.2 <b>Métodos</b> .....	57
3.3 <b>Resultados</b> .....	59
3.4 <b>Discussão</b> .....	65
3.5 <b>Referências</b> .....	68

<b>4 INTERAGINDO SOBRE ROCHAS: COMUNICAÇÃO VISUAL DOS LAGARTOS</b>	
<b><i>TROPIDURUS DO GRUPO SEMITAENIATUS</i></b> .....	72
<b>4.1 Introdução</b> .....	72
<b>4.2 Métodos</b> .....	74
<b>4.3 Resultados</b> .....	76
<b>4.4 Discussão</b> .....	85
<b>4.5 Referências</b> .....	88
<b>APÊNDICE – Artigo de revisão equivalente ao Capítulo 1</b> .....	93

## INTRODUÇÃO GERAL

### **Apresentação e estrutura da tese**

Esta tese de doutorado versa sobre aspectos ecológicos e comportamentais de um grupo de lagartos endêmicos da Caatinga, especificamente investigando os padrões de uso do espaço, a estrutura dos sistemas sociais e o processo de comunicação visual intra-específica. A presente obra está estruturada em seções, compostas pelos seguintes elementos:

**Introdução Geral** - que apresenta o escopo conceitual e a estrutura desta tese, a contextualização teórica e as justificativas para a pesquisa, bem como os organismos investigados e as respectivas áreas de estudo;

**Capítulo 1 - Desafios e perspectivas para estudos sobre área de vida de lagartos da América do Sul** - que consiste em um artigo de revisão sobre um dos temas norteadores da tese (trabalho já publicado, ver Apêndice). Neste estudo, analisamos a trajetória histórica das pesquisas sobre área de vida em lagartos sul-americanos e fornecemos diretrizes básicas para futuras pesquisas sobre o tema;

**Capítulo 2 - Vivendo sobre rochas: área de vida dos lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*** - que trata sobre os padrões de uso do espaço em lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*. Neste capítulo, expandimos o conhecimento sobre os padrões de uso do espaço em lagartos neotropicais, através da investigação das dimensões das áreas de vida de três espécies de lagartos saxícolas;

**Capítulo 3 - Convivendo sobre rochas: organização social dos lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*** - que versa sobre a organização social dos lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*. Neste capítulo, investigamos a estrutura dos sistemas sociais em três espécies de lagartos saxícolas, através da análise do arranjo espacial e sobreposição das suas áreas de vida;

**Capítulo 4 - Interagindo sobre rochas: comunicação visual dos lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*** - que aborda o mecanismo de comunicação visual em lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*. Neste capítulo, avaliamos a comunicação por sinalização visual de lagartos *Tropidurus*, através da estrutura dos sinais visuais exibidos por três espécies saxícolas do gênero.

## Contextualização teórica e justificativa

Apesar de mais de meio século desde quando Tinbergen (1963) postulou que a compreensão do comportamento requer o entendimento mútuo de seus mecanismos e funções, a maior parte das pesquisas permanece focando de forma independente nas abordagens próximas (causas e regulação) ou distais (variação e valor adaptativo) do comportamento animal (Hofmann et al. 2014). No contexto do comportamento social, sua compreensão é ainda dificultada pela elevada variação encontrada em diferentes grupos, somada à escassez de informações sobre socialidade para a maioria dos táxons (Taborsky et al. 2015).

De fato, a maior parte do conhecimento acumulado sobre a socialidade provém dos himenópteros eusociais (e.g. Ross e Keller 1995), aves (e.g. Moller e Birkhead 1993) e mamíferos (e.g. Standford 1998). Por outro lado, embora há décadas o comportamento social dos répteis seja reconhecido (Brattstrom 1974), somente mais recentemente algumas pesquisas têm revelado a extensão da complexidade dos sistemas sociais exibidos por lagartos (Sinervo et al. 2007), serpentes (e.g. Clark et al. 2012), crocodilianos (e.g. Lewis et al. 2013) e quelônios (e.g. Ferrara et al. 2014).

Contudo, como as interações comportamentais diretas entre co-específicos são geralmente infrequentes na maioria dos animais, entender a organização dos sistemas sociais apenas por observações de campo é uma tarefa árdua (Formica et al. 2010). Por isso, uma alternativa frequentemente empregada para o estudo do comportamento social tem sido a análise do compartilhamento no uso do espaço entre indivíduos, que indiretamente representa uma associação comportamental (Osterwalder et al. 2004; Hibbitts et al. 2012). Especificamente, o estudo do arranjo espacial das áreas de vida tem contribuído muito para revelar a organização dos sistemas sociais nos animais (Haenel et al. 2003; Leu et al. 2010).

Tendo em vista a complexidade intrínseca do comportamento social e a variação destes comportamentos dentro e entre espécies, ainda é um desafio para ecologia comportamental desvendar as regras gerais que moldam os diferentes graus de socialidade entre os animais. Ainda se faz importante, portanto, investigar as propriedades dos sistemas sociais nos mais diversos grupos, contribuindo para entender a variabilidade e identificar as pressões ecológicas generalizadas que favorecem o estabelecimento e determinam a estrutura do comportamento social no mundo animal.

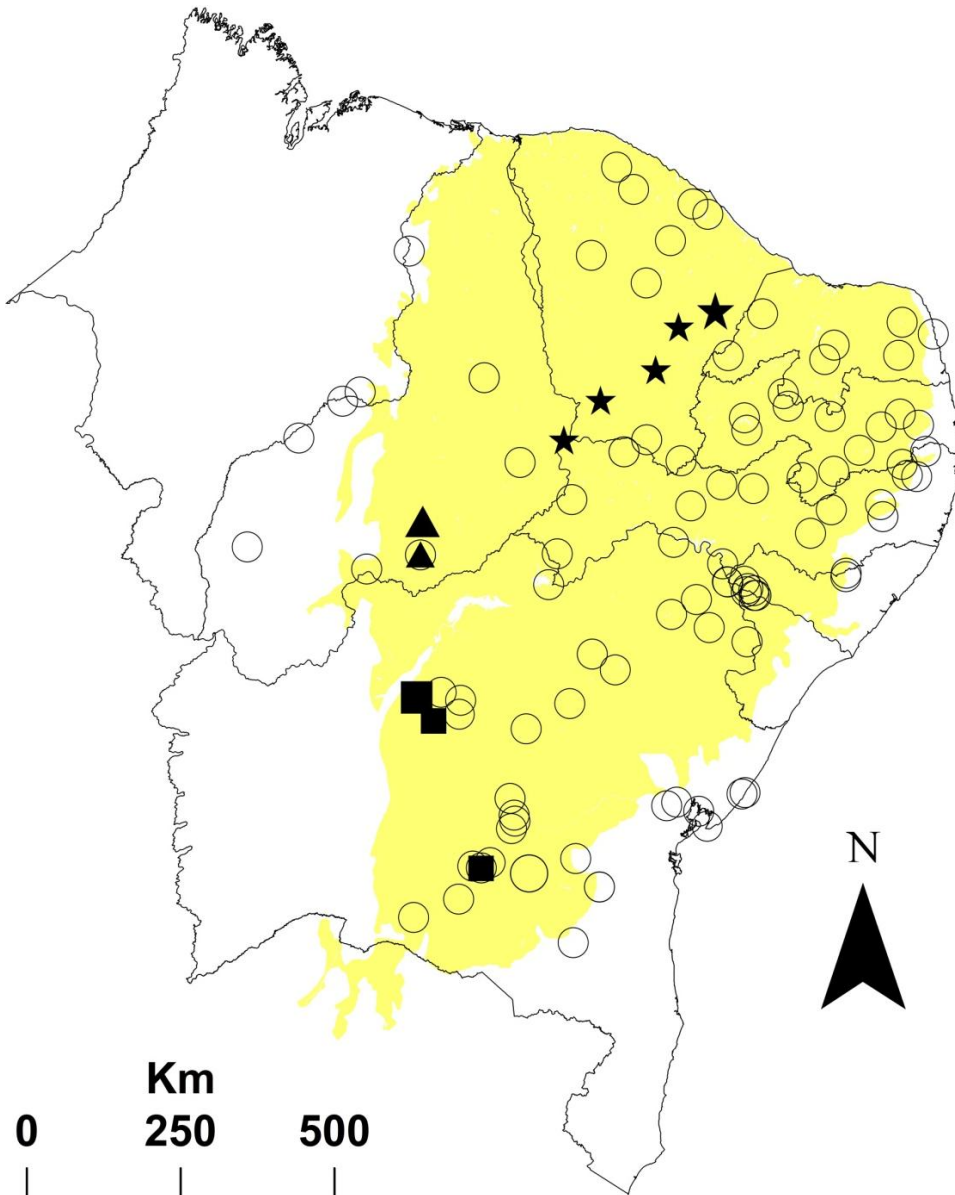
## Espécies e áreas de estudo

Na presente tese, utilizamos como modelo de estudo as espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* por estas permitirem alta detectabilidade no campo (atividade diurna), exibirem distribuição espacial localmente restrita (afloramentos rochosos) e possuírem alta densidade populacional (elevada abundância), características que as tornam modelos de estudo adequados para avaliar questões ecológicas e comportamentais.

Os lagartos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* são popularmente conhecidos como "Calangos-de-Lajeiro", uma associação à ocorrência exclusiva destas espécies em afloramentos rochosos. Os hábitos saxícolas estão intimamente associados a diferentes características morfológicas e estratégias ecológicas do grupo, tais como o proeminente achatamento corpóreo dorso-ventral (Vanzolini et al. 1980; Passos et al. 2011), o intenso eriçamento das escamas dos membros (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011), o uso eficiente das estreitas fissuras rochosas como refúgio contra predadores (Vitt 1983, Passos 2014), o reduzido tamanho de ninhada, com apenas dois ovos (Vitt 1981; Passos et al. 2013), bem como a organização social das espécies (Pianka e Vitt 2003; Passos 2014).

Os *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* compreendem atualmente quatro espécies formalmente descritas: *T. helenae* (Manzani & Abe, 1990), *T. jaguaribanus* Passos, Lima & Borges-Nojosa, 2011, *T. pinima* (Rodrigues, 1984) e *T. semitaeniatus* (Spix, 1825). Contudo, sabe-se que *T. semitaeniatus* consiste em um complexo de espécies que permanece taxonomicamente não resolvido (Werneck et al. 2015). Quanto à distribuição geográfica, enquanto o complexo de espécies sob o nome *T. semitaeniatus* ocorre amplamente por todo o Nordeste do Brasil (Carvalho 2013; Figura 1), as demais espécies do grupo têm distribuição basicamente restrita ao entorno das suas localidades-tipo (*T. helenae* na região sudeste do Piauí, *T. jaguaribanus* na região centro-leste do Ceará e *T. pinima* na região central da Bahia; Figura 1). Portanto, para garantir a correspondência exata das informações coletadas às respectivas entidades taxonômicas, optamos por não trabalhar com o complexo *T. semitaeniatus* até que seus limites taxonômicos sejam bem delimitados e realizamos o estudo com as três outras espécies nas suas respectivas localidades-tipo (Figura 2). Assim, realizamos as amostragens de *T. helenae* na Serra da Capivara, município de Coronel José Dias - Piauí (8°51'2"S; 42°33'57"O); de *T. jaguaribanus* no vale do rio Jaguaribe, município de São João do Jaguaribe - Ceará (5°20'33"S; 38°12'24"O); e de *T. pinima* no Morro de Santo Inácio, município de Gentio do Ouro - Bahia (11° 6'41"S; 42°43'32"O).

Figura 1 - Distribuição geográfica das quatro espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*: *T. helenae*, *T. jaguaribanus*, *T. pinima* e *T. semitaeniatus*.



Legenda: Os símbolos representam as localidades com ocorrência registrada para as espécies (*T. helenae* - triângulos, *T. jaguaribanus* - estrelas, *T. pinima* - quadrados e *T. semitaeniatus* - círculos). As localidades-tipo estão representadas por símbolos maiores. Em amarelo, a área de extensão do bioma Caatinga.

Nota: Base de dados proveniente de Carvalho (2013), com correções e atualizações de minha autoria.

Fonte: Daniel Passos



Figura 2 - Espécies estudadas (esquerda) e suas áreas de estudo (direita). *Tropidurus helenae* e Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima). *Tropidurus jaguaribanus* e vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro). *Tropidurus pinima* e Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).



Fonte: Daniel Passos

## Referências

- Brattstrom BH. 1974. The evolution of reptilian social behavior. *American Zoologist*. 14:35–49.
- Carvalho ALG. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*. 3640:42–056.
- Clark RW, Brown WS, Stechert R, Greene HW. 2012. Cryptic sociality in rattlesnakes (*Crotalus horridus*) detected by kinship analysis. *Biology Letters*. 8:523–525.
- Ferrara CR, Vogt RC, Sousa-Lima RS, Tardio BMR, Bernardes VCD. 2014. Sound communication and social behavior in an Amazonian river turtle (*Podocnemis expansa*). *Herpetologica*. 70:149–156.
- Formica VA, Augat ME, Barbard ME, Butterfield RE, Wood CW, Brodie III ED. 2010. Using home range estimates to construct social networks for species with indirect behavioral interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64:1199–1208.
- Haenel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (eastern fence lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia*. 2003:99–112.
- Hibbitts TJ, Cooper WE, Whiting MJ. 2012. Spatial distribution and activity patterns in african barking geckos: implications for mating system and reproduction. *Journal of Herpetology*. 46:456–460.
- Hofmann HA, Beery AK, Blumstein DT, Couzim ID, Earley RL, Hayes LD, Hurd PL, Lacey EA, Phelps SM, Solomon NG, Taborisky M, Young LJ, Rubenstein DR. 2014. An evolutionary framework for studying mechanisms of social behavior. *Trends in Ecology & Evolution*. 2014:1–9.
- Leu ST, Bashford J, Kappeler PM, Bull CM. 2010. Association networks reveal social organization in the sleepy lizard. *Animal Behaviour*. 79:217–225.
- Lewis JL, FitzSimmons NN, Jamerlan ML, Buchan JC, Grigg GC. 2013. Mating Systems and Multiple Paternity in the Estuarine Crocodile (*Crocodylus porosus*). *Journal of Herpetology*. 47:24–33.
- Manzani PR, Abe AS. 1990. A new species of *Tapinurus* from the Caatinga of Piauí northeastern Brazil. *Herpetologica*. 46:462–467.
- Moller AP, Birkhead TR. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds. *The American Naturalist*. 142:118–140.
- Osterwalder K, Klingensböck A, Shine R. 2004. Field studies on a social lizard: Home range and social organization in an Australian skink, *Egernia major*. *Austral Ecology*. 29:241–249.

- Passos DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa*. 2930:60–68.
- Passos DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2013. Clutch size, incubation time and hatchling morphometry of the largest known *Tropidurus* of the *semitaeniatus* group (Squamata, Tropiduridae), in a semi-arid area from northeastern Brazil. *Herpetological Bulletin*. 123:23–25.
- Passos DC. 2014. Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil. Dissertação. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução.
- Pianka ER, Vitt LJ. 2003. *Lizards - Windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press. 333 p.
- Rodrigues MT. 1984. Sobre *Platynotus* Wagler, 1830, pré-ocupado, substituído por *Tapinurus* Amaral, 1933, com a descrição de uma nova espécie (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 35:367–373.
- Ross KG, Keller L. 1995. Ecology and evolution of social organization: insights from fire ants and other highly eusocial insect. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26: 631–635.
- Sinervo B, Heulin B, Surget-Groba Y, Clobert J, Miles DB, Corl A, Chaine A, Davis A. 2007. Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *The American Naturalist*. 170: 663–680.
- Standford CB. 1998. The social behavior of Chimpanzees and Bonobos: empirical evidence and shifting assumptions. *Current Anthropology*. 39: 399–420.
- Taborsky M, Hofmann HA, Beery AK, Blumstein DT, Hayes LD, Lacey EA, Martins EP, Phelps SM, Solomon NG, Rubenstein DR. 2015. Taxon matters: promoting integrative studies of social behavior. *Trends in Neurosciences*. 2015: 1–3.
- Tinbergen N. 1963. On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 20: 410-433.
- Vanzolini PE, Ramos-Costa AMM, Vitt LJ. 1980. Répteis das caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 161 p.
- Vitt LJ. 1981. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist*. 117:506–514.
- Vitt LJ. 1983. Tail loss in lizards: The significance of foraging and predator escape modes. *Herpetologica*. 39:151–162.
- Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR, Rodrigues MT. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropiduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*. 15:1–24.

# 1 DESAFIOS E PERSPECTIVAS PARA ESTUDOS SOBRE ÁREA DE VIDA DE LAGARTOS DA AMÉRICA DO SUL

## 1.1 Introdução

Área de vida, historicamente definida como a área em que um dado indivíduo ou um grupo habitualmente vive e desenvolve suas atividades normais, excluindo locais de visitas ocasionais (Burt 1943; Brown e Orians 1970), é um conceito chave para estudos de uso do espaço por animais. Os primeiros estudos detalhados sobre o uso de espaço por répteis datam da década de 1950 (ver Stamps 1977). Desde então, pesquisadores têm focado nos padrões de áreas de vida de lagartos (e.g. Turner et al. 1969; Stamps 1983; Christian e Waldschmidt 1984). No entanto, as informações sobre áreas de vida de lagartos têm vieses filogenéticos e geográficos evidentes (Perry e Garland 2002; Verwaijen e Van Damme 2008).

Embora ambientes neotropicais sejam conhecidos por apresentarem uma alta diversidade de lagartos, informações sobre os padrões de uso de espaço por lagartos neotropicais ainda são escassas. De fato, a maioria dos estudos sobre área de vida de lagartos foi desenvolvida na América do Norte, com os frinossomatídeos sendo um dos grupos de lagartos mais bem investigados (Perry e Garland 2002). Entre os poucos lagartos neotropicais estudados, a vasta maioria das informações acumuladas é derivada de estudos com iguanídeos da América Central, principalmente *Anolis* (Schoener e Schoener 1982; Losos et al. 1991), *Cyclura* (Mitchell 1999; Knapp e Owens 2005) e *Iguana* (Dugan 1982; Rand et al. 1989). Logo, a ecologia espacial de lagartos da América do Sul permanece pouco compreendida.

Neste trabalho, nós objetivamos fornecer diretrizes para impulsionar a expansão de conhecimento sobre a ecologia espacial de lagartos neotropicais, através da análise histórica dos estudos sobre área de vida de lagartos da América do Sul. Nossos objetivos específicos foram: *i.* identificar possíveis padrões de uso de espaço entre as espécies estudadas, *ii.* recomendar orientações básicas para garantir a qualidade da coleta de dados, das análises, da apresentação e interpretação de resultados, e *iii.* propor direcionamentos para futuros estudos.

## 1.2 Métodos

Nós pesquisamos em três bases de dados científicas (*Web of Science*, *Scopus* e *Scielo*) com o intuito de amostrar a mais ampla gama possível de publicações sobre área de vida de lagartos sul-americanos. Procuramos por artigos revisados por pares publicados até 2014, utilizando a combinação dos seguintes termos-chave no título, no resumo ou nas palavras-chave: “*home range*” e “*lizard*” e “*Argentina*” ou “*Bolivia*” ou “*Brazil*” ou “*Chile*” ou “*Colombia*” ou “*Ecuador*” ou “*Guyana*” ou “*Paraguay*” ou “*Peru*” ou “*Uruguay*” ou “*Venezuela*”. Além disso, também fizemos buscas por palavras-chaves equivalentes em português (“área de vida” + “lagarto”) e em espanhol (“âmbito de hogar” + “lagarto”). Não incluímos monografias, dissertações e teses em nossas pesquisas pois estas usualmente constituem trabalhos inacabados ou não estão disponíveis para a comunidade científica.

Para cada artigo, registramos o ano de publicação, o local em que o estudo foi conduzido, a espécie estudada (segundo a taxonomia empregada em cada artigo), linhagem (*Autarchoglossa*, *Gekkota* ou *Iguania*), técnicas de marcação utilizadas para identificar e monitorar os indivíduos ao longo do tempo, métodos usados para obtenção de dados espaciais e para estimar as áreas de vida, *softwares* utilizados para realizar as análises espaciais, métodos utilizados para determinar o número de visualizações para as estimativas de área de vida, mínimo número de visualizações utilizado para estimar as áreas de vida, duração do período de amostragem, áreas de vida estimadas para macho, fêmeas e jovens das espécies estudadas, tamanho amostral para machos, fêmeas e jovens, proporção de sobreposição de áreas de vida entre machos, fêmeas e pares, tipos de relações entre área de vida e tamanho corpóreo (positiva, negativa ou ausente), efeitos do sexo (maior em machos, maior em fêmeas ou similar entre os sexos), mudanças ontogenéticas (maior em adultos, maior em jovens ou igual para ambos) e sazonalidade (maior no período seco/chuvoso ou em estações reprodutivas/não reprodutivas) sobre as estimativas de área de vida.

### 1.3 Resultados

Nós encontramos um total de 18 publicações sobre área de vida de lagartos sul-americanos, compreendendo 15 espécies (Tabela 1). A maioria dos estudos foi desenvolvida na Argentina (n = 5) e no Brasil (n = 5), com contribuições adicionais da Bolívia, Chile, Equador e Venezuela (Tabela 1). O primeiro estudo data de 1967, e a acumulação de estudos sobre área de vida de lagartos sul-americanos aumentou exponencialmente desde a década de 1970 até, pelo menos, 2010 (Figura 1). Três espécies foram alvo de dois estudos: *Liolaemus quilmes* (Halloy e Robles 2002; Robles e Halloy 2009), *Phymaturus flagellifer* (Habit e Ortiz 1994; Celedón-Neghme et al. 2005) e *Tropidurus torquatus* (Giaretta 1996; Ribeiro et al. 2009). Dentre as referências levantadas na pesquisa, 89% (n = 16) estudaram com lagartos da linhagem Iguania, enquanto apenas dois enfocaram áreas de vida de espécies de Autarchoglossa e nenhuma sobre Gekkota (Tabela 1). Aproximadamente metade dos estudos (n = 9) foi desenvolvida em ambientes rochosos, e outros sete foram realizados em habitats planos, com baixa complexidade estrutural (Tabela 1).

Em termo das técnicas de marcação utilizadas nos estudos, a marcação com tinta (n = 9) e o corte de dedos e artelhos (n = 9) foram os dois métodos mais utilizados, seja conjuntamente ou individualmente (Tabela 2). A maioria dos estudos (n = 12; 67%) coletou a localização espacial dos lagartos através da sua posição relativa às bordas de uma grade de coordenadas cartesianas delimitada por estacas de referência (Tabela 2). Em geral, o período amostral dos estudos durou vários meses, com apenas dois estudos tendo sido conduzidos em menos de um mês (Tabela 2).

Com relação aos métodos usados para estimar o tamanho das áreas de vida (Tabela 3), em quase todos os estudos foi utilizado o método do polígono convexo (n = 15). Cinco estudos levaram em conta a dependência das estimativas das áreas de vida em relação ao número de visualizações, determinando um limiar mínimo de observações utilizadas para estimar uma área de vida (Tabela 3). Portanto, a maioria dos estudos arbitrariamente assumiu ou sequer forneceu o número mínimo de visualizações utilizadas para estimar as áreas de vida (Tabela 3). Quatro diferentes *softwares* foram utilizados nos estudos para estimar as áreas de vida: *Animal Movement Analysis Extension in ArcView™* (Hooge e Eichenlaub 2000), *Calhome - Home Range Analysis Program* (Kie et al. 1996), *Biotas™ - Ecological Software Solutions* (Biotas 2006), e *Home Range Analysis and Graphics Package* (Niewiarowski e

Dunham *software* não publicado). Metade das publicações não reportou o *software* utilizado para estimar as áreas de vida e para a geração dos polígonos (Tabela 3).

Em geral, machos possuíram áreas de vida maiores que fêmeas (Tabela 4), e testes estatísticos para avaliar diferenças sexuais no tamanho das áreas de vida foram executados em 12 (67%) estudos (todos para Iguania). A extensão de sobreposição de áreas de vida entre pares de machos e fêmeas foi apresentada em seis (33,3%) estudos, e o número de fêmeas com áreas de vida sobrepostas às dos machos foi baseado em poucas observações (Tabela 4).

Considerando os fatores que podem afetar o tamanho das áreas de vida, cinco estudos (28%) forneceram dados de diferenças ontogenéticas. Dois estudos relataram que apenas machos tiveram áreas de vida maiores do que os jovens (Giaretta 1996: *Tropidurus torquatus*; Rocha 1999: *Liolaemus lutzae*), enquanto outro estudo relatou que jovens têm áreas de vidas maiores do que machos e fêmeas (Habit e Ortiz 1994: *Phymaturus flagellifer*), e nenhuma diferença ontogenética foi encontrada para *L. kuhlmanni* (Simonetti e Ortiz 1980) e *T. itambere* (Van Sluys 1997). Quatro estudos (22,2%) avaliaram os efeitos da sazonalidade no tamanho das áreas de vida. Em dois deles, o tamanho da área de vida foi maior durante as estações reprodutivas (Van Sluys 1997: *T. itambere*; Robles e Halloy 2009: *L. quilmes*), e em outros dois, durante o período não reprodutivo (Christian e Tracy 1985: *Conolophus pallidus*; Ribeiro et al. 2009: *T. torquatus*). Sete estudos (38,8%) testaram as relações entre o tamanho das áreas de vida e o tamanho corpóreo do lagarto. Quatro deles não encontraram relações significantes, mas três encontraram efeitos positivos do tamanho do corpo sobre o tamanho da área de vida (Simonetti e Ortiz 1980: adultos de *L. kuhlmanni*; Van Sluys 1997: fêmea de *T. itambere*; Frutos e Belver 2007: macho de *L. koslowskyi*).

Figura 1 - Número cumulativo de artigos científicos (linha contínua) e por década (linha tracejada) sobre área de vida de lagartos sul-americanos entre 1967 e 2014.

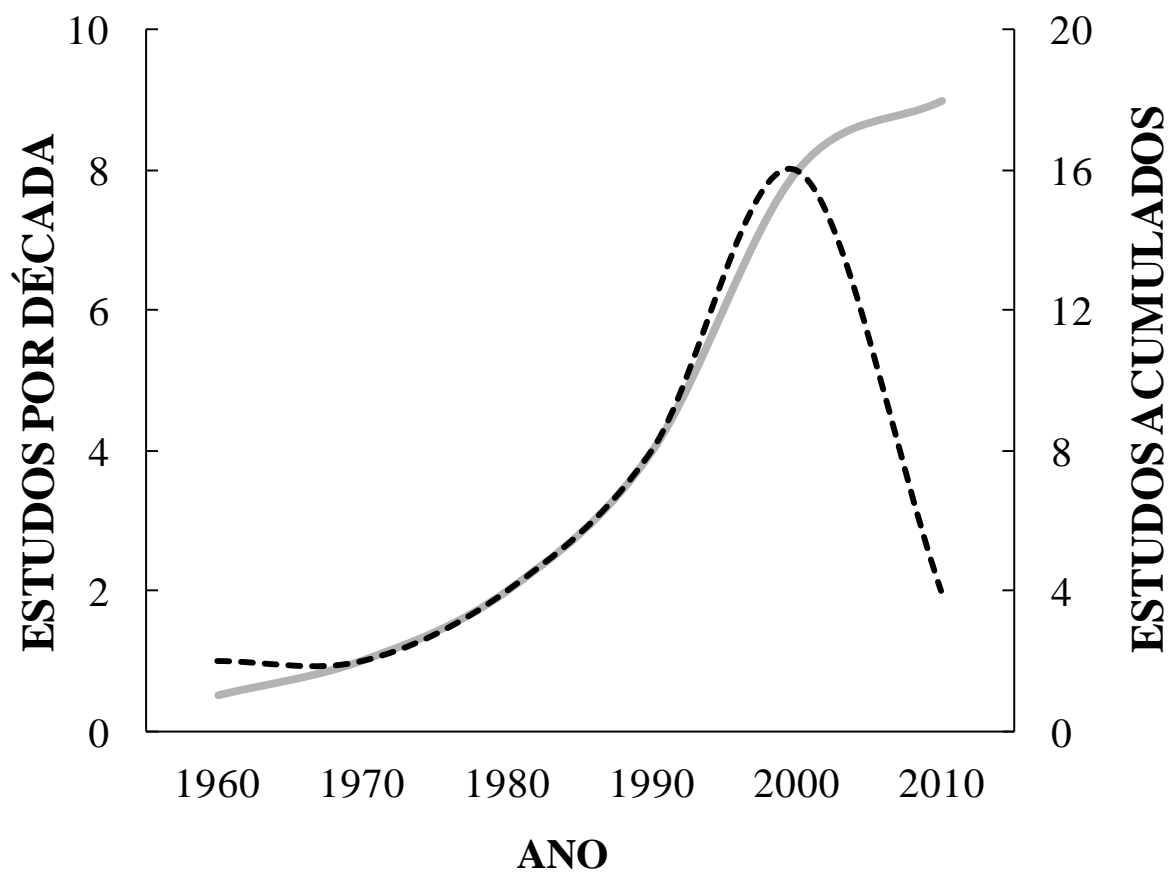




Tabela 1 - Publicações disponíveis sobre área de vida de lagartos da América do Sul.

