

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Ecología de una comunidad de lagartijas del género *Anolis* (Iguanidae: Dactyloinae) de
un bosque pie-montano del Ecuador Occidental**

Disertación previa a la obtención del título de Licenciatura en Ciencias Biológicas

Estefanía de los Ángeles Boada Viteri

Quito, 2015

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Estefanía de los Ángeles Boada Viteri ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Omar Torres Carvajal, Ph.D.

Director de Disertación

Mayo de 2015

A mi mayor inspiración,
mi hija,
y a mi hermosa familia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco infinitamente al Dr. Omar Torres por darme la gran oportunidad de incursionar en esta rama trabajando con un género tan importante a nivel científico, por brindarme su ayuda, comentarios y paciencia para poder finalizar el presente estudio. Al Dr. Santiago Espinoza y al Dr. Tjitte De Vries por sus valiosos comentarios. Al Dr. Giovanni Onore y la Fundación Otonga por su colaboración al permitirnos realizar la fase de campo en el Centro de Interpretación Ambiental Otongachi. Al Dr. Jonathan Losos (Universidad de Harvard) y al Dr. Anthony Herrel por su guía y consejos. A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) y al museo de Herpetología Q-CAZ por el apoyo durante la realización de este estudio, en especial a Fernando Ayala, Simón Lobos, Andrés Recalde, Freddy Velásquez, Paola Mafla, Cristina Toapanta, Silvia Salgado, Daniel Rivadeneira, Daniela Pareja, Andrea Varela, Yerka Sagredo, Andrés Mármol, Javier Pinto y Diego Paucar por su invaluable ayuda y comentarios durante la fase de campo y análisis de datos. A Italo y Elicio Tapia por su gran colaboración durante la fase de campo.

Sobre todo gracias, a mi familia y amigos. A mis padres y hermanas por su inmenso apoyo, paciencia y amor incondicional durante toda mi carrera y mi vida. A mi hija Simone, por ser mi mayor inspiración para seguir adelante, y a mis amigos por compartir conmigo esta experiencia inolvidable.

Finalmente, quisiera agradecer a la Sociedad Ecológica Británica (British Ecological Society) por brindarme la ayuda económica a través de la beca “Small Ecological Project Grant (SEPG)” sin lo cual esto no hubiera sido posible.

TABLA DE CONTENIDO

TABLA DE CONTENIDO	v
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	x
LISTA DE ANEXOS	xii
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
3.1 <i>ANOLIS</i> COMO MODELO DE ESTUDIO EN ECOLOGÍA DE COMUNIDADES	4
3.2 LA MORFOLOGÍA COMO UN FACTOR INFLUYENTE.....	5
3.3 ECOLOGÍA TÉRMICA DE <i>ANOLIS</i>	7
3.4 <i>ANOLIS</i> DEL ECUADOR Y SU ECOLOGÍA.....	7
4. MATERIALES Y MÉTODOS	11
4.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	11
4.2 MUESTREO Y CAPTURA DE INDIVIDUOS	12
4.3 COLECCIÓN DE DATOS ECOLÓGICOS EN EL CAMPO.....	12
4.4 PROCEDIMIENTO DE EXTRACCIÓN DE LOS CONTENIDOS ESTOMACALES.....	13
4.5 PROCEDIMIENTO PARA LA TOMA DE DATOS MORFOLÓGICOS	14
4.6 ANÁLISIS DE DATOS	15
4.6.1 EFECTO DEL TIPO DE MICROHÁBITAT Y DEL SEXO EN LA SELECCIÓN DE LA PERCHA	16
4.6.2 RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA AMBIENTAL Y LA TEMPERATURA DE LA LAGARTIJA	16

4.6.3	DIETA DE LA COMUNIDAD DE <i>ANOLIS</i> DEL CIAO.....	17
4.6.3.1	DESCRIPCIÓN MORFOMÉTRICA DE LOS ITEMS ALIMENTICIOS.....	17
4.6.3.2	COMPARACIONES INTERESPECÍFICAS ENTRE LA CANTIDAD Y EL VOLUMEN DE PRESAS CONSUMIDAS.....	18
4.6.3.3	ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS ITEMS ALIMENTICIOS.....	19
4.6.3.4	DIFERENCIACIÓN DE LA DIETA ENTRE ESPECIES.....	19
4.6.4	AMPLITUD DEL NICHOTRÓFICO Y MICROHÁBITAT.....	20
4.6.5	ANÁLISIS DE PSEUDOCOMUNIDADES Y SOLAPAMIENTO DEL NICHOTRÓFICO Y MICROHÁBITAT	21
4.6.6	ANÁLISIS DE CONTRASTES INDEPENDIENTES	22
4.6.6.1	DIFERENCIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE ESPECIES.....	23
4.6.6.2	ANÁLISIS DE LA MORFOMETRÍA RELACIONADA CON LA ECOLOGÍA Y LA DIETA	24
5.	RESULTADOS.....	26
5.1	ECOLOGÍA DE LA COMUNIDAD DE <i>ANOLIS</i> DEL CIAO.....	26
5.1.1	USO DEL HÁBITAT Y MICROHÁBITAT.....	26
5.1.2	DESCRIPCIÓN DIMENSIONAL DEL MICROHÁBITAT	27
5.1.3	ACTIVIDAD Y EXPOSICIÓN AL SOL.....	27
5.1.4	ANÁLISIS DE LA RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA AMBIENTAL Y LA TEMPERATURA CLOACAL	28
5.2	DIETA DE <i>ANOLIS</i>	29
5.2.1	TAMAÑO DE LAS PRESAS	30
5.2.2	ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LAS PRESAS	31

5.3 SOLAPAMIENTO DE NICHOS Y ANÁLISIS DE PSEUDOCOMUNIDADES.....	32
5.4 VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE LAS ESPECIES DE <i>ANOLIS</i> DEL CIAO.....	33
5.5 RELACIÓN DE LA MORFOLOGÍA CON LA ECOLOGÍA Y LA DIETA ...	34
6. DISCUSIÓN.....	36
6.1 ECOLOGÍA DEL NICHOS DE LA COMUNIDAD DE <i>ANOLIS</i> DEL CIAO ...	36
6.1.1 HÁBITA Y MICROHÁBITAT.....	36
6.1.2 ACTIVIDAD DE LAS LAGARTIJAS Y ECOLOGÍA TÉRMICA.....	38
6.1.3 DIETA.....	40
6.1.3.1 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS ITEMS ALIMENTICIOS.....	43
6.2 MORFOLOGÍA	45
6.2.1 MORFOLOGÍA RELACIONADA CON LA DIETA	45
6.2.2 MORFOLOGÍA RELACIONADA CON LA ECOLOGÍA.....	47
6.3 SOLAPAMIENTO DE NICHOS	48
6.4 CONCLUSIONES.....	52
7. LITERATURA.....	54
8. FIGURAS.....	66
9. TABLAS	86
10. ANEXOS	107

