



Univerzita Karlova
Fakulta přírodovědecká
Katedra zoologie
Oddělení ekologie a etologie

Biologie velkých kubánských anolisů: fylogeneze, etologie a ekologie

Bakalářská práce

Veronika Holáňová



Školitel: RNDr. Ivan Reháček, CSc.
Konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Praha 2007

Tímto prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené citované literatury.

V Praze dne 4.5. 2007

Handwritten signature of Veronika Holáňová in black ink.

Veronika Holáňová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli RNDr. Ivanu Rehákoví, CSc. a konzultantovi Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, PhD. za odborný dohled, věcné připomínky a rady v průběhu vzniku této práce. Dále děkuji Anthony Herrelemu za ochotné poskytnutí některých publikací. Děkuji i Ivaně Hynkové za pomoc při sestavování kladogramu kubánských anolisů.

Obsah

Úvod.....	5
1. Fylogeneze a původ velkých kubánských anolisů.....	6
2. Přehled a výskyt velkých kubánských anolisů a chamaeleolisů.....	11
3. Ekologie a morfologie.....	16
<i>3.1 Morfologie</i>	17
<i>3.2 Ekologie</i>	20
<i>3.3 Reprodukce</i>	26
4. Etologie.....	29
<i>4.1 Komunikace</i>	30
<i>4.2 Teritorialita</i>	32
<i>4.3 Potravní chování</i>	33
5. Ochrana.....	36
Závěr.....	39
Použitá literatura.....	40
Zkratky.....	45

Úvod

Herpetofauna Kuby je jedna z nejbohatších na světě. Vyskytuje se zde přes 58 druhů obojživelníků a 142 druhů plazů. Z toho 169 druhů žije výhradně na Kubě a 31 druhů je možné nalézt i v jiných zemích. Procento endemismu herpetofauny (84,5%) na Kubě je velmi vysoké. V této práci se zaměřím na druhově nejbohatší skupinu kubánské plazí fauny - na čeleď Polychrotidae, rod *Anolis*. Ten obsahuje 62 druhů ještěřů z Kuby, z nichž je 57 druhů (91,9%) na Kubě endemických. Z toho je 12 druhů endemických na národní úrovni, 25 druhů na regionální úrovni a 18 druhů na lokální úrovni (Schettino, 1999).

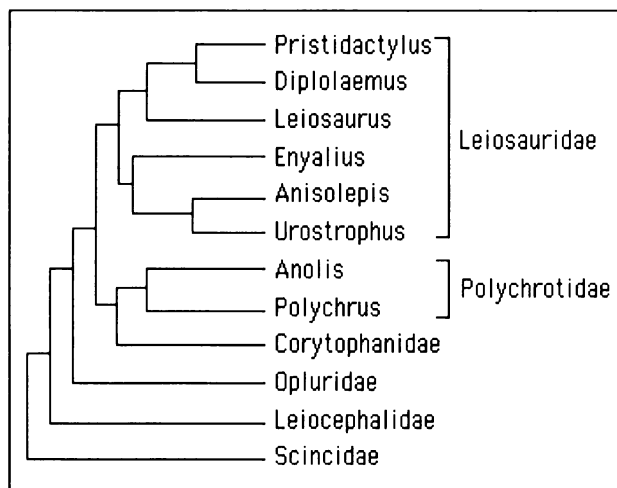
Velká druhová diverzita kubánských anolisů je vhodným a oblíbeným objektem pro studium mikroevolučních procesů, vzniku různých ekomorfologických forem, dělení mikrohabitatů, potravních specializací, vzniku specifických typů epigamního chování atd. Navzdory velké početnosti anolisích druhů na Kubě je většina z nich ohrožená. Velká část druhů obývá velmi malá území o rozloze mnohdy jen několika čtverečních kilometrů a to může v případě i slabších disturbancí znamenat vážné ohrožení druhu či jeho úplné vymizení. Několik druhů anolisů je známo třeba jen z několika chycených kusů nebo jen podle popsaného typového exempláře. Je pravděpodobné, že některé velmi vzácné druhy vyhynou dříve, než jsou vůbec objeveny a popsány. Mezi velmi ohrožené druhy patří právě velcí anolisové a chamaeleolisové. Na Kubě došlo k rozsáhlé diverzifikaci obřích forem anolisů, která nemá na žádném jiném ostrově v karibské oblasti obdoby. Naprostým unikátem Kuby je právě rod *Chamaeleolis*, který je zde endemický a ani jeho ekomorfologický typ („twig giant“) nemá nikde jinde korelát. Většina studií zaměřená na anolisí druhy se zabývá jen taxonomií a geografickým rozšířením. Vzhledem ke zranitelnosti mikrolokalit a ohrožení velké části anolisích druhů na Kubě je potřeba věnovat velkou pozornost ochraně přirozeného prostředí a studiu chování všech anolisů a ostatních kubánských plazů i obojživelníků.

Tato práce je literární rešerší s cílem utřídit nejdůležitější a nejzajímavější informace z oblasti fylogeneze, etologie a ekologie velkých kubánských anolisů a chamaeleolisů.

1. Fylogeneze a původ velkých kubánských anolisů

Obecné taxonomické řazení anolisů vypadá následovně:

Třída: plazi (*Reptilia*)
Podtřída: *Diapsida*
Nadřád: *Lepidosauria*
Řád: šupinatí (*Squamata*)
Podřád: ještěři (*Sauria*)
Infrařád: *Iguania*
Čeleď: *Polychrotidae*
Rod: *Anolis*



(podle Frost *et al.*, 2001)

Pozn. Názory na taxonomii a zařazení čeledi *Polychrotidae* se liší. Někteří autoři uznávají i variantu, kde čeledi jsou *Iguanidae* s. l. a podčeď tvoří skupina *Polychrotinae*, pod kterou spadá rod *Anolis*.

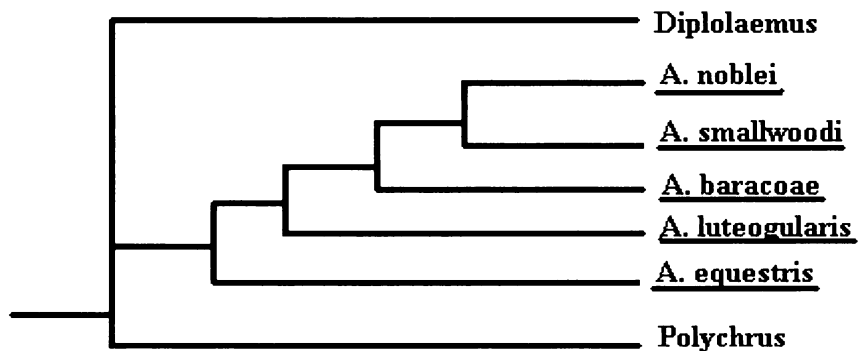
Čeleď *Iguanidae* s. l. je jedna z nejbohatších čeledí plazů vůbec. Zahrnuje okolo 60 rodů se skoro 600 v současnosti známými druhy. Vzhledem k tomu, že rod *Anolis* je největší amniotický rod, mnoho otázek okolo jeho taxonomie a fylogeneze zůstává nezodpovězených. Existuje mnoho variant taxonomického dělení čeledi *Iguanidae* s. l., které se snaží poukázat na velkou morfologickou variabilitu druhů v této skupině, ale ne vždy jsou tyto varianty akceptovány.

Pořádek v taxonomii a fylogenezi anolisů karibské oblasti se pokusili udělat Burnell & Hedges (1990). Na základě molekulárních dat se přiklonili k hypotéze vnitroostrovni radiace na každém z antilských ostrovů zvláště a rozdělili kubánské anolisy do 6 příbuzenských skupin pojmenovaných podle typických zástupců:

1. *alutaceus*- *alutaceus*, *anfiloquioides*, *clivicola*, *cupeyalensis*, *cyanopleurus*, *fugitivus*, *juangundlachi*, *mimus*, *spectrum*, *vanidicus*
2. *argillaceus*- *argillaceus*, *centralis*, *loysiana*, *pumilus*
3. *carolinensis*- *allisoni*, *angusticeps*, *carolinensis*, *guazuma*, *isolepis*, *paternus*, *porcatus*
4. *equestris*- *baracoae*, *equestris*, *luteogularis*, *noblei*, *smallwoodi*
5. *lucius*- *argenteolus*, *bartschi*, *lucius*, *vermiculatus*
6. *sagrei*- *ahli*, *allogus*, *bremeri*, *delafuenti*, *homolechis*, *imias*, *jubar*, *mestrei*, *ophiolepis*, *quadriocellifer*, *rubribarbus*, *sagrei*

Z molekulárních analýz jim vyšlo, že skupiny argillaceus, equestris a sagrei jsou si nejpodobnější, i když morfologicky jde o zcela odlišné druhy.

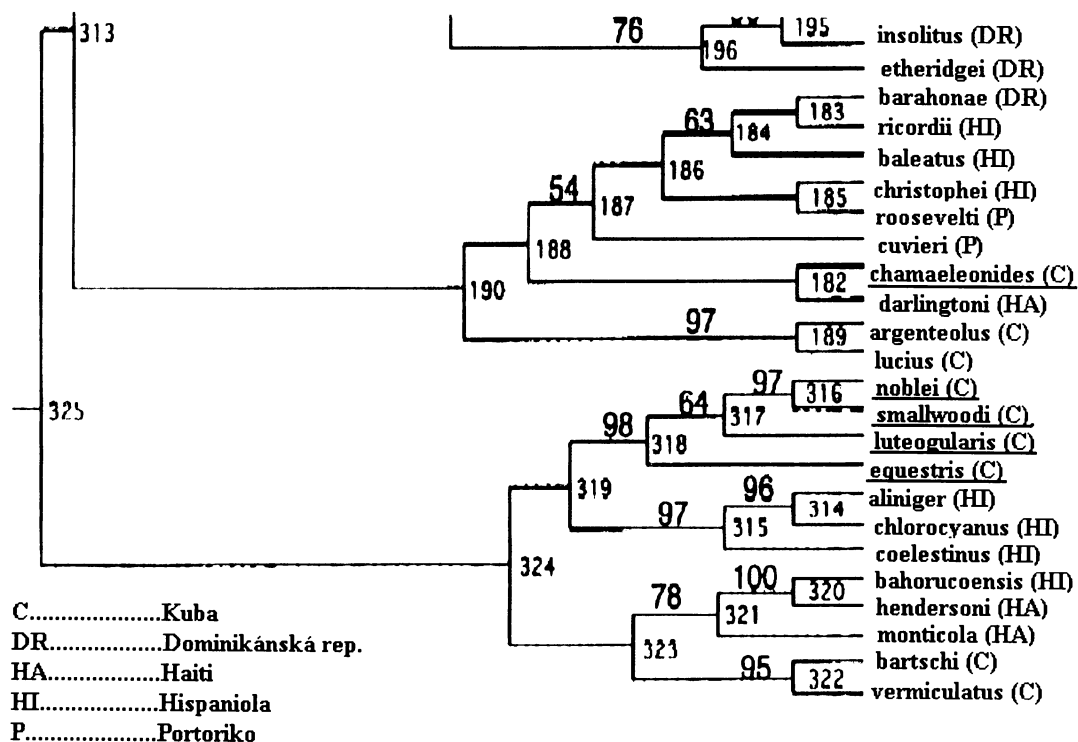
Bohužel stále chybí jak molekulární, tak morfologická data pro většinu velkých kubánských anolisů a chamaeleolisů. Proto jsem pro náhled do fylogenetických vztahů mezi velkými kubánskými anolisů za pomoci Ivany Hynkové vytvořila fylogenetický strom na základě dat dostupných alespoň pro 4 druhy velkých kubánských anolisů z databáze GenBank. Dopadlo to následovně:



Další taxonomickou změnu podnítily výsledky analýz divergence v sérech albuminu a sekvenace DNA od Hass *et al.* (1993), které ukázaly, že rod *Chamaeleolis* je nedávno odštěpený derivát rodu *Anolis* a z toho usoudili, že by bylo vhodné považovat tyto dva rody za synonyma. Přesto si stále velký počet herpetologů myslí, že by tyto dva rody měly zůstat oddělené a samostatné a to zvláště na základě morfologických a osteologických odlišností. Často toto splynutí rodů *Anolis* a *Chamaeleolis* ignorují a i já se k nim přikláním.

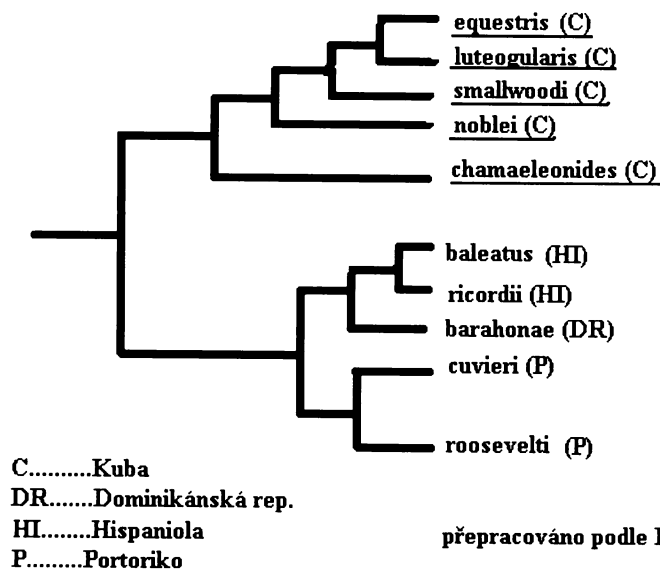
Ačkoliv v nedávné době vyšlo několik rozsáhlých prací pojednávajících o fylogenezi anolisů a radiacích iguanidů (např. Burnell & Hedges, 1990; Losos *et al.*, 1998, Jackman *et al.*, 1999; Harmon *et al.*, 2003) všechny trpěly nedostatkem znaků a poměrně malým počtem zahrnutých druhů. Stále chyběla ucelená publikace zahrnující fylogenezi celého rodu *Anolis*. O takový komplexní pohled na anolisí fylogenezi se pokusil Poe (2004) na základě srovnávání molekulárních a morfologických dat. U 174 druhů anolisů (oproti Burnell & Hedges, 1990- 50 druhů; Jackman *et al.*, 1999- 53 druhů) analyzoval 91 morfologických znaků a 1589 molekulárních znaků. Kromě jiného zde potvrdil, že rod *Anolis* je monofyletický.

