

**DIVERSIFICACIÓN ECOMORFOLÓGICA DE
LAGARTIJAS *ANOLIS* EN BOSQUES HÚMEDOS
TROPICALES DE COLOMBIA**

Rafael Ángel Moreno Arias

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá D.C – Diciembre 9 de 2014

**DIVERSIFICACIÓN ECOMORFOLÓGICA DE
LAGARTIJAS *ANOLIS* EN BOSQUES HÚMEDOS
TROPICALES DE COLOMBIA**

**Doctorado en Ciencias-Biología - Línea Ecología
Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias-Biología**

Candidato:

Rafael Ángel Moreno Arias, código 01190906

Directora:

Doctora, Martha Lucía Calderón Espinosa
Profesora Asociada. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad
Nacional de Colombia.

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá D.C – Diciembre 9 de 2014

Tabla de Contenido

AGRADECIMIENTOS	5
LISTA DE TABLAS	6
LISTA DE FIGURAS	7
INTRODUCCIÓN GENERAL	8
PROBLEMA Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	12
OBJETIVO GENERAL	13
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN	¡Error! Marcador no definido.
CAPÍTULO 1 DIVERSIDAD MORFOLÓGICA DE LAGARTIJAS <i>ANOLIS</i> DE COLOMBIA	15
Resumen	16
Abstract	17
Introducción	18
Materiales y Métodos	19
Resultados	25
Discusión	32
CAPÍTULO 2 ESTRUCTURA ECOLÓGICA DE LAGARTIJAS <i>ANOLIS</i> EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DE COLOMBIA	41
Resumen	42
Abstract	43
Introducción	44
Materiales y Métodos	45
Resultados	48
Discusión	55
CAPÍTULO 3 ECOMORFOLOGÍA DE LAGARTIJAS <i>ANOLIS</i> DE BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES COLOMBIA	60
Resumen	¡Error! Marcador no definido.
Abstract	¡Error! Marcador no definido.
Introducción	63
Materiales y Métodos	65
Resultados	69
Discusión	76

SÍNTESIS	81
LITERATURA CITADA	87
ANEXOS	97

AGRADECIMIENTOS

A mi directora Martha Calderón por su asesoría y sus enseñanzas durante mi proceso de formación doctoral pero sobre todo por su amistad.

A la División de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia-DIB Sede Bogotá por la financiación del trabajo de campo bajo el proyecto “Ecomorfología y desempeño locomotor en lagartijas *Anolis*”. Al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación – COLCIENCIAS de Colombia, por la financiación de mis estudios doctorales a través del crédito-beca “Generación del Bicentenario 2010”.

A mi familia del grupo de reptiles: mi maestra Olga, Gladys, Mario, Germán, Guido, Juan, Simón, Adriana, Alex, Azarys, Vladimir, Miller, Miguel... pero también a los itinerantes de los cuales se me escapan muchos nombres.

Agradezco a todos los que aportaron su granito de arena para el desarrollo de esta investigación. A Dolors, Argenis y todos mis compañeros del seminario de investigación I y II (2011) por las enriquecedoras discusiones que ayudaron a consolidar la propuesta de investigación. Carlos Sarmiento y Joao Muñoz por las valiosas sugerencias al inicio de esta investigación. A Luke Mahler por su asesoría en el manejo del paquete SURFACE. A Jonathan Losos y Anthony Herrel por las productivas discusiones sobre el tamaño muestral de los datos ecológicos. A Paul Bloor por su enseñanza personalizada en las técnicas de extracción y amplificación de ADN y a Carolina Ibáñez, Manuel Hoyos y el resto de integrantes del laboratorio por su apoyo en el laboratorio de especies silvestres del IGUN. A la fundación Biodiversa Colombia pero especialmente a Fernando y Silvia por su apoyo en las primeras salidas de campo a Javas y Pampas. A mi equipo de campo por su paciencia y fortaleza en las extensas jornadas de campo: Miller Castañeda, Alexander Trujillo, Miguel Méndez y Simón Quintero. A Jaz, Luz y Yanet en Nuquí; a Goran y todos los trabajadores de la reserva Tanimboca en Leticia y todos los trabajadores de las haciendas Pampas y Javas porque siempre me hicieron sentir como en casa.

Finalmente a mi familia pero especialmente a María y a Liliana por su amor, paciencia y apoyo incondicional no solo durante este proceso sino durante el diario vivir.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1. Comparación de la diversidad Beta entre trece regiones naturales de Colombia.

Tabla 2.1. Porcentaje de individuos observados por tipo hábitat, estrato y tipo de para 17 especies of *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia.

Tabla 2.2. Promedio de los valores de atributos del microhábitat y LRC, y frecuencia de individuos observados de acuerdo con la exposición solar de la percha, para 17 especies of *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia.

Tabla 2.3. Valor promedio de traslape de nicho, total y por eje de recursos, para comunidades de *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia.

Tabla 3.1. Número de individuos y valor promedio (desviación estándar) por especie de la velocidad máxima, distancia máxima de salto y fuerza de adherencia para 16 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

Tabla 3.2. Resumen del análisis canónico de correlación entre los atributos morfológicos, ecológicos, comportamentales y de desempeño locomotor de 12 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

Tabla 3.3. Importancia de las variables para los variados canónicos estadísticamente significativos en cada una de las correlaciones canónicas, entre los atributos morfológicos, ecológicos, comportamentales y de desempeño locomotor de 12 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia. En negrita las variables más importantes para la correlación.

Tabla 4.1. Ecomorfos continentales de bosque húmedo tropical, morfotipo, comportamiento y contraparte del Caribe.

Tabla S1. Número de individuos por especie, promedio (desviación estándar) de los rasgos morfológicos, microhábitat y estrato para diez morfotipos de anolinos de Colombia.

Tabla S2. Número de acceso de GenBank de las secuencias utilizadas para construir la filogenia de los anolinos continentales colombianos

Tabla S3. Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes térmico, espacial, alimenticio (tamaño corporal) y traslape de nicho total, para tres comunidades de anolinos de bosque húmedo tropical de Colombia.

Tabla S4. Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes térmico, espacial, alimenticio (tamaño corporal) y traslape de nicho total, para las especies de anolinos de bosque húmedo tropical de Colombia.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Distribución de la diversidad morfológica y específica en trece regiones naturales de Colombia.

Figura 1.2. Ubicación de las especies de acuerdo con las puntuaciones en las primeras tres funciones discriminantes.

Figura 1.3. Árbol de consenso estricto que describe las relaciones filogenéticas de 28 especies de anolinos continentales colombianos.

Figura 1.4. Escenarios evolutivos con mejor soporte para describir la evolución morfológica de los anolinos continentales.

Figura 1.5. Comparaciones (AFD y SURFACE) entre morfotipos continentales y ecomorfos del Caribe.

Figura 2.1. Ordenación espacial de las especies de acuerdo con la semejanza en el uso de los recursos para tres comunidades de *Anolis* de bosque húmedo tropical de Colombia.

Figure 2.2. Ordenación espacial de las especies de *Anolis* de bosque húmedo tropical de acuerdo con la semejanza en el uso de los recursos.

Figura 3.1. Relaciones filogenéticas para doce especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia. Modificada de Poe (2004).

Figura 3.2. Número promedio por tipo de movimiento y total en 15 minutos, para 15 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

Figura 3.3. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico describiendo la variación en el uso de los recursos espaciales y térmicos de 15 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

Figura 3.4. Análisis de componentes principales describiendo la variación morfológica de 17 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia

Figura 4.1 Siluetas de los morfotipos presentes en tres comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales de Colombia estudiados. Las siluetas están basadas en las medidas promedio de cada morfotipo. Cada rectángulo incluye la composición morfológica de cada comunidad.

Figura 4.2. Distribución horizontal y vertical de los ecotipos de *Anolis* presentes en una comunidad de bosque húmedo tropical de Colombia. El color de los óvalos representa: azul - Anolinos de hojarasca, amarillo - Anolinos de tronco-piso, verde - Anolinos de arbustos de bosque, naranja - Anolinos de hierba y arbustos, negro - Anolinos de tronco, rojo - Anolinos de tronco-copa del borde del bosque, café - Anolinos de tronco-copa del bosque, gris - Anolinos gigantes de la copa.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La radiación adaptativa es la divergencia evolutiva de miembros de un linaje en una gran variedad de formas adaptativas (Futuyma 1998). Uno de los temas principales de su estudio es la identificación de los factores que la promueven, o que han hecho que un linaje la experimente (Losos 2010). Aunque se han formulado múltiples definiciones de radiación adaptativa desde principios del siglo XX hasta años recientes (Givnish 1997), Losos & Miles (2002) restringieron el término radiación adaptativa para aquellos clados que además de exhibir una gran divergencia en formas adaptativas, que interactúan con el ambiente, también tuvieran una cantidad de adaptaciones comparativamente más grande que otros clados similares en historia natural, edad y grado de diversificación en rasgos morfológicos.

En general las radiaciones adaptativas pueden ser promovidas por una oportunidad ecológica (Schluter 2000) que puede emerger gracias a la aparición de nuevos recursos, la extinción de especies que utilizaban algunos recursos, la colonización de nuevas áreas cuyos recursos no habían sido explotados, o la evolución de un rasgo que permite la explotación de recursos de una nueva forma (Losos 2010, Losos & Mahler 2010). De manera menos frecuente la radiación adaptativa puede ocurrir sin el prerequisite de oportunidad ecológica (Losos 2010) ya sea porque un clado reemplaza competitivamente a otro o porque durante la evolución de un clado este mismo produce su propia oportunidad para radiar, por ejemplo, a través de lo que se ha denominado “ingeniería ecosistémica”: una especie que modifica el ecosistema y afecta la disponibilidad de recursos para otras (Erwin 2008, Jablonski 2008).

Los modelos de radiación adaptativa (Simpson 1953, Schluter 2000) mencionan que esta se inicia con una especie que está en un ambiente con gran cantidad de recursos, con ninguna o pocas especies usándolos, es decir con una oportunidad ecológica presente. En general, al pasar el tiempo las especies proliferan, los recursos se reducen y se hacen limitantes; sin embargo, en algunos casos la especiación ocurre primero y esto produce la reducción de los recursos (Simpson 1953), o en otros casos, la especiación ocurre como consecuencia de la reducción de los recursos (Orr & Smith 1998, Dieckmann & Doebeli 1999). Posteriormente, el comportamiento de las especies y el uso de los recursos se alteran y ocurre una repartición de los mismos que reduce las interacciones de competencia. En consecuencia, las especies evolucionan rasgos que maximizan su adaptación para explotar los nuevos recursos, y como resultado se tiene una diversificación de formas, cada una

adaptada para explotar una parte de los recursos: una radiación adaptativa (Schluter 2000, Losos 2010, Losos & Mahler 2010). Entre los ejemplos más representativos de radiación adaptativa se incluyen los pinzones de Darwin (Grant 1986), las lagartijas de la familia Pygopodidae (Webb & Shine 1994, Jennings *et al.* 2003), los peces de lagos postglaciales (Schluter 1996), los peces cíclidos del lago Rift (Verheyen *et al.* 2003), las aves passeriformes (Lovette & Bermingham 1999), las plantas hawaianas del género *Dubautia* (Baldwin 1997) y las lagartijas del género *Anolis* (Losos 1994, Jackman *et al.* 1997, Warheit *et al.* 1999, Losos 2009, Losos 2010).

La radiación de los *Anolis* ha sido ampliamente documentada en la literatura (Williams 1983, Losos 1992, Jackman *et al.* 1997, Warheit *et al.* 1999, Losos 2009), y la oportunidad ecológica que permitió la radiación adaptativa de las lagartijas *Anolis*, fue promovida por la aparición de las lamelas subdigitales, una característica que les confirió habilidades para explotar de muchas formas el hábito arborícola (Losos 2009, Losos 2010). Varios estudios han documentado que las especies simpátricas de *Anolis* difieren ecológicamente (Rand 1964, Schoener 1968, Rand & Williams 1969; Schoener 1970, Duellman 1978, Castro-Herrera 1988, Pounds 1988, Losos 1990, Vitt *et al.* 1999, D’Cruze 2005), y que esa repartición de los recursos se da en tres ejes: microhábitat estructural, microhábitat térmico y tamaño de las presas (Williams 1983, Losos 2009).

Adicionalmente, resultados de estudios de manipulación experimental en encierros (Rummel & Roughgarden 1985, Leal *et al.* 1998), o a través de invasiones controladas en islas (Losos & Spiller 1999) señalaron que la inclusión o exclusión de una especie sobre otra ocasionaba cambios de uso de microhábitat, actividad o tasas de crecimiento. Lo anterior demuestra que las especies de *Anolis* interactúan entre ellas y que como resultado de esas interacciones, las especies alteran su ecología y comportamiento para disminuir una coincidencia en el uso de los recursos; actualmente, esa interacción interespecífica de competencia se considera el motor que desencadenó la radiación adaptativa de los *Anolis* (Losos 2009).

Otro aspecto que se destaca en la radiación de *Anolis* es que ha generado en cada una de las islas de Cuba, La Española, Jamaica y Puerto Rico, especies similares en cuanto al uso del microhábitat, morfología y comportamiento pero que no tienen una cercanía filogenética (Williams 1983, Losos *et al.* 1998, Losos 2009, Rodríguez-Schettino *et al.* 2010); lo anterior contrasta con otras propuestas como la de las contingencias históricas, que propone que la ocurrencia repetida de un evento evolutivo produce diferentes respuestas (Gould 1989, Travisano *et al.* 1995) lo que genera que la biota a pesar que evolucione en hábitats similares, presente más diferencias que semejanzas (Wiens 1989).

Los grupos de especies de *Anolis* ecológicamente y morfológicamente similares, pero no filogenéticamente cercanos fueron formalmente definidos por Williams (1972) como ecomorfos: especies con una morfología asociada a un comportamiento y uso de hábitat determinado sin que exista una relación de parentesco entre ellas. Posteriormente, el mismo Williams (1983) caracterizó a los ecomorfos basado en tres aspectos de su ecología: el tamaño corporal de la especie, el tipo de percha usado y un eje climático del microhábitat (húmedo a seco) y nombró seis ecomorfos de acuerdo al tipo de percha utilizado así: *Anolis* de hierba-arbusto; de tronco y piso; de tronco; tronco y copa; gigantes de copa y *Anolis* de ramas. También se han mencionado otras especies que aunque no cumplen todos los criterios para ser ecomorfos, son importantes porque también hacen parte de algunas comunidades y se denominan ecomorfos únicos, ya sea por el hábitat particular que utilizan o porque son resultado de la división de otro ecomorfo, por ejemplo: *Anolis* de roca, acuáticos, de piso, o *Anolis* de ramas enanos y gigantes (Losos 2009).

El estudio de la evolución adaptativa de los *Anolis* en el Caribe se consolidó cuando se puso a prueba la hipótesis del concepto de ecomorfo, utilizando métodos filogenéticos comparativos para tener en cuenta, la influencia de la cercanía filogenética de las especies sobre su morfología y ecología (p. ej. Losos 1990a, Losos 1992, Losos *et al.* 1998). Además del marco adaptativo comparativo para los rasgos morfológicos, en este caso el tamaño corporal y la longitud proporcional de las patas, este fue consolidado por los datos generados en experimentos de desempeño locomotor que permitieron dilucidar la relación entre la forma y función de esos rasgos (p. ej. Losos & Sinervo 1989, Losos 1990, Losos 1990a, Macrini & Irschick 1998, Irschick & Losos 1999, Vanhooydonck *et al.* 2006, Losos 2009). Estos estudios encontraron que *Anolis* con patas proporcionalmente más largas, con relación a su cuerpo, son más veloces, y esa capacidad aumenta la evasión de la depredación y la efectividad de caza en perchas con superficie ancha, mientras que las especies con patas proporcionalmente más cortas, con relación a su cuerpo, tienen mayor seguridad de apoyo y un paso lento, habilidades que mejoran la evasión de la depredación y la efectividad de la caza en perchas con superficie delgada.

A pesar que en el continente (Centroamérica y Suramérica), la diversificación de los *Anolis* es comparable en términos de número de especies y formas adaptativas con la del Caribe, esta ha sido menos estudiada (Losos 2009). No obstante se han hecho aproximaciones desde la ecología de las comunidades, ecomorfología y los análisis filogenéticos (Andrews 1979, Castro-Herrera 1988, Irschick *et al.* 1997, Velasco & Herrel 2007, Pinto *et al.* 2008, Schaad & Poe 2010) que han permitido evidenciar algunos patrones sobre la radiación de los *Anolis* en los continentes: 1) Pocas especies son

análogas en ecología y morfología a las del Caribe, indicando que aunque pueden existir ecomorfos no representan los mismos del Caribe, 2) La supervivencia y densidad de las poblaciones de *Anolis* es más baja en el continente, 3) Las relaciones ecología-morfología conocidas para *Anolis* de continente son: las lagartijas que usan perchas más altas son más grandes, tienen más lamelas subdigitales y miembros proporcionalmente más cortos, mientras que las lagartijas que usan perchas más gruesas tienen miembros más largos pero colas más cortas, 4) La evidencia actual solo soporta la evolución convergente entre el continente y las islas del Caribe para el ecomorfo de *Anolis* de hierbas y arbustos, no obstante esta predicción aún necesita ser comprobada bajo las mismas condiciones, porque Schaad & Poe (2010) no utilizaron los mismos caracteres morfológicos que en trabajos anteriores, 5) A pesar que en ambas radiaciones existe una repartición de los recursos en especies simpátricas, el proceso que ha estructurado las comunidades en el continente parece haber sido diferente.

En particular, para Colombia se han registrado 32 especies que habitan en bosques húmedos tropicales de la Amazonia, Chocó y valle del río Magdalena, y que las comunidades de cada localidad pueden tener de 5 a 12 especies coexistiendo. Asimismo, la composición entre localidades es diferente y pueden compartir entre ellas aproximadamente el 10 % de las especies o menos. En la única comunidad de *Anolis* estudiada en el país, Castro-Herrera (1988) documentó que las especies son diferentes en el uso de microhábitat, morfología, comportamiento y dieta. Para la misma comunidad, Velasco & Herrel (2007), analizaron el espacio morfológico de algunas de sus especies y determinaron que había una débil correspondencia con el espacio morfológico de las especies del Caribe, sugiriendo que las especies chocoanas ocupaban un morfoespacio diferente al de otras regiones. Análisis preliminares de la morfología de las especies de varias localidades de bosque húmedo tropical, mostraron que la variación morfológica de las especies es descrita principalmente por el tamaño, la longitud del brazo y el número de lamelas subdigitales; asimismo, se puso en evidencia la presencia de siete morfotipos de los cuales por lo menos cuatro están presentes en todas las localidades (Calderón *et al.* 2010).

PROBLEMA Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Aunque las radiaciones adaptativas no son un fenómeno usual y generalmente ocurren en hábitats relativamente pequeños y aislados como islas o lagos volcánicos (Losos 2010, Losos & Mahler 2010), los *Anolis* en el continente se diversificaron en especies y formas adaptativas que actualmente representan más de la mitad de la diversidad del género (Losos 2009). El estudio de las comunidades de *Anolis* en el continente ha sido mucho menor que en el Caribe (p. ej. Corn 1981, Castro-Herrera 1988, Pounds 1988) y las relaciones entre morfología, ecología y comportamiento en la gran mayoría de las especies aún no han sido cuantificadas.

En Colombia habitan 76 de las 110 especies conocidas para el continente suramericano haciendo al país el más diverso. La mayor diversidad de *Anolis* (aproximadamente 32 especies) en el país se concentra en los bosques húmedos tropicales del Chocó Biogeográfico, valle medio del río Magdalena y la Amazonia. Por otro lado, los *Anolis* son el grupo dominante en las comunidades de lagartijas arborícolas de estos bosques (Moreno-Arias *et al* 2008, Moreno-Arias *et al* 2009). Los bosques que albergan la mayor diversidad de anolinos, son importantes no solo por su alta diversidad biológica sino que biogeográficamente son interesantes porque representan ambientes relativamente independientes, debido al levantamiento de los Andes (Hoorn *et al.* 2010).

A pesar de la alta diversidad del grupo en el país y su importancia en los ensamblajes de lagartijas de bosques húmedos tropicales, el estado de su conocimiento no presenta un buen panorama y los únicos datos que se conocen sobre la ecología de comunidades provienen de un ensamblaje de *Anolis* del Chocó biogeográfico estudiada por Castro-Herrera (1988) y Velasco & Herrel (2007). Además, las únicas hipótesis filogenéticas propuestas: grupo *latifrons* o *Dactyloa* (Castañeda & de Queiroz 2011, 2013; Velasco & Hoyos 2010), incluyen parcialmente las especies de *Anolis* distribuidas en bosques húmedos tropicales de Colombia.

Las razones anteriores hacen que Colombia sea un escenario adecuado para estudiar la radiación ecológica y morfológica de *Anolis* y motivan a plantear las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuáles son las relaciones entre la morfología, uso de microhábitat y comportamiento de las especies de *Anolis* en bosques húmedos tropicales de Colombia? y ¿Cuál es el patrón de diversificación ecomorfológica de los de *Anolis* en bosques húmedos tropicales de Colombia?

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la diversificación morfológica, ecológica y de comportamiento de lagartijas *Anolis* en tres localidades de bosque Húmedo Tropical en Colombia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Caracterizar la morfología, el hábitat estructural y climático, y el tipo de movimiento más frecuente de las especies de *Anolis* en tres localidades de bosque húmedo tropical.

Proponer una hipótesis de relaciones de parentesco del género *Anolis* que incluya las especies de bosque Húmedo Tropical.

Estimar la carga filogenética de la variación en morfología, hábitat estructural y climático, y el tipo de movimiento de las especies de *Anolis* de tres localidades con bosque Húmedo Tropical.

Evaluar la relación entre la morfología, el hábitat estructural y climático, y el tipo de movimiento de las especies de *Anolis* de tres localidades con bosque Húmedo Tropical.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES DE INVESTIGACIÓN

HIPÓTESIS 1. El paradigma ecomorfológico sugiere que la morfología genera ventajas o restricciones al desempeño locomotor y este a su vez condiciona el comportamiento y la ecología de las especies por lo que se espera una estrecha relación entre la morfología, ecología y comportamiento de las especies

PREDICCIÓN. Basado en las similitudes entre morfología - ecología – comportamiento en los *Anolis* (Losos 1990) y teniendo en cuenta los morfotipos definidos por Calderón *et al.* (2010) y las relaciones entre morfología y ecología documentadas por Irschick *et al.* (1997), se espera que los morfotipos más grandes, con más lamelas subdigitales y patas proporcionalmente más cortas, usen perchas más altas y delgadas mientras que los morfotipos más pequeños, con menor cantidad de lamelas y con patas proporcionalmente más largas prefieran perchas a menor altura y más anchas.

HIPÓTESIS 2. Los bosques húmedos del norte de Suramérica (Amazonas, Magdalena y Chocó) han evolucionado de manera relativamente independiente como consecuencia de los procesos de orogenia andina (Antonelli 2010, Hoorn *et al.* 2010), sin embargo la oferta similar de recursos de hábitat estructurales, climáticos y ecológicos similar que ocurre en estos bosques hayan influenciado de forma semejante la la estructuración de las comunidades de anolinos.

PREDICCIÓN 2. Se espera que en la estructura de las comunidades de anolinos de bosque húmedo se presente una distribución, semejante entre localidades, de formas ecológicas y morfológicas que se relacionan con los recursos del hábitat, independientemente de la diferente composición y diversificación de especies entre localidades, sugiriendo un patrón de evolución ecomorfológica convergente entre las comunidades de bosque húmedo.

CAPÍTULO 1
DIVERSIDAD MORFOLÓGICA DE LAGARTIJAS
***ANOLIS* DE COLOMBIA**

Resumen

El género de lagartijas *Anolis* es uno de los más diversos de los vertebrados y es un ejemplo clásico de radiación adaptativa y evolución convergente. Los *Anolis* exhiben gran diversidad de formas asociadas cada una a un microhábitat particular, la evidencia actual sostiene que esta diversidad ha ocurrido gracias a la oportunidad ecológica que le proveyó la innovación morfológica de las lamelas subdigitales, que les permitió explotar eficientemente el nicho arborícola. Mientras que la radiación de las islas del Caribe es ampliamente conocida, con la ocurrida en el continente no pasa lo mismo. Suramérica con 110 especies continentales descritas y Colombia con 69 de ellas, es el país que alberga la mayor diversidad de *Anolis* en el continente americano. A partir de un gran conjunto de datos morfológicos (778 individuos y 59 especies) y una filogenia molecular basada en ADN mitocondrial, analizamos la diversificación morfológica de *Anolis* para el noroccidente de Suramérica. Describimos diez morfotipos definidos por el tamaño corporal, las proporciones de sus miembros posteriores y el número de lamelas subdigitales, los cuales resumen la variedad morfológica de *Anolis* suramericanos. Demostramos que existen morfotipos exclusivos de tierras bajas y de tierras altas (>1000m), que las comunidades de *Anolis* de bosque húmedo tropical están constituidas por los mismos cuatro morfotipos y que los morfotipos se asocian a la historia natural de las especies. A través de la comparación de varios modelos que miden el tempo y modo de evolución y la reconstrucción ancestral de los rasgos morfológicos, evidenciamos que la diversificación –especialmente para rasgos de significancia ecológica, siguió un patrón de radiación adaptativa a través de un paisaje adaptativo con varios picos convergentes. Nuestros resultados muestran que la forma de evolución morfológica de *Anolis* continentales siguió una ruta similar a la radiación de las islas y ponen de manifiesto que la morfología de las especies del continente también se relacionan estrechamente con la historia natural de las especies.

Palabras Clave: Dactyloidae, Evolución convergente, Morfotipos, Radiación Adaptativa, Selección estabilizadora.

Abstract

The genus *Anolis* is one of the most diverse in vertebrates and is a classic example of convergent evolution and adaptive radiation. The anoles exhibit great diversity of forms each one associated with a particular microhabitat, current evidence supports this diversity has occurred thanks to the ecological opportunity that provided the morphological innovation of subdigital lamellae which allowed them to efficiently exploit the arboreal niche. While the radiation from the Caribbean islands is widely known to the continental radiation is different. In mainland South America there are 110 described species and Colombia with 69 of them, is the most diverse country. From a large morphological dataset (778 individuals and 59 species) and a molecular phylogeny based on mitochondrial DNA, we analyzed the morphological diversification of *Anolis* to northwestern South America. We describe ten morphotypes defined by body size, proportions of its hindlimbs and the number of subdigital lamellae, which summarize the morphological diversity northern South American anoles. We show that there are unique morphotypes at lowland and highlands (> 1000m), the communities of tropical rainforest consist of the same four morphotypes, and morphotypes are associated with the natural history of the species. By comparing several models measuring the tempo and mode of evolution, and ancestral reconstruction morphological features, we found that the diversification, in traits with ecological relevance, followed a pattern of adaptive radiation through a landscape with several convergent peaks. Our results show how morphological evolution of continental *Anolis* followed a similar path as radiation in islands also we show that the morphology of the species from mainland is closely related to the natural history of the species.

Keywords: Adaptive Radiation, Dactyloidae, Convergent Evolution, Morphotypes, Stabilizing Selection.

Introducción

Las lagartijas del género *Anolis* son uno de los clados más diversos en los vertebrados con cerca de 400 especies (Uetz & Hošek 2014). La distribución geográfica de los anolinos abarca desde el sur de Estados Unidos, Centroamérica, Islas del mar Caribe y algunas del océano Pacífico (Losos 2009). Los anolinos son fenotípicamente más diversos que otros clados de Iguania y representan el clásico ejemplo de radiación adaptativa (Losos & Miles 2002). Los anolinos han radiado extensamente en especies y formas, tanto en las islas del mar Caribe como en el continente, no obstante la radiación mejor documentada es la del Caribe (Losos 2009). El estudio de la radiación del Caribe ha permitido el desarrollo del concepto de ecomorfo, el cual ejemplifica a grupos de especies morfológicamente adaptadas a microhábitats particulares pero que no necesariamente están relacionadas filogenéticamente (Williams 1972).

Actualmente se reconocen seis ecomorfos que se nombran de acuerdo al microhábitat que utilizan y son: anolinos de hierbas-arbustos, tronco-piso, tronco, ramas, tronco-copa y gigantes de copa (Rand & Williams 1969, Williams 1983). Pero la radiación del Caribe no solamente se destaca por su diversidad fenotípica sino también porque dicha radiación ha ocurrido de forma convergente en especies y comunidades (Williams 1983, Losos *et al.* 1998, Mahler *et al.* 2013) y porque las bases mecánicas de las relaciones entre morfología y ecología han sido fuertemente soportadas por varios estudios (Losos 1990a, Losos 1990b, Losos & Irschick 1996).

La radiación de los anolinos también ha ocurrido en el Centro y Suramérica y es comparable tanto en riqueza como en diversidad fenotípica a la del Caribe. No obstante, la evidencia disponible sugiere que los anolinos han radiado de forma diferente en el continente, posiblemente debido a las diferencias regionales en la disponibilidad de recursos; los regímenes de competencia y depredación; las presiones selectivas y las tasas de diversificación (Irschick *et al.* 1997, Pinto *et al.* 2008, Losos 2009, Schaad & Poe 2010). En términos generales parece ser que los anolinos del continente no muestran la misma ubicación en el espacio morfológico que los ecomorfos del Caribe y solamente existen pocas especies que podrían corresponder a dichos ecomorfos (Irschick *et al.* 1997, Velasco & Herrel 2007, Pinto *et al.* 2008, Schaad & Poe 2010). Adicionalmente, cuando existen semejanzas morfológicas entre las especies de ambas regiones, estas difieren en su ecología (Irschick *et al.* 1997), lo que sugiere que en el continente podrían haberse desarrollado otros ecomorfos (Schaad & Poe 2010).

Colombia es el país con la mayor riqueza de *Anolis* con 76 especies (71 especies exclusivas al continente) de las 110 registradas para el noroeste de Suramérica –Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (Uetz & Hošek 2014). Debido a esa alta diversidad se utilizaron los anolinos distribuidos en la región continental colombiana como modelo para 1) Caracterizar la diversidad morfológica y describir los patrones de evolución morfológica de anolinos continentales, 2) Identificar grupos de especies morfológicamente similares y describir su historia natural y su distribución geográfica en Colombia y 3) Comparar la diversidad morfológica de los anolinos continentales con la de los anolinos del Caribe.

Materiales y Métodos

DATOS MORFOLÓGICOS. Para describir la diversidad morfológica se midieron 778 lagartijas adultas de 59 especies continentales colombianas (N = 1-77 individuos/especies), las cuales representaron el 83.1 % of de la fauna de anolinos continental colombiana y el 52.2 % de la registrada para el noroeste de Suramérica (Tabla S1). 717 individuos provinieron de la colección de reptiles de del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-R) –Universidad Nacional de Colombia, y 61 individuos capturados en vida silvestre. Todos los individuos medidos fueron machos ya que este sexo es el que exhibe mayor variación intraespecífica en los anolinos (Losos 2009). El sexo se determinó por varios atributos: presencia de hemipenis, presencia de saco gular y escamas postanales agrandadas. Se registraron las siguientes medidas morfológicas: la longitud rostro cloaca (LRC), la longitud de la cola (LC), la longitud del brazo (LB), la longitud de la pata (LP), la longitud del tronco (LT), el ancho de la cabeza (ANC), la altura de la cabeza (ALC), el largo de la cabeza (LAC) y el número de lamelas subdigitales en la segunda y tercera falange del cuarto dedo pedial (NL). Todas las medidas fueron realizadas con un calibrador digital con interfaz para computador personal y con una exactitud de 0.01 mm. Las lamelas subdigitales se contaron a través de un estereoscopio.

ANÁLISIS DE LOS DATOS MORFOLÓGICOS. Se calculó el promedio de cada variable por especie y se transformó a Log10 para reducir la magnitud de la varianza entre especies. Para corregir el efecto alométrico se realizó un análisis de regresión lineal entre la LRC y cada una de las variables, posteriormente se retuvieron los residuales de cada regresión. Finalmente, las variables utilizadas en todos los análisis correspondieron a LRC y a los residuales del resto de las variables. Para identificar grupos de especies con morfología similar se efectuó un análisis jerárquico divisivo (Legendre & Legendre 1998). Este método se basa en un análisis de componentes principales seguido de una división de los objetos (para este caso especies) en grupos (para este caso morfotipos) de acuerdo al

valor negativo o positivo de los objetos en el primer componente (Williams 1976), este procedimiento se realizó subsecuentemente hasta obtener grupos de al menos dos especies. Los grupos formados se analizaron por medio de un análisis de funciones discriminantes (AFD) y se evaluaron las diferencias y por lo tanto la existencia de grupos discretos (morfotipos) por medio de las funciones discriminantes significativas y la puntuación de cada morfotipo para cada una de esas funciones. Finalmente, se realizó un segundo AFD para corroborar si existían especies mal clasificadas y así asignarlas correctamente a un morfotipo.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA E HISTORIA NATURAL DE LOS MORFOTIPOS. Para describir la distribución geográfica, se asignó la ocurrencia de los morfotipos en regiones naturales (Figura 1.1). Las regiones naturales fueron definidas por dos criterios, así: 1) Regiones trasandinas (< 1000 msnm en las vertientes occidental y oriental de las cordilleras Occidental y Central, vertiente occidental de la cordillera Oriental, valles interandinos, región caribe y región del Chocó Biogeográfico), región cisandina (< 1000 msnm en la vertiente oriental de la cordillera Oriental, llanos de la Orinoquia y región amazónica) y Andina (> 1000 msnm en los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta), 2) Zona de vida y vegetación dominante en Colombia (1997, 2004) en bosque húmedo tropical, bosque seco tropical, sabana, bosque de niebla, bosque andino, matorral altoandino y páramo. Integrando ambos criterios se definieron las siguientes regiones: Bosques húmedos tropicales trasandinos: norte del Chocó Biogeográfico (NBC), centro del Chocó Biogeográfico (MBC), sur del Chocó Biogeográfico (SBC), valle bajo del río Cauca (LCV) y valle medio del río Magdalena (MMV). Bosques secos del valle alto del río Magdalena (UMV). Bosques secos y sabanas de la planicie del Caribe (CP). Bosques, matorrales y páramos de las cordilleras Occidental (WA), Central (CA) Oriental (EA) y de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM). Sabanas de la Orinoquia (LS). Bosques húmedos tropicales de la Amazonia (ARF) (Figura 1.1).