LISTA DE FIGURAS

1. Mapa descriptivo y tipos de hábitats del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO).....	67
2. Árboles filogenéticos de las especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	68
3. Frecuencia de ocurrencia de los microhábitats de la comunidad de <i>Anolis</i> del CIAO.....	69
4. Hora del día en la que fueron observadas activas e inactivas las lagartijas de la comunidad de <i>Anolis</i> del CIAO.....	70
5. Actividad relacionada a la exposición al sol de las lagartijas de la comunidad de <i>Anolis</i> del CIAO.....	71
6. Relación de la media de la temperatura de la lagartija (°C) con dos variables.....	72
7. Resultados del ADEVA entre especies aplicado a la temperatura de la lagartija (°C).....	73
8. Porcentajes del número y volumen de presas por categorías relacionadas con los insectos y presas vegetales identificados en los contenidos estomacales.....	74
9. Relación de la longitud rostro-cloacal (LRC) con número y volumen de presas por individuo.....	75
10. Categorías ecológico - funcionales del número y volumen de presas consumidas por las especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	76
11. Análisis de variancia no paramétrico Kruskal-Wallis de la longitud rostro-cloacal (mm) por especie.....	78
12. Regresiones lineales que fueron significativas de los CI estandarizados de las variables morfológicas vs. CI estandarizado de la longitud rostro-cloacal	79

13. Análisis de componentes principales utilizando los contrastes independientes estandarizados de las variables morfológicas.....	80
14. Regresiones lineales de los contrastes independientes (CI) de las variables ecológicas vs. contraste independiente la longitud rostro – cloacal	81
15. Relación entre el diámetro y alto de la percha con el componente principal uno de la morfología.....	82
16. Regresiones lineales del CI de la longitud rostro-cloacal vs. CI de las variables de la dieta.....	83
17. Análisis de componentes principales con los contrastes independientes estandarizados de las variables morfológicas de la cabeza de seis especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	84
18. Análisis de componentes principales con los contrastes independientes estandarizados de las variables de la dieta de seis especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	85

LISTA DE TABLAS

1. Número de individuos capturados de las especies de <i>Anolis</i> presentes en el CIAO.....	87
2. Uso del hábitat y microhábitat de las especies de <i>Anolis</i> presentes en el CIAO.....	88
3. Descripción estadística de las perchas, media, error estándar y rango de las medidas de las perchas, más la amplitud del nicho numérico del hábitat y microhábitat de las especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	89
4. Rangos de temperatura cloacal (°C) y ambiental (°C) de cada especie de <i>Anolis</i> del CIAO.....	90
5. Resultados del análisis Post-Hoc Tukey del ADEVA de la temperatura corporal de las siete especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	91
6. Resumen de las categorías de presa identificadas en la dieta de las siete especies de <i>Anolis</i> estudiadas y clasificación ecológico funcional.....	92
7. Descripción estadística de las presas consumidas y amplitud de nicho numérico y volumétrico de las especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	94
8. Resumen del número de presas fragmentadas encontradas en la dieta de cada especie de <i>Anolis</i> de la comunidad del CIAO.....	95
9. Análisis de variancia de las variables de la dieta utilizando a las especies como factor.....	96
10. Datos de la prueba post-hoc de Tukey para los pares de especies con las variables de la dieta.....	97
11. Media del número, volumen y tamaño relativo de las presas consumidas por las diferentes especies de lagartijas analizadas.....	98

12. Solapamiento del microhábitat y dieta de las lagartijas de la comunidad de <i>Anolis</i> en base a los valores observados de uso proporcional.....	99
13. Solapamiento del microhábitat y dieta de las lagartijas de la comunidad de <i>Anolis</i> en base a los valores simulados con el algoritmo RA3.....	100
14. Solapamiento del microhábitat y dieta de las lagartijas de la comunidad de <i>Anolis</i> en base a los valores simulados con el algoritmo RA4.....	101
15. Análisis estadístico de los valores de solapamiento total obtenidos con los datos observados y los datos simulados con los algoritmos RA3 y RA4.....	102
16. Componentes principales obtenidos del APC con las variables morfológicas quitando el efecto de la LRC aplicado a las siete especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	103
17. Componentes principales obtenidos del APC con las variables morfológicas de la cabeza aplicado a seis especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	104
18. Componentes principales obtenidos del APC con las variables de la dieta eliminando el efecto de la LRC aplicado a seis especies de <i>Anolis</i> del CIAO.....	105
19. Resultados de la regresión múltiple de las variables de la dieta con las variables de la morfología y la altura de la percha.....	106

LISTA DE ANEXOS

1. Especies de *Anolis* del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO)..... 107
2. Series de campo de los individuos sacrificados de las siete especies de *Anolis* estudiadas 108
3. Descripción detallada por especie de los análisis de dieta obtenidos con el programa BugRun 1.4..... 109

1. RESUMEN

Las siete especies de *Anolis* del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (*A. chloris*, *A. chocorum*, *A. fraseri*, *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris* y *A. peraccae*) usaron en mayor porcentaje hábitats disturbados como el bosque secundario y las áreas intervenidas. La temperatura ambiental estuvo estrechamente relacionada con la temperatura cloacal que se mantuvo entre 2 a 5°C por sobre la temperatura del aire. Estas especies son generalmente diurnas y se presentaron activas en las horas de la mañana (8am-3pm) realizando varias actividades como el forrajeo y el percheo. Existió una considerable variación en la distribución del microhábitat, en donde los troncos y las hojas presentaron los porcentajes más altos. El tamaño del cuerpo (LRC) fue un factor influyente en la altura de la percha así como las extremidades especialmente en el diámetro. Con respecto a la dieta, los altos valores de amplitud de nicho proponen a estas especies como generalistas con un consumo mayor de presas de Hemiptera y Araneae. La LRC influyó en el tamaño de las presas y no en el número y volumen total de presas consumidas por especie. Todas las especies de la comunidad consumen en porcentaje similares todas las categorías ecológico-funcionales de las presas y no presentan especialización morfológica a nivel de la cabeza relacionada al tipo de presa. Los valores observados de solapamiento fueron en promedio más altos en el microhábitat que en la dieta. Los valores simulados de los modelos fueron menores a los valores de solapamiento observados sugiriendo que existe una estructura en la matriz recurso – consumidor y que las especies de esta comunidad comparten varios recursos.