Obr. 2- Kladogram vytvořený na základě molekulárních dat:



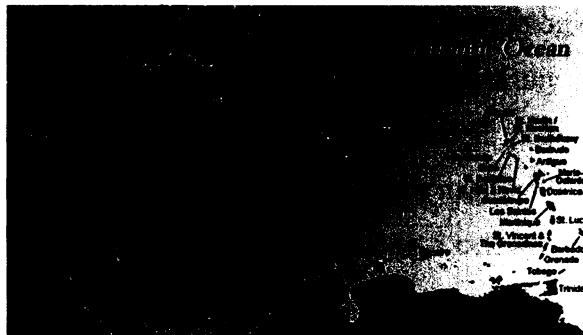
přepřacováno podle Poe (2004)

Obr. 3- Kladogram vytvořený na základě morfologických dat:



přepřacováno podle Poe (2004)

Jak je z kladogramu vytvořeného na základě molekulárních dat (Poe, 2004) patrné, původ velkých kubánských anolisů lze hledat na Hispaniole a z větší části na Haiti. Tuto hypotézu potvrzuje i kladogram vytvořený (Poe, 2004) na základě morfologických dat.



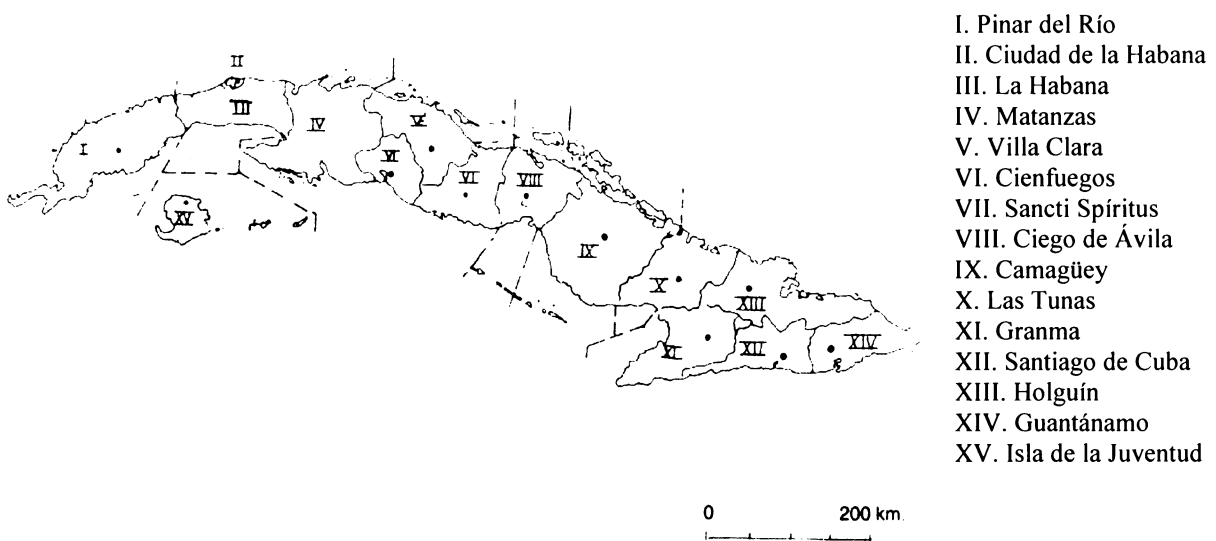
Tato hypotéza však byla otřesena publikací Nicholson *et al.* (2005), kde byla srovnána molekulární data pro 189 druhů karibských a pevninských anolisů. Byl zde uveden kladogram, ze kterého naopak vychází, že radiace kubánských anolisů je velmi stará radiace a že kubánské druhy anolisů (velcí anolisové a chamaeleolisové) vznikly pravděpodobně na Kubě. Velcí anolisové pak kolonizovali okolní karibské ostrovy a chamaeleolisové zůstali pouze na Kubě. Nicholson *et al.* (2005) také svými daty podpořili hypotézu, která říká, že pevninští anolisové rodu *Norops* jsou původem z karibské oblasti. Tato hypotéza je zcela protichůdná dosud uznávaným hypotézám, které předpokládají, že ostrovní druhy jsou potomky kolonizátorských druhů anolisů z pevniny.



Na pevnině a na karibských ostrovech došlo ke dvěma zcela odlišným radiacím anolisích druhů. Irschick *et al.* (1997) srovnávali pevninské a karibské druhy anolisů. U karibských druhů vznikly nezávisle stejné ekomorfy na všech ostrovech Velkých Antil. Příkladem by mohly být druhy *Anolis baracoae* z Kuby a *Anolis garmani* z Jamajky. Oba druhy na každém z ostrovů nezávisle vytvořily stejnou ekomorfu „crown giant“. Dalším příkladem mohou být druhy *A.*

angusticeps z Kuby, *A. valencienni* z Jamajky a *A. darlingtoni* z Haiti, které spadají do kategorie ekomorf „twig anoles“. Zajímavou výjimkou je kategorie „twig giants“, do které patří všichni chamaeleolisové z Kuby a která nemá žádnou konvergentní obdobu na žádném z ostatních karibských ostrovů. Naproti konvergentní evoluci stejných ekomorf na ostrovech Karibiku, většina pevninských druhů anolisů nevykazuje žádné morfologické podobnosti s žádnou z anolisích ekomorf z karibské oblasti. Pevninské a ostrovní druhy se kromě morfologie liší i v ekologii. Mezi pevninskými druhy anolisů platí: velikost přísavných polštářků pozitivně koreluje s výškou obývaných větví od země a délka ocasu negativně koreluje s průměrem těchto větví. U karibských druhů platí: délka předních končetin a celková hmotnost pozitivně korelují s průměrem větví a délka zadních končetin a ocasu s ním korelují negativně. Z toho lze usoudit, že faktory způsobující opakovanou konvergentní evoluci v karibské oblasti nejsou přítomné v pevninských oblastech. Rozdíly v podmínkách prostředí mezi těmito dvěma oblastmi ústí ve velmi rozdílné ekomorfologické výsledky. Jako možné příčiny rozdílných radiací se uvádí vyšší početnost predátorů na pevnině než na ostrovech Velkých Antil a silná interspecifická kompetice mezi druhy anolisů, která je hlavním faktorem ovlivňujícím diferenciaci anolisích populací (Losos, 1994). U ostrovních a pevninských druhů se zřetelně liší jejich vztažnosti mezi morfologií a ekologií. U ostrovních druhů anolisů morfologické rozdíly korelují primárně s průměrem větví, zatímco u pevninských druhů morfologie koreluje primárně s výškou větví od země (Irschick *et al.*, 1997). Pro ekomorfologické korelace mezi pevninskými a ostrovními anolisí se jako funkční základ používají dva aspekty tvaru těla: rozměry končetin a přísavných polštářků (Losos & Sinervo, 1989; Losos, 1990b; Irschick *et al.*, 1996; Losos & Irschick, 1996).

Obr. 1- Provincie Kuby (upraveno podle Schettino, 1999)



2. Přehled a výskyt velkých kubánských anolisů a chamaeleolisů:

(podle Díaz *et al.*, 1998; Lara *et al.*, 2005; Schettino, 1999, Schwartz & Garrido, 1972;)

1. *Anolis equestris* MERREM, 1820



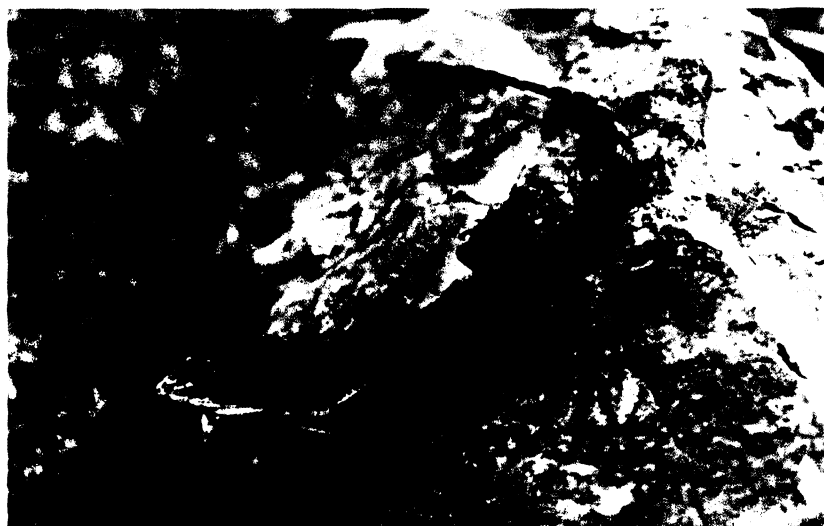
Anolis equestris persparsus

Poddruhy:

- *Anolis equestris equestris* MERREM 1820- západní Kuba od provincie Pinar del Río a La Habana provincie k provincii Villa Clara, kde se překrývá s *A. e. persparsus*; zavlečen na jihovýchodní Floridu a horní Florida Keys;
- *Anolis equestris brujensis* GARRIDO 2001- (HOLOTYPE IB 2727)- provincie Villa Clara;
- *Anolis equestris buidei* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 1294)- Península de Hicacos, sever provincie Matanzas;
- *Anolis equestris cincoleguas* GARRIDO 1981- (HOLOTYPE IZ 5398)- Cayo Cinco Leguas, provincie Matanzas;
- *Anolis equestris cyaneus* GARRIDO & ESTRADA 2001
- *Anolis equestris juraguensis* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 1152)- jih provincie Cienfuegos;
- *Anolis equestris persparsus* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE AMNH 78116)- na většině území provincií Villa Clara a Sancti Spiritus;
- *Anolis equestris potior* SCHWARTZ & THOMAS 1975- (HOLOTYPE IZ 3098)- Archipiélago de Sabana-Camagüey.
- *Anolis equestris sabinalensis* GARRIDO & MORENO 2001

- *Anolis equestris thomasi* SCHWARTZ 1958- (HOLOTYPE AMNH 78148)- Ciego de Ávila a Camagüey;
- *Anolis equestris verreonensis* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 488)- extrémní jihozápad provincie Granma;

2. *Anolis luteogularis* NOBLE & HASSLER, 1935



Anolis luteogularis luteogularis

Poddruhy:

- *A. luteogularis calceus* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 1295)- Ciénaga de Zapata, provincie Las Villas;
- *A. luteogularis coctilis* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 402)- Cayo Cantiles, souostroví Los Canarreos, provincie La Habana;
- *A. luteogularis delacruzii* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 1277)- JV část ostrova Isla de la Juventud;
- *A. luteogularis hassleri* BARBOUR & SHREVE, 1935- (HOLOTYPE MCZ 11178)- Los Indios, Isla de la Juventud, provincie Pinar del Río;
- *A. luteogularis jaumei* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IB 369)- Ciénaga de Zapata, provincie Las Villas;
- *A. luteogularis luteogularis* NOBLE & HASSLER, 1935- (HOLOTYPE AMNH 46502)- Provincie Pinar del Río a La Habana provincie;
- *A. luteogularis nivevultus* PETERS, 1970- (HOLOTYPE IZ 339)- poloostrov Guanahacabibes v provincii Pinar del Río;
- *A. luteogularis sectilis* SCHWARTZ & GARRIDO 1972- (HOLOTYPE IZ 388)- Isla de la Juventud;

3. *Anolis noblei* BARBOUR & SHREVE, 1935



Anolis noblei galeifer



Anolis noblei noblei

Poddruhy:

- *Anolis noblei noblei* BARBOUR and SHREVE 1935- (HOLOTYPE MCZ 26653)- Sierra de Nipe and Cupeyal v provincii Holguin;
- *Anolis noblei galeifer* SCHWARTZ, 1964- (HOLOTYPE MCZ 59326): Sierra Maestra a Sierra de la Gran Piedra;

4. *Anolis smallwoodi* SCHWARTZ, 1964



Anolis smallwoodi smallwoodi

Poddruhy:

- *Anolis smallwoodi smallwoodi* SCHWARTZ 1964- (HOLOTYPE AMNH 89526)- od Hongolosongo východně k Bahia de Guantanamo; Sierra de la Gran Piedra; Terra typica: Laguna de Baconao, Santiago de Cuba Province, Cuba;

- *Anolis smallwoodi palardis* SCHWARTZ 1964- (HOLOTYPE CM 33320)- jihovýchodní Kuba od Guantánamo a Baitiqui k Sierra del Guaso;
- *Anolis smallwoodi saxuliceps* SCHWARTZ 1964- (HOLOTYPE HZM 5376)- centrální jihovýchodní Kuba (Moa);

5. *Chamaeleolis agueroi* DÍAZ, NAVARRO, GARRIDO, 1998-(HOLOTYPE MNH 14149)- Meseta de Cabo Cruz, provincie Granma;



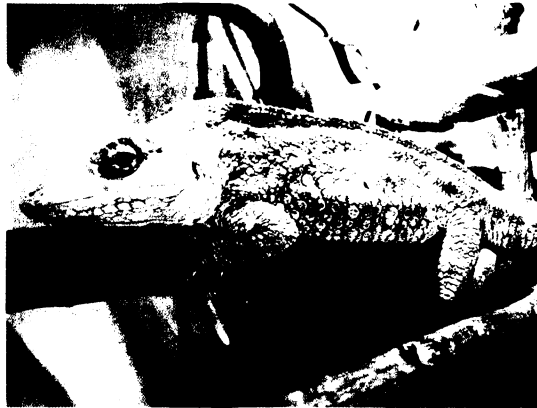
Chamaeleolis agueroi

6. *Chamaeleolis barbatus* GARRIDO 1982- (HOLOTYPE: IZ 5368)- Sierra del Rosario;



Chamaeleolis barbatus

7. *Chamaeleolis guamuhaya* GARRIDO, PÉREZ-BEATO & MORENO 1991- (HOLOTYPE: MNHNCU 500) -mezi Jibacoa a Topes de Collantes, Sierra de Trinidad (Sierra del Escambray nebo Macizo de Guamuhaya), provincie Sancti Spiritus;



Chamaeleolis guamuhaya

8. *Chamaeleolis chamaeleonides* DUMÉRIL & BIBRON 1837- (HOLOTYPE: MNHN 1004)- provincie La Habana;



Chamaeleolis chamaeleonides

9. *Chamaeleolis porcus* COPE 1864- (HOLOTYPE: ANSP 8133)- provincie Guantánamo;



Chamaeleolis porcus

3. Ekologie a morfologie

Vzhledem k vysokým morfologickým, fyziologickým a behaviorálním schopnostem adaptace mohou anolisové obývat takřka veškeré terestrické ekosystémy (Schettino, 1999). Jsou proto ideálním taxonem ke studiu ekologie, ekomorfologie a etologie. Nejvíce studovaným tématem v rámci karibských anolisů je ekomorfologie, konvergentní vznik stejných ekomorfů na různých ostrovech, změny v morfologii sympatrických druhů, atd. Stále však bohužel u většiny druhů kubánských anolisů a chamaeleolisů chybí data o jejich morfologii, ekologii a chování a téměř veškerá dosud publikovaná data na tato témata pocházejí výhradně od kubánských autorů.