La ocurrencia de las especies, y por lo tanto los morfotipos, en las regiones naturales se definió a partir de datos de colecciones zoológicas y datos de literatura, mientras que los datos de historia natural fueron recopilados de la literatura (Tabla S1). Se corroboró la identificación de todos los individuos y su sitio de recolección. Los datos de ocurrencia se complementaron con estudios faunísticos de reptiles de Colombia (Lamar, 1987; Bernal-Carlo, 1991; Hernández-Ruz *et al.* 2001; Castaño-Mora *et al.* 2004; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Moreno-Arias *et al.* 2008; Moreno-Arias *et al.* 2009; Medina-Rangel, 2011). Para describir la diferencia en composición de especies entre regiones naturales se calculó el índice de diversidad beta de Whittaker.

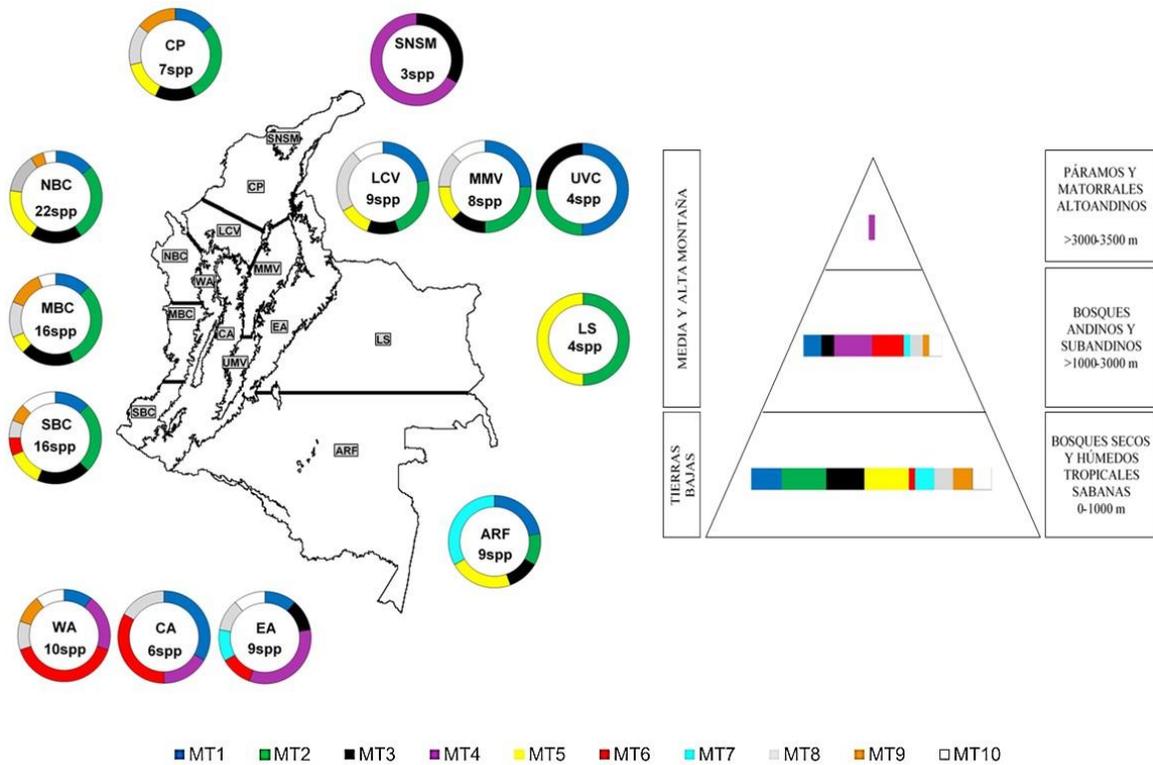


Figura 1.1. Distribución de la diversidad morfológica y específica en trece regiones naturales de Colombia. El tamaño de las barras indica el número de especies. Las regiones están designadas en siglas definidas en el texto.

PATRONES DE DIVERSIFICACIÓN DE LOS MORFOLÓGICA. Las variables utilizadas fueron las mismas que en los análisis anteriores pero los residuales fueron calculados con la función *phyl.resid* del paquete *phytools* para R (Revell 2012). Se construyó una filogenia con 28 especies a partir de secuencias provenientes de GenBank (Tabla S2). Las secuencias correspondieron a un fragmento de ADN mitocondrial que incluyó el gen codificante para la subunidad II de la NADH deshidrogenasa (ND2, 1038 pb), cinco ARN de transferencia (ARNtTrp, ARNtAla, ARNtAsn, ARNtCys, ARNtTyr, 398 pb) y una porción del gen codificante de la subunidad I de la citocromo oxidasa (COI, 30 pb).

Las secuencias fueron alineadas con el programa Clustal X (Thompson *et al.* 1997). Para el alineamiento de las secuencias que codifican los ARNt se incorporó la información de estructura secundaria siguiendo el modelo estructural de Kumazawa & Nishida (1993). Se seleccionó el modelo de evolución para cada una de las estrategias de partición implementadas (gen y codón) con el programa JModeltest 2 (Darriba *et al.* 2012). Los análisis filogenéticos se realizaron con MrBayes 3.2 (Ronquist *et al.* 2012). Se verificó la convergencia visualmente y se evaluó cada estrategia de partición por medio del factor de Bayes, para lo anterior se utilizó el programa TRACER v1.5

(Rambaut & Drummond 2007). Se ejecutaron cuatro corridas independientes con cuatro cadenas de Markov cada una, se utilizaron 20 millones de generaciones con un árbol aleatorio inicial y una temperatura de 0.15, el muestreo de árboles se hizo cada 1000 generaciones.

Para todos los análisis comparativos se utilizó el árbol de consenso estricto, el cual fue ultraméricamente transformado mediante la función *chronos* del paquete *ape* para R (Paradis *et al.* 2004). Para explorar si las especies más cercanas filogenéticamente también eran más cercanas morfológicamente a lo esperado por azar (inercia filogenética: Blomberg & Garland, 2002), se calculó y probó el estadístico *K* de Blomberg *et al.* (Blomberg *et al.* 2003) para cada uno de las variables.

La idea básica del índice es detectar si un conjunto de datos de los terminales se ajusta mejor a la topología conocida y que describe las relaciones de las especies, o a una topología sin inercia filogenética, es decir cuando los terminales no tienen ninguna relación filogenética. Para la prueba de aleatorización, primero se calculan nuevos valores del rasgo teniendo en cuenta la filogenia por medio de una regresión filogenética (Grafen 1989). Posteriormente, se calcula el promedio al cuadrado del error de los datos, teniendo en cuenta la filogenia conocida, y se compara con el promedio al cuadrado del error de los datos generados a partir de permutaciones al azar, teniendo en cuenta una filogenia sin estructura, de tal forma que si el 95% de los datos generados al azar muestran un valor mayor al observado, entonces se rechaza la hipótesis nula de ausencia de inercia filogenética.

Un valor de *K* significativamente menor a uno, indica que las especies cercanas se parecen entre sí menos de lo esperado bajo un movimiento browniano, mientras que si *K* tiene un valor mayor o igual a uno, indica que la semejanza en el rasgo de especies cercanas, es igual o más grande que la esperada en una trayectoria del rasgo bajo movimiento browniano (Blomberg *et al.* 2003). Debido a que valores altos de inercia filogenética pueden ocurrir bajo diferentes tasas y procesos evolutivos (Revell *et al.* 2008), se exploraron algunos modelos evolutivos que podrían describir la variación morfológica de las especies.

Los diferentes escenarios evolutivos se realizaron mediante el paquete para R *surface* (Ingram & Mahler 2013) la prueba y escogencia del mejor escenario para describir la variación morfológica se determinó por medio de la diferencia entre los valores de información (AIC_c) de cada modelo –Los valores de AIC_c para cada modelo se calcularon de acuerdo a la fórmula incluida en Ingram & Mahler (2013). Los escenarios evolutivos estudiados fueron los siguientes:

1. **BM**-Movimiento Browniano (Felsenstein, 1973), este escenario indica que los datos siguen un patrón relacionado con el tiempo y la ancestría compartida por las especies, mostrando que las especies cercanamente relacionadas son las más parecidas morfológicamente debido a que comparten ancestros comunes más cercanos.
2. **EB**-Explosión Temprana (Harmon *et al.* 2010) es un escenario dependiente del tiempo que transforma las tasas evolutivas exponencialmente con la fórmula $R(t) = R(0) * exp^{(a*t)}$, donde R es la tasa evolutiva, a es el parámetro de cambio para la tasa y t el tiempo. Se utilizó un valor de $a=-3$ para transformar el árbol. Este escenario prueba si la tasa de cambio del rasgo se ha desacelerado a través del tiempo, sugiriendo que los mayores cambios en el rasgo ocurrieron en la historia temprana del linaje y por lo tanto que la semejanza entre especies relacionadas es menor a lo que se esperaría bajo un movimiento browniano. Este patrón de tiempo de evolución es el que correspondería al de una radiación adaptativa.
3. **OU**-Selección Estabilizadora bajo el modelo Ornstein-Uhlenbeck, este escenario ejemplifica un proceso de evolución del rasgo hacia un único valor óptimo adaptativo, donde un rasgo X cambia de acuerdo a dos factores a través del tiempo (t): uno determinista – fuerza de selección, y uno estocástico – deriva genética. La fórmula que resume este proceso es $dX(t) = \alpha [\theta - X(t)] dt - \sigma dB(t)$ donde α es la fuerza de selección, θ es el valor del rasgo en su óptimo adaptativo, dB es el sonido blanco que indica que las variables son aleatoriamente independientes y normalmente distribuidas, mientras que σ indica la intensidad de las fluctuaciones aleatorias durante el proceso evolutivo (Butler & King 2004).
4. **SURF**-Surface, este modelo ejemplifica un escenario en el cual la evolución del rasgo ocurre hacia varios valores adaptativos óptimos, convergentes o no. Este método se enmarca en un proceso Ornstein-Uhlenbeck que adiciona paso a paso regímenes de cambio fenotípico, a los cuales les calcula su respectivo valor de verosimilitud, y los compara entre sí por medio del criterio de información de Akaike para escoger el régimen de cambio mejor soportado (esta fase es definida como *forward*). Posteriormente, después de encontrar el mejor régimen de cambio, el método busca cuales óptimos adaptativos podrían ser convergentes, colapsando todos los posibles pares de óptimos y probando el soporte de cada uno de ellos. Al final el método identifica el mejor régimen de óptimos convergentes por medio del criterio de información de Akaike (esta fase se conoce como *backward*).
5. **MORPHfwd** - Morfotipos – Este modelo correspondió a la evolución morfológica hacia diez morfotipos definidos como óptimos adaptativos. Se definió para cada especie el morfotipo hallado en el AFD. Para asignar el morfotipos de cada nodo, se estimó el morfotipo más

probable por medio de una reconstrucción ancestral con máxima verosimilitud con la función *ace* del paquete *ape* para R (Paradis *et al.* 2004). Este escenario puso a prueba si la evolución morfológica siguió una ruta de mediada por selección estabilizadora hacia diez picos adaptativos (morfotipos).

6. **MORPHbwd** - Morfotipos convergentes – Este modelo correspondió a la identificación de morfotipos (óptimos adaptativos) convergentes en el escenario *MORPHfwd* que describieran la evolución morfológica, y se ejecutó con la función *surfaceBackward* del paquete para R, *surface* (Ingram & Mahler 2013). Este escenario puso a prueba si la evolución morfológica siguió una ruta mediada por selección estabilizadora hacia varios picos adaptativos (morfotipos) convergentes.

Los escenarios **BM**, **EB**, **OU** y **MORPHfwd** se ejecutaron con la función *startingModel* del paquete *Surface* para R (Ingram & Mahler 2013).

COMPARACIÓN ENTRE MORFOTIPOS CONTINENTALES Y ECOMORFOS DE LAS ISLAS DEL CARIBE. Los datos para la comparación correspondieron a las variables LRC y los residuales obtenidos de las regresiones entre LC, LB, LP y NL contra LRC. Los datos para las especies del Caribe fueron tomados de Losos (1990) y Losos (1992). Las diferencias morfológicas entre morfotipos y ecomorfos se estudiaron bajo dos enfoques:

1. Un análisis de funciones discriminantes asumiendo que las especies son unidades independientes, es decir que no se tuvieron en cuenta las relaciones filogenéticas de las especies. En este análisis se utilizaron las 59 especies del continente y 27 del Caribe las cuales representaron los seis ecomorfos que se encuentran en esa última región. Los grupos definidos *a priori* para la clasificación fueron los diez morfotipos.
2. Un análisis de búsqueda de fenotipos convergentes entre los morfotipos y ecomorfos utilizando las relaciones filogenéticas de las especies. Para este análisis se utilizaron los residuales de las variables calculados con la función *phyl.resid* del paquete *phytools* para R (Revell 2009). La filogenia utilizada provino de Gamble *et al.* (2013) pero fue modificada al podar las especies para las cuales no se tenían datos morfológicos. Este análisis incluyó 27 especies del continente y 26 del Caribe. La búsqueda de convergencia entre morfotipos y ecomorfos se realizó por medio de la función *surfaceBackward* del paquete *surface* para R (Ingram & Mahler, 2013) sobre el modelo original, donde las especies se asignaron previamente a alguno de los diferentes morfotipos o ecomorfos.

Resultados

DIVERSIDAD MORFOLÓGICA. Se obtuvieron 21 grupos de especies usando el agrupamiento divisivo, sin embargo estos grupos fueron colapsados a diez grupos al aplicar el AFD. Estos grupos correspondieron a grupos de especies morfológicamente similares, morfotipos (Figura 1.2). Los morfotipos más diversos fueron MT1 y MT3 con ocho especies cada uno, y los menos diversos fueron MT7 y MT9 con apenas cuatro y tres especies respectivamente. El número de especies para los morfotipos restantes, varió desde cinco a siete especies.

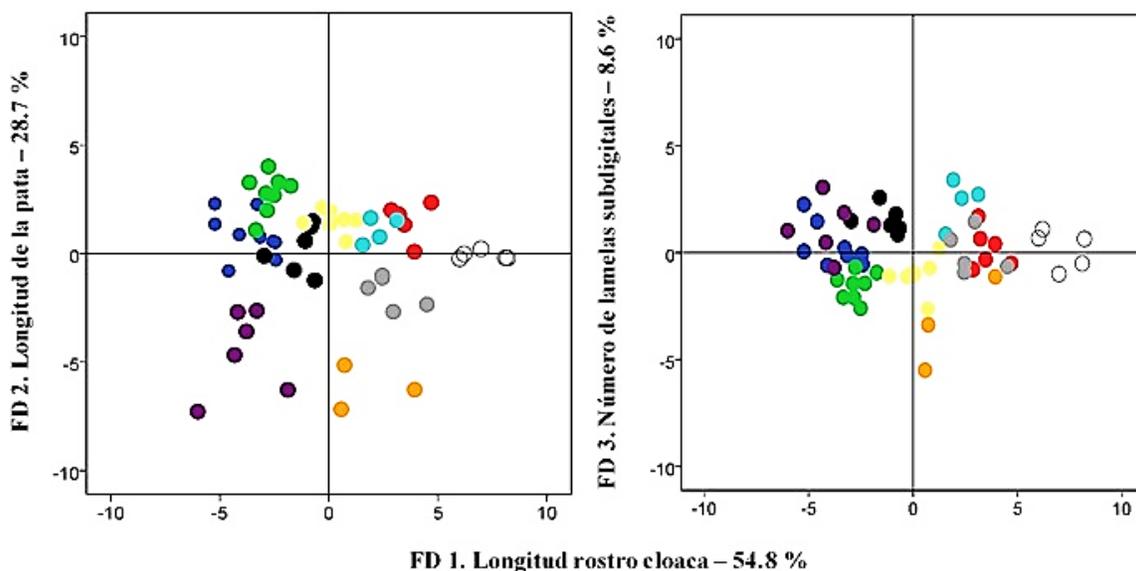


Figura 1.2. Ubicación de las especies de acuerdo con las puntuaciones en las primeras tres funciones discriminantes. Azul: MT1, verde: MT2, negro: MT3, violeta: MT4, amarillo: MT5, rojo: MT6, cian: MT7, gris: MT8, naranja: MT9, blanco: MT10.

Con el AFD se encontró que los morfotipos fueron significativamente diferentes sobre la base de su puntuación en cuatro funciones discriminantes (FD1 Δ Wilks = 0.001, $p < 0.01$ - FD2 Δ Wilks = 0.08, $p < 0.01$ - FD3 Δ Wilks = 0.069, $p < 0.01$, FD4 Δ Wilks = 0.220, $p < 0.01$) (Figura 1.2). Las tres primeras funciones contabilizaron el 92.1 % de la variación y se correlacionaron respectivamente con la longitud rostro cloaca, la longitud de la pata y el número de lamelas subdigitales. La cuarta función apenas contabilizó el 4.4 % de la variación, la cual estuvo correlacionada con la longitud de la cola (Figura 1.2).

Los morfotipos fueron diferentes en tamaño ($F = 45.35$, $p < 0.05$). Los anolinos de tamaño pequeño correspondieron a los morfotipos desde MT1 a MT5 los cuales exhibieron una LRC menor a 60 mm.

Los anolinos de tamaño grande correspondieron a los morfotipos MT6, MT7 y MT8; los cuales exhibieron una LRC entre 60 y 90 mm. Por último los morfotipos MT9 y MT10 que incluyeron especies gigantes de anolinos con una LRC mayor a 90 mm (Tabla S1). La longitud de la cola también fue significativamente diferente entre morfotipos ($F = 3.88, p = 0.01$). Las especies con cola más corta pertenecieron al MT4 y se caracterizaron por una cola con una longitud menor a 1.5 veces su longitud rostro cloaca. Las especies de los morfotipos MT2, MT3, MT5 y MT7 exhibieron una cola con una longitud entre 1.5 a 2 veces su longitud rostro cloaca, mientras que las especies de los morfotipos MT1, MT6, MT8, MT 9 y MT10 se caracterizaron por tener una cola de longitud dos veces más larga que su longitud rostro cloaca (Tabla S1).

De igual forma, los morfotipos mostraron diferencias en la longitud de las extremidades (Longitud del brazo: $F=10.59, p < 0.01$; longitud de la pata: $F = 26.39, p < 0.01$). Las especies de los morfotipos MT2, MT3, MT5, MT6 y MT10 exhibieron brazos más largos que el 40 % de su longitud rostro cloaca; especies con una longitud de brazos intermedia ($< 40 \%$ y $> 35 \%$) pertenecieron a los morfotipos MT1, MT7, MT8 y MT9. Las especies con brazos más cortos ($< 35 \%$) pertenecieron al morfotipo MT4 (Tabla S1). Con relación a la longitud de las patas, la mayoría de especies (MT1, MT3, MT7, MT8 y MT9) presentaron patas entre el 60 % y el 80 % de la longitud rostro cloaca, las especies con patas más largas ($> 80 \%$) pertenecieron a los morfotipos MT2, MT5, MT6 y MT10. Mientras que las especies del MT4 exhibieron patas cortas ($< 50 \%$) (Tabla S1). Se evidenciaron diferencias en el número de lamelas subdigitales ($F=9.37, p<0.01$). Las especies con pocas lamelas subdigitales con relación al tamaño corporal pertenecieron a los morfotipos MT1, MT2, MT5, MT6, MT8 y MT9 (Tabla S1). No se encontraron diferencias significativas ni en la longitud del tronco relativa a la LRC ($F = 1.59, p = 0.143$) ni en las dimensiones de la cabeza relativas a la LRC (ANC: $F = 0.66, p = 0.74$; ALC: $F = 1.07, p=0.41$; LAC: $F = 0.658, p = 0.74$).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA E HISTORIA NATURAL DE LOS MORFOTIPOS. Se encontraron siete morfotipos compartidos entre tierras bajas y altas, los morfotipos MT2 y MT5 fueron exclusivos a tierras bajas mientras que MT4 fue exclusivo a tierras altas (Figura 1.1). Al comparar solamente tierras bajas, el morfotipo MT7 fue exclusivo a bosques húmedos de la región Cisandina mientras que las especies del morfotipo MT10 fueron exclusivas a bosques húmedos trasandinos. En los bosques andinos, bosques de niebla y matorrales altoandinos de las regiones WA, CA y EA se encontraron cuatro morfotipos mientras que en páramos solamente se encontraron representantes del morfotipo MT4 (Figura 1.1).

En los bosques húmedos trasandinos se encontró la mayor diversidad de morfotipos (90 %) mientras que en los bosques cisandinos se encontró apenas el 50 % de los morfotipos. En regiones secas, como bosques y sabanas, se encontró el 60 % de la diversidad de morfotipos. En las tierras altas, la región EA mostró la mayor diversidad de morfotipos (70 %) entre las regiones de los Andes (Figura 1.1). Predominó un alto recambio de especies entre regiones, la media de valores de diversidad Beta entre las regiones naturales fue alta (0.85), entre regiones de tierras bajas y entre regiones de tierras altas la diversidad beta también fue alta con valores promedio de 0.69 y 0.97, respectivamente (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Comparación de la diversidad Beta entre trece regiones naturales de Colombia. En negrita los valores (> 0.6) que reflejan un alto recambio de especies entre regiones.

	MBC	SBC	LCV	MMV	ARF	UMV	CP	LS	WA	CA	EA	SNSM
NBC	0.26	0.47	0.42	0.53	0.94	0.77	0.59	0.92	1.00	1.00	1.00	1.00
MBC		0.25	0.60	0.75	1.00	0.90	0.74	1.00	0.92	1.00	1.00	1.00
SBC			0.76	0.83	1.00	1.00	0.83	1.00	0.92	1.00	1.00	1.00
LCV				0.18	0.89	0.54	0.25	0.85	1.00	1.00	1.00	1.00
MMV					0.88	0.50	0.20	0.83	1.00	1.00	1.00	1.00
ARF						0.85	0.88	0.38	1.00	1.00	1.00	1.00
UMV							0.45	0.75	1.00	1.00	0.85	1.00
CP								0.82	1.00	1.00	1.00	1.00
LS									1.00	1.00	1.00	1.00
WA										0.50	0.89	1.00
CA											0.73	1.00
EA												1.00

Los anolinos de los morfotipos MT2 y MT5 prefieren estratos vegetales bajos. Las especies del morfotipo MT2 usan más frecuentemente el piso y herbáceas o arbustos de bajo porte mientras que las especies del morfotipo MT5 se pueden encontrar en troncos de árboles pero en alturas por debajo de los dos metros (Tabla S1). Las especies de los morfotipos MT1, MT4 y MT6 prefieren estratos intermedios de la vegetación como el sotobosque y aunque puede encontrarse en herbáceas (MT1), prefieren ramas y troncos de arbustos (Tabla S1).

Las especies de los morfotipos MT3, MT7, MT8 y MT10 son habitantes de los estratos vegetales más altos, desde el sotobosque al dosel, y son frecuentes usuarios de troncos y ramas de árboles o arbustos (MT8) (Tabla S1). Las especies del morfotipo MT9 mostraron diferentes características, *A. fraseri* muestra preferencias de microhábitats a las especies del MT10 mientras que *A. mirus* y *A. onca* muestran semejanzas con las especies del morfotipo MT6, sin embargo *A. onca* puede usar frecuentemente el suelo (Tabla S1).

PATRONES DE DIVERSIFICACIÓN DE LOS MORFOLÓGICA. La estrategia sin particiones presentó un mayor soporte (lnL 21.201,6, Factor de Bayes: 0) que las otras para describir las relaciones filogenéticas de las especies (partición por gen: lnL 21207.1, Factor de Bayes: -11.03; partición por codón: lnL 21.399.4, Factor de Bayes: -395.5). El árbol obtenido fue totalmente resuelto y mostró los principales clados (*Dactyloa* y "Norops") con un alto soporte (Figura 1.3) así como los clados *Phenacosaurus*, *Occidental* y *latifrons* sugeridos por Castañeda & de Queiroz (2011).

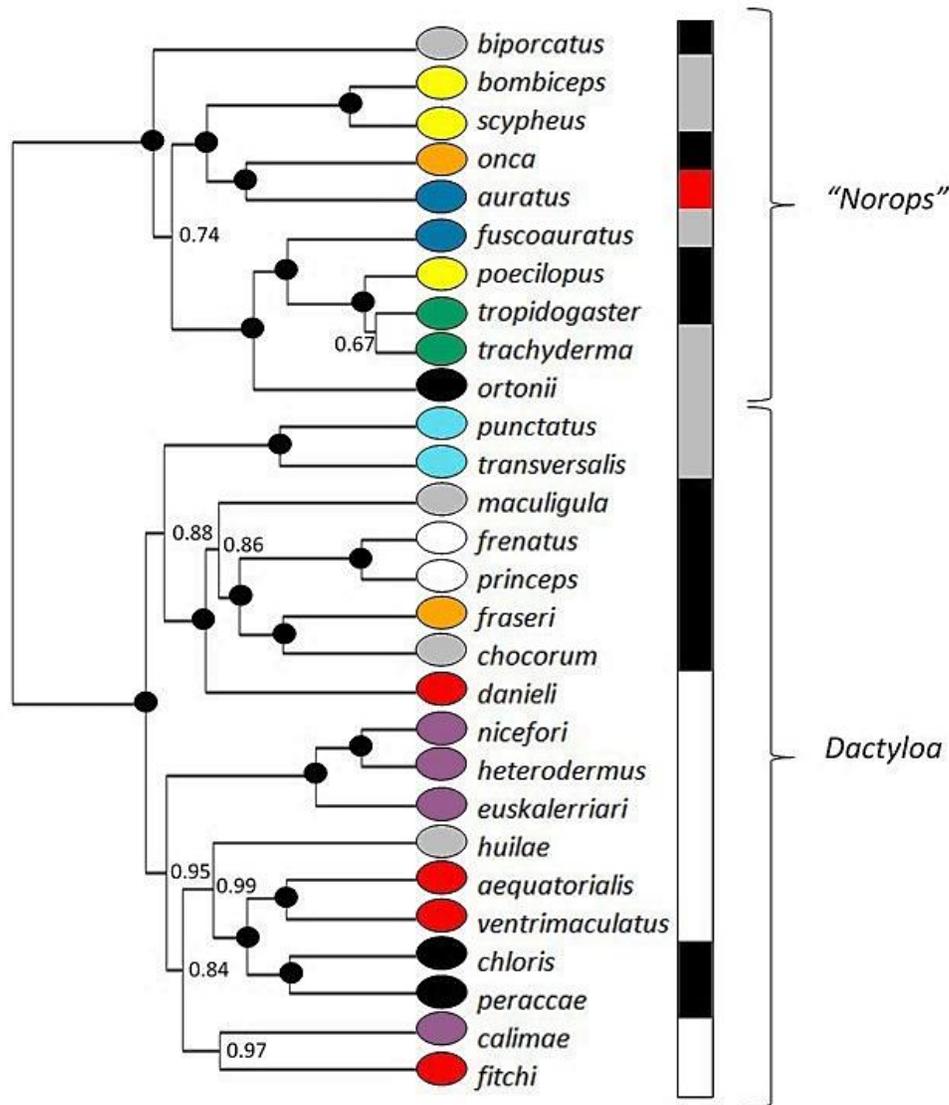


Figura 1.3. Árbol de consenso estricto que describe las relaciones filogenéticas de 28 especies de anolinos continentales colombianos. Valores en los nodos indican probabilidades posteriores (PP), círculos negros en los nodos son PP = 1. 0. El color de los óvalos en los terminales representa los mismos morfotipos que en las figuras previas. La barra indica la principal distribución geográfica: andina (blanco), cisandina (gris), trasandina (negro) y amplia (rojo). "Norops" y *Dactyloa* son los principales clados de *Anolis*

La mayoría de rasgos morfológicos mostraron un valor significativo de dependencia filogenética (LRC: $K = 1.05$, $p = 0.001$; LC: $K = 0.97$, $p = 0.001$; LB: $K = 1.13$, $p = 0.001$; LP: $K = 1.22$, $p = 0.001$; LT: $K = 0.75$, $p = 0.038$; NL: $K = 1.01$, $p = 0.001$) y solamente tres rasgos no mostraron dependencia filogenética (ANC: $K = 0.72$, $p = 0.085$; ALC: $K = 0.48$, $p = 0.780$, LAC: $K = 0.43$, $p = 0.911$). El escenario mejor soportado que describió la evolución de la diversidad morfológica en los anolinos colombianos fue MORPHbwd. Este escenario evidenció la presencia de cuatro picos adaptativos con tres de ellos convergentes, a través de diez regímenes de cambio. Dos regímenes correspondieron a los morfotipos MT4 y MT8 y los otros dos a los grandes clados "*Norops*" y *Dactyloa* (Figura 1.4). El resto de escenarios presentaron un débil soporte comparado con MORPHbwd, OU ($\ln L = 1139$, $\Delta AIC_c = 94.2$), BM ($\ln L = 1132$, $\Delta AIC_c = 62.4$) y EB ($\ln L = 1111.4$, $\Delta AIC_c = 125$).

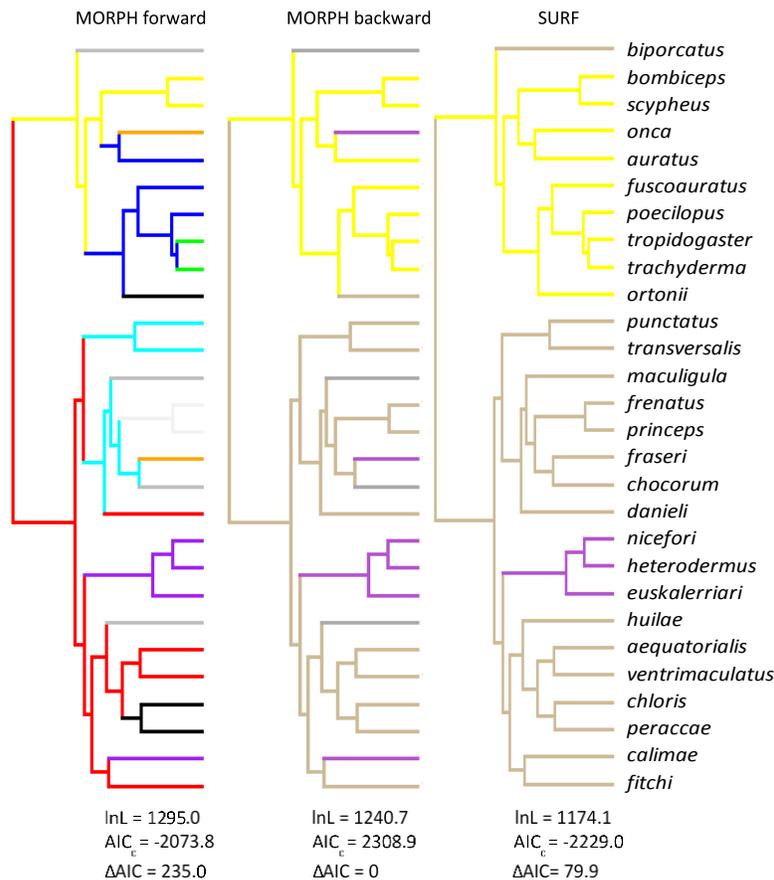
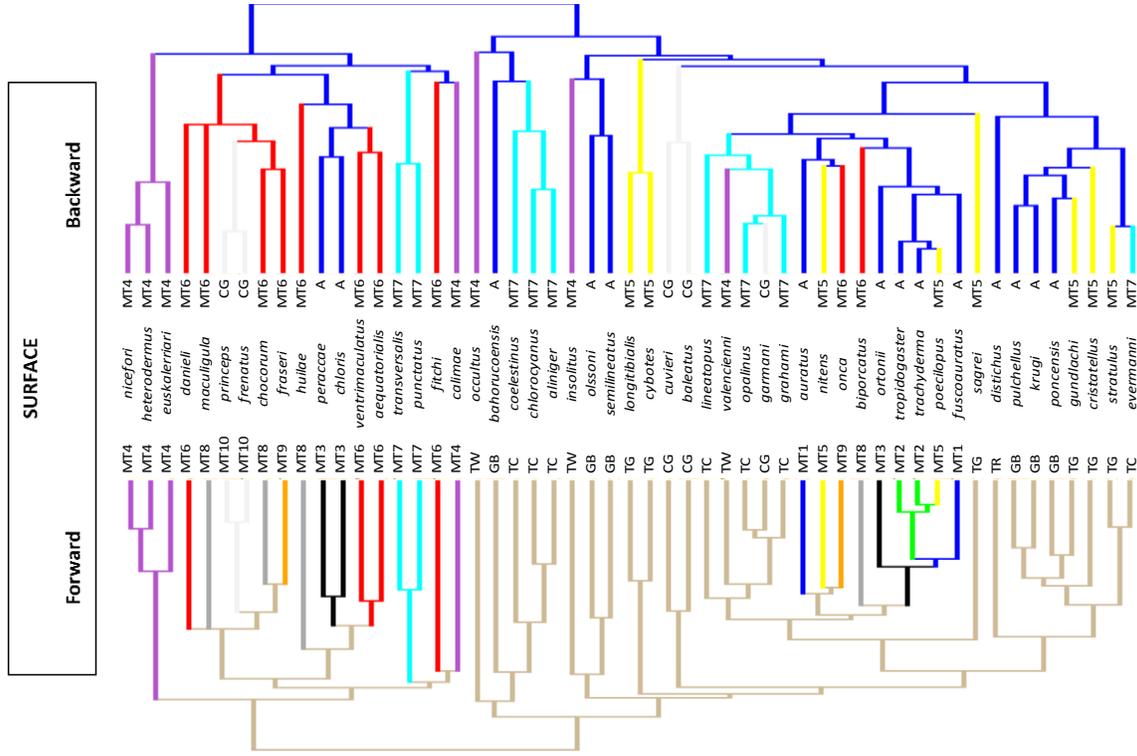
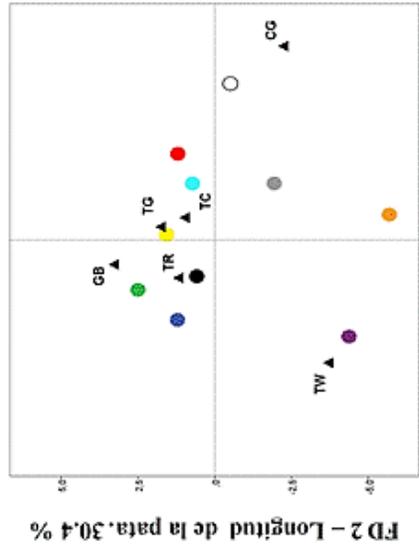


Figura 1.4. Escenarios evolutivos con mejor soporte para describir la evolución morfológica de los anolinos continentales. Los colores indican los mismos morfotipos que en las figuras previas, excepto MT10 que se muestra en gris claro, el color camel no representa un morfotipo adicional.