Palabras clave: *Anolis*, dieta, ecología, hábitat, microhábitat, morfología, nicho.

2. ABSTRACT

The seven species of *Anolis* from the “Centro de Interpretación Ambiental Otongachi” (*A. chloris*, *A. chocorum*, *A. fraseri*, *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris* and *A. peraccae*) used disturbed habitats such as secondary forest and logged areas in higher percentage. Body temperature was closely related to air temperature, and was 2 to 5°C higher. These species are usually diurnal and were active in the morning (08:00 – 15:00), performing different activities such as foraging and perching. There was considerable variation in microhabitat distribution, where the stems and leaves showed the highest percentages. Body size (SVL) had influence on perch height, whereas limbs dimensions influence on perch diameter.

In relation to diet, niche breadth high values suggest that these species are generalists, with higher consumption of Hemiptera and Araneae. Body size was related with prey size and not with the number and total volume of prey per specie. The studied species consumed all eco-functional categories in similar percentages and showed no morphological specialization of the head regarding prey type.

The observed overlap values were on average higher in microhabitat than in diet. The null simulated values were lower than the observed overlap values suggesting that there is a structure in the resource - consumer matrix and that the species of this community share various resources.

Key words: *Anolis*, diet, morphology, ecology, habitat, microhabitat, niche.

3. INTRODUCCIÓN

El género *Anolis* pertenece a la familia Iguanidae y es ampliamente conocido como uno de los más diversos entre los amniotas, con aproximadamente 400 especies descritas (Losos y Thorpe, 2004; Castañeda *et al.*, 2011), de las cuales 150 se encuentran en las islas del Caribe, y las demás en América Central y América del Sur. Únicamente una especie es nativa del sureste de los Estados Unidos (Losos y Schneider, 2009; Schaad y Poe, 2010; Castañeda y de Queiroz, 2011).

La mayoría de especies son verdes, grises o cafés diferenciándose de las demás lagartijas por la presencia del pliegue gular utilizado para la comunicación en varios contextos (Losos, 2009; Losos y Scheneider, 2009), y las lamelas cuya función probablemente está relacionada con la adhesión (Losos, 2009; Losos y Schneider, 2009; Autumn *et al.*, 2002). Presentan en general una forma corporal con extremidades robustas y colas moderadamente largas. Los anolis son lagartijas cuya orientación es visual y poseen una visión a color que se extiende hasta el espectro ultravioleta (Fleishman *et al.*, 1993; Losos, 2009). Su sentido del olfato es pobre y sus lenguas son usadas principalmente para capturar presas (Losos, 2009).

En cuanto a la dieta, pocas especies son especialistas y la mayoría se alimentan de un amplio rango de insectos. La incidencia de especies que se alimentan de hormigas y termitas (mirmecofagia) varía mucho en el género, incluso varias especies del continente evaden totalmente el consumo de hormigas. En particular las especies grandes o individuos grandes de especies medianas suelen ser carnívoros, frugívoros o pueden alimentarse de moluscos (Losos, 2009).

3.1 *ANOLIS* COMO MODELO DE ESTUDIO EN ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

Uno de los retos más grandes de los ecólogos ha sido el estudio de las interacciones entre especies, y la base de esas interacciones en ecosistemas con alta diversidad como los bosques tropicales. Esto puede ser explicado debido a que los protocolos para examinar los patrones de organización de una comunidad han sido muy controversiales por la complejidad de los sistemas ecológicos (Vitt y Zani, 1996a).

Un gran número de estudios ecológicos en comunidades han permitido generar dos preguntas muy importantes para examinar su organización: 1) ¿Cómo se origina la diversidad?, y 2) ¿cómo se mantiene? (Vitt y Zani, 1996a; 1998a). Las lagartijas han demostrado ser un excelente modelo para una gran variedad de estudios ecológicos, de los cuales la gran mayoría han sido realizados en especies de desiertos (e.g., Pianka, 1986) o en *Anolis*, con la excepción de estudios realizados en especies de los bosques tropicales de Borneo (e.g., Lloyd *et al.*, 1968), Malaya (e.g., Inger, 1979; 1980a; 1980b), y Tailandia (e.g., Inger y Colwell, 1977).

El género *Anolis* representa una de las radiaciones más importantes en el Neotrópico, y el estudio de su ecología ha sido clave para el entendimiento de varias teorías adaptativas, especialmente en islas (Vitt y Zani, 1996; Losos, 2009), por lo que adicionalmente ha sido considerado un modelo para estudios de ecología de comunidades, biogeografía, dimorfismo sexual, competencia, morfología funcional, radiación adaptativa, ecomorfología, desplazamiento de caracteres, comportamiento social, reproducción y comunicación (Poe, 2004).

La extraordinaria riqueza morfológica entre las especies de *Anolis*, su complejidad biogeográfica y su diversidad ecológica han capturado por varios años el interés de muchos investigadores, quienes han documentado aspectos de comportamiento, ecología y diversidad morfológica. Esto ha permitido determinar que tanto las variaciones

morfológicas como fisiológicas entre especies crean diferencias en la capacidad de explotación, la cual se vuelve más específica de acuerdo al hábitat que explotan, lo que soporta fuertemente la idea de que existe radiación adaptativa (Losos y Schneider, 2009).