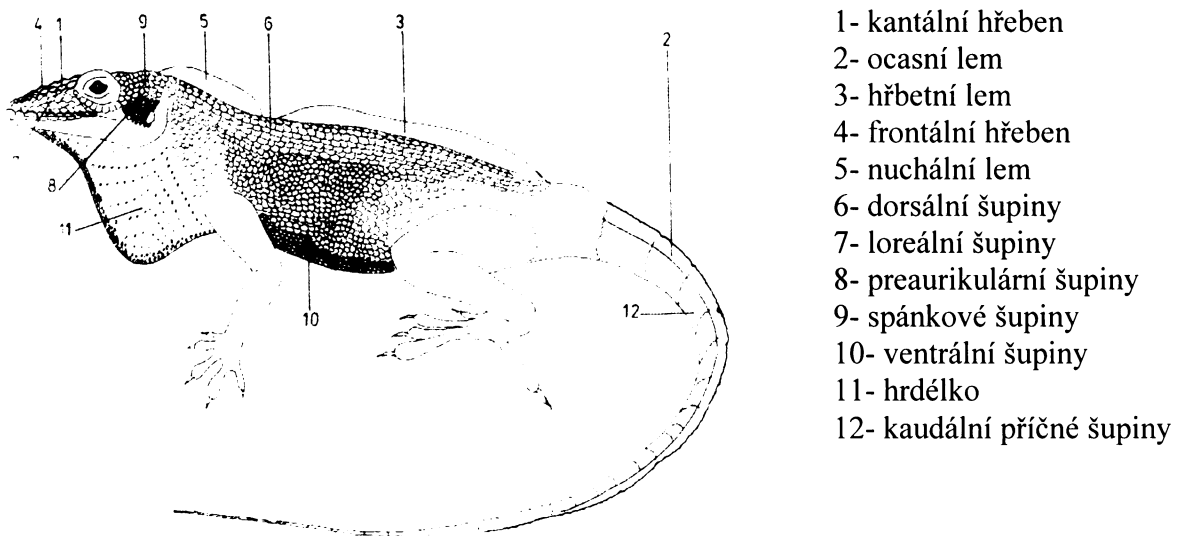
Zvláště o unikátních druzích rodu *Chamaeleolis* se skoro nic neví. Kromě prací popisujících objevené druhy chamaeleolisů (např. Díaz *et al.*, 1998; Garrido, 1982; Garrido *et al.*, 1991) je o těchto druzích velmi málo informací. Výjimku tvoří publikace kubánských autorů Garrido & Schwartz (1968), což bylo asi první shrnutí dosavadních poznatků o chamaeleolisech. Dále to byla publikace autorů Fong & Garcés (2001) pojednávající o chovu *Ch. chamaeleonides* v zajetí a autorů Leal & Losos (2000), kteří pozorovali chamaeleolise v přírodě. Za dob bývalého Československa a tehdejších dobrých vztahů s Kubou se velcí anolisové a chamaeleolisové poměrně hojně dováželi a v teráriích nebyli takovou raritou, jako je tomu dnes. Tak i čeští teraristé (Hottmar, 1990; Kodým & Hrdý, 2002; Kottnauer, 1991) a parazitologové (Modrý *et al.*, 1999; Otero & Baruš, 1979) přispěli k poznání těchto vzácných druhů.

Důvodem absence informací o kubánských anolisech a chamaeleolisech by mohla být nedostupnost Kuby nejen pro americké herpetology a také obtížnost nalezení některých vzácných druhů (jako jsou např. chamaeleolisové). Zvláště chamaeleolisové žijí velice skrytým způsobem a připočteme-li jejich kryptické zbarvení, nelze se divit, že ani domorodí obyvatelé chamaeleolise neznají, přestože žijí na jejich lokalitách. Proto je většina dosud publikovaných prací o anolisech založena nejčastěji na na Floridu introdukovaném druhu *Anolis carolinensis* nebo druzích z jiných karibských ostrovů než je Kuba. Výhodou druhu *A. carolinensis* je kromě snadné dostupnosti a vysoké početnosti jeho malá velikost, snadná chovatelnost a rychlá reprodukce. Většinu obecných informací a hypotéz z těchto prací o „nekubánských“ anolisech je možno vztáhnout i na anolisy kubánské. Tato kapitola se nejdříve zabývá morfologií anolisů a v druhé části podhalí některé aspekty anolisí ekologie.

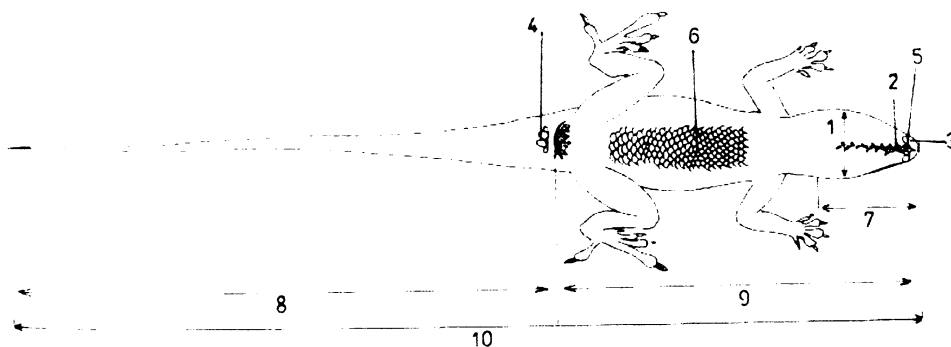
3.1 Morfologie

Morfologie anolisů byla a stále je jedním z předních témat, na které se u tohoto rodu herpetologové zaměřují. Většina taxonomie až do nedávné doby je založena právě na morfologických znacích těchto ještěřů. Externí morfologické znaky slouží dosud k determinaci jednotlivých druhů a určování rozdílů mezi pohlavími. Naopak interní morfologií anolisů se zabývá jen hrstka prací a většinou jde o poměrně staré publikace.

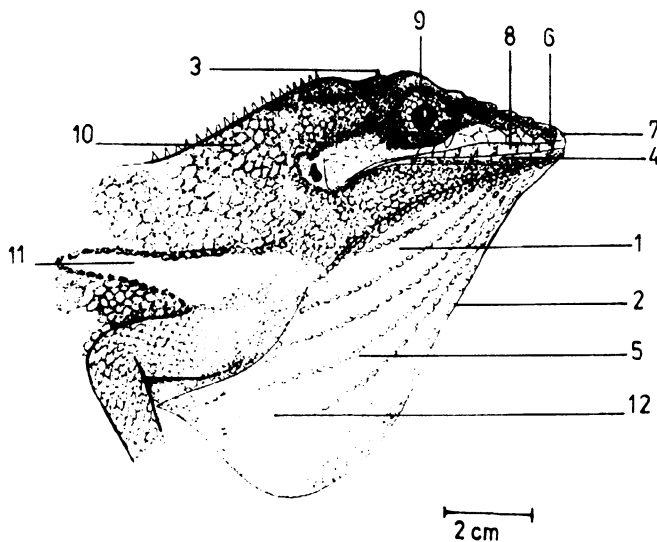
Obr. 4- Laterální pohled na anolise (podle Schettino, 1999):



Obr. 5- Ventrální pohled na anolise (podle Schettino, 1999):



1- šířka hlavy, 2- šupiny hrdélka, 3- mentální šupiny, 4- postkloakální šupiny, 5- postmentální šupiny, 6- ventrální šupiny, 7- délka hlavy, 8- délka ocasu, 9- míra od čumáku ke kloace (snout-to-vent length = SVL), 10- celková délka



**Obr 6- Anterolaterální pohled na anolise:
(podle Schettino, 1999)**

- 1- báze hrdélka
- 2- okraj hrdélka
- 3- hlavová přilba
- 4- infralabiální šupiny
- 5- šupiny hrdélka
- 6- nasální šupiny
- 7- rostrální šupiny
- 8- supralabiální šupiny
- 9- supraoculární šupiny
- 10- mezišupinové prostory
- 11- axilární proužek

Kubánští zástupci čeledi Iguanidae *sensu lato* jsou podle Schettino (1999) charakterizováni těmito znaky:

- délka od špičky hlavy ke kloace neboli „SVL“ (= snout-to-vent-length) se pohybuje v rozmezí 28,5- 405,0 mm
- natažitelný hrdelní lalok u druhů rodů *Anolis* a *Chamaeleolis*
- relativně velká hlava
- přítomnost temenního oka
- kónické a tricuspídní zuby
- pleurodontní dentice
- mírně vysunutelný jazyk
- oči s víčky
- panoramatické a stereoskopické vidění
- kulatá zornička
- rozpoznatelná krční oblast
- štíhlé tělo
- dlouhý, štíhlý ocas se schopností regenerace; kulatý či oválný v příčném řezu
- občas s kožními lemy na ocase
- ocasní autotomie u většiny druhů
- barvoměna (metachromatické změny) u většiny druhů
- obvykle malé a granulární šupiny nebo šupiny doškovité, kýlovité

- přísavné lamely na prstech u rodů *Anolis* a *Chamaeleolis*
- přítomnost vnějšího spánkového oblouku
- procoelní obratle
- 8 krčních obratlů

Druhy rodů *Anolis* a *Chamaeleolis* se vyznačují vynikajícím přizpůsobením k životu na stromech- kromě drápků mají na prstech přísavné lamely. Známým poznatkem je, že čím více je druh terestrický, tím méně má přísavných lamel na prstech a tím tenčí má prsty, zatímco druhy stromové mají velký počet lamel a tudíž i mnohem širší prsty (Macrini *et al.*, 2003). Také platí, že čím větší je jedinec určitého druhu, tím má vyšší počet přísavných lamel na prstech. Dále mají všechny tyto druhy hrdélka a druhy rodu *Chamaeleolis* na nich navíc mají dvě řady špičatých vouskovitých šupin.

Morfologickou zajímavostí a ekologickým přizpůsobením jsou zvětšené zadní molariformní zuby u dospělců rodu *Chamaeleolis*. Estes & Williams (1984) si u druhu *Ch. porcus* povšimli, že zde během ontogeneze dochází ke změnám na dentici v oblasti zadních zubů. Zjistili, že juvenilní stádia mají vyšší počet zubů a všechny zuby takřka uniformní, trikuspídní (trojhrbolkové). Postupně během vývoje se zadní zuby postupně přetvářejí- zvětšují se a stávají se zaoblenější. Jeden větší zub během výměny dentice může nahradit dva menší. Zřejmě půjde o morfologickou adaptaci chamaeleolisů k příjmu měkkější potravy (malakofágie).

Ve zbarvení kubánských iguanidů převládají různé odstíny hnědé, šedé a zelené. Velmi běžné je kryptické zbarvení. Nicméně najdou se druhy se stopami červené, žluté, fialové a dokonce tyrkysově modré. Přesto nelze zbarvení určitého druhu generalizovat, protože všichni anolisové i chamaeleolisové mají schopnost částečné nebo úplné barvoměny a tak v rámci jednoho druhu můžeme najít zcela odlišně zbarvené jedince. Zajímavostí je, že u některých druhů anolisů a chamaeleolisů se vyskytuje sexuální dichromatismus ve zbarvení hrdélek. Příkladem může být *Anolis baracoae*.

Nemalým problémem pro taxonomy je velká vnitrodruhová variabilita v morfologii a zbarvení jednotlivých druhů. Tyto odchylky vedou k popisům poddruhů. Přes 20 druhů ze zhruba 65 kubánských iguanidů je polytypických, což znamená, že daný druh má dva nebo více poddruhů. Často je obtížné určit, zda-li nalezený jedinec, lišící se např. počtem šupin nebo odstínem zbarvení je nový poddruh, jiná geografická varianta nebo se ještě jedná o přípustnou odchylku v rámci daného druhu. Největší vnitrodruhová variabilita se týká pohlaví a věku zvířete (Schettino, 1999). U většiny druhů anolisů mají samci oproti samicím výraznější zbarvení těla, často i odlišné zbarvení hrdélka, větší hlavu, zvětšené postkloakální šupiny a v období

rozmnožování patrné zvětšené hemipenisy. To však neplatí pro velké druhy anolisů komplexu *Equestris* a *chamaeleolis*. U nich se velikostní rozdíly mezi pohlavími takřka nevyskytují.

Mláďata anolisů jsou menší než dospělci a zbarvení samců a samic je v podstatě totožné a podobá se zbarvení dospělé samice daného druhu. Zkušeným okem je však možné pohlaví rozpoznat. U většiny velkých anolisů platí, že mládě s příčnými pruhy (které se mohou objevovat třeba jen ve fázi zbarvení v rozrušení) je samice. Zdá se však, že toto „pravidlo“ má své výjimky a nejspíše neplatí pro poddruh *Anolis smallwoodi smallwoodi*. U tohoto výrazně zbarveného poddruhu jsou nejspíše příčně pruhovaná mláďata obojího pohlaví. Mladí samci druhů rodu *Chamaeleolis* mají již od vylíhnutí patrné postkloakální šupiny.