COMPARACIÓN ENTRE MORFOTIPOS CONTINENTALES Y ECOMORFOS DE LAS ISLAS DEL CARIBE. Las tres primeras funciones discriminantes, en el análisis discriminante sin corrección filogenética, representaron el 97 % de la variación morfológica (FD1: Δ Wilks = 0.002, $p < 0.01$ - FD2: Δ Wilks = 0.02, $p < 0.01$ - FD3: Δ Wilks = 0.17, $p < 0.01$). La primera función se correlacionó con la longitud rostro cloaca, la segunda con la longitud de la pata y la tercera con el número de lamelas subdigitales (Figura 1.5). Cuatro y dos especies de ecomorfos de hierba-arbusto en los morfotipos MT1 y MT5, respectivamente. Cuatro y tres especies de ecomorfos tronco y copa se clasificaron en los morfotipos MT7 y MT3, respectivamente. Cinco y dos especies de tronco y piso fueron clasificadas en los morfotipos MT5 y MT3. Todas las especies de los ecomorfos de tronco, de ramitas y gigantes de copa se clasificaron en los morfotipos MT3, MT4 y MT10, respectivamente. Se identificaron seis fenotipos convergentes entre ecomorfos y morfotipos ecomorfos así (Figura 1.5): *Anolis* gigantes de copa con MT10, *Anolis* de ramas con MT4, *Anolis* tronco - piso con MT5, *Anolis* de tronco - copa con MT7. Para las especies de los morfotipos MT6, MT8 y MT9 no se encontró ningún ecomorfo similar, mientras que las especies de hierba - arbusto, tronco - piso, MT1, MT2 y MT3 se agruparon en un solo fenotipo.



AFD – Sin corrección filogenética



FD 1 – Longitud rostro cloaca. 56.7 %

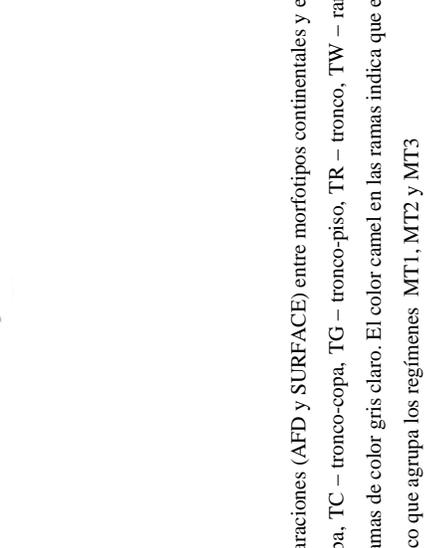


Figura 1.5. Comparaciones (AFD y SURFACE) entre morfotipos continentales y ecomorfos del Caribe. Ecomorfos: CG – gigante de copa, GB – arbusto-hierba, TC – tronco-copa, TR – tronco-piso, TW – tronco, TW – ramas. Los colores indican los mismos morfotipos que en figuras previas, excepto MT10 que en el árbol está representado por ramas de color gris claro. El color camel en las ramas indica que esas especies no fueron asignadas previamente a ningún grupo. El color azul en el árbol Backward muestra un régimen morfológico que agrupa los regímenes MT1, MT2 y MT3

Discusión

Los anolinos continentales representan más de la mitad de la radiación de *Anolis* (Losos 2009) y las especies estudiadas aquí abarcan el 30% de las especies continentales. La diversidad evaluada en este estudio proviene de la mayoría de hábitats del noroeste de Suramérica con diferentes regímenes climáticos, altitud y vegetación donde los anolinos habitan. Por lo que nuestros resultados constituyen una buena medida de la diversidad morfológica de *Anolis* de Suramérica y posiblemente también de Centroamérica. En general se afirma que la diversidad morfológica de *Anolis* continentales colombianos se resume en diez morfotipos, definidos principalmente por su tamaño corporal y en segundo lugar por su forma del cuerpo, vista como las proporciones de las extremidades, la cola y el número de lamelas subdigitales.

La variación morfológica encontrada aquí se asemeja a la de comunidades del Chocó Biogeográfico (Velasco & Herrel 2007) y de las Indias Occidentales (Losos 1992), donde la variación morfológica se explica principalmente por el tamaño corporal y en segundo lugar por la forma del cuerpo, lo que significa una estructura similar entre comunidades isleñas y continentales. Esta semejanza no es sorprendente ya que esos rasgos juegan un papel importante en la organización de comunidades de *Anolis* y porque definen el microhábitat usado por una especie (Schoener 1968, Williams 1972, Roughgarden 1974). Las diferencias en el tamaño y forma del cuerpo promueven la coexistencia, porque unas u otras características restringen a las especies a explotar un recurso específico. De esta manera, el tamaño del cuerpo se relaciona con el tamaño de las presas y la altura de la percha, mientras que la proporción de las extremidades se relaciona estrechamente con el tipo de percha y el comportamiento para la captura de presas (Losos, 1990a, 1990b, 1992). Adicionalmente, esos rasgos en conjunto restringen el rendimiento locomotor en hábitats estructurales específicos pero también la forma de interactuar con otras especies de *Anolis*, por lo que nuestros resultados apoyan y suman evidencia en que la variación morfológica también es un factor importante en la estructuración de los anolinos continentales.

En cuanto a la diversidad morfológica encontrada, parece ser que es más alta que en las Antillas, si solamente se tienen en cuenta los seis ecomorfos típicos originalmente descritas para las islas. No obstante, allí también existen muchas especies reconocidas como ecomorfos únicos: los falsos camaleones, los terrestres, semiacuáticos, moradores de paredes de rocas y anolinos de cavernas (Losos 2009), por otra parte Mahler *et al.* (2013) encontraron quince picos adaptativos (morfotipos) que ocurren en las Indias Occidentales y que incluyen los ecomorfos únicos. Es posible que nuestros

datos estén sugiriendo una diversidad morfológica en el continente más alta o por lo menos similar a la del Caribe, ya que a pesar que las filogenias utilizadas incluyeron apenas 28 y 54 especies y 9 y 4 rasgos, respectivamente, se detectaron diez morfotipos, mientras que Mahler *et al.* (2013) con 100 especies y once rasgos detectaron quince morfotipos.

Adicionalmente, el hecho de no haber podido identificar completamente los diez morfotipos definidos inicialmente por restricciones en los datos, sugiere que al aumentar tanto el número de rasgos así como la inclusión de más especies aumente la diversidad morfológica en el continente. Por lo tanto es necesaria la inclusión de otras especies continentales así como las de algunas islas oceánicas del Pacífico que pudiesen representar formas únicas, por ejemplo *A. agassizi* un anolino habitante de zonas rocosas de la Isla Malpelo para realizar una comparación lo más aproximada entre las radiaciones continental y caribeña.

Podría pensarse, entonces, que en este estudio se esté subestimando la variación morfológica real de la radiación continental, pero diez morfotipos en 59 especies es un número muy respetable. Adicionalmente, al juntar nuestras líneas de evidencia (una filogenia con pocos taxones pero con muchos rasgos y una filogenia con más especies pero menos rasgos) surgen cuestiones interesantes: en primer lugar, se identificó a un modelo de varios óptimos adaptativos como el escenario más probable para explicar la variación morfológica. En segundo lugar, nuestro análisis evidenció la naturaleza convergente de la diversidad morfológica de los anolinos continentales. Y en tercer lugar, algunos morfotipos coincidieron con ecomorfos Caribe, lo que sugiere que al menos algunos factores pueden estar actuando de forma similar en ambas regiones. Por último, hay al menos dos regímenes morfológicos exclusivos al continente.

COMPOSICIÓN MORFOLÓGICA DE LAS COMUNIDADES DE *ANOLIS* DE COLOMBIA. La composición morfológica entre regiones mostró un patrón interesante: existen morfotipos compartidos entre sitios con tipos de vegetación y altitud similares, a pesar de un gran recambio de especies entre ellos. Las comunidades de *Anolis* de Colombia pueden agruparse de acuerdo con la elevación y el tipo de vegetación predominante: en comunidades de bosques de tierras bajas, de bosques montanos, de sabanas y de páramos.

Los bosques de tierras bajas incluyen tanto bosques secos con menos de 1800 mm de precipitación y vegetación caducifolia como bosques húmedos con precipitaciones mayores a 1.800 mm y vegetación siempreverde. A pesar de las diferencias climáticas entre esos tipos de bosque, la estructura de la

vegetación ofrece los mismos elementos estructurales en diferentes estratos donde habitan los *Anolis*: hojarasca; plantas herbáceas; arbustos y arbolitos, y árboles. Debido a que los anolinos son en su mayoría lagartos arborícolas, queda claro porque los bosques albergan la mayor diversidad taxonómica y morfológica, con la excepción de los bosques secos de la cuenca alta del río Magdalena. Y sin importar las diferencias en riqueza y composición entre los bosques húmedos trasandinos y cisandinos, todos están configurados como mínimo por un grupo de cuatro morfotipos MT1, MT2, MT5 y MT3, los cuales se asocian cada estrato vegetal.

Algunas regiones de tierras bajas muestran particularidades en la composición morfológica. En localidades de SBC se puede encontrar a *A. fasciatus* la cual es una especie del morfotipo MT6 que es predominantemente montano. La ocurrencia de morfotipos de montaña en los bosques de tierras bajas, especialmente en el Chocó Biogeográfico, ocurre principalmente porque el límite inferior de los bosques montanos en la vertiente occidental de la cordillera occidental, traspasa el límite superior de la zona tropical (1000 msnm), permitiendo la presencia de algunas especies de tierras altas. Por otra parte, los bosques amazónicos además de poseer especies de los morfotipos típicos de bosques húmedos poseen un morfotipo exclusivo: MT7. Las especies de este morfotipo, tienen una distribución netamente cisandina (clado Oriental de *Dactyloa*; Castañeda & de Queiroz, 2011) y un origen amazónico (Prates *et al.* 2014).

Otras comunidades morfológicamente diversas corresponden a las de los bosques de niebla y bosques andinos. Estas comunidades, generalmente están compuestas por mínimo tres especies coexistiendo en la misma localidad (p. ej. Hernández-Ruz *et al.* 2001, Molina-Zuluaga & Gutiérrez-Cárdenas, 2007, Caicedo-P *et al.* 2006, Moreno-Arias *et al.* 2009). En los bosques montanos también ocurre la misma oferta de elementos estructurales para los anolinos y asimismo los morfotipos que se encuentran en estas comunidades se asocian a los estratos de la vegetación. Las especies de los morfotipos MT10 y MT3 usualmente alcanzan el dosel mientras que las especies de los morfotipos MT4 y MT6 son habitantes del sotobosque y las del morfotipo MT1 del estrato herbáceo. Sin embargo en estos bosques no se registran morfotipos que usan el estrato rasante como la hojarasca, lo que sugiere un factor restrictivo en esos estratos. Es posible que la temperatura en la hojarasca de los bosques montanos sea más baja que la de los bosques tropicales debido a la altitud y una menor insolación debida a la niebla, haciendo que la termorregulación sea muy costosa en ese estrato del bosque.

Las regiones con menor diversidad morfológica son los páramos, matorrales altoandinos y sabanas. La zona de vida paramuna ocurre por encima de los 3200 msnm donde predominan pastos en el estrato rasante, especies de *Espeletia* en el estrato herbáceo y formaciones arbustivas tipo matorral. En estos ambientes solamente habitan especies del morfotipo MT4. En las tierras altas los páramos son los ambientes más extremos, no solo por la altitud que representa un factor restrictivo para los reptiles sino porque diariamente la temperatura e insolación son altamente fluctuantes y además se presenta estrés hídrico. Por lo tanto la reducción drástica en la riqueza en *Anolis* es posible que se asocie con filtros abióticos que afectan su capacidad de termorregulación, mientras que la reducción de la diversidad morfológica se asocie más con filtros bióticos como las características fisionómicas de la vegetación y los regímenes de depredación.

Por otra parte, en los ambientes de sabana predominan las formaciones de pastos mientras que las formaciones boscosas como bosques riparios y palmares se restringen a las riberas de las fuentes de agua o a depresiones donde se mantiene el agua. No obstante la disponibilidad de todos los estratos en los ambientes de sabana, solamente se registran especies de los morfotipos MT1 y MT5, los cuales son habitantes de los estratos más bajos. Las sabanas quizás son los ambientes más extremos para los anolinos, ya que la precipitación es supremamente alta en la época de lluvias pero casi ausente en la época seca, lo que genera un estrés hídrico durante todo el año. Adicionalmente, la vegetación también se muestra como un recurso limitado porque además de ser escaso está restringido a fuentes de agua permanentes.

Evidencia de estudios recientes muestra que los filtros ambientales, como la altitud y el clima, son determinantes importantes de la estructura ecomorfológica de las comunidades de *Anolis* (Wollenberg *et al.* 2014), ya que estos filtros afectan los nichos ambientales que restringen funcionalmente a las especies, lo que genera una distribución discontinua de los grupos de especies que coexisten. En términos generales, este patrón podría ser aplicado para describir las diferencias en composición entre comunidades de tierras bajas y altas de Colombia. Es posible que la ausencia de especies de los morfotipos MT2 y MT5 en tierras altas se relacione con un bajo desempeño de termorregulación para morfotipos terrestres debido a la menor disponibilidad del recurso térmico. Sin embargo este último aspecto es una idea que aún está por evaluar.

Como se mencionó anteriormente las tierras altas son climáticamente extremas, y en ese sentido es de esperar que las especies de estos ambientes exhiban adaptaciones o comportamientos que les permitan subsistir en esos ambientes. Los anolinos de tierras altas generalmente poseen escamas

heterogéneas en tamaño y relativamente más grandes que las de tierras bajas, lo que les permite ser más eficientes al enfrentarse al estrés hídrico. Asimismo, es interesante que los anolinos exclusivos de tierras altas (MT4) muestren una morfología y comportamiento extremos. Estas especies preferencialmente utilizan ramitas o perchas muy delgadas y se mueven mucho más lento que otras especies, esto como consecuencia de sus extremidades muy cortas. La presencia de formas de estas características podría ser también explicada por filtros ambientales, bióticos, como la depredación. Esta interacción podría estar jugando un rol importante en la selección de algunos rasgos morfológicos en los *Anolis* de alta montaña. Es posible que los movimientos lentos, originados como consecuencia de patas cortas, también haya sido una ventaja al ser quizás la mejor estrategia para evadir depredadores como las aves que responden a movimientos rápidos. Esta idea se refuerza con el hecho de que virtualmente la mayoría de depredadores diurnos de las lagartijas de alta montaña son aves, mientras que los depredadores como serpientes arborícolas están apenas representados por *Chironius monticola*.

HISTORIA NATURAL DE LOS MORFOTIPOS. Varios estudios señalan las relaciones entre morfología, ecología y comportamiento (Miles & Ricklefs 1984, Pianka 1986). En *Anolis*, algunos rasgos morfológicos se traducen en capacidades locomotoras y esas capacidades definen en gran parte el uso de hábitat de una especie en particular (Losos 1990). Los anolinos son un ejemplo de las relaciones ecomorfológicas que permitieron el desarrollo del concepto de ecomorfo (*sensu* Williams 1972). Debido a la evolución de las lamelas subdigitales, los anolinos dominaron el nicho arborícola pero también llegaron a diversificarse en formas semiacuáticas (Losos 2009). Los anolinos colombianos no son la excepción y entre los morfotipos hallados en este estudio, seis son arborícolas y cuatro son semiarborícolas, mientras que las formas semiacuáticas aparecieron distribuidas en los morfotipos MT2, MT5 y MT8.

A pesar que la historia natural de la mayoría de especies continentales es todavía desconocida, se encuentran algunas concordancias en la ecología de morfotipos y ecomorfos, lo que permite hacer algunas inferencias sobre la asociación entre morfología y uso de hábitat. Los anolinos gigantes (MT10) y algunos del MT7 usan mayoritariamente troncos de árboles grandes y alcanzan los estratos más altos del bosque. Se ha sugerido que *A. frenatus* y *A. punctatus* parecen ser ecológicamente similares a los gigantes de copa de las islas del Caribe (Irschick *et al.* 1997). Los resultados presentados aquí soportan la afirmación para las especies del MT10, sin embargo *A. punctatus* (MT7) no es lo suficientemente grande para ser considerado un anolino gigante, además este morfotipo se emparejó en el mismo pico adaptativo de los anolinos de tronco y copa de las islas. Esta última

concordancia podría indicar indirectamente la ausencia de gigantes de copa en la Amazonia, ya sea porque la diversificación a formas más grandes fue restringida por la presencia temprana de lagartijas grandes como *Plica plica* y *Uracentron flaviceps*, los cuales también usan troncos de árboles grandes en los estratos más altos del bosque (Vitt *et al.* 1997, obs. pers 2014).

Varias especies del MT8 y MT6 usan troncos y ramas de arbustos y arbolitos desde el sotobosque hasta el dosel, sin embargo las especies del MT6 parecen ser más comunes entre el sotobosque y el estrato herbáceo. Estos morfotipos, aparentemente no tienen contraparte en las especies del Caribe, no obstante algunas como *A. biporcatus* y *A. chocorum* se han reconocido como gigantes de copa (Losos 2009, Castro-Herrera 1988). Los anolinos pequeños del MT3 habitan tierras bajas y utilizan troncos de árboles desde el sotobosque hasta el dosel (Tabla S1). En términos ecológicos, *A. anchicayae*, *A. chloris* y *A. peraccae* se asemejan a las especies del ecomorfo tronco-copa. Por otra parte *A. ortonii* y *A. pentaprion* fueron reconocidos como ecomorfos de tronco-copa y de ramas, respectivamente (Irschick *et al.* 1997, Losos 2009). No obstante, los datos de uso de hábitat obtenidos recientemente para estas especies y para *A. sulcifrons* (Capítulo 2 de este mismo documento) sumado al patrón liquenoso de coloración dorsal que muestran estas lagartijas, indican que estas especies tienen una mayor semejanza al ecomorfo de tronco que al de tronco-copa.

Las especies del morfotipo MT4 son exclusivas a la media y alta montaña, generalmente usan ramas delgadas desde el sotobosque hasta el dosel (Tabla S1). Las lagartijas de este grupo se asemejan en todos sus aspectos a las especies agrupadas bajo el ecomorfo de ramas y en varios estudios (Schaad & Poe 2010, Moreno-Arias *et al.* En preparación) las muestran como pertenecientes a dicho ecomorfo. Las especies del morfotipo MT1 utilizan principalmente troncos y ramas de arbolitos, arbustos en el sotobosque, y tallos y hojas de hierbas en el estrato herbáceo, pero usan el suelo en baja proporción (Tabla S1). Sólo dos especies (*A. auratus* y *A. fuscoauratus*) son reconocidas por otros autores como *Anolis* de hierba-arbusto (Irschick *et al.* 1997, Poe & Schaad 2010).

Los integrantes del morfotipo MT2 son habitantes del piso, la hojarasca y troncos caídos que algunas veces utilizan troncos de arbustos o tallos de herbáceas (Tabla S1). Schaad & Poe (2010) identificaron *A. granuliceps* como un miembro del ecomorfo hierba-arbusto, sin embargo esta especie fue la especie morfológicamente más lejana a dicho ecomorfo. Por otra parte, Irschick *et al.* (1997) mostraron que *A. trachyderma* fue más cercana, en el espacio morfológico, al centroide del ecomorfo tronco-piso pero su especie más cercana fue del ecomorfo hierba-arbusto. La coincidencia de las especies del morfotipo MT2 con algún ecomorfo todavía es complicada y muestra evidencia

contradictoria, mientras más datos ecológicos de estas especies no sean adquiridos, la evidencia sugiere que estas especies tienen una mayor preferencia al estrato rasante y podrían estar representando un ecomorfo exclusivo de la radiación continental. Otras especies que también usan el estrato rasante son las del morfotipo MT5, en general estas especies usan relativamente en la misma proporción troncos de árboles y arbolitos en el estrato de sotobosque y el piso del bosque (Tabla S1). Mientras que *A. scypheus* ha sido correctamente agrupado con el ecomorfo tronco-piso (Irschick *et al.* 1997), los escasos datos ecológicos de *A. vittigerus* sugieren que esta especie se asemeja a los anolinos de tronco-piso.

En el morfotipo MT9, se agruparon especies que muestran gran variedad de uso del microhábitat. *A. fraseri* generalmente usa troncos de árboles como las especies del morfotipo MT10 o del ecomorfo gigantes de copa. Por otra parte, el microhábitat de *A. mirus* es similar a las especies del morfotipo MT6 mientras que *A. onca*, un habitante de la vegetación xerofítica de las playas del norte de Suramérica, exhibe un microhábitat parecido a las especies del morfotipo MT1. En general estas tres especies se caracterizan por tener un cuerpo robusto y algunos autores han mencionado un comportamiento agresivo en *A. fraseri* y *A. mirus* (Castro-Herrera & Ayala. Manuscrito) por lo que la relación entre robustez corporal y agresividad podría ser una hipótesis interesante para ser puesta a prueba.

Los *Anolis* semiacuáticos no constituyeron un grupo morfológico distintivo. Tres de (*A. lynchi*, *A. poecilopus*, y *A. rivalis*) se agruparon en el morfotipo MT5 y las otras dos especies (*A. macrolepis* y *A. maculigula*) se agruparon en los morfotipos MT2 y MT8, respectivamente. Todas estas especies habitan la vegetación ribereña del sotobosque en arroyos y pozos. *A. macrolepis* también habita ocasionalmente el suelo mientras que *A. maculigula*, *A. poecilopus* y *A. rivalis* utilizan también las rocas en arroyos y pozos (Williams 1984, Miyata 1985, Castro-Herrera & Ayala. Manuscrito). Por lo tanto, los anolinos semiacuáticos mostrando diversas morfologías, representan varias soluciones a un mismo desafío: el hábito acuático. Otra posibilidad sugerida por Leal *et al.* (2002) es que rasgos morfológicos relacionados con la forma de la cola se asocien con el desempeño natatorio y por lo tanto sean el enlace para agrupar a estas especies en un ecomorfo.

EVOLUCIÓN DE LA DIVERSIDAD MORFOLÓGICA EN LOS *ANOLIS* DE COLOMBIA. Seis rasgos morfológicos (LRC, LC, LB, LP, LT y NL) exhibieron una inercia filogenética significativa, lo que significó que la mayoría de esos rasgos siguieron una trayectoria influenciada por la historia filogenética de las especies. Sin embargo, un patrón de presencia de inercia filogenética en la

evolución de un rasgo, puede ocurrir bajo escenarios que no son enteramente neutrales como bajo selección estabilizadora a una fuerza de selección débil pero constante; escenarios de selección altamente fluctuante, y cuando las tasas evolutivas o los cambios de regímenes adaptativos decrecen a través del tiempo (Revell *et al.* 2008). La evolución de los rasgos morfológicos en anolinos muestran diferentes intensidades de inercia filogenética, por ejemplo rasgos relacionados con los miembros y el tamaño pueden presentar valores de K bajos o altos pero siempre mostrando una inercia filogenética estadísticamente significativa (Pinto *et al.* 2008, Hertz *et al.* 2013). Los resultados presentados soportaron las anteriores afirmaciones, ya que la mayoría de rasgos evaluados exhibió una alta y significativa inercia filogenética, y un bajo soporte en escenarios neutrales. Adicionalmente, los escenarios mejor soportados correspondieron a los de una evolución adaptativa con algunos picos adaptativos morfológicos convergentes. Esto último se ajusta a la evolución determinista y convergente de la morfología (restringida por límites ecológicos) reconocida como el principal patrón de evolución en los anolinos del Caribe (Losos *et al.* 1998, Mahler *et al.* 2010, Mahler *et al.* 2013), lo que sugiere que la radiación continental es un modelo que representa una evolución similar a su contraparte isleña.

Las dimensiones de la cabeza mostraron poca inercia filogenética (valores bajos de K) lo que puede indicar una evolución bajo diferentes escenarios como selección divergente, selección estabilizadora con fuerzas selectivas de alta intensidad o por una evolución fenotípica restringida pero bajo altas tasas de mutación. Todos estos escenarios han mostrado bajos valores de K en condiciones teóricas (Revell *et al.* 2008). Con relación al tiempo de evolución de los rasgos morfológicos, el modelo de tasa constante **BM** mostró mayor soporte que el modelo de tasa variable a través del tiempo **EB**, no obstante ambos modelos mostraron muy pobre soporte con relación a los modelos adaptativos. Esto podría sugerir que los procesos evolutivos como la selección estabilizadora han sido más relevantes que las tasas evolutivas en la diversificación morfológica de los anolinos continentales.

A pesar que no se puede inferir la magnitud de la fluctuación de la fuerza de selección a través de la filogenia de las especies para determinar en donde ocurrieron los principales cambios morfológicos, tres líneas de evidencia en conjunto (1. Tasas de evolución constante, 2. Selección estabilizadora hacia varios picos fenotípicos y 3. Altos valores de inercia filogenética) sugieren que los principales cambios morfológicos ocurren hacia la raíz de la filogenia. Esto indica que los mayores cambios en los anolinos continentales ocurrieron temprano en la historia, por lo que las especies permanecieron en un régimen morfológico particular bastante tiempo y como consecuencia se incrementó la varianza entre ellas más de lo esperado, bajo un escenario puramente neutral; esto último estaría soportado por

los altos valores de inercia filogenética en la mayoría de rasgos. Por lo tanto, este patrón de diversificación morfológica en los anolinos continentales de Colombia son similares a los patrones de ocupación de nicho (Revell *et al.* 2008) y diferenciación de nicho (Price 1997), los cuales son modelos que describen una evolución con una trayectoria de radiación adaptativa (Schluter 2000).

El análisis MORPHbwd junto con la comparación entre especies continentales y de islas del Caribe evidenciaron la evolución convergente de al menos seis morfotipos, este resultado es similar al patrón de evolución convergente de la radiación de *Anolis* del Caribe (Losos *et al.* 1998, Mahler *et al.* 2010), lo que indica que la radiación continental a seguido una trayectoria parecida a la de las islas. La propuesta de convergencia entre especies del continente y del Caribe ha sido rechazada por varios estudios (Velasco & Herrel 2007, Pinto *et al.* 2008, Schaad & Poe. 2010); sin embargo, esos resultados se deben probablemente al uso de variables morfológicas diferentes a las que se usaron originalmente para definir los ecomorfos, o por la ausencia de un marco filogenético para la comparación (p. ej. Irschick *et al.* 1997). A diferencia de los estudios anteriores, los resultados presentados en este estudio se fundamentan en la comparación bajo un marco filogenético de las mismas variables que definen los ecomorfos, como resultado se demostró que la convergencia entre especies continentales ocurre en seis de los quince posibles ecomorfos recientemente definidos por Mahler *et al.* (2013) para la radiación del Caribe.

CAPÍTULO 2

ESTRUCTURA ECOLÓGICA DE LAGARTIJAS
***ANOLIS* EN BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DE**
COLOMBIA

Resumen

Colombia posee 69 especies continentales de *Anolis*, la mayor diversidad en el país ocurre en bosques húmedos tropicales amazónicos, interandinos y chocoanos, donde las comunidades pueden tener hasta doce especies coexistiendo. La coexistencia de *Anolis* en las islas del Caribe se atribuye a la repartición diferencial de los recursos en tres ejes: espacial, térmico y alimenticio, promovida por la competencia interespecífica por alimento. Esa especialización en el uso de los recursos se cobijó bajo el concepto de ecomorfo, que define a especies con similar uso de hábitat, morfología y comportamiento, pero que no necesariamente están relacionadas filogenéticamente. En el continente aunque la repartición de los recursos parece ser similar, las diferencias en historia de vida de las especies, la ausencia de complementariedad de nicho, aparente mayor oferta de alimento y altos niveles de depredación sugieren que otro proceso ha promovido esa repartición. Con el objetivo de analizar la estructura ecológica de comunidades diversas en el continente, estudiamos tres comunidades en bosques húmedos tropicales del Chocó, Valle del Magdalena y Amazonas. Levantamos información sobre el uso de los recursos espaciales, térmicos y dietarios para 183 individuos de 17 especies de *Anolis*. Realizamos un análisis unificado de traslape de nicho basado en permutaciones y modelos nulos para cada eje. Encontramos para las tres comunidades que el traslape alimenticio fue significativamente más bajo que en los otros ejes, una mayor repartición en la dieta evidenció que este recurso es limitado y que es el recurso por el cual compiten las especies. Asimismo demostramos que especies usando similarmente recursos espaciales o térmicos difieren en su dieta. Nuestros resultados indican que la competencia intraespecífica también es un proceso importante en la estructuración de los *Anolis* en el continente y que el fenómeno de complementariedad de nicho también ocurre allí. Describimos ocho equivalentes ecológicos que usan de forma similar los recursos y que además se relacionan estrechamente con la morfología. Finalmente, mostramos que la estructura de las comunidades en bosques húmedos es la misma y comparten siete equivalentes ecológicos, lo que sugiere una naturaleza adaptativa y convergente para la ecología de las especies del continente.

Palabras Clave: Coexistencia, Equivalentes ecológicos, Complementariedad de nicho, Traslape de nicho.

Abstract

Highest diversity of anoles in mainland occurs in northwestern South America. Particularly in tropical rain forests of Chocó, Amazonas and Middle Valley of Magdalena River where anole's assemblages are composed by 6 to 12 species. Coexistence of several anoles at same place is widely known in West Indies assemblages, and is attributed to differential partition of resources among species in three niche axes: spatial, thermal and diet. Specialization of anole species in the use of spatial and thermal resources is defined under the concept of ecomorph. While interspecific competition by food is the main process that structure anole communities in West Indies, in mainland communities it seems that it is predation. Although several mainland and island assemblages show similar structure, differences in life history traits, absence of niche complementarity, higher food supply and more predators in the mainland environments, support the idea that predation is a more important structuring force in mainland than in island anole assemblages. In order to analyze the pattern of ecological structure in mainland anole assemblages, I studied assemblages at three tropical rain forests from Chocó, Magdalena valley and Amazonas regions in Colombia. I performed Rand's census and obtained data about use of resources at three niche axes: spatial, thermal and diet for 17 species of anoles. I performed a Unified Analysis of Niche Overlap for each axis, and found that dietary overlap was significantly lower than overlap in the other axes in all assemblages. High food partition showed that this resource is limited and species compete for it. Low values on other axes indicate that species using similar spatial or thermal resources strongly diverge in their diet. Results indicate that intraspecific competition is also an important process structuring anoles in mainland and that niche complementarity phenomenon also occurs there. I described eight groups of species ecological equivalents that use similar resources across rain forests. Finally, this study reveals a similar ecological structure in different assemblages from mainland rain forests anoles, which share seven ecological equivalents, suggesting ecological adaptation and convergence in mainland anoles.

Keywords: Coexistence, Ecological Equivalents, Niche complementarity, Niche overlap.

Introducción

El género *Anolis* está representado por cerca de 390 especies (Uetz & Hošek 2014) que exhiben gran disparidad ecológica y morfológica (Losos & Miles 2002), dicha disparidad es producto de una radiación adaptativa promovida por la aparición de una innovación morfológica (lamelas subdigitales) que les confirió habilidades para explotar eficientemente el nicho arborícola (Losos 2009, Mahler *et al.* 2010). Las comunidades de *Anolis* pueden conformarse desde dos hasta quince especies coexistiendo en el mismo lugar pero que se distribuyen diferencialmente en los estratos de la vegetación. En ese sentido, varios estudios han demostrado que las especies simpátricas de *Anolis* difieren ecológicamente en el uso de los recursos (Rand 1964, Schoener 1968, Duellman 1978, Castro-Herrera 1988, Pounds 1988, Losos 1990abc, Vitt *et al.* 1999, D'Cruze y Stafford 2006). La diferenciación ecológica entre anolinos, así como en otras lagartijas, ocurre en tres ejes de recursos: microhábitat estructural y microhábitat térmico, y tipo y tamaño de dieta (Pianka 1974, Williams 1983) y dicha diferenciación es la que permite la coexistencia de las especies.