Algunas de las evidencias más fuertes de adaptación y especialización proviene de la observación de las características similares de especialistas en microhábitats, llamados ecomorfos, los cuales han evolucionado independientemente en cada isla de las Antillas Mayores, sugiriendo que determinados procesos ecológicos han sido responsables de moderar el origen de la diversificación en las especies de *Anolis* de las islas, lo que no ha sido estudiado en detalle en especies continentales (Mahler *et al.*, 2010). No obstante, está claro que la mayoría de especies del continente no pertenecen a los reconocidos ecomorfos de las Antillas Mayores, tan sólo 15 de las 123 especies de *Anolis* del continente pueden ser asignadas a un ecomorfo del Caribe concluyendo que no existe una evolución paralela entre especies de islas y del continente (Schaad y Poe, 2010); por lo tanto el por qué la evolución de los anolis del continente ha ido en diferentes direcciones a la de las islas no se conoce, aunque la gran variedad de predadores y mayor competencia en el continente pueden ser una posible explicación (Losos y Schneider, 2009; Schaad y Poe, 2010).

3.2 LA MORFOLOGÍA COMO UN FACTOR INFLUYENTE

Varios estudios han determinado que es posible que especies cercanamente relacionadas son capaces de coexistir, solo si se especializan en diferentes fracciones de los recursos disponibles, generando una diferenciación ecológica que da paso a cambios en la morfología, fisiología y comportamiento permitiendo que determinadas especies exploten una determinada parte de los recursos de manera efectiva (Principio de Divergencia de Darwin) (Verwajen *et al.*, 2002).

En las lagartijas las diferencias en el uso del microhábitat han sido relacionadas con la capacidad locomotora, y por ende con la morfología de las extremidades (Verwaijen *et al.*, 2002). Ciertos modelos biomecánicos (e.g., Herrel *et al.*, 2002), sugieren que lagartijas trepadoras podrían tener un cuerpo y cabeza planos, y extremidades cortas para mantener el centro de la masa lo más cercanamente posible al substrato. Mientras que, lagartijas que viven al nivel del suelo parecen no presentar una cabeza y cuerpo estrechos, sino extremidades superiores relativamente pequeñas y segmentos distales largos en las extremidades inferiores para maximizar la duración de la fase de aceleración (Herrel *et al.*, 2002).

La dieta es otra de las dimensiones en donde la morfología juega un papel muy importante, cuyas variaciones han demostrado ser muy relevantes para la diferenciación del nicho, debido a la relación entre la aptitud de un animal y las demandas mecánicas impuestas por los diferentes ítems alimenticios. En las lagartijas pocas especies son especialistas o se alimentan exclusivamente de plantas como es el caso del género *Anolis* (Metzger y Herrel, 2005; Losos, 2009), por lo tanto el estudio de las variables morfológicas de la cabeza permite comprender de mejor manera el sistema de alimentación, debido a que el tamaño de la cabeza tiene una gran influencia en varios aspectos como en la fuerza de la mordida, en donde el incremento del tamaño de la cabeza produce un incremento en la fuerza de la mordida que es relevante ecológicamente de dos maneras: **1)** Afecta directamente a la selección del tipo y tamaño de presa disponible para una lagartija, y **2)** afecta indirectamente en el tiempo necesario para procesar un ítem alimenticio y por ende su aprovechamiento (Verwaijen *et al.*, 2002).

3.3 ECOLOGÍA TÉRMICA DE *ANOLIS*

Dos importantes factores en el estudio de comunidades son la temperatura y la humedad, ya que los anolis pueden encontrarse en un amplio rango de hábitats, desde desiertos hasta montañas frías y bosques tropicales.

La temperatura influye en la partición de recursos, conjuntamente con otros factores abióticos afectando en la respuesta de las diferentes especies en microhábitats específicos, como en el caso de las lagartijas activas cuyo rango de temperatura corporal no es muy amplio, lo que les permite optimizar el metabolismo, la locomoción, y otras funciones fisiológicas de acuerdo a las variaciones del hábitat (Angert *et al.*, 2002).

Otro aspecto relevante de la influencia de la temperatura en el metabolismo de las lagartijas, es que al mantener la temperatura superior a la del aire, ya sea tomando sol o a través del uso de micrositios cálidos, los individuos suelen estar activos por períodos de tiempo más largos generando un mejor aprovechamiento de los recursos ya sea con más tiempo de forrajeo, mejor evasión de la depredación. Un ejemplo son las especies de *Anolis* de las islas Ameiva (Kolbe *et al.*, 2008), que usan micrositios cálidos permitiéndolas estar más activas al medio día y desplazarse hacia arriba lejos del suelo, lo que ha sido considerado como una respuesta a los depredadores (Losos, 2009; Vitt *et al.*, 2002; Vitt y Zani, 1996a).

3.4 *ANOLIS* DEL ECUADOR Y SU ECOLOGÍA

El Ecuador posee 450 especies de reptiles, de las cuales 38 pertenecen al género *Anolis* y se encuentran distribuidas en las zonas templada, subtropical y tropical, específicamente 11 del Oriente y 27 del Litoral (Pinto, 2014; Torres- Carvajal *et al.*, 2014).

Los estudios con las especies de *Anolis* del Ecuador enfocados en ecología han sido realizados mayormente en la Amazonía y algunos en la sierra y costa del país (e.g., Lazell,

1969; Fitch *et al.*, 1976; Duellman, 1978; Williams y Duellman, 1984; Williams *et al.*, 1996; Vitt y de la Torre, 1996; Vitt y Zani, 1996a; Yáñez-Muñoz, 2001; Vitt *et al.*, 2002; Vitt *et al.*, 2003b; Ayala-Varela, 2004; Yáñez-Muñoz *et al.*, 2010; Losos *et al.*, 2012; Miyata, 2013; Pinto, 2014), los cuales han reportado el uso de hábitats primarios como el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Faunística Cuyabeno, y hábitats secundarios en localidades como Santa Cecilia, Mindo y Río Palenque. Con respecto al microhábitat, el uso de estratos bajos, medios y altos registrado en las especies de *Anolis* estudiadas permite la explotación desde el nivel del suelo hasta troncos, ramas de varias dimensiones y hojas. Mientras que en la dieta, se ha reportado el consumo de varios invertebrados como arañas, escarabajos, mariposas, hormigas, larvas de insectos, chinches, etc., y adicionalmente material vegetal en algunas especies de la Amazonía (*Anolis fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. punctatus*, *A. scypheus*, *A. trachyderma*, y *A. transversalis*) (Vitt y de la Torre, 1996; Vitt y Zani, 1996a; Vitt *et al.*, 2003b; Pinto, 2014) y una especie del occidente (*A. proboscis*) (Losos *et al.*, 2012).