3.2 Ekologie a ekomorfologie

Některé druhy anolisů jsou striktně vázané na jeden typ vegetace. V takovýchto případech jde většinou o omezení zapříčiněná geologickými, geografickými nebo klimatickými bariérami. Nezřídka je to důsledkem nedostatečných informací o ekologii daného druhu. Příklady takového striktně vázaného rozšíření mohou být druhy *Anolis vermiculatus*, který obývá jen okolí vod v galeriových lesích v provincii Pinar del Río, nebo *A. bartschi* vyskytující se pouze na vápencových útvarech (mogotech) stejné provincie. Naproti tomu velký *A. equestris* může být spatřen na mnoha typech habitatů. Nejvíce kubánských druhů žije v lesích, zejména v poloopadavých a stálezelených lesích. V nich lze nalézt přes 60% leguánovitých na Kubě (Schettino, 1999).

Pozorování v přírodě potvrzují, že žijí-li dva a více druhů anolisů v sympatrii, pak ten větší druh obývá vyšší patra společného stromu.

Jedním z nejoblíbenějších a stále aktuálních (např. Langerhans *et al.*, 2006) témat v rámci studií všech anolisů a *chamaeleolisů* je jejich adaptivní radiace a ekomorfologie druhů. Přes 140 druhů anolisů obývajících karibskou oblast se adaptivní radiací vyvinulo z jednoho společného předka (Jackman *et al.*, 1999). Vyšší počet druhů a jejich kompetice a přírodní výběr zaměřený na lokomoci způsobil rozdělení ekologických nik mezi jednotlivé druhy a s tím jsou spojené i morfologické adaptace na zvolenou niku a následný vznik ekomorf. Došlo u nich k divergenci ve velikosti těla a rozměrech končetin. Příkladem mohou být anolisové obývající habitat se širokým podkladem, např. kmeny stromů. Tito anolisové mají delší nohy než anolisové vyskytující se např. na tenkých větvičkách (Losos, 1990b). Tyto adaptace umožňují koexistenci několika druhů vedle sebe aniž by docházelo ke kompetici. Tak bylo popsáno několik ekomorfologických typů anolisů rozdělených podle ekologických nik:

- crown anoles- korunové druhy anolisů; obývají nejvyšší stromová patra, koruny stromů; velcí anolisové; patří sem celý komplex *Equestris*;
- twig anoles- větvičkoví anolisové; obývají tenčí větve korun stromů; malí anolisové; např. *Anolis angusticeps*;
- giant twig anoles- „větvičkoví giganti“; kategorie vyhrazená rodu *Chamaeleolis*;
- trunk-crown anoles- anolisové obývající nejvyšší části kmenů stromů; např. *Anolis porcatius*;
- trunk anoles- anolisové obývající výhradně kmeny stromů; neslézající na zem ani nelezou do korun stromů; např. *Anolis argenteolus*;
- trunk-ground anoles- anolisové nacházení na nejnižších částech kmenů stromů; mohou slézat na zem; např. *Anolis sagrei*;
- grass anoles- anolisové obývající travní porosty; např. *Anolis alutaceus*;
- bush anoles- anolisové vyskytující se na keřích a nižších dřevinách; např. *Anolis loysiana*;
- rock anoles- anolisové obývající kamenné útvary; např. *Anolis bartschi*;

Do kategorie určité ekomorfy mohou spadat různé druhy anolisů, aniž by si byly navzájem příbuzné. Pouze využívají stejný typ ekologické niky a jsou k tomu stejně či podobně morfologicky a behaviorálně přizpůsobené. Stejně morfotypy se vyskytují na všech ostrovech Velkých Antil a jednotlivé druhy patřící do některé z ekomorf jsou si více podobné mezi různými ostrovy než ekomorfy na stejném ostrově (Losos *et al.* 1998). Ovšem geneticky jsou si více příbuzné druhy pocházející ze stejného ostrova. Příkladem by mohly být druhy *A. angusticeps* z Kuby a jemu velmi podobný a do stejné ekomorfy (twig anoles) patřící druh *A. valencienni* z Jamajky. Ovšem geneticky je si *A. angusticeps* bližší s méně si podobným, ale rovněž kubánským druhem *A. paternus*.

Detailnějším přeměřením některých druhů anolisů Beutell & Losos (1999) zjistili, že kromě tradičních délek končetin se anolisí ekomorfy mezi sebou liší např. i ve velikosti plošky s přísavnými lamelami, rozměrech hlavy a tvaru ocasu. Z výsledků jejich měření vyšlo, že anolisové žijící na malých ostrovech v blízkosti Velkých Antil už nepatří do stejné kategorie ekomorfy jako jejich předek. Většina anolisů na Malých Antilách patří do ekomorfy trunk-crown, zatímco ostatní nelze zařadit do žádné z kategorie ekomorf. Ukázali, že anolisové žijící v horských oblastech Velkých Antil také nepatří do žádné ze zavedených tříd ekomorf. Také potvrdili domněnku Hass *et al.* (1993), že celý rod *Chamaeleolis* patří do ekomorfy twig-anole. Vzhledem k jejich větší velikosti oproti jiným twig-anoles pro chamaeleolise Beutell & Losos (1999) navrhli novou kategorii „twig-giants“. Jejich detailní měření přinesla výsledky potvrzující již uveřejněná zjištění, že druhy anolisů obývající stejný typ habitatu jsou si podobné

morfoloicky i behaviorálně (Losos 1990a, 1990b). Rozdíly v morfologii se odrážejí v rozdílech ve funkčních schopnostech jednotlivých ekomorf. Nová data z měření dvojice Beutell & Losos (1999) se týkala zejména morfologických znaků jednotlivých ekomorf. Nejvíce přísavných lamel mají druhy patřící do ekomorfy trunk-crown, nejméně druhy ekomorfy trunk-ground. Anolisové ekomorf twig a crown-giants mají na prstech největší plošky s přísavnými lamelami. Ekomorfy grass-bush mají nejdelší ocas, zatímco nejkratší mají ekomorfy twig a trunk. Nejlepšími dispersery jsou ekomorfy trunk-crown a trunk-ground. Konvergence mezi ekomorfami nesouvisí jen s lokomocí druhů. Jak zjistili Beutell & Losos (1999), ekomorfy se mezi sebou liší i např. v rozměrech hlavy a tvaru ocasu, ale tyto rozměry s lokomocí vůbec nesouvisí. Z toho vyplývá, že konvergentní evoluce ekomorf anolisů není jen adaptací k efektivnímu pohybu v různých strukturních typech habitatů. Taková konvergentní evoluce, jakou můžeme pozorovat u ostrovních anolisů se u pevninských anolisů neobjevuje (Irschick *et al.*, 1997).

Calsbeek *et al.* (2007) měřením morfologické a genetické variance u několika populací druhu *Anolis sagrei* žijících na dvou odlišných typech habitatů prokázali, že intraspecifická a interspecifická divergence druhů jsou stejného původu a příčiny. Předpokladem bylo, že pokud procesy vedoucí k intraspecifické divergenci jsou stejné jako procesy vedoucí k divergenci interspecifické, pak by intraspecifické morfologické změny měly odrážet interspecifické rozdíly v užívání habitatu. Tuto domněnku jako první vyslovili Losos *et al.* (1997) a Calsbeek *et al.* (2007). Ji prokázali na příkladě jednoho druhu. Cílem jejich výzkumu bylo ukázat, že procesy ovládající diverzifikaci uvnitř populací druhů (intraspecifická divergence) jsou stejné jako procesy vedoucí k morfologickému rozrůznění mezi druhy (interspecifická divergence a vznik ekomorf). U každého anolise měřili SVL (= snout-to-vent length), váhu, průměr větve na které byl anolis odchycen, výšku dané větve od země a odebrali vzorek DNA. Z těchto údajů potvrdili výsledky, které zjistil Losos *et al.* (1994), že anolisové žijící na širokých větvích mají delší končetiny než anolisové chycení na tenkých větvích. Díky odběrům vzorků DNA však Calsbeek *et al.* (2007) mohli potvrdit, že ekologicky podmíněné selekční tlaky způsobují morfologické divergence mezi populacemi anolisů. Zjistili totiž, že tyto morfologické diference se objevují navzdory vysoké hladině genetického toku mezi habitaty na jednom ostrově i navzdory mírnému genetickému toku mezi populacemi na různých ostrovech. Anolisí populace na různých ostrovech mají tendence být morfologicky rozdílné mezi habitaty, ale morfologicky stejné v rámci habitatu. Pokusy v laboratorních podmínkách ukázaly, že variabilitu v délkách končetin v rámci druhu na základě podkladu, na kterém anolis žije, způsobuje fenotypová plasticita (Losos *et al.* 2000). Mláďata druhu *Anolis sagrei* odchovávaná na širokých větvích měla delší nohy než mláďata odchovaná na tenkých větvích. Ale Calsbeek &

Smith (2003) ukázali, že genový tok má homogenizující efekt na morfologické divergence mezi populacemi a to by jen v důsledku fenotypové plasticity nebylo možné. Z toho vyplývá, že kromě fenotypové plasticity má velký podíl na rozdílech v morfologii anolisů také genový tok.

Přírodní výběr může překonat homogenizující vliv genetického toku. Morfologická divergence mezi anolisy vznikla hlavně vlivem přírodního výběru. Ogden & Thorpe (2002) to potvrdili svým pozorováním. Sledovali vznikající reprodukční izolaci spojenou s morfologickou divergencí a divergenci zaznamenali navzdory nepřerušnému genetickému toku mezi populacemi. Na diverzifikaci anolisů Velkých Antil mají pravděpodobně hlavní vliv procesy divergence a genový tok.

Velikost těla nejen u anolisů ovlivňuje fyziologii a muskuloskeletální funkci organismu. Skrze fyziologii a chování má velikost těla vliv i na ekologii organismu. Velikost těla má vliv na velikost hlavy a sílu skusu a to má vliv na potravní ekologii. Změny v morfologii hlavy ovlivňují složení potravy. Čím větší síla skusu, tím méně času je potřeba na zpracování potravy a zároveň je možné přijímat větší a tvrdší kořist. Jak zjistil Durtsche (2000), větší zvířata, která vykazují nižší metabolismus, se orientují spíše na méně výživnou potravu než menší zvířata, ale za to na snáze získatelnou. U většiny anolisů se samci, samice a mláďata liší ve velikosti hlavy a síle skusu. Na tento jev se zaměřili Herrel *et al.* (2006) a prokázali, že tvar hlavy a síla skusu u anolise druhu *Anolis lineatopus* koreluje s velikostí a tvrdostí kořisti. Mláďata anolisů mají disproporčně velkou hlavu a silný skus v poměru ke své velikosti, což jim umožňuje přijímat stejně velkou a tvrdou potravu, jako přijímají dospělé samice jejich druhu. Tento morfologický nepoměr je nejspíše důsledkem absence malé kořisti v potravní nabídce anolisů. Ostrovní prostředí zapřičiňuje omezenou a nepředvídatelnou potravní nabídku. To by mohlo u mláďat anolisů vyvolat evoluční strategii mít nepoměrně větší hlavu a s ní i širší potenciální spektrum kořisti. Často se také u anolisů vyskytují intersexuální rozdíly ve velikosti těla a tvaru hlavy. S tím souvisejí i rozdíly ve využívání habitatu a potravní nabídky. Rozdíly ve využívání habitatu v rámci druhu mezi pohlavími a mláďaty pozorovala rovněž Schettino (1999). U druhu *A. vermiculatus* zjistila, že obývá kmeny, větve a kameny, ale že samci pobývají ve výšce okolo 3 m, zatímco samice a mláďata ve výšce okolo 1 m. Podobné rozdíly jsem pozorovala v přírodě i osobně u druhů *A. baracoae* a *A. smallwoodi*. Dospělá zvířata obývají kmeny a koruny stromů, zatímco mláďata se sdržují na nižších a hustších keřích s tenkými větvíčkami.

Aby tyto pozorované rozdíly prokázali, Herrel *et al.* (2006) chytali v přírodě jamajský druh *A. lineatopus*, měřili je a vyplachovali jim žaludky, aby zjistili případné rozdíly ve složení potravy mezi samci, samicemi a mláďaty. Zjistili, že samci jsou větší než samice a mláďata, že samice mají v poměru k tělu menší hlavy než samci a mláďata, dále že největší sílu skusu mají

samci, pak samice a potom mlád'ata, našli pozitivní korelaci mezi velikostí a tvrdostí potravy a velikostí těla, a že větší jedinci žerou méně často, ale větší kořist. Také zjistili, že anolisové nepřijímají potravu jen na základě aktuální nabídky. Na lokalitách *A. lineatopus* jsou velmi běžní švábi, ale anolisové je moc nežerou. Na základě výplachů žaludků anolisů se naopak ukázalo, že velmi často přijímají hmyzí larvy, které sice nejsou běžně dostupné, ale za to jsou výživné, pomalé a měkké. Z toho vyplývá, že o výběru kořisti rozhoduje její výživnost a dostupnost. Výplachy žaludků dále ukázaly, že samčí, samičí a juvenilní složení potravy se u těchto anolisů takřka neliší, což by alespoň vyvrátilo hypotézu, že důvodem rozdílů v mikrohabitátech (výška od země a průměr větví) mezi samci, samicemi a mlád'aty anolise *A. lineatopus* (Macrini & Irschick, 1998) je intraspecifická potravní konkurence. Herrel *et al.* (2006) pozorovali, že samci, samice i mlád'ata si navzájem přelézají do „svých“ mikrohabitátů a navíc se ve všech typech jejich mikrohabitátů pohybuje stejné složení kořisti. Prokázaný sexuální dimorfismus ve velikosti hlavy (samci mají větší hlavy než samice a s tím související i příjem větší a tvrdší kořisti) by mohl být důsledkem intraspecifické potravní konkurence. Ale jak bylo výše ukázáno, tlak přírodního výběru v tomto směru nebude ten rozhodující. Intersexuální rozdíly ve složení potravy anolisů by mohly být pouze vedlejším efektem pohlavního výběru. Samci s většími hlavami jsou zvýhodněni a v soubojích. Zajímavé by bylo udělat stejná měření (srovnání hlav- tvar, velikost; síla skusu) u neteritoriálních (např. „twig anoles) nebo nedimorfních (*A. vermiculatus*) anolisů (Herrel *et al.*, 2006). Výsledky takovýchto měření by vnesly světlo do otázky, který ze selekčních tlaků dává vznik sexuálním rozdílům ve složení potravy anolisů, zda je to pohlavní nebo přírodní výběr.