REFERÊNCIA	ESPÉCIES	TÁXON	FAMÍLIA	HABITAT	PAÍS
Stebbins et al. 1967	<i>Tropidurus albemarlensis</i>	Iguania	Tropiduridae	Periantrópico	Equador
Werner 1978	<i>Tropidurus delanonis</i>	Iguania	Tropiduridae	Arbustaria rochosa	Equador
Simonetti e Ortiz 1980	<i>Liolaemus kuhlmanni</i>	Iguania	Liolaemidae	Planície arenosa	Chile
Christian e Tracy 1985	<i>Conolophus pallidus</i>	Iguania	Iguanidae	Arbustaria	Equador
Habit e Ortiz 1994	<i>Phymaturus flagellifer</i>	Iguania	Liolaemidae	Afloramento rochoso	Chile
Giaretta 1996	<i>Tropidurus torquatus</i>	Iguania	Tropiduridae	Planície arenosa	Brasil
Van Sluys 1997	<i>Tropidurus itambere</i>	Iguania	Tropiduridae	Afloramento rochoso	Brasil
Rocha 1999	<i>Liolaemus lutzae</i>	Iguania	Liolaemidae	Planície arenosa	Brasil
Halloy e Robles 2002	<i>Liolaemus quilmes</i>	Iguania	Liolaemidae	Arbustaria rochosa	Argentina
González et al. 2004	<i>Tropidurus hispidus</i>	Iguania	Tropiduridae	Arbustaria rochosa	Venezuela
Celedón-Neghme et al. 2005	<i>Phymaturus flagellifer</i>	Iguania	Liolaemidae	Afloramento rochoso	Chile
Frutos e Belver 2007	<i>Liolaemus koslowskyi</i>	Iguania	Liolaemidae	Escarpa arenosa-rochosa	Argentina
Frutos et al. 2007	<i>Liolaemus melanops</i>	Iguania	Liolaemidae	Planície arenosa	Argentina
Kacoliris et al. 2009	<i>Liolaemus multimaculatus</i>	Iguania	Liolaemidae	Campo arenoso	Argentina
Ribeiro et al. 2009	<i>Tropidurus torquatus</i>	Iguania	Tropiduridae	Afloramento rochoso	Brasil
Robles e Halloy 2009	<i>Liolaemus quilmes</i>	Iguania	Liolaemidae	Arbustaria rochosa	Argentina
Winck et al. 2011	<i>Tupinambis merianae</i>	Autarchoglossa	Teiidae	Campo	Brasil
Montaño et al. 2013	<i>Tupinambis rufescens</i>	Autarchoglossa	Teiidae	Floresta	Bolívia

Nota: Os nomes das espécies estão fornecidos exatamente como mencionados nas publicações originais.

Tabela 2 - Sumário dos aspectos metodológicos das publicações disponíveis sobre área de vida de lagartos sul-americanos.

REFERÊNCIA	TÉCNICA DE MARCAÇÃO	MÉTODO DE COLETA DE DADOS	DURAÇÃO DA AMOSTRAGEM
Stebbins et al. 1967	Amputação de dedos/artelhos, e marcação de tinta	Mapeamento	8 dias
Werner 1978	Amputação de dedos/artelhos, e marcação de tinta	Grade de referência	18 meses (471 dias)
Simonetti e Ortiz 1980	Amputação de dedos/artelhos, e filamento de Cobalto	NA	4 meses
Christian e Tracy 1985	NA	Grade de referência	12 meses
Habit e Ortiz 1994	Amputação de dedos/artelhos, e marcação de tinta	Grade de referência	2 meses
Giaretta 1996	Marcação de tinta	Grade de referência	1 meses
Van Sluys 1997	Amputação de dedos/artelhos, e marcação de tinta	Grade de referência	24 meses (144 dias)
Rocha 1999	Amputação de dedos/artelhos	Grade de referência	5 meses
Halloy e Robles 2002	Marcação de contas	Grade de referência	19 meses (43 dias)
González et al. 2004	Colar de tiras elásticas	NA	9 meses (42 dias)
Celedón-Neghme et al. 2005	Marcação de tinta	Grade de referência	NA
Frutos e Belver 2007	Amputação de dedos/artelhos, e marcação de tinta	Grade de referência	11 meses (55 dias)
Frutos et al. 2007	Marcação de contas e amputação de dedos/artelhos	Grade de referência	4 meses
Kacoliris et al. 2009	Amputação de dedos/artelhos	Sistema de Posicionamento Global	4 meses
Ribeiro et al. 2009	Colar de tiras elásticas, e marcação de tinta	Grade de referência	8 meses (32 dias)
Robles e Halloy 2009	Marcação de contas	Grade de referência	18 meses (90 dias)
Winck et al. 2011	Marcação de tinta	Sistema de Posicionamento Global	9 meses (64 dias)
Montaño et al. 2013	Transmissor via rádio	Sistema de Posicionamento Global	32 meses

Legenda: NA representa dados não disponíveis.

Tabela 3 - Sumário dos aspectos analíticos das publicações disponíveis sobre área de vida de lagartos sul-americanos.

REFERÊNCIA	MÉTODO PARA ESTIMAR AS ÁREAS DE VIDA	PROGRAMA DE ANÁLISE	CRITÉRIO PARA O LIMITE MÍNIMO	VISUALIZAÇÕES MÍNIMAS
Stebbins et al. 1967	Densidade	NA	NA	NA
Werner 1978	NA	NA	NA	NA
Simonetti e Ortiz 1980	Polígono Convexo	NA	Arbitrário	4
Christian e Tracy 1985	Polígono Convexo	NA	Regressão	50
Habit e Ortiz 1994	Polígono Convexo	NA	NA	NA
Giaretta 1996	Polígono Convexo	NA	Arbitrário	3
Van Sluys 1997	Polígono Convexo	NA	Arbitrário	4
Rocha 1999	Polígono Convexo	NA	Arbitrário	4
Halloy e Robles 2002	Mínimo Polígono Convexo	<i>Calhome - Home Range Analysis Program</i>	Regressão	9
González et al. 2004	Mínimo Polígono Convexo, e Elipse	NA	NA	NA
Celedón-Neghme et al. 2005	Kernel Adaptativo	<i>Calhome - Home Range Analysis Program</i>	NA	NA
Frutos e Belver 2007	Mínimo Polígono Convexo	<i>Calhome - Home Range Analysis Program</i>	Arbitrário	4
Frutos et al. 2007	Mínimo Polígono Convexo	<i>Biotas</i>	Arbitrário	4
Kacoliris et al. 2009	Mínimo Polígono Convexo	<i>Biotas</i>	Regressão	5
Ribeiro et al. 2009	Mínimo Polígono Convexo, e Média Harmônica	<i>Home Range Analysis and Graphics Package, and Calhome - Home Range</i>	Inspeção Visual	8
Robles e Halloy 2009	Mínimo Polígono Convexo	<i>Calhome - Home Range Analysis Program</i>	Regressão	9
Winck et al. 2011	Polígono Convexo	<i>Animal Movement Analysis in ArcView</i>	Arbitrário	11
Montaño et al. 2013	Mínimo Polígono Convexo	<i>Animal Movement Analysis in ArcView</i>	Arbitrário	17

Legenda: NA representa dados não disponíveis.

Tabela 4 - Sumário dos resultados das publicações disponíveis sobre área de vida de lagartos sul-americanos.

REFERÊNCIA	TAMANHO DA AMOSTRA			TAMANHO DA ÁREA DE VIDA (m <sup>2</sup> )			SOBREPOSIÇÃO NA ÁREA DE VIDA (%)		Nº FÊMEAS NAS ÁREAS DE VIDA DE MACHOS
	Machos	Fêmeas	Jovens	Machos	Fêmeas	Jovens	Entre Machos	Entre Fêmeas	
Stebbins et al. 1967	21	61	NA	388,5	133,5	NA	NA	NA	NA
Werner 1978	13	19	NA	249	38,5	NA	1,2	0,25	NA
Simonetti e Ortiz 1980	4	7	23	775,9	157,7	178,7	NA	NA	NA
Christian e Tracy 1985	42	43	NA	6450	4520	NA	NA	NA	NA
Habit e Ortiz 1994	7	8	10	273,48	227,05	657,55	0,05	32,6	NA
Giaretta 1996	4	6	6	57,9	11,8	17,5	NA	NA	NA
Van Sluys 1997	50	92	61	57,23	16,95	33,91	<10	<10	1,6
Rocha 1999	10	11	23	59,8	22,3	30,5	3,60	3,90	1,88
Halloy e Robles 2002	21	10	NA	130,57	25,55	NA	NA	NA	0,97
González et al. 2004	8	10	NA	334,81	105,85	NA	NA	NA	NA
Celedón-Neghme et al. 2005	1	8	2	20,75*	20,75*	20,75*	NA	NA	NA
Frutos e Belver 2007	27	27	NA	140,43	40,7	NA	NA	NA	1,1
Frutos et al. 2007	6	8	NA	70,91	42,1	NA	25,46	0,12	1,5
Kacoliris et al. 2009	24	36	NA	39,87	54,96	NA	40	35	NA
Ribeiro et al. 2009	27	44	NA	61,7	47,95	NA	NA	NA	2,75
Robles e Halloy 2009	52	52	NA	161,5	31,5	NA	NA	NA	1,96
Winck et al. 2011	3	2	3	89666,7	4350	1233,33	0,14	NA	1
Montaño et al. 2013	8	1	NA	272500	264000	NA	NA	NA	NA

Legenda: NA representa dados não disponíveis, e \* são valores médios para população.

Nota: Para estudos plurianuais, os valores de tamanho e sobreposição de área vida são fornecidos como a média de todo o período amostral. Em alguns casos, o número médio de fêmeas associadas às áreas de vida dos machos é baseada nas figuras originais das publicações.

## 1.4 Discussão

Estudos publicados sobre área de vida de lagartos sul-americanos são escassos. Para nosso conhecimento, a história dos estudos sobre área de vida de lagartos na América do Sul teve início na década de 1960, implicando em menos de meio século de pesquisas. Adicionalmente, apesar da acumulação de estudos ter crescido exponencialmente desde a década de 1970, poucos estudos sobre a área de vida de lagartos da América do Sul foram publicados desde então. Além disso, os esforços de amostragem na América do Sul têm sido geograficamente enviesados, com a maioria dos estudos tendo sido desenvolvidos no Nordeste argentino e no Sudeste brasileiro.

O conhecimento sobre área de vida de lagartos da América do Sul é também enviesado para linhagem Iguania. Iguanios são geralmente abundantes e também apresentam baixa vagilidade quando comparados aos escleroglossos (Huey e Pianka 1981), fato que pode explicar esse viés filogenético. Além disso, quase todos os estudos foram conduzidos em ambientes abertos, principalmente em habitat rochosos e arenosos, o que, por sua vez, aumenta a capacidade dos observadores de localizar os lagartos, facilitando a coleta de dados espaciais (Fox et al. 2003).

A marcação de tinta foi uma das técnicas de marcação mais utilizada, algumas vezes, em combinação com outros métodos. O uso de tintas não tóxicas para marcação é comum em estudos de lagartos (Ferner 2007) e tem se apresentado adequado por não implicar em questões éticas e ser, particularmente, barato (Tinkle 1967; Simon e Bissinger 1983). Por outro lado, apesar das opiniões divergentes sobre a amputação de dedos e artelhos, devido à controvérsia sobre os efeitos deste método na performance dos lagartos (Dodd 1993; Blotch e Irschick 2005; Langkilde e Shine 2006), esse procedimento foi também uma das técnicas de marcação mais utilizadas em estudos de área de vida de lagartos na América do Sul. Para fins práticos de reconhecimento de indivíduos à distância, nós recomendamos o uso de marcações com tinta (Tinkle 1967; Simon e Bissinger 1983) e técnicas de marcação com contas/miçangas (Fisher e Muth 1989; Galdino et al. 2014).

Geralmente, os dados espaciais foram obtidos acessando as coordenadas espaciais relativas aos eixos geográficos de uma grade de referência. Apesar do crescente progresso nas tecnologias de localização, grades de referência foram prevalentes nas pesquisas sobre área de vida e constituem um método apropriado (e.g. Scoular et al. 2011). Apenas três dos estudos

mais recentes coletaram dados espaciais dos indivíduos diretamente pelo Sistema de Posicionamento Global – GPS (Kacoliris et al. 2009; Winck et al. 2011; Montaña et al. 2013). No entanto, o uso de dispositivos tecnológicos, como a rádio-telemetria e o Sistema de Satélite de Navegação Global – GNSS, traz o benefício de aumentar a acurácia dos dados espaciais, levando à obtenção de estimativas mais confiáveis dos tamanhos das áreas de vida.

Os estudos amostrados tiveram longa duração, durando alguns meses. Em uma referência clássica para área de vida de lagartos, Rose (1982) alertou para o problema da dependência temporal sobre o tamanho das áreas de vida, argumentando que as estimativas podem variar de acordo com o intervalo de tempo (semanas, meses ou anos) das amostragens. Assim, é importante delinear escalas temporais adequadas para amostragem a fim de satisfazer as necessidades de independência tanto estatísticas quanto biológicas, o que pode impedir a autocorrelação temporal de observações (Laver e Kelly 2008). Portanto, aconselhamos que os pesquisadores reúnam o maior número de visualizações no menor intervalo de tempo independente possível, permitindo estimativas mais acuradas das áreas de vida (Rose 1982; Swihart e Slade 1985).

Métodos de polígono convexo (Mohr 1947) foram utilizados em quase todos os estudos. Apesar de o método do mínimo polígono convexo ser sensível ao tamanho da amostra e usualmente considerar pontos que são utilizados em baixa frequência pelos indivíduos (Hayne 1949; Worton 1987), ele foi sugerido como o método mais apropriado para estimativas de área de vida de répteis e anfíbios (Row e Blouin-Demers 2006) e foi o método mais frequentemente empregado para estimar áreas de vida (Laver e Kelly 2008). Por outro lado, esse método assume o uso bidimensional do espaço por animais, o que nem sempre condiz com o uso de habitats por lagartos. Contudo, devido a falta de alternativas mais apropriadas, o mínimo polígono convexo é ainda largamente empregado tanto para espécies arbóreas (e.g. Hagen e Bull 2011; Nicholson e Richards 2011) quanto saxícolas (MacKay 1975; Van Sluys 1997). Por isso, os autores devem estar cientes da escolha mais adequada dos métodos para estimar áreas de vida, bem como para fazer comparações entre espécies e devem levar em conta as características particulares dos sistemas de estudo, como apontado por Perry and Garland (2002).

Em geral, nos artigos pesquisados as áreas de vida foram estimadas sem preocupação com o número mínimo de visualizações necessárias para a obtenção de estimativas confiáveis. Como o tamanho da área de vida aumenta com o número de visualizações (i.e. recapturas), a sensibilidade das estimativas com relação ao número de localizações deve ser testada antes de delimitar um limiar mínimo para as análises (Laver e Kelly 2008). Em 1982, Rose apontou

que as áreas de vida podem ser subestimadas se o número de visualizações for insuficiente e recomendou avaliar a relação entre o número de visualizações e o tamanho cumulativo das áreas de vida, a partir do qual um limiar mínimo de recapturas pode ser delimitado (Rose 1982, veja, alternativamente: Stone e Baird 2002; Laver e Kelly 2008). No entanto, essa recomendação tem sido ignorada pela maioria dos autores, e apenas cinco estudos consideraram essa informação crítica. Por isso, nós recomendamos fortemente que estudos futuros relacionem a sensibilidade das áreas de vida em relação ao número de recapturas, reportando as estimativas de área de vida apenas para indivíduos que tenham tamanhos de área de vida independentes do número de visualizações.

Quatro softwares diferentes foram utilizados para estimar áreas de vida nos estudos com lagartos sul-americanos. Há um número considerável de programas disponíveis para análises espaciais de animais; no entanto, nós também sabemos que vários destes precisam ser comprados e não permitem o acesso ao código do software. Além disso, a maioria dos softwares pagos e fechados não inclui a gama completa de análises que pode ser requerida para estudos de área de vida. Considerando que os custos financeiros são, usualmente, fatores importantes para pesquisadores de países com pouca disponibilidade de recursos, nós aconselhamos o uso de um *software* aberto e gratuito como alternativa: o *R Project for Statistical Computing* (R Core Team 2013). R é uma plataforma para análises estatísticas e programação (Ihaka e Gentleman 1996) que o uso tem crescido consideravelmente desde seu lançamento em 2001 (Muenchen 2014). Especificamente, nós recomendamos o uso dos pacotes “*adehabitatHR*” (Calenge 2006) e “*rgeos*” (Bivand e Rundel 2013) para estimar os tamanhos de áreas de vida e as sobreposições, respectivamente. Para auxiliar futuros pesquisadores, nós fornecemos um script no R que automatiza o trabalho requerido para estimar o tamanho das áreas de vida e para calcular as sobreposições na plataforma R. O código (“*HunteR*”) pode ser baixado do seguinte repositório <https://github.com/NeoLiBE/NeoLiBE>, no qual um arquivo de orientações para o uso do *script* também pode ser encontrado.

O baixo tamanho da amostra nos estudos e a falta de dados robustos acerca de sobreposições de áreas de vida significam que a maioria dos estudos foi pouco informativa. Com poucas exceções, a avaliação de fatores que afetam o tamanho das áreas de vida também foi inconclusiva. Portanto, nós lembramos aos autores a necessidade de acumulação suficiente desse tipo de dado para permitir um entendimento mais confiável das propriedades sociais do sistema estudado. Além disso, há ainda profundas lacunas filogenéticas e geográficas a serem preenchidas. Na verdade, ainda temos lacunas considerando estudos de área de vida com

lagartos da América do Sul. Com exceção de 15 espécies, informação sobre a ecologia espacial de lagartos sul-americanos é ainda necessária. Reforçamos ainda a necessidade de realizar estudos com lagartos gecotas e autarcoglossos, bem como desenvolver pesquisas em diferentes tipos de habitats neotropicais, no intuito de entender os padrões espaciais e, conseqüentemente, os processos que regem o uso de espaço por lagartos sul-americanos.

Em conclusão, nós encontramos que, mesmo depois de aproximadamente cinco décadas, o conhecimento sobre área de vida de lagartos na América do Sul ainda está dando seus passos iniciais. Concluimos que o esforço restrito despendido até o momento não permitiu uma compreensão geral dos padrões e processos que regem o uso de espaço por lagartos da América do Sul. Esperamos que esse artigo auxilie os pesquisadores a evitar deslizes metodológicos e que nossas sugestões sejam úteis em futuros estudos, fortalecendo o conhecimento sobre área de vida de lagartos neotropicais.



## 1.5 Referências

- Bivand R, Rundel C. 2013. rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-2. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=rgeos>>.
- Biotas. 2006. Ecological Software Solutions. Disponível em: <<http://www.ecostats.com/web/Biotas>>.
- Blotch N, Irschick DJ. 2005. Toe-clipping dramatically reduces clinging performance in a pad-bearing lizard (*Anolis carolinensis*). *Journal of Herpetology*. 39:288–293.
- Brown JL, Orians GH. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:239–262.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24:346–352.
- Calenge C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*. 197:516–519.
- Celedón-Neghme C, Salgado CR., Victoriano PF. 2005. Preferencias alimentarias y potencial dispersor del lagarto herbívoro *Phymaturus flagellifer* (Tropiduridae) en los Andes. *Gayana*. 69:266–276.
- Christian KA, Tracy CR. 1985. Physical and biotic determinants of space utilization by the Galapagos land iguana (*Conolophus pallidus*). *Oecologia*. 66:132–140.
- Christian KA, Waldschmidt S. 1984. The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*. 40:68–75.
- Dodd CK. 1993. The effects of toe-clipping on the sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology*. 27:209–213.
- Dugan B. 1982. The mating behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. In: Burghardt GM, Rand AS, editors. *Iguanas of the world: their behavior, ecology, and conservation*. New Jersey: Noyes Publications. p 320–341.
- Ferner JW. 2007. A review of marking and individual recognition techniques for amphibians and reptiles. *Shoreview: Society for the Studies of Amphibians and Reptiles*. 72 p.
- Fisher M, Muth A. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetological Review*. 20:45–46.
- Fox SF, McCoy JK, Baird TA. 2003. *Lizard social behavior*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 435 p.

- Frutos N, Belver L. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincial de La Rioja, Argentina. Cuadernos de Herpetología. 21:83–92.
- Frutos N, Camporro LA., Avila LJ. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. Gayana. 71:142–149.
- Galdino CAB, Horta G, Young RJ. 2014. An update to a bead-tagging method for marking lizards. Herpetological Review. 45:587–589.
- Giaretta AA. 1996. *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. Herpetological Review. 27:80–81.
- González LA, Prieto A, Ojeda G. 2004. Área de actividad y comportamiento del lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix 1825) (Sauria - Tropiduridae) en Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. Saber. 16:96–104.
- Habit EM, Ortiz JC. 1994. Ambito de hogar de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia:Tropiduridae). Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile. 65:149–152.
- Hagen IJ, Bull CM. 2011. Home ranges in the trees: radiotelemetry of the prehensile tailed skink, *Corucia zebrata*. Journal of Herpetological Medicine and Surgery. 45:36–39.
- Halloy M, Robles C. 2002. Spatial distribution in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. Bulletin of the Maryland Herpetological Society. 38:118–129.
- Hayne DW. 1949. Calculation of size of home range. Journal of Mammalogy. 30:1–18.
- Hooge PN, Eichenlaub B. 2000. Animal movement extension to ArcView version 2.0. Anchorage: U.S. Geological Survey, Alaska Science Center - Biological Science Office. 28 p.
- Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. Ecology. 62:991–999.
- Ihaka R, Gentleman ER. 1996. R: A language for data analysis and graphics. Journal of Computational and Graphical Statistics. 5:299–314.
- Kacoliris FP, Williams JD, Arcaute CR, Cassino C. 2009. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. South American Journal of Herpetology. 4:229–234.
- Kie JG, Baldwin JA, Evans CJ. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. Wildlife Society Bulletin. 24:342–344.
- Knapp CR, Owens AK. 2005. Home range and habitat associations of a Bahamian iguana: implications for conservation. Animal Conservation. 8:269–278.

- Langkilde T, Shine R. 2006. How much stress do researchers inflict on their study animals? A case study using a scincid lizard, *Eulamprus heatwolei*. *The Journal of Experimental Biology*. 209: 1035–1043.
- Laver PN, Kelly MJ. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*. 72:290–298.
- Losos JB, Andrews RM, Sexton OJ, Schuler AL. 1991. Behavior, ecology, and locomotor performance of the Giant Anole, *Anolis frenatus*. *Caribbean Journal of Science*. 27:173–179.
- MacKay WP. 1975. The home range of the banded rock lizard *Petrosaurus mearnsi* (Iguanidae). *The Southwestern Naturalist*. 20:113–120.
- Mitchell NC. 1999. Effect of introduced ungulates on density, dietary preferences, home range, and physical condition of the iguana (*Cyclura pinguis*) on Anegada. *Herpetologica*. 55:7–17.
- Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*. 37:223–249.
- Montaño RR, Cuéllar RL, Fitzgerald LA, Mendoza F, Soria F, Fiorello CV, Deem SL, Noss AJ. 2013. Activity and ranging behavior of the Red Tegu lizard *Tupinambis rufescens* in the Bolivian Chaco. *South American Journal of Herpetology*. 8: 81–88.
- Muenchen RA. 2014. The popularity of data analysis software. Disponível em: <<http://r4stats.com/popularity>>. Acesso em: 20 jan. 2014.
- Nicholson KE, Richards PM. 2011. Home-range size and overlap within an introduced population of the Cuban Knight anole, *Anolis equestris* (Squamata:Iguanidae). *Phyllomedusa*. 10:65–73.
- Perry G, Garland T. 2002. Lizard home ranges: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*. 83:1870–1885.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>.
- Rand AS, Fort E, Ramos D, Werner D, Bock B. 1989. Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia*. 1989:217–221.
- Ribeiro LB, Souza BM, Gomides SC. 2009. Range structure, microhabitat use, and activity patterns of the saxicolous lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) on a rock outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82:577–588.
- Robles C, Halloy M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology*. 4:253–258.

- Rocha CFD. 1999. Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia*. 59:125–130.
- Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*. 16:253–269.
- Row JR, Blouin-Demers G. 2006. Kernels are not accurate estimators of home-range size for herpetofauna. *Copeia*. 2006:797–802.
- Schoener TW, Schoener A. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*. 63:809–823.
- Scoular KM, Caffry WC, Tillman JL, Finan SE, Schwartz SK, Sinervo B, Zani PA. 2011. Multiyear home-range ecology of common Side-Blotched lizards in eastern Oregon with additional analysis of geographic variation in home-range size. *Herpetological Monographs*. 25:52–75.
- Simon CA, Bissinger BE. 1983. Paint marking lizards. Does the color affect survivorship? *Journal of Herpetology* 17:184–186.
- Simonetti J, Ortiz JC. 1980. Dominio en *Liolaemus kuhlmanni* (Reptila: Iguanidae). *Annales del Museo de Historia Natural de Valparaiso*. 13:167–172.
- Stamps JA. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Gans C, Tinkle D., editors. *Biology of the Reptilia*. New York: Academic Press. p 265–334.
- Stamps JA. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW, editors. *Lizard ecology: studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press. p 169–204.
- Stebbins RC, Lowenstein JM, Cohen NW. 1967. A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the Galápagos Islands. *Ecology*. 48:839–851.
- Stone PA, Baird TA. 2002. Estimating lizard home range: The Rose model revisited. *Journal of Herpetology* .36:427–436.
- Swihart RK, Slade NA. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*. 66:1176–1184.
- Tinkle DW. 1967. Home range, density, dynamics, and structure of a Texas population of the lizard *Uta stansburiana*. In: Miltead J.J., editor. *Lizard Ecology: a symposium*. Kansas: University of Missouri Press. p 5–29.
- Turner FB, Jennrich RI, Weintraub JD. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*. 50:1076–1081.
- Van Sluys M. 1997. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia*. 1997:623–628.

Verwajen D, Van Damme R. 2008. Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology*. 111:37–47.

Werner DI. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 47:337–395.

Winck GR, Blanco CC, Cechin SZ. 2011. Population ecology of *Tupinambis merianae* (Squamata, Teiidae): home-range, activity and space use. *Animal Biology*. 61:493–510.

Worton BJ. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*. 38:277–298.

## **2 VIVENDO SOBRE ROCHAS: ÁREA DE VIDA DOS LAGARTOS *TROPIDURUS* DO GRUPO *SEMITAENIATUS***

### **2.1 Introdução**

A área de vida é definida como o espaço físico em que um animal vive e desempenha as atividades essenciais para sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução (Mitchell e Powell 2012; Spencer 2012). Portanto, estas porções de habitat utilizadas devem conter todos os elementos imprescindíveis para os organismos, tais como recursos alimentares, refúgios contra predadores, parceiros sexuais (Burt 1943; Brown e Orians 1970) e no caso de organismos como lagartos, as áreas de vida devem incluir ainda sítios apropriados para termorregulação (Rocha & Van Sluys 2008). No entanto, os padrões de uso do espaço em lagartos resultam de múltiplos processos dinâmicos e a interação de diversos fatores influencia localmente a distribuição espacial destes animais (Martins 1994).

As exigências energéticas historicamente têm sido elencadas como um fator primário influenciando o tamanho das áreas de vida em lagartos (Turner et al. 1969; Christian e Waldschmidt 1984). Assim, o tamanho das áreas de vida costuma ser positivamente relacionado com o tamanho corpóreo, já que indivíduos maiores requerem maior quantidade de recursos alimentares e, conseqüentemente, mais espaço para sua manutenção (Imansyah et al. 2008). Além disso, o tamanho das áreas de vida também pode diferir entre os sexos, dados os distintos papéis sociais que machos e fêmeas exercem na população (Haenel et al. 2003a). Nesse contexto, machos usualmente têm áreas de vida maiores do que as fêmeas e isto pode ser atribuído à vantagem de incluir um maior número de fêmeas em seu raio de ação, condição que favorece seu sucesso reprodutivo (Fox et al. 1981).