En el Ecuador, los pocos estudios sobre ecología de comunidades con las especies de *Anolis* han sido realizados únicamente en la Amazonía y localidades del Oriente (e.g., Vitt y Zani, 1996a; Vitt *et al.*, 2003b; Pinto, 2014), cuyos resultados sugieren que las interacciones entre las especies estudiadas determinarían el uso de los recursos en base a una estructura y no al azar en las comunidades del Parque Nacional Yasuní y la R.F. Cuyabeno. Adicionalmente, proponen que el solapamiento en el uso de recursos como el hábitat, microhábitat y la dieta podría estar influenciado por ciertos factores morfológicos, bióticos y abióticos relacionados con la capacidad de explotación de los recursos generando ciertos niveles de especialización para que las especies puedan coexistir en simpatria.

Por lo tanto, el presente trabajo realizado en el Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO), provincia de Pichincha es uno de los pioneros en el occidente del país en aportar conocimientos sobre la ecología de comunidades de siete especies de *Anolis* (*Anolis chloris*, *A. chocorum*, *A. fraseri*, *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris* y *A. peraccae*) y adicionalmente datos descriptivos sobre la dieta, morfología, uso del microhábitat, hábitat y temperatura.

OBJETIVOS

General

- Estudiar la ecología referente a la dieta, morfología, hábitat, microhábitat, temperatura e interacciones sociales de una comunidad de *Anolis* en las laderas occidentales de los Andes de Ecuador.

Específicos

1. Determinar los factores que se correlacionan con el uso del microhábitat de todas las especies de *Anolis* de esta comunidad.
2. Describir y analizar la dieta de cada especie en base al consumo de presas tanto numérica como volumétricamente.
3. Analizar las características ecológico-funcionales de las presas consumidas por cada especie.
4. Determinar las diferencias morfológicas entre especies y relacionarlas con la ecología y dieta.
5. Inferir la estructura de la comunidad y los factores que afectan a la misma en base al análisis de amplitud y solapamiento del nicho de las siete especies estudiadas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO) comprende la zona más baja de la Reserva del Bosque Integral Otonga y está bajo la administración de la Fundación Otonga (Tapia Caisaguano, 2007). El CIAO se encuentra en las estribaciones occidentales de los Andes en el cantón Santo Domingo de los Tsachilas, parroquia Alluriquín, recinto La Unión del Toachi, provincia de Pichincha. Está localizado en la vía Aloag-Santo Domingo entre Tandapi y Alluriquín, cerca de la unión de los ríos Toachi y Pilatón (Killeen *et al.*, 2007).

El CIAO posee 20 hectáreas de bosque siempre verde pie-montano secundario (00°23'S, 78°58'W, 937m) (Killeen *et al.*, 2007) modificadas hasta 1990 por la cosecha selectiva de madera.

La interacción del CIAO con el bosque primario “Reserva Forestal del Río Lelia”, junto con el cual cubren una superficie de 5.000 hectáreas, y el “Parque Nacional de la Reserva Ecológica los Ilinizas”, le ha permitido mantener una alta diversidad y convertirse en uno de los últimos refugios importantes para la fauna y flora de toda la región (e.g., Nieder & Barthlott, 2001a, 2001b; Giachino, 2008) (Donoso y Ramón, 2009).

En cuanto a la infraestructura, el CIAO consta de tres senderos de aproximadamente 2 km. de longitud total y un Jardín Botánico de 1 ha (Tapia Caisaguano, 2007); los senderos se encuentran en varios tipos de hábitats: bosque secundario, áreas abiertas intervenidas- jardín botánico, áreas abiertas intervenidas-pastizal, borde del río, y borde de la estación (Figura 1).

El CIAO posee un clima subtropical con temperaturas promedio anuales de 18 a 24°C, una máxima de 27°C y una mínima de 16 °C. La precipitación media se encuentra entre 1000 a 2000 mm al año, siendo la época más lluviosa de diciembre a mayo (Donoso

y Ramón, 2009; Ramón, 2010) y la menos lluviosa de septiembre a noviembre (Tapia Caisaguano, 2007).

4.2 MUESTREO Y CAPTURA DE INDIVIDUOS

Se colectaron individuos de siete especies de *Anolis* (*A. chloris*, *A. chocorum*, *A. fraseri*, *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris*, y *A. peraccae*) entre los meses de julio y octubre del 2011 (estación seca). Se capturó entre cinco y 56 individuos por especie con un total de 171 (Tabla 1, Anexo 1), a través del método de captura del lazo con cañas (Cabela's Telescopic Panfish Pole) o directamente con la mano (Herrel *et al.*, 2006). Las colecciones fueron realizadas durante caminatas tanto diurnas como nocturnas, marcando los sitios en donde se encontraba cada individuo con cintas de marcaje y códigos, respectivamente. Aproximadamente, el 90% de especímenes fueron liberados en un lapso máximo de 12 horas después de su captura.

4.3 COLECCIÓN DE DATOS ECOLÓGICOS EN EL CAMPO

Para cada individuo colectado o identificado en el campo se tomaron datos ecológicos según Vitt y Zani (1998a) y Herrel *et al.* (2011): tipo de microhábitat, alto de la percha desde el suelo (m), diámetro de la percha (no se midió en hojas, paredes y suelo), exposición al sol (soleado, sombra, nublado, noche), y actividad de la lagartija (forrajeando, perchando, interacciones sociales, durmiendo, otra actividad). Si el microhábitat era una hoja, se registró su longitud. En cuanto a las interacciones sociales, estas fueron clasificadas en cortejos, defensa del territorio y displays con el pliegue gular.

El tipo de microhábitat fue clasificado en: (1) *ramitas*; horizontal o vertical - menores a cinco milímetros; (2) *ramas estrechas*; horizontal o vertical - entre cinco y 15 milímetros; (3) *tallos*; vertical - entre 15 y 70 milímetros; (4) *ramas medianas*; horizontal -

entre 15 y 70 milímetros; (5) *troncos*; vertical - mayor a 70 milímetros; (6) *ramas anchas*; horizontal – mayor a 70 milímetros; (7) *hojarasca*; (8) *helecho*; (9) *hoja*; (10) *fruto*; (11) *raíz*; (12) *roca*; y (13) *suelo* (A. Herrel comentario personal).