Las especies de *Anolis* especialistas a determinadas características ambientales fueron descritas bajo el concepto de ecomorfo. Un ecomorfo describe un grupo de especies que usan un hábitat estructural de forma similar y que exhiben una morfología y comportamiento similares, pero dichas especies no necesariamente están relacionadas filogenéticamente (Williams 1972). En general, se reconocen seis ecomorfos en las comunidades de *Anolis* del Caribe y se denominan de acuerdo con su uso predominante del hábitat así: anolinos gigantes de copa; de hierbas y arbusto; de tronco; tronco-copa; tronco-piso, y de ramas (Williams 1972, Williams 1983). Por otro lado, resultados de estudios de manipulación experimental en encierros (Rummel & Roughgarden 1985, Leal *et al.* 1998) o de invasiones controladas en islas (Losos & Spiller 1999), han señalado que la inclusión o exclusión de una especie sobre otra, ocasiona cambios en el uso del microhábitat, en la actividad o en las tasas de crecimiento. Lo anterior demostró que las especies de *Anolis* interactúan entre ellas y que como resultado de esas interacciones, las especies alteran su ecología y comportamiento para disminuir una coincidencia en el uso de los recursos; actualmente esa interacción interespecífica de competencia se considera el motor que desencadenó la radiación adaptativa de los *Anolis* (Losos 2009).

Estos ecomorfos han sido ampliamente documentados para la radiación de *Anolis* de las islas del Caribe y algunos estudios evidencian una poca concordancia entre los ecomorfos del Caribe y las especies de la radiación continental (Irschick *et al.* 1997, Velasco & Herrel 2007, Pinto *et al.* 2008, Shaad & Poe 2010). Estos mismos estudios mencionan que las diferencias entre radiaciones pueden

ser atribuibles a una mayor disponibilidad de alimento, más depredadores, ausencia de complementariedad de nicho y una menor competencia intraespecífica por alimento en las especies continentales. Sin embargo, otros estudios también ponen en evidencia que comunidades de anolinos continentales muestran patrones similares en estructura ecológica y en el uso de los recursos a las de las islas (Rand & Humphrey 1968, Duellman 1978, Castro-Herrera 1988).

La diversidad de anolinos más alta en el norte de Suramérica ocurre en los bosques húmedos de la región tropical (<1000 m), los cuales han tenido una historia relativamente independiente como consecuencia del levantamiento de los Andes (Hoorn *et al.* 2010). En estos bosques los anolinos representan la fauna dominante del ensamblaje de lagartijas arborícolas (Moreno-Arias *et al.* 2008) pero a pesar de su importancia, la historia natural de pocas especies ha sido documentada (Losos *et al.* 1991, Vitt *et al.* 2001, Vitt *et al.* 2003ab, Vitt & Zani, 1996, Miyata 2013). Por otra parte, los estudios se han enfocado en la estructura ecológica de las comunidades de bosques húmedos amazónicos (Vitt *et al.* 1999, Rand & Humphrey 1968, Duellman 1978) y chocoanos (Castro-Herrera 1988).

En este capítulo se plantean tres objetivos: (1) describir el uso de los recursos espaciales, térmicos y alimenticios en comunidades de anolinos que habitan bosques húmedos del noroeste de Suramérica –Amazonas, Valle del río Magdalena y Chocó biogeográfico, 2) calcular el grado de repartición de los recursos entre las especies de cada comunidad, y 3) identificar grupos de especies con similar uso en los recursos, para evidenciar los patrones de estructuración ecológica en comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales del noroeste de Suramérica.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO. El trabajo de campo se realizó en tres sitios con vegetación de bosque húmedo tropical. El primero de ellos nombrado de aquí en adelante “Chocó”, estuvo ubicado la estación biológica “El Amargal” en el municipio de Arusí, en el departamento de Chocó (5°35'14.91"N - 77°29'30.58"O. WGS 84. 41 m). El segundo, “Magdalena”, en las haciendas Pampas y Javas del municipio de Yondó, en el departamento de Antioquia (6°42'48.4"N - 74°20'44.1"O. WGS 84, 109 m). El último sitio, “Amazonas”, se ubicó en la reserva natural “Tanimboca” del municipio de Leticia en el departamento de Amazonas (4°7'37.8"S - 69°57'12.8"O. WGS 84. 95 m).

En todos los sitios predomina un bosque multiestratificado con una densa capa de hojarasca. El estrato herbáceo está dominado por árboles y palmas jóvenes con una altura de 1.5 m. En el sotobosque se presentan arbustos, arbolitos y palmas que alcanzan 20 m de altura, con lianas y plantas epífitas asociadas. El dosel incluye árboles que alcanzan hasta 40 m de altura, con lianas y plantas epífitas asociadas. La precipitación y la temperatura media anual en Chocó son 7245 mm y 26.0°C (Galeano 2001), en Magdalena 2399 mm y 28.4 °C, y en Amazonas 3250 mm y 26.4°C (Domínguez 1999).

El muestreo de lagartijas se realizó en enero y julio de 2013, y en enero y febrero de 2014. Las lagartijas se detectaron mediante la técnica de búsqueda por encuentros visuales (Crump & Scott, 1994) entre las 8:00 - 16:00 horas. El esfuerzo muestral total implementado fue de 576 horas-hombre y de 192 horas-hombre para cada sitio. Para caracterizar el uso de microhábitat de las especies se aplicó la técnica de censos de Rand (Rand 1964) en la cual se registran los atributos de hábitat estructural y del microhábitat a cada lagartija observada. Todos los datos registrados correspondieron a lagartijas macho adultas.

Los atributos del hábitat estructural fueron los siguientes: 1) Tipo de hábitat (Borde de Bosque, Interior de Bosque, Áreas de vegetación abierta como pastizales y claros dentro del bosque); 2) Estrato vegetal (Dosel: árboles y lianas que alcanzaron alturas mayores a 20 m, Sotobosque: árboles, arbolitos, arbustos y lianas que alcanzaron alturas entre 1.5 a 20 m, Herbáceo: arbustos y plantas tres con alturas menores a 1.5 m de altura, y Terrestre); 3) Tipo de percha (Piso: incluyó troncos caídos, hojarasca y suelo desnudo; Plantas herbáceas; Lianas; Ramas, Troncos y Hojas). Los atributos del microhábitat fueron: 1) Exposición solar de la percha –Sol si encima de la percha no se encontró cobertura vegetal, o Sombra si hubo alguna cobertura vegetal 2) Altura de la percha, 3) Diámetro de la percha y 4) Distancia a la percha más cercana.

Debido a que el tamaño corporal en *Anolis* está relacionado con el tamaño de las presas consumidas (Duellman 1978, Castro-Herrera 1988, Vitt *et al* 1999, Vitt *et al.* 2001, Vitt *et al.* 2002, Vitt *et al.* 2003a, Vitt *et al.* 2003b), se registró la longitud rostro cloaca como una medida indirecta del tamaño de las presas consumidas. La muestra fue ampliada con medidas ejemplares provenientes de la colección de reptiles del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.

ANÁLISIS DE DATOS. El hábitat estructural y de la exposición de la percha de cada especie fue descrito a partir de la frecuencia de uso por categoría de cada atributo. Los atributos del microhábitat y el tamaño corporal para cada especie correspondieron al promedio de cada atributo.

Los atributos de exposición de la percha y tipo de hábitat fueron utilizados para definir los recursos térmicos ya que ambos se relacionan con la intensidad de la exposición solar a la que está sometido el individuo. Los recursos espaciales correspondieron al resto de atributos del hábitat estructural y microhábitat. Como se mencionó anteriormente, el tamaño corporal representó el uso de los recursos alimenticios de cada especie.

Para detectar diferencia entre el uso de los recursos entre las especies de cada comunidad, se realizó un análisis unificado de traslape de nicho –UANO por sus siglas en inglés (Geange *et al.* 2001). Este análisis estima una distribución de probabilidad para cada tipo de datos, mediante una transformación de acuerdo a las características de los mismos (categóricos, binarios o continuos). En seguida calcula el traslape de nicho para cada atributo como el traslape entre las distribuciones de probabilidad de cada especie, posteriormente calcula el traslape de nicho entre las especies a partir de un estadístico compuesto que incluye las distribuciones de todos los atributos. Finalmente, estas distribuciones son comparadas con distribuciones obtenidas a partir de modelos nulos (Gotelli 2000) para determinar si las diferencias entre las especies en los ejes de recursos (espacial, térmico y alimenticio) y el traslape de nicho promedio de cada comunidad es diferente. El UANO ejecuta pruebas de permutaciones para producir distribuciones de probabilidad al calcular pseudo-valores de traslape de nicho (obtenidos a través de modelos nulos). Por último, el método prueba si los valores observados en las comunidades reales son significativamente diferentes a los estimados por las comunidades nulas por medio de un valor de p (Geange *et al.* 2001).

Para detectar patrones de uso similar en los recursos en comunidades de bosques húmedos tropicales, se realizó un segundo UANO pero con todas las especies en conjunto, y se obtuvo una matriz de traslape de nicho para todas las especies. Como los valores de traslape de nicho entre las especies son análogos a una medida de distancia entre ellas, con esa matriz se efectuó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS por sus siglas en inglés) para visualizar gráficamente especies con un uso similar de los recursos. Esta técnica permite extraer la estructura de una matriz de distancias entre objetos y traducirla por medio de mínimos cuadrados, para representarla en un espacio de pocas dimensiones (Cox & Cox 2001). Para definir el número de dimensiones que describen la estructura, busca el ajuste de los objetos a cada dimensión por medio de un valor calculado de estrés y así determinar que tan bien la representación gráfica se ajusta a la estructura de la matriz original (valores de estrés < 0.01 indican un buen ajuste). Los análisis UANO y nMDS se

ejecutaron con el programa R y se utilizaron el código fuente proveído por Geange *et al.* (2011) y el paquete para R *vegan* (Oksanen *et al.* 2013).

Resultados

Se registraron 183 individuos de 17 especies de anolinos. Siete especies en Chocó, seis en Magdalena y cinco en Amazonas. Las especies más abundantes fueron *Anolis granuliceps*, *A. auratus* y *A. fuscoauratus*, y las menos abundantes fueron *A. pentaprion*, *A. vittigerus* y *A. punctatus* para Chocó, Magdalena y Amazonas, respectivamente (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Porcentaje de individuos observados por tipo hábitat, estrato y tipo de para 17 especies de *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia. Hábitat –FE: borde de bosque, F: interior de bosque, OV: vegetación abierta. Estrato –T: terrestre, H: herbáceo, U: sotobosque, C: dosel. Tipo de Percha –G: piso, G-B: herbáceas, Tr: troncos de árboles, B-T: ramas de plantas y árboles, V: lianas, L: Hojas.

Sitios	Especies	N	Tipo de hábitat			Estrato				Tipo de percha					
			FE	F	OV	T	H	U	C	G	G-H	Tr	B-T	V	L
Chocó	<i>A. anchicayae</i>	13		100.0				38.5	61.5			92.3	7.7		
	<i>A. chloris</i>	9	100.0						100.0			55.6	44.4		
	<i>A. granuliceps</i>	16	6.3	93.8		50.0	37.5		12.5	46.7		26.7			26.7
	<i>A. latifrons</i>	5		100.0				40.0	60.0			80.0	20.0		
	<i>A. maculiventris</i>	19	15.8	73.7	10.5	15.8	31.6	31.6	21.1	15.8	5.3	36.8	15.8	10.5	15.8
	<i>A. pentaprion</i>	1	100.0						100.0				100		
	<i>A. vittigerus</i>	2		100.0				50.0	50.0			50.0		50.0	
Magdalena	<i>A. auratus</i>	28	75.0		25.0	14.3	71.4	7.1	7.1	21.4	57.1	10.7	10.7		
	<i>A. frenatus</i>	8		100.0				25.0	75.0			100.0			
	<i>Anolis sp.</i>	5	20.0	80.0			40.0	60.0				60.0	40.0		
	<i>A. sulcifrons</i>	12	100.0						100.0			91.7	8.3		
	<i>A. tropidogaster</i>	11	27.3	72.7		9.1	18.2	72.7		9.1	9.1	27.3		54.5	
	<i>A. vittigerus</i>	2		100.0		50.0		50.0		50.0		50.0			
Amazonas	<i>A. fuscoauratus</i>	19	52.6	36.8	10.5	10.5	21.1	63.2	5.3	11.8		29.4	35.3	5.9	17.6
	<i>A. ortonii</i>	9		100.0					100.0			22.2	66.7	11.1	
	<i>A. punctatus</i>	4	25.0	75.0					100.0			50.0	50.0		
	<i>A. trachyderma</i>	14	7.1	92.9		35.7	50.0	14.3		35.7	28.6	14.3		7.1	14.3
	<i>A. transversalis</i>	6		100.0				66.7	33.3			33.3	66.7		

HÁBITAT ESTRUCTURAL – En Chocó, se registraron 49 individuos y cinco especies en el interior del bosque, 14 individuos y cuatro especies en el borde del bosque, solamente una especie y dos individuos en vegetación abierta. Todas las especies usaron el sotobosque y el dosel, sin embargo la

mayor abundancia se registró en este último (28 individuos). Dos especies y 12 individuos se observaron en el estrato herbáceo, y 11 individuos y dos especies en el estrato terrestre. Los troncos y ramas de árboles fueron usados por seis y cinco especies, respectivamente. La mayoría de individuos (33) percharon en troncos de árboles, en ramas (10) y en el piso (10) (Tabla 2.1).

En Magdalena se registraron 22 individuos y cinco especies en el interior del bosque, 37 individuos y cuatro especies en el borde del bosque y solamente una especie con siete individuos en vegetación abierta (Tabla 2.1). Todas las especies usaron el sotobosque y el dosel pero la abundancia fue mayor en el último estrato (21 individuos). El estrato herbáceo fue usado por tres especies y se observó una abundancia de 16 individuos, el estrato menos usado, solo dos especies y cinco individuos, fue el terrestre. Los troncos de árboles fueron utilizados por todas las especies y la mayoría de individuos (28) percharon en troncos, en el piso (18) y en herbáceas (17) (Tabla 2.1).

En Amazonas, se registraron 38 individuos y cinco especies en el interior del bosque, 12 individuos y tres especies en el borde del bosque, y solo una especie y dos individuos en vegetación abierta. Todas las especies usaron el dosel y el sotobosque y la abundancia entre estos estratos fue similar (16 y 18 individuos, respectivamente). Tres especies usaron los estratos herbáceo y terrestre, la abundancia en el primero fue de once individuos y en el segundo siete. La mayoría de individuos (18) percharon en ramas y en troncos de árboles (13) (Tabla 2.1).

MICROHÁBITAT Y ESTRUCTURA DE TAMAÑO CORPORAL— En Chocó se observaron *Anolis* perchando desde el piso hasta alturas de más de 7 metros, las especies que usaron las perchas más altas fueron *A. chloris* y *A. latifrons*, mientras que *A. anchicayae* y *A. maculiventris* usaron perchas con altura intermedia; *A. granuliceps* usó las perchas con menor altura (Tabla 2.2). Las perchas utilizadas por las especies en el Chocó estuvieron entre 9.5 y 33.6 cm de diámetro. *A. anchicayae*, *A. granuliceps* y *A. latifrons* usaron las perchas más gruesas mientras que *A. maculiventris*, *A. pentaprion* y *A. vittigerus* las más delgadas (Tabla 2.2). Los microhábitats usados por *A. granuliceps* y *A. vittigerus* estuvieron rodeados por una vegetación más densa que los microhábitats usados por las otras especies. La mayoría de las especies se observaron en microhábitats con sombra mientras que *A. chloris* y *A. maculiventris* fueron observados en áreas con sol directo. La comunidad de anolinos en Chocó estuvo compuesta por dos especies pequeñas ($RLC < 47$ mm), cuatro medianas (47 mm $>$ $RLC < 100$ mm) y una grande ($RLC > 100$ mm).

Tabla 2.2. Promedio de los valores de atributos del microhábitat y LRC, y frecuencia de individuos observados de acuerdo con la exposición solar de la percha, para 17 especies of *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia. En paréntesis desviación estándar y en paréntesis cuadrados el tamaño muestral para la RLC.

Sitios	Especies	Altura de la percha (cm)	Diámetro de la percha (cm)	Distancia a la percha más cercana (cm)	LRC (mm)	Exposición de la percha	
						Sol	Sombra
Chocó	<i>A. anchicayae</i>	182.3(20.6)	32.7(7.3)	48.2(12.2)	49.9(2.3) [7]	30.8	69.2
	<i>A. chloris</i>	765.8(140.4)	17.0(5.6)	62.2(15.1)	52.8(0.5) [35]	100.0	0.0
	<i>A. granuliceps</i>	30.5(8.19)	25.4(12.9)	30.2(9.2)	43.1(1.0) [23]	0.0	100.0
	<i>A. latifrons</i>	332.6(41.9)	33.6(19.1)	50.3(21.1)	108.5(4.9) [11]	25.0	75.0
	<i>A. maculiventris</i>	221.6(43.9)	9.8(4.0)	46.3(8.5)	43.0(0.4) [31]	53.3	46.7
	<i>A. pentaprion</i>	-	0.5(0)	-	50.72(0) [1]	100.0	0.0
	<i>A. vittigerus</i>	97.5(50.5)	9.5(0)	19.5(14.5)	60.5(2.8) [7]	50.0	50.0
Magdalena	<i>A. auratus</i>	32.5(8.0)	13.3(11.4)	265.8(16.6)	46.0(1.2) [31]	92.6	7.4
	<i>A. frenatus</i>	172.6(25.8)	11.2(2.9)	68.4(15.1)	114.4(2.6) [12]	0.0	100.0
	<i>Anolis sp</i>	46.4(14.6)	5.6(3.3)	22.4(4.4)	35.51(2.7) [5]	0.0	100.0
	<i>A. sulcifrons</i>	326.8(48.2)	54.6(11.2)	77.3(35.9)	54.5(1.2) [21]	66.7	33.3
	<i>A. tropidogaster</i>	100.0(19.9)	20.1(17.4)	42.7(6.9)	47.2(0.6) [53]	20.0	80.0
	<i>A. vittigerus</i>	100.0(50.0)	12.5(2.5)	32.5(7.5)	60.5(2.8) [7]	0.0	100.0
Amazonas	<i>A. fuscoauratus</i>	205.8(35.3)	4.3(2.6)	29.5(7.1)	43.2(0.5) [36]	58.8	41.2
	<i>A. ortonii</i>	3633.3(89.7)	33.3(6.6)	58.9(12.7)	45.3(1.4) [8]	88.9	11.1
	<i>A. punctatus</i>	1909.2(947.5)	22.7(4.5)	79.0(22.85)	68.9(5.3) [3]	75.0	25.0
	<i>A. trachyderma</i>	56.41(17.34)	1.2(0.8)	13.0(4.3)	47.7(0.9) [20]	23.1	76.9
	<i>A. transversalis</i>	407.5(143.86)	2.7(0.6)	14.0(1.0)	71.3(1.7) [6]	16.7	83.3

En Magdalena se observaron *Anolis* perchando desde el piso hasta alturas de más de 3 metros, las especies que usaron las perchas más altas fueron *A. sulcifrons* y *A. frenatus*, mientras que *A. tropidogaster* y *A. vittigerus* usaron perchas con altura intermedia; *Anolis sp* y *A. auratus* usaron las perchas con menor altura (Tabla 2.2). Las perchas utilizadas por las especies estuvieron entre 5.6 y 54.0 cm de diámetro. *A. tropidogaster* y *A. sulcifrons* usaron las perchas más gruesas y *Anolis sp* las más delgadas (Tabla 2.2). Los microhábitats usados por *Anolis sp* y *A. vittigerus* estuvieron rodeados por una vegetación más densa que los microhábitats usados por las otras especies. La mayoría de las especies se observaron en microhábitats con sombra mientras que *A. sulcifrons* y *A. auratus* fueron observados en áreas con sol directo. La comunidad de anolinos en Magdalena estuvo compuesta por dos especies pequeñas (RLC < 47 mm), tres medianas (47 mm > RLC < 100 mm) y una grande (RLC > 100mm).

En Amazonas se observaron *Anolis* perchando desde el piso hasta alturas de más de 30 metros, las especies que usaron las perchas más altas fueron *A. ortonii* y *A. punctatus*, mientras que *A.*

fuscoauratus y *A. transversalis* usaron perchas con altura intermedia; *A. trachyderma* usó las perchas con menor altura (Tabla 2.2). Las perchas utilizadas por las especies en el Chocó estuvieron entre 13.0 y 79.0 cm de diámetro. *A. ortonii* y *A. punctatus* usaron las perchas más gruesas y *A. trachyderma* las más delgadas (Tabla 2.2). Los microhábitats usados por *A. trachyderma*, *A. transversalis* y *A. fuscoauratus* estuvieron rodeados por una vegetación más densa que los microhábitats usados por las otras especies. La mayoría de las especies se observaron en microhábitats con sombra mientras que *A. ortonii* y *A. punctatus* fueron observados en áreas con sol directo. La comunidad de anolinos en Amazonas estuvo compuesta por dos especies pequeñas (RLC < 47 mm) y tres medianas (47 mm > RLC < 100 mm).

USO DE LOS RECURSOS –En Chocó, el promedio de traslape total y por ejes de recursos fue menor que el estimado por el modelo (Tabla 2.3). Los valores de traslape de nicho fueron significativamente diferentes entre ejes de recursos ($F = 7.42$, $p = 0.001$), el traslape en el recurso térmico fue más alto que el espacial ($p = 0.005$) y el alimenticio ($p = 0.001$). Todos los pares de especies fueron diferentes en al menos un eje de recursos excepto los pares: *A. anchicayae*-*A. vittigerus*, *A. anchicayae*-*A. latifrons*, y *A. latifrons*-*A. vittigerus* (Tabla S3). La comunidad de *Anolis* del Chocó se estructuró en cuatro grupos de especies con uso de los recursos similares, definidos principalmente por la altura de la percha y el estrato, y secundariamente por el tamaño corporal (tamaño de presas consumidas) (Figura 2.1).

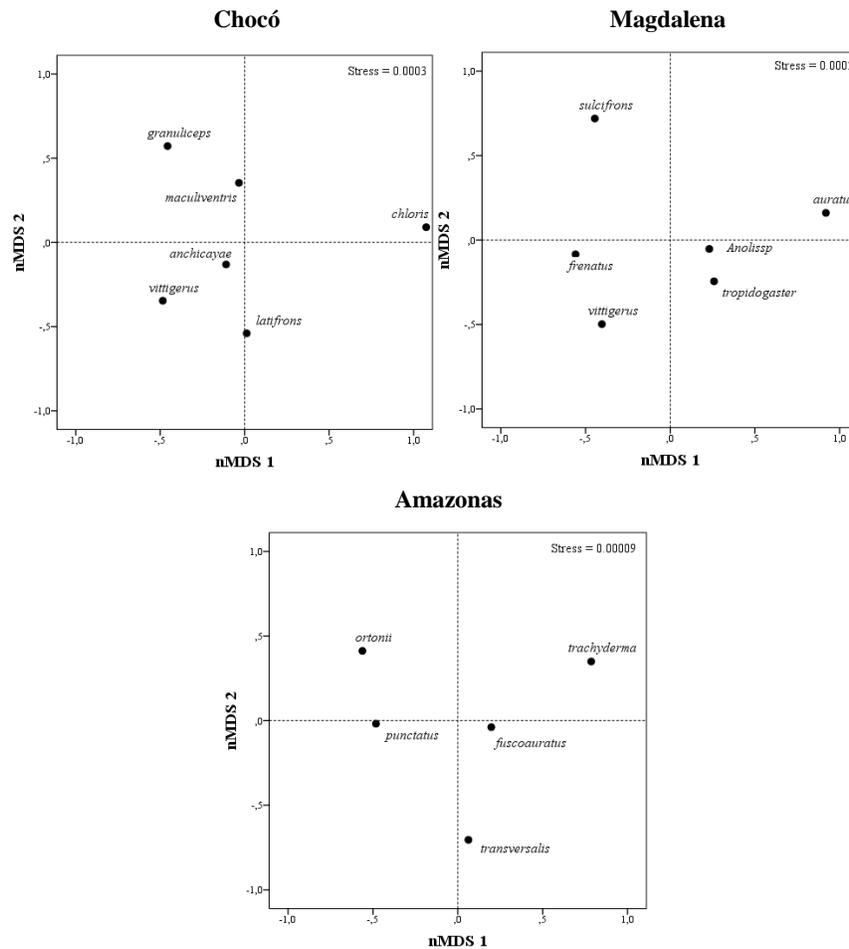
Tabla 2.3. Valor promedio de traslape de nicho, total y por eje de recursos, para comunidades de *Anolis* de tres bosques húmedos tropicales de Colombia. Todos los valores son significativamente diferentes ($p > 0.05$) de los [valores estimados por los modelos nulos].

Sitios	Total	Térmico	Espacial	Alimenticio
Chocó	0.38 [0.66]	0.50 [0.79]	0.36 [0.62]	0.26 [0.69]
Magdalena	0.40 [0.62]	0.41 [0.74]	0.36 [0.70]	0.25 [0.62]
Amazonas	0.47 [0.62]	0.56 [0.73]	0.48 [0.62]	0.25 [0.62]

En Magdalena, el promedio de traslape total y por ejes de recursos fue menor que el estimado por el modelo (Tabla 2.3). Los valores de traslape de nicho fueron significativamente diferentes entre ejes de recursos ($F = 4.57$, $p = 0.01$), el traslape en el recurso térmico y espacial fue más alto que el alimenticio ($p = 0.02$). Todos los pares de especies fueron diferentes en al menos un eje de recursos excepto por el par: *Anolis* sp-*A. tropidogaster* (Tabla S3). La comunidad de *Anolis* del Magdalena se estructuró en cuatro grupos de especies con uso de los recursos similares, definidos principalmente

por la altura de la percha y el estrato, y secundariamente por el tipo de hábitat y la exposición de la percha (Figura 2.1).

Figura 2.1. Ordenación espacial de las especies de acuerdo con la semejanza en el uso de los recursos para tres comunidades de *Anolis* de bosque húmedo tropical de Colombia. nMDS1 corresponde al eje de recursos especiales y el nMDS2 a los recursos térmicos, excepto para Magdalena que representa recursos alimenticios.



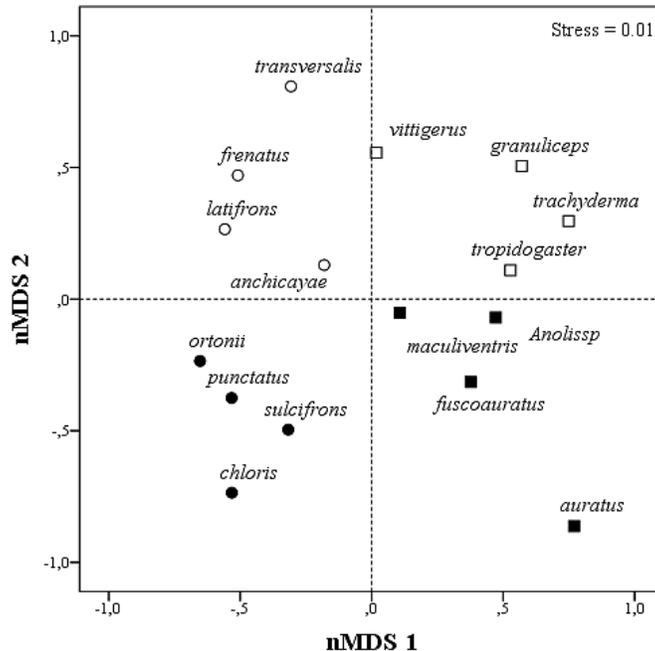
En Amazonas, el promedio de traslape total y por ejes de recursos fue menor que el estimado por el modelo (Tabla 2.3). Los valores de traslape de nicho fueron significativamente diferentes entre ejes de recursos ($F = 4.97$, $p = 0.01$), el traslape en el recurso térmico fue más alto que el espacial ($p = 0.03$) y el alimenticio ($p = 0.02$). Todos los pares de especies fueron diferentes en al menos un eje de recursos (Tabla S3). La comunidad de *Anolis* del Amazonas se estructuró en cuatro grupos de especies con uso de los recursos similares, definidos principalmente por la altura de la percha y el tipo de hábitat, y secundariamente por el tamaño corporal (tamaño de presas consumidas) (Figura 2.1).

ESTRUCTURA ECOLÓGICA DE COMUNIDADES DE *ANOLIS* DE BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES DE COLOMBIA – La riqueza de especies y la abundancia en las tres comunidades estudiadas fue similar, con cinco a siete especies coexistiendo en el mismo sitio y abundancias entre 52 a 66 individuos. La composición taxonómica estuvo dominada por especies del clado “*Norops*” sobre especies del clado *Dactyloa*: 4 versus 3 en Chocó, 4 versus 1 en Magdalena, y 3 versus 2 en Amazonas. La distribución de la abundancia por tipo de hábitat ($X^2 = 1.3$, $p = 0.5$), exposición de percha ($X^2 = 1.0$, $p = 0.6$) y tamaño corporal ($X^2 = 2.7$, $p = 0.3$) fue similar en las tres comunidades.

Los valores de traslape de nicho entre ejes de recursos mostraron la misma tendencia en las tres comunidades, con el traslape en el eje térmico mayor que el espacial y el alimenticio. Los valores de traslape total, térmico y alimenticio no mostraron diferencias significativas entre comunidades (Total = 2.48, $p = 0.10$; Térmico $F = 0.31$, $p = 0.73$; Alimenticio $F = 0.03$, $p = 0.99$). El traslape de nicho espacial fue diferente entre comunidades ($F = 5.44$, $p = 0.005$). La comunidad de Chocó presentó un traslape espacial mayor que la de Magdalena y Amazonas ($p = 0.01$).

De acuerdo con el uso similar de los recursos se identificaron cuatro grupos ecológicos principales de acuerdo a la diferencia en el traslape de nicho total, definidos primariamente por el uso de los recursos espaciales (nMDS1) y secundariamente por los recursos térmicos (nMDS2) (Figura 2.2). El primer grupo fue conformado por especies que habitan el borde del bosque, en estratos altos y perchan en troncos y ramas gruesas con alta exposición solar. El segundo grupo estuvo conformado por especies que habitan el interior del bosque, en estratos altos y que perchan en troncos y ramas gruesos o intermedios con baja exposición solar. El tercer grupo fue conformado por especies que pueden habitar desde el interior del bosque hasta áreas con vegetación abierta, principalmente en el estrato sotobosque y perchan en ramas y troncos delgados con exposición solar variable. El cuarto grupo fue conformado por especies que habitan el interior del bosque, en los estratos más bajos y que perchan preferencialmente en el estrato herbáceo, en ramas y troncos con baja exposición solar. Representantes de estos cuatro grupos ecológicos fueron registrados en las tres comunidades (Figura 2.2).

Figura 2.2. Ordenación espacial de las especies de *Anolis* de bosque húmedo tropical de acuerdo con la semejanza en el uso de los recursos. Grupo ecológico 1: círculos negros, Grupo ecológico 2: círculos blancos, Grupo ecológico 3: cuadrados negros, Grupo ecológico 4: cuadrados blancos. nMDS1 corresponde al eje de recursos especiales y el nMDS2 a los recursos térmicos.



Al subdividir los cuatro grupos ecológicos basados en las diferencias significativas en los valores de traslape de nicho en los diferentes ejes (Tabla S4). La estructura ecológica de las comunidades se define en ocho grupos ecológicos o ecotipos, así:

A) Anolinos de hojarasca, habitantes del bosque que usan principalmente el estrato terrestre y secundariamente el herbáceo y sotobosque. Especies que usan perchas delgadas y con baja exposición solar. En Chocó está representado por *A. granuliceps*, en Magdalena por *A. tropidogaster* y en Amazonas por *A. trachyderma*.

B) Anolinos de tronco-piso, habitantes del bosque que usan principalmente el estrato sotobosque y secundariamente el terrestre. Especies que usan perchas delgadas o anchas con baja exposición solar. Este grupo está representado en Chocó y Magdalena por *A. vittigerus*.

C) Anolinos de arbustos de bosque, habitantes del bosque que usan principalmente el estrato sotobosque. Especies que usan perchas delgadas con baja o alta exposición solar. En Chocó está representado por *A. maculiventris*, en Magdalena por *Anolis sp.*, y en Amazonas por *A. fuscoauratus*.

D) Anolinos de hierba y arbustos, habitantes del borde del bosque y áreas con vegetación abierta que usan los estratos herbáceo y sotobosque. Especies que usan perchas delgadas con alta exposición

solar. Solamente se registró en Magdalena con *A. auratus*. No obstante esta especie también ha sido registrada en bosques amazónicos.

E) Anolinos de tronco, habitantes del borde del dosel del bosque y el borde del bosque que usan el dosel. Especies que usan perchas gruesas con alta exposición solar. En Chocó está representado por *A. pentaprion*, en Magdalena por *A. sulcifrons* y en Amazonas por *A. ortonii*.

F) Anolinos de tronco-copa del borde del bosque, habitantes del dosel del bosque y el borde del bosque que usan los estratos de sotobosque y dosel. Especies que usan perchas gruesas y delgadas con alta exposición solar. En Chocó está representado por *A. chloris* y en Amazonas por *A. punctatus*.

G) Anolinos de tronco-copa del bosque, habitantes del interior del bosque que usan los estratos de sotobosque y dosel. Especies que usan perchas gruesas y delgadas con baja exposición solar. En Chocó está representado por *A. anchicayae* y en Amazonas por *A. transversalis*.

H) Anolinos gigantes de la copa, son las especies más grandes que habitan el interior del bosque, en el estrato más alto. Especies que usan perchas gruesas y delgadas con baja exposición solar. En Chocó está representado por *A. latifrons* y en Magdalena por *A. frenatus*.