Apesar de transcorridas décadas de pesquisa sobre o uso do espaço em lagartos (Turner et al. 1969; Stamps 1977), ainda existem grandes lacunas no entendimento da ecologia espacial de lagartos, dado que a maioria dos trabalhos sobre área de vida no grupo é restrita a membros da linhagem *Iguania* e a espécies nativas da América do Norte (Perry e Garland 2002). No contexto da América do Sul, a bibliografia sobre área de vida de lagartos é ainda mais escassa e, a informação acumulada até então, não permite a compreensão dos processos que regem o uso de espaço por lagartos sul-americanos (Passos et al. 2015). De fato, o conhecimento disponível sobre área de vida de lagartos sul-americanos além de ser

geograficamente enviesado, com a maioria dos estudos desenvolvidos na região noroeste da Argentina e sudeste do Brasil, é ainda filogeneticamente restrito, com mais de um terço dos estudos tendo como alvo espécies do gênero *Liolaemus* (Passos et al. 2015).

Os lagartos do gênero *Tropidurus* Wied, 1825 figuram entre os répteis mais ubíquos nas paisagens abertas da América do Sul (Carvalho 2013; Carvalho et al. 2013) e compreendem mais de 25 espécies formalmente descritas (Uetz e Hošek 2015). Esta elevada riqueza taxonômica, se traduz também em uma grande variedade morfológica e ecológica, incluindo desde o pequeno arenícola *T. hygomi* de 15 cm, até o grande generalista *T. hispidus* que pode alcançar 32 cm de comprimento total (Rodrigues 1987). O gênero *Tropidurus* é subdividido em quatro grupos de espécies, a saber *T. bogerti*, *T. semitaeniatus*, *T. spinulosus* e *T. torquatus*, baseado em dados morfológicos e moleculares (Frost et al. 2001). Apesar dessa diversidade, dados sobre área de vida são disponíveis apenas para três espécies: *T. itambere* (Van Sluys 1997), *T. hispidus* (González et al. 2004) e *T. torquatus* (Giaretta 1996; Ribeiro et al. 2009), todas elas pertencentes ao grupo *torquatus*. Portanto, estudos sobre ecologia espacial dos demais grupos de *Tropidurus* podem contribuir para o entendimento dos processos que governam o uso do espaço em lagartos neotropicais.

Ao longo das paisagens semiáridas da região nordeste do Brasil, expostos a altas temperaturas e escassez de chuvas, ocorrem as quatro espécies de *Tropidurus* que compõem o grupo *semitaeniatus*. As espécies deste grupo são principalmente reconhecidas pelo seu padrão de coloração com linhas claras longitudinais, seu intenso achatamento corpóreo dorso-ventral (Vanzolini et al. 1980, Manzani e Abe 1990), bem como por seus hábitos saxícolas, altamente especializados no uso de habitats rochosos (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011). Assim, tendo em vista as particularidades morfológicas e ecológicas compartilhadas por este grupo de *Tropidurus*, neste capítulo, buscamos contribuir para a detecção de padrões de uso do espaço em lagartos neotropicais, através da investigação das áreas de vida de três espécies saxícolas do grupo *semitaeniatus*. Especificamente, avaliamos as diferenças intersexuais e interespecíficas nos tamanhos das áreas de vida de *Tropidurus helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*, testando as seguintes hipóteses: *i.* machos apresentariam áreas de vida maiores do que fêmeas, devido aos machos estarem sob pressão seletiva para acessarem um número maior de fêmeas; e *ii.* as espécies difeririam em seus tamanhos de área de vida, dadas às intrínsecas distinções nos tamanhos corpóreos entre elas.

## 2.2 Métodos

Realizamos as amostragens de *Tropidurus helenae* na Serra da Capivara (8°51'2"S; 42°33'57"O), município de Coronel José Dias, estado do Piauí, em maio de 2015; de *T. jaguaribanus* no vale do rio Jaguaribe (5°20'33"S; 38°12'24"O), município de São João do Jaguaribe, estado do Ceará, em abril de 2015; e de *T. pinima* no Morro de Santo Inácio (11° 6'41"S; 42°43'32"O), município de Gentio do Ouro, estado da Bahia, em junho de 2015. Em cada área de estudo, selecionamos um conjunto de afloramentos rochosos nos quais indivíduos das espécies-alvo ocorressem e procedemos com a captura-marcação-recaptura dos mesmos. Capturamos os lagartos adultos com laço de nylon atado à ponta de varas de pesca e registramos o sexo e o comprimento rostro-cloacal (resolução de 0,1 mm) de cada indivíduo. Determinamos o sexo com base na coloração ventral dos indivíduos (manchas pretas e amarelas na porção ventral das coxas e na aba pré-cloacal), padrão presente nos machos, mas sempre ausente nas fêmeas (Ribeiro et al. 2010). Marcamos cada indivíduo com uma combinação única de duas a três contas coloridas implantadas na base da cauda (Galdino et al. 2014). Este método permitiu a precisa identificação dos indivíduos através de recapturas visuais, sem a necessidade de posterior manuseio. Realizamos as recapturas visualmente à distância máxima possível, com binóculo, evitando perturbar o comportamento dos lagartos pela aproximação do observador. Obtivemos os pontos espaciais (latitude e longitude em UTM, precisão de 3,0 m) por um dispositivo portátil de navegação por satélite (GPS).

Realizamos as amostragens durante 20 dias consecutivos em cada área de estudo, totalizando 200 horas de esforço amostral para cada espécie. Diariamente, vistoriamos os afloramentos rochosos de 7:00 às 17:00 h, garantindo a coleta de pontos espaciais ao longo de toda amplitude da atividade diária das espécies (De Solla et al. 1999). Durante as vistorias, caminhamos lentamente em busca dos lagartos em toda a extensão dos afloramentos, pelo menos três vezes em cada turno, para assegurar probabilidades similares de detecção dos indivíduos (Horne et al. 2007). Para evitar a dependência temporal das observações, consideramos apenas a primeira visualização de cada indivíduo em um turno. Para garantir a independência espacial dos registros de posição, a cada vistoria utilizamos sistematicamente rotas distintas para o monitoramento dos afloramentos rochosos.

Para estimar os tamanhos das áreas de vida (m<sup>2</sup>), utilizamos o método do Polígono Convexo Mínimo (Mohr 1947). Este método delimita um polígono através da interligação dos pontos mais externos de um conjunto de posições espaciais (Hayne 1949). Para evitar a



incorporação de locais ocasionalmente visitados, consideramos 95% dos pontos espaciais nas estimativas, excluindo 5% dos pontos mais extremos de cada indivíduo.

Para definir o número mínimo de registros de posições espaciais necessário para estimar áreas de vida acuradas, geramos curvas de acumulação com os dados espaciais cronologicamente ordenados, relacionando as estimativas de tamanho das áreas de vida absolutas (transformadas em log natural) e relativas (porcentagens das áreas de vida totais) com o número de registros de posições espaciais (Rose 1982). A partir das curvas de acumulação geradas, identificamos os limiares mínimos de registros espaciais necessários para se estimar áreas de vida acuradas, pela combinação de dois critérios: 1. alcance da assíntota, número de registros de posição a partir do qual os tamanhos das áreas de vida não se alteram substancialmente e 2. representatividade das áreas de vida, número de registros de posição capazes de explicar mais de 90% das áreas de vida individuais.

Transformamos logaritmicamente (log-natural) os valores de área de vida para reduzir as distorções das distribuições em relação à normalidade, além de linearizar a relação com outras variáveis unidimensionais (Williamson e Gaston 1999, Sheldahl e Martins 2000). Avaliamos a distribuição dos dados quanto às premissas de normalidade e homocedasticidade das variâncias para a utilização de testes paramétricos. Quando a conformação dos dados não atendeu as premissas, aplicamos testes equivalentes não paramétricos. Para avaliar as diferenças intrapopulacionais no tamanho corpóreo entre machos e fêmeas, utilizamos teste-t de Student (Zar 2010). Para avaliar as diferenças no tamanho corpóreo entre as espécies, utilizamos análise de variância (ANOVA) seguida de testes post-hoc de Tukey (Zar 2010). Para testar o efeito do tamanho corpóreo dos lagartos sobre as dimensões de área de vida correspondentes, aplicamos regressões lineares simples (Zar 2010). Para avaliar as diferenças intersexuais nos tamanhos das áreas de vida, utilizamos teste-t de Student ou teste U de Wilcoxon (Zar 2010). Para avaliar as diferenças interespecíficas nos tamanhos absolutos das áreas de vida, utilizamos análise de variância (ANOVA) seguida de testes post-hoc de Tukey (Zar 2010).

Conduzimos as análises estatísticas e produzimos os gráficos na plataforma R (R Core Team 2015). As análises espaciais foram realizadas usando o código "HunteR" (Passos et al. 2015). Para todos os testes estatísticos, atribuímos o nível de significância  $\alpha = 0,05$ . Fornecemos as estatísticas descritivas como: média  $\pm$  um desvio padrão (mínimo - máximo).

### 2.3 Resultados

Capturamos e marcamos um total de 60 indivíduos adultos de *T. helenae* (38 fêmeas e 22 machos), 60 indivíduos de *T. jaguaribanus* (33 fêmeas e 27 machos) e 71 indivíduos de *T. pinima* (35 fêmeas e 36 machos). A densidade de *T. helenae* foi de 126 indivíduos.ha<sup>-1</sup>, a de *T. jaguaribanus* foi de 124 indivíduos.ha<sup>-1</sup> e a de *T. pinima* foi de 80 indivíduos.ha<sup>-1</sup>. Obtivemos recapturas de 80% (n = 48) dos indivíduos de *T. helenae*, 78% (n = 47) dos indivíduos de *T. jaguaribanus* e 71% (n = 53) dos indivíduos de *T. pinima*. Ao todo, coletamos 339 registros de posições espaciais para *T. helenae*, 341 para *T. jaguaribanus* e 373 para *T. pinima*.

As curvas de acumulação dos tamanhos das áreas de vida em função do número de pontos espaciais atingiram assíntotas em torno de sete registros de posição para todas as espécies (Figura 1). As estimativas de tamanho de área de vida baseadas neste número de registros de posição corresponderam a 93% das áreas de vida individuais em *T. helenae*, 92% em *T. jaguaribanus* e 94% em *T. pinima* (Figura 1). Portanto, atribuímos este valor como o limiar mínimo de registros de posição para estimarmos acuradamente os tamanhos das áreas de vida das três espécies. Sob este limiar de corte, obtivemos estimativas acuradas de área de vida para 37 *T. helenae* (77% dos indivíduos recapturados), 33 *T. jaguaribanus* (70% dos indivíduos recapturados) e 35 *T. pinima* (66% dos indivíduos recapturados).

Houve dimorfismo sexual no tamanho corpóreo em todas as espécies, com os machos apresentando comprimentos rostro-cloacais significativamente maiores do que aqueles das fêmeas (Tabela 1; Figura 2). Existiram diferenças interespecíficas no tamanho corpóreo (ANOVA -  $F_{2,99} = 56,71$ ;  $p < 0,01$ ; Figura 3), com *T. jaguaribanus* sendo maior que *T. helenae* (Tukey -  $p < 0,01$ ) e *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ), e *T. helenae* sendo maior que *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ).

Não houve relação significativa entre o tamanho das áreas de vida e o comprimento rostro-cloacal para *T. helenae* (Regressão Linear Simples -  $F_{1,35} = 0,68$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $p = 0,42$ ; Figura 3), nem para *T. jaguaribanus* (Regressão Linear Simples -  $F_{1,31} = 3,55$ ;  $R^2 = 0,07$ ;  $p = 0,07$ ; Figura 3), nem para *T. pinima* (Regressão Linear Simples -  $F_{1,30} = 0,01$ ;  $R^2 = 0,03$ ;  $p = 0,94$ ; Figura 3). Os tamanhos das áreas de vida não diferiram estatisticamente entre os sexos para nenhuma das espécies (Tabela 2; Figura 3).

Tabela 1 - Comprimento rostro-cloacal (mm) entre machos e fêmeas de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí, de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia.

ESPÉCIE	FÊMEAS	MACHOS	ESTATÍSTICA
<i>Tropidurus helenae</i>	67,99 ± 3,13 (58,00 - 71,40) n = 23	81,01 ± 2,74 (75,90 - 85,10) n = 14	t de Student - t = -12,82; gl = 35; p < 0,01
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	77,16 ± 4,09 (68,90 - 83,40) n = 17	92,66 ± 9,27 (76,00 - 105,90) n = 16	t de Student - t = -6,28; gl = 31; p < 0,01
<i>Tropidurus pinima</i>	63,05 ± 1,76 (60,00 - 65,80) n = 18	67,51 ± 1,85 (64,60 - 71,20) n = 14	t de Student - t = -6,96; gl = 30; p < 0,01

Legenda: Valores fornecidos como média ± um desvio padrão (mínimo - máximo).

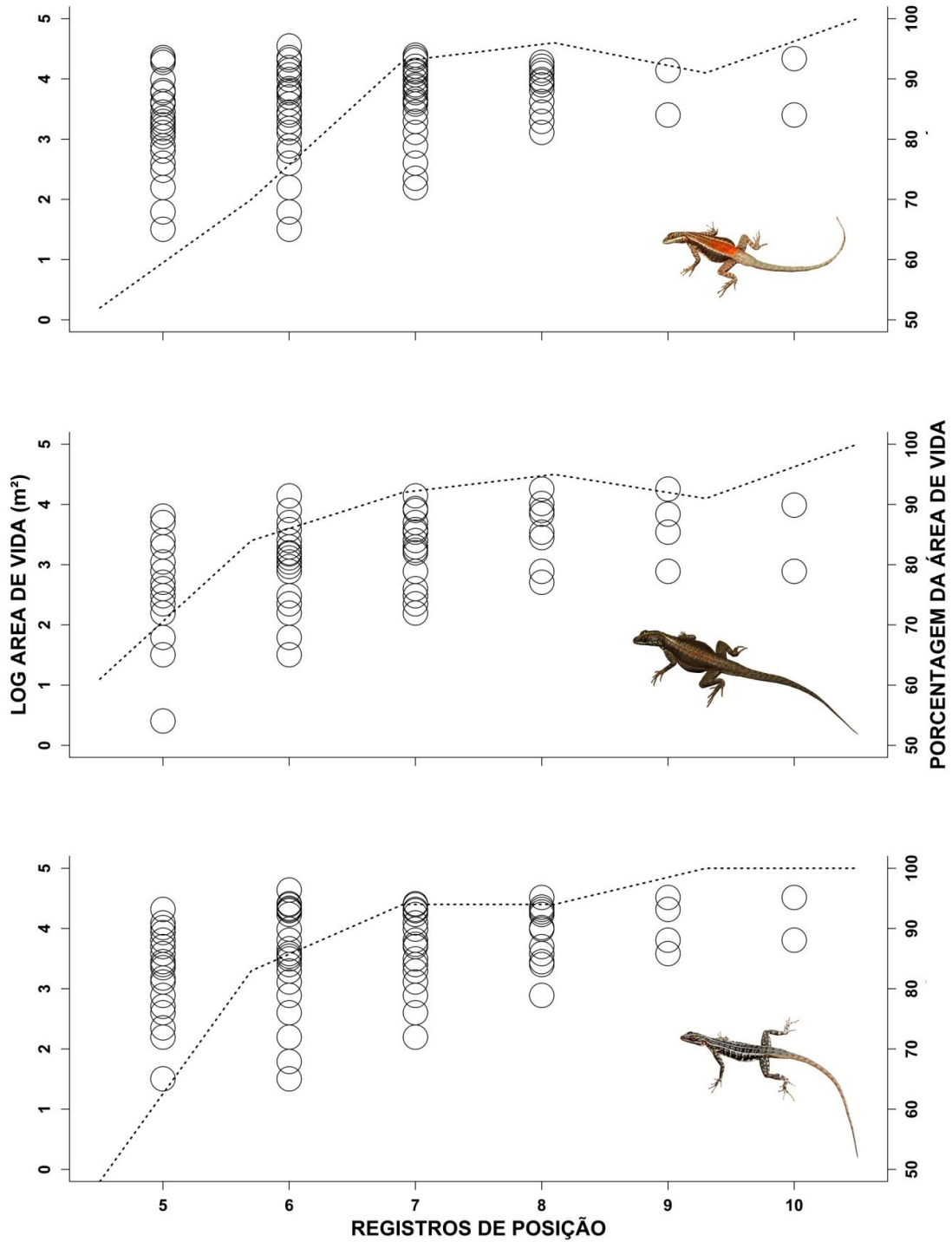
Houve diferenças interespecíficas significativas nos tamanhos das áreas de vida (ANOVA -  $F_{2,102} = 9,14$ ;  $p < 0,01$ ; Figura 4), com *T. jaguaribanus* possuindo áreas de vida menores do que as de *T. helenae* (Tukey -  $p < 0,01$ ; Figura 4) e as de *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ; Figura 4), mas os tamanhos das áreas de vida destes últimos não diferiram estatisticamente entre si (Tukey -  $p = 0,51$ ; Figura 4).

Tabela 2 - Tamanho das áreas de vida (m<sup>2</sup>) entre machos e fêmeas de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí, de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia.

ESPÉCIE	FÊMEAS	MACHOS	ESTATÍSTICA
<i>Tropidurus helenae</i>	44,61 ± 16,09 (10,50 - 78,00) n = 23	49,07 ± 22,51 (9,00 - 76,50) n = 14	t de Student - t = -0,70; gl = 35; p = 0,49
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	20,91 ± 10,68 (9,00 - 46,50) n = 17	30,31 ± 22,44 (9,00 - 70,50) n = 16	Wilcoxon - W = -118,5; gl = 31; p = 0,54
<i>Tropidurus pinima</i>	40,33 ± 26,25 (9,00 - 91,50) n = 18	41,29 ± 25,49 (9,00 - 82,50) n = 17	t de Student - t = -0,11; gl = 33; p = 0,91

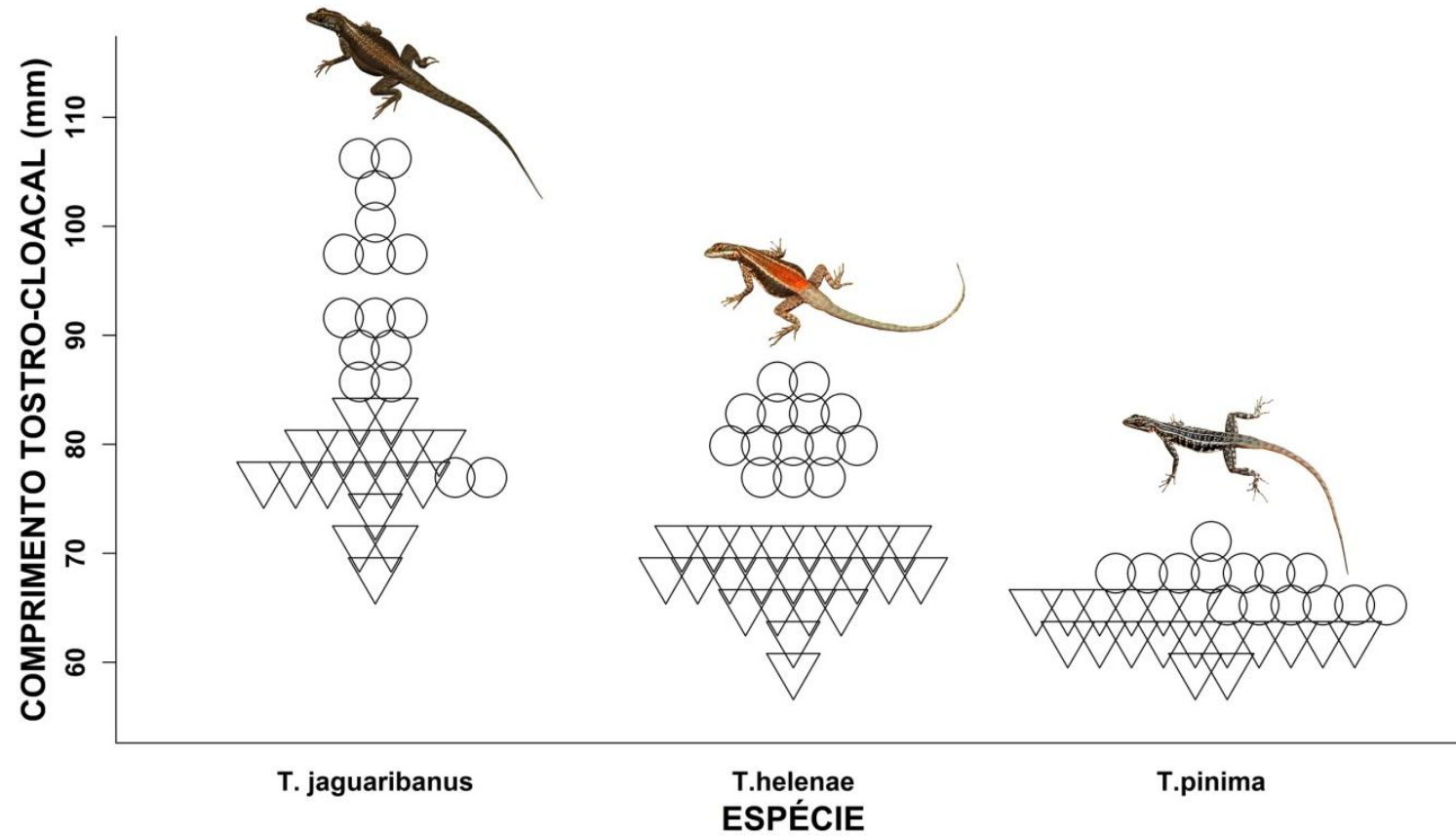
Legenda: Valores fornecidos como média ± um desvio padrão (mínimo - máximo).

Figura 1 - Relação entre o tamanho da área de vida e o número de registros de posição espacial em *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).



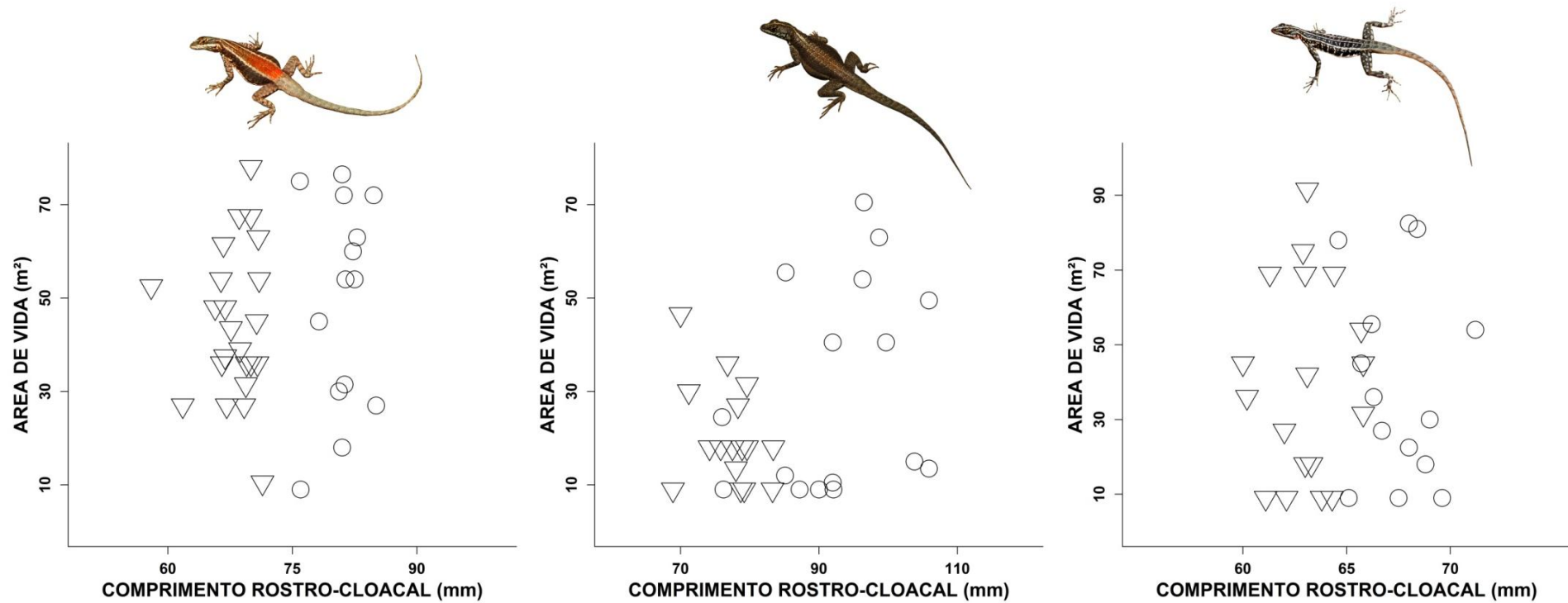
Legenda: Os círculos representam os tamanhos de área de vida absolutos (m<sup>2</sup> em log natural) para cada indivíduo e as linhas interceptam as médias das porcentagens relativas dos tamanhos de área de vida para cada número de registros de posição.

Figura 2 - Diferenças interespecíficas e intersexuais no comprimento rostro-cloacal (mm) de *Tropidurus jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (esquerda), *T. helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (direita).



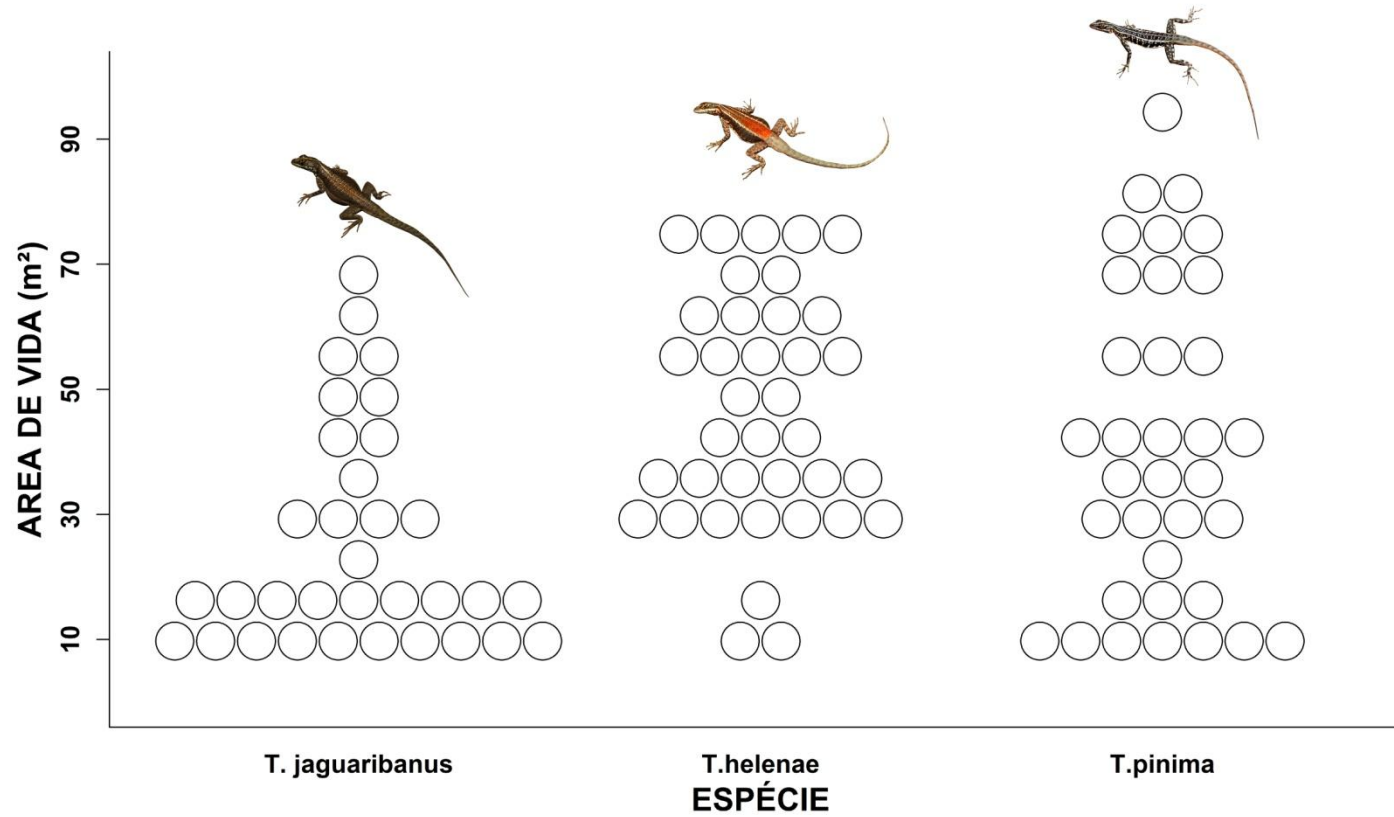
Legenda: Os triângulos representam fêmeas e os círculos, machos.