Se tomaron datos de temperatura de la lagartija (cloacal) y del ambiente con un termómetro Omega HH603A digital de lectura rápida (resolución 0.1°C) el momento de la captura. Los datos de temperatura del ambiente fueron registrados en el lugar donde se observó al individuo (Bennett, 1999; Herrel *et al.* 2011; Schettino Rodríguez *et al.*, 2010). Adicionalmente, se registró la hora y la ubicación geográfica (GPS).

4.4 PROCEDIMIENTO DE EXTRACCIÓN DE LOS CONTENIDOS ESTOMACALES

Los individuos colectados fueron analizados en el laboratorio después de su captura, generalmente en un lapso máximo de cinco horas para evitar que avance el proceso digestivo de los contenidos estomacales. Una vez en el laboratorio se practicó a cada lagartija un lavado estomacal siguiendo el protocolo de Herrel *et al.* (2006), con una jeringuilla con aguja de punta de bola (Ball-tip Dosing Needles - Stainless Steel) adaptable al tamaño del animal (Herrel *et al.*, 2006).

Para extraer el contenido estomacal primero se golpeó suavemente al animal a los lados de la mandíbula, lo que generó la amplia apertura de la mandíbula como respuesta a una amenaza (Herrel *et al.*, 2006). Seguidamente, se colocó un anillo plástico entre las mandíbulas para permitir un flujo sin obstáculos del agua hacia el interior y de los alimentos hacia el exterior. Después, se insertó la aguja suavemente por la faringe hasta llegar al estómago (lo que puede ser detectado por palpación) y finalmente se inyectó agua destilada o corriente reposada con un flujo suave directamente al estómago, mientras se lo masajeaba, hasta que el animal regurgite. Cada contenido estomacal fue colocado en un

tubo eppendorf con alcohol al 70% e identificado con la serie de campo o código perteneciente al individuo analizado y depositado en el Museo de Zoología de Vertebrados de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ).

Los individuos que murieron accidentalmente (n=47) durante el proceso fueron fijados en formol al 10% y preservados en etanol al 70%, para luego ser almacenados en la colección QCAZ. Sus números de colección se encuentran en el Anexo 2. Los individuos no sacrificados fueron identificados con códigos en la parte abdominal usando marcadores permanentes no tóxicos y liberados en un lapso máximo de 10 horas en su sitio exacto de captura.

4.5 PROCEDIMIENTO PARA LA TOMA DE DATOS MORFOLÓGICOS

Sistemas complejos integrados, como los que están involucrados en la alimentación y locomoción de los vertebrados, son más que la suma de sus componentes. Estos se han especializado en diferentes funciones permitiendo mejoras fenotípicas y limitaciones evolutivas que pueden medirse en la morfología de un animal (Herrel y Holanova, 2008c).

En este trabajo se midieron 19 variables (Herrel y Holanova, 2008c; Herrel *et al.*, 2001a) con un calibrador digital (Tresna EC05, resolución 0.01 mm). Estas se dividieron en dos grupos, medidas del cuerpo y medidas de la cabeza. Las medidas del cuerpo fueron: longitud rostro-cloacal (LRC, desde la punta del hocico hasta el margen posterior de la escama anal), largo total de la cola (LTC), longitud del fémur (LF), longitud de la tibia (LT), longitud del metatarso (LMT), longitud del dedo IV anterior (LDA), longitud del dedo IV posterior (LDP), longitud del húmero (LH), longitud del radio (LR), longitud del metacarpo (LMC), ancho del cuerpo (ANC), alto del cuerpo (ALC), distancia entre las extremidades (DEE), largo de la extremidades anteriores (LEA), y largo de las extremidades posteriores (LEP). Mientras que, las medidas de la cabeza fueron: longitud

de la cabeza (LC, desde la punta del hocico hasta el extremo posterior del hueso parietal), ancho de la cabeza (AC, medido al nivel del hueso jugal o la parte más ancha de la cabeza), alto de la cabeza (ATC, medido por detrás de las órbitas), y longitud de la mandíbula inferior (LMI, medido desde la parte anterior del proceso retroarticular hasta la punta de la mandíbula inferior) (Herrel *et al.*, 2001b; Herrel *et al.*, 2002; Herrel y Holanova, 2008c).

Adicionalmente, se midieron dos variables relacionadas con la biomecánica del sistema de la mandíbula: quarter-tip (QT, distancia entre la articulación de la mandíbula y el extremo anterior de la mandíbula inferior), y coron-tip (CT, distancia entre el hueso coronoides y el extremo anterior de la mandíbula inferior). Al sustraer QT de la longitud de la mandíbula inferior (LMI) se calculó la apertura de la mandíbula, al igual que al sustraer CT de QT se calculó el cierre de la mandíbula (Herrel y Holanova, 2008c). Se registró además el peso de cada individuo colectado con pesolas LightLine Spring Scale de 20 gr., 50 gr., y 100 gr., antes de realizar el lavado estomacal a cada individuo.

4.6 ANÁLISIS DE DATOS

Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el programa JMP 11.0 (Versión 11.0, SAS Institute Inc.). Los datos fueron transformados a logaritmo en base 10 a excepción de los datos de temperatura, con el fin de normalizar su distribución y reducir su dispersión, lo cual fue analizado con las pruebas de Shapiro - Wilk y de Kolmogorov – Smirnov (Menéndez-Guerrero, 2001; Herrel *et al.*, 2001a; Herrel *et al.*, 2002). No se incluyó en los análisis a los individuos juveniles colectados.

4.6.1 EFECTO DEL TIPO DE MICROHÁBITAT Y DEL SEXO EN LA SELECCIÓN DE LA PERCHA

Con el fin de especificar si el microhábitat afecta en la selección de la percha se realizaron análisis de varianza (ADEVA's) con las categorías ramita, rama estrecha, rama mediana, rama ancha, tronco y tallo, utilizando el alto y diámetro de la percha. Posteriormente se realizó una prueba post - hoc de Tukey (Vitt y Zani, 1998a) con el fin de comparar las medias entre grupos para determinar si existe variación. El efecto del sexo fue determinado a través de un análisis multivariante de varianza (MANOVA) (Vitt *et al.*, 2003).