Discusión

La composición de las comunidades de *Anolis* en el noroeste de Suramérica se asocia a procesos históricos y ecológicos relacionados con la orogenia andina. Recientemente, se mostró como los bosques húmedos tropicales del norte de Suramérica han evolucionado relativamente independiente, en bosque cisandinos y trasandinos, desde la mitad del Mioceno (hace ~12 millones de años) hasta nuestros días (Hoorn *et al.* 2010). Siguiendo esta tendencia, la diversificación de los anolinos ha ocurrido de forma similar, de tal forma que algunos subclados del clado *Dactyloa* reflejan esa tendencia en sus distribuciones geográficas actuales, específicamente los subclados occidental y *latifrons* con una distribución típica trasandina y el subclado oriental con una distribución estrictamente cisandina (Castañeda & de Queiroz 2011), en adición se ha demostrado que la mayoría de diversificación de los anolinos ("*Norops*" y *Dactyloa*) amazónicos ocurrió en el Mioceno (Glor *et al.* 2001, Prates *et al.* 2015) lo que concuerda con la diversificación de muchos organismos amazónicos (Antonelli *et al.* 2010, Hoorn *et al.* 2010). De forma similar que las diferencias en composición de las comunidades de anolinos han sido generadas por procesos históricos, se esperaría que estos mismos procesos también hayan influenciado la estructura ecológica de las comunidades en diferentes vías. No obstante, los datos recopilados en este estudio no soportan una hipótesis de estructura ecológica diferente sino más bien una semejanza ecológica estructural a pesar de la diferente composición de especies de anolinos. Por lo tanto, la semejanza ecológica entre las

comunidades de bosque húmedo es probable que haya sido determinada también por procesos ecológicos que han restringido a las comunidades a una estructura determinada. En ese sentido, es posible que la semejanza estructural se deba a restricciones ecológicas similares en las tres comunidades, que se generan en hábitats que proveen recursos e interacciones ecológicas similares.

Los tres sitios estudiados presentan semejanzas en los regímenes climáticos y por lo tanto en fisionomías de la vegetación parecidas, bosques multiestratificados que alcanzan alturas entre 35 y 40 m (Rangel *et al.* 1997, Galeano 2001, Cantillo-H & Rangel-Ch 2008). Pero no solamente la estructura de la vegetación es similar, los regímenes de depredación parecen ser similares entre los sitios. Esta afirmación se sustenta en el hecho de que las comunidades de serpientes de tierras bajas de Suramérica se componen de los mismos linajes históricos (Cadle 1985). Asimismo, la abundancia de gremios de aves omnívoras y rapaces (otros depredadores de anolinos) es parecida a través de los bosques húmedos tropicales del Neotrópico (Anderson & Naka 2011). Con relación a competidores por alimento, se tiene que la abundancia de aves insectívoras del sotobosque también es comparable a través de bosques del Neotrópico (Anderson & Naka 2011), mientras que para lagartijas compitiendo con los anolinos por alimento y espacio, se encuentran especies de los géneros *Basiliscus* y *Corytophanes* en Chocó y Magdalena, y *Plica* y *Uracentron* en Amazonas, así como especies de *Enyalioides* y *Gonatodes* que se pueden encontrar en los tres sitios.

La repartición de los recursos también fue similar entre las comunidades, las especies se estructuraron principalmente por el recurso espacial y secundariamente por el térmico. En adición, el traslape en esos recursos fue mucho más alto que en el eje alimenticio, lo que sugiere una mayor competencia por el alimento que por otro tipo de recursos. Entonces, bajo la clásica teoría de competencia, los patrones de traslape de nicho entre recursos indican que las especies pueden compartir recursos espaciales y térmicos pero deben repartir más el recurso alimenticio para mantener la coexistencia, lo que en últimas muestra que el alimento es un recurso limitante para estas comunidades. No obstante, la definición de este eje tiene muy baja resolución debido a una medida indirecta del tamaño de las presas, es claro que el patrón de traslape sino se mantenga si se disminuya el traslape si se incluyen datos sobre la composición de presas, reforzando la idea de una alta repartición del alimento. Una repartición más fuerte del recurso alimenticio comparado con otros recursos es un patrón ampliamente documentado para comunidades de anolinos del Caribe (Losos 2009). Sin embargo, en las comunidades continentales se ha sugerido que las especies deberían repartirse otro tipo de recurso, ya que en el continente se presume de una mayor disponibilidad de alimento y una menor densidad poblacional de anolinos (Irschick *et al.* 1997, Calsbeek & Cox 2010). Adicionalmente, se menciona

que diferentes rasgos de historia de vida como una maduración temprana, una baja supervivencia de adultos, así como una probable ausencia de complementariedad de nicho, pueden también influir en que la repartición de los recursos no sea la misma que en las comunidades del Caribe (Andrews 1979, Losos 2009).

Otros estudios muestran una tendencia opuesta y demuestran que las comunidades de anolinos continentales presentan una estructura ecológica como la de las comunidades del Caribe (Rand & Humphrey 1968, Duellman 1979, Pounds 1988, Vitt *et al.* 1999, D´Cruze & Stafford 2005). En esos estudios se evidencia que existen especies ecológicamente equivalentes, de tal forma que las comunidades tienen especies que usan diferencialmente los estratos del bosque, los tipos de percha y los microhábitats de diferentes características. Por otra parte, Castro-Herrera (1988) aseveró que aunque varias especies de una comunidad del Bajo Calima en el Chocó Biogeográfico, presentaba especies ecológicamente semejantes a los ecomorfos isleños, el traslape de nicho alimenticio fue mayor que el traslape de los micrositios, concluyendo que el alimento no era un recurso limitante para esa comunidad. Aunque en esa comunidad también se evaluaron los ejes de recursos, la definición de los mismos fue diferentes a los definidos aquí. En nuestro estudio el eje espacial se definió por el tipo de percha, varias características de la percha y el estrato del bosque, mientras que en el Bajo calima solamente se tuvo en cuenta la altura y el tipo de la percha. En una tendencia opuesta a la del eje espacial, el eje alimenticio (tipo de dieta y su abundancia relativa) definido por Castro-Herrera (1988) fue mucho más preciso que el definido en nuestro estudio, que solamente tuvo en cuenta el tamaño de la especie como una medida indirecta del tamaño de la presa.

La principal consecuencia de una baja resolución en el eje espacial es que los micrositios están altamente traslapados, ya que muchos tipos de perchas a la misma altura, pueden pertenecer a elementos arbóreos de diferentes estratos del bosque, por lo que obviar el estrato resulta en un valor más alto de traslape espacial que el real. El incluir más características a los micrositios como las incluidas aquí (p. ej. diámetro de la percha y distancia a la percha más cercana) provee una mejor descripción del uso de los recursos espaciales y por lo tanto una mejor estimación del traslape espacial. Esto mismo podría estar ocurriendo con nuestros valores de traslape de nicho alimentario, ya que una baja resolución podría estar sobrestimando el valor de traslape, sin embargo a pesar de la baja resolución del eje alimentario, los valores de traslape alimenticio fueron mucho más bajos que los valores de otros recursos definidos con mayor resolución, lo que apoya la idea del alimento como un recurso limitante para las comunidades estudiadas.

El tamaño de la presa es relevante para definir el eje alimentario, como sugieren las diferencias significativas en el tamaño de presa observadas entre las especies de Bajo Calima pero que no se incluyeron en el cálculo de traslape de nicho alimenticio. Así que al incluir estos valores en el cálculo del traslape alimenticio, su valor disminuiría considerablemente. Lo anterior se demuestra con algunos estudios que han tenido en cuenta tamaño y tipo de presa, por ejemplo *A. fuscoauratus*, *A. nitens* y *A. trachyderma* exhiben un alto traslape de nicho alimenticio si solo se tiene en cuenta la composición, pero este traslape se disminuye al incluir los tamaños de las presas que ellas comen (Vitt *et al.* 2003a, Vitt *et al.* 2002, Vitt *et al.* 2001). Lo anterior indica, cómo nuestros cálculos de traslape de nicho alimenticio podrían estar subestimados, pero también como este valor puede ser sobrestimado si no se incluye el tamaño de la presa o el tamaño de la lagartija. Adicionalmente, la evidencia muestra que anolinos compartiendo los mismos estratos del bosque difieren en tipos de presas (Vitt *et al.* 2003b) o tamaño de las mismas (Vitt *et al.* 2003a, Vitt *et al.* 2002, Vitt *et al.* 2001), lo que significa que se están repartiendo el recurso alimenticio.

Teniendo en cuenta las diferencias en la resolución de los ejes de nicho, nuestros resultados y los de otros estudios de anolinos suramericanos podrían mostrar el mismo patrón: un mayor traslape espacial y térmico que en la dieta, y por lo tanto sugiriendo que el alimento en el continente también es limitado. Sin embargo, también es claro que es necesario definir los ejes del nicho con la mayor resolución posible, para hacer más comparable la estructura a través de las comunidades de anolinos. Por otro lado, Vitt *et al.* (1999) mostraron una relación positiva entre el traslape de nicho espacial y el traslape en dieta, una tendencia opuesta a la predicha por la hipótesis de complementariedad de nicho. A diferencia de lo anterior, nuestros resultados favorecieron la hipótesis de complementariedad de nicho, ya que en todas las comunidades estudiadas la relación fue inversa, lo que muestra que para las comunidades estudiadas, la complementariedad de nicho está presente.

A pesar que el rol de otros procesos diferentes a la competencia interespecífica, que estructuran las comunidades de anolinos en el continente todavía está por ser investigado; se ha afirmado que aparentemente, una baja competencia interespecífica en el continente sugeriría que otros procesos como la depredación podrían actuar en la estructuración ecológica de las comunidades continentales (Irschick *et al.* 1997, Losos 2009, Schaad & Poe 2010). No obstante, los regímenes intensos de depredación en poblaciones de anolinos son los que modelan las estrategias demográficas, causando bajas densidades por una mortalidad de adultos más alta y bajo reclutamiento, que se compensan con una maduración temprana (Moreno-Arias & Urbina-Cardona 2013), lo que explicaría las diferencias entre especies continentales e isleñas en términos demográficos. Esa baja densidad poblacional,

entonces permitiría suponer una mayor disponibilidad de recursos en el continente, pero para el recurso alimenticio esa abundancia podría ser aparente, ya que a pesar que poblaciones menos densas significan mayor recurso alimenticio disponible, también es claro que en el continente existen muchas más especies compitiendo con los *Anolis* por alimento. Entre ellos se incluyen las aves insectívoras que representan una de las mayores biomasas en los bosques del Neotrópico (Anderson & Naka 2011) pero también muchas más especies de lagartijas arborícolas. Entonces, es razonable pensar que la competencia interespecífica por alimento es un proceso ecológico importante, que ha influenciado la estructura de las comunidades continentales, porque a pesar que el alimento es abundante, es un recurso limitado debido a la cantidad de organismos que acceden a él.

No se encontraron representantes de algunos ecotipos en todas las comunidades, probablemente por la necesidad de mayor esfuerzo muestral o por particularidades en los sitios muestreados que ocasionan una ausencia local de algunas especies. No obstante, existen especies que aunque no fueron registradas, su área de distribución incluye los sitios estudiados y se ajustarían a los ecotipos definidos. *A. bombiceps* y *A. scypheus* los cuales usan troncos y hojarasca (Vitt *et al.* 2001, Avila-Pires 1995) podrían de ser representantes de los anolinos de tronco-piso en Amazonas. Aunque anolinos de hierbas y arbustos no se encontraron en Amazonas, *A. auratus* se ha registrado en localidades cercanas, mientras que en Chocó la especie *A. notopholis* sería el anolino de este grupo ya que prefiere estratos vegetales bajos en áreas soleadas (Castro-Herrera, 1988). Para los anolinos de tronco-copa de bosque y de borde en Magdalena, las especies *A. biporcatus* y *A. limon* respectivamente, podrían ser buenos candidatos para pertenecer a este grupo. Finalmente, la ausencia de anolinos gigantes de copa en Amazonas representa un hecho cierto ya que hasta el momento no se ha registrado una especie de estas características en bosques amazónicos. En estos bosques habitan lagartijas similares en tamaño y ecología a los anolinos gigantes de copa, como las especies *Plica plica* y *Uracentron flaviceps* (Vitt *et al.* 1997, Obs. Pers 2014). Es posible que la diversificación de anolinos gigantes de copa o su establecimiento en las comunidades de lagartijas arborícolas amazónicas, haya sido limitada por otros iguánidos presentes antes de la diversificación de los anolinos amazónicos. Alguna evidencia apoyaría esta idea, como estimativos que indican un origen más temprano de Dactyloidea que de Tropiduridae y Hoplocercidae (Pyron *et al.* 2013) o el origen de *Enyalioides* (*Plica*) anterior a la diversificación de los anolinos amazónicos (Prates *et al.* 2015), sin embargo la hipótesis de otros linajes restringiendo la diversificación de los anolinos en el Amazonas todavía está por probar, mientras más datos y estimaciones de tiempos de divergencia sean adquiridos.

CAPÍTULO 3
ECOMORFOLOGÍA DE LAGARTIJAS *ANOLIS* DE
BOSQUES HÚMEDOS TROPICALES COLOMBIA

Resumen

El paradigma ecomorfológico sugiere que la morfología afecta el desempeño locomotor y este a su vez restringe las habilidades de las especies para explotar determinados microhábitats y exhibir cierto tipo de comportamiento; y que todos esos atributos al final son en gran parte responsables de la adecuación de las especies. Este paradigma se ha documentado para la radiación de *Anolis* del Caribe y ha representado el sustento funcional para el patrón de radiación adaptativa. En el continente, hasta el momento no se ha documentado dicho paradigma a pesar que la magnitud de la radiación es comparable a la del Caribe. Las comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales de Colombia, debido a su diversidad ecomorfológica, son un buen modelo para poner a prueba los dichos modelos ecomorfológicos. Con el objeto de analizar las relaciones ecomorfológicas para algunas especies de *Anolis* que habitan bosques húmedos tropicales de Colombia, se estudiaron tres comunidades de anolinos y se documentaron aspectos del comportamiento, desempeño locomotor, ecología y morfología. Se registraron 17 especies de anolinos que exhibieron gran variedad de comportamientos pero el de exploración fue el más común a todas las especies. Se encontró que las especies de diferentes sitios convergen en ecología y morfología. Se identificó que independientemente de la historia filogenética, las lagartijas con más lamelas subdigitales y dedos más anchos usaron perchas más altas y exhibieron mayor fuerza de adherencia. Las lagartijas de patas más largas y de microhábitats con alta exposición solar fueron más rápidas y activas. Estas relaciones permitieron dilucidar la importancia de la morfología en determinar las capacidades locomotrices de las especies y como estas habilidades afectan el uso del hábitat y el comportamiento de las especies, para estructurar ecomorfológicamente las comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales de Colombia.

Palabras clave: comportamiento, desempeño locomotor, forma-función, uso de hábitat

Abstract

The ecomorphological paradigm suggests that the morphology affects locomotor performance and this in turn restricts skills of the species to exploit certain microhabitats, and exhibit certain behavior; and as all of those attributes are largely responsible for the adaptation of species. This paradigm has been documented to radiation of Caribbean *Anolis* and it represent the functional support for adaptive radiation pattern. On the mainland, there no exist explamples that documented the paradigm, despite the magnitude of radiation is comparable to the Caribbean one. Anole communities of tropical rainforests of Colombia, due to its ecomorphological diversity, are a good model to test the ecomorphological pradigm. In order to analyze the ecomorphological relationships for some *Anolis* species inhabiting tropical rainforests of Colombia, we studied three anole communities with respect to behavior, locomotor performance, ecology and morphology of species. We found 17 species that exhibited many behaviors types, and scanning was the most common behavior and to all species. We found that species converge ecologically and morphologically at different sites. It was found that independent of the phylogenetic history of the species, lizards with more subdigital lamellae and wider fingers used higher perches and then they showed the highest values of adhesive force. Long-legged lizards inhabiting microhabitats high solar exposure were faster and active. These relationships permitted to elucidate the importance of morphology in determining locomotor abilities of species, and how those abilities affect their habitat use and behavior, to ecomorphologically structuring anole communities of tropical rainforests of Colombia.

Keywords: behavior, locomotor performance, form and function, hábitat use

Introducción

El género *Anolis* es un linaje de lagartijas que se diversificó adaptativamente gracias a la aparición de las lamelas subdigitales, una innovación morfológica que le permitió explotar eficientemente el nicho arborícola (Losos 2010). Actualmente, el género está representado por cerca de 400 especies (Losos 2009), con una variedad morfológica y ecológica más amplia que otros grupos de iguánidos (Losos & Miles 2002). Otro aspecto destacable de los *Anolis* es que para cuatro islas de las Antillas mayores la radiación adaptativa se repitió de manera convergente (Williams 1983, Losos *et al.* 1998, Losos 2009) lo que produjo en cada isla una comunidad de *Anolis* que incluye por lo menos los mismos cuatro especialistas de hábitat (Losos *et al.* 1998, Losos 2009). Los grupos de especies de *Anolis* ecológicamente y morfológicamente similares, pero no filogenéticamente cercanas fueron formalmente definidos por Williams (1972) como ecomorfos. Posteriormente el mismo Williams (1983), caracterizó a los ecomorfos basado en tres aspectos de su ecología: el tamaño corporal de la especie, el tipo de percha usado y un eje climático del microhábitat (húmedo a seco) y nombró seis ecomorfos de acuerdo al tipo de percha utilizado así: *Anolis* de hierba-arbusto; de tronco-piso; de tronco; tronco-copa; gigantes de copa y *Anolis* de ramas.

La radiación de los *Anolis* se ha documentado ampliamente en la literatura (Williams 1983, Losos 1992, Jackman *et al.* 1997, Warheit *et al.* 1999, Losos 2009) y numerosos estudios (Rand 1964, Schoener 1968, Rand & Williams 1969; Schoener 1970, Duellman 1978, Castro-Herrera 1988, Pounds 1988, Losos 1990, Vitt *et al.* 1999, D’Cruze 2005) han demostrado que las especies simpátricas de *Anolis* difieren ecológicamente y que la coexistencia entre ellas ocurre debido a la repartición de los recursos en tres ejes principales: microhábitat estructural, microhábitat térmico y dieta (Williams 1983, Losos 2009).

El estudio de la evolución adaptativa de los *Anolis* en el Caribe se consolidó cuando se puso a prueba la hipótesis del concepto de ecomorfo, utilizando métodos filogenéticos comparativos para tener en cuenta influencia de la cercanía histórica de las especies sobre su morfología y ecología (p. ej. Losos 1990a, Losos 1992, Losos *et al.* 1998). Adicionalmente, el estudio sobre la evolución de los ecomorfos fue afirmado con datos generados en experimentos de desempeño locomotor que permitieron dilucidar la relación entre la forma y función de rasgos como el tamaño corporal, la proporción de las patas y el número de lamelas subdigitales (Losos 2009).

El paradigma ecomorfológico sugiere que la morfología afecta el desempeño locomotor y éste a su vez afecta la adecuación de las especies (Arnold 1983), sin embargo los cambios en el comportamiento de las especies aparecen como un paso intermedio entre el desempeño locomotor y la adecuación (Garland & Losos 1994). No obstante, una visión más general del paradigma, enseña que el hábitat puede afectar sinérgicamente a la morfología, el desempeño locomotor y el comportamiento; mientras que las relaciones interespecíficas, a su vez, influyen en el comportamiento (Garland & Losos 1994). Este paradigma se ha demostrado en varios estudios (Losos 1990a, Losos 1990b, Losos 1990c, Macrini & Irschick 1998, Vanhooydonck *et al.* 2006) los cuales han documentado que las especies de *Anolis* con patas proporcionalmente más largas con relación a su cuerpo, son más veloces y esa capacidad aumenta la evasión de la depredación y la efectividad de caza en perchas de superficie amplia, esto demuestra que comportamiento, desempeño locomotor, uso de hábitat son dependientes de la morfología. Por otro lado, las especies con patas proporcionalmente más cortas, con relación con su cuerpo, tienen mejor apoyo y pasos más seguros a un andar lento, unas habilidades que mejoran la evasión de la depredación y la efectividad de caza en perchas delgadas.

A pesar que en el continente (Centroamérica y Suramérica) la diversificación de los *Anolis* es comparable en términos de riqueza y formas adaptativas con la del Caribe, su ecomorfología ha sido menos estudiada (Losos 2009). No obstante, algunos estudios han evidenciado una relación positiva entre la altura y diámetro de la percha con el número y área de las lamelas subdigitales (Irschick *et al.* 1997, Macrini *et al.* 2003 y Macrini & Irschick 1998). Aunque, recientemente, Crandall *et al.* (2014) evidenciaron que una mayor curvatura de las uñas y un mayor número de lamelas subdigitales se asociaron a mayores habilidades de escalada y mayor fuerza de adherencia, y que las especies que exhibieron esos atributos prefirieron perchas en mayores alturas.

En Colombia habitan 75 de las 110 especies conocidas para el continente suramericano y la mayor diversidad de *Anolis* se concentra en los bosques húmedos tropicales, donde son el grupo dominante en las comunidades de lagartijas arborícolas (Moreno-Arias *et al.* 2008, Moreno-Arias *et al.* 2009). El principal objetivo de este capítulo fue analizar las relaciones ecomorfológicas para algunas especies de *Anolis* que habitan bosques húmedos tropicales de Colombia, para ello se documentaron 1) la velocidad máxima, capacidad de salto y fuerza de adherencia como aspectos relevantes del desempeño locomotor, 2) los tipos de movimientos más frecuentes que exhiben en vida silvestre como un aspecto relevante del comportamiento y 3) se analizaron bajo un contexto filogenético las relaciones entre la morfología, ecología, desempeño locomotor y comportamiento de las especies.

Materiales y Métodos

ÁREA DE ESTUDIO. El trabajo de campo se realizó en tres sitios con vegetación de bosque húmedo tropical. El primero de ellos nombrado de aquí en adelante “Chocó”, estuvo ubicado la estación biológica “El Amargal” en el municipio de Arusí, en el departamento de Chocó (5°35'14.91"N - 77°29'30.58"O. WGS 84. 41 m). El segundo, “Magdalena”, en las haciendas Pampas y Javas del municipio de Yondó, en el departamento de Antioquia (6°42'48.4"N - 74°20'44.1"O. WGS 84, 109 m). El ultimo sitio, “Amazonas”, se ubicó en la reserva natural “Tanimboca” del municipio de Leticia en el departamento de Amazonas (4°7'37.8"S - 69°57'12.8"O. WGS 84. 95 m).

En todos los sitios predomina un bosque multiestratificado con una densa capa de hojarasca. El estrato herbáceo está dominado por árboles y palmas jóvenes con una altura de 1.5 m. En el sotobosque se presentan arbustos, arbolitos y palmas que alcanzan 20 m de altura, con lianas y plantas epífitas asociadas. El dosel incluye árboles que alcanzan hasta 40 m de altura, con lianas y plantas epífitas asociadas. La precipitación y la temperatura media anual en Chocó son 7245 mm y 26.0°C (Galeano 2001), en Magdalena 2399 mm y 28.4 °C, y en Amazonas 3250 mm y 26.4°C (Domínguez 1999).

COMPORTAMIENTO. El trabajo de campo se realizó en enero y julio de 2013 y febrero de 2014. La búsqueda de lagartijas se realizó por medio de censos de Rand (1964), realizados entre las 8:00 y las 16:00 horas, el esfuerzo de muestreo fue de 576 horas-hombre, 192 horas-hombre por sitio. Para obtener información sobre el comportamiento de las especies en vida silvestre, solamente se tuvieron en cuenta los individuos macho que no detectaron la presencia del investigador. Para ello, la búsqueda fue realizada por medio de binoculares revisando la vegetación hasta una distancia de 15 metros. Cuando una lagartija fue detectada, se observó por un lapso mínimo de 15 minutos. Las lagartijas fueron observadas en sitios fuera de su campo visual y con el observador escondido detrás de la vegetación, todas las observaciones se realizaron en absoluto silencio y con el menor número de movimientos rápidos, para evitar que la lagartija detectara al observador. Durante la observación se registró el número de movimientos efectuado por la lagartija, en siete categorías:

Carrera: correspondió a movimientos rápidos y constantes mayores a dos veces el tamaño del individuo.

Caminata: correspondió a movimientos lentos constantes o no, menores a dos veces el tamaño del individuo.

Salto: correspondió al desplazamiento a través de saltos.

Giro: correspondió al giro alrededor de la percha para salir del campo visual de un depredador potencial.

Exploración: correspondió a los movimientos de cabeza realizados por la lagartija en estado de reposo, estos movimientos son utilizados para explorar el ambiente tanto para la búsqueda de presas como para la detección de depredadores.

Despliegue: correspondió a los comportamientos de interacción intraespecífica e interespecífica, entre ellos se incluyen cabeceos, flexiones y extensión del saco gular.

Alimentación: correspondió a eventos de capturas de presas.

Finalmente los datos de comportamiento para cada especie correspondieron al número de movimientos por minuto total y por cada categoría.

DESEMPEÑO LOCOMOTOR. Se capturaron algunos individuos, los cuales se llevaron a un laboratorio de campo adecuado para el registro de datos sobre velocidad máxima, salto máximo y fuerza de adherencia; posterior al registro de datos los individuos fueron liberados en su mismo lugar de captura.

Para la velocidad máxima se utilizó una pista de madera (1.50 m por 15 cm, cubierta por una malla plástica con 0.5 mm de ojo y demarcada en intervalos de 25 cm) dispuesta en un ángulo de 37°. La malla se ha utilizado en otros estudios de desempeño locomotor en *Anolis* para mejorar la tracción de los individuos cuando corren, mientras que el uso de un ángulo de esa magnitud es utilizado porque en ángulos menores prefieren saltar o permanecer quietas (Losos 1990b). Cada individuo se posicionó al inicio de la pista y fue estimulado para correr por medio de golpecitos en la base de la cola (Losos 1990a) para que recorriera la pista, este procedimiento se repitió tres veces para cada individuo, en intervalos de 45 minutos. Todos los recorridos fueron grabados con una cámara digital de alta definición. Para el cálculo de la velocidad máxima se tuvo en cuenta el menor tiempo utilizado por la lagartija en recorrer un intervalo de 25 cm, finalmente se calculó la velocidad máxima para ese intervalo. Para ello se revisaron los videos por medio del programa Windows Movie Maker 12.

Para determinar el salto máximo cada individuo se posicionó en una plataforma de 45 cm de altura y fue estimulado a saltar por medio de golpecitos en la base de la cola. Después del salto se midió la distancia horizontal desde la base de la plataforma en tres intentos y la mayor distancia alcanzada en los tres intentos fue elegida para los análisis.

Para obtener la fuerza de adherencia se utilizó una placa de madera cubierta por una lámina de acetato (este material se utilizó para evitar que la lagartija clavara las uñas en la placa y así las mediciones correspondieran solamente a la fuerza de adherencia de las lamelas subdigitales). A cada individuo se le incorporó un pequeño arnés en la pelvis el cual estuvo unido a un dinamómetro, posteriormente se colocó la lagartija en la lámina garantizando que las lamelas subdigitales estuvieran en estrecho contacto con la misma. Finalmente la lagartija fue halada horizontalmente por medio del dinamómetro, se registró el valor en gramos cuando la lagartija y dinamómetro se movieron a la misma velocidad, es decir cuando el valor en gramos se mantuvo constante. Este experimento se realizó tres veces y se seleccionó el mayor valor registrado. La fuerza de adherencia se calculó en Newtons al multiplicar el valor registrado en gramos por 9.80665 mN.

ECOLOGÍA Y MORFOLOGÍA. Para definir la ecología de las especies, se utilizaron los datos de uso de hábitat en los ejes de nicho térmico y espacial obtenidos en el capítulo 2 del presente documento. Con estos datos se realizó un análisis unificado de nicho (Geange *et al.* 2011) y se ordenaron las especies de acuerdo a su semejanza en el uso de los recursos, para ello se realizó un análisis de escalamiento multidimensional y los valores obtenidos en las dos primeras dimensiones, correspondieron a la posición de las especies en un espacio ecológico que representa el uso de hábitat de las especies.

La información morfológica de las especies provino de los datos obtenidos en el capítulo 1 del presente documento, pero solamente se incluyeron la longitud rostro cloaca (LRC), la longitud de la cola (LC), la longitud del brazo (LB), la longitud de la pata (LP) y el número de lamelas subdigitales entre la segunda y tercera falange del cuarto dedo pedial. Adicionalmente, se calculó el área de las lamelas subdigitales. Para ello se tomó una fotografía de las lamelas y se calculó su área total en mm², analizando la imagen con el programa ImageJ versión 1.47 (Rasband 2014). Este último procedimiento se realizó solamente con los animales capturados para las pruebas de desempeño locomotor. Todos los datos morfológicos se transformaron a Log₁₀ y como las variables morfológicas se correlacionan con LRC, se removió el efecto del tamaño corporal por medio de análisis de regresión. Finalmente la variación morfológica se describió por medio de un análisis de componentes principales que incluyó la LRC y los residuales de las variables restantes, obtenidos en la regresión.

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS COMPARATIVOS. Para corregir el efecto de la filogenia en posteriores análisis se utilizó la filogenia propuesta por Poe (2004), la cual fue modificada pudiendo

los taxones para los cuales no se recopilaron datos ecomorfológicos, incluyó doce de las diecisiete especies registradas en los tres sitios (Figura 3.1). Debido a que la longitud de las ramas en esa topología es desconocida se procedió a estimar la longitud de las mismas mediante el método de Grafen (1989). Este método asigna una altura a cada nodo basado en el número de sus descendientes menos uno, posteriormente cada altura es escalada de modo que la altura de la raíz es 1, finalmente las longitudes de las ramas se calculan como la diferencia entre la altura del nodo inferior y la altura del nodo superior. Este procedimiento se realizó con función *compute.brLen* del paquete de R *ape* (Paradis 2004).

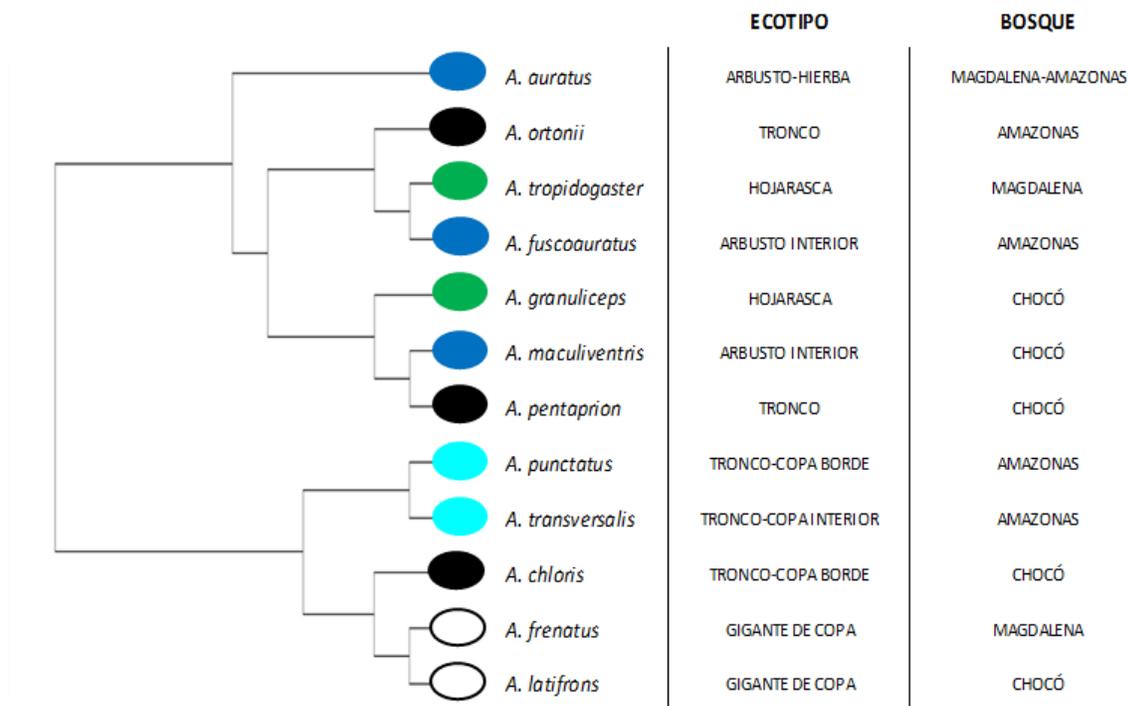


Figura 3.1. Relaciones filogenéticas para doce especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia. Modificada de Poe (2004). Los colores representan los morfotipos definidos en el capítulo 1. Azul: MT1, verde: MT2, negro: MT3, cian: MT, blanco: MT10. Los ecotipos hacen referencia a los grupos ecológicos descritos en el capítulo 2.

Todos los datos comparativos correspondieron al promedio por especie de cada variable, los cuales fueron transformados a Log10 excepto los de las variables ecológicas. Debido a que las variables morfológicas y de desempeño locomotor se correlacionan con el tamaño corporal, se removió su efecto por medio de una regresión filogenética con la función *phyl.resid* del paquete de R *phytools* (Revell 2012). Se configuraron cuatro grupos de datos correspondientes a los atributos de morfología, desempeño locomotor, comportamiento y hábitat de las especies. El número de variables para los atributos de comportamiento y morfología se redujeron por medio de un análisis filogenético de

componentes principales con la función *phyl.pca* del paquete de R *phytools* (Revell 2012), por lo que los datos analizados correspondieron a los primeros componentes que contabilizaron más del 90% de la variación de los datos. Finalmente, para determinar las asociaciones ecomorfológicas entre los diferentes atributos evaluados, teniendo en cuenta el paradigma ecomorfológico de Garland & Losos (1994), se realizaron las siguientes correlaciones canónicas a) Morfología-Desempeño Locomotor, b) Desempeño locomotor- Comportamiento, c) Hábitat-Morfología, d) Hábitat-Desempeño locomotor y e) Hábitat-Comportamiento. Se escogió la prueba de correlación canónica porque permite encontrar el grado de relación y permite probar la hipótesis de relación entre conjuntos de datos, y se desempeña bien cuando el número de variables se aproxima al número de especies (Miles y Ricklefs 1984). Esas características hacen a esta prueba adecuada para estudios de ecomorfología (p. ej. Miles y Ricklefs 1984, Losos 1990a).