Figura 3 - Relação entre o tamanho da área de vida e o comprimento rostro-cloacal em *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (esquerda), *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (direita). Os triângulos representam fêmeas e os círculos machos.



Legenda: Os triângulos representam fêmeas e os círculos, machos.

Figura 4 - Tamanho da área de vida entre *Tropidurus jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (esquerda), *T. helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (direita).



## 2.4 Discussão

Os machos não apresentaram áreas de vida maiores do que as das fêmeas em nenhuma das espécies estudadas, embora a ocorrência de diferenças intersexuais nos tamanhos das áreas de vida seja amplamente difundida entre lagartos (Perry e Garland 2002). A tendência de que machos possuam áreas de vida maiores do que as das fêmeas é geralmente consequência dos distintos papéis sociais exercidos pelos sexos (Haenel et al. 2003a). Contudo, a magnitude das diferenças no uso do espaço entre os sexos varia entre diferentes tipos de sistemas sociais e as distinções esperadas são marcantes sobretudo em sistemas poligâmicos (Abell 1999). Por exemplo, em *Tiliqua rugosa*, uma espécie tipicamente monogâmica, machos e fêmeas não diferem nos tamanhos de suas áreas de vida (Bull et al. 1998; Bull e Freake 1999), enquanto no poligínico *Anolis carolinensis*, cujos machos podem estar associados espacialmente com até seis fêmeas, as dimensões das áreas de vida dos machos foram maiores em comparação às das fêmeas (Ruby 1984; Jenssen e Nunes 1998).

Sistemas de acasalamento poligínicos já foram observados em tropidurídeos como *Microlophus albemarlensis* (Stebbins et al. 1967), *M. delanonis* (Werner 1978) e, inclusive, entre espécies de *Tropidurus* do grupo *torquatus*, tais como *Tropidurus itambere* (Van Sluys 1997) e *T. torquatus* (Ribeiro et al. 2009). Contudo, é importante ressaltar que a monogamia e a poligamia são categorias extremas de um espectro contínuo (Stamps 1983) e, portanto, graus intermediários podem apresentar grande variação nos seus padrões de uso do espaço. Por exemplo, em uma população de *T. hispidus* em que machos tinham em média três fêmeas associadas às suas áreas de vida, os machos apresentaram áreas de vida maiores do que as fêmeas (Melo 2013). Por outro lado, em uma população de *T. semitaeniatus* em que os machos apresentaram usualmente até duas fêmeas em suas áreas de vida, não houve diferença significativa nos tamanhos das áreas de vida entre os sexos (Passos 2014).

A ausência de diferenças intersexuais nos tamanhos de área de vida de *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*, sugere, portanto, que estas espécies devem apresentar relativamente poucas fêmeas inclusas nas áreas de vida dos machos, à semelhança do que ocorre em *T. semitaeniatus* (Passos 2014). Conseqüentemente, é possível que as espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*, que compartilham contingências ecológicas comuns derivadas da saxicolidade, apresentem sistemas sociais em que a pressão seletiva entre os machos para inclusão de um maior número de fêmeas nas suas áreas de vida é baixa ou inexistente.



As espécies estudadas apresentaram tamanhos de área de vida similares, apesar de possuírem tamanhos corpóreos bem distintos. Sob o ponto de vista energético, é esperado que organismos maiores possuam tamanhos de área de vida relativamente maiores, tendo em vista suas exigências nutricionais mais altas e, conseqüentemente, a necessidade de explorar uma porção maior do habitat para atender às suas demandas alimentares (McNab 1963; Mace e Harvey 1983). Existem evidências de que o tamanho das áreas de vida seja positivamente relacionado com o tamanho corpóreo em diversos taxa de vertebrados, como aves (Armstrong 1965), mamíferos (Harestad e Bunnell 1979) e, inclusive, lagartos (Turner et al. 1969). Contudo, entre espécies de um mesmo nível trófico esta relação pode não existir (Rose 1982) e somente quando uma grande amplitude de tamanhos corpóreos é considerada, o efeito das exigências energéticas pode se tornar aparente (Christian e Waldschmidt 1984). De fato, Rose (1982) não evidenciou relação entre o tamanho das áreas de vida e o tamanho corpóreo entre espécies insetívoras dos gêneros *Uta* e *Sceloporus*, mas ao incluir espécies herbívoras dos gêneros *Dipsosaurus* e *Sauromalus* nas análises, uma relação positiva tornou-se aparente. Assim, a ausência de diferenças interespecíficas nos tamanhos das áreas de vida das espécies estudadas pode ser explicada como resultado das contingências ecológicas e comportamentais comuns oriundas de suas histórias evolutivas associadas com ambientes rochosos.

De forma similar, a relação entre o tamanho do corpo e tamanho das áreas de vida também não foi observada intraespecificamente para nenhuma das três espécies estudadas, muito embora as análises morfométricas tenham revelado a existência de variações intraespecíficas no comprimento rostro-cloacal entre machos e fêmeas em todas elas. A causa para a ausência destas relações intraespecificamente, de forma análoga ao explicado acima para relações interespecíficas, pode residir na relativamente baixa magnitude de variação nas dimensões corpóreas entre machos e fêmeas quando comparado às diferenças interespecíficas, bem como pelos compartilhamento de hábitos ecológicos e comportamentais típicos da espécie, tais como os hábitos alimentares insetívoros e a preferência no uso microhabitats rochosos por ambos os sexos. Na verdade, contrário as predições teóricas, a ausência de relações intra-específicas entre o tamanho das áreas de vida e o tamanho corpóreo é a regra na maioria dos estudos de área de vida de iguanios, tendo sido amplamente registrado para os gêneros *Sceloporus* (e.g. *S. virgatus* - Smith 1985; *S. jarrovi* - Simon e Middendorf 1980; *S. undulatus* - Haenel et al. 2003b), *Liolaemus* (e.g. *L. melanops* - Frutos et al. 2007; *L. multimaculatus* - Kacolic et al. 2009; *L. quilmes* - Robles e Halloy 2009) e, inclusive, para outros *Tropidurus* (e.g. *T. torquatus* - Ribeiro et al. 2009; *T. semitaeniatus* Passos 2014).

Concluimos, portanto, que a inexistência de diferenças intersexuais e interespecíficas nos tamanhos das áreas de vida entre as espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*, sugere que os processos que estruturam os padrões de uso do espaço pelos indivíduos estão relacionados aos habitats rochosos. Além das conhecidas contingências morfológicas (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011) e reprodutivas (Vitt e Goldberg 1983; Passos et al. 2013) associadas à saxicolidade destes lagartos, evidências recentes sugerem que a alta especialização no uso de rochas também tem consequências para a dinâmica espacial destas espécies (Passos 2014). De fato, a disponibilidade limitada de habitats adequados à ocupação usualmente produz altas densidades populacionais nas espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* nos afloramentos rochosos da Caatinga, o que pode explicar os reduzidos tamanhos de área de vida observados para todas elas e, inclusive, a similaridade nos pequenos tamanhos das áreas de vida compartilhada entre ambos os sexos.

## 2.5 Referências

- Abell AJ. 1999. Male-female spacing patterns in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Amphibia-Reptilia*. 20:185–194.
- Armstrong JT. 1965. Breeding home range in the night hawk and birds; its evolutionary and ecological significance. *Ecology*. 46:619–629.
- Brown JL, Orians GH. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:239–262.
- Bull CM, Freake MJ. 1999. Home-range fidelity in the Australian sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Australian Journal of Zoology*. 47:125–132.
- Bull CM, Cooper SJB, Baghurst BC. 1998. Social monogamy and extra-pair fertilization in an Australian lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 44:63–72.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*. 24:346–352.
- Carvalho ALG. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*. 3640:42–056.
- Carvalho ALG, Britto MR, Fernandes DS. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *Plos One*. 8:1–14.
- Christian KA, Waldschmidt S. 1984. The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*. 40:68–75.
- De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ. 1999. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*. 68:221–234.
- Fox SF, Rose E, Myers R. 1981. Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*. 62:888–893.
- Frost DR, Rodrigues MT, Grant T, Titus TA. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata:Tropiduridae:Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 21:352–371.
- Frutos N, Camporro LA., Avila LJ. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana*. 71:142–149.
- Galdino CAB, Horta G., Young RJ. 2014. An update to a bead-tagging method for marking lizards. *Herpetological Review*. 45:587–589.

- Giaretta AA. 1996. *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. Herpetological Review. 27:80–81.
- González LA, Prieto A, Ojeda G. 2004. Área de actividad y comportamiento del lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix 1825) (Sauria - Tropiduridae) en Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. Saber. 16:96–104.
- Haenel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003a. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (Eastern Fence Lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. Copeia. 2003:99–112.
- Haenel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003b. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. Copeia. 2003:113–123.
- Harestad AS, Bunnell FL. 1979. Home range and body weight—a reevaluation. Ecology. 60:389–402.
- Hayne DW. 1949. Calculation of size of home range. Journal of Mammalogy. 30:1–18.
- Horne JS, Garton EO, Sager-Fradkin KA. 2007. Correcting home-range models for observation bias. Journal of Wildlife Management. 71:996–1001.
- Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. Ecology. 62:991–999.
- Imansyah MJ, Jessop TS, Ciofi C, Akbar Z. 2008. Ontogenetic differences in the spatial ecology of immature Komodo dragons. Journal of Zoology. 274:107–115.
- Jenssen TA, Nunez SC. 1998. Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. Behaviour. 135:981–1003.
- Mace GM, Harvey PH. 1983. Energetic constraints on home-range size. The American Naturalist. 121:120–132.
- Manzani PR, Abe AS. 1990. A new species of *Tapinurus* from the Caatinga of Piauí northeastern Brazil. Herpetologica. 46:462–467.
- Martins EP. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. In: Vitt LJ and Pianka ER, editors. Lizard ecology: historical and experimental perspectives. New Jersey: Princenton University Press. p 117–144.
- McNab BK. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. American Naturalist. 97:133–140.
- Melo GC. 2013. A área de vida do lagarto *Tropidurus hispidus* (Squamata:Tropiduridae). Monografia de graduação. Universidade Federal do Ceará.
- Mitchell MS, Powell RA. 2012. Foraging optimally for home ranges. Journal of Mammalogy. 93:917–928.

- Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*. 37:223–249.
- Passos DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa* 2930: 60–68.
- Passos, DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2013. Clutch size, incubation time and hatchling morphometry of the largest known *Tropidurus* of the *semitaeniatus* group (Squamata, Tropiduridae), in a semi-arid area from northeastern Brazil. *Herpetological Bulletin* 123: 23–25.
- Passos DC. 2014. Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil. Dissertação de mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução.
- Passos DC, Galdino CAB, Rocha CFD. 2015. Challenges and perspectives for studies on home range of lizards from South America. *South American Journal of Herpetology*. 10:82–89.
- Perry G, Garland T. 2002. Lizard home ranges: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*. 83:1870–1885.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna
- Ribeiro LB, Souza BM, Gomides SC. 2009. Range structure, microhabitat use, and activity patterns of the saxicolous lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) on a rock outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82:577–588.
- Ribeiro LB, Freire EMX. 2010. Thermal ecology and thermoregulatory behaviour of *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in caatinga area of northeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 20:201–208.
- Robles C, Halloy M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology*. 4:253–258.
- Rocha CFD, Van Sluys M. 2008. Comportamento de répteis. In: Del-Claro K, Prezoto F, Sabino J, editores. *As distintas faces do comportamento animal*. Valinhos: Anhanguera Educacional. p 175–190.
- Rodrigues MT. 1984. Sobre *Platynotus* Wagler, 1830, pré-ocupado, substituído por *Tapinurus* Amaral, 1933, com a descrição de uma nova espécie (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 35:367–373.
- Rodrigues MT. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*. 31:105–230.

- Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*. 16:253–269.
- Ruby DE. 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*. 40:272–280.
- Sheldahl LA, Martins EP. 2000. The territorial behaviour of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*. 56:469–479.
- Simon CA, Middendorf GA. 1980. Spacing in juvenile lizards (*Sceloporus jarrovi*). *Copeia*. 1980:141–146.
- Smith DC. 1985. Home range and territory in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Animal Behaviour*. 33:417–427.
- Spencer WD. 2012. Home ranges and the value of spatial information. *Journal of Mammalogy*. 93:929–947.
- Stamps, JA. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Gans C, Tinkle DW, editors. *Biology of the Reptilia*. New York : Academic Press. p 265–334.
- Stamps JA. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In: Huey RB, Pianka ER, Schoener TW, editors. *Lizard ecology: studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press. p 169–204.
- Stebbins RC, Lowenstein JM, Cohen NW. 1967. A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the galápagos islands. *Ecology*. 48:839–851.
- Turner FB, Jennrich RI, Weintraub JD. 1969. Home ranges and body size of lizards. *Ecology*. 50:1076–1081.
- Uetz P, Hošek J. 2015. The Reptile Database. Disponível em <<http://www.reptile-database.org>>. Acessado em 13 mar. 2015.
- Van Sluys M. 1997. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia*. 1997:623–628.
- Vanzolini PE, Ramos-Costa AMM, Vitt LJ. 1980. Répteis das caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 161 p.
- Vitt LJ, Goldberg SR. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia*. 1983:131–141.
- Werner DI. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. 47:337–395.
- Williamson M, Gaston KJ. 1999. A simple transformation for sets of range sizes. *Ecography*. 22:674–680.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. New Jersey: Pearson Prentice Hall. 944 p.

### **3 CONVIVENDO SOBRE ROCHAS: ORGANIZAÇÃO SOCIAL DOS LAGARTOS *TROPIDURUS* DO GRUPO *SEMITAENIATUS***

#### **3.1 Introdução**

O conhecimento sobre área de vida é essencial para a compreensão de diversos processos ecológicos. Primeiro, uma vez que as áreas de vida expressam as respostas dos organismos às condições e aos recursos ambientais disponíveis, seu estudo contribui para o entendimento dos mecanismos que determinam o uso do espaço por animais (Börger et al. 2008). Segundo, tendo em vista que a distribuição espacial dos indivíduos é profundamente influenciada pelas interações intraespecíficas, a disposição das áreas de vida de coespecíficos revela propriedades fundamentais da estrutura e organização dos sistemas sociais (Formica et al. 2010). Por fim, considerando que as áreas de vida são indicadores indiretos das necessidades exigidas por um animal, seus resultados também podem ser aplicados para delinear estratégias de conservação (Knapp e Owens 2005).

O arranjo espacial das áreas de vida pode refletir muito da organização social nos animais (Haenel et al. 2003a). Por exemplo, se os indivíduos de uma população apresentam alta segregação espacial nas suas áreas de vida, representando um elevado grau de evitação entre coespecíficos, isto pode sugerir a existência de um sistema territorial. Por outro lado, em sistemas não territoriais os indivíduos são mais tolerantes a coespecíficos, exibindo alta sobreposição de suas áreas de vida (Sheldahl e Martins 2000; Kerr e Bull 2006). Além disso, a disposição das áreas de vida no espaço também pode revelar propriedades dos sistemas de acasalamento das espécies. Nesse contexto, o número de áreas de vida de fêmeas associadas às áreas de vida dos machos pode evidenciar a formação de haréns, típicos de sistemas poligínicos, ou por outro lado, demonstrar a formação de casais exclusivos, como ocorre em sistemas monogâmicos (Abell 1999; Hibbitts et al. 2012).

Apesar da América do Sul abrigar mais de 20% da riqueza de répteis do mundo, totalizando cerca de 2100 espécies registradas entre seus limites geográficos (Uetz e Hošek 2015), existem poucos estudos que fornecem informações sobre a organização social de lagartos sul-americanos a partir de padrões de uso do espaço (Passos et al. 2015). Além da escassez de estudos, embora os lagartos da linhagem *Iguania* compartilhem muitas características morfológicas e comportamentais (Huey e Pianka 1981), os resultados

disponíveis sobre a organização social dos iguanios sul-americanos não são consensuais. Por exemplo, enquanto algumas espécies apresentaram evidências de estarem estruturadas em sistemas territoriais (Werner 1978; Van Sluys 1997; Rocha 1999), outras exibiram alta tolerância a proximidade com coespecíficos, inclusive entre indivíduos do mesmo sexo (Halloy e Robles 2002; Frutos et al. 2007; Kacoliris et al. 2009).

Especificamente sobre o gênero *Tropidurus* Wied, 1825, que constitui um dos grupos de lagartos mais representativos da herpetofauna sul-americana, as informações disponíveis sobre o uso do espaço sugerem que estes lagartos sejam poligínicos e territoriais. De fato, os machos de *Tropidurus* apresentam usualmente mais de uma fêmea associadas às suas áreas de vida e exibem relativamente baixa sobreposição espacial com outros machos (Van Sluys 1997; Ribeiro et al. 2009). Todavia, enquanto o gênero *Tropidurus* é subdividido em quatro grupos de espécies: *T. bogerti*, *T. semitaeniatus*, *T. spinulosus* e *T. torquatus* (Frost et al. 2001), as evidências que fornecem dados sobre sua organização social são restritas a duas espécies do grupo *torquatus* (Van Sluys 1997; Ribeiro et al. 2009). Consequentemente, tendo em vista a grande diversidade taxonômica e ecológica do gênero, faz-se necessário avaliar o comportamento social dos outros grupos para que se possa diagnosticar padrões mais amplos.

O grupo *semitaeniatus* é composto de quatro espécies intensamente achatadas dorso-ventralmente (Vanzolini et al. 1980, Manzani e Abe 1990), de hábitos exclusivamente saxícolas (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011), que se encontram distribuídos ao longo do domínio Caatinga (Carvalho 2013; Carvalho et al. 2013). Devido sua elevada abundância local e especialização no uso de rochas, estes lagartos convivem em altas densidades populacionais, isolados em ilhas de afloramentos rochosos. Estas peculiaridades, por si só, permitem supor que as pressões sociais atuantes nestas espécies se distingam daquelas que afetam a maioria dos demais *Tropidurus*. Assim, neste capítulo, buscamos contribuir para compreensão da organização social de lagartos saxícolas, através da análise da sobreposição de áreas de vida em *Tropidurus helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*. Especificamente, avaliamos as diferenças intra e intersexuais sobreposições de áreas de vida, testando as seguintes hipóteses: *i.* a porcentagem de sobreposição espacial entre indivíduos do mesmo sexo seria menor que a ocorrente entre machos e fêmeas, como consequência da evitação da competição intrasexual pelo acesso a recursos, sobretudo parceiros sexuais; e *ii.* o número de fêmeas espacialmente associadas a machos seria positivamente relacionado com o tamanho das áreas de vida e com o tamanho corpóreo dos machos, tendo em vista que a probabilidade de acesso a fêmeas aumenta com o tamanho das áreas de vida e que machos maiores têm vantagens nos embates físicos com outros machos menores.



### 3.2 Métodos

Realizamos as amostragens de *Tropidurus helena* em Coronel José Dias - Piauí (8°51'2"S; 42°33'57"O), em maio de 2015; de *T. jaguaribanus* em São João do Jaguaribe - Ceará (5°20'33"S; 38°12'24"O), em abril de 2015; e de *T. pinima* em Gentio do Ouro - Bahia (11° 6'41"S; 42°43'32"O), em junho de 2015. Em cada área de estudo, selecionamos um conjunto de afloramentos rochosos nos quais indivíduos das espécies-alvo ocorressem e procedemos com a captura-marcação-recaptura dos mesmos. Capturamos os lagartos adultos com laço de nylon atado à ponta de varas de pesca e registramos o sexo e o comprimento rostro-cloacal (resolução de 0,1 mm) de cada indivíduo. Determinamos o sexo com base na coloração ventral dos indivíduos (manchas pretas e amarelas na porção ventral das coxas e na aba pré-cloacal), padrão presente nos machos, mas sempre ausente nas fêmeas (Ribeiro et al. 2010). Marcamos cada indivíduo com uma combinação única de duas a três contas coloridas implantadas na base da cauda (Galdino et al., 2014). Este método permitiu a precisa identificação dos indivíduos através de recapturas visuais, sem a necessidade de posterior manuseio. Obtivemos os pontos espaciais (latitude e longitude em UTM, precisão de 3,0 m) por um dispositivo portátil de navegação por satélite (GPS).

Realizamos as amostragens durante 20 dias consecutivos em cada área de estudo, totalizando 200 horas de esforço amostral para cada espécie. Diariamente, vistoriamos os afloramentos rochosos de 7:00 às 17:00 h, garantindo a coleta de pontos espaciais ao longo de toda amplitude da atividade diária das espécies (De Solla et al. 1999). Durante as vistorias, caminhamos lentamente em busca dos lagartos em toda a extensão dos afloramentos, pelo menos três vezes por cada turno, para assegurar probabilidades similares de detecção dos indivíduos (Horne et al. 2007). Para evitar a dependência temporal das observações, consideramos apenas a primeira visualização de cada indivíduo no turno e, para garantir a independência espacial dos registros de posição, a cada vistoria utilizamos sistematicamente rotas distintas para o monitoramento dos afloramentos rochosos.

Para obter os valores de sobreposição entre as áreas de vida (%), calculamos a proporção da área de vida total de cada indivíduo sobreposta à área de vida de cada um dos demais simpátricos, considerando o método do Polígono Convexo Mínimo (Mohr 1947). Para evitar a consideração de sobreposições esporádicas, consideramos 95% dos pontos espaciais na construção dos polígonos, excluindo 5% dos pontos espaciais mais extremos utilizados por cada indivíduo.

Para garantir estimativas acuradas das porcentagens de sobreposição de áreas de vida, consideramos apenas as sobreposições entre indivíduos cuja quantidade de registros de posição atendiam aos seguintes critérios: 1. alcance da assíntota em curvas de acumulação relacionando as estimativas de tamanho das áreas de vida absolutas e relativas com o número de registros de posições espaciais e 2. representatividade das áreas de vida, número de registros de posição capazes de explicar mais de 90% das áreas de vida individuais. Contudo, como a sobreposição espacial entre áreas de vida não necessariamente remete uma ocorrência temporalmente simultânea de indivíduos em um mesmo local, avaliamos também a associação temporal entre os indivíduos com áreas de vida sobrepostas, através do índice de associação comportamental *Half-Weighted Index* (HWI), definido como  $HWI = X / X + Y_{ab} + 0,5 (Y_a + Y_b)$ , onde  $X$ = dias em que os indivíduos “a” e “b” foram vistos juntos;  $Y_a$ = dias em que apenas o indivíduo “a” foi visto;  $Y_b$ = dias em que apenas o indivíduo “b” foi visto;  $Y_{ab}$ = dias em que nem o indivíduo “a” nem o “b” foram vistos (Whitehead 2008). O HWI é calculado para cada par de indivíduos e pode variar de 0 (i.e. nunca associados) a 1 (i.e. sempre associados). Portanto, para as análises de sobreposição de áreas de vida, consideramos apenas pares com HWI igual ou superior a 0,5 (CAB Galdino dados não publicados).

Transformamos os valores de sobreposição de área de vida (arcosseno da raiz quadrada das porcentagens) para reduzir as distorções das distribuições em relação à normalidade. Avaliamos os dados quanto às premissas de normalidade e homocedasticidade das variâncias para a utilização de testes paramétricos. Quando a conformação dos dados não atendeu as premissas, aplicamos testes não paramétricos. Para avaliar as diferenças nas porcentagens de sobreposição de áreas de vida entre os diferentes tipos de associações espaciais (fêmea x fêmea, macho x fêmea e macho x macho) em cada espécie, utilizamos análise de variância - ANOVA (Zar 2010). Para comparar o número médio de fêmeas espacialmente associadas a machos entre as espécies, utilizamos teste de Kruskal-Wallis (Zar 2010) e testes post-hoc de Dunn (Dunn 1964). Para avaliar a relação entre o número de fêmeas espacialmente associadas a machos (com áreas de vida sobrepostas a de machos) e o tamanho das áreas de vida e o tamanho corpóreo dos machos, utilizamos correlações de Pearson e Spearman, dependendo do atendimento às premissas de cada teste (Zar 2010).

Conduzimos as análises estatísticas e produzimos os gráficos na plataforma R (R Core Team 2015). As análises espaciais foram realizadas usando o código "HunteR" (Passos et al. 2015). Os cálculos de HWI foram realizados no programa SOCPROG (Whitehead 2009). Para todos os testes estatísticos, atribuímos o nível de significância  $\alpha = 0,05$ . Fornecemos as estatísticas descritivas como: média  $\pm$  um desvio padrão (mínimo - máximo).

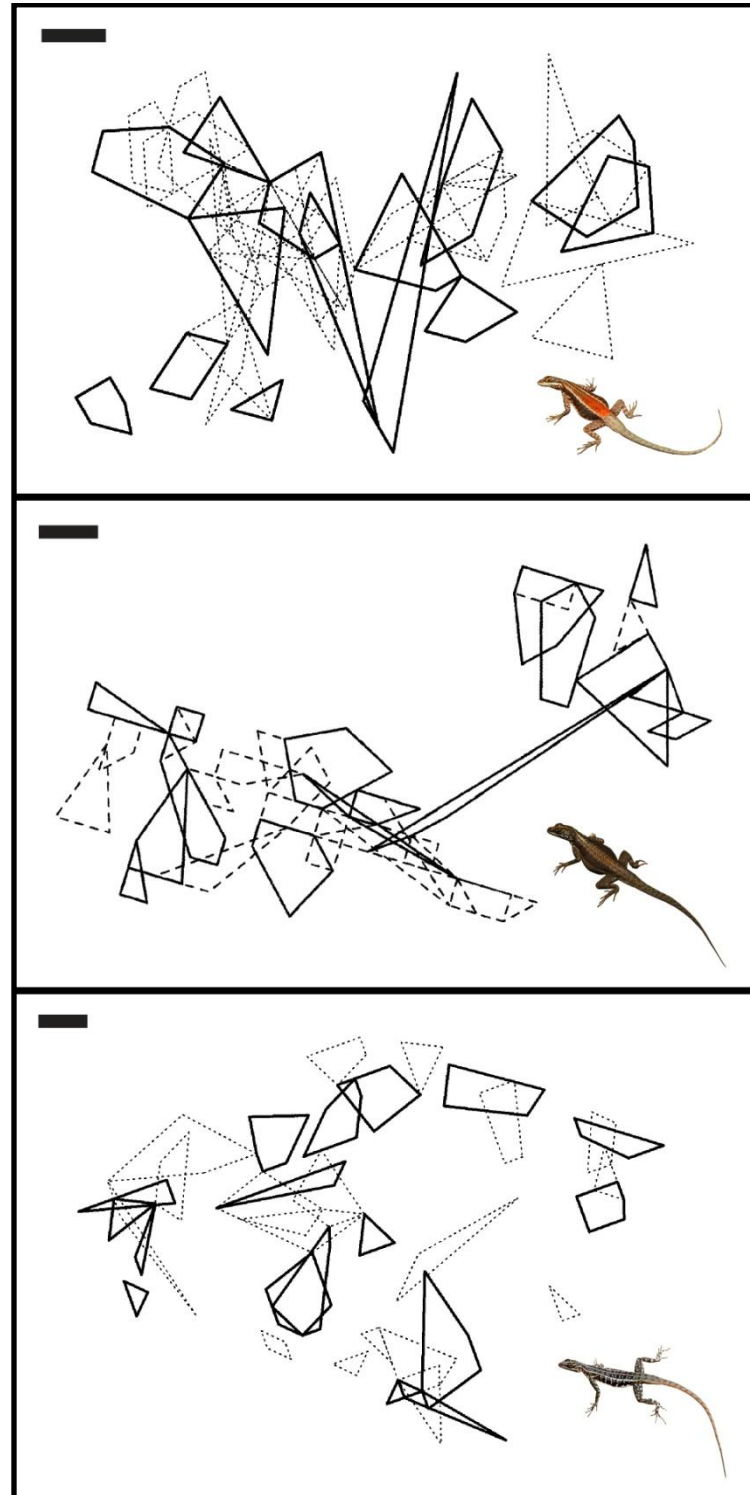
### 3.3 Resultados

Capturamos e marcamos 60 indivíduos adultos de *T. helenae* (38 fêmeas e 22 machos), 60 indivíduos de *T. jaguaribanus* (33 fêmeas e 27 machos) e 71 indivíduos de *T. pinima* (35 fêmeas e 36 machos). A densidade de *T. helenae* foi de 126 indivíduos.ha<sup>-1</sup>, a de *T. jaguaribanus* foi de 124 indivíduos.ha<sup>-1</sup> e a de *T. pinima* foi de 80 indivíduos.ha<sup>-1</sup>. Obtivemos recapturas de 80% (n = 48) dos indivíduos de *T. helenae*, 78% (n = 47) dos indivíduos de *T. jaguaribanus* e 71% (n = 53) dos indivíduos de *T. pinima*. Ao todo, coletamos 339 registros de posições espaciais para *T. helenae*, 341 para *T. jaguaribanus* e 373 para *T. pinima*.