Neméně zajímavou otázkou je sexuální dimorfismus u anolisů. Velikostní dimorfismus mezi pohlavími, tzv. sexual size dimorphism (SSD) a jeho souvislost s využíváním habitatu zkoumal Butler *et al.* (2000). Zjistil, že kromě toho, že se anolisi ekomorfy mezi sebou liší strukturou využívaného habitatu, tak se ekomorfy liší i ve stupni SSD. Vytvořil nový termín „habitat-specific sexual dimorphism“, který by měl vyjadřovat závislost míry SSD na typu habitatu. Ten rozdělil na 2 kategorie podle míry SSD:

1. high SSD- druhy s vysokým stupněm SSD- ekomorfy trunk-crown, trunk-ground
2. low SSD- druhy s nízkým stupněm SSD- ekomorfy trunk, crown-giants, grass-bush, twig;

SSD nejspíše vzniká v důsledku pohlavního výběru, ale o stupni divergence mezi pohlavími rozhoduje celkové působení prostředí, ve kterém zvíře žije. SSD by tedy mohl souviset s typem habitatu- různá potravní nabídka, viditelnost, denzita kompetitorů a predátorů. To vše může zásadně ovlivňovat SSD. Podle Butlera *et al.* (2000) způsobují rozdíly v SSD mezi různými typy

habitatů zejména selekční tlaky na samčí a samičí velikost těla, které se mezi těmito typy habitatů liší. Mezi tyto selekční tlaky patří:

1. pohlavní výběr zvýhodňující větší samce,
2. intraspecifická kompetice- mohla by vytvářet tlak na velký SSD pokud různé velikosti těla jsou neefektivnější pro různé typy zdrojů (velikost kořisti, struktura mikrohabitatu).

Ze svého výzkumu o SSD u anolisů Butler *et al.* (2000) vyvodili tyto závěry:

- čím je viditelnost v habitatu nižší (větve, listy), tím nižší je pak i SSD druhu, který tento typ obývá
- anolisové s loveckou strategií typu „sit-and-wait“ mají vyšší stupeň SSD
- čím jsou na lokalitě méně dostupné zdroje, tím je menší SSD u druhů na této lokalitě
- čím více druhů na jedné lokalitě, tím menší SSD u těchto druhů
- čím širší spektrum šířek větví, tím vyšší míra SSD (výjimkou jsou druhy patřící do ekomorfy crown-giants);

Dvě populace druhu *A. carolinensis* žijící na zcela odlišných typech habitatů pozorovali Irschick *et al.* (2005a). První populace se vyskytovala takřka výhradně na přizemních rostlinách s širokými a hladkými listy v lidmi obydlené oblasti, zatímco druhá populace žila v bažinaté nížině na větvích a kmenech stromů. Irschick *et al.* (2005a) zjistili, že se tyto populace mezi sebou značně liší jak v morfologii, tak i v chování a pohybových schopnostech. Jednou z nejvýznamnějších schopností pro stromové ještěry je šplhací schopnost (Irschick *et al.*, 1996; Elstrott & Irschick, 2004). U populace žijící na listech (hladší povrch) naměřili delší končetiny, štíhlejší tělo, větší přísavné plošky a lepší šplhací schopnosti. U populace žijící na stromech pozorovali delší únikovou vzdálenost než u populace z lokality na listech. Příčinou by mohla být vyšší diverzita a výskyt predátorů na této lokalitě. Zajímavým zjištěním bylo, že samice mají delší únikovou vzdálenost než samci. Jak již některé předchozí studie ukázaly, mláďata, samice a samci některých ještěrů se liší v opatrnosti vůči predátorům a únikových strategiích (Irschick *et al.* 2000, Whiting *et al.* 2003). Možnou příčinou tohoto jevu, by mohla být gravidita samice, ale během pozorování populací *A. carolinensis* samice gravidní nebyly. Jedním z možných vysvětlení těchto intraspecifických rozdílů by mohlo být, že samci jsou vždy na větvích viditelnější než samice a více se vystavují a tak by mohli být více zvyklí na přítomnost predátorů. Připočítali-li se jejich vyšší rychlost běhu (Macrini & Irschick, 1998), pak je jejich kratší úniková vzdálenost oproti samicím pochopitelná. Navíc u *A. carolinensis* se prokázalo, že schopnost skoku do větší dálky signifikantně roste s velikostí těla (Irschick *et al.*, 2005b), což opět umožňuje samcům anolisů (téměř vždy větším než samice) vyčkat s únikem před predátorem o něco déle než si mohou dovolit samice. Irschick *et al.* (2005a) také potvrdili hypotézu, že je-li na

určitém habitatu jedné ze dvou populací anolisů více predátorů a menší viditelnost, pak lze u takové populace přepokládat evoluci delších zadních končetin a schopnost vyšší rychlosti běhu.

Pohlaví nebo různá stádia ontogeneze často využívají různé mikrohabitaty, aby se snížila kompetice mezi nimi, zvláště je-li zdroj vázaný na daný habitat pro druh limitující (Irschick *et al.*, 2000a). Za obecný trend se považuje a že samci anolisů pobývají na větvích výše nad zemí a využívají širší větve než samice a mláďata (Irschick *et al.* 2000b). Ale Irschick *et al.* (2005a) ve své práci nepozorují žádnou segregaci habitatu založenou na výškách větví od země mezi pohlavími ani věkovými třídami. Ke stejným závěrům došli i Jenssen & Nunez (1998). Vliv na stupeň intraspecifické segregace habitatů anolisů by při srovnávání karibských a pevninských populací mohla mít abundance a dostupnost hmyzí kořisti. Je-li anolisí populace vysoké denzity (jako je tomu na pevnině), pak musí být hmyzí diverzita a abundance rovněž vysoká a nejspíše vyšší než na většině karibských ostrovů. Pokud je tomu tak, pak potravní intraspecifická kompetice bude vyšší u karibských druhů anolisů než pro druhy pevninské. Další faktor významně ovlivňující potravní chování je roční sezonalita. U druhu *A. carolinensis* byly pozorovány rozdíly v potravním chování během období zimy a tepla (Jenssen *et al.*, 1995).

Využívání a preference typu habitatu je u anolisů ovlivněna zejména typem a strukturou povrchu, po kterém se v něm pohybují. Jak ukázali Irschick & Losos (1999), anolisové se vyhýbají typům habitatů, kde je jejich schopnost běhu maximální rychlostí nějak omezena. Vypozorovali, že rychlost běhu anolise klesá se zmenšujícím se průměrem podkladu (větve) a tudíž, že rychlost anolise závisí na průměru větve, po které se pohybuje. Specializace na maximální rychlost běhu vede k behaviorální ekologii, která určuje, který typ strukturálního habitatu může být anolisem obýván. Anolisové, kteří jsou při běhu méně ovlivněni šířkou podkladu, využívají širší spektrum habitatů než druhy, u kterých rychlost při úniku silně koreluje s průměrem substrátu. Z toho vyplývá, že např. dlouhonozí anolisové se vyskytují pouze na substrátech, na kterých jsou schopni vyvinout vysokou rychlost, tj. širší povrchy.

3.3 Reprodukce

Reprodukce anolisů a chamaeleolisů je jednou z extrémních reprodukčních strategií. Na rozdíl od ostatních ještěřů, kteří mají vícečetné snůšky a počet vajíček roste s velikostí samice, anolisové vsadili na strategii častějších snůšek o jediném vajíčku. Anolisové mohou klást 1 vajíčko každý týden, což ve výsledku za celou reprodukční sezónu znamená vysoký počet

vajíček. Navíc generační doba menších anolisů může být okolo 4 měsíců a to dohromady s vysokým počtem vajíček zajišťuje anolisům vysoký reprodukční potenciál. Na otázku proč si anolisové zvolili strategii jediného vajíčka se zaměřili Andrews & Rand (1974). Přišli se 2 hypotézami:

1) Hypotéza společná pro stromové ještěry (anolisové, gekoni) s přísavnými lamelami- evoluce přísavných lamel usnadňuje ještěrům šplhání po vertikálních podkladech. Velikost plošek s přísavnými lamelami roste plošně s velikostí těla, zatímco tělesná váha přibývá prostorově. Plocha přísavných lamel tedy limituje jak velikost ještěra, tak váhu reprodukčních materiálů nesených jeho tělem.

2) Ještěři žijící v temperátních a sezónních oblastech tropů mají větší počet vajíček ve snůšce než ještěři z relativně stálých tropických oblastí. V takovýchto oblastech dochází ke krátkodobým fluktuacím v dešťových srážkách, které jsou úzce spojené s reprodukčním úspěchem. To zvýhodňuje genotypy zvířat se strategií příležitostných reprodukcí. Navíc je v těchto oblastech vysoká intenzita predace (směrem od severu k rovníku stoupá intenzita predace), což opět zvýhodňuje r-strategie.

Jediné vajíčko ve snůšce je tedy nejspíše důsledkem toho, že v tropických oblastech anolisů je výhodné klást často. Krátké intervaly mezi snůškami zajistí vyšší šanci na větší reprodukční úspěch. Anolisové jsou vzhledem ke své denní aktivitě a způsobu života (exponovaní na stromech) velmi ohroženi predátory. Za život pod silným predáčním tlakem tak stihne samička anolise naklást více vajíček právě díky r-strategii. Navíc samice nesoucí v těle jediné vajíčko je agilnější a má vyšší šanci uniknout predátorům než samice nesoucí vícečetnou snůšku. Andrews & Rand (1974) také zjistili, že velikost mláďete vysoce koreluje s velikostí samice (matky) pokud se měří váha nebo SVL. Ale naopak velikost mláďete klesá s rostoucí velikostí druhu.

Reprodukční strategie kubánských anolisů a chamaeleolisů nejsou příliš probádané. Z vlastních pozorování mohu potvrdit, že samice kladou většinou jediné vejce, ale zato ve velmi krátkých intervalech (5-8 dní). Je-li samice v dobré kondici, může klást jedno vajíčko každých 5 dní. Jediné vajíčko ve snůšce jim umožňuje produkovat poměrně velká a kvalitní vajíčka. Interval mezi jednotlivými snůškami závisí na fyzické kondici samice, příjmu potravy a podmínkách prostředí. Nemá-li samice po určité období dostatečný příjem potravy nebo jsou nevhodné klimatické podmínky, prodlužují se intervaly mezi snůškami nebo samice přestane klást úplně. Navíc jedno páření vystačí samici na několik oplození vajec. Klazení předchází

pečlivý výběr vhodného místa na kladení, kdy samice čumákem vyhrabává zkušební jamky a hledá nejvhodnější místo s dostatečnou vlhkostí a teplotou. Když takové místo nalezne, čumákem vyhloubí hlubší jamku a do ní snese vajíčko. Vajíčko je ihned po vykladení měkké, slizké a zářivě bílé. Samice ho před zahrabáním čumákem několikrát důkladně obalí v substrátu a pak teprve zahrabe. Zahrabávání provádí předními nohama a čumákem. Po zahrabání je místo s vykladeným vajíčkem k nerozeznání od okolního substrátu. Velcí anolisové vajíčka vždy zahrabávají. Chamaeleolisové je také zahrabávají nebo jen vtěsnávají do různých škvír nebo mezi kameny a kořeny. Přesto je vždy vajíčko obaleno substrátem, aby bylo co nejméně nápadné. Po zhruba jedné hodině od vykladení dobré vajíčko chamaeleolisů značně ztvdne a má až vápenitý charakter. To může být za nevhodných klimatických podmínek, jako je velké sucho, výhodou a zvyšuje odolnost zárodku, ale před líhnutím je nezbytný nárůst vlhkosti a změknutí vaječných obalů. Je-li ke konci inkubace příliš sucho, mládě má problémy se z tvrdých obalů vajíčka dostat a může se v něm udusit. Pokud samice klade neoplozené vejce, skoro nikdy ho nezahrabává a jen ho odloží volně na povrch substrátu. Takováto vajíčka jsou měkká, deformovaná, nažloutlá a zapáchají. U chamaeleolisů, kteří žijí v párech samci pozorují samice při kladení a velmi brzy (většinou ještě ten samý den) se s nimi opět páří. Samotnému páření předchází zajímavé epigamní chování.

4. Etologie

Chováním kubánských anolisů a chamaeleolisů se zabývá jen velmi málo prací a povětšinou se jedná o pozorování v zajetí (např. Fong & Garcés, 2001; Gorman et al., 1969; Hottmar, 1990; Kodým & Hrdý, 2002; Kottbauer, 1991), vzácná jsou pozorování v přírodě (Leal & Losos, 2000; Nicholson & Richards, 1999). Nejčastěji jsou publikovány práce, ve kterých jde většinou o popis chování malých druhů anolisů, neboť nalezení velkých anolisů nebo dokonce chamaeleolisů v přírodě je značně obtížnější než nalézt malé a hojnější druhy.

Všichni kubánští anolisové se vyznačují denní aktivitou. Z vlastních pozorování mohu uvést, že brzy po východu slunce vylézají ze svých nočních úkrytů a míst na spaní vyhřívat se na slunce. Mezi 11. a 14. hodinou je většina anolisů opět schovaná ve vegetaci, protože denní teplota v tuto dobu dosahuje nejvyšších hodnot. Když teplota opět trochu poklesne tak kolem 16. hodiny, anolisové mají druhý vrchol své denní aktivity. Délka a časový rozvrh denní aktivity se liší v závislosti na ročním období- jinak je tomu v období sucha a jinak v období dešťů. Vliv má také geografická poloha lokality daného druhu- chladnější západ a teplejší východ. Říká se, že kolem poledne slézají velcí anolisové a chamaeleolisové z korun stromů dolů na kmen a někdy až skoro na zem. Chamaeleolisové nejsou velkými milovníky přímého slunce a dávají přednost stinnějšímu prostředí. Samozřejmě však, že po chladnějším období či po dešti se také rádi na slunci vyhřívají.