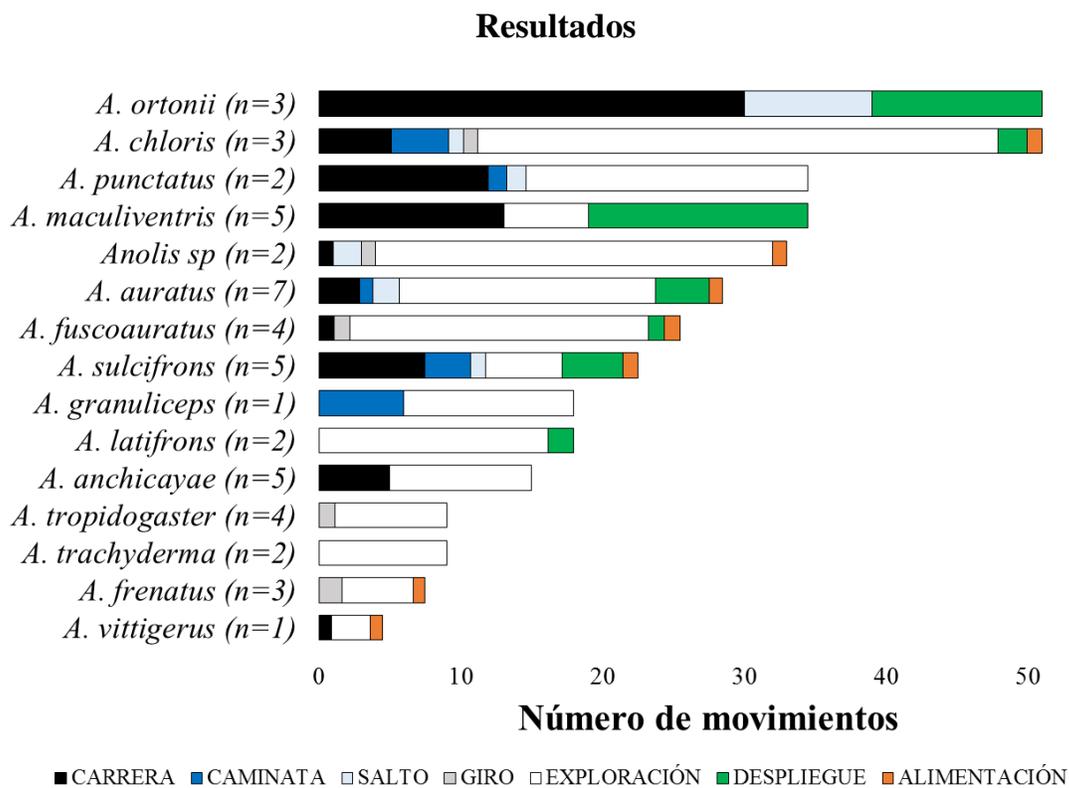


Figura 3.2. Número promedio por tipo de movimiento y total en 15 minutos, para 15 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

El tiempo de observación total para 49 individuos fue de 751 minutos con 50.1 minutos (DE: 25.1) en promedio por especie y 15.3 minutos (DE: 0.9) por individuo. El movimiento más frecuente para todas las especies con excepción de *A. ortonii*, fue el de exploración y los

menos frecuentes fueron giro y alimentación (Figura 3.2). La especie con mayor tiempo de observación fue *A. auratus* y las de menor tiempo fueron *A. granuliceps* y *A. vittigerus* (Figura 3.2). *A. chloris* exhibió todos los movimientos mientras que *A. trachyderma* solamente un tipo. Seis especies exhibieron cuatro o más tipos de movimientos y nueve tres o menos. Las especies más activas fueron *A. ortonii* y *A. chloris* con 3.4 movimientos/minuto y las menos activas fueron respectivamente, *A. frenatus* y *A. vittigerus* con apenas 0.3 y 0.4 movimientos/minutos (Figura 3.2).

La reducción de variables de comportamiento, a través del análisis de componentes principales, mostró que los primeros cinco componentes describieron el 92.3 % de la variación en comportamiento de las especies. El primer componente describió el 25.9% de la variación, desde aquellas que despliegan y exploran frecuentemente (*A. maculiventris*) hasta aquellas que lo hacen raramente (*A. trachyderma*). El segundo componente describió el 24.5% de la variación, desde especies activas y saltadoras (*A. ortonii*) hasta pasivas y que rara vez saltan (*A. latifrons*). El tercer componente describió el 15.2% de la variación, desde especies que se alimentan frecuentemente (*A. maculiventris*) a especies que se alimentan con menor frecuencia (*A. frenatus*). El cuarto y quinto componente describieron cada uno el 13.4% y se relacionaron respectivamente con las variables giro y caminata.

Se registraron datos sobre el desempeño locomotor para 71 individuos y 16 especies (5 +/- 3 individuos por especie) (Tabla 3.1). Los valores promedio registrados fueron de 75.3 cm/seg (Desviación Estándar: 22.6 cm/seg) para la velocidad máxima, de 61.7 cm (DE: 15.2 cm) para la distancia máxima de salto y de 0.10 N (DE: 0.16N) para la fuerza de adherencia. Las especies con los mayores registros de velocidad máxima, distancia máxima de salto y fuerza de adherencia fueron *A. latifrons* y *A. frenatus* (Tabla 3.1). Los menores registros de velocidad máxima fueron de *A. tropidogaster* y *Anolis* sp, los de distancia máxima de salto fueron de *A. pentaprion* y *A. anchicayae* y los de fuerza de adherencia fueron de *Anolis* sp. y *A. maculiventris* (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Número de individuos y valor promedio (desviación estándar) por especie de la velocidad máxima, distancia máxima de salto y fuerza de adherencia para 16 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

ESPECIE	N	VELOCIDAD MÁXIMA	DISTANCIA MÁXIMA DE SALTO	FUERZA DE
		(cm/s)	(cm)	ADHERENCIA (Newtons)
<i>A. anchicayae</i>	3	76.08(4.10)	44.7(4.9)	0.051(0.037)
<i>A. auratus</i>	3	54.15(8.24)	56.0(0)	0.023(0.003)
<i>A. chloris</i>	3	70.93(2.47)	51.5(6.4)	0.034(0.007)
<i>A. frenatus</i>	4	120.51(26.18)	91.2(17.6)	0.507(0.133)
<i>A. fuscoauratus</i>	12	69.41(19.06)	58.5(18.2)	0.016(0.01)
<i>A. granuliceps</i>	10	74.00(32.08)	47.6(14.7)	0.022(0.006)
<i>A. latifrons</i>	2	123.04(34.18)	88.5(6.4)	0.517(0.045)
<i>A. maculiventris</i>	5	68.49(41.10)	50.8(22.2)	0.014(0.004)
<i>A. pentaprion</i>	1	60.37(0)	42.0(0)	0.049(0)
<i>A. punctatus</i>	1	83.33(0)	72.0(0)	0.059(0)
<i>A. sulcifrons</i>	6	66.92(31.98)	68.8(10.5)	0.060(0.022)
<i>A. trachyderma</i>	10	98.02(32.65)	69.6(19.1)	0.026(0.005)
<i>A. transversalis</i>	5	87.16(29.31)	50.0(18.1)	0.074(0.043)
<i>A. tropidogaster</i>	3	46.60(14.59)	57.0(26.5)	0.039(0.022)
<i>A. vittigerus</i>	1	54.69(0)	80.0(0)	0.074(0)
<i>Anolis</i> sp.	2	51.56(2.21)	60.5(9.2)	0.012(0.003)

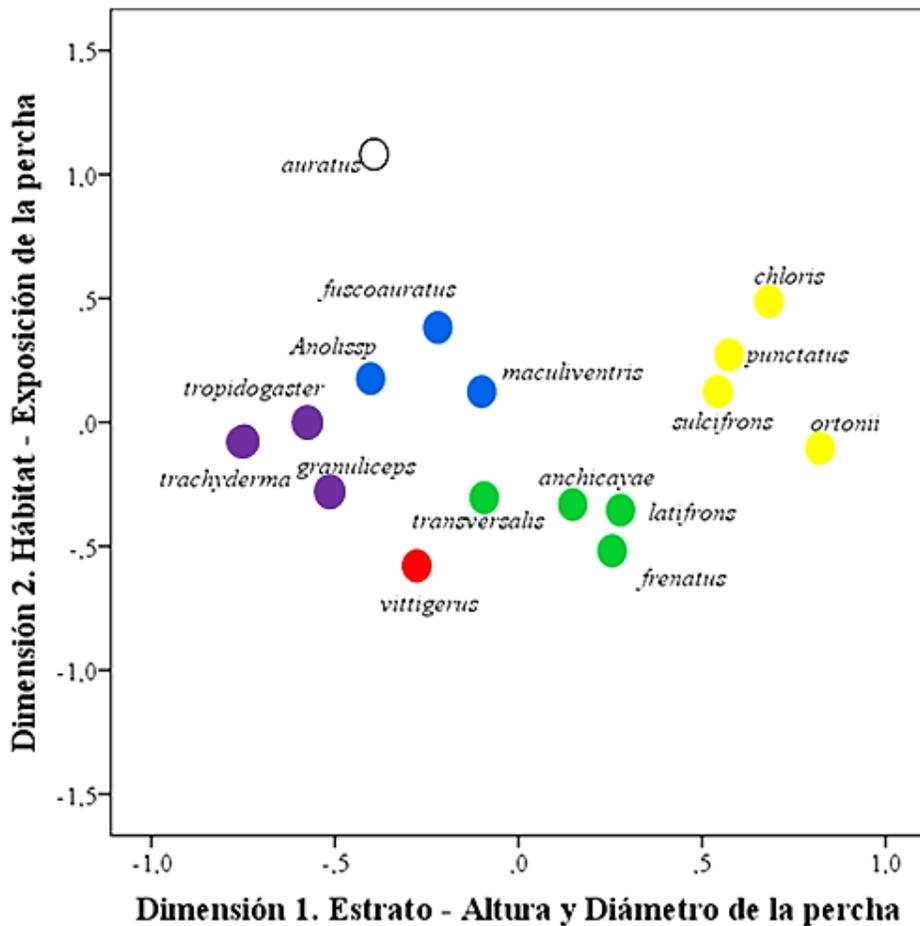


Figura 3.3. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico describiendo la variación en el uso de los recursos espaciales y térmicos de 15 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia. G1: amarillo, G2: verde, G3: rojo, G4: azul, G5: blanco, G6: violeta.

Con base en las diferencias significativas en el traslape de nicho de las especies (Tabla S4), se identificaron seis grupos de especies que usan los recursos espaciales y térmicos de forma distinta (Figura 3.3). La mayor diferencia entre los grupos fue descrita por los recursos espaciales, desde especies que prefieren el dosel y usan perchas altas y gruesas (G1 y G2); especies que habitan los estratos de sotobosque y herbáceo en perchas con altura y diámetro intermedios (G3, G4 y G5), y especies que habitan el estrato terrestre y herbáceo, en el suelo o en perchas de altura y diámetro bajos (G6) (Figura 2). Secundariamente, los grupos se diferenciaron por los recursos térmicos: especies que prefieren el interior del bosque y perchas poco expuestas a la radiación solar (G2, G3 y G6), especies que prefieren el borde

del bosque (G1 y G4) o áreas con vegetación abierta (G5) en perchas expuestas a alta radiación solar (Figura 3.3).

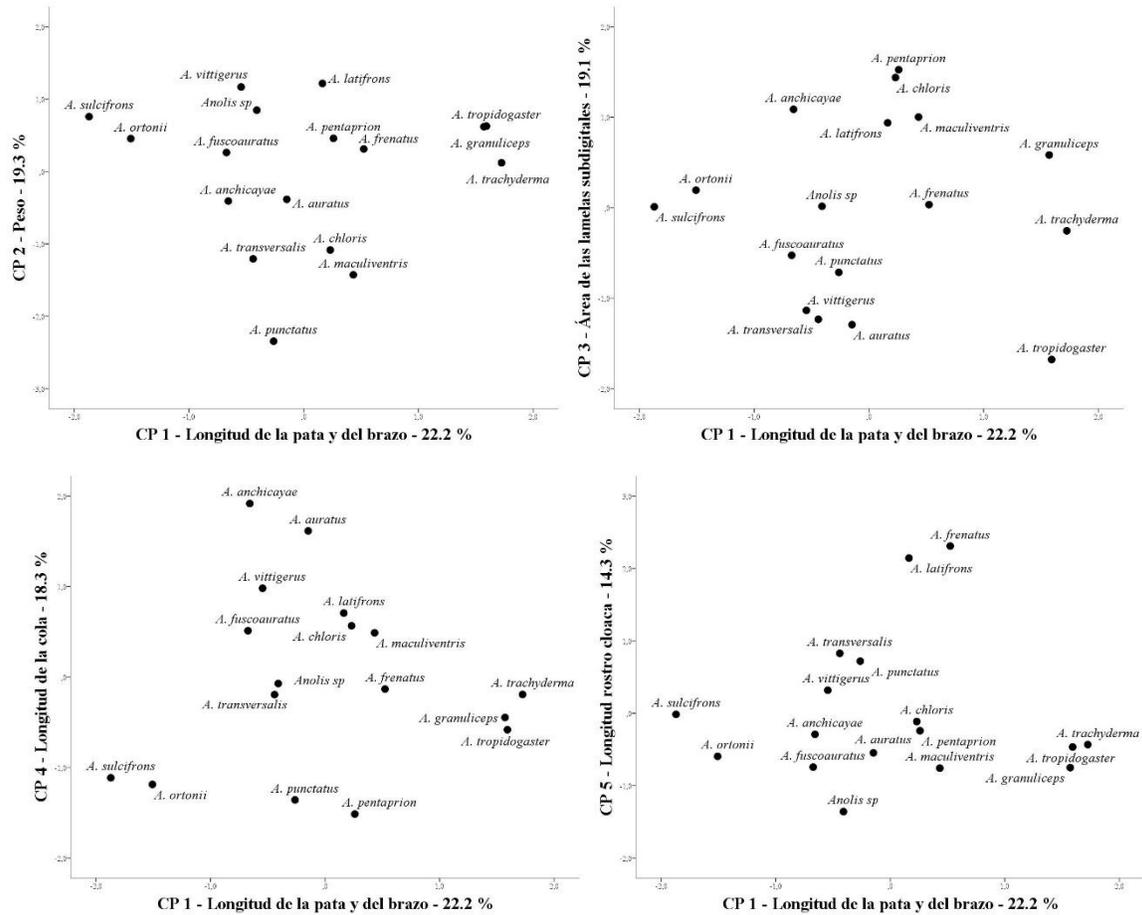


Figura 3.4. Análisis de componentes principales describiendo la variación morfológica de 17 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia.

El 93.2 % de la variación morfológica de las 17 especies de *Anolis* de bosques húmedos, fue explicada en los primeros cinco componentes principales (Figura 3.4). Los primeros cuatro componentes se correlacionaron con variables de forma mientras que el último se relacionó con el tamaño. El primer componente describió a los individuos desde lagartijas de miembros cortos (*A. sulcifrons*) a largos (*A. trachyderma*); el segundo componente desde lagartijas robustas (*A. latifrons*) a lagartijas esbeltas (*A. punctatus*); el tercer componente desde lagartijas con dedos delgados (*A. tropidogaster*) a anchos (*A. pentaprion*); el cuarto componente describió lagartijas desde colas cortas (*A. pentaprion*) a largas (*A. anchicayae*) y el último componente desde lagartijas grandes (*A. frenatus*) a pequeñas (*Anolis sp.*) (Figura 3.4).

Tabla 3.2. Resumen del análisis canónico de correlación entre los atributos morfológicos, ecológicos, comportamentales y de desempeño locomotor de 12 especies de *Anolis* de bosques húmedos tropicales de Colombia. En negrita se muestran las correlaciones significativas.

Correlación canónica	Variado canónico	<i>r</i>	<i>r</i> ²	<i>X</i> ²	<i>p</i>
Morfología - Ecología	1	0.98	0.96	28.36	0.002
	2	0.76	0.57	5.96	0.20
Morfología - Desempeño Locomotor	1	0.97	0.94	25.96	0.03
	2	0.79	0.63	7.34	0.50
	3	0.37	0.14	0.95	0.81
Morfología - Comportamiento	1	1.00	1.00	59.46	0.0001
	2	0.98	0.97	23.24	0.10
	3	0.70	0.49	3.97	0.91
	4	0.23	0.05	0.30	0.98
	5	0.00	0.00	0.00	0.99
Ecología - Desempeño Locomotor	1	0.68	0.47	5.81	0.44
	2	0.30	0.09	0.76	0.68
Ecología - Comportamiento	1	0.92	0.85	18.70	0.04
	2	0.74	0.54	5.48	0.24
Desempeño Locomotor - Comportamiento	1	0.87	0.76	12.86	0.61
	2	0.64	0.40	3.63	0.88
	3	0.20	0.04	0.26	0.96

Se encontraron relaciones estadísticamente significativas en cuatro pares de grupos de atributos de las especies (Tablas 3.2 y 3.3). El primer par de atributos, morfología-ecología, relacionó positivamente los componentes principales 2 y 4 de la morfología con la dimensión 1 de ecología, esta correlación significó una relación entre el número de lamelas y el tamaño corporal con el estrato y la altura del diámetro de la percha (Tabla 3.3). El segundo par de atributos, morfología-desempeño locomotor, relacionó positivamente los componentes principales 4 y 5 (Longitud de la cola y de la pata) de la morfología con la fuerza de adherencia (Tablas 3.2 y 3.3). El tercer par de atributos, morfología-comportamiento, relacionó positivamente los componentes principales 4 y 5 de la morfología y el comportamiento, esta correlación significó una relación entre la longitud de la pata y del área de las lamelas y el tamaño con la cantidad de saltos (Tablas 3.2 y 3.3). Finalmente, el cuarto par de atributos, ecología-comportamiento, relacionó positivamente la dimensión 1 de ecología con los componentes principales 4 y 5 del comportamiento, esta correlación

significó una relación entre estrato, altura y de percha con la cantidad de saltos y el grado de actividad (Tablas 3.2 y 3.3).

Tabla 3.3. Importancia de las variables para los variados canónicos en cada una de las correlaciones canónicas estadísticamente significativas. En negrita las variables más importantes para la correlación y en paréntesis el grado de correlación de la variable con el variado canónico correspondiente. CP: Componente principal.

Correlación Canónica	Variable	Variado Canónico *	Variado Canónico **
Morfología* – Ecología**	Morfología CP 1 (Tamaño)	-0.15 (-0.31)	
	Morfología CP 2 (Número de lamelas)	0.92 (0.81)	
	Morfología CP 3 (Área de lamela)	0.30 (0.29)	
	Morfología CP 4 (Longitud de la cola)	0.86 (0.17)	
	Morfología CP 5 (Longitud de la pata)	0.52 (-0.23)	
	Ecología Dimensión 1 (Estrato, altura y diámetro de percha)		0.89 (0.88)
	Ecología Dimensión 2 (Hábitat y exposición de percha)		-0.57 (-0.56)
Morfología* - Desempeño Locomotor**	Morfología CP 1 (Tamaño)	0.02 (-0.47)	
	Morfología CP 2 (Número de lamelas)	0.31 (0.04)	
	Morfología CP 3 (Área de lamela)	-0.69 (-0.37)	
	Morfología CP 4 (Longitud de la cola)	-1.90 (-0.90)	
	Morfología CP 5 (Longitud de la pata)	-1.72 (-0.15)	
	Velocidad Máxima		-1.50 (-0.09)
	Distancia máxima de Salto		0.82 (0.03)
	Fuerza de Adherencia		-1.27 (-0.89)
Morfología* - Comportamiento**	Morfología CP 1 (Tamaño)	-0.25 (-0.36)	
	Morfología CP 2 (Número de lamelas)	-0.08 (-0.04)	
	Morfología CP 3 (Área de lamela)	-0.94 (0.41)	
	Morfología CP 4 (Longitud de la cola)	1.13 (0.01)	
	Morfología CP 5 (Longitud de la pata)	1.76 (0.45)	
	Comportamiento CP 1 (Carrera)		0.21 (0.23)
	Comportamiento CP 2 (Alimentación)		0.21 (0.36)
	Comportamiento CP 3 (Caminata)		0.36 (0.23)
	Comportamiento CP 4 (Salto)		-0.83 (-0.66)
	Comportamiento CP 5 (Mov/min)		-0.74 (-0.25)
Ecología* - Comportamiento**	Ecología Dimensión 1 (Estrato, altura y diámetro de percha)	-0.73 (0.86)	
	Ecología Dimensión 2 (Hábitat y exposición de percha)	-0.45 (-0.41)	
	Comportamiento CP 1 (Carrera)		0.29 (0.51)
	Comportamiento CP 2 (Alimentación)		0.04 (-0.14)
	Comportamiento CP 3 (Caminata)		-0.29 (-0.20)
	Comportamiento CP 4 (Salto)		0.58 (0.64)
	Comportamiento CP 5 (Mov/min)		-1.01 (0.60)

Discusión

El principal objetivo de este capítulo fue analizar como los rasgos ecológicos y comportamentales están relacionados con la morfología de las especies. En ese sentido, para determinar la significancia adaptativa de un rasgo morfológico es clave entender como este funciona, como su cambio evolutivo a través de presiones selectivas permite o restringe la habilidad de los organismos para utilizar el ambiente (Arnold 1983, Losos 1990a). En los capítulos anteriores se ha demostrado la naturaleza adaptativa y en algún caso convergente de la morfología (morfotipos) y la ecología (ecotipos) en los anolinos de bosques húmedos de Colombia, este patrón sugiere una relación adaptativa entre algún rasgo morfológico y el nicho estructural. Dentro del paradigma ecomorfológico de Garland & Losos (1994) se propone que las características de desempeño locomotor son el enlace entre forma y ecología, sumado a las afirmaciones que el desempeño locomotor es crucial para determinar la adecuación de un organismos (Miles 2004).

Nuestros resultados soportan fuertemente el paradigma ecomorfológico, y los datos evidencian como la morfología juega un papel crucial en el uso del hábitat y el comportamiento de las especies. En primer lugar, se detectó como los rasgos relacionados con la forma de la lagartija, independientemente del tamaño y de la historia filogenética de las especies, están íntimamente ligados con la altura y diámetro de la percha que utiliza la especie. Específicamente las especies de bosques húmedos tropicales muestran una relación positiva entre el número de lamelas con la altura y diámetro de la percha, lo que muestra que anolinos con tendencias más arborícolas poseen características morfológicas claves para escalar y mantenerse asido firmemente en grandes alturas. Esta tendencia ya había sido demostrada en estudios anteriores donde se encontró esta misma relación (Irschick *et al.* 1997, Crandell *et al.* 2015) para anolinos continentales.

El enlace entre altura de percha y características de las lamelas, por lo tanto, debe estar relacionado con funciones de los rasgos que aumenten la seguridad en la locomoción, como una mayor fuerza de adherencia, este resultado fue sustentado por el hecho que las especies que mostraron los mayores valores de fuerza de adherencia también fueron las que utilizaron las perchas más altas y en los estratos más altos. Así, especies con alto número de lamelas y dedos proporcionalmente más anchos son pertenecientes a los ecotipos de tronco (morfotipos MT3), tronco-copa (morfotipos MT7) y gigantes de copa (morfotipos MT10) los cuales exhiben las alturas de perchas más altas y usualmente prefieren los estratos más altos del bosque. Adicionalmente, en estas especies predomina un tamaño corporal grande (p. ej. *A. latifrons* o *A. frenatus*), se ha documentado que en las partes más altas del

bosque el estrés hídrico es mayor, y por lo tanto una forma de hacer frente a ese desafío, es aumentando el tamaño corporal para contrarrestar la desecación (Losos 2009). Una excepción son las especies del ecotipo tronco como *A. ortonii*, *A. pentaprion* y *A. sulcifrons* (morfortipo MT3) que son pequeñas pero que pueden contrarrestar la alta desecación en las partes altas, bajando a estratos inferiores donde la temperatura e insolación son menores.

En segunda instancia, la morfología se relacionó con la capacidad de adherencia. Tanto el tamaño como el área de las lamelas y la longitud de la cola fueron predictores de la fuerza de adherencia. Este resultado concuerda con lo mencionado anteriormente sobre los desafíos que impone vivir en la parte alta del bosque. No solo el hecho de que el tamaño corporal sea el principal responsable en los cambios en desempeño locomotor en lagartijas (Huey 1982), sino el hecho de que ser más grande requiere también más fuerza para adherirse, pero también una cola más larga que sirva de contrapeso y aumente la seguridad para evitar las caídas durante la locomoción en las ramas y troncos a grandes alturas; esta función de contrapeso ha sido demostrada tanto para el balance del cuerpo durante la carrera como en los movimientos ondulatorios del cuerpo para la locomoción (Sukhanov 1968).

Si bien existen especies morfológicamente parecidas en el continente y que exhiben patas larga y asimismo que desarrollan altas velocidades (p. ej. *A. frenatus*, *A. granuliceps*, *A. latifrons* y *A. trachyderma*) que en teoría se ajustarían a los modelos biomecánicos y a la tendencia encontrada para los anolinos del Caribe, que predicen una relación entre patas largas y velocidad máxima y aceleración (Losos 1990b, Vanhooydonck *et al.* 2006); esta relación se encontró, aunque no de forma significativa, para las especies de bosques húmedos tropicales del continente. A pesar que varias de las especies estudiadas aquí son morfológicamente cercanas a las del Caribe y además muestran valores de velocidad comparables, dentro de las especies continentales analizadas no se incluyó ninguna de patas muy cortas como anolinos de ramitas (especies del morfortipo MT4) y es posible que las especies analizadas no recojan la suficiente variación, lo que implica que a pesar que la relación positiva entre longitud de las patas y velocidad máxima fue detectada, esta relación no fue estadísticamente significativa en nuestros análisis (Correlación Morfología-Desempeño locomotor - Variado canónico 2: $r = 0.76$, $p = 0.20$).

Este último factor pudo también afectar la imposibilidad de detectar relaciones entre la morfología y la capacidad de salto, no obstante la distancia alcanzada durante el salto responde tanto al tamaño de la pata como a la masa muscular, de la cual depende la aceleración durante el despegue (Toro *et al.* 2004, Toro *et al.* 2006) se ha demostrado que en general anolinos con patas más largas tienden a saltar

más lejos (Losos 1990b, Vanhooydonck *et al.* 2006). Sumado a lo anterior también se ha confirmado que los ecomorfos a pesar que muestran pequeñas variaciones en la distancia de salto estas no son significativas, y la relación significativa entre distancia de salto y tamaño de la pata depende fuertemente de la inclusión de anolinos de patas cortas como los *Anolis* de ramitas (Toro *et al.* 2004). Es interesante que hasta el momento en ningún bosque húmedo tropical de Suramérica se haya registrado un *Anolis* de ramita (morfortipo MT4 en el continente), aunque se ha sugerido que este morfortipo es mantenido en regímenes de depredación dominados por aves y con pocas serpientes arborícolas diurnas como en la alta montaña de Suramérica (Capítulo 1 en este mismo documento), es posible que los regímenes de depredación en las islas del Caribe sean parecidos, en términos que los depredadores diurnos son predominantemente aves y pocas son las serpientes netamente arborícolas diurnas, lo que favorecería anolinos de este tipo.

En tercera instancia, el comportamiento exhibido por las especies se relacionó tanto con la morfología como con la ecología, reforzando la idea de una evolución acoplada entre esos atributos. Con relación a la morfología, las especies con dedos anchos y patas cortas tendieron a saltar más frecuentemente que las que tenían dedos más delgados y patas largas. La evolución acoplada entre atributos puede generar restricciones a las posibilidades que tienen las especies para adaptarse a microhábitats particulares que requieren una mayor eficiencia de uno u otro atributo. Por ejemplo, los anolinos de patas cortas ven comprometida la velocidad pero su locomoción es más segura en perchas más delgadas en microhábitats con vegetación densa donde un predominio de saltos es una locomoción eficiente (Losos 1990b, Toro *et al.* 2006). Si bien se encontró la misma relación entre longitud de la pata y exhibición de saltos, no fue lo mismo para el tipo de microhábitat ni para el diámetro de la percha, ya que las especies que más saltaron estuvieron en perchas más gruesas y en microhábitats con menor vegetación, por lo que en este caso la frecuencia de saltos no representa la locomoción eficiente en microhábitats con vegetación densa que se ha descrito, para anolinos cuyos microhábitats son de este tipo (Losos 2009), pero si representa un atributo que exhiben los anolinos de patas largas.

El grado de actividad fue variable entre las especies estudiadas y aunque algunas de ellas fueron muy activas, la mayoría presentó menos de dos movimientos por minuto y además el movimiento más frecuente fue el de exploración. Este tipo de comportamiento, básicamente es una respuesta cautelosa para evitar la depredación y solamente incluye movimientos de cabeza mientras la lagartija permanece estática. La exploración se asoció, aparentemente, con el grado de actividad de las aves en las áreas de estudio, se observó que mientras se escuchaban sonidos de aves (p. ej. Trinos o graznidos) o aleteos, los anolinos aumentaban la frecuencia de exploración con el objetivo de detectar

al posible depredador. Esta alta inactividad en términos de movimientos de locomoción, refuerza la idea que los anolinos de continente son menos activos que los de las islas y apoya las sugerencias de algunos autores que mencionan que la inactividad es un comportamiento anti depredatorio en especies del continente (Irschick *et al.* 1997, Schaad & Poe 2010).

El mayor grado de actividad ocurrió en especies que habitan el borde del bosque o áreas con vegetación abierta y además existió una correlación positiva significativa entre la altura de la percha y el estrato del bosque con el grado de actividad (movimientos por minuto). En general, aunque la mayor relación se dio con aspectos estructurales del hábitat, el estrato del bosque da una idea indirecta de las características térmicas del microhábitat. Los estratos más altos del bosque están sometidos a una mayor temperatura, menor humedad y por lo tanto mayor desecación que los estratos más bajos del bosque. En ese sentido, las especies que prefieren los bordes y los estratos altos del bosque están en microhábitats que aunque más sometidos a la desecación, son térmicamente menos costosos para la termorregulación, mientras que la disponibilidad térmica de temperaturas altas es mucho menor en los estratos herbáceo y rasante, por lo que las especies que usan habitualmente esos estratos habitan en sitios térmicamente más costosos.

Un ambiente poco costoso para la termorregulación favorece el desarrollo y la frecuencia de diferentes actividades, por ejemplo especies como *A. auratus*, *A. chloris*, *A. ortonii* o *A. sulcifrons* además de ser muy activas exhiben comportamientos muy variados que incluyen despliegues que rara vez los muestran las especies del interior del bosque. Por otra parte, ser cauteloso en el interior del bosque, donde abundan los depredadores, es quizás la estrategia anti depredatoria más eficiente y es posible que esta estrategia sea un reflejo de la consecuencia de vivir en un ambiente térmicamente costoso, que limita los movimientos y la actividad. No obstante, la hipótesis planteada aquí incluye dos factores que pueden estar actuando simultáneamente sobre la evolución de un comportamiento en los anolinos de bosques húmedos, por lo que estudios que controlen ambos factores y determinen cuál de los filtros, disponibilidad térmica o depredación, son los mayores aportantes en la actividad o pasividad de los *Anolis* serán cruciales para entender la evolución del comportamiento de estas lagartijas en el continente.

Finalmente, aunque las relaciones mostradas aquí se basan en una muestra relativamente limitada de la gran diversidad de anolinos de los bosques húmedos tropicales, los resultados son consistentes con lo realizado anteriormente y con diferentes metodologías (Losos 1990a, Losos 1990b, Losos 1990c, Irschick *et al.* 1997), por lo que se demuestra la generalidad de los resultados tanto en el ajuste de

modelos biomecánicos que predicen la relación forma-desempeño locomotor (p. ej. Losos 1990a) como en las relaciones entre hábitat estructural y la morfología en las especies del continente que difieren de las del Caribe (p. ej. Irschick *et al.* 1997). Esto significa que aunque las radiaciones de islas y del continente exhiben un patrón similar de diversificación morfológica y ecológica, y que este patrón se haya generado por procesos subyacentes similares, el hecho que existan otros morfotipos, ecotipos e interacciones ecomorfológicas en el continente, sugieren una mayor complejidad en esta radiación o por lo menos para las comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales.

SÍNTESIS

La composición de las comunidades de *Anolis* de los bosques húmedos tropicales del noroeste de Suramérica se asocia a procesos históricos y ecológicos relacionados con la orogenia andina y el intercambio faunístico entre Centro y Suramérica (Glor *et al.* 2001). Estos dos eventos fueron los responsables de la estructura taxonómica actual de esas comunidades, las cuales se componen de dos linajes: los clados *Dactyloa* y “*Norops*”. Mientras que *Dactyloa* tiene una historia de diversificación mayoritariamente continental (Losos 2009, Castañeda & de Queiroz 2011, Castañeda & de Queiroz 2013), la diversificación de “*Norops*” ocurrió mayoritariamente en las islas del Caribe pero también en el continente (Glor *et al.* 2001, Nicholson *et al.* 2005, Losos 2009, Nicholson *et al.* 2012, Prates *et al.* 2015). La diversificación, por lo menos para los anolinos y otros organismos amazónicos, ocurrió paralelamente con el surgimiento de los Andes y la separación de los bosques amazónicos de los chochoanos desde mediados del Mioceno (Antonelli *et al.* 2010, Hoorn *et al.* 2010, Prates *et al.* 2015). Paralelamente, probablemente también ocurrió la diversificación de los clados de *Dactyloa* que actualmente presentan una distribución trasandina (p. ej. clados “western” y *latifrons*, de acuerdo con Castañeda & de Queiroz 2011). Estos procesos históricos, se reflejan en la composición faunística actual de las comunidades de bosques húmedos tropicales y son quizás los principales responsables de la alta diversidad beta o alto recambio de especies que exhiben esas comunidades.