As curvas de acumulação dos tamanhos das áreas de vida em função do número de pontos espaciais atingiram assíntotas em torno de sete registros de posição para todas as espécies (ver Figura 1 do Capítulo 2). As estimativas de tamanho de área de vida baseadas neste número de registros de posição correspondem a 93% das áreas de vida individuais em *T. helenae*, 92% em *T. jaguaribanus* e 94% em *T. pinima* (ver Figura 1 do Capítulo 2). Portanto, atribuímos este valor como o limiar mínimo de registros de posição para calcularmos a porcentagem de sobreposição das áreas de vida entre indivíduos das três espécies.

Registramos ao todo, 364 sobreposições espaciais de áreas de vida nas três espécies. Deste total, 12 sobreposições espaciais apresentaram baixa associação temporal (HWI < 0,5): duas em *T. helenae* - HWI = 0,40 ± 0,00 (0,40 - 0,40), oito em *T. jaguaribanus* - HWI = 0,38 ± 0,10 (0,22 - 0,46) e duas em *T. pinima* - HWI = 0,43 ± 0,00 (0,43 - 0,43). Nas análises a seguir, consideramos exclusivamente as 352 sobreposições com HWI > 0,5. Destas, 232 ocorreram entre indivíduos de *T. helenae*, 64 entre *T. jaguaribanus* e 56 entre *T. pinima* (Figura 1). Em *T. helenae*, a maioria das sobreposições de áreas de vida ocorreu entre pares de fêmeas (49%, n = 114, envolvendo 23 fêmeas), seguida por entre machos e fêmeas (44%, n = 102, envolvendo 11 machos e 22 fêmeas) e, por fim, entre pares de machos (7%, n = 16, envolvendo 10 machos). Em *T. jaguaribanus*, a frequência de sobreposições de áreas de vida foi maior entre machos e fêmeas (50%, n = 32, envolvendo 10 machos e 8 fêmeas) e a mesma entre pares de fêmeas (25%, n = 16, envolvendo 9 fêmeas) e pares de machos (25%, n = 16, envolvendo 12 machos). Em *T. pinima*, a maioria das sobreposições de áreas de vida ocorreu entre machos e fêmeas (57%, n = 32, envolvendo 11 machos e 11 fêmeas), seguida igualmente por sobreposições entre pares de fêmeas (21,5%, n = 12, envolvendo 9 fêmeas) e, por fim, entre pares de machos (21,5%, n = 12, envolvendo 10 machos).

Figura 1 - Representações das áreas de vida em *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).



Legenda: Fêmeas (linhas tracejas) e machos (linhas contínuas).  
Escala (barra) corresponde a cinco metros.

Não houve diferença nas porcentagens médias de sobreposição de áreas de vida entre os diferentes tipos de associações espaciais (fêmea x fêmea, macho x fêmea e macho x macho) em nenhuma das espécies: *T. helenae* (ANOVA -  $F_{2,229} = 2,87$ ;  $p = 0,06$ ; Figura 2; Tabela 1), *T. jaguaribanus* (ANOVA -  $F_{2,61} = 0,78$ ;  $p = 0,46$ ; Figura 2; Tabela 1), *T. pinima* (ANOVA -  $F_{2,53} = 0,13$ ;  $p = 0,88$ ; Figura 2; Tabela 1).

Tabela 1 - Porcentagem de sobreposição de áreas de vida entre fêmeas, machos e machos e fêmeas de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí, de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia.

ESPÉCIE	Fêmea x Fêmea	Macho x Fêmea	Macho x Macho
<i>Tropidurus helenae</i>	27,3 ± 25,4 (0,2 - 97,2) n = 114	30,5 ± 21,8 (1,0 - 85,1) n = 51	15,9 ± 16,4 (1,0 - 56,9) n = 16
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	30,2 ± 26,5 (2,4 - 75,0) n = 16	23,1 ± 25,0 (0,7 - 100,0) n = 16	19,0 ± 18,3 (1,9 - 70,0) n = 16
<i>Tropidurus pinima</i>	23,0 ± 12,7 (7,9 - 43,8) n = 16	22,2 ± 14,1 (0,2 - 50,0) n = 12	25,9 ± 27,3 (0,1 - 78,2) n = 12

Legenda: Valores fornecidos como média ± um desvio padrão (mínimo - máximo).

Os machos de *T. helenae* estiveram associados espacialmente com  $4,6 \pm 2,7$  fêmeas, possuindo de zero a nove fêmeas inclusas em suas áreas de vida. Os machos de *T. jaguaribanus* estiveram associados espacialmente com  $1,6 \pm 0,7$  fêmeas, possuindo de zero a três fêmeas inclusas em suas áreas de vida. Os machos de *T. pinima* estiveram associados espacialmente com  $1,5 \pm 0,7$  fêmeas, possuindo de zero a três fêmeas em suas áreas de vida. O número médio de fêmeas espacialmente associadas a machos diferiu estatisticamente entre as espécies (Kruskal-Wallis -  $\chi^2 = 14,0$ ;  $p < 0,01$ ; Figure 3), tendo sido significativamente maior em *T. helenae* (teste *post hoc* de Dunn -  $p \leq 0,01$  para ambas as comparações), mas não diferindo entre *T. jaguaribanus* e *T. pinima* (teste *post hoc* de Dunn -  $p = 0,69$ ).

O tamanho das áreas de vida dos machos não foi estatisticamente correlacionado com o número de fêmeas espacialmente associadas em *T. helenae* (Correlação de Pearson -  $gl = 9$ ;  $r = 0,08$ ;  $p = 0,81$ ), nem em *T. jaguaribanus* (Correlação de Spearman -  $gl = 8$ ;  $\rho = -0,05$ ;  $p = 0,88$ ), nem em *T. pinima* (Correlação de Spearman -  $gl = 9$ ;  $\rho = -0,07$ ;  $p = 0,84$ ). O número de fêmeas espacialmente associadas a machos também não foi correlacionado com o comprimento rostro-cloacal dos machos em *T. helenae* (Correlação de Pearson -  $gl = 9$ ;  $r = 0,13$ ;  $p = 0,71$ ), nem em *T. jaguaribanus* (Correlação de Spearman -  $gl = 8$ ;  $\rho = 0,15$ ;  $p = 0,68$ ), nem em *T. pinima* (Correlação de Spearman -  $gl = 9$ ;  $\rho = 0,23$ ;  $p = 0,55$ ).

Figura 2 - Porcentagem de sobreposição de áreas de vida entre fêmeas, machos e machos e fêmeas de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).

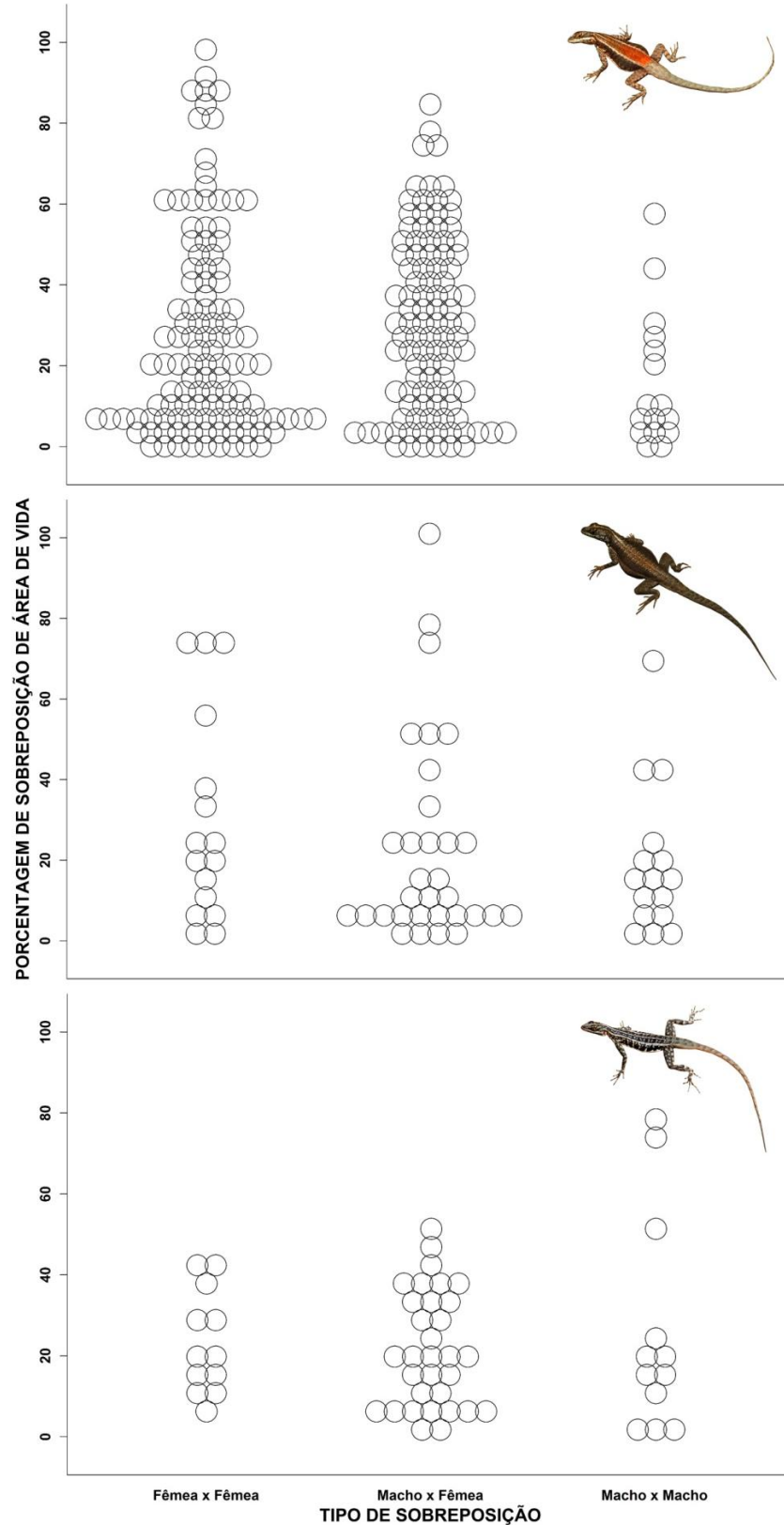
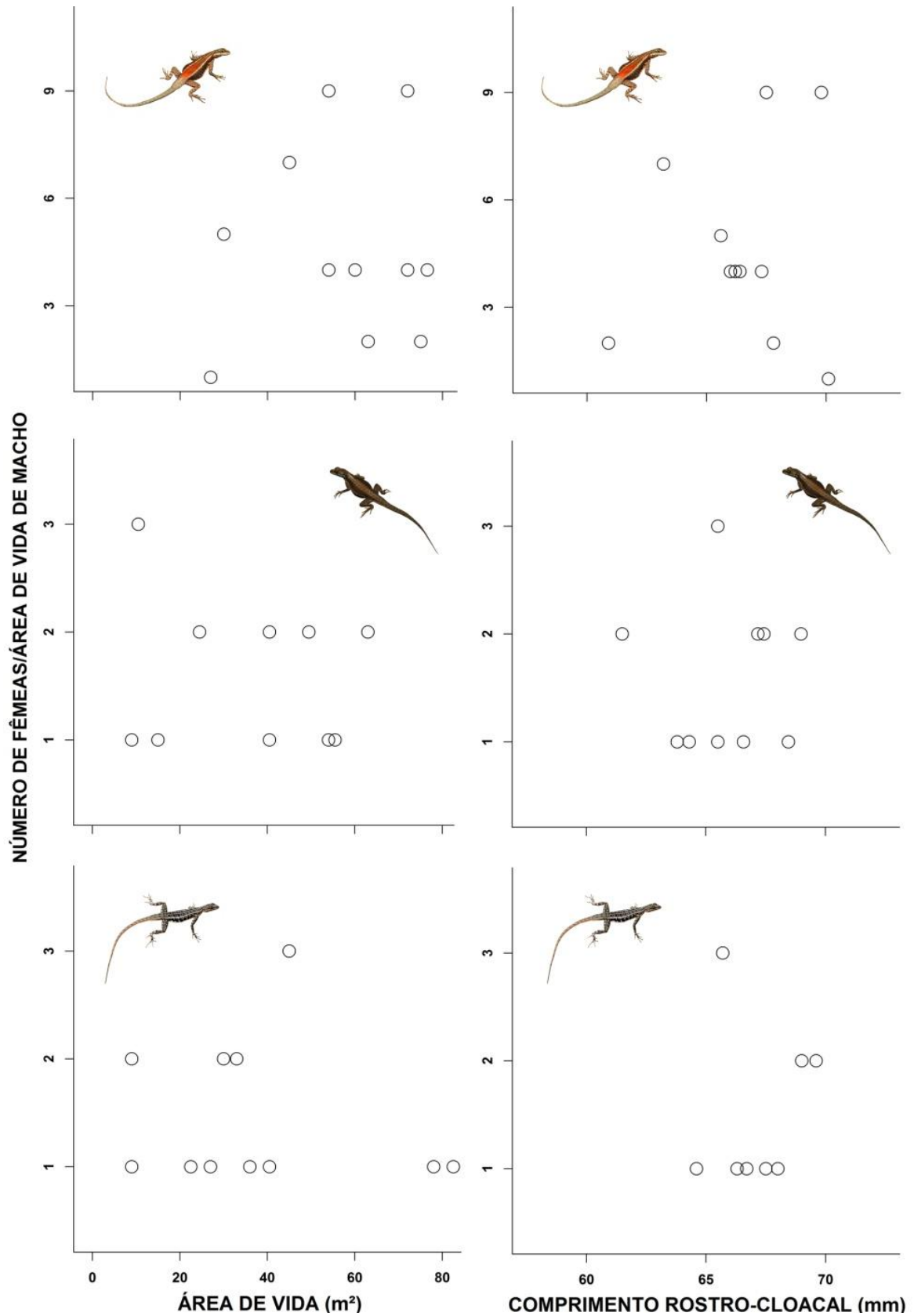




Figura 4 - Relação entre o número de fêmeas espacialmente associadas a machos e tamanho das áreas de vida (esquerda) e o comprimento rostro-cloacal (direita) dos machos de *Tropidurus helenae* de Coronel José Dias - Piauí (acima), *T. jaguaribanus* de São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e *T. pinima* de Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).





### 3.4 Discussão

Todas as espécies estudadas apresentaram alta sobreposição espacial entre seus indivíduos, tanto em termos de frequência, como em porcentagem de sobreposição das áreas de vida e, inclusive, considerando a associação temporal nas sobreposições espaciais. Estas métricas revelam um alto grau de tolerância entre os indivíduos no compartilhamento do uso do espaço e contribuem para o entendimento da sua organização social (Stamps 1977; Haenel et al. 2003a). Especificamente quanto aos *Tropidurus*, existem poucos estudos sobre área de vida de espécies do gênero e os resultados obtidos até então não são consensuais, comprometendo ainda mais a interpretação sobre seus sistemas sociais (Passos et al. 2015). Por exemplo, *T. itambere* e *T. torquatus*, espécies do grupo *torquatus*, apresentaram baixa frequência e porcentagem de sobreposição espacial (Van Sluys 1997; Ribeiro et al. 2009), enquanto *T. semitaeniatus* apresentou relativamente mais e maiores porcentagens de sobreposições de áreas de vida entre seu indivíduos (Passos 2014).

Os resultados obtidos neste trabalho para *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*, similarmente aos já registrados para *T. semitaeniatus* (Passos 2014), sugerem que os *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* apresentam relativamente maior frequência e proporção média de sobreposição de áreas de vida entre seus indivíduos do que as espécies estudadas do grupo *torquatus* (Van Sluys 1997; Ribeiro et al. 2009). Uma vez que estes grupos apresentam longas histórias evolutivas independentes, provavelmente tendo derivado de um ancestral comum no início do Plioceno, há cerca de cinco milhões de anos (Werneck 2015) e que suas espécies se segregam nitidamente tanto por caracteres morfológicos como moleculares (Frost et al. 2001), é plausível esperar que também tenham acumulado diferenças no que diz respeito ao modo de utilização do espaço. Um fator adicional que pode ter impulsionado tais diferenças observadas entre os dois grupos é o tipo de habitat utilizado por seus membros. Enquanto todas as espécies do grupo *semitaeniatus* ocorrem exclusivamente em habitats rochosos (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011), o grupo *torquatus* engloba membros psamófilos, saxícolas, arborícolas e generalistas no uso do habitat (Rodrigues 1987; Kohlsdorf et al. 2001). Portanto, tendo em vista as evidências de que o tipo de habitat pode influenciar tanto a morfologia (Kohlsdorf et al. 2004) como a performance comportamental (Kohlsdorf e Navas 2007) de espécies do gênero *Tropidurus*, é possível que as diferenças observadas no uso do espaço e na organização social entre os grupos *semitaeniatus* e *torquatus* também tenham sido geradas pelo uso de habitats fundamentalmente distintos.

A proporção de sobreposição das áreas de vida entre indivíduos do mesmo sexo não diferiu dos valores observados nas sobreposições intersexuais em nenhuma das espécies estudadas. Em lagartos da linhagem *Iguania* usualmente existe uma elevada segregação espacial entre indivíduos do mesmo sexo e, em alguns casos, eles podem inclusive defender ativamente suas áreas de vida contra a invasão de intrusos, caracterizando um sistema territorial (Martins 1994; Sheldahl e Martins 2000). A territorialidade tem sido amplamente atribuída ao gênero *Tropidurus* (Kohlsdorf et al. 2006; Sales et al. 2011), muito embora não existam evidências factuais de que eles defendam toda ou parte de suas áreas de vida. Na verdade, a suposição de que os *Tropidurus* sejam territoriais é normalmente fundamentada apenas nas diferenças intersexuais nos tamanhos das áreas de vida (Giaretta 1996; González et al. 2004) e no marcado dimorfismo sexual observado em algumas espécies (Vitt et al. 1996; Pinto et al. 2005). Todavia, embora Van Sluys (1997) tenha observado valores mais baixos de sobreposição espacial entre indivíduos do mesmo sexo em *T. itambere*, as proporções de sobreposição intra e intersexuais não diferiram em *T. semitaeniatus* (Passos 2014). De modo similar, os resultados achados aqui para *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* sugerem que os *Tropidurus* saxícolas do grupo *semitaeniatus* não constituem espécies territoriais.

O número de fêmeas espacialmente associadas a machos não esteve correlacionado com o tamanho das áreas de vida nem com o tamanho corpóreo dos machos de *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*. Em espécies territoriais, os machos geralmente apresentem áreas de vida maiores que as das fêmeas, tendo em vista que incluir um maior número de fêmeas em seu raio de ação amplia seu sucesso reprodutivo (Haenel et al. 2003a). Dessa forma, espera-se que o número de fêmeas espacialmente associadas a machos seja positivamente relacionado ao tamanho das áreas de vida dos machos (Haenel et al. 2003b). Além disso, espécies territoriais normalmente apresentam nítido dimorfismo sexual, com os machos sendo maiores que as fêmeas, devido à forte pressão seletiva para vencer embates físicos na defesa contra intrusos (Kratochvíl e Frynta 2002). Consequentemente, as características morfológicas individuais também podem influenciar o acesso a fêmeas através da seleção sexual e espera-se que machos maiores sejam mais fortes e tenham vantagens reprodutivas (Lappin e Husak 2005). Embora estas relações venham sendo testadas há muito tempo em espécies territoriais, evidências sobre a organização social em espécies de *Tropidurus* ainda são escassas (e.g. Kohlsdorf et al. 2006). A inexistência destas relações em *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* sugere que as relações sociais entre os machos destas espécies não são mediadas por pressões seletivas para expandir suas áreas de vida ou vencer combates intrasexuais, reforçando a hipótese de que eles não defendem territórios.

Neste sentido, Vitt já havia sugerido que os *Tropidurus semitaeniatus* se organizam, na verdade, em hierarquias de dominância (Pianka e Vitt 2003). Segundo suas observações, cada grupo social destes lagartos era composto por um macho dominante e vários machos subordinados, com os indivíduos mantendo uma mínima distância entre si e não sendo comum a ocorrência de embates físicos entre eles (Pianka e Vitt 2003). De fato, os resultados encontrados para *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima*, além daqueles já reportados para *T. semitaeniatus* (Passos 2014), corroboram com as observações de Vitt (Pianka e Vitt 2003), demonstrando uma alta tolerância a aproximação entre coespecíficos e um elevado grau de sobreposição espacial nas espécies de *Tropidurus* achatados. Assim, a manutenção do dimorfismo sexual no tamanho corpóreo existente em *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* é mais provável que seja uma herança filogenética do ancestral do gênero do que propriamente um caráter sob seleção, que não mantém função adaptativa nas interações sociais. Portanto, os resultados suportam que a organização social dos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* realmente não se dê por territorialidade, embora o estabelecimento das relações de dominância entre os machos destas espécies ainda requeiram investigações detalhadas.

Em conclusão, as elevadas taxas de sobreposição espacial, a inexistência de diferenças intra e intersexuais nas porcentagens de sobreposição de áreas de vida, bem como a ausência de relação entre o número de fêmeas espacialmente associadas a machos, os tamanhos das áreas de vida e os tamanhos corpóreos dos machos, sugerem que as espécies de *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* possuem um padrão conservativo em sua organização social. Por fim, tendo em vista o longo tempo de divergência entre as espécies (~ 3,5 milhões de anos - Werneck 2015) e o extenso isolamento geográfico entre as mesmas, é provável supor que as pressões ecológicas oriundas dos habitats rochosos em que ocorrem, tenham moldado não só as contingências morfológicas e demográficas compartilhadas entre elas, mas também tenham contribuído para a evolução da organização social apresentada pelo grupo *semitaeniatus*.

### 3.5 Referências

- Abell AJ. 1999. Male-female spacing patterns in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Amphibia-Reptilia*. 20:185–194.
- Börger L, Dalziel BD, Fryxell JM. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*. 11:637–650.
- Carvalho ALG. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*. 3640:42–056.
- Carvalho ALG, Britto MR, Fernandes DS. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *Plos One*. 8:1–14.
- De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ. 1999. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*. 68:221–234.
- Dunn O.J. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, 6: 241–252.
- Formica VA, Augat ME, Barbard ME, Butterfield RE, Wood CW, Brodie III ED. 2010. Using home range estimates to construct social networks for species with indirect behavioral interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 64:1199–1208.
- Frost DR, Rodrigues MT, Grant T, Titus TA. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata:Tropiduridae:Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 21:352-371.
- Frutos N, Camporro LA., Avila LJ. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana*. 71:142–149.
- Galdino CAB, Horta G., Young RJ. 2014. An Update to a Bead-Tagging Method for Marking Lizards. *Herpetological Review*. 45:587–589.
- Giaretta AA. 1996. *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. *Herpetological Review* 27:80–81.
- González LA., Prieto A, Ojeda G. 2004. Área de actividad y comportamiento del lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix 1825) (Sauria - Tropiduridae) en Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. *Saber* 16:96–104.
- Haenel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003a. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (eastern fence lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia*. 2003:99–112.

- Haenel GJ, Smith LC, John-Alder HB. 2003b. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. *Copeia*. 2003:113–123.
- Halloy M, Robles C. 2002. Spatial distribution in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*. 38:118–129.
- Hayne DW. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*. 30:1–18.
- Hibbitts TJ, Cooper WE, Whiting MJ. 2012. Spatial distribution and activity patterns in african barking geckos: implications for mating system and reproduction. *Journal of Herpetology*. 46:456–460.
- Horne JS, Garton EO, Sager-Fradkin KA. 2007. Correcting home-range models for observation bias. *Journal of Wildlife Management*. 71:996–1001.
- Huey RB, Pianka ER. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. 62:991–999.
- Kacoliris FP, Williams JD, Arcaute CR, Cassino C. 2009. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology*. 4:229–234.
- Kerr GD, Bull CM. 2006. Exclusive core areas in overlapping ranges of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behavioral Ecology*. 17:380–391.
- Knapp CR, Owens AK. 2005. Home range and habitat associations of a Bahamian iguana: implications for conservation. *Animal Conservation*. 8:269–278.
- Kohlsdorf T, Garland Jr. T, Navas CA. 2001. Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. *Journal of Morphology*. 248:151–164.
- Kohlsdorf T, James RS, Carvalho JE, Wilson RS, Pai-Silva MD, Navas CA. 2004. Locomotor performance of closely related *Tropidurus* species: relationships with physiological parameters and ecological divergence. *The Journal of Experimental Biology*. 207:1183–1192.
- Kohlsdorf T, Nacas CA. 2007. Evolution of jumping capacity in Tropidurinae lizards: does habitat complexity influence obstacle-crossing ability? *Biological Journal of the Linnean Society*. 91:393–402.
- Kohlsdorf T, Ribeiro JM, Navas CA. 2006. Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa*. 5:109–118.
- Kratochvíl L, Frynta D. 2002. Body size, male combat, and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 76:303–314.
- Lappin AK, Husak JF. 2005. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*. 166:426–436.

Mace GM, Harvey PH. 1983. Energetic constraints on home-range size. *The American Naturalist*. 121:120–132.

Manzani PR, Abe AS. 1990. A new species of *Tapinurus* from the Caatinga of Piauí northeastern Brazil. *Herpetologica*. 46:462–467.

Martins EP. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. In: Vitt LJ and Pianka ER, editors. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. p 117–144.

Mohr CO. 1947. Table of equivalent populations of north american small mammals. *American Midland Naturalist*. 37:223–249.

Passos DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa*. 2930: 60–68.

Passos DC. 2014. Área de vida do lagarto saxícola *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) em área de Caatinga, Nordeste do Brasil. Dissertação de mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução.

Passos DC, Galdino CAB, Rocha CFD. 2015. Challenges and perspectives for studies on home range of lizards from South America. *South American Journal of Herpetology*. 10:82–89.

Pianka ER, Vitt LJ. 2003. *Lizards - Windows to the evolution of diversity*. Berkeley: University of California Press. 333 p.

Pinto ACS, Wiederhecker HC, Colli GR. 2005. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*. 26:127–137.

R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna.

Ribeiro LB, Souza BM, Gomides SC. 2009. Range structure, microhabitat use, and activity patterns of the saxicolous lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) on a rock outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural*. 82:577–588.

Ribeiro LB, Freire EMX. 2010. Thermal ecology and thermoregulatory behaviour of *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in caatinga area of northeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 20:201–208.

Rocha CFD. 1999. Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia*. 59:125–130.

Rodrigues MT. 1984. Sobre *Platynotus* Wagler, 1830, pré-ocupado, substituído por *Tapinurus* Amaral, 1933, com a descrição de uma nova espécie (Sauria, Iguanidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 35:367–373.

- Rodrigues MT. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*. 31:105–230.
- Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*. 16:253–269.
- Sales RFD, Jorge JS, Ribeiro LB, Freire EMX. 2011. A case of cannibalism in the territorial lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata:Tropiduridae) in Northeast Brazil. *Herpetology Notes*. 4:265–267.
- Sheldahl LA, Martins EP. 2000. The territorial behaviour of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*. 56:469–479.
- Stamps, JA. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Gans C, Tinkle DW, editors. *Biology of the Reptilia*. New York : Academic Press. p 265–334.
- Uetz P, Hošek J. 2015. The Reptile Database. Disponível em <<http://www.reptile-database.org>>. Acessado em 13 mar. 2015.
- Van Sluys M. 1997. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia*. 1997:623–628.
- Vanzolini PE, Ramos-Costa AMM, Vitt LJ. 1980. Répteis das caatingas. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências. 161 p.
- Vitt LJ, Zani PA, Caldwell JP. 1996. Behavioral ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 12:81–101.
- Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR, Rodrigues MT. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropiduridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*. 15:1–24.
- Werner DI. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 47:337–395.
- Whitehead H. 2008. *Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis*. Chicago: University of Chicago Press. 320 p.
- Whitehead H. 2009. SOCPROG programs: analyzing animal social structures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 63:765–778.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. New Jersey: Pearson Prentice Hall. 944 p.

## 4 INTERAGINDO SOBRE ROCHAS: COMUNICAÇÃO VISUAL DOS LAGARTOS *TROPIDURUS* DO GRUPO *SEMITAENIATUS*

### 4.1 Introdução

A comunicação animal, o processo de transferência de informação entre um indivíduo que emite a mensagem (emissor) e outro que a recebe (receptor), é fundamental para a manutenção de sistemas sociais. Os lagartos há muito tempo são utilizados como modelos de estudo em pesquisas ecológicas e comportamentais (Milstead 1967; Huey et al. 1983; Vitt e Pianka 1994; Reilly et al. 2007; Lutterschmidt 2013) e o conhecimento sobre suas formas de uso do espaço (Stamps 1977; Martins 1994) e sistemas de comunicação (Martins et al. 2004; Ord et al. 2015) tem contribuído para o avanço da compreensão sobre a evolução do comportamento social no mundo animal (Baird et al. 2001; Fox et al. 2003).