Velcí anolisové bývají značně agresivní a teritoriální a proto jsou pozorování interakcí více jedinců vzácností. Když už k nějakému takovému setkání dojde, anolisové se projevují podle stejného vzorce obranného chování- kývání hlavou, natahování hrdélka, napínání hřbetního lemu, laterální zploštění těla, výstražné zbarvení, otevírání tlamy, syčení a předstírání útoku a kousání protivníka. Většinou tyto zastrašovací manévry stačí k zahánění narušitele teritoria a k přímému boji nedochází. Pokud však přeci jen dojde k souboji (třeba v teráriu, kde protivníci nemají možnost úniku), anolisové si mohou způsobit vážná poranění vedoucí ke ztrátám končetin, ocasu nebo až k úhynu slabšího jedince. Domnívám se však, že v přírodě skoro nikdy souboje do této fáze nedojdou, protože slabší jedinec má vždy možnost úniku a zastrašovací rituály mají spíše symbolický význam boje. Mezi sebou bojují téměř vždy pouze samci bránící si své teritorium se samicemi. Většina velkých anolisů si obhájí větší teritorium s několika samicemi. Bohužel však v oblasti rozmnožovacích systémů anolisů chybí data a veškeré dosud publikované práce na toto téma pojednávají pouze o malých anolisech jako jsou *A. carolinensis* a *A. sagrei*, u kterých je prokazatelná polygynie. U rodu *Chamaeleolis* to vypadá, že upřednostňují monogamii a často

bývají v přírodě pozorováni v párech. Dokonce i v zajetí je lepší chovat tato zvířata pouze v párech. Pokud jsou v teráriu se samcem samice dvě, téměř vždy je jedna ze samic stresována a je lepší ji oddělit. Dokonce i u druhu *A. equestris* byl opakovaně pozorován společně spící pár v dutině stromu, což by rovněž mohlo naznačovat tendence k monogamii u velkých anolisů (osobní sdělení Dr. Reháka).

V případě ohrožení predátorem se velcí anolisové snaží rychle uniknout do nejvyšších pater stromu a tam se ukryt nebo přeskočit na vedlejší strom. Nikdy neskáčou na zem. Naproti tomu chamaeleolisové se spoléhají na své dokonalé kryptické zbarvení a vyčkávají nehnutě na místě do poslední chvíle. Případně se pomalu otáčejí na odvrácenou stranu větve nebo kmene tak, aby unikly dohledu nepřítele. Když jsou i přesto odhaleni a predátor se začne přibližovat, dají se i oni na útěk do vyšších částí stromu.

4.1 Komunikace

V souvislosti s diurnální aktivitou, dobrým zrakem a charakterem populační disperze anolisů se u nich významně uplatňuje vizuální komunikace. Typickým komunikačním prvkem anolisů je stereotypní kývání hlavou nahoru a dolů často spojené s extenzí hrdelního laloku. Pro tento prvek se používá obecné označení „headbobs“. Fylogenetické analýzy ukázaly, že evoluční změny v komunikačních projevech byly rychlé a nezanechaly takřka žádné fylogenetické stopy. Také se zjistilo, že evoluční změny v těchto projevech nejsou vázané na hlavní charakteristiky habitatu daného druhu (Martins *et al.*, 2004). U většiny ještěřů dorozumívajících se pomocí „headbobs“ se tento způsob komunikace objevuje nejčastěji při pohybu po okrajích teritoria (jako znamení pro vyznačení hranic), při agresivních interakcích a epigamních projevech. Decourcy & Jenssen (1994) zkoumali „headbobs“ u druhu *Anolis carolinensis*. Zjistili, že tento anolis používá hrdélko u 97% komunikačních projevů a že existuje více typů stereotypního projevu „headbobs“. U *A. carolinensis* napočítali nejméně 3 typy, přičemž každý z těchto typů má ještě 2 varianty- s nebo bez extenze hrdélka. Navíc samci *A. carolinensis* dost často projevují, jsou-li zcela o samotě téměř vždy jsou tyto projevy spojené s extenzí hrdélka. Projevy „headbobs“ nejspíše primárně vznikly jako odpověď na selekci při rozpoznávání druhů. Odhady původních stavů komunikačních projevů ukázaly, že ve skutečnosti všechny hlavní fenotypové změny se vyskytly na větvích vedoucích k dosud existujícím druhům. Jenssen (1977) zjistil, že podobnosti

v komunikačních projevech mezi druhy jsou spíše důsledkem až recentních změn než důsledkem zadržetí podobností z jednoho společného původního projevu.

Výzkumy komunikačních projevů „headbobs“ u rodu *Liolaemus* ukázaly, že u navzájem si nepříbuzných druhů nebo druhů, které nežijí ve stejném ekologickém habitatu, se vyskytuje stejná sada vizuálních projevů. Příčinou by mohl být posun znaků (character displacement) u sympatricky žijících druhů (Martins *et al.*, 2004). Martins *et al.* (2004) srovnávali komunikační projevy rodů *Liolaemus* a *Sceloporus* a zjistili, že tyto projevy jsou u rodu *Liolaemus* mnohem jednodušší a obsahují méně prvků než u rodu *Sceloporus*. Martins *et al.* (2004) jako možné vysvětlení nabízejí teorii, že rod *Liolaemus* je evolučně mnohem mladší než rod *Sceloporus* a tudíž neměl dostatek času vyvinout složitější projevy.

V rámci druhu *A. carolinensis* byl ve struktuře komunikačních signálů a jejich používání prokázán sexuální dimorfismus. Samice mají menší plochu hrdélka než samci, samice se nikdy neprojevuje např. extenzí hrdélka, zatímco samec velmi často a samice se při setkání s jedincem stejného pohlaví komunikačně projevují 10x méně než samci (Jenssen *et al.*, 2000). Polygynie druhu *A. carolinensis* vytváří tlak na využívání širokého spektra nápadných signálů, zejména již zmíněné „headbobs“, které byly v dřívějších pracích zdokumentovány a popsány pouze pro samce anolisů (Decourcy & Jenssen, 1994; Lovern *et al.*, 1999).

Zajímavou součástí komunikačních projevů u anolisů by mohla být komunikace založená na ultrafialové signalizaci (UV-signalizace). U druhů, u kterých již byla prokázána, má UV-signalizace důležitou funkci při konfliktech mezi samci o samice či o prostor. Whiting *et al.* (2006) se zabývali UV-signalizací u druhu *Platysaurus broadleyi* a podařilo se jim najít souvislost mezi intenzitou odrazů UV-záření od barevného hrdla samců a jejich bojovností a reprodukční strategií. UV-odrazy hrdla zde fungují jako výzbroj ukazující připravenost samce k boji. Díky této signalizaci se mohou samci vyhnout fyzickým a energetickým ztrátám spojeným s přímým bojem a tím i zvýšenému riziku ze stran predátorů. Samci s barevnějšími hrdýlky si více brání teritoria, tím pádem mají i více samic a tím si zase zvyšují fitness. UV-signalizace má tedy dvojí funkci: určuje výsledek soubojů mezi samci předem a reprodukční výhodou zvyšuje fitness. Prozatím byla u anolisů prokázána jen UV-senzitivita (UVS), což je citlivost pro UV-senzitivní pigmenty (Loew *et al.* 2002). Ta u anolisů zhruba odpovídá průměrné UV-reflektanci hrdel samců *P. broadleyi*. To by mohlo naznačovat, že UV-senzitivita anolisů by rovněž mohla sloužit k UV-signalizaci a komunikaci, ale zatím to nebylo prokázáno.

4. 2. Teritorialita

Všichni anolisové jsou poměrně silně teritoriální. Teritorialita se projevuje zejména u samců, ale teritoriální mohou být i samice. Limitovaná teritorialita mezi samicemi se vysvětluje nízkou konsexuální hrozbou, zatímco u samců je dobře vyvinuté teritoriální chování. Možným důvodem nízké teritoriality samic anolisů by mohlo být, že výsledek případného souboje mezi dvěma samicemi by měl v podstatě nulový dopad na jejich reprodukční úspěšnost (Jenssen *et al.*, 2000). Naproti tomu u samců má výsledek souboje rozhodující vliv. Nejen u druhu *A. carolinensis* je reprodukční systém řízen výsledky soubojů (mírou teritoriální agrese) mezi samci (Jenssen *et al.*, 2005). Vítěz souboje získává přístup k páření s několika samicemi, protože ty se sdružují pospolu v malých okrcích (Jenssen *et al.*, 1995; Jenssen & Nunez, 1998). Není žádnou novinkou, že čím je samec větší, tím má větší teritorium a tím má i více samic a s nimi spojený větší reprodukční úspěch (Jenssen & Nunez, 1998). Intrasexuální interakce téměř vždy vyvolají stereotypní agresivní projevy, které často ústí ve fyzický souboj. Na výzkum teritoriality anolisů se zaměřili Foster *et al.* (2005). Opakovanými pokusy v laboratorních podmínkách s druhem *Anolis carolinensis* zjistili, že byli-li po souboji dvou samců oba k sobě po 3 až 7 dnech opět připuštěni, poražený samec vůči svému rivalovi, který ho předtím porazil vykazoval značně sníženou agresivitu. Avšak když samce ze stejného souboje k sobě opětovně připustili až po 10 dnech, nic takového se neprojevovalo. Výsledkem tohoto experimentu bylo prokázání krátkodobého zapamatování si a rozpoznání oponenta z předešlých interakcí. Forster *et al.* (2005) prokázali, že roli v agresivních interakcích dvou samců anolisů nemá jen velikost těla, ale i předchozí zkušenost s oponentem. Rozpoznávání oponenta ovlivňuje míru agresivity a rozpoznávání oponenta je ovlivněno délkou intervalu mezi interakcemi. Rozpoznávání rivala s časem vyhasíná. Rovněž se ukázalo, že po souboji dvou samců u poraženého samce roste agresivita vůči neznámému rivalovi, ale klesá agresivita vůči známému. To znamená, že anolis je vůči majitelům sousedních teritorií (které zná) méně agresivní než vůči těm, se kterými se ještě nesetkal nebo už je to dávno. Znat jedince již dříve potkané je výhodné, protože znovupotkávání majitelů sousedních teritorií nemusí vždy vyústit do agresivních a zároveň energeticky drahých interakcí. Jedním z možných důvodů pouze krátkodobého zapamatování si oponenta může být předpoklad, že vývin dlouhodobé paměti pro zapamatování si dominantního oponenta by nebyl adaptivní. To z toho důvodu, že nejčastěji v samčích soubojích prohrávají mladí a nezkušení samci a kdyby se po prvním setkání s dominantním samcem a následné prohře nikdy nepokusili obsadit teritorium, byli by znevýhodněni v reprodukčním úspěchu. Otázkou však i nadále zůstává, podle čeho samci anolisů rozpoznávají svého oponenta. Už se ví, že toto rozpoznávání

není založené na informacích z vizuálních komunikačních projevů a ani není založené na chemorepci. Anatomické oblasti související s chemorepcí jsou u anolisů malé a málo komplexní. Silným sociálním stimulem vypovídajícím o hladině agresivity a o dominanci mezi samci je rychlé ztmavnutí postorbitální kůže během agonistického chování. Ale jak se samci, mezi kterými už došlo k interakci rozpoznávají, se zatím neví jistě. Nejspíše budou hrát důležitou roli struktury hlavy a některé části těla, ale které přesně, zatím zůstává otázkou. Určitý význam v této otázce má zcela určitě hrdélko anolisů. Vanhooydonck *et al.* (2005a) měřením velikostí hrdélek a síly skusu anolisů zjistili, že velikost hrdélka pozitivně koreluje se silou skusu jedince. Boji dvou samců předchází komunikační projevy spojené s extenzí hrdélek, takže by bylo možné odhalit sílu protivníka na základě velikosti jeho hrdélka. O tom, že velikost hrdélka vypovídá i o fyzických možnostech anolise se převědčili Vanhooydonck *et al.* (2005b), když objevili další pozitivní korelaci mezi velikostí hrdélka a skákacích schopnostech anolisů.

4.3 Potravní chování

Co se týče příjmu potravy velkých anolisů a chamaeleolisů, většina přijímá drobné obratlovce, hmyz a jiné bezobratlé a příležitostně i rostlinnou potravu. Chamaeleolisové jsou potravními specialisty a živí se převážně měkkými. U kubánských iguanidů můžeme pozorovat dvě strategie získávání potravy:

- 1) sit-and-wait species (ambush)- druhy investující čas a energii pouze do chycení a pozření kořisti; tyto druhy spotřebují méně energie a nevystavují se tolik tlaku predátorů; patří sem anolisové i chamaeleolisové;
- 2) active foraging species- druhy aktivně vyhledávající potravu; mají vyšší čistý příjem; do této kategorie patří rody *Cyclura* a *Leiocephalus*;

Příkladem výzkumu zaměřeného na potravní chování anolisů může být Cooper (2005), který zjišťoval, zda se jednotlivé anolisi ekomorfy nějak liší v potravním chování. Pozorováním v přírodě zjistil, ekomorfy grass-bush a trunk-crown vyvíjejí vyšší stupeň aktivity než jiné ekomorfy. U ekomorfy grass-bush pozoroval, že čím je anolis níže u země, tím je více aktivní při hledání potravy. Vysvětluje to tím, že níže u země je hustší vegetace, která anolisovi brání v přehledu o okolí a pohybu kořisti a tak musí vyvíjet více aktivity při jejím hledání.