No obstante, los procesos anteriores han jugado un rol relativamente menor en la estructuración morfológica y ecológica de esas comunidades. En términos generales, la diversidad morfológica para bosques húmedos tropicales se resume en ocho morfotipos, de los cuales cuatro (MT1, MT2, MT3 y MT5) son comunes a las comunidades de bosque húmedo tropical, con algunos morfotipos exclusivos a comunidades de los bosques del Chocó Biogeográfico y la Amazonia (Figura 4.1). Estos patrones de semejanza sugieren factores selectivos similares, como la fisionomía de la vegetación y los regímenes de depredación y competencia, que posiblemente han modelado la composición morfológica de las comunidades de anolinos en cada uno de esos ambientes. La diversificación morfológica de los anolinos del noroeste de Suramérica evidenció claramente una ruta a través de un paisaje de picos morfológicos adaptativos, mostrando varios de ellos convergentes dentro de la radiación continental pero también con los ecomorfos del Caribe (Tabla 4.1), lo anterior indica que entre el continente y el Caribe posiblemente existen procesos similares a ambas radiaciones. Por otra parte, los morfotipos al ser definidos con rasgos morfológicos similares a los ecomorfos del Caribe, y el hecho de que la evolución morfológica ha sido convergente, deja abierta la posibilidad que ocurra lo mismo en rasgos ecológicos relacionados con la morfología.

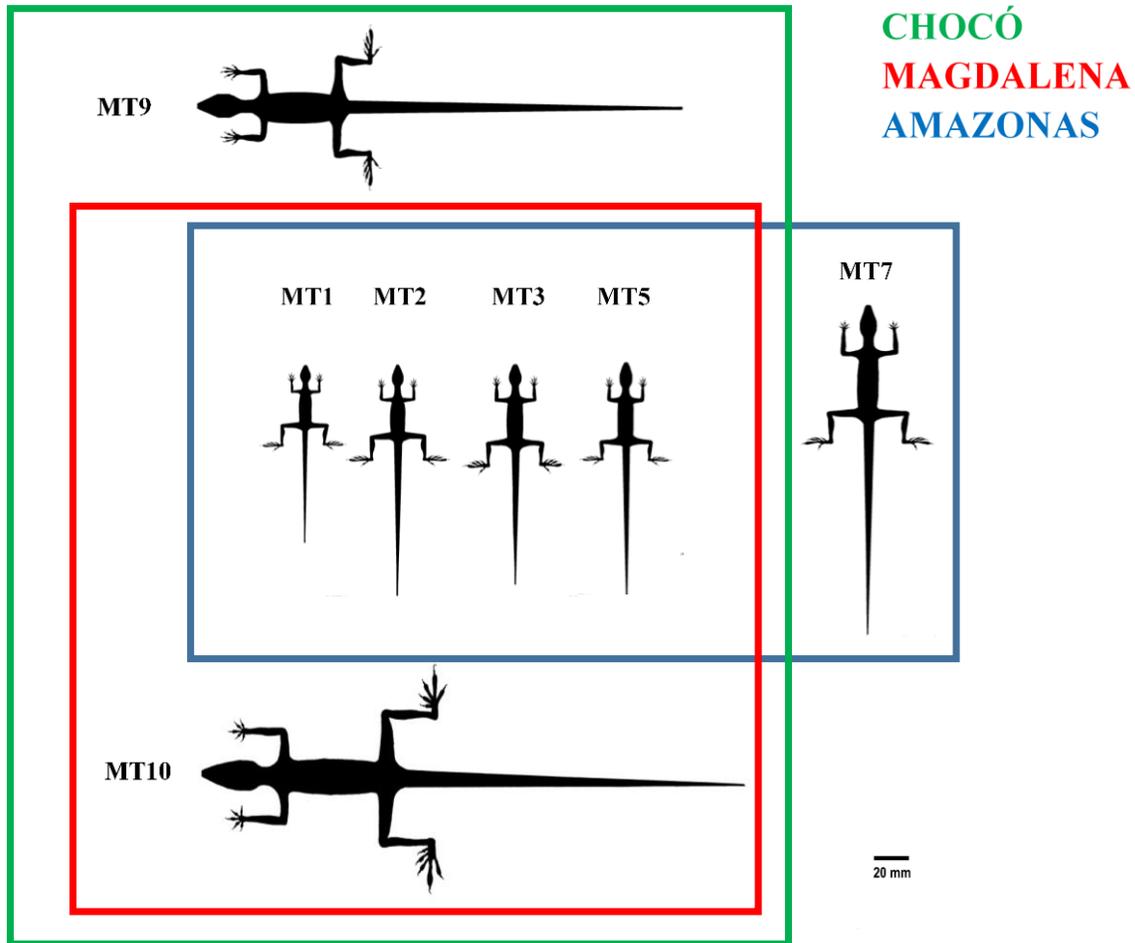


Figura 4.1 Siluetas de los morfotipos presentes en tres comunidades de anolinos de bosques húmedos tropicales de Colombia estudiados. Las siluetas están basadas en las medidas promedio de cada morfotipo. Cada rectángulo incluye la composición morfológica de cada comunidad.

La semejanza entre forma y ecología se evidenció para las tres comunidades de tal forma que las tres presentaron la misma estructura ecológica; anolinos terrestres, semiarborícolas y arborícolas. En los tres sitios a pesar de su historia relativamente independiente (como se mencionó anteriormente) se han mantenido características similares en la estructura de la vegetación y de los regímenes de depredación y competencia. Estos filtros ecológicos actuando de manera similar, en los bosques húmedos tropicales del noroeste de Suramérica, han tenido un papel muy importante en la estructuración ecológica de las comunidades de anolinos y son los responsables de que se puedan encontrar al menos siete grupos funcionales (de los ocho descritos en este trabajo) comunes entre bosques de diferentes localidades (Figura 4.2).

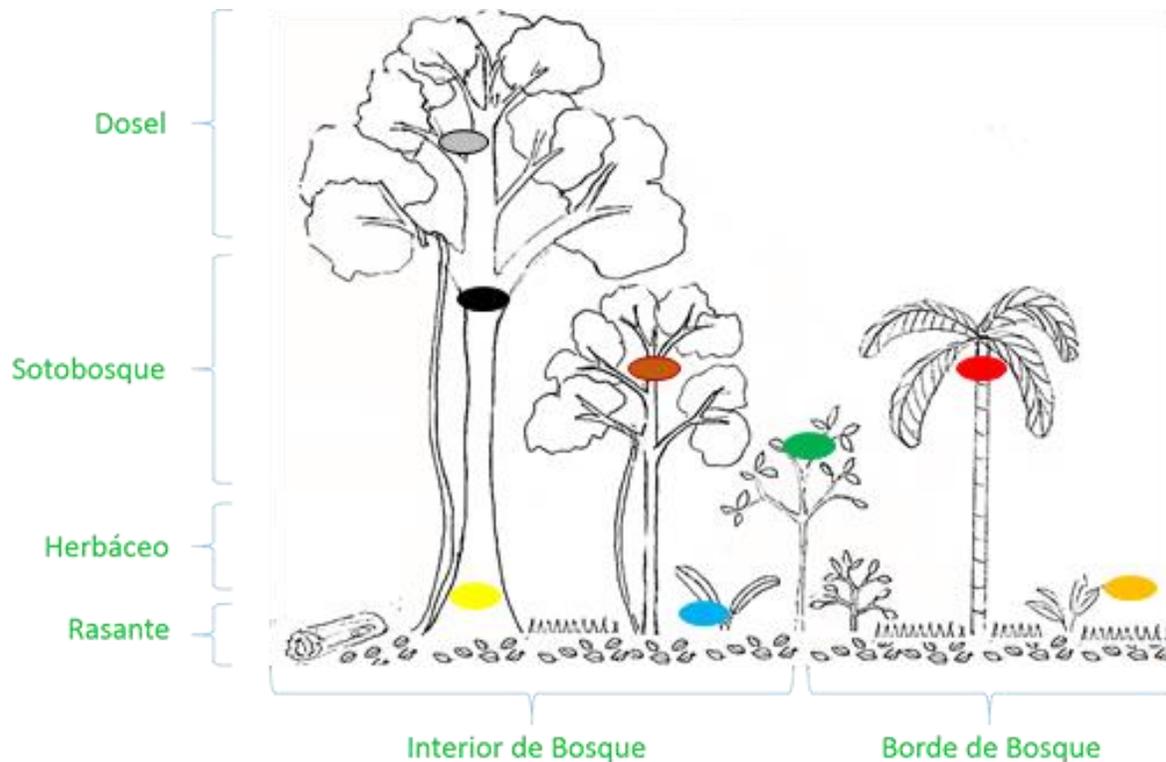


Figura 4.2. Distribución horizontal y vertical de los ecomorfos de *Anolis* presentes en una comunidad de bosque húmedo tropical de Colombia. El color de los óvalos representa cada ecomorfo: azul - Anolinos de hojarasca, amarillo - Anolinos de tronco-piso, verde - Anolinos de arbustos de bosque, naranja - Anolinos de hierba y arbustos, negro - Anolinos de tronco, rojo - Anolinos de tronco-copa del borde del bosque, café - Anolinos de tronco-copa del bosque, gris - Anolinos gigantes de la copa.

A diferencia de lo sugerido en estudios anteriores, que mencionan que los procesos subyacentes a la estructuración ecológica podrían ser diferentes en el continente (Irschick *et al* 1997, Schaad & Poe 2010). Los patrones semejantes para las tres comunidades: baja repartición de los recursos espaciales y térmicos pero alta repartición en el alimento, evidenciaron fuertemente que el alimento es un recurso limitado, y es probablemente por el cual las especies están compitiendo; ya que a pesar de la posible mayor disponibilidad de alimento en el continente, también existe una mayor cantidad de competidores por este recurso como aves y otras especies de lagartijas. Es así que como en las islas del Caribe, en el continente la competencia posiblemente haya sido el motor de la diversificación ecomorfológica de los anolinos, lo que explicaría las semejanzas observadas entre ambas radiaciones y descritas en este estudio.

Si bien, la morfología y ecología mostraron un patrón convergente sugiriendo una evolución adaptativa, es preciso enmarcar este patrón con aspectos funcionales que serían el enlace que mantendría los rasgos adaptativos a través del tiempo. Dentro de un modelo ecomorfológico (Garland & Losos 1994), el análisis permitió demostrar la significancia adaptativa de los rasgos morfológicos a través de un enfoque funcional (en términos de desempeño locomotor) para determinar y mantener la habilidad de las especies para explotar determinados microhábitats y exhibir ciertos comportamientos. En ese sentido se demostró, independientemente de la historia filogenética de las especies, como especies de hábito netamente arborícola exhiben más número de lamelas, dedos más anchos que se reflejan en una mayor fuerza de adherencia, una habilidad primordial para la locomoción segura y eficiente en troncos y ramas en los estratos más altos del bosque.

Por otra parte, la velocidad máxima se relacionó positivamente con la longitud de las patas y el tamaño corporal pero negativamente con el área de las lamelas. Esto significó la relación de anolinos de patas largas que usaron preferiblemente perchas anchas o que presentaron un hábitat terrestre, por lo que una mayor velocidad en esos microhábitats, relativamente abiertos, es un mecanismo mucho más eficiente que la cripsis para evadir a los depredadores. De la misma forma, la morfología y la ecología se relacionaron con el tipo de comportamiento exhibido por las especies, de tal forma que especies de patas largas, dedos delgados o que utilizaron microhábitats con alta exposición solar fueron las más activas.

Tabla 4.1. Ecomorfos continentales de bosque húmedo tropical, morfotipo, comportamiento y contraparte ecomorfológica del Caribe.

ECOMORFO CONTINENTAL	MORFOTIPO	COMPORTAMIENTO	ECOMORFO DEL CARIBE
Hojarasca	MT2	Pasivo	¿?
Tronco-piso	MT5	Pasivo	Trunk - ground
Arbustos de bosque	MT1	Activo-Pasivo	¿?
Hierbas-arbustos	MT1	Activo	Grass - bush
Tronco	MT3	Activo	Trunk
Tronco-copa del bosque	MT3	Pasivo	Trunk - crown
Tronco-copa del borde	MT7 y MT3	Activo	Trunk - crown
Gigantes de la copa	MT10	Pasivo	Crown - giant
Indefinido	MT9	¿?	¿?

Finalmente, la naturaleza convergente de la ecología y la morfología sustentada dentro de un marco ecomorfológico como el utilizado en esta investigación, permitió la aplicación por lo menos para la mayoría de especies de bosques húmedos tropicales del norte de Suramérica (Tabla 4.1) el concepto de ecomorfo de Williams (1972): “especies con adaptaciones morfológicas, nichos y

comportamientos similares pero que no están necesariamente relacionadas filogenéticamente”; el uso de este concepto para describir la ecomorfología de las especies estudiadas es fundamental porque resume la naturaleza adaptativa de la radiación de los anolinos pero también la evolución acoplada entre la morfología, la ecología y el comportamiento, por lo que su aplicabilidad claramente indica que la radiación continental de los anolinos de bosques húmedos tropicales continentales no ha sido ajena a este patrón evolutivo.

LITERATURA CITADA

- Anderson, D. L. and L.N. Naka. 2011. Comparative structure and organization of canopy bird assemblages in Honduras and Brazil. *The Condor* 113:1.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: A comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1–51.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, A., Crawford, A. J., Bates, J. M., Velazco, P. M & W, Wüster. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. Págs 386-404. En: Hoorn, C & F, Wesselingh (Eds). *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Ardila-Marín D., Hernández-Ruz, E & D. G, Gaitán-Reyes. 2008. Ecología de *Anolis tolimensis* (Sauria, Iguanidae) en la cordillera Oriental de Colombia. *Herpetotropicos* 42: 71-78.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*. 23:347-361.
- Arteaga, A. 2013. *Anolis aequatorialis*. En: Arteaga, A., Bustamante, L & J.M, Guayasamín (eds). *The Amphibians and Reptiles of Mindo*. Quito: Universidad Tecnológica Indoamérica, disponible en: <http://www.tropicalherping.com/publications/books/mindo/Anolis-aequatorialis.html>.
- Arteaga, A. 2013b. *Anolis gracilipes*. En: Arteaga, A., Bustamante, L & J.M, Guayasamín (eds). *The Amphibians and Reptiles of Mindo*. Quito: Universidad Tecnológica Indoamérica, disponible en: <http://www.tropicalherping.com/publications/books/mindo/Anolis-gracilipes.html>.
- Avila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Leiden: Zoologische Verhandelingen. 706 pp.
- Barros T, Williams EE, Vilorio AL. 1996. The genus *Phenacosaurus* (Squamata: Iguania) in western Venezuela: *Phenacosaurus tetarii* new species, *Phenacosaurus euskalerruari*, new species, and *Phenacosaurus nicefori* Dunn, 1944. *Breviora* 504: 1-30
- Bernal-Carlo, A. 1991. Herpetology of Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: A Biogeographical Analysis. Unpublished D. Phil. Thesis, University of New York.
- Blomberg, S. P & T, Garland Jr. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15:899-910.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T & A. R, Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.

- Burnham, K. P & D. R, Anderson. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261-304.
- Butler, M. A & A. A, King. 2004. Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. *American Naturalist* 164 (6): 683-695.
- Cadle, J. E. 1985. The Neotropical Colubrid Snake Fauna (Serpentes: Colubridae): Lineage Components and Biogeography. *Systematic Zoology* 34: 1-20.
- Caicedo, J. R., Castaño-Mora, O.V., Moreno-Arias, R. A & G. F, Medina-Rangel. 2006. Reptiles del área de importancia para la conservación de las aves –AICAS, cerro La Judía (Floridablanca - Piedecuesta, Santander). Págs 471. En: Andrade-G, M. G., Aguirre, J., Rodríguez-Mahecha, J. V & M, Rocha (eds) *Conocer, Conservar y Utilizar Sosteniblemente la Fauna de Colombia*. Bogotá D.C: Editorial Panamericana.
- Calsbeek, R. & R. M, Cox. 2010. Experimentally assessing the relative importance of predation and competition as agents of selection. *Nature* 465, 613–616.
- Cantillo, E & J. O, Rangel-Ch. 2008. Aspectos de la estructura y del patrón de riqueza de la vegetación arbórea del trapecio amazónico. Págs 55 – 87. En: Rangel-Ch, J. O (Ed) Colombia, Diversidad Biótica VII, Vegetación, Palinología y Paleoecología de la Amazonia Colombiana. Bogotá.
- Carvajal-Cogollo, J.E & J. N, Urbina-Cardona. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1(4): 397-416.
- Castañeda, M. R & K, de Queiroz. 2011. Phylogenetic relationships of the *Dactyloa* clade of *Anolis* lizards based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 784-800.
- Castaño-Mora, O. V., Cárdenas-Arévalo, G., Hernández-Ruz, E.J & F, Castro-Herrera. 2004. Reptiles en el Chocó Biogeográfico. Págs 599 – 631. En: Rangel-Ch, J. O (Ed) *Colombia Diversidad Biótica IV. La Región Chocoana De Colombia/Costa Pacífica*. Bogotá D.C: Unibiblos.
- Castro-Herrera, F. 1988. Niche Structure of an Anole Community in a Tropical Rain Forest within the Choco Region of Colombia. Ph.D. Dissertation, North Texas State University, Denton, TX.
- Crandell, K.E., Herrel, A., Sasa., Losos, J. B & K, Autum. 2014. Stick or grip? Co-evolution of adhesive toepads and claws in *Anolis* lizards. *Zoology* 117: 363-369.
- Cox, T. F. & M. A, Cox. 2001. *Multidimensional Scaling*. 2nd ed. Florida, USA, Chapman & Hall/CRC. 328 pp.

- Crump, M. L. & N. J. Scott. 1994. Visual encounter surveys. Pp 364. En: Heyer, W., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. A., Hayec, L. C. & Foster, M. C. (Eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Washington D.C, Smithsonian Institution Press,
- D' Cruze, N. C. 2005. Natural history observations of sympatric *Norops* (Beta *Anolis*) in a subtropical mainland community. *Herpetological Bulletin* 91:10–18.
- D' Cruze, N. C., & P. J. Stafford. 2006. Resource partitioning of sympatric *Norops* (Beta *Anolis*) in a Neotropical mainland community. *The Herpetological Journal* 16:273–280.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R & D, Posada. 2012. JModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Domínguez, C. 1999. Departamento del Amazonas: El Hombre y su Medio. Universidad Nacional de Colombia; Leticia, Colombia. 90 pp.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History*, University of Kansas 65:1–352.
- Felsenstein J. 1973. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *American Journal of Human Genetics* 25: 471-492.
- Galeano, G. 2001. Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó. *Caldasia* 23(1): 213-236.
- Gamble, T, Geneva, A. J., Glor, R. D & D, Zarkower. 2013. *Anolis* sex chromosomes are derived from a single ancestral pair. *Evolution* 68 (4): 1027-1041.
- Garland, T., Jr., and J.B. Losos. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp. 240-302 in P.C. Wainwright and S. Reilly, Eds., *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press: Chicago
- Geange, S. W, Pledger, S, Burns, K. C & J. S, Shima. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*. 2:175-184.
- Glor, R. E., Vitt, L. J & A. Larson. 2001. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Molecular Ecology* 10:2661–2668
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal society of London* 326, 119–157.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Davies, T. J., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., Jennings, W.B., Kozak, K. H., McPeck, M. A., Moreno-Roark, F., Near, T. J., Purvis, A., Ricklefs, R.E., Schluter, D.,

- Schulte, J. A., Seehausen, O., Sidlauskas, B. L., Torres-Carvajal, O., Weir, J. T & Mooers, A. Ø. 2010. Early burst of body size and shape are rare in comparative data. *Evolution* 64 (8): 2385-2396.
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E & W, Challenger. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24:129-131.
 - Hernández-Ruz, E. J., Castaño-Mora, O. V., Cárdenas-Arévalo, G & P, Galvis-Peñuela. 2001. Caracterización preliminar de la comunidad de reptiles de un sector de la Serranía de Perijá, Colombia. *Caldasia* 23(2): 475-489.
 - Hertz, P. E., Arima, Y., Harrison, A., Huey, R. B, Losos, J. B & R. E, Glor. 2013. Asynchronous evolution of physiology and morphology in *Anolis* lizards. *Evolution* 677: 2101–2113.
 - Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T & A., Antonelli. 2010. Amazonia through time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330 (6006): 927-931.
 - Huey, R.B. 1982. Phylogenetic and ontogenetic determinants of sprint performance in some diurnal Kalahari lizards. *Koedoe* 25:43-48.
 - Ingram, T & D. L, Mahler. 2013. SURFACE: Detecting convergent evolution from comparative data by fitting Ornstein-Uhlenbeck models with stepwise Akaike Information Criterion. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 416-42
 - Irschick, D.J., L.J. Vitt, P. Zani, and J. B. Losos. 1997. A comparison of volutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191–2203.
 - Jackman, T., J.B. Losos, A. Larson and K. de Queiroz. 1997. Phylogenetic studies of convergent adaptive radiations in Caribbean *Anolis* lizards. Pp. 535-557 in T. Givnish and K. Systma, Eds., *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press: Cambridge
 - Kumazawa, Y & M. M, Nishida. 1993. Sequence evolution of mitochondrial tRNA genes and deep-branch animal phylogenetics. *Journal of Molecular Evolution* 37, 380–398.
 - Lamar, W. W. 1987. A Biogeographical Analysis of the Reptiles of Western Meta, Colombia. Unpublished M. Sc. Thesis, University of Texas at Arlington.
 - Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I. M., Wilm, A., Lopez, R., Thomson, J. D., Gibson, T. J & D. G, Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23:2947–2948
 - Leal, M., Knox, A.K & J. B Losos. 2002. Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution* 56 (4): 785-791.

- Legendre P, Legendre L. 1998. Numerical Ecology. Second Edition. Amsterdam: Elsevier, 852 pp.
- Losos, J. B & D. B, Miles. 2002. Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: Iguanid lizard clades as a case study. *American Naturalist* 160:147–157.
- Losos, J. B & D. J, Irschick. 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. 1990a. The evolution of form and function: Morphology and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44:1189–1203.
- Losos, J. B. 1990b. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60:69–388.
- Losos, J. B. 1990c. Concordant evolution of locomotor behavior, display rate , and morphology in *Anolis* lizards. *Animal Behavior* 39: 879-890.
- Losos, J. B. 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology* 41:403–420.
- Losos, J. B. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. Berkeley: University of California Press. 507 pp.
- Losos, J. B., Andrews, R. M., Sexton, O. J & A. Schuler. 1991. Behavior, ecology, and locomotor performance of the giant anole, *Anolis frenatus*. *Caribbean Journal of Science* 27: 173-179.
- Losos, J. B., Jackman, T. T., Larson, A., de Queiroz, K & L, Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicate adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115-2118.
- Macrini T. E & D. J. Irschick. 1998. An intraspecific analysis of trade-offs in sprinting performance in a West Indian lizard (*Anolis lineatopus*) *Biological Journal of the Linnean Society* 63:579–591
- Mahler, D. L., Revell, L. J., Glor, R. E & J. B, Losos. 2010. Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution* 64: 2731-2745.
- Mahler, D.L, Ingram, T., Revell, L & J. B, Losos. 2013. Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiation. *Science*: 291:295.
- Medina-Rangel, G. F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59 (2): 935-968.
- Miles, D. B. 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*. 6:63–75.

- Miles, D. B & R. E, Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640.
- Miyata, K. I. 1985. A new *Anolis* of the *lionotus* group from northwestern Ecuador and southwestern Colombia (Sauria: Iguanidae). *Breviora* (481): 1-13.
- Miyata, K. I. 2013. Studies on the Ecology and Population Biology of Little Known Ecuadorian Anoles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 161(2):45-78.
- Molina-Zuluaga, C & P. D, Gutiérrez-Cárdenas. 2007. Uso nocturno de perchas en dos especies de *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) en un bosque Andino de Colombia. *Papeis Avulsos de Zoologia* 47:273-281.
- Moreno-Arias, R A., Urbina-Cardona, J. N., Losos, J.B., Herrel, A & M. R, Castañeda. En preparación. Living in Andes high-lands: natural history of *Anolis heterodermus*.
- Moreno-Arias, R. A & J. N, Urbina-Cardona 2013. Population dynamics of the Andean lizard *Anolis heterodermus*: slow-fast demographic strategies in fragmented scrubland landscapes. *Biotropica* 45(2):253-261
- Moreno-Arias, R. A. 2009. Dinámica poblacional de *Anolis heterodermus* (Reptilia: Squamata). Unpublished Msc. Thesis. Universidad Nacional de Colombia.
- Moreno-Arias, R. A., Medina-Rangel, G. F & O. V, Castaño-Mora. 2008. Lowland Reptiles of Yacopí (Cundinamarca, Colombia). *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 32 (122): 93-103.
- Moreno-Arias, R. A., Medina-Rangel, G. F., Castaño-Mora, O. V & J. E, Carvajal-Cogollo. 2009. Herpetofauna de la serranía de Perijá. Págs 449 - 470. En: Rangel-Ch O (Ed) *Colombia Diversidad Biótica VIII*. Bogotá D.C: Arte y Fotolito.
- Nicholson K.E., Glor R.E., Kolbe J.J., Larson A., Hedges S.B & J. B, Losos. 2005. Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography* 32:929–938.
- Nicholson K.E., Crother B.I., Guyer C & J. M, Savage. 2012. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa* 3477:1–108.
- Oksanen, J, Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M.H. H & H, Wagner. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-7. Disponible en <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pagel, M. D. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877–884.
- Paradis, E., Claude, J & K, Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290.

- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of National Academy of Sciences* 71: 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1986. Ecological phenomena in evolutionary perspective. Págs 325 – 336. En: Polunin, N (ed) *Ecosystem Theory and Application*. Chichester, New York: Wiley and Sons.
- Pinto, G., D.L. Mahler, L. J. Harmon, and J. B. Losos. 2008. Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2749–2757.
- Poe, S. J. 2004. Phylogeny of Anoles. *Herpetological Monographs* 18 (1): 37-89.
- Poe, S. J., Velasco, J. A., Miyata, K. I & E. E, Williams. 2009. Descriptions of two *nomen nudum* species of *Anolis* lizard from northwestern South America. *Breviora*, 516:1-16.
- Pounds, J. A. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: Patterns in a tropical mainland *Anolis* community. *Ecological Monographs* 58:299–320.
- Prates, I., Tefraut-Rodríguez, M., Melo-Sampaio, P. R & A. C. Carnaval. 2015. Phylogenetic relationships of Amazonian anole lizards (*Dactyloa*): taxonomic implications, new insights about phenotypic evolution and the timing of diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. En imprenta.
- Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 352:519–529.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T & J. J, Wiens. 2013. A phylogeny and updated classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 93
- Rambaut, A & A.J Drummond. 2007. Tracer v1.4. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rand, A. S & E. E, Williams. 1969. The anoles of La Palma: Aspects of their ecological relationships. *Breviora* 327:1–19.
- Rand, A. S & S. S, Humphrey. 1968. Interspecific competition in the tropical rain forest: Ecological distribution among lizards at Belém, Pará. *Proceedings of the United States National Museum* 125:1–17.
- Rand, A.S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745–752.
- Rangel, J. O. 2004. Diversidad Biótica IV El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica. Bogotá D.C: Unibiblos. 997 pp.
- Rangel, J. O., Lowy, P. D & M. Aguilar. 1997. Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C: Editorial Guadalupe LTDA. 436 pp.

- Revell, L. J, Harmon, L. J & D. C, Collar. 2008. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Systematic Biology* 57(4):591-601.
- Revell, L. J. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 63(12), 3258–3268.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things) *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D., Darling, L., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A & J. P, Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61(3):539–542.
- Roughgarden, J. 1974. Niche width: Biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *American Naturalist* 108:429-442.
- Rummel, J. D & J, Roughgarden. 1983. Some differences between invasion-structured and coevolution-structured competitive communities: a preliminary theoretical analysis. *Oikos* 41:477-486
- Schaad, E. W & S, Poe. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 852-859.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford: Oxford University Press. 300 pp.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology* 51:408–418.
- Sukhanov, V. B. 1968. General system of symmetrical locomotion of terrestrial vertebrates and some features of movement of lower tetrapods. Nauka. Leningrado. URSS.
- Toro, E., A. Herrel & D. J. Irschick. 2004. The evolution of jumping performance in Caribbean *Anolis* lizards: resolution of a biomechanical trade-off? *American Naturalist* 163: 844-856.
- Toro, E., A. Herrel and D.J. Irschick. 2006. Movement control strategies during jumping in a lizard (*Anolis valencienni*). *Journal of Biomechanics* 39: 2014-2019.
- Uetz P, Hošek J. 2014. The Reptile Database. Available at: www.reptile-database.org. Accessed 1 June 2014.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A & D. J, Irschick. 2006. Out on a limb: The differential effect of substrate diameter on acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology* 209:4515–4523.

- Velasco, J. A & A, Herrel. 2007. Ecomorphology of the *Anolis* lizards of the Chocó region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of Linnean Society* 92: 29-39. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1876-1882.
- Vitt L. J., P. A, Zani and T.C.S, Avila-Pires. 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus (=Plica) umbra* in the Amazon region. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1876-1882.
- Vitt, L. J & P. A, Zani. 1996. Ecology of the South American lizard *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia* 1996:56–68.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Espósito, M. C., Sartorius, S. S & P.A, Zani. 2003b. Sharing Amazonian rain-forest trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *A. transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology* 37:276–285.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., Sartorius, S. S & M. C, Espósito. 2003a. Life above ground: Ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology* 81:142–156.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. A., Sartorius, S. S & M. C, Espósito. 2001. Life on the Leaf Litter: The Ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. *Copeia* 2:401-412.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A., Sartorius, S. S & M. C, Espósito. 2002. Life in shade: The ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotinae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. *Copeia* 2:275–286.
- Vitt, L. J., P. A, Zani & M. C, Espósito. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: Implications for community ecology. *Oikos* 87:286–294.
- Vitt, L. J., Sartorius, S. S., T. C. S, Avila-Pires & M. C, Espósito. 2001b. Life on the leaf litter: The ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. *Copeia* 2:401–412.
- Warheit, K.I., J.D. Forman, J.B. Losos, and D.B. Miles. 1999. Morphological diversification and adaptive radiation: A comparison of two diverse lizard clades. *Evolution* 53: 1226–1234.
- Williams, E. E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: A trial analysis. *Evolutionary Biology* 6: 47–89.
- Williams, E. E. 1982. Three new species of the *Anolis punctatus* complex from Amazonian and inter-Andean Colombia, with comments on the eastern members of the *punctatus* species group. *Breviora* (467): 1-38.
- Williams, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. Págs 327 – 370. En: Huey, R. B., Pianka, E. R & T. W, Schoener (eds) *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Cambridge: Harvard University Press.
- Williams, E. E. 1984. New or problematic *Anolis* from Colombia. 3. Two new semiaquatic anoles from Antioquia and Choco, Colombia. *Breviora* 478: 1-22

- Williams, E. E. 1985. New or problematic *Anolis* from Colombia. 4. *Anolis antioquiae*, new species of the *Anolis eulaemus* subgroup from western Columbia. *Breviora* 482: 1-9.
- Williams, E. E. 1988. New or problematic *Anolis* from Colombia. 5. *Anolis danieli*, a new species of the *latifrons* species group and a reassessment of *Anolis appollinaris* (Boulenger, 1919). *Breviora* (489): 1-25
- Williams, W. T. 1976. Hierarchical divisive strategies. In: Williams WT, ed. *Pattern analysis in agricultural science*. Melbourne: CSIRO.
- Wollenberg, K. C., Veith, M & S, Lötters. 2014. Expanding the understanding of local community assembly in adaptive radiations. *Ecology and Evolution* 4(2): 174-185.

ANEXOS

Tabla S1. Número de individuos por especie, promedio (desviación estándar) de los rasgos morfológicos, microhábitat y estrato para diez morfotipos de anolinos de Colombia. Rasgos morfológicos. LRC: longitud rostro cloaca, LC: longitud de la cola, LB: longitud del brazo, LP: longitud de la pata, LT: longitud del tronco, ANC: ancho de la cabeza, ALC: alto de la cabeza, LAC: largo de la cabeza, NL: número de lamelas subdigitales. Microhábitat. B: arbustos, G: hierbas, Gr: piso, LL: hojarasca, T: troncos, S: semiacuático. Estrato. G: Piso, H: Herbáceo, U: Sotobosque, C: Dosel.