Em lagartos, os sistemas de comunicação são complexos, podendo envolver sinais visuais (Mowles e Ord 2012; Baird 2013), químicos (Mason e Parker 2010; Hews et al. 2011), sonoros (Winck e Cechin 2008; Labra et al. 2013), táteis (Carpenter e Fergusson 1977; Barnett et al. 1999) e, inclusive, multimodais (Martín e López 2010). Entre os lagartos da linhagem Iguania, todavia, a comunicação é primariamente realizada pelo fluxo de informação através de exibições visuais estereotipadas, tais como os cabeceios (*head-bobs*) e as flexões (*push-ups*) do tronco (Carpenter, 1967). Estas exibições visuais em geral possuem significados e funções bem definidas, constituindo verdadeiros sinais de linguagem e, conseqüentemente, tendem a prover informações sobre a identidade do indivíduo, tais como a idade e o sexo (Martins, 1991). Estes sinais podem ser exibidos em contextos sociais específicos, por exemplo, durante a corte ou em encontros agonísticos (Martins, 1993a).

Vários fatores podem influenciar a diversidade e a complexidade dos sinais visuais, como a fisiologia e a morfologia dos indivíduos (Ord e Blumstein 2002; Johnson e Wade 2010), o tipo de habitat onde ocorrem (Fleishman 1992; Ord et al. 2010), bem como pressões evolutivas intrinsecamente relacionadas ao reconhecimento intra-específico (Martins 1994, Martins et al., 2004). No entanto, a compreensão da origem e evolução dos comportamentos de comunicação visual em um dado grupo, requer primeiro o conhecimento sobre a extensão da variação e a complexidade das exibições visuais entre seus membros. Por este motivo, o



conhecimento atual sobre a evolução da sinalização visual em iguanios é predominantemente oriundo de poucos gêneros, como *Anolis* (Jenssen 1977; Ord e Martins 2006) e *Sceloporus* (Carpenter 1978; Martins 1993b), dos quais dezenas de espécies tem sido historicamente estudadas em relação aos seus repertórios de exibições visuais.

Embora a América do Sul abrigue três (Brasil, Colômbia e Peru) entre os dez países com as maiores biodiversidades de répteis do mundo (Costa e Bérnils 2015; Uetz e Hošek 2015), estudos específicos abordando aspectos da comunicação visual de lagartos sul-americanos são basicamente limitados ao gênero *Liolaemus* (Bujes e Verrastro 1998; Martins et al. 2004; Labra et al. 2007; Halloy 2012). Apesar dos lagartos do gênero *Tropidurus* Wied, 1825 estarem amplamente distribuídos na América do Sul (Carvalho 2013; Carvalho et al. 2013), constituírem espécies localmente abundantes nas áreas em que ocorrem (Rodrigues 1987; Passos et al. 2016) e nitidamente se comunicarem por sinais visuais (Van Sluys 1992, 1997), até o momento, apenas Carpenter (1977) forneceu informações preliminares sobre as exibições visuais do gênero, e só para duas espécies, *T. hispidus* e *T. torquatus*, ambas pertencentes a um mesmo grupo de *Tropidurus* (Frost et al. 2001).

Tendo em vista a elevada diversidade de *Tropidurus*, que congrega pelo menos quatro diferentes grupos de espécies: *T. bogerti*, *T. semitaeniatus*, *T. spinulosus* e *T. torquatus* (Frost et al. 2001), neste capítulo, buscamos contribuir para a elucidação da comunicação visual no gênero, através da investigação da estrutura das exibições visuais realizadas por espécies do grupo *semitaeniatus*. Este grupo reúne quatro espécies filogeneticamente aparentadas (Werneck et al. 2015) que compartilham um proeminente achatamento corpóreo dorso-ventral (Vanzolini et al. 1980, Manzani e Abe 1990) e um alto grau de especialização no uso de habitats rochosos (Rodrigues 1984; Passos et al. 2011). Especificamente, avaliamos a estrutura das exibições visuais de *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* buscando responder às seguintes perguntas: *i.* como se caracterizam as exibições visuais destas espécies?; e *ii.* em que extensão a sinalização visual varia entre as diferentes espécies?

## 4.2 Métodos

Realizamos as amostragens de *Tropidurus helenae* na Serra da Capivara (8°51'2"S; 42°33'57"O), município de Coronel José Dias, estado do Piauí; de *T. jaguaribanus* no vale do rio Jaguaribe (5°20'33"S; 38°12'24"O), município de São João do Jaguaribe, estado do Ceará; e de *T. pinima* no Morro de Santo Inácio (11° 6'41"S; 42°43'32"O), município de Gentio do Ouro, estado da Bahia. Em cada uma das três áreas de estudo, selecionamos um conjunto de afloramentos rochosos nos quais indivíduos das espécies-alvo ocorressem e procedemos com a captura dos mesmos. Capturamos os lagartos com laço de nylon atado à ponta de varas de pesca e registramos o sexo de cada indivíduo adulto. Determinamos o sexo com base na coloração ventral dos indivíduos (manchas pretas e amarelas na porção ventral das coxas e na aba pré-cloacal), padrão presente nos machos, mas sempre ausente nas fêmeas (Ribeiro et al. 2010). Marcamos cada indivíduo com uma combinação única de duas a três contas coloridas implantadas na base da cauda (Galdino et al. 2014). Este método permitiu a precisa identificação dos indivíduos visualmente à distância.

Realizamos as amostragens durante 20 dias consecutivos em cada área de estudo, vistoriando diariamente os afloramentos rochosos de 7:00 às 17:00 h para garantir o monitoramento dos indivíduos ao longo de toda amplitude da atividade diária das espécies (De Solla et al. 1999). Durante as vistorias, caminhamos lentamente em busca dos lagartos em toda a extensão dos afloramentos, pelo menos três vezes por cada turno, para assegurar probabilidades similares de detecção dos indivíduos (Horne et al. 2007). Para cada lagarto avistado, realizamos filmagens de pelo menos cinco minutos e de no máximo 15 minutos por sessão, consecutivamente ao longo dos dias de amostragens de campo. Realizamos as filmagens em alta definição a 30 quadros/segundo, com câmeras e filmadoras de pelo menos 30x de zoom óptico acopladas em tripés, para manter a maior distância possível entre os observadores e os indivíduos-alvo (geralmente entre 5 e 10 m) e, assim, reduzir os riscos de interferência do observador nos comportamentos.

Para fins de análise, consideramos apenas os indivíduos machos com um tempo mínimo de observação igual ou superior a 30 minutos. No laboratório, examinamos as filmagens quanto à ocorrência de diferentes tipos de exibições visuais (movimentos da cabeça, cauda e membros associados a diferentes posturas corpóreas). Então, categorizamos as exibições estereotipadas de movimentos da cabeça (daqui em diante denominados cabeceios) de acordo com o contexto social em que foram executadas, como de asserção

(quando exibidas independente da presença de receptores) ou de desafio (quando exibidas na presença de coespecíficos) (Martins 1993).

Em seguida, selecionamos as filmagens em que a cabeça e o eixo axial do corpo dos indivíduos-alvo durante as exibições foram registrados em um mesmo plano focal (perpendicular ao observador), para proceder com as análises de estrutura dos cabeceios. Descrevemos graficamente a estrutura dos cabeceios de asserção e desafio de cada espécie através de padrões de ação de exibição (*Display Action Patterns* - DAP), segundo Carpenter e Grubitz (1961), com o uso do programa Tracker (Brown 2015). Analisamos cada filmagem selecionada quadro-a-quadro, registrando as mudanças de posição da região rostral dos lagartos ao longo das exibições em relação ao um plano cartesiano de referência. Para fins de comparação interindividual, padronizamos a posição relativa dos planos cartesianos de referência, fixando o encontro dos eixos das ordenadas e das abcissas na inserção dos membros anteriores com a cintura escapular e mantendo o eixo das abcissas posicionado paralelamente ao substrato de apoio do indivíduo-alvo. Em seguida, plotamos as alterações nas posições verticais relativas (em número de pixels) ao longo do tempo (em segundos), para obter os gráficos dos padrões de ação de exibição (Carpenter e Grubitz 1961). Vale destacar que, embora estes procedimentos minimizem os efeitos de vibração e permitam o registro acurado dos movimentos verticais relativos, não é possível determinar os valores absolutos das mudanças de posição da cabeça, uma vez que a distância e os ângulos exatos entre os observadores e os indivíduos-alvos não foram registrados durante as filmagens (Martins e Lamont 1998).

Para caracterizar as exibições de asserção e desafio de cada espécie, calculamos o número, a frequência (em cabeceios/segundo) e a amplitude (em número de pixels) dos movimentos verticais da cabeça dos machos, bem como registramos as respectivas posturas corpóreas (e.g. número de membros estendidos - Martins 1994) e modificadores (e.g. extensão gular - Jenssen 1977) adotados pelos lagartos em cada tipo de exibição. Preliminarmente às análises estatísticas, avaliamos a distribuição dos dados quanto às premissas de normalidade e homocedasticidade das variâncias para a utilização de testes paramétricos. Para comparar o número, a frequência e a amplitude dos cabeceios entre as diferentes espécies, utilizamos análise de variância (ANOVA) seguida de testes post-hoc de Tukey (Zar 2010). Conduzimos as análises estatísticas e produzimos os gráficos na plataforma R (R Core Team 2015). Para todos os testes, atribuímos o nível de significância  $\alpha = 0,05$  e fornecemos as estatísticas descritivas como: média  $\pm$  um desvio padrão (mínimo - máximo).

### 4.3 Resultados

Com base no nível de corte de 30 minutos, acumulamos observações de 15 machos de *T. helenae* ( $53,7 \pm 15,77$  minutos; total = 807 minutos), 22 machos de *T. jaguaribanus* ( $47,6 \pm 19,44$  minutos; total = 1024 minutos) e 13 machos de *T. pinima* ( $50,0 \pm 20,31$  minutos; total = 647 minutos). Desta amostra, selecionamos 47 exhibições que atendiam as exigências de posição para descrição acurada dos cabeceios, sendo 18 de *T. helenae* (10 de asserção e oito de desafio), 16 de *T. jaguaribanus* (oito de asserção e oito de desafio) e 13 de *T. pinima* (sete de asserção e seis de desafio).

Os cabeceios de asserção, aqueles exibidos independente da presença de coespecíficos, ocorreram em 56% dos casos com postura corpórea relaxada, em que nenhuma dos membros está flexionada e a face ventral do corpo permanece quase inteiramente (com exceção da cabeça em alguns casos) em contato com o solo (Figura 1 - esquerda). Nos outros 44% dos casos, os cabeceios de asserção foram executados com postura corpórea erguida, em que os dois membros anteriores estão parcialmente ou totalmente flexionados (Figura 1 - direita). Mesmo com a postura erguida, em nenhuma das espécies as exhibições de asserção envolveram a flexão do tronco e, na maioria das vezes (92%), também não ocorreram com o uso de extensão gular (Figura 1).

A estrutura dos cabeceios de asserção em todas as espécies foi relativamente simples, sendo constituída pela repetição sequencial de cabeceios curtos e rápidos (Figura 2). As exhibições de asserção realizadas por *T. helenae* envolveram de um a cinco conjuntos de oito cabeceios, com duração de  $3,37 \pm 1,14$  (0,96 - 5,15) segundos (Figura 2). As exhibições de asserção de *T. jaguaribanus* foram compostas de um a três conjuntos de cinco cabeceios, com duração de  $0,90 \pm 0,53$  (0,46 - 2,08) segundos (Figura 2). As exhibições de asserção de *T. pinima* foram constituídas de um a dois conjuntos de três cabeceios, com duração de  $0,31 \pm 0,09$  (0,20 - 0,46) segundos (Figura 2).

O número de cabeceios nas exibições de asserção diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,22} = 50,95$ ;  $p < 0,01$ ; Tabela 1; Figura 3), com *T. helenae* apresentando mais cabeceios que *T. jaguaribanus* (Tukey -  $p < 0,01$ ) e *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ), e *T. jaguaribanus* apresentando mais cabeceios do que *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ). A amplitude dos cabeceios de asserção diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,22} = 7,61$ ;  $p < 0,01$ ; Tabela 1; Figura 3), com *T. helenae* e *T. jaguaribanus* apresentando amplitudes similares (Tukey -  $p = 0,26$ ), e ambos apresentando amplitudes maiores do que aquelas de *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$  para todos os pares). A frequência de cabeceios nas exibições de asserção diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,22} = 9,18$ ;  $p < 0,01$ ; Tabela 1; Figura 3), com *T. helenae* realizando menos cabeceios por segundo do que *T. jaguaribanus* e *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$  para todos os pares), e *T. jaguaribanus* e *T. pinima* não diferindo entre si (Tukey -  $p = 0,56$ ).

Tabela 1 - Número, amplitude (em pixels) e frequência (em cabeceios/segundo) das exibições de asserção de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí, de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia.

ESPÉCIE	NÚMERO DE CABECEIOS	AMPLITUDE DOS CABECEIOS (pixels)	FREQUÊNCIA DE CABECEIOS (cabeceios/segundo)
<i>Tropidurus helenae</i>	8,37 ± 0,83 (6 - 12)	20,59 ± 6,14 (13,39 - 32,59)	6,71 ± 1,72 (2,5 - 9,4)
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	6,19 ± 1,69 (5 - 10)	28,07 ± 15,68 (7,63 - 51,88)	9,59 ± 2,07 (7,07 - 13,89)
<i>Tropidurus pinima</i>	2,86 ± 0,38 (2 - 3)	8,44 ± 2,72 (4,77 - 13,02)	10,67 ± 2,26 (8,26 - 12,99)

Legenda: Valores fornecidos como média ± um desvio padrão (mínimo - máximo).

Figura 1 - Posturas corpóreas relaxada (esquerda) e erguida (direita) de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).



Fonte: Daniel Passos

Figura 2 - Padrões de ação de exibição dos cabeceios de asserção de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).

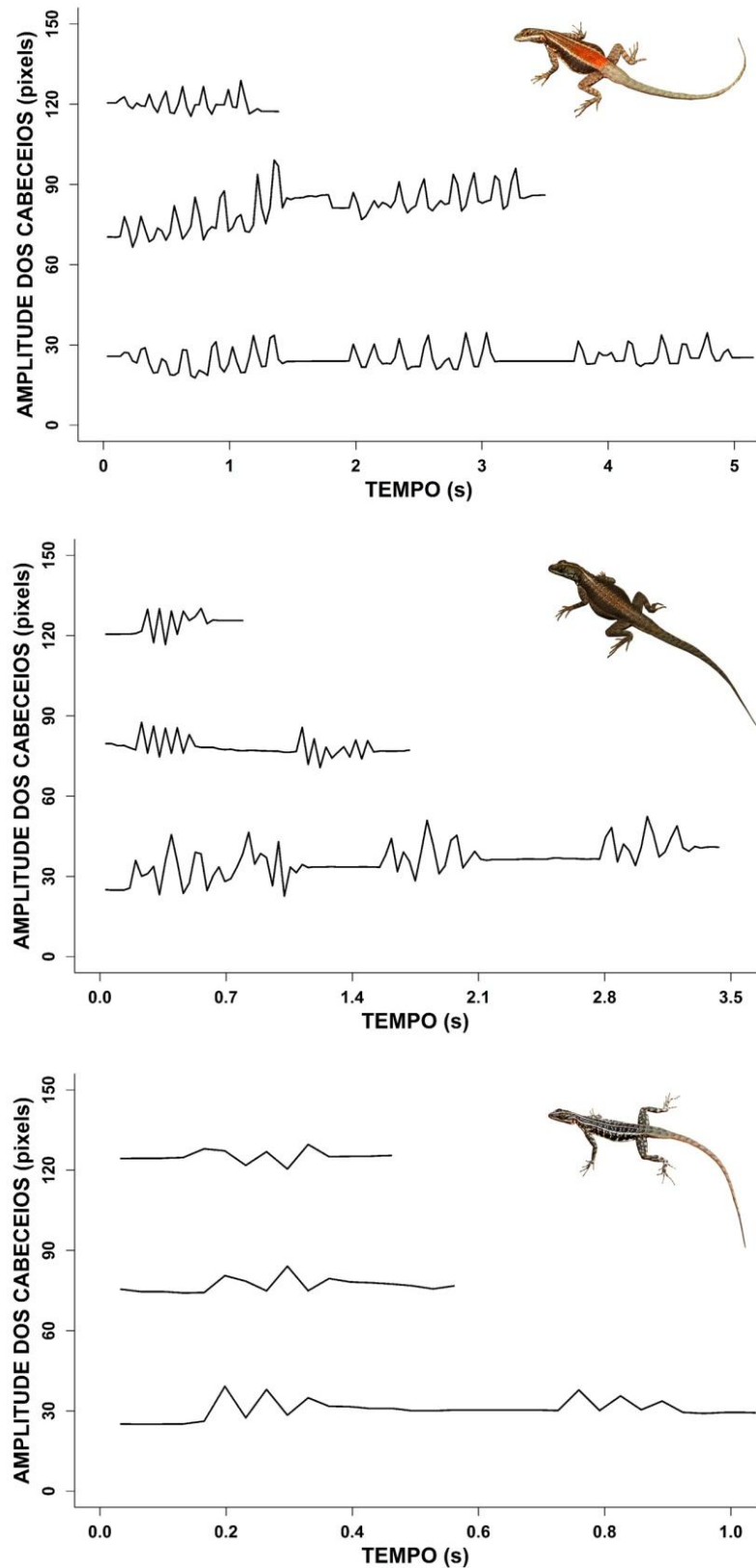
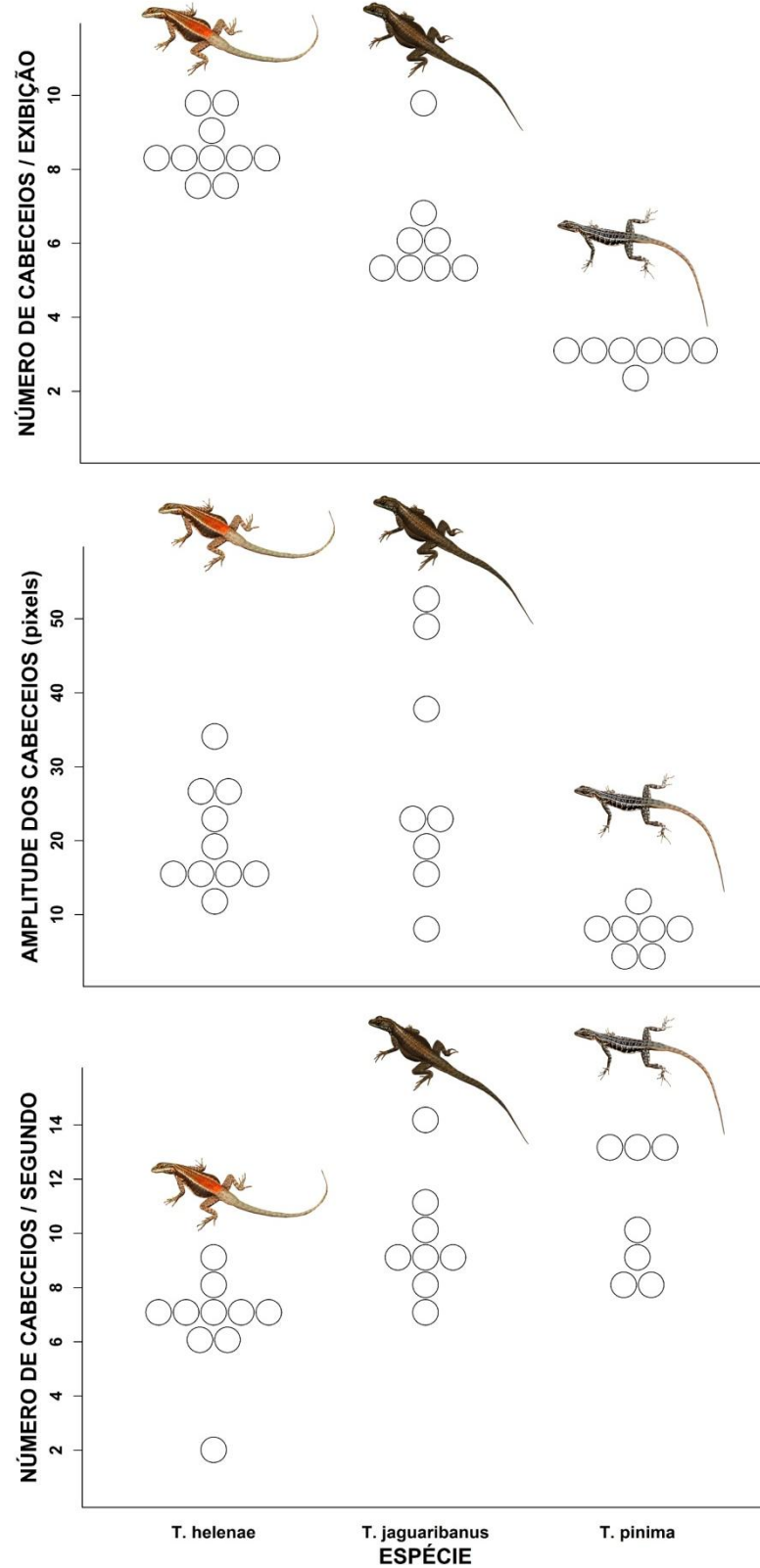


Figura 3 - Número (em cima), amplitude em pixels (centro) e frequência em cabeceios por segundo (abaixo) dos cabeceios de asserção de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí (acima), de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará (centro) e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia (abaixo).





Os cabeceios de desafio, aqueles realizados na presença de um ou mais coespecíficos, foram executados por todas as espécies sempre em postura corpórea erguida, geralmente associados a flexões do tronco e, na maioria dos casos (73%), envolveram simultaneamente o uso de extensão gular (Figura 1 - direita). Em 41% dos casos, as exibições de desafio foram executadas nas proximidade de outros indivíduos machos, em 35% na presença de fêmeas, e em 24% na presença de jovens ou coespecíficos adultos cujo sexo não pôde ser determinado.

A estrutura das exibições de desafio em todas as espécies foi mais longa e complexa do que as de asserção. Em *T. helenae* e *T. jaguaribanus* as exibições de desafio foram compostas por dois tipos de cabeceio (Figura 4), um mais lento que ocorreu no início das exibições (daqui em diante denominado cabeceio iniciador) e outro mais rápido, similar aos cabeceios de asserção, que se repetiu em conjuntos até o fim da sequência comportamental (daqui em diante denominado cabeceio terminador). Em *T. pinima* só existiu um único tipo de cabeceio, diferente dos cabeceios de asserção, que se repetia múltiplas vezes ao longo da sequência comportamental (Figura 4). As exibições de desafio de *T. helenae* envolveram de um a nove cabeceios iniciadores, seguidos por três a seis conjuntos de cabeceios terminadores, com duração total de  $8,36 \pm 1,63$  (5,02 - 10,33) segundos (Figura 4). As exibições de desafio de *T. jaguaribanus* foram compostas de um a seis cabeceios iniciadores, seguidos de um a cinco conjuntos de cabeceios terminadores, com duração total de  $7,41 \pm 3,39$  (2,90 - 13,00) segundos (Figura 4). As exibições de asserção de *T. pinima* foram constituídas por um único tipo de cabeceio, repetidos sequencialmente de três a 17 séries de três ou quatro cabeceios, com duração total de  $7,52 \pm 4,18$  (1,95 - 13,00) segundos (Figura 4).

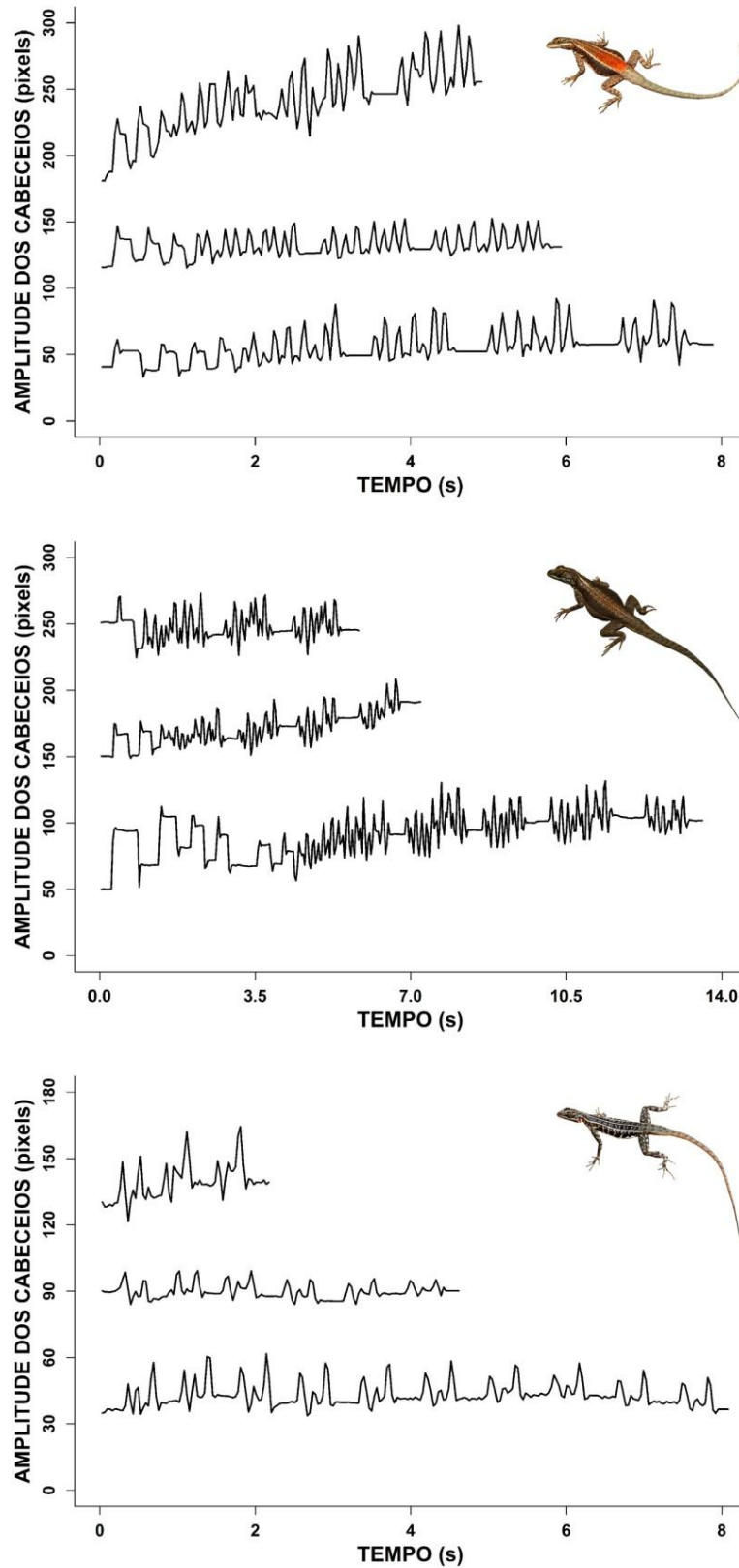
O número de cabeceios iniciadores nas exibições de desafio não diferiu entre *T. helenae* e *T. jaguaribanus* (ANOVA -  $F_{1,14} = 3,06$ ;  $p < 0,10$ ; Tabela 2; Figura 5). Entretanto, o número de cabeceios terminadores nas exibições de desafio diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,19} = 27,25$ ;  $p < 0,01$ ; Tabela 2; Figura 5), com *T. helenae* e *T. jaguaribanus* apresentando mais cabeceios que *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$  para todos os pares), mas não diferindo entre si (Tukey -  $p = 0,21$ ). A amplitude dos cabeceios de desafio diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,22} = 4,52$ ;  $p = 0,02$ ; Tabela 1; Figura 5), com *T. helenae* possuindo amplitudes maiores que *T. pinima* (Tukey -  $p < 0,01$ ), mas com as amplitudes de *T. jaguaribanus* não diferindo nem daquelas de *T. helenae* (Tukey -  $p = 0,27$ ), nem daquelas de *T. pinima* (Tukey -  $p = 0,31$ ). A frequência de cabeceios nas exibições de desafio não diferiu entre as espécies (ANOVA -  $F_{2,22} = 0,48$ ;  $p = 0,63$ ; Tabela 1; Figura 5).