Zajímavějším tématem týkajícím se potravního chování anolisů bylo zjišťování přítomnosti chemické diskriminace potravy u *Iguania* v závislosti na potravní strategii (Cooper, 2003). Vycházel z toho, že takřka všichni *Iguania* jsou tzv. ambush foragers, což znamená, že svou kořist nevyhledávají aktivně jako „active foragers“, ale nehybně čekají a číhají a pak kořist přepadávají ze zálohy. Malé procento *Iguania* tvoří herbivoři a omnivoři, kteří se evolučně odštěpili od strategie „ambush foraging“. „Active foragers“ získávají informace o chemickém složení potravy, když jazykem analyzují své okolí při prolézání habitatem. „Ambush foragers“ tuto schopnost chemické diskriminace kořisti postrádají. Zajímavé je, že herbivoři a omnivoři odštěpení od strategie „ambush foraging“ mají schopnost chemické diskriminace rostlinné i živočišné potravy. Cooper (2003) předpokládá, že došlo by-li k reverzi od strategie herbivor nebo omnivor zpět na „ambush forager“, pak by došlo i k sekundární ztrátě schopností chemické analýzy potravy. Evoluce chemické diskriminace u „ambush foragers“ chybí, protože je spojena s vomerolfaktorií, která vyžaduje analyzování látek z okolí olizováním jazykem a přesuny po habitatu. To si anolis se strategií „ambush forager“ nemůže dovolit, protože by byl odhalen jak vlastní kořistí, tak i predátorem (Cooper 1995, 1997). Navíc „ambush foragers“ postrádají fyziologické adaptace k chemické diskriminaci potravy (přizpůsobený jazyk, neuronální podklady, chemoreceptory).

Dalším zajímavým jevem v souvislosti s potravním chováním anolisů je frugivorie. Obecně jsou anolisové považováni za insektivory, ale dnes se již ví, že mnoho z nich přijímá i části rostlin, květy, ovoce a nektar. Význam anolisů jako opylovačů a rozšiřovatelů semen byl uznán teprve v posledních letech. Důvodem byla absence informací o potravním spektru anolisů. Frugivorie je obecně považována za ostrovní fenomén. Frugivorii u ještěřů se zabývali například Cooper & Vitt (2002), kteří za hlavní biologický faktor podmiňující vznik frugivorie považovali zvětšenou velikost těla. Na druhé straně Olesen & Valido (2003) považovali frugivorii za jasný ostrovní fenomén, který nezávisí na velikosti těla. Na korelace velikosti těla míry frugivorie se zaměřili Herrel *et al.* (2004). Zjistili, že u větších anolisů je vyšší míra frugivorie. (větší anolisové žerou více ovoce) a že velikost přijímaného ovoce koreluje s velikostí těla ještěra. Také prokázali, že frugivorní druhy anolisů jsou větší než druhy, které ovoce nepřijímají. Jednou z možných příčin korelace velikosti těla a míry frugivorie může být fakt, že větší zvířata jsou méně přizpůsobená k lovu malého hmyzu, kterého je více než velkého. Navíc větší ještěři mají vyšší absolutní spotřebu energie a tak pro ně mohl být přesun z mobilní potravy na stacionární z energetických důvodů. Výhodou velkých anolisů je i větší hlava, která je vhodnější a lepší pro zpracování větší potravy jako je ovoce. Velcí nolisové mohou více otevřít tlamu a tak přijímat větší ovoce nebo malé ovoce v celku. Ke všemu mají větší ještěři i větší povrch střev, což jim

usnadňuje resorpci a trávení. Potom ani nepřekvapí, že mláďata anolisů ovoce vůbec nepřijímají. Herrel *et al.*(2004) se rovněž zabývali otázkou frugivorie jako ostrovního fenoménu. Jedna z hypotéz říká, že ostrovní druhy jsou náchylnější k příjmu rostlinné potravy než druhy pevninské. Příčin by mohlo být hned několik. Na ostrovech je vysoká denzita ještěřů, tak by příčinou vzniku frugivorie mohla být snaha o rozšíření si potravního spektra. Vysoké populační denzity anolisů vedou k vysoké intraspecifické kompetici mezi nimi a to může vyvíjet tlak na některé jedince v populaci zahrnout alternativní složky do svého potravního spektra. Další možnou příčinou by mohla být mnohem nižší početnost a diverzita anolisích predátorů než je tomu na pevnině. Důsledkem toho mohou anolisové věnovat více času exploraci a trávení rostlinného materiálu. To všechno ale nemusí dokazovat, že je frugivorie ostrovním fenoménem. Nelze opomenout ani vliv dočasných fluktuací v početnosti kořisti na ostrovech. Pokles početnosti jinak hojné kořisti může donutit větší ještěry zahrnout do svého potravního spektra i rostlinnou složku. Chybou může být, že většina studií proběhla na ostrovních populacích anolisů. Vezme-li v potaz předpoklad dvojice Olesen & Valido (2003), že vznik frugivorie je hnán procesy jako je kompenzace vysokých denzit ještěřů, dalo by se očekávat, že frugivorie bude nejrozšířenější na malých ostrovech, kde je nízká interspecifická kompetice a vysoké denzity. Ve skutečnosti však větší karibské ostrovy obývá více frugivorních druhů, než je tomu na malých ostrovech. Dalším předpokladem pro frugivorii jako ostrovní fenomén jsou vysoké denzity (silná intraspecifická kompetice), které nutí určité jedince k frugivorii jako alternativnímu zdroji potravy. Pravdou ale je, že na mnoha karibských ostrovech druhy anolisů vyskytující se v nejvyšších početnostech jsou druhy malé (grass-bush ekomorfy) a ty většinou ovoce nepřijímají. Z toho tedy vyplývá, že frugivorie u anolisů nevznikla jako důsledek kompenzace vysokých denzit.

5. Ochrana a konzervační biologie

Přestože většina leguánovitých na Kubě je poměrně hojná a nemá roztráštěné lokality výskytu, je třeba mít na zřeteli, že je zde i nemálo poddruhů s velmi omezeným výskytem, což je činí snadno zranitelnými jak ze strany přírodních tak lidských zdrojů. Nicméně mnoho populací ze 120 druhů terestrických plazů žijících na Kubě se během posledního století povážlivě zmenšily. Bohužel nebyly publikovány žádné studie, které by se těmito poklesy stavů zabývaly.

Hlavním faktorem ohrožujícím existenci druhů anolisů a chamaeleolisů je nepochybně člověk a s ním spojené aktivity. Kromě ničení přirozených biotopů kácením, intenzivním pastevectvím, vypalováním půdy a zakládáním polí ohrožuje vzácné kubánské endemity introdukce nepůvodních druhů zvířat a strach z většiny plazů a jejich neoblíbenost mezi domorodým obyvatelstvem. Přestože na Kubě není žádný z plazů jedovatý, většina obyvatel je o jejich jedovatosti a nebezpečnosti zarytě přesvědčena a každého hada na setkání ubije k smrti. Ani ještěři nezůstávají ušetřeni. Jak píše Lee (2003) o některých druzích anolisů se traduje, že jejich kousnutí lidem způsobuje horečku nebo že anolisové sají lidem krev. Například druhu *A. baracoae* z východní Kuby se mezi domorodci přezdívá „saltacocote“, což ve volném překladu znamená „ten, co skáče na hlavu“. Jak toto označení napovídá, tamní obyvatelé věří, že jim tento anolis může skočit ze stromu na hlavu a pokousat je. Navíc se někteří domnívají, že anolisové a chamaeleolisové jsou jedovatí. Všechny tyto domněnky a celková absence informací kubánského obyvatelstva o domovské fauně vede k jejich takřka averzi k vlastní herpetofauně a jejímu vybíjení. Sama jsem na Kubě viděla nemalé množství hadů usmrcených mačetami nebo chlapce házející kameny po již zmíněném *A. baracoae* při jeho objevení na stromě. Prvním literárním počinem snažícím se upozornit na nezbytnost ochrany kubánské fauny byla knížka „Protejamos nuestra fauna“ (Ochraňujeme naši faunu), kterou sepsal Berovides (1983). V roce 1997 vyšla kniha *Natural Cuba* od autora Lee, zabývající se historií i současností kubánské bioty. Poté Lee vydal v roce 2003 knížku nejen pro kubánské děti nastiňující jim diverzitu a vzácnost jejich herpetofauny. Knížka s názvem „Mi libro de lagartijas“ (Moje knížka o ještěrkách) je důležitým počinem snažícím se o osvětu v oblasti kubánské herpetofauny pro místní obyvatele. Vyšlo sice několik knih o kubánské herpetofauně, ale pouze v angličtině (např. Schettino, 1999) a pokud něco vyšlo ve španělském jazyce (Schettino, 2003), pak je takováto literatura pro Kubánce nedostupná. Proto bude pro zachování kubánské herpetofauny do budoucna nutné kromě ochrany přirozených biotopů potřeba vyvinout nemalé úsilí v oblasti osvěty domorodého obyvatelstva a vzbudit jejich zájem o tak unikátní herpetofaunu.

První pokus o ustanovení určitého systému stupňů ohrožení pro kubánské obratlovce byly učiněny v roce 1974, kdy Buide González s kolektivem v Havaně navrhli 8 různých stupňů ohrožení založených na velikosti poklesu počtů a obývaného prostoru v rámci populací vycházejících z několika zdrojů. Na základě jejich výzkumu byli 3 kubánští leguánovití zařazeni do skupiny II (velmi ohrožení, vzácní) a jeden druh do skupiny IV (ohrožení, poněkud vzácní). V roce 1994 došlo k aktualizaci těchto informací za využití kategorií stanovených od I.U.C.N. (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources)-Červený seznam („Red list“). Ze seznamu padesáti druhů plazů ohrožených určitým stupněm vyhynutí 28 druhů byli leguánovití. Všechny tyto druhy byly zařazeny do kategorie (V) Zranitelný („Vulnerable“), což naznačuje, že by tyto druhy mohly s vysokou pravděpodobností v přírodě vyhynout během blízké budoucnosti.

Na základě nejnovějších dat o endemismu, geografickém rozšíření a relativní hojnosti kubánských plazů navrhli Rodríguez Schettino a Chamizo Lara (1995) nový seznam ohrožených druhů. Využili kritéria schválená I.U.C.N. v prosinci 1994 a došlo k následujícím změnám. Status Kritický („Critical-CR“) pro druhy s počtem dospělců menším než 250 kusů v jediné populaci byl přidělen druhům: *Anolis pigmaequestris*, *A. fugitivus* a *A. delafontei*. Status Ohrožený („Endangered-EN“) pro druhy s méně než 2 500 jedinci, jejichž populace jsou fragmentované nebo všichni jedinci žijí v jediné populaci, získaly druhy: *Chamaeleolis guamuhaya*, *Anolis juangundlachi* a *A. birama*. Dále 22 druhů leguánovitých bylo zařazeno do skupiny Zranitelný („Vulnerable-VU“) v důsledku změn jejich habitatů. *Anolis loysiana* a *A. pumilus* jsou v kategorii Nižší riziko („Lower Risk-LR“), protože jsou téměř ohrožení.

V roce 1997 proběhl druhý Conservation Assessment and Management Plan Workshop for Cuban Species (CAMP), na kterém byli *Chamaeleolis barbatus* a *Ch. guamuhaya* uznáni jako druhy ohrožené (EN), *Anolis pigmaequestris* jako kritický (CR) a *Anolis vermiculatus* byl zařazen mezi druhy s nižším rizikem ohrožení (LR). Navíc byl mezi kriticky ohrožené druhy (CR) zařazen druh *A. equestris potior* a *A. equestris* ssp. z oblasti Cayo Las Brujas. Na třetím CAMP v roce 1998 byl *A. juangundlachi* přeřazen do skupiny kritických druhů (CR), zatímco *A. bartschi* byl uznán jako druh s nižším rizikem ohrožení (LR).

Nicméně až do této chvíle nebyly brány v potaz poddruhy, ale pouze celé druhy. S přihlédnutím k taxonomické úrovni poddruhů je možné většinu kubánských druhů zařadit do některé z kategorií. A tak v roce 1999 vznikl následující seznam ohrožených druhů (vypsány budou pouze druhy rodů *Anolis* a *Chamaeleolis*):

- kriticky ohrožení (CR)- druhy čelící extrémně vysokému riziku vyhynutí v přírodě v bezprostřední budoucnosti:

Anolis equestris potior, *A. pigmaequestrus*, *A. fugitivus*, *A. juangundlachi* a *A. delafuentei*.

- ohrožení (EN)- druhy čelící velmi vysoké pravděpodobnosti vyhynutí v přírodě v blízké budoucnosti:

Chamaeleolis barbatus, *Ch. guamuhaya*, *Anolis equestris juraguensis*, *A. luteogularis sanfelipensis*, *A. l. coctilis*, *A. vanadicus rejectus*, *A. jubar balaenarum*, *A. j. santamariae* a *A. birama*.

- zranitelní (VU)- čelící vysoké pravděpodobnosti vyhynutí ve vzdálenější budoucnosti:

Anolis equestris buidei, *A. e. verreonensis*, *A. e. cincoleguas*, *A. luteogularis jaumei*, *A. l. calceus*, *A. l. delacruz*, *A. l. nivevultus*, *A. baracoae*, *A. isolepis isolepis*, *A. i. altitudinalis*, *A. guazuma*, *A. alayoni*, *A. garridoi*, *A. clavicola*, *A. cupeyalensis*, *A. cyanopleurus orientalis*, *A. anfiloquioides*, *A. macilentus*, *A. vescus*, *A. alfaroi*, *A. mimus*, *A. inexpectata*, *A. vanadicus vanadicus*, *Anolis sagrei sagrei*, *A. homolechis turquinensis*, *A. quadriocellifer*, *A. guafe*, *A. confusus*, *A. jubar albetrswartzi*, *A. j. maisiensis*, *A. j. cocoensis*, *A. ahli*, *A. rubribarbus*, *A. imias*, *Chamaeleolis chamaeleonides* a *Ch. porcus*.

- nižší riziko ohrožení (LR):

Anolis loysiana, *A. pumilus*, *A. vermiculatus*, *A. bartschi* a *A. v. vanidicus*.



Závěr

O komplexním rodu *Anolis* bylo publikováno neobyčejné množství odborných sdělení a tito ještěři by se mohli zdát snad nejprobádanější skupinou plazů vůbec. Ovšem valná většina dosud publikovaných prací byla založena na výzkumu nekubánských druhů anolisů, hlavně na na Floridu introdukovaném druhu *Anolis carolinensis*. V podstatě informace o ekologii, etologii a fylogenezi kubánských druhů zcela chybí nebo jich je velmi málo.