MORFOTIPO	ESPECIE	N	LRC	LC	LB	LP	LT	ANC	ALC	LAC	NL	MICROHÁBITAT	ESTRATO	FUENTE
1	<i>A. antonii</i>	17	46.4(0.8)	98.8(3.1)	18.9(0.4)	33.7(0.7)	19.4(0.4)	6.9(0.2)	5.5(0.2)	13.6(0.2)	15.9(0.2)	B	H-U	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
1	<i>A. auratus</i>	31	46(1.2)	108.2(5.1)	18.7(0.4)	33.5(0.8)	20.1(0.5)	6.2(0.1)	5.1(0.2)	12.9(0.3)	15.4(0.2)	G-B	H-U	Irschick <i>et al.</i> 1997
1	<i>A. fuscoauratus</i>	36	43.2(0.5)	81.1(1.9)	16.8(0.6)	31.7(0.6)	19.6(0.5)	6.1(0.1)	4.9(0.1)	12.2(0.1)	15.4(0.1)	B-T	H-U	Vitt <i>et al.</i> 2003a
1	<i>A. maculiventris</i>	31	43(0.4)	82(1.7)	18.1(0.2)	33.1(0.4)	19.2(0.3)	5.8(0.1)	4.8(0.1)	11.8(0.1)	16.6(0.2)	B-T	H-U	Castro-Herrera, 1988
1	<i>A. mariarum</i>	8	50.3(1.8)	96.1(4.9)	19.6(0.6)	34.6(1)	21.4(0.9)	7.5(0.2)	6.1(0.2)	14.2(0.5)	16.8(0.2)	B	H	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
1	<i>A. peraccae</i>	1	37.4(0)	70.5(0)	15.8(0)	24(0)	17.2(0)	5.4(0)	4.5(0)	10.7(0)	18(0)	T	H-U	Miyata, 2013
1	<i>A. tolimensis</i>	16	47.4(0.6)	95.5(2.4)	18.6(0.3)	32.9(0.6)	19.1(0.5)	6.9(0.1)	5.9(0.2)	13.9(0.2)	16.9(0.2)	B-T	H-U	Ardila-Marín, Hernández-Ruz & Gaitán-Reyes, 2008
1	<i>A. umbrivagus</i>	1	40.6(0)	87.1(0)	13.4(0)	24.3(0)	18.2(0)	6.1(0)	4.8(0)	12.9(0)	18(0)	-	-	-
1	<i>Anolis sp</i>	5	35.5(2.5)	66.9(6.2)	14.4(0.6)	27(0.6)	16.4(1.5)	5.4(0.2)	4(0.2)	10.4(0.5)	15.7(0.3)	B-T	H-U	R.A Moreno-Arias, <i>datos no pub.</i>
2	<i>A. gaigei</i>	31	47.6(0.7)	92.8(4)	20.6(0.4)	39.5(0.6)	20.2(0.4)	6.2(0.2)	6.6(0.2)	13.7(0.2)	16.5(0.1)	-	-	-
2	<i>A. gracilipes</i>	1	47.6(0)	99.3(0)	20.4(0)	39.3(0)	19.6(0)	6.6(0)	5.8(0)	13.3(0)	14(0)	LL-B	G-H	Arteaga, 2013b
2	<i>A. granuliceps</i>	23	43.1(1)	74.9(1.9)	19.9(0.5)	37(0.8)	18.5(0.6)	6.3(0.1)	4.9(0.1)	11.8(0.2)	14.8(0.1)	LL-B	G-H	Castro-Herrera, 1988
2	<i>A. macrolepis</i>	3	50.9(4.9)	80(10.5)	20(1.9)	39(3.6)	23.3(2.3)	7.2(0.7)	6.3(0.4)	13.1(0.8)	16(0)	S	G-H	Castro-Herrera, 1988
2	<i>A. notopholis</i>	66	46.4(0.3)	98.5(1.2)	21.6(0.2)	41(0.5)	19.4(0.2)	7.5(0.1)	6.3(0.1)	13.8(0.1)	13.9(0.1)	LL-B	G-H	Castro-Herrera, 1988
2	<i>A. trachyderma</i>	20	47.7(0.9)	90(3.6)	21.7(0.5)	41.7(0.8)	21.5(0.6)	6.8(0.1)	5.3(0.1)	12.5(0.2)	16.3(0.3)	LL-B	G-H	Vitt <i>et al.</i> 2002
2	<i>A. tropidogaster</i>	53	47.2(0.6)	84.5(2.2)	20.7(0.5)	40.5(0.5)	19.9(0.3)	6.8(0.1)	6.3(0.1)	13.9(0.2)	15.8(0.2)	-	-	-
2	<i>A. vicarius</i>	2	37.6(9.8)	38.2(0)	15.5(4.7)	32(10.6)	15.9(3.8)	5.7(0.6)	4.4(0.7)	11.3(2)	16.5(0.5)	-	-	-
3	<i>A. anchicayae</i>	7	49.9(2.3)	129(13.9)	21.4(1.4)	36.9(2.5)	23(1.5)	6.8(0.4)	5(0.2)	14(0.6)	18.5(0.3)	T	U-C	Castro-Herrera, 1988
3	<i>A. chloris</i>	35	52.8(0.5)	106(2.4)	24.6(0.3)	37.5(0.5)	23.5(0.3)	7.2(0.1)	5.8(0.1)	14.5(0.2)	18(0.2)	T	U-C	Castro-Herrera, 1988

3	<i>A. ortonii</i>	8	45.3(1.4)	70.7(3)	18.9(0.5)	28.7(1)	19.6(0.6)	6.7(0.2)	5.3(0.2)	12.6(0.2)	19(0)	T	U-C	Avila-Pires, 1995
3	<i>A. pentaprión</i>	1	50.7(0)	76.7(0)	23.9(0)	37.7(0)	23.6(0)	8.2(0)	5.7(0)	12(0)	.(0)	-	-	-
3	<i>A. ruizii</i>	2	52(3.7)	112.7(16.8)	18.5(1)	30.3(1)	21.6(0)	7(0.5)	6.3(0.7)	15.6(0.7)	21(1)	-	-	-
3	<i>A. sulcifrons</i>	21	54.5(1.2)	83.4(2.9)	22.3(0.6)	34.5(1)	22.8(0.6)	8.2(0.1)	6.3(0.2)	15.6(0.3)	20(0.2)	T	U-C	R.A Moreno-Arias, <i>datos no pub.</i>
4	<i>A. calimae</i>	1	57.3(0)	93.9(0)	19.9(0)	31.9(0)	25.9(0)	8.4(0)	7.7(0)	16.8(0)	17(0)	B	U	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
4	<i>A. euskalerrari</i>	1	53.4(0)	57.9(0)	18(0)	23.1(0)	24.2(0)	6.9(0)	6.1(0)	13.2(0)	23(0)	B	U	Barros, Williams,& Viloría, 1996
4	<i>A. heterodermus</i>	64	69(1.1)	94.1(2.1)	24.1(0.4)	31.7(0.5)	31.1(0.6)	10.1(0.2)	8.9(0.2)	20.1(0.3)	21(0.3)	B	U	Moreno-Arias <i>et al.</i> 2014
4	<i>A. menta</i>	1	49.3(0)	90.1(0)	15.4(0)	25.5(0)	20.1(0)	6.8(0)	6.2(0)	15.1(0)	20(0)	-	-	-
4	<i>A. nicefori</i>	11	54.4(2.4)	65.4(4.4)	16.5(0.8)	21.9(0.9)	24.5(1.3)	7.4(0.3)	6.9(0.2)	15.5(0.5)	18.4(0.2)	B	U	R. A Moreno-Arias, <i>pers. obs</i> 2006
4	<i>A. solitarius</i>	12	47.4(0.7)	74.7(5.8)	15.7(0.3)	26.3(0.3)	20.2(0.2)	6.9(0.1)	5.9(0.1)	14.7(0.3)	17.8(0.3)	-	-	-
5	<i>A. bombiceps</i>	5	63.2(2.5)	113.3(2.6)	31.2(1.3)	56.3(1.7)	26.9(1.7)	9.5(0.6)	7.6(0.4)	16.1(0.7)	15.8(0.4)	-	-	-
5	<i>A. lynchi</i>	2	57.6(0.8)	110.6(4.1)	24.2(0.1)	47.2(2.2)	24.4(1.3)	8.1(0.2)	6.8(0.3)	14.9(0.4)	18(0)	S	G-H-U	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
5	<i>A. lyra</i>	4	59.1(3.9)	126.3(5.1)	20.4(7)	48.3(2.6)	26.9(2.3)	9.4(0.4)	7(0.2)	17.5(1)	19.3(0.5)	T-Gr	G-H-U	Castro-Herrera, 1988; Poe <i>et al.</i> , 2009
5	<i>A. poecilopus</i>	7	58.4(1.4)	109.1(1.9)	27(1.1)	47.5(2.5)	25.4(0.4)	8.4(0.4)	6.8(0.3)	15.8(0.4)	17.1(0.4)	S	G-H-U	Campbell, 1973
5	<i>A. rivalis</i>	8	52.7(2.7)	85.3(7.3)	24.7(1.3)	42.7(1.8)	22.9(1.1)	7.6(0.3)	6.1(0.3)	14.2(0.6)	16.4(0.5)	S	G-H-U	Williams, 1984
5	<i>A. scypheus</i>	32	55.3(1.3)	123.7(3.2)	26.3(0.6)	45.9(1.2)	23.1(0.6)	8.3(0.2)	6.9(0.2)	14.5(0.3)	16.6(0.2)	T-Gr	G-H-U	Vitt <i>et al.</i> 2001
5	<i>A. vittigerus</i>	7	60.6(2.8)	135.2(8.1)	25(0.8)	47(1.6)	25.9(0.7)	9.2(0.3)	6.9(0.3)	16(0.5)	18.3(0.2)	T-Gr	G-H-U	Poe <i>et al.</i> 2009
6	<i>A. aequatorialis</i>	5	83.5(3.8)	220.5(26.3)	41.2(2.2)	76.4(3.3)	37.7(1.4)	11.8(0.5)	9.9(0.5)	21.8(0.8)	20.4(0.4)	B	U	Arteaga, 2013
6	<i>A. danieli</i>	4	81.5(4.7)	242.3(11.2)	33.6(2)	60.7(3.9)	35.8(2.2)	12.8(0.6)	10.9(0.5)	23.8(0.8)	22.3(0.9)	T	U	Williams, 1988
6	<i>A. fasciatus</i>	2	68(2.1)	150(7.5)	31(0.2)	53.1(0.4)	29.8(1.2)	9(0.5)	6.9(0.2)	16.7(0.7)	22.5(0.5)	-	-	-
6	<i>A. fitchi</i>	1	70.2(0)	140.5(0)	30.2(0)	57.7(0)	32.7(0)	10.4(0)	7.9(0)	18.7(0)	23(0)	-	-	-
6	<i>A. megalopithecus</i>	4	79(1.4)	212.5(3)	25.1(8.5)	63.7(1)	34.2(1.6)	11.5(0)	10.3(0.1)	21.7(0.4)	21(0.6)	-	-	-
6	<i>A. ventrimaculatus</i>	77	71.1(0.6)	187.6(4.3)	30.5(0.2)	61.6(0.4)	30.5(0.3)	9.9(0.1)	8.3(0.1)	19(0.2)	19.1(0.1)	B	U	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
7	<i>A. lamari</i>	1	58.2(0)	133.8(0)	20.8(0)	39.6(0)	25.4(0)	8.4(0)	6.7(0)	16.8(0)	27(0)	-	-	-
7	<i>A. punctatus</i>	3	68.9(5.3)	111.7(11.2)	28.2(2)	49.4(3.3)	31.6(1.7)	10(0.5)	8.3(0.7)	19.3(1.2)	28(0)	T	C	Vitt <i>et al.</i> 2003
7	<i>A. transversalis</i>	6	71.3(1.8)	129.9(4.4)	28.9(1)	51.4(1.7)	34.6(1.1)	10(0.4)	8.5(0.4)	18.6(0.6)	23(0)	T	C	Vitt <i>et al.</i> 2003
7	<i>A. vaupesianus</i>	2	66.4(8.6)	125.2(10.8)	27.8(4.3)	46.4(5.7)	29.7(4.3)	9(0.5)	7.4(0.8)	18.3(1.9)	24.5(1.5)	T	U-C	Williams, 1982
8	<i>A. antioquiae</i>	1	79.7(0)	178.5(0)	31(0)	55.7(0)	32.4(0)	11.5(0)	10.4(0)	21.1(0)	20(0)	B	H-U	Williams, 1985
8	<i>A. biporcatus</i>	4	82.2(2.9)	193.5(7.8)	30.5(1.2)	48.1(1)	35.4(0.4)	13.2(0.5)	11.2(0.4)	23.1(0.7)	25(0.6)	B-T	U-C	Castro-Herrera, 1988

8	<i>A. chocorum</i>	4	75.8(3.1)	177.8(13.8)	30.4(1.4)	55(1.6)	33(1.5)	11.3(0.7)	9.2(0.5)	21.2(1)	19.8(0.5)	T	C	Castro-Herrera, 1988
8	<i>A. huilae</i>	12	72.4(2.3)	152.7(5.3)	27.6(0.9)	47.3(1.7)	30.4(1)	10(0.3)	8.4(0.2)	19.9(0.6)	20.8(0.3)	T	U-C	Williams, 1982
8	<i>A. maculigula</i>	21	99.5(2)	197.7(7.4)	39.6(0.8)	68.5(1)	43.2(1.1)	13.8(0.3)	11.9(0.3)	25(0.5)	22.1(0.2)	S	U	Williams, 1984
9	<i>A. fraseri</i>	1	116.5(0)	216.5(0)	41.9(0)	67(0)	55.7(0)	17.3(0)	14.5(0)	30.4(0)	22(0)	T	U-C	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
9	<i>A. mirus</i>	4	96.5(4.8)	197.9(13.2)	36.1(3.6)	62.4(3.8)	42.4(2.1)	15.2(1)	12.6(0.5)	28.5(1.2)	12.8(0.3)	B	U	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
9	<i>A. onca</i>	8	86.7(3.1)	159.5(9.2)	36(1.3)	54.9(2.3)	37.2(1.1)	14.2(0.7)	12.1(0.6)	24.1(0.8)	15.6(0.2)	Gr-B	H	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito
10	<i>A. apollinaris</i>	13	94.6(2.4)	237.5(14)	37.8(0.9)	70.4(1.6)	41.4(2.7)	14.2(0.4)	11.9(0.3)	26.6(0.7)	26.4(0.4)	-	-	-
10	<i>A. eulaemus</i>	1	95.6(0)	209.1(0)	49.6(0)	75.5(0)	41.7(0)	13.1(0)	10.6(0)	24.8(0)	22(0)	-	-	-
10	<i>A. frenatus</i>	12	114.4(2.6)	227.7(6.4)	56.1(2.6)	92.3(1.8)	52.3(1)	17(0.4)	13.5(0.4)	29.7(0.6)	26.6(0.3)	T	C	Losos <i>et al.</i> 1991; Irschick <i>et al.</i> 1997
10	<i>A. latifrons</i>	11	108.5(4.9)	235.2(9.3)	52.6(2.8)	90.7(4.8)	48(2.3)	17.5(0.7)	15(0.7)	29(1.7)	23.8(0.4)	T	C	Castro-Herrera, 1988
10	<i>A. princeps</i>	7	119.7(5.5)	255(10.9)	58.5(1.8)	101(3.8)	55.1(2.1)	17.7(0.7)	14.6(0.6)	30.6(1.2)	24.6(0.4)	T	C	Castro-Herrera & Ayala, manuscrito

Tabla S2. Número de acceso de GenBank de las secuencias utilizadas para construir la filogenia de los anolinos continentales colombianos

Especies	Número de acceso a Genbank
<i>A. aequatorialis</i>	JN112662.1
<i>A. auratus</i>	DQ377354.1
<i>A. biporcatus</i>	AF294286.1
<i>A. bombiceps</i>	JN191570.1
<i>A. calimae</i>	N112669.1
<i>A. chloris</i>	JN112672.1
<i>A. chocorum</i>	JN112674.1
<i>A. danieli</i>	JN112677.1
<i>A. euskalerruari</i>	JN112679.1
<i>A. fitchi</i>	JN112681.1
<i>A. fraseri</i>	JN112684
<i>A. frenatus</i>	JN112685.1
<i>A. fuscoauratus</i>	AF337787.1
<i>A. heterodermus</i>	AY296144.1
<i>A. huilae</i>	JN112691.1
<i>A. maculigula</i>	JN112698.1
<i>A. nicefori</i>	AF055948.2
<i>A. onca</i>	DQ377356.1
<i>A. ortonii</i>	AF337794.1
<i>A. peraccae</i>	JN112701.1
<i>A. poecilopus</i>	AY909771.1
<i>A. princeps</i>	JN112706.1
<i>A. punctatus</i>	AF337771.1
<i>A. nitens</i>	AF337804.1
<i>A. trachyderma</i>	AF337785.1
<i>A. transversalis</i>	JN112711.1
<i>A. tropidogaster</i>	AY909782.1
<i>A. ventrimaculatus</i>	JN112713.1

Tabla S3. Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes térmico, espacial, alimenticio (tamaño corporal) y traslape de nicho total, para tres comunidades de anolinos de bosque húmedo tropical de Colombia. En paréntesis la desviación estándar y en negrita los pares de especies con nicho diferente con una $p \leq 0.01$.

CHOCÓ						
		<i>A. chloris</i>	<i>A. granuliceps</i>	<i>A. latifrons</i>	<i>A. maculiventris</i>	<i>A. vittigerus</i>
Térmico	<i>A. anchicayae</i>	0.16(0.22)	0.73(0.05)	0.97(0.04)	0.58(0.28)	0.97(0.05)
	<i>A. chloris</i>	*	0.12(0.17)	0.13(0.18)	0.46(0.11)	0.13(0.18)
	<i>A. granuliceps</i>		*	0.76(0.01)	0.54(0.10)	0.76(0.01)
	<i>A. latifrons</i>			*	0.55(0.24)	1.00(0.00)
	<i>A. maculiventris</i>				*	0.55(0.24)
Espacial	<i>A. anchicayae</i>	0.51(0.14)	0.41(0.31)	0.75(0.21)	0.63(0.20)	0.52(0.26)
	<i>A. chloris</i>	*	0.24(0.12)	0.58(0.17)	0.48(0.19)	0.37(0.12)
	<i>A. granuliceps</i>		*	0.29(0.22)	0.48(0.11)	0.43(0.21)
	<i>A. latifrons</i>			*	0.58(0.19)	0.42(0.26)
	<i>A. maculiventris</i>				*	0.50(0.21)
Alimenticio	<i>A. anchicayae</i>	0.47(0.00)	0.53(0.00)	0.01(0.00)	0.46(0.00)	0.47(0.00)
	<i>A. chloris</i>	*	0.21(0.00)	0.00(0.00)	0.09(0.00)	0.38(0.00)
	<i>A. granuliceps</i>		*	0.00(0.00)	0.74(0.00)	0.20(0.00)
	<i>A. latifrons</i>			*	0.00(0.00)	0.09(0.00)
	<i>A. maculiventris</i>				*	0.10(0.00)
Total	<i>A. anchicayae</i>	0.42(0.21)	0.50(0.27)	0.71(0.34)	0.60(0.19)	0.63(0.29)
	<i>A. chloris</i>	*	0.21(0.13)	0.39(0.30)	0.42(0.20)	0.31(0.16)
	<i>A. granuliceps</i>		*	0.37(0.31)	0.53(0.14)	0.48(0.25)
	<i>A. latifrons</i>			*	0.50(0.27)	0.52(0.37)
	<i>A. maculiventris</i>				*	0.46(0.24)
MAGDALENA						
		<i>A. auratus</i>	<i>A. frenatus</i>	<i>A. sulcifrons</i>	<i>A. tropidogaster</i>	<i>A. vittigerus</i>
Térmico	<i>Anolis sp</i>	0.51(0.34)	0.52(0.39)	0.64(0.16)	0.93(0.08)	0.60(0.50)
	<i>A. auratus</i>	*	0.04(0.05)	0.75(0.01)	0.46(0.26)	0.16(0.22)
	<i>A. frenatus</i>		*	0.17(0.23)	0.58(0.31)	0.88(0.18)
	<i>A. sulcifrons</i>			*	0.59(0.07)	0.29(0.41)
	<i>A. tropidogaster</i>				*	0.66(0.41)
Espacial	<i>Anolis sp</i>	0.39(0.23)	0.42(0.19)	0.33(0.31)	0.56(0.19)	0.39(0.22)
	<i>A. auratus</i>	*	0.17(0.09)	0.15(0.11)	0.34(0.19)	0.17(0.14)
	<i>A. frenatus</i>		*	0.60(0.24)	0.39(0.17)	0.44(0.22)
	<i>A. sulcifrons</i>			*	0.26(0.24)	0.36(0.21)
	<i>A. tropidogaster</i>				*	0.46(0.29)
Alimenticio	<i>Anolis sp</i>	0.41(0.00)	0.00(0.00)	0.16(0.00)	0.32(0.00)	0.03(0.00)
	<i>A. auratus</i>	*	0.00(0.00)	0.50(0.00)	0.82(0.00)	0.27(0.00)
	<i>A. frenatus</i>		*	0.00(0.00)	0.00(0.00)	0.00(0.00)
	<i>A. sulcifrons</i>			*	0.43(0.00)	0.72(0.00)
	<i>A. tropidogaster</i>				*	0.20(0.00)
Total	<i>Anolis sp</i>	0.42(0.22)	0.39(0.27)	0.39(0.30)	0.62(0.26)	0.40(0.31)
	<i>A. auratus</i>	*	0.12(0.11)	0.34(0.29)	0.43(0.24)	0.18(0.14)
	<i>A. frenatus</i>		*	0.42(0.33)	0.39(0.25)	0.50(0.33)
	<i>A. sulcifrons</i>			*	0.36(0.24)	0.39(0.26)
	<i>A. tropidogaster</i>				*	0.48(0.30)

AMAZONAS

		<i>A. ortonii</i>	<i>A. punctatus</i>	<i>A. trachyderma</i>	<i>A. transversalis</i>
Térmico	<i>A. fuscoauratus</i>	0.39(0.43)	0.77(0.09)	0.50(0.20)	0.33(0.34)
	<i>A. ortonii</i>	*	0.63(0.33)	0.54(0.28)	0.63(0.51)
	<i>A. punctatus</i>		*	0.57(0.12)	0.40(0.02)
	<i>A. trachyderma</i>			*	0.83(0.14)
Espacial	<i>A. fuscoauratus</i>	0.31(0.32)	0.35(0.34)	0.51(0.05)	0.54(0.24)
	<i>A. ortonii</i>	*	0.61(0.34)	0.15(0.19)	0.27(0.37)
	<i>A. punctatus</i>		*	0.13(0.11)	0.36(0.36)
	<i>A. trachyderma</i>			*	0.22(0.11)
Alimenticio	<i>A. fuscoauratus</i>	0.73(0.00)	0.00(0.00)	0.40(0.00)	0.00(0.00)
	<i>A. ortonii</i>	*	0.05(0.00)	0.60(0.00)	0.00(0.00)
	<i>A. punctatus</i>		*	0.09(0.00)	0.64(0.00)
	<i>A. trachyderma</i>			*	0.00(0.00)
Total	<i>A. fuscoauratus</i>	0.38(0.33)	0.41(0.31)	0.50(0.09)	0.47(0.33)
	<i>A. ortonii</i>	*	0.54(0.35)	0.30(0.28)	0.33(0.39)
	<i>A. punctatus</i>		*	0.24(0.23)	0.41(0.29)
	<i>A. trachyderma</i>			*	0.38(0.34)

Tabla S4. Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes térmico, espacial, alimenticio (tamaño corporal) y traslape de nicho total, para las especies de anolinos de bosque húmedo tropical de Colombia. En paréntesis la desviación estándar y en negrita los pares de especies con nicho diferente con una $p \leq 0.01$. **anc:** *A. anchicayae*, **Asp:** *Anolis* sp., **aur:** *A. auratus*, **chl:** *A. chloris*, **fre:** *A. frenatus*, **fus:** *A. fuscoauratus*, **gra:** *A. granuliceps*, **lat:** *A. latifrons*, **mac:** *A. maculiventris*, **ort:** *A. ortonii*, **pun:** *A. punctatus*, **sul:** *A. sulcifrons*, **trac:** *A. trachyderma*, **tran:** *A. transversalys*, **tro:** *A. tropidogaster*, **vit:** *A. vittigerus*.

TÉRMICO															
	Asp	aur	chl	fre	fus	gra	lat	mac	ort	pun	sul	trac	tran	tro	vit
anc	0.68(0.3)	0.19(0.3)	0.15(0.2)	0.85(0.2)	0.40(0.4)	0.73(0.0)	0.97(0.0)	0.57(0.3)	0.71(0.4)	0.47(0.1)	0.32(0.5)	0.83(0.1)	0.93(0.1)	0.63(0.4)	0.97(0.0)
Asp		0.51(0.0)	0.47(0.1)	0.53(0.1)	0.72(0.1)	0.65(0.1)	0.66(0.3)	0.81(0.1)	0.49(0.0)	0.79(0.2)	0.64(0.1)	0.78(0.1)	0.61(0.2)	0.85(0.1)	0.66(0.3)
aur			0.84(0.1)	0.04(0.1)	0.78(0.2)	0.16(0.1)	0.16(0.2)	0.62(0.0)	0.48(0.7)	0.72(0.2)	0.75(0.0)	0.28(0.0)	0.12(0.2)	0.46(0.3)	0.16(0.2)
chl				0.00.00(0.0)	0.68(0.1)	0.12(0.2)	0.13(0.2)	0.45(0.1)	0.44(0.6)	0.68(0.1)	0.83(0.2)	0.25(0.0)	0.08(0.1)	0.42(0.3)	0.13(0.2)
fre					0.25(0.2)	0.88(0.2)	0.88(0.2)	0.42(0.1)	0.56(0.6)	0.32(0.1)	0.17(0.2)	0.75(0.0)	0.92(0.1)	0.58(0.3)	0.88(0.2)
fus						0.37(0.1)	0.38(0.4)	0.78(0.2)	0.39(0.4)	0.77(0.1)	0.85(0.1)	0.50(0.2)	0.33(0.3)	0.67(0.1)	0.38(0.4)
gra							0.76(0.0)	0.54(0.1)	0.44(0.5)	0.44(0.3)	0.29(0.1)	0.87(0.1)	0.80(0.0)	0.70(0.1)	0.76(0.0)
lat								0.55(0.2)	0.68(0.5)	0.45(0.1)	0.29(0.4)	0.86(0.2)	0.96(0.1)	0.66(0.4)	1.00.00(0.0)
mac									0.51(0.2)	0.77(0.0)	0.62(0.3)	0.67(0.0)	0.50(0.2)	0.70(0.1)	0.55(0.2)
ort										0.63(0.3)	0.39(0.5)	0.54(0.3)	0.64(0.5)	0.34(0.0)	0.68(0.5)
pun											0.76(0.2)	0.57(0.1)	0.40(0.0)	0.71(0.4)	0.45(0.1)
sul												0.41(0.2)	0.25(0.4)	0.58(0.1)	0.29(0.4)
trac													0.84(0.1)	0.80(0.2)	0.86(0.2)
tran														0.67(0.4)	0.96(0.1)
tro															0.66(0.4)
vit															

ESPACIAL															
	Asp	aur	chl	fre	fus	gra	lat	mac	ort	pun	sul	trac	tran	tro	vit
anc	0.53(0.2)	0.16(0.0)	0.62(0.1)	0.89(0.2)	0.40(0.3)	0.19(0.3)	0.93(0.2)	0.49(0.2)	0.46(0.3)	0.60(0.1)	0.80(0.2)	0.15(0.2)	0.56(0.3)	0.33(0.2)	0.56(0.3)
Asp		0.34(0.2)	0.48(0.4)	0.43(0.2)	0.73(0.1)	0.31(0.2)	0.60(0.3)	0.58(0.2)	0.31(0.3)	0.45(0.3)	0.34(0.3)	0.35(0.2)	0.67(0.2)	0.53(0.2)	0.31(0.2)
aur			0.14(0.1)	0.13(0.1)	0.33(0.2)	0.38(0.2)	0.18(0.1)	0.46(0.2)	0.14(0.1)	0.14(0.1)	0.13(0.1)	0.49(0.2)	0.18(0.1)	0.27(0.2)	0.20(0.1)

chl	0.65(0.2)	0.35(0.2)	0.19(0.1)	0.68(0.2)	0.37(0.2)	0.83(0.4)	0.97(0.2)	0.82(0.3)	0.08(0.1)	0.56(0.3)	0.14(0.2)	0.44(0.1)
fre		0.3(0.2)	0.19(0.1)	0.83(0.2)	0.41(0.2)	0.49(0.3)	0.63(0.2)	0.83(0.2)	0.15(0.1)	0.46(0.2)	0.26(0.2)	0.56(0.2)
fus			0.46(0.1)	0.47(0.2)	0.73(0.2)	0.34(0.3)	0.35(0.2)	0.22(0.3)	0.49(0.1)	0.67(0.2)	0.66(0.2)	0.44(0.3)
gra				0.19(0.2)	0.58(0.1)	0.17(0.3)	0.19(0.1)	0.19(0.3)	0.74(0.3)	0.19(0.1)	0.31(0.2)	0.44(0.2)
lat					0.53(0.2)	0.51(0.3)	0.65(0.2)	0.74(0.1)	0.15(0.2)	0.63(0.3)	0.34(0.2)	0.56(0.3)
mac						0.35(0.3)	0.37(0.2)	0.33(0.2)	0.59(0.1)	0.51(0.2)	0.56(0.1)	0.60(0.2)
ort							0.86(0.3)	0.65(0.4)	0.13(0.2)	0.61(0.4)	0.17(0.3)	0.42(0.3)
pun								0.79(0.3)	0.08(0.1)	0.58(0.4)	0.14(0.2)	0.44(0.1)
sul									0.08(0.2)	0.38(0.2)	0.14(0.2)	0.44(0.2)
trac										0.15(0.1)	0.38(0.2)	0.45(0.3)
tran											0.47(0.3)	0.46(0.2)
tro												0.48(0.3)
vit												

ALIMENTICIO

	Asp	aur	chl	fre	fus	gra	lat	mac	ort	pun	sul	trac	tran	tro	vit
anc	0.25(0.0)	0.72(0.0)	0.47(0.0)	0.00(0.0)	0.48(0.0)	0.53(0.0)	0.01(0.0)	0.46(0.0)	0.69(0.0)	0.28(0.0)	0.63(0.0)	0.60(0.0)	0.08(0.0)	0.66(0.0)	0.46(0.0)
Asp		0.41(0.0)	0.06(0.0)	0.00(0.0)	0.37(0.0)	0.48(0.0)	0.00(0.0)	0.34(0.0)	0.33(0.0)	0.01(0.0)	0.16(0.0)	0.21(0.0)	0.00(0.0)	0.32(0.0)	0.06(0.0)
aur			0.51(0.0)	0.00(0.0)	0.45(0.0)	0.57(0.0)	0.00(0.0)	0.43(0.0)	0.66(0.0)	0.11(0.0)	0.50(0.0)	0.64(0.0)	0.01(0.0)	0.82(0.0)	0.29(0.0)
chl				0.00(0.0)	0.09(0.0)	0.21(0.0)	0.00(0.0)	0.09(0.0)	0.28(0.0)	0.17(0.0)	0.58(0.0)	0.39(0.0)	0.02(0.0)	0.48(0.0)	0.40(0.0)
fre					0.00(0.0)	0.00(0.0)	0.76(0.0)	0.00(0.0)							
fus						0.72(0.0)	0.00(0.0)	0.82(0.0)	0.73(0.0)	0.00(0.0)	0.19(0.0)	0.40(0.0)	0.00(0.0)	0.44(0.0)	0.06(0.0)
gra							0.00(0.0)	0.74(0.0)	0.66(0.0)	0.06(0.0)	0.32(0.0)	0.42(0.0)	0.00(0.0)	0.51(0.0)	0.18(0.0)
lat								0.00(0.0)	0.00(0.0)	0.12(0.0)	0.01(0.0)	0.00(0.0)	0.09(0.0)	0.00(0.0)	0.09(0.0)
mac									0.62(0.0)	0.01(0.0)	0.20(0.0)	0.34(0.0)	0.00(0.0)	0.40(0.0)	0.08(0.0)
ort										0.05(0.0)	0.35(0.0)	0.61(0.0)	0.00(0.0)	0.66(0.0)	0.19(0.0)
pun											0.35(0.0)	0.09(0.0)	0.64(0.0)	0.06(0.0)	0.56(0.0)
sul												0.36(0.0)	0.10(0.0)	0.43(0.0)	0.69(0.0)
trac													0.00(0.0)	0.74(0.0)	0.23(0.0)
tran														0.00(0.0)	0.31(0.0)

tro 0.22(0.0)
vit

TOTAL															
	Asp	aur	chl	fre	fus	gra	lat	mac	ort	pun	sul	trac	tran	tro	vit
anc	0.49(0.2)	0.24(0.2)	0.42(0.2)	0.68(0.3)	0.48(0.3)	0.50(0.3)	0.71(0.3)	0.60(0.2)	0.57(0.3)	0.47(0.1)	0.64(0.3)	0.44(0.3)	0.48(0.4)	0.50(0.3)	0.62(0.3)
Asp		0.42(0.2)	0.36(0.3)	0.39(0.2)	0.61(0.2)	0.50(0.2)	0.41(0.3)	0.58(0.2)	0.32(0.2)	0.40(0.4)	0.38(0.3)	0.50(0.2)	0.43(0.3)	0.59(0.2)	0.42(0.3)
aur			0.36(0.3)	0.12(0.1)	0.46(0.3)	0.32(0.2)	0.14(0.1)	0.43(0.2)	0.29(0.3)	0.28(0.3)	0.34(0.3)	0.40(0.2)	0.14(0.1)	0.43(0.2)	0.19(0.1)
chl				0.39(0.4)	0.41(0.3)	0.21(0.1)	0.39(0.3)	0.42(0.2)	0.51(0.4)	0.65(0.3)	0.64(0.2)	0.21(0.1)	0.27(0.3)	0.33(0.2)	0.31(0.2)
fre					0.32(0.2)	0.39(0.3)	0.72(0.2)	0.49(0.3)	0.41(0.4)	0.44(0.3)	0.42(0.3)	0.33(0.3)	0.45(0.4)	0.40(0.3)	0.52(0.3)
fus						0.42(0.2)	0.38(0.3)	0.73(0.2)	0.38(0.3)	0.41(0.3)	0.47(0.3)	0.51(0.1)	0.42(0.3)	0.63(0.2)	0.39(0.3)
gra							0.37(0.3)	0.53(0.1)	0.38(0.3)	0.29(0.2)	0.32(0.2)	0.61(0.3)	0.28(0.3)	0.48(0.2)	0.46(0.2)
lat								0.50(0.3)	0.48(0.4)	0.47(0.2)	0.51(0.3)	0.34(0.4)	0.48(0.4)	0.37(0.3)	0.52(0.4)
mac									0.46(0.3)	0.47(0.3)	0.47(0.2)	0.51(0.2)	0.38(0.3)	0.57(0.1)	0.48(0.3)
ort										0.54(0.4)	0.46(0.4)	0.3(0.3)	0.33(0.4)	0.3(0.3)	0.38(0.3)
pun											0.58(0.3)	0.24(0.2)	0.41(0.3)	0.35(0.3)	0.39(0.1)
sul												0.26(0.2)	0.27(0.2)	0.36(0.2)	0.40(0.3)
trac													0.35(0.3)	0.58(0.2)	0.51(0.3)
tran														0.44(0.3)	0.46(0.4)
tro															0.49(0.3)