Tabela 2 - Número de cabeceios iniciadores, número de cabeceios terminadores, amplitude (em pixels) e frequência (em cabeceios/segundo) das exibições de desafio de *Tropidurus helenae* da Serra da Capivara, Coronel José Dias - Piauí, de *T. jaguaribanus* do vale do rio Jaguaribe, São João do Jaguaribe - Ceará e de *T. pinima* do Morro de Santo Inácio, Gentio do Ouro - Bahia.

<b>ESPÉCIE</b>	<b>NÚMERO DE CABECEIOS INICIADORES</b>	<b>NÚMERO DE CABECEIOS TERMINADORES</b>	<b>AMPLITUDE DOS CABECEIOS (pixels)</b>	<b>FREQUÊNCIA DE CABECEIOS (cabeceios / segundo)</b>
<i>Tropidurus helenae</i>	4,75 ± 2,60 (1 - 9)	8,66 ± 1,80 (7,50 - 13,00)	68,31 ± 27,57 (24,62 - 117,10)	5,01 ± 0,37 (4,43 - 5,42)
<i>Tropidurus jaguaribanus</i>	2,88 ± 1,55 (1 - 6)	10,1 ± 1,99 (8,00 - 13,25)	51,15 ± 19,91 (17,79 - 81,15)	4,86 ± 0,90 (3,58 - 6,18)
<i>Tropidurus pinima</i>	0 ± 0 (0)	3,75 ± 0,41 (3,00 - 4,17)	33,75 ± 10,70 (15,30 - 42,99)	5,24 ± 0,82 (3,78 - 6,16)

Legenda: Valores fornecidos como média ± um desvio padrão (mínimo - máximo).

Figura 4 - Padrões de ação de exibição dos cabeceios de desafio de *Tropidurus helenae* de Coronel José Dias - Piauí (em cima), *T. jaguaribanus* de São João do Jaguaribe - Ceará (no meio) e *T. pinima* de Gentio do Ouro - Bahia (em baixo).





#### 4.4 Discussão

A sinalização visual de *Tropidurus helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* apresentou várias similaridades com o repertório comportamental de outras espécies da linhagem Iguania. Foi possível diagnosticar duas categorias clássicas de exhibições visuais, a de asserção e a de desafio, distinguidas pelo contexto social em que foram realizadas, respectivamente na ausência e na presença de coespecíficos (Crews 1975, Martins 1993b). A estrutura das exhibições apresentou vários elementos estereotipados, desde os típicos movimentos verticais com a cabeça (Carpenter e Fergusson 1977), como o uso modificadores, por exemplo a extensão gular (Jenssen 1977), bem como a adoção de diferentes posturas corpóreas (Martins 1994). Por outro lado, diferente do encontrado para outros dois gêneros aparentados, cuja o sistema de comunicação visual é mais bem conhecido, os *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* não apresentaram compressão lateral do corpo (presente em *Sceloporus* - Martins 1991), nem movimentos dos membros (presente em *Liolaemus* - Martins et al. 2004), demonstrando que o grupo também possui particularidades em seu repertório de sinalização.

Apesar do estudo sobre a sinalização visual de lagartos ter se iniciado na década de 1960 (Carpenter 1962), o conhecimento sobre a comunicação visual em lagartos é conhecido apenas para poucos gêneros (Carpenter 1986), sobretudo *Anolis* (Jenssen 1977, Johnsson & Wade 2010) e *Sceloporus* (Martins 1993a, Ruiz et al. 2008). Embora *Tropidurus* seja um dos gêneros com o maior número de espécies descritas na América do Sul, existe apenas um estudo sobre seu sistema de comunicação visual (Carpenter 1977). Com exceção de certas particularidades espécie-específicas, Carpenter (1977) evidenciou uma nítida similaridade entre as exhibições visuais de *T. hispidus* e *T. torquatus*, sugerindo que este padrão poderia refletir um grau de parentesco evolutivo próximo entre as espécies. De fato, atualmente sabe-se que *T. hispidus* e *T. torquatus* são espécies-irmãs, pertencendo a um mesmo grupo entre os *Tropidurus* (Frost et al. 2002). De forma equivalente, evidenciamos padrões de exibição visual mais similares entre *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* do que quando comparados aos de *T. hispidus* e *T. torquatus*. Portanto, tendo em vista que as espécies estudadas compõem o grupo monofilético dos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*, nossos resultados também sugerem a existência, pelo menos em algum grau, de um efeito filogenético conservativo na estrutura das exhibições visuais do grupo, reforçando a necessidade de se avaliar essa estrutura dos cabeceios nos demais grupos de *Tropidurus*, para que se possa entender a evolução da comunicação visual no gênero como um todo.

As exibições de asserção de *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* apresentaram repetições características de movimentos que as distinguem e particularizam. Os atributos intrínsecos das exibições visuais dos lagartos, tais como o número, a sequência, a duração e a amplitude dos cabeceios, geralmente são estereotipados, produzindo comportamentos espécie-específicos (Martins 1994, Martins et al 2004). De fato, as espécies estudadas podem ser diagnosticadas pelo número de cabeceios nas suas exibições de asserção, além da combinação dos outros atributos avaliados. Por exemplo, enquanto *T. jaguaribanus* apresenta cabeceios em alta frequência e alta amplitude, *T. helenae* apresenta baixa frequência de cabeceios de alta amplitude e *T. pinima*, por sua vez, apresenta alta frequência de cabeceios de baixa amplitude. A complexidade destes sinais visuais que permitem o reconhecimento intra-específico é provavelmente resultante de múltiplas forças evolutivas, tendo em vista que sua estrutura pode ser moldada não só pelas contingências anatomofisiológicas de cada espécie (Ord e Blumstein, 2002), mas também pelas pressões ecológicas dos habitats em que estas ocorrem (Ord et al. 2012), e pelos efeitos da seleção intrasexual e intersexual (Ord et al. 2001). Assim, apesar da proximidade filogenética entre as espécies estudadas, seria efetivamente esperado que elas apresentassem dissimilaridade em suas exibições visuais de asserção, tendo em vista suas distintas histórias evolutivas, divergentes em pelo menos alguns milhões de anos (Werneck et al. 2015).

As exibições de desafio de *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* também apresentaram particularidades, mas de maneira geral, foram mais similares entre as espécies. Este tipo de exibição geralmente assume alguma função associada à reprodução, seja por estar envolvido nas disputas de dominância entre machos ou por compor alguma etapa do processo de corte entre machos e fêmeas (Carpenter 1962; Carpenter e Fergusson 1977). Justamente por estar associado a um processo tão crucial para a sobrevivência e perpetuação das espécies, é possível que este tipo de exibição seja mais conservado entre espécies evolutivamente aparentadas. De fato, a frequência dos cabeceios nas exibições de desafio não diferiu significativamente entre as espécies estudadas, sendo bastante similares entre as espécies. Os demais atributos das exibições visuais de desafio também pareceram refletir uma possível conservação filogenética, tendo em vista que *T. helenae* e *T. jaguaribanus*, que compartilham um ancestral comum mais próximo (Werneck et al. 2015), possuíram número e amplitude de cabeceios mais similares entre si quando comparados com *T. pinima*. Portanto, as diferenças nas exibições de desafio entre as espécies foram principalmente na ausência de cabeceios iniciadores em *T. pinima* e no maior número de cabeceios terminadores em *T. helenae* e *T. jaguaribanus* quando comparados a *T. pinima*.

Esta grande similaridade nas exibições de desafio entre *T. helenae* e *T. jaguaribanus*, a priori, poderia incapacitar os indivíduos receptores de distinguir se o sinal de desafio foi emitido por indivíduos homo ou heteroespecíficos. Assim, desde que estas espécies ocorressem em simpatria, seria plausível esperar um fluxo mútuo de informações e, conseqüentemente, um conflito na comunicação entre *T. helenae* e *T. jaguaribanus*. Evidências de problemas no reconhecimento interespecífico já foram evidenciadas em lagartos saxícolas africanos do gênero *Platysaurus* (Korner et al. 2000), ecologicamente equivalentes aos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus*, que exibiram níveis elevados de agressão interespecífica. A incapacidade de reconhecer coespecíficos pode ainda promover a ocorrência de cópulas interespecíficas em várias linhagens de lagartos (Cooper e Vitt 1987; Buden et al. 2014), e ser responsável pelo surgimento de novas espécies poliplóides através da hibridização (Cole et al. 2010; Cole et al. 2014). Vale ressaltar, que recentemente indivíduos potencialmente híbridos entre *T. helenae* e *T. semitaeniatus* foram encontrados na zona de contato das duas espécies na Serra da Capivara - Piauí (MT Rodrigues comunicação pessoal). Portanto, sob a luz da comunicação visual, não se pode descartar a possibilidade de que a hibridização natural tenha ocorrido na evolução das espécies de *Tropidurus* saxícolas achatados, sobretudo no âmbito do complexo de espécies *T. aff. semitaeniatus*.

Concluimos que a sinalização visual dos *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* apresentou várias similaridades com o repertório de comunicação visual de outros lagartos da linhagem Iguania, embora também tenha apresentado particularidades espécies-específicas, sobretudo nas exibições de asserção. De fato, *T. helenae*, *T. jaguaribanus* e *T. pinima* podem ser perfeitamente diagnosticadas pelo número de cabeceios nas suas exibições de asserção, conforme esperado pelas suas distintas histórias evolutivas. Por outro lado, as exibições de desafio foram relativamente mais similares entre as espécies, sugerindo um possível efeito filogenético conservativo nestas exibições que geralmente assumem função nas interações reprodutivas. Estes resultados inéditos sobre os *Tropidurus* do grupo *semitaeniatus* contribuem para o entendimento da evolução da comunicação visual no gênero *Tropidurus*, ao mesmo tempo em que salientam a necessidade de se ampliar o conhecimento sobre a ecologia comportamental de lagartos neotropicais.

#### 4.5 Referências

- Baird TA. 2013. Male collared lizards, *Crotaphytus collaris* (Sauria: Crotaphytidae), signal females by broadcasting visual displays. *Biological Journal of the Linnean Society*. 108:636–646.
- Baird TA, Sloan CL, Timanus DK. 2001. Intra- and inter-seasonal variation in the socio-spatial behavior of adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris* (Reptilia, Crotaphytidae). *Ethology*. 107:15–32.
- Barnett KE, Coccoft RB, Fleishman LJ. 1999. Possible communication by substrate vibration in a Chameleon. *Copeia*. 1999:225–228.
- Brown D. 2015. Tracker program for frame by frame video analysis, version 4.87. Open Source Physics. Disponível em: <<http://www.cabrillo.edu/~dbrown/tracker>>.
- Buden DW, Ciachini C, Taborosi D, Fisher RN, Bauer AM, Ineich I. 2014. Photographic evidence of interspecies mating in geckos of the *Lepidodactylus lugubris* unisexual-bisexual complex (Squamata:Gekkonidae). *Phyllomedusa*. 13:133–136.
- Bujes CS, Verrastro L. 1998. Comportamento de *Liolaemus occipitalis* em cativeiro (Sauria:Tropiduridae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 15:915–920.
- Carpenter CC. 1962. Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *American Midland Naturalist*. 67:132–151.
- Carpenter CC. 1977. The aggressive displays of three species of South American iguanid lizards of the genus *Tropidurus*. *Herpetologica*. 33:285-289.
- Carpenter CC, Ferguson GW. 1977. Variation and evolution of stereotyped behaviour in reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. Gans C, Tinkle DW, editors. London: Academic Press. p 335–554.
- Carpenter CC, Grubitz G. 1961. Time-motion study of a lizard. *Ecology*. 42:199–200.
- Carvalho ALG. 2013. On the distribution and conservation of the South American lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae). *Zootaxa*. 3640:42–56.
- Carvalho ALG, Britto MR, Fernandes DS. 2013. Biogeography of the lizard genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): distribution, endemism, and area relationships in South America. *Plos One*. 8:1–14.
- Cole CJ, Hardy LM, Dessauer HC, Taylor HL, Townsend CR. 2010. Laboratory hybridization among North American whiptail lizards, including *Aspidoscelis inornata arizonae* × *A. tigris marmorata* (Squamata: Teiidae), ancestors of unisexual clones in Nature. *American Museum Novitates*. 3698:1–43.
- Cole CJ, Taylor HL, Baumann DP, Baumann P. 2014. Neaves' whiptail lizard: the first known tetraploid parthenogenetic tetrapod (Reptilia: Squamata: Teiidae). *Breviora*. 539:1–20.



- Cooper Jr. WE, Vitt LJ. 1987. Ethological isolation, sexual behavior and pheromones in the *fasciatus* species group of the lizard genus *Eumeces*. *Ethology*. 75:328–336.
- Costa HC, Béernils RS. 2015. Répteis brasileiros: Lista de espécies 2015. *Herpetologia Brasileira*. 4:75–93.
- Crews D. 1975. Inter- and intraindividual variation in display patterns in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*. 31:37-47.
- De Solla SR, Bonduriansky R, Brooks RJ. 1999. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology*. 68:221–234.
- Fleishman LJ. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *American Naturalist*. 139:S36-S61.
- Fox SF, McCoy JK, Baird TA. 2003. Lizard social behavior. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 435 p.
- Frost DR, Rodrigues MT, Grant T, Titus TA. 2001. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata:Tropiduridae:Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 21:352–371.
- Galdino CAB, Horta G., Young RJ. 2014. An Update to a Bead-Tagging Method for Marking Lizards. *Herpetological Review*. 45: 587–589.
- Halloy M. 2012. Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *Herpetological Journal*. 22:267–270.
- Hews DK, Date P, Hara E, Castellano M. 2011. Field presentation of male secretions alters social display in *Sceloporus virgatus* but not *S. undulatus* lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 65:1403–1410.
- Horne JS, Garton EO, Sager-Fradkin KA. 2007. Correcting home-range models for observation bias. *Journal of Wildlife Management*. 71:996–1001.
- Huey RB, Pianka ER, Schoener TW. 1983. Lizard Ecology: Studies of a model organism. Cambridge: Harvard University Press. 501 p.
- Jenssen T.A. 1977. Evolution of anoline lizard display behavior. *American Zoologist*. 17:203–215.
- Johnson MA, Wade J. 2010. Behavioural display systems across nine *Anolis* lizard species: sexual dimorphisms in structure and function. *Proceedings of Royal Society B*. 277:1711–1719.
- Korner P, Whiting MJ, Fergusson WH. 2000. Interspecific aggression in flat lizards suggests poor species recognition. *African Journal of Herpetology*. 49:139–146.

Labra A, Carazo P, Desfilis E, Font E. 2007. Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: structure of head bob displays. *Herpetologica*. 63:11–18.

Labra A, Silva G, Norambuena F, Velásquez N, Penna M. 2013. Acoustic features of the weeping lizard's distress call. *Copeia*. 2013:206–212.

Lutterschmidt WI. 2013. *Reptiles in Research: Investigations of ecology, physiology, and behavior from desert to sea*. Nova Science Publishers. 547 p.

Martín J, López P. 2010. Multimodal sexual signals in male ocellated lizards *Lacerta lepida*: vitamin E in scent and green coloration may signal male quality in different sensory channels. *Naturwissenschaften*. 97:545–553.

Martins EP. 1991. A field study of individual and sex differences in the push-up display of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour* 41:403–416.

Martins EP. 1993a. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour* 45:25–36.

Martins EP. 1993b. A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *American Naturalist*. 142:994–1018.

Martins EP. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. In: Vitt LJ and Pianka ER, editors. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. p 117–144.

Martins EP, Hansen TF. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*. 149:646–667.

Martins EP, Labra A, Halloy MP, Thompson JT. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: An interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour*. 68:453–463.

Martins EP, Lamont J. 1998. Estimating ancestral states of a communicative display: a comparative study of *Cyclura* rock iguanas. *Animal Behavior*. 55:1685–1706.

Mason RT, Parker MR. 2010. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A*. 196:729–749.

Milstead WW. 1967. *Lizard ecology - a symposium*. Kansas: University of Missouri Press. 300 p.

Mowles SL, Ord TJ. 2012. Repetitive signals and mate choice: insights from contest theory. *Animal Behavior*. 84:295–304.

Ord TJ, Blumstein DT. 2002. Size constraints and the evolution of display complexity: why do large lizards have simple displays? *Biological Journal of the Linnean Society*. 76:145–161.

- Ord TJ, Blumstein DT, Evans CS. 2001. Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in lizards. *Proceedings: Biological Sciences*. 268:737–744.
- Ord TJ, Peters RA, Clucas B, Stamps JA. 2007. Lizards speed up visual displays in noisy motion habitats. *Proceedings of the Royal Society B*. 274:1057–1062.
- Ord TJ, Stamps JA, Losos JB. 2010. Adaptation and plasticity of animal communication in fluctuating environments. *Evolution*. 64:3134–3148.
- Ord TJ, Klomp DA, Garcia-Porta J, Hagman M. 2015. Repeated evolution of exaggerated dewlaps and other throat morphology in lizards. *Journal of Evolutionary Biology*. 28:1948–1964.
- Passos DC, Lima DC, Borges-Nojosa DM. 2011. A new species of *Tropidurus* (Squamata, Tropiduridae) of the *semitaeniatus* group from a semiarid area in Northeastern Brazil. *Zootaxa*. 2930: 60–68.
- Passos DC, Mesquita PCMD, Borges-Nojosa DM. 2016. Diversity and seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. Disponível em: <10.1080/01650521.2016.1149383>.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna.
- Reilly SM, McBrayer LB, Miles DB. 2007. *Lizard Ecology: The evolutionary consequences of foraging mode*. Cambridge: Cambridge University Press. 545 p.
- Ribeiro LB, Freire EMX. 2010. Thermal ecology and thermoregulatory behaviour of *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in caatinga area of northeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 20:201–208.
- Rodrigues MT. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*. 31:105–230.
- Ruiz M, Davis E, Martins EP. 2008. Courtship attention in sagebrush lizards varies with male identity and female reproductive state. *Behavioral Ecology*. 19:1326–1332.
- Stamps, JA. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. In: Gans C, Tinkle DW, editors. *Biology of the Reptilia*. New York : Academic Press. p 265–334.
- Uetz P, Hošek J. 2015. The Reptile Database. Disponível em <<http://www.reptile-database.org>>. Acessado em 13 mar. 2015.
- Van Sluys M. 1992. Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) em uma área do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*. 52:181–185.
- Van Sluys M. 1997. Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia*. 1997:623–628.
- Vitt LJ, Pianka ER. 1994. *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey: Princeton University Press. 416 p.

Werneck FP, Leite RN, Geurgas SR, Rodrigues MT. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicuridae lizards endemic to the semiarid Caatinga. *BMC Evolutionary Biology*. 15:1–24.

Winck GR, Cechin SZ. 2008. Hibernation and emergence pattern of *Tupinambis merrianae* (Squamata: Teiidae) in the Taim Ecological Station, southern Brazil. *Journal of Natural History*. 42:239–247.

Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. 5th edition. New Jersey: Pearson Prentice Hall. 944 p.

**APÊNDICE** – Artigo de revisão equivalente ao Capítulo 1, publicado em Setembro de 2015, no periódico *South American Journal of Herpetology*, volume 10, fascículo 2.

*South American Journal of Herpetology*, 10(2), 2015, 82–89  
© 2015 Brazilian Society of Herpetology

## Challenges and Perspectives for Studies on Home Range of Lizards from South America

Daniel Cunha Passos<sup>1,\*</sup>, Conrado A. B. Galdino<sup>2</sup>, Carlos Frederico Duarte Rocha<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução. Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, CEP 20550-013, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

<sup>2</sup> Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Avenida Dom José Gaspar, 500, Coração Eucarístico, CEP 30535-610, Belo Horizonte, MG, Brazil.

\* Corresponding author. Email: biologodanielpassos@gmail.com

**Abstract.** Knowledge of home range is essential to understand the processes that govern space and social organization in animals. We analyzed the historical development of studies of lizard home range in South America in order to evaluate the extent of accumulated knowledge on this subject and to diagnose spatial patterns in the studied species. We found that the studies on home range of South American lizards are scarce, totaling only 18 publications. Furthermore, the accumulated information is both phylogenetically and geographically restricted, with the majority of studies focusing on species of *Iguania* and having been carried out in northwestern Argentina and southeastern Brazil. We conclude that the limitations of current knowledge impede the evaluation of patterns of space use for South American lizards. Based on this scenario, we provided a basic guideline to improve data gathering and analysis for future studies on home range of lizards from South America.

**Keywords.** Space use; Spatial ecology; Squamata.

**Resumo.** O conhecimento sobre área de vida é essencial para a compreensão dos processos que regem o uso do espaço e a organização social em animais. Neste trabalho, analisamos a trajetória histórica dos estudos sobre área de vida de lagartos na América do Sul, para avaliar a extensão do conhecimento acumulado e diagnosticar padrões espaciais nas espécies estudadas. Nós encontramos que as pesquisas sobre área de vida de lagartos sul-americanos são escassas, totalizando somente 18 publicações até o momento. Além disso, a informação acumulada é filogeneticamente e geograficamente restrita, com a maioria dos estudos tendo focado em espécies da linhagem *Iguania* e sido desenvolvida na região noroeste da Argentina e sudeste do Brasil. Nós concluímos que as limitações do conhecimento atual ainda comprometem a avaliação dos padrões de uso do espaço para lagartos sul-americanos. Com base nesse cenário, fornecemos uma diretriz básica para obtenção e análise de dados para futuros estudos sobre área de vida de lagartos da América do Sul.

### INTRODUCTION

Home range, defined historically as the area where a given individual, or a group, habitually lives and performs its normal activities, excluding those places of occasional sallies (Burt, 1943; Brown and Orians, 1970), is a key concept for the study of space use of animals. The first detailed studies on space use in reptiles date to the 1950's (see Stamps, 1977). Since then, many researchers have focused on lizards' home range patterns (Turner *et al.*, 1969; Stamps, 1983; Christian and Waldschmidt, 1984); however, information on lizard home range has remarkable phylogenetic and geographic biases (Perry and Garland, 2002; Verwajen and Van Damme, 2008).

While Neotropical environments are known to harbor high lizard diversity, information on space use patterns in Neotropical lizards is still scarce. In fact, most studies on lizard home range have been carried out in North America, with phrynosomatids being one of the best investigated lizard groups (Perry and Garland, 2002). Among the few Neotropical lizards studied, the vast majority of accumulated information is derived from studies of Central American iguanids, mainly *Anolis* (Schoener and Schoener, 1982; Losos *et al.*, 1991), *Cyclura* (Mitchell,

1999; Knapp and Owens, 2005) and *Iguana* (Dugan, 1982; Rand *et al.*, 1989). As such, the spatial ecology of South America lizards remains poorly understood.

In this paper, we aim to provide guidance to push forward the expansion of knowledge on the spatial ecology of Neotropical lizards by examining the historical development of studies on the home range of lizards from South America. Our specific goals are to (1) search for patterns of space use among studied species, (2) recommend basic guidelines to ensure the quality of data gathering, analysis, reporting and interpretation, and (3) identify promising directions for future studies.

### MATERIALS AND METHODS

We searched three bibliographic scientific databases (*Web of Science*, *Scopus* and *Scielo*) in order to sample the widest array possible of publications on the home range of South American lizards. We searched for peer-reviewed articles published to 2014 using the combination of the following key-terms in the title, abstract or keywords: "home range" and "lizard" and "Argentina" or "Bolivia" or "Brazil" or "Chile" or "Colombia" or "Ecuador" or "Guyana"

**Table 1.** Available publications on home range of South American lizards. Species names follow the taxonomy used in the original publications.

REFERENCE	SPECIES	MAJOR TAXA	FAMILY	HABITAT	COUNTRY
Stebbins <i>et al.</i> , 1967	<i>Tropidurus albemarlensis</i> Baur, 1890	Iguania	Tropiduridae	Perianthropic	Ecuador
Werner, 1978	<i>Tropidurus delanonis</i> Baur, 1890	Iguania	Tropiduridae	Rocky shrubland	Ecuador
Simonetti and Ortiz, 1980	<i>Liolaemus kuhlmanni</i> Müller and Hellmich, 1933	Iguania	Liolaemidae	Sandy plain	Chile
Christian and Tracy, 1985	<i>Conolophus pallidus</i> Heller, 1903	Iguania	Iguanidae	Shrubland	Ecuador
Habit and Ortiz, 1994	<i>Phymaturus flagellifer</i> (Bell, 1843)	Iguania	Liolaemidae	Rocky outcrop	Chile
Giaretta, 1996	<i>Tropidurus torquatus</i> (Wied-Neuwied, 1820)	Iguania	Tropiduridae	Sandy plain	Brazil
Van Sluys, 1997	<i>Tropidurus itambere</i> Rodrigues, 1987	Iguania	Tropiduridae	Rocky outcrop	Brazil
Rocha, 1999	<i>Liolaemus lutzae</i> Mertens, 1938	Iguania	Liolaemidae	Sandy plain	Brazil
Halloy and Robles, 2002	<i>Liolaemus quilmes</i> Etheridge, 1993	Iguania	Liolaemidae	Rocky shrubland	Argentina
González <i>et al.</i> , 2004	<i>Tropidurus hispidus</i> (Spix, 1825)	Iguania	Tropiduridae	Rocky shrubland	Venezuela
Celedón-Neghme <i>et al.</i> , 2005	<i>Phymaturus flagellifer</i>	Iguania	Liolaemidae	Rocky outcrop	Chile
Frutos and Belver, 2007	<i>Liolaemus koslowskyi</i> Etheridge, 1993	Iguania	Liolaemidae	Sandy-rocky slope	Argentina
Frutos <i>et al.</i> , 2007	<i>Liolaemus melanops</i> Burmeister, 1888	Iguania	Liolaemidae	Sandy plain	Argentina
Kacolisiris <i>et al.</i> , 2009	<i>Liolaemus multimaculatus</i> (Duméril and Bibron, 1837)	Iguania	Liolaemidae	Sandy grassland	Argentina
Ribeiro <i>et al.</i> , 2009	<i>Tropidurus torquatus</i>	Iguania	Tropiduridae	Rocky outcrop	Brazil
Robles and Halloy, 2009	<i>Liolaemus quilmes</i>	Iguania	Liolaemidae	Rocky shrubland	Argentina
Wink <i>et al.</i> , 2011	<i>Tupinambis merianae</i> (Duméril and Bibron, 1839)	Autarchoglossa	Teiidae	Grassland	Brazil
Montaña <i>et al.</i> , 2013	<i>Tupinambis rufescens</i> (Günther, 1871)	Autarchoglossa	Teiidae	Forest	Bolivia

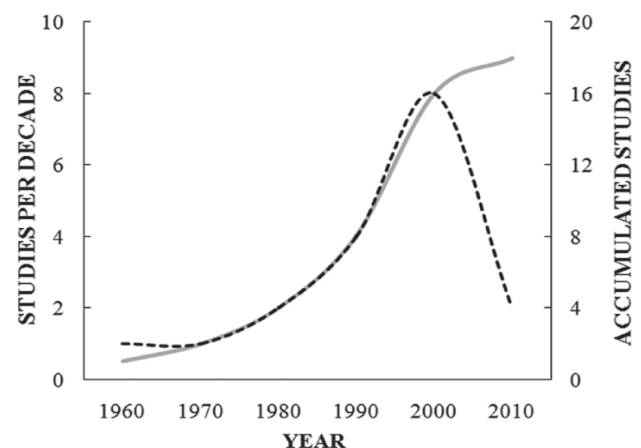
or “Paraguay” or “Peru” or “Uruguay” or “Venezuela”. In addition, we also performed searches for equivalent Portuguese (“área de vida” + “lagarto” + “Brasil”) and Spanish (“ámbito de hogar” + “lagarto”) key-terms. We did not include monographs, dissertations, or theses in our searches because they usually constitute unfinished works and are not available to the broader scientific community.

For each paper we recorded year of publication, state where the study was conducted, studied species (following the taxonomy employed in those papers), lineage (Autarchoglossa, Gekkota or Iguania), marking technique used to identify and track individuals through time, methods used to obtain spatial data and estimate home ranges, software used to perform spatial analyses, method used to set the number of sightings for home range estimation, minimum number of sightings used to estimate home ranges, duration of sampling period, estimated home range size for males, females and juveniles of the studied species, sample sizes for males, females and juveniles, proportion of home range overlap among males, females and pairs, type of relationship between home range and body size (positive, negative or absent), effects of sex (larger in males, larger in females or equal in both sexes), ontogenetic changes (larger in adults, larger in juveniles or equal), and seasonality (larger in wet/dry or reproductive/non-reproductive seasons) on home range estimates.