Tato práce se v rámci svého širokého tématu zabývá původem velkých kubánských anolisů a chamaeleolisů, jejich fylogenezí, ekologií a etologií. Cílem bylo utřídit základní informace a doplnit je o nejnovější poznatky z oblasti výzkumu těchto zvířat. Součástí práce je i kapitola pojednávající o ochraně a konzervační biologii kubánských anolisů. Nejvíce studovaným tématem na anolisech je jejich fylogeneze a ekomorfologie. Méně prací se pak zabývá etologií nebo ekologií, což znemožňuje komplexní pohled na biologii těchto unikátních plazů.

Jak z práce vyplývá, informací o velkých kubánských anolisech a ekologicky a morfologicky zcela unikátních chameleolisech je bohužel stále velmi málo. O jejich interní morfologii, etologických projevech a ekologii se neví skoro nic. Mimořádně cenné poznatky (např. reprodukční biologie, postnatální vývin, etologie, ex situ konzervační metodiky) by mohly být získány systematickým pozorováním těchto živočichů v podmínkách lidské péče. Problémem ovšem zůstává mimořádná vzácnost a nedostupnost mnohých z nich. Navíc malá informovanost kubánských obyvatel o unikátnosti a vysoké zranitelnosti jejich herpetofauny ohrožuje tyto druhy vyhubením dříve, než bude možnost je lépe poznat. Zvláště pozorování na přirozených biotopech, sledování přirozeného potravního složení a reprodukčních systémů by nám o nich mohlo mnoho napovědět. Bude proto potřeba ještě nemálo studií zaměřených na velké anolisy a chamaeleolisy Kuby, aby bylo možné porozumět jejich ekologickým nárokům a zamezit jejich hrozící extinkci.

Použitá literatura:

- Andrews R., Rand A. S. 1974.** Reproductive effort in Anoline lizards. *Ecology* **55**: 1317-1327.
- Berovides V. 1983.** Protejamos nuestra fauna. Editorial Gente Nueva.
- Beuttell K., Losos J. B. 1999.** Ecological morphology of Caribbean anoles. *Herpetological Monographs* **13**: 1-28.
- Burnell K. L., Hedges S. B. 1990.** Relationships of West Indian *Anolis* (Sauria: Iguanidae): An approach using slow-evolving protein loci. *Caribbean Journal of Science* **26** (1-2): 7-30.
- Butler M. A., Schoener T. W., Losos J. B. 2000.** The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* **54** (1): 259-272.
- Calsbeek R., Smith T. B. 2003.** Ocean currents mediate evolution in island lizards. *Nature* **426**: 552-555.
- Calsbeek R., Smith T. B., Bardeleben C. 2007.** Intraspecific variation in *Anolis sagrei* mirrors the adaptive radiation of Greater Antillean anoles. *Biological Journal of the Linnean Society* **90**: 189-199.
- Cooper Jr. W. E. 1995.** Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour* **50**: 973-985.
- Cooper Jr. W. E. 1997.** Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology, and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **41**: 257-265.
- Cooper Jr. W. E., Vitt L. J. 2002.** Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology* **257**: 487-517.
- Cooper Jr. W. E. 2003.** Correlated evolution of herbivory and food chemical discrimination in iguanian and ambush foraging lizards. *Behavioral Ecology* **14** (3): 409-416.
- Cooper Jr. W. E. 2005.** Ecomorphological variation in foraging behaviour by Puerto Rican *Anolis* lizards. *Journal of the Zoological Society of London* **265**: 133-139.
- Decourcy K. R., Jenssen T. A. 1994.** Structure and use of male territorial headbob signals by the lizard *Anolis carolinensis*. *Animal Behaviour* **47**: 251-262.
- Díaz L. M., Navarro N., Garrido O. H. 1998.** Nueva especie de *Chamaeleolis* (Sauria: Iguanidae) de la Meseta de Cabo Cruz, Granma, Cuba. *Avicennia* **8/9**: 27-34.
- Durtsche R. D. 2000.** Ontogenetic plasticity of food habits in the Mexican spiny-tailed iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Oecologia* **124**: 185-195.

Elsrott J., Irschick D. J. 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**: 389-398.

Estes R., Williams E. E. 1984. Ontogenetic variation in the molariform teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology* **4** (1): 96-107.

Fong A., Garcés G. 2001 *Chamaeleolis chamaeleonides* Notes on care and breeding. *Reptilia* **14**: 49-51.

Forster G. L., Watt M. J., Korzan W. J., Renner K. J., Summers C. H. 2005. Opponent recognition in male green anoles, *Anolis carolinensis*. *Animal Behaviour* **69**: 733- 740.

Frost D. R., Etheridge R., Janies D., Titus T. A. 2001. Total evidence, sequence alignment, evolution of Polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates* **3343**: 38 pp.

Garrido O. H., Schwartz A. 1967-1968. Cuban lizards of the genus *Chamaeleolis*. *Quart. J. Florida Acad. Sci.* **30**: 197-220.

Garrido O. H. 1982. Descripción de una nueva especie cubana de *Chamaeleolis* (Lacertilia: Iguanidae), con notas sobre su comportamiento. *Poeyana* **236**: 1-25.

Garrido O. H., Pérez-Beato O., Moreno L. V. 1991. Nueva especie de *Chamaeleolis* (Lacertilia: Iguanidae) para Cuba. *Carib. J. Sci.* **27**: 162-168.

Gorman G. C., Huey R. B., Williams E. E. 1969. Cytotaxonomic studies on some unusual iguanid lizards assigned to the genera *Chamaeleolis*, *Polychrus*, *Polychroides*, and *Phenacosaurus*, with behavioral notes. *Breviora* **316**: 1-17.

Harmon L. J., Schulte J. A., Larson A., Losos J. B. 2003. Tempo and mode of evolutionary radiation in Iguanian lizards. *Science* **301**: 961-964.

Hass C. A., Hedges S. B., Maxson L. R. 1993. Molecular insights into the relationships and biogeography of West Indian Anoline lizards. *Biochem. System. Ecol.* **21**: 97-114.

Herrel A., Vanhooydonck B., Joachim R., Irschick D. J. 2004. Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia* **140**: 160-168.

Herrel A., Joachim R., Vanhooydonck B., Irschick D. J. 2006. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **89**: 443-454.

Hottmar V. 1991. Bizarní klenot z Kuby- rod *Chamaeleolis* v teráriu. *Terarista* **1**: 3-15.

Irschick D. J., Austin C. C., Petren K., Fisher R. N., Losos J. B., Ellers O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* **59**: 21-35.

- Irschick D. J., Vitt L. J., Zani P. A., Losos J. B. 1997.** A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* **78** (7): 2191-2203.
- Irschick D. J., Losos J. B. 1999.** Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *The American Naturalist* **154** (3): 293-305.
- Irschick D. J., 2000.** Effects of behaviour and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard, *Anolis lineatopus*. *Functional Ecology* **14**: 438-444.
- Irschick D. J., Carlisle E., Elstrott J., Ramos M., Buckley C., Vanhooydonck B., Meyers J., Herrel A. 2005a.** A comparison of habitat use, morphology, clinging performance and escape behaviour among two divergent green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**: 223-234.
- Irschick D. J., Vanhooydonck B., Herrel A., Meyers J. 2005b.** Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society* **85**: 211-221.
- Jackman T. R., Larson A., De Quieroz K., Losos J. B. 1999.** Phylogenetic relationship and tempo of early diversification in *Anolis* lizards. *Systematic Biology* **48** (2): 254-285.
- Jenssen T. A. 1977.** Evolution of anoline lizard display behavior. *American Zoologist* **17**: 203-215.
- Jenssen T. A., Greenberg N., Hovde K. A. 1995.** Behavioral profile of free-ranging male lizards, *Anolis carolinensis*, across breeding and post-breeding seasons. *Herpetological Monographs* **9**: 41-62.
- Jenssen T. A., Nunez S. C. 1998.** Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. *Behaviour* **135**: 981-1003.
- Jenssen T. A., Orell K. S., Lovern M. B. 2000.** Sexual dimorphisms in aggressive signal structure and use by a polygynous lizard, *Anolis carolinensis*. *Copeia* **1**: 140-149.
- Jenssen T. A., Decourcy K. R., Congdon J. D. 2005.** Assessment in contests of male lizards (*Anolis carolinensis*): how should smaller males respond when size matters? *Animal Behaviour* **69**: 1325-1336.
- Kodym P., Hrdý I. 2002.** *Chamaeleolis barbatus*: vousatý šnekožrout z perly Antil. *Terarista* **6**: 9-22.
- Kottnauer A. 1991.** Poznámky k systematice a chovu v zajetí leguánů rodu *Chamaeleolis*. *Terarista* **2** (3-4): 21-27.
- Langerhans R. B., Knouft J. H., Losos J. B. 2006.** Shared and unique features of diversification in Greater Antillean *Anolis* ecomorphs. *Evolution* **60** (2): 362-369.
- Lara A. R. C., García L. V. M., Schettino L. R. 2005.** Holotypes of reptiles in the herpetological collection of The Institute of Ecology and Systematics, Cuba. *Smithsonian Herpetological Information Service* No. **135**.

Leal M., Losos J. B. 2000. Behavior and ecology of the Cuban „Chipojos Bobos“ *Chamaeleolis barbatus* and *C. porcus*. *J. Herpetol.* **34**: 318-322.

Lee A. S. 1997. Natural Cuba. Pangaea. 173 pp.

Lee A. S. 2003. Mi libro de lagartijas. Editorial Gente Nueva. 75 pp.

Loew R. E., Fleishman L. J., Foster R. G., Provencio I. 2002. Visual pigments and oil droplets in diurnal lizards: a comparative study of Caribbean anoles. *The Journal of Experimental Biology* **205**: 927-938.

Losos J. B., Sinervo B. 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology* **145**: 23-30.

Losos J. B. 1990a. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* **44** (3): 558-569.

Losos J. B. 1990b. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* **60** (3): 369-388.

Losos J. B. 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annu. Rev. Scol. Syst.* **25**: 467-493.

Losos J. B., Irschick D. J., Schoener T. W. 1994. Adaptation and constraint in the evolution of specialization of Bahamian *Anolis* lizards. *Evolution* **48** (6): 1786-1798.

Losos J. B., Irschick D. J. 1996. The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour* **51**: 593-602.

Losos J. B., Jackman T., Larson A., De Quieroz K., Schettino L. R. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* **279**: 2115-2118.

Losos J. B., Creer D. A., Glossip D., Goellner R., Hampton A., Roberts G., Haskell N., Taylor P., Ettlign J. 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* **54** (1): 301-305.

Macrini T. E., Irschick D. J. 1998. An intraspecific analysis of trade-offs in sprinting performance in a West Indian lizard species (*Anolis lineatopus*). *Biological Journal of the Linnean Society* **63**: 579-591.

Macrini T. E., Irschick D. J., Losos J. B. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology* **37** (1): 52-58.

Martins E. P., Labra A., Halloy M., Thompson J. T. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* **68**: 453-463.

Mayer G. C., Kirsch J. A. W. 1999. Preliminary report on DNA-DNA hybridization studies of anoles. *Anolis Newsletter* **V**: 83-85.

- Modrý D., Veselý M., Koudela B. 1999.** Two new species of Coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) from the Bearded False Chameleon *Chamaeleolis barbatus* (Sauria: Polychridae) from Cinco Pesos, Pinar del Río, Cuba. *Journal of Parasitology* **85** (4): 719-722.
- Nicholson K. E., Richards P. M. 1999.** Observations on a population of Cuban knight anole, *Anolis equestris*. *Anolis Newsletter* **V**: 95-98.
- Nicholson K. E., Glor R. E., Kolbe J. J., Larson A., Hedges S. B. and Losos J. B. 2005.** Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography* **32**: 929-938.
- Ogden R., Thorpe R. S. 2002.** Molecular evidence for ecological speciation in tropical habitats. *PNAS* **99** (21): 13612-13615.
- Olesen M. J., Valido A. 2003.** Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* **18** (4): 177-181.
- Otero A. C., Baruš V. 1979.** Nematodes parasitizing Cuban reptiles. *Acta Sc. Nat. Brno* **13** (2): 1-43.
- Poe S. 2004.** Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs* **18**: 37-89
- Schettino L. R., Lara A. C. 1995.** Reptiles. In Estudio Nacional de Biodiversidad . Havana. In Schettino L. R., 1999. The Iguanid Lizards of Cuba. University Press of Florida. 428 pp.
- Schettino L. R. 1999.** The Iguanid Lizards of Cuba. University Press of Florida. 428 pp.
- Schettino L. R. 2003.** Anfibios y reptiles de Cuba. UPC Print, Vaasa, Finlandia. 169 pp.
- Schwartz A., Garrido O. H. 1972.** The lizards of the *Anolis equestris* complex in Cuba. Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands **134**: 1-86.
- Vanhooydonck B., Herrel A., Van Damme R., Irschick D. J. 2005a.** Does dewlap size predict male bite performance in Jamaican *Anolis* lizards? *Functional Ecology* **19**: 38-42.
- Vanhooydonck B., Herrel A., Van Damme R., Meyers J. J., Irschick D. J. 2005b.** The relationship between dewlap size and performance changes with age and sex in a Green Anole (*Anolis carolinensis*) lizard population. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **59**: 157-165.
- Whiting M. J., Lailvaux S. P., Reaney L. T., Wymann M. 2003.** To run or hide? Age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *J. Zool. Lond.* **260**: 123-128.
- Whiting M. J., Stuart-Fox D. M., O'Connor D., Firth D., Bennett N. C., Blomberg S. P. 2006.** Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour* **72**: 353-363.

Zkratky

AMNH.....American Museum of Natural History, New York

ANSP.....Academy of Natural Sciences, Philadelphia

CM.....Carnegie Museum, Pittsburgh

CZACC.....Colecciones Zoológicas de la Academia de Ciencias de Cuba

HZM.....Universität Hamburg, Zoologische Museum, Hamburg

IB.....Instituto de Biología, Havana

IZ.....Instituto de Zoología, Havana

MCZ.....Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge

MNHN.....Le Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

MNHNCU.....National Museum of Natural History of Cuba, Havana