4.6.2 RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA AMBIENTAL Y LA TEMPERATURA DE LA LAGARTIJA

Se creó una matriz utilizando los datos de temperatura de la lagartija (°C), temperatura del aire (°C), y la hora del día en la que fueron capturados. Se realizaron regresiones lineales simples entre la temperatura de la lagartija vs. la hora del día y la temperatura del aire con el fin de determinar la relación entre dichas variables (Vitt y Zani, 1996a; 1998a; Anger *et al.*, 2002)

Con los residuos de las regresiones se realizaron ADEVA's para determinar si existían diferencias entre especies al eliminar el efecto de la temperatura del ambiente y de la hora. Sin embargo, ambos análisis fueron no significativos, por lo que se realizó adicionalmente un ADEVA con los datos originales de la temperatura de la lagartija tomada, seguido por una prueba post-hoc de Tukey.

4.6.3 DIETA DE LA COMUNIDAD DE *ANOLIS* DEL CIAO

Para examinar la dieta de la comunidad de *Anolis* de Otongachi, se analizaron entre cuatro a 46 especímenes por especie, obteniendo un total de 122 individuos. Se colocó a cada contenido estomacal en una caja petri con alcohol al 70% para ser analizado bajo un estereomicroscopio Olympus modelo SZ61 (WHSZ 10x/22). Las presas fueron contadas e identificadas hasta el rango de orden según Borror *et al.* (1992), y se clasificó a Formicidae como una categoría a parte de Hymenoptera, debido al alto consumo registrado en el género *Anolis* (Losos, 2009).

Se incluyó tres categorías no taxonómicas para ítems identificados como: pelos, muda y Nematoda (endoparásito). Los ítems alimenticios que no pudieron ser identificados debido a su avanzado estado de digestión fueron clasificados como “Material No Identificable” (Vitt y Zani, 1998b; 1996a).

Se clasificó como material vegetal a semillas, hojas y pétalos que fueron cuantificados para el análisis numérico; sin embargo, no fueron medidos ya que no se tomaron en cuenta en los análisis volumétricos.

Las presas fragmentadas encontradas en los contenidos estomacales como por ejemplo élitros, extremidades superiores e inferiores, cabezas, alas, etc., fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible, preferentemente orden, y agrupadas en tres categorías de tamaño (0-5 mm, 5-10 mm y 10-15 mm) en base a intervalos de cinco milímetros (Aguirre *et al.*, 2003; Wyckmans *et al.*, 2007).

4.6.3.1 DESCRIPCIÓN MORFOMÉTRICA DE LOS ÍTEMS ALIMENTICIOS

Para el análisis morfométrico de los contenidos estomacales, se midió el largo (excepto antenas, mandíbulas, ovoposidores y extremidades) y el ancho (en el punto medio del cuerpo) de las presas intactas usando calibradores digitales Tresna (precisión de ± 0.01

mm) (Herrel *et al.*, 2006; Menéndez-Guerrero, 2001), para obtener el volumen estimado de cada presa a través de la fórmula volumétrica del esferoide (Vitt y Zani, 1998a):

$$V = 4 / 3 \pi (\text{largo} / 2) (\text{ancho} / 2)^2$$

El análisis de presas, tanto intactas como fragmentadas, se corrió en el programa BugRun 1.4 (4th Dimensions® - based analysis). El tamaño de las presas fragmentadas (largo y ancho) se determinó según el número intermedio de la categoría de tamaño en la que cada presa fue clasificada (Wyckmans *et al.*, 2007). Con esto se obtuvieron tablas resumidas de la dieta de cada especie tomando en cuenta el volumen y el número de cada presa (Vitt y Zani, 1996a; Vitt y Zani, 1998a). Además, se obtuvo para cada especie el porcentaje de uso de cada categoría taxonómica numérica y volumétricamente ($\pi \times 100$) más la frecuencia de ocurrencia (Vitt y Zani, 1996a; 1998a). Se calculó también el tamaño relativo de cada presa dividiendo la media del volumen de presa con la media de la longitud rostro-cloacal de cada especie (Menéndez-Guerrero, 2001).

4.6.3.2 COMPARACIONES INTERESPECÍFICAS ENTRE LA CANTIDAD Y EL VOLUMEN DE PRESAS CONSUMIDAS

Con el fin de determinar las diferencias entre las especies de *Anolis* en cuanto al número y el volumen total de presas consumidas, se realizaron regresiones lineales simples entre el número de presas/individuo y la media del volumen de presa/individuo vs. la longitud rostro-cloacal por especie. Debido a que no se encontró relación entre dichas variables con la longitud rostro-cloacal, se corrió un análisis de varianza de un solo factor (ADEVA) con las dos variables analizadas para las presas entre todas las especies de *Anolis*. No se tomó en cuenta el material vegetal, ni los parásitos encontrados en los contenidos estomacales de ciertos individuos (Menéndez-Guerrero, 2001).

4.6.3.3 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS ÍTEMS ALIMENTICIOS

Ciertas características ecológicas y funcionales de las lagartijas están basadas en la fuerza necesaria para morder varios ítems alimenticios y en las tácticas de escape de los invertebrados (Vanhooydonck *et al.*, 2007; Huysentruyt *et al.*, 2004), y son relevantes en el comportamiento y estrategia de forrajeo de un depredador. Se la dureza y evasión en aquellas presas que pudieron ser identificadas hasta el nivel taxonómico de orden según Wyckmans *et al.* (2007).

En cuanto a la dureza se separó a cada presa como: dura (e.g., adultos de Coleoptera, Hymenoptera, Gasteropoda), medianamente dura (e.g., Hemiptera, Odonata, Isopoda, Orthoptera), y suave (e.g., larvas, adultos de Diptera, Araneae, Dermaptera). En cuanto a la evasión, se clasificó a cada presa como: evasiva (e.g., Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Odonata, Orthoptera), medianamente evasiva (e.g., Coleoptera, Dermaptera, Formicidae, Chilopoda) y no evasiva (e.g., Acari, Colembola, Gasteropoda, larvas) de acuerdo a las tácticas de escape de los invertebrados (Vanhooydonck *et al.*, 2007; Wyckmans *et al.*, 2007; Huysentruyt *et al.*, 2004). Finalmente, al igual que en el análisis taxonómico se calculó para cada especie la proporción de presas pertenecientes a cada clase ecológico - funcional numérica y volumétricamente (Wyckmans *et al.*, 2007).

4.6.3.4 DIFERENCIACIÓN DE LA DIETA ENTRE ESPECIES

Se construyó una matriz con 81 individuos adultos y subadultos de aquellas especies de *Anolis* con más de dos individuos (i.e., todas excepto *Anolis chocorum*). Se utilizaron como variables de la dieta la estimación de la media del tamaño (largo, ancho, y volumen) de las presas intactas para cada lagartija (Vitt *et al.*, 2003; Wyckmans *et al.*, 2007).

Se corrieron ADEVA`s con las variables log10 de la dieta, para posteriormente realizar la prueba post-hoc de Tukey y poder determinar de manera más específica si

existen diferencias entre pares de especies. Todos los análisis fueron realizados sin tomar en cuenta el material vegetal ni otras categorías como pelos o Nematoda (Vitt y Zani, 1998b; 1998a)

Finalmente, para determinar si el tamaño de la presa está influenciado por el tipo de presas consumidas, se construyó una matriz en la cual se restringió el número de categorías de presas agrupando a todos los invertebrados no insectos (e.g., arañas, ciempiés, milpiés, moluscos) en una categoría y manteniendo los órdenes de insectos en categoría individuales, y se eliminaron del análisis los tipos de presas con un solo ítem. Seguidamente se corrió un ADEVA con los datos transformados a logaritmo en base 10 utilizando al tipo de presa como factor (Vitt y Zani, 1998a).

4.6.4 AMPLITUD DEL NICHÓ TRÓFICO Y MICROHÁBITAT

Existen varios estudios enfocados en la diversidad trófica de las lagartijas (e.g., Vitt y Zani, 1998a; Vitt y Zani, 1996a; Herrel *et al.*, 2006), por lo que se han propuesto numerosos índices que pretenden medirla en base a la amplitud numérica y volumétrica del nicho trófico. En el presente estudio se usó el protocolo según Vitt y Zani (1998a) en el cual para medir la amplitud del nicho se empleó la medida recíproca de Simpson (Vitt y Zani, 1998a; 1996a):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$$

Donde, i = categoría del recurso, p_i = proporción de la categoría del recurso i por una especie (utilizando cantidades para el nicho numérico y volúmenes para el nicho volumétrico), y n = número de categorías de presas. Los valores para la amplitud del nicho trófico (B) varían desde uno (uso exclusivo de un solo tipo de presa) hasta n (cuando se consumen por igual todo los tipos de presas) (Vitt y Zani, 1996a; 1998a).

Para calcular este índice tanto numérica como volumétricamente por especie, se creó una matriz con el largo y ancho de las presas consumidas por cada individuo, y se utilizó el programa BugRun 1.4 (4th Dimensions®-based analysis). Además, se calculó el coeficiente de uso proporcional (p_i) dividiendo el uso del recurso (número de presas por categoría) con el total de presas consumidas por cada especie (Vitt y Zani, 1998a). Este coeficiente determina la proporción en la que es usado un determinado recurso por una especie, donde 0 = no utilización y 1 = uso total. Para este análisis únicamente se utilizaron las categorías relacionadas a insectos. Con respecto al microhábitat, para cada especie de *Anolis* se calculó el coeficiente de uso proporcional (p_i) de cada categoría al igual que con la dieta y se calculó la amplitud de nicho.

4.6.5 ANÁLISIS DE PSEUDOCOMUNIDADES Y SOLAPAMIENTO DEL NICHOTRÓFICO Y MICROHÁBITAT

Se realizaron comparaciones entre especies en base al uso del microhábitat y el consumo de presas según el protocolo de Vitt y Zani (1998a). Se construyeron matrices de recursos utilizando el coeficiente de uso proporcional (p_i) para el microhábitat y la dieta, y utilizando el programa estadístico R 3.0.2 (R Development Core Team, 2013) con el paquete EcoSimR 1.00 (Gotelli y Ellison, 2013), se aplicó la fórmula simétrica de solapamiento para obtener el índice de solapamiento de cada par de especies y el solapamiento total de la comunidad (Vitt y Zani, 1998a):

$$\square_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}}$$

Donde los símbolos son iguales que en la fórmula de amplitud de nicho, con la excepción de que j y k representan las especies. Los valores de solapamiento varían de cero (no solapamiento) a uno (solapamiento total) (Vitt y Zani, 1998a).

Los valores de solapamiento proveen una medida relativa de similitud en el uso de un recurso entre especies pero no demuestran la estructura que existe en la matriz de consumidor-recurso. Con el fin de probar la estructura del microhábitat y del nicho trófico en las matrices de recursos, se realizaron dos análisis basados en la construcción de varios modelos nulos al azar basados en la comunidad real (modelo de pseudocomunidad) en R con el paquete EcoSimR 1.00 (Gotelli y Ellison, 2013) utilizando dos algoritmos (Winemiller y Pianka, 1990):

(1) RA3 de Lawlor o ceros al azar: retiene el número original de recursos y la amplitud del nicho, y reasigna al azar el coeficiente de uso proporcional entre todas las categorías de los recursos.

(2) RA4 de Lawlor o ceros conservados: retiene la amplitud de nicho y la estructura nula de la matriz original, y reasigna al azar los coeficientes de uso pero solo entre aquellos recursos que cada consumidor actualmente usa en la matriz de recursos.

La finalidad del uso de estos algoritmos es destruir la estructura gremial (RA3) o la estructura gremial asociada a los recursos utilizados (RA4) (Vitt y Zani, 1998a), para obtener el tamaño del efecto (TE) al convertir el valor p en desviación estándar, cuyos valores resultan ser no significativos cuando se encuentran dentro del rango -2.0 a +2.0 (Gotelli y Ellison, 2013).

4.6.6 ANÁLISIS DE CONTRASTES INDEPENDIENTES

Las relaciones filogenéticas entre especies cercanas marcan ciertas similitudes entre ellas, por lo que se considera que los datos son dependientes de la filogenia (Felsenstein, 1985). Con el objetivo de eliminar el efecto de la filogenia en los datos obtenidos se realizó un análisis de contrastes filogenéticos independientes (CI), propuesto por Felsenstein (1985) como un vía para integrar el incremento de la disponibilidad de árboles

filogenéticos con la biología comparativa. Este método es una generalización del método de comparación entre pares, el