## RESULTS

We found 18 publications on home range of South American lizards concerning 15 species (Table 1). Most studies were carried out in Argentina ( $n = 5$ ) and Brazil ( $n = 5$ ), with additional contributions from Bolivia, Chile,

Ecuador and Venezuela (Table 1). The first study dates from 1967, and the accumulation of home range studies of South American lizards increased exponentially since the 70's to at least 2010 (Figure 1). Three species were targeted by two studies each: *Liolaemus quilmes* (Halloy and Robles, 2002; Robles and Halloy, 2009), *Phymaturus flagellifer* (Habit and Ortiz, 1994; Celedón-Neghme *et al.*, 2005) and *Tropidurus torquatus* (Giaretta, 1996; Ribeiro *et al.*, 2009). From the references obtained in the survey, 89% ( $n = 16$ ) dealt with lizards from Iguania lineage, while only two focused on the home range of Autarchoglossa species, and none dealt with Gekkota (Table 1). Nearly half of the studies ( $n = 9$ ) were developed in rocky environments, and other seven were performed in flatland habitats with low structural complexity (Table 1).



**Figure 1.** Cumulative (solid line) and per-decade (dashed line) number of scientific papers on the home range of South American lizards published 1967–2014.

**Table 2.** Summary of methodological aspects from available publications on the home range of lizards from South America. Whenever possible, the sampling duration is also provided at the most accurate time scale. (i.e., number of days).

REFERENCE	MARKING TECHNIQUE	DATA COLLECTION	SAMPLING DURATION
Stebbins <i>et al.</i> , 1967	Toe clipping, ink painting	Mapping	8 days
Werner, 1978	Toe clipping, ink painting	Trapping grid	18 months (471 days)
Simonetti and Ortiz, 1980	Toe clipping, cobalt filament	–	4 months
Christian and Tracy, 1985	–	Trapping grid	12 months
Habit and Ortiz, 1994	Toe clipping, ink painting	Trapping grid	2 months
Giaretta, 1996	Ink painting	Trapping grid	1 month
Van Sluys, 1997	Toe clipping, ink painting	Trapping grid	24 months (144 days)
Rocha, 1999	Toe clipping	Trapping grid	5 months
Halloy and Robles, 2002	Bead-tagging	Trapping grid	19 months (43 days)
González <i>et al.</i> , 2004	Collar of plastic rings	–	9 months (42 days)
Celedón-Neghme <i>et al.</i> , 2005	Ink painting	Trapping grid	–
Frutos and Belver, 2007	Toe clipping, ink painting	Trapping grid	11 months (55 days)
Frutos <i>et al.</i> , 2007	Bead-tagging, toe clipping	Trapping grid	4 months
Kacoliris <i>et al.</i> , 2009	Toe clipping	Global position system	4 months
Ribeiro <i>et al.</i> , 2009	Collar of elastic bands, and ink painting	Trapping grid	8 months (32 days)
Robles and Halloy, 2009	Bead-tagging	Trapping grid	18 months (90 days)
Wink <i>et al.</i> , 2011	Ink painting	Global position system	9 months (64 days)
Montaño <i>et al.</i> , 2013	Radio transmitter	Global position system	32 months

Regarding the marking techniques applied in the studies, ink painting ( $n = 9$ ) and toe clipping ( $n = 9$ ) were the two most used methods, either jointly or singly (Table 2). Most studies ( $n = 12$ ; 67%) collected spatial locations of the lizards through their relative position in relation to edges of a coordinate grid bounded by referencing

stakes (Table 2). In general, the time span of studies lasted several months, with only two studies being conducted for less than a month (Table 2).

Concerning the method used to estimate home range size (Table 3), convex polygons were used in almost all studies ( $n = 15$ ). Five studies took into account

**Table 3.** Summary of analytical aspects from available publications on the home range of South American lizards. See text for software citations.

–	ESTIMATION METHOD	ANALYSIS PROGRAM	CRITERIA FOR THRESHOLD	MINIMUM SIGHTINGS
Stebbins <i>et al.</i> , 1967	Density	–	–	–
Werner, 1978	–	–	–	–
Simonetti and Ortiz, 1980	Convex polygon	–	Arbitrary	4
Christian and Tracy, 1985	Convex polygon	–	Regression analysis	50
Habit and Ortiz, 1994	Convex polygon	–	–	–
Giaretta, 1996	Convex polygon	–	Arbitrary	3
Van Sluys, 1997	Convex polygon	–	Arbitrary	4
Rocha, 1999	Convex polygon	–	Arbitrary	4
Halloy and Robles, 2002	Minimum Convex Polygon	Calhome - Home Range Analysis Program	Regression analysis	9
González <i>et al.</i> , 2004	Minimum Convex Polygon, and Ellipse	–	–	–
Celedón-Neghme <i>et al.</i> , 2005	Adaptative Kernel	Calhome - Home Range Analysis Program	–	–
Frutos and Belver, 2007	Minimum Convex Polygon	Calhome - Home Range Analysis Program	Arbitrary	4
Frutos <i>et al.</i> , 2007	Minimum Convex Polygon	Biotas	Arbitrary	4
Kacoliris <i>et al.</i> , 2009	Minimum Convex Polygon	Biotas	Regression analysis	5
Ribeiro <i>et al.</i> , 2009	Minimum Convex Polygon, and Harmonic Mean	Home Range Analysis and Graphics Package, and Calhome - Home Range Analysis Program	Visual inspection	8
Robles and Halloy, 2009	Minimum Convex Polygon	Calhome - Home Range Analysis Program	Regression analysis	9
Wink <i>et al.</i> , 2011	Convex polygon	Animal Movement Analysis in ArcView	Arbitrary	11
Montaño <i>et al.</i> , 2013	Minimum Convex Polygon	Animal Movement Analysis in ArcView	Arbitrary	17

**Table 4.** Summary of results from available publications on the home range of South American lizards. For multiyear studies, the values of home range size and overlap are provided as the mean for the entire sampling period. In some cases, the average number of females associated with males' home ranges is based in the original figures of the publications. Asterisks (\*) indicate estimated means for the population.

REFERENCE	SAMPLING SIZE			HOME RANGE SIZE (m <sup>2</sup> )			HOME RANGE OVERLAPPING (%)		FEMALES IN MALE HOME RANGE
	Male	Female	Juvenile	Male	Female	Juvenile	Between males	Between females	
Stebbins <i>et al.</i> , 1967	21	61	–	388.5	133.5	–	–	–	–
Werner, 1978	13	19	–	249	38.5	–	1.2	0.25	–
Simonetti and Ortiz, 1980	4	7	23	775.9	157.7	178.7	–	–	–
Christian and Tracy, 1985	42	43	–	6,450	4,520	–	–	–	–
Habit and Ortiz, 1994	7	8	10	273.48	227.05	657.55	0.05	32.6	–
Giaretta, 1996	4	6	6	57.9	11.8	17.5	–	–	–
Van Sluys, 1997	50	92	61	57.23	16.95	33.91	< 10	< 10	1.6
Rocha, 1999	10	11	23	59.8	22.3	30.5	3.60	3.90	1.88
Halloy and Robles, 2002	21	10	–	130.57	25.55	–	–	–	0.97
González <i>et al.</i> , 2004	8	10	–	334.81	105.85	–	–	–	–
Celedón-Neghme <i>et al.</i> , 2005	1	8	2	20.75*	20.75*	20.75*	–	–	–
Frutos and Belver, 2007	27	27	–	140.43	40.7	–	–	–	1.1
Frutos <i>et al.</i> , 2007	6	8	–	70.91	42.1	–	25.46	0.12	1.5
Kacolis <i>et al.</i> , 2009	24	36	–	39.87	54.96	–	40	35	–
Ribeiro <i>et al.</i> , 2009	27	44	–	61.7	47.95	–	–	–	2.75
Robles and Halloy, 2009	52	52	–	161.5	31.5	–	–	–	1.96
Wink <i>et al.</i> , 2011	3	2	3	89,666.7	4,350	1,233.33	0.14	–	1
Montaño <i>et al.</i> , 2013	8	1	–	272,500	264,000	–	–	–	–

the dependence of home range estimates on the number of sightings, determining a minimum threshold for the number of sightings used to estimate home ranges (Table 3). Therefore, most of the studies arbitrarily assumed or did not provide the minimum number of sightings to estimate home ranges (Table 3). Four different software packages were used in the studies for home range estimation: Animal Movement Analysis extension in ArcView™ (Hooge and Eichenlaub, 2000), Calhome - Home Range Analysis Program (Kie *et al.*, 1996), Biotas™ - Ecological Software Solutions (Biotas, 2006), and Home Range Analysis and Graphics Package (Niewiarowski and Dunham, unpublished software). Half of publications did not report the software used to estimate home ranges and generate polygons (Table 3).

In general, males seemed to have larger home ranges than females (Table 4), and statistical tests to evaluate sexual differences for home range size were performed in 12 (67%) studies (all for Iguania). The extent of home range overlap between pairs of males and females was presented in six (33.3%) studies, and the number of females that overlap their home ranges with those of males was based on few observations (Table 4).

Concerning factors affecting home range size, five studies (28%) provided data on ontogenetic differences. Two studies found that only males had larger home ranges than juveniles (Giaretta, 1996: *Tropidurus torquatus*; Rocha, 1999: *Liolaemus lutzae*), whereas another study found that juveniles had larger home ranges than

males and females (Habit and Ortiz, 1994: *Phymaturus flagellifer*), and no ontogenetic differences were found for *L. kuhlmanni* (Simonetti and Ortiz, 1980) and *T. itambere* (Van Sluys, 1997). Four studies (22.2%) evaluated the effects of seasonality on home range size. In two of these, the home range size was larger during the reproductive period (Van Sluys, 1997: *T. itambere*; Robles and Halloy, 2009: *L. quilmes*), and in the other two, during the non-reproductive period (Christian and Tracy, 1985: *Conolophus pallidus*; Ribeiro *et al.*, 2009: *T. torquatus*). Seven studies (38.8%) tested the relationship between home range and body size. Four of them did not find a significant relationship, but three found a positive effect of body size upon home range area (Simonetti and Ortiz, 1980: adult *L. kuhlmanni*; Van Sluys, 1997: female *T. itambere*; Frutos and Belver, 2007: male *L. koslowskyi*).

## DISCUSSION

Published studies on South American lizard home ranges are scarce. To our knowledge, the history of studies on home range of South American lizards began in the 1960's, entailing less than a half-century of research. Additionally, although the accumulation of studies has increased exponentially since the 1970's, few investigations on the home range of South American lizards were published since the earlier efforts. Furthermore, the sampling effort within South America has been geographically



biased, with most studies being carried out in northwestern Argentina and southeastern Brazil.

The understanding of the home range of South American lizards is somewhat biased towards Iguania. Iguanians are generally abundant and also present low vagility compared to scleroglossans (Huey and Pianka, 1981), which might explain this phylogenetic bias. Additionally, nearly all the studies were conducted in open environments, mainly in rocky or sandy habitats, which, in turn, enhance the ability of observers to locate lizards, thus facilitating the collection of spatial data (Fox *et al.*, 2003).

Ink painting was one of the most frequently used marking methods, sometimes in combination with other techniques. The use of nontoxic ink to mark lizards is common in behavioral studies of lizards (Ferner, 2007) and has been shown to be suitable because it does not entail any major ethical concerns and is particularly inexpensive (Tinkle, 1967; Simon and Bissinger, 1983). On the other hand, despite divergent opinions regarding the use of toe clipping due to controversy over the effects of this method on lizard locomotor performance (Dodd, 1993; Blotch and Irschick, 2005; Langkilde and Shine, 2006), this procedure was also one of the most commonly used marking techniques in South American home range studies. For the practical purpose of permitting individual recognition at a distance, we recommend the use of ink painting (Tinkle, 1967; Simon and Bissinger, 1983) and bead-tagging techniques (Fisher and Muth, 1989; Galdino *et al.*, 2014).

Generally, spatial data was obtained by accessing the relative spatial coordinates in relation to geographical reference axes. Despite increased progress in location technology, grid trapping was prevalent in home range surveys and seems to be an appropriate method (e.g. Scoular *et al.*, 2011). Only three of the most recent studies collected spatial data of individuals directly by global position system (Kacolis *et al.*, 2009; Winck *et al.*, 2011; Montaña *et al.*, 2013). Nonetheless, the use of technological devices, such as radio-telemetry and Global Navigation Satellite System-GNSS, might bring the benefits of increasing the accuracy of spatial data, leading to more reliable estimates of home range size and overlap.

The sampled studies had a relatively long duration, lasting several months. In a classic reference for lizard home range, Rose (1982) already warned of the problem of temporal dependence on home range size, arguing that the estimates may vary greatly according to the time interval (weeks, months or years) of censuses. As such, it is important to delineate appropriate temporal scales for sampling to satisfy the need for both statistical and biological independence, which could impede temporal autocorrelation of the observations (Laver and Kelly, 2008). Hence, we advise researchers to gather the greatest number of sightings within the shortest independent time interval as possible, allowing more accurate estimates of home range (Rose, 1982; Swihart and Slade, 1985).

Convex polygon methods (Mohr, 1947) were used in almost all studies. Although the minimum convex polygon is very sensitive to sample size and usually considers points that are used at a low frequency by individuals (Hayne, 1949; Worton, 1987), it was suggested as the most appropriate method for estimating home ranges of reptiles and amphibians (Row and Blouin-Demers, 2006) and was the most frequently employed method to estimate home ranges (Laver and Kelly, 2008). However, this method assumes a two-dimensional use of space by animals, which does not always conform to the habitat use by lizards. Nevertheless, due to lack of more appropriate alternatives, the minimum convex polygon is still widely employed even in species that are arboreal (e.g. Hagen and Bull, 2011; Nicholson and Richards, 2011) or saxicolous (MacKay, 1975; Van Sluys, 1997). Hence, authors must be aware of the choice of methods applied to estimate lizard home ranges as well as making comparisons of home range areas among species and take into account the characteristics of their studied system, as pointed out by Perry and Garland (2002).

In general, in the articles we surveyed, home ranges were estimated without concern for the minimum number of sightings needed to obtain reliable estimates. As the home range size increases with the number of sightings (i.e., recaptures), the sensitivity of the estimates regarding the number of locations must be tested *a priori* to delimit the cut-off value for analysis (Laver and Kelly, 2008). In 1982, Rose pointed out that home range estimates could be underestimated if the number of sightings is insufficient and recommended evaluating the relationship between the number of sightings and the cumulative home range size, whereby a minimum recapture threshold can be delimited (Rose, 1982, but see alternatives: Stone and Baird, 2002; Laver and Kelly, 2008). However, this recommendation has been ignored by most authors, and only five studies considered this critical information. Hence, we strongly recommend that future studies relate home range sensitivity to the number of recaptures, reporting home range estimates only for individuals whose home range sizes are independent of the number of sightings.

Four different software programs were used for home range estimation in studies with South American lizards. We are aware that there is a considerable number of available programs for animal spatial analysis; however, we also know that several of them must be purchased and do not allow access to the software's code. In addition, much of the paid and closed-source software does not include the full range of analyses that may be required for home range studies. Considering that high financial costs are usually very important factors for researchers from countries with a low availability of resources, we advise the use of the open-source free software alternative: the R Project for Statistical Computing (R Core Team, 2013).

R is a platform for statistical analysis and programming (Ihaka and Gentleman, 1996) whose usage has increased considerably since its launch in 2001 (Muenchen, 2014). Specifically, we recommend using the “adehabitatHR” (Calenge, 2006) and “rgeos” packages (Bivand and Rundel, 2015) to estimate home range sizes and overlaps, respectively. To assist future researchers, we provide an R script that automates the required work in estimating home range sizes and calculating home range overlaps in the R platform. The code (“HunteR”) can be downloaded from the following repository <https://github.com/Neo-LiBE/NeoLiBE>, where a help file for using the script can also be found.

The generally low sample size and the lack of robust data on home range overlap mean that most of the studies were uninformative. With few exceptions, the evaluations of factors that affect home range size were also inconclusive. Therefore, we remind authors of the need for sufficient accumulation of these kinds of data to enable a reliable understanding of the social properties of the studied system. Moreover, there are still deep phylogenetic and geographic gaps to be filled. Indeed, we still have a large field to consider concerning the studies on home range of South American lizards. With the exception of 15 species, information on spatial ecology of South American lizards is still needed. We also reinforce the need to undertake studies with gekkotan and anurancoglossan lizards, as well as to develop research in different Neotropical habitat types, in order to understand their spatial patterns and, consequently, the processes that shape the use of space by South American lizards.

In conclusion, we found that, even after nearly five decades, research on lizard home ranges in South America is taking its first steps. We conclude that the restricted effort expended so far did not lead to a general understanding of the patterns and processes that shape the use of space for lizards inhabiting South American habitats. We hope that this paper warns researchers and allows them to avoid methodological pitfalls and that our suggestions will be useful for future research, strengthening the knowledge base on the home range of Neotropical lizards.

## ACKNOWLEDGMENTS

DCP received a grant from the Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), and currently is funded by a doctoral fellowship from the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). CABG received grants from Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais and CAPES. CFDR received grants from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq Processes 304791/2010-5 and 470265/2010-8) and FAPERJ (Process E-26/102.404. 2009).

## REFERENCES

- Baur G. 1890.** Das Variieren der Eidechsen-Gattung *Tropidurus* auf den Galapagos Inseln und Bemerkungen über den Ursprung der Inselgruppe. *Biologisches Centralblatt* 10:475–483.
- Bell T. 1843.** The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, Under the Command of Captain Fitzroy, R.N. During the Years 1832 to 1836. Edited and Superintended by Charles Darwin ... Naturalist to the Expedition. Part 5. Reptiles. Smith, Elder and Co., London.
- Bivand R., Rundel C. 2015.** rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R Package version 0.3-11. Accessible at <https://cran.r-project.org/web/packages/rgeos>
- Biotas. 2006.** Ecological Software Solutions. Accessible at [www.ecostats.com/web/Biotas](http://www.ecostats.com/web/Biotas)
- Blotch N., Irschick D.J. 2005.** Toe-clipping dramatically reduces clinging performance in a pad-bearing lizard (*Anolis carolinensis*). *Journal of Herpetology* 39:288–293. doi:10.1670/97-04N
- Brown J.L., Orians G.H. 1970.** Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:239–262.
- Burmeister H. 1888.** Algunas noticias sobre la fauna de la Patagonia. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3:23–252.
- Burt W.H. 1943.** Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346–352. doi:10.2307/1374834
- Calenge C. 2006.** The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516–519. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017
- Celedón-Neghme C., Salgado C.R., Victoriano P.F. 2005.** Preferencias alimentarias y potencial dispersor del lagarto herbívoro *Phymaturus flagellifer* (Tropiduridae) en los Andes. *Gayana* 69:266–276. doi:10.4067/S0717-65382005000200007
- Christian K.A., Tracy C.R. 1985.** Physical and biotic determinants of space utilization by the Galapagos land iguana (*Conolophus pallidus*). *Oecologia* 66:132–140. doi:10.1007/BF00378565
- Christian K.A., Waldschmidt S. 1984.** The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica* 40:68–75.
- Dodd C.K. 1993.** The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology* 27:209–213. doi:10.2307/1564938
- Dugan B. 1982.** The mating behavior of the green iguana, *Iguana iguana*. Pp. 320–341 in Burghardt G.M., Rand A.S. (Eds), *Iguanas of the world: their behavior, ecology, and conservation*. Noyes Publications, New Jersey.
- Duméril A.M.C., Bibron G. 1837.** *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Vol. 4. Librairie Encyclopédique Roret, Paris.
- Duméril A.M.C., Bibron G. 1839.** *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Vol. 5. Roret/Fain et Thunot, Paris.
- Etheridge, R. 1993.** Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Iguania: Tropiduridae) in northern Argentina. *Museo Regionale di Scienze Naturali Bolletino* 11:137–199
- Ferner J.W. 2007.** A review of marking and individual recognition techniques for amphibians and reptiles. Society for the Studies of Amphibians and Reptiles, Shoreview.
- Fisher M., Muth A. 1989.** A technique for permanently marking lizards. *Herpetological Review* 20:45–46.
- Fox S.F., McCoy J.K., Baird T.A. 2003.** Lizard social behavior. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Frutos N., Belver L. 2007.** Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincial de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21:83–92.
- Frutos N., Camporro L.A., Avila L.J. 2007.** Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana* 71:142–149.
- Galdino C.A.B., Horta, G., Young, R.J. 2014.** An update to a bead-tagging method for marking lizards. *Herpetological Review* 45:587–589.

- Giaretta A.A. 1996.** *Tropidurus torquatus* (NCN). Home range. *Herpetological Review* 27:80–81.
- González L.A., Prieto A., Ojeda G. 2004.** Área de actividad y comportamiento del lagarto *Tropidurus hispidus* (Spix 1825) (Sauria - Tropiduridae) en Cerro Colorado, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela. *Saber* 16:96–104.
- Günther A. 1871.** Description of a new species of *Tejus* (*Tejus rufescens*) from Mendoza. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1871:541–543
- Habit E.M., Ortiz J.C. 1994.** Ambito de hogar de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia:Tropiduridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 65:149–152.
- Hagen I.J., Bull C.M. 2011.** Home ranges in the trees: radiotelemetry of the prehensile tailed skink, *Corucia zebrata*. *Journal of Herpetology* 45:36–39. doi:10.1670/10-074.1
- Halloy M., Robles C. 2002.** Spatial distribution in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38:118–129.
- Hayne D.W. 1949.** Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1–18. doi:10.2307/1375189
- Heller E. 1901.** Papers from the Hopkins Stanford Galapagos Expedition, 1898–1899. WIV. Reptiles. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* 5:39–98
- Hooge P.N., Eichenlaub B. 2000.** Animal movement extension to ArcView version 2.0. U.S. Geological Survey, Alaska Science Center - Biological Science Office, Anchorage.
- Huey R.B., Pianka E.R. 1981.** Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991–999.
- Ihaka R., Gentleman R. 1996.** R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5:299–314. doi:10.1080/10618600.1996.10474713
- Kacolicis F.P., Williams J.D., Arcaute C.R., Cassino C. 2009.** Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4:229–234. doi:10.2994/057.004.0305
- Kie J.G., Baldwin J.A., Evans C.J. 1996.** CALHOME: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 24:342–344.
- Knapp C.R., Owens A.K. 2005.** Home range and habitat associations of a Bahamian iguana: implications for conservation. *Animal Conservation* 8:269–278. doi:10.1017/S1367943005002222
- Langkilde T., Shine R. 2006.** How much stress do researchers inflict on their study animals? A case study using a scincid lizard, *Eulamprus heatwolei*. *The Journal of Experimental Biology* 209:1035–1043. doi:10.1242/jeb.02112
- Laver P.N., Kelly M.J. 2008.** A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management* 72:290–298. doi:10.2193/2005-589
- Losos J.B., Andrews R.M., Sexton O.J., Schuler A.L. 1991.** Behavior, ecology, and locomotor performance of the Giant Anole, *Anolis frenatus*. *Caribbean Journal of Science* 27:173–179.
- MacKay W.P. 1975.** The home range of the banded rock lizard *Petrosaurus mearnsi* (Iguanidae). *The Southwestern Naturalist* 20:113–120. doi:10.2307/3670017
- Mertens R. 1938.** Bemerkungen über die brasilianischen Arten der Gattung *Liolaemus*. *Zoologischer Anzeiger* 123:220–222
- Mitchell N.C. 1999.** Effect of introduced ungulates on density, dietary preferences, home range, and physical condition of the iguana (*Cyclura pinguis*) on Anegada. *Herpetologica* 55:7–17.
- Mohr C.O. 1947.** Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223–249. doi:10.2307/2421652
- Molina D.J.I. 1782.** Saggio sulla Storia Naturale del Chili. Stamperia di S. Tommaso d'Aquino, Bologne.
- Montaño R.R., Cuéllar R.L., Fitzgerald L.A., Mendoza F., Soria F., Fiorello C.V., ..., Noss A.J. 2013.** Activity and ranging behavior of the Red Tegu lizard *Tupinambis rufescens* in the Bolivian Chaco. *South American Journal of Herpetology* 8:81–88. doi:10.2994/SAJH-D-13-00016.1
- Muenchen R.A. 2014.** The popularity of data analysis software. Accessible at <http://r4stats.com/popularity>. Accessed: 20 January 2014.
- Müller L., Hellmich W. 1933.** Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles. VII. Der Rassenkreis der *Liolaemus nigromaculatus*. *Zoologischer Anzeiger* 103:128–142
- Nicholson K.E., Richards P.M. 2011.** Home-range size and overlap within an introduced population of the Cuban Knight anole, *Anolis equestris* (Squamata:Iguanidae). *Phyllomedusa* 10:65–73. doi:10.11606/issn.2316-9079.v10i1p65-73
- Perry G., Garland T. Jr. 2002.** Lizard home ranges: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83:1870–1885. doi:10.2307/3071771
- R Core Team (2013).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Accessible at [www.R-project.org](http://www.R-project.org)
- Rand A.S., Fort E., Ramos D., Werner D., Bock B. 1989.** Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama. *Copeia* 1989:217–221. doi:10.2307/1445631
- Ribeiro L.B., Souza B.M., Gomides S.C. 2009.** Range structure, microhabitat use, and activity patterns of the saxicolous lizard *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae) on a rock outcrop in Minas Gerais, Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:577–588. doi:10.4067/S0716-078X2009000400011
- Robles C., Halloy M. 2009.** Home ranges and reproductive strategies in a Neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 4:253–258. doi:10.2994/057.004.0308
- Rocha C.F.D. 1999.** Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia* 59:125–130. doi:10.1590/S0034-71081999000100016
- Rodrigues M.T. 1987.** Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia* 31:105–230
- Rose B. 1982.** Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology* 16:253–269. doi:10.2307/1563718
- Row J.R., Blouin-Demers G. 2006.** Kernels are not accurate estimators of home-range size for herpetofauna. *Copeia* 2006:797–802.
- Schoener T.W., Schoener A. 1982.** Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology* 63:809–823. doi:10.2307/1936801
- Scoular K.M., Caffry W.C., Tillman J.L., Finan S.E., Schwartz S.K., Sinervo B., Zani P.A. 2011.** Multiyear home-range ecology of common Side-Blotched lizards in eastern Oregon with additional analysis of geographic variation in home-range size. *Herpetological Monographs* 25:52–75. doi:10.1655/HERPMONOGRAPHS-D-10-00009.1
- Simon C.A., Bissinger B.E. 1983.** Paint marking lizards. Does the color affect survivorship? *Journal of Herpetology* 17:184–186. doi:10.2307/1563463
- Simonetti J., Ortiz J.C. 1980.** Dominio en *Liolaemus kuhlmanni* (Reptila: Iguanidae). *Annales del Museo de Historia Natural de Valparaiso* 13:167–172.
- Spix J.B.V. 1825.** Animalia nova sive species nova lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspicio Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix. Lipsiae: T.O. Weigel; F.S. Hübschmanni, Monachii.
- Stamps J.A. 1977.** Social behavior and spacing patterns in lizards. Pp. 265–334, in Gans C., Tinkle D. (Eds), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Stamps J.A. 1983.** Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. Pp. 169–204, in Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W. (Eds), *Lizard ecology: studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge.
- Stebbins R.C., Lowenstein J.M., Cohen N.W. 1967.** A field study of the lava lizard (*Tropidurus albamensis*) in the Galápagos Islands. *Ecology* 48:839–851. doi:10.2307/1933742

- Stone P.A., Baird T.A. 2002.** Estimating lizard home range: The Rose model revisited. *Journal of Herpetology* 36:427–436. doi:10.2307/1566187
- Swihart R.K., Slade N.A. 1985.** Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66:1176–1184. doi:10.2307/1939170
- Tinkle D.W. 1967.** Home range, density, dynamics, and structure of a Texas population of the lizard *Uta stansburiana*. Pp. 5–29, in Miltead J.J. (Ed), Lizard Ecology: A Symposium. University of Missouri Press, Kansas.
- Turner F.B., Jennrich R.I., Weintraub J.D. 1969.** Home ranges and body size of lizards. *Ecology* 50:1076–1081. doi:10.2307/1936898
- Van Sluys M. 1997.** Home range of the saxicolous lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southeastern Brazil. *Copeia* 1997:623–628. doi:10.2307/1447571
- Verwaijen D., Van Damme R. 2008.** Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology* 111:37–47. doi:10.1016/j.zool.2007.04.001
- Werner D.I. 1978.** On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 47:337–395. doi:10.1111/j.1439-0310.1978.tb01843.x
- Wied-Neuwied M. 1820.** Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. Vol. 1. Heinrich Ludwig Bronner, Frankfurt.
- Winck G.R., Blanco C.C., Cechin S.Z. 2011.** Population ecology of *Tupinambis merianae* (Squamata, Teiidae): home-range, activity and space use. *Animal Biology* 61:493–510. doi:10.1163/157075511X597647
- Worton B.J. 1987.** A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* 38:277–298. doi:10.1016/0304-3800(87)90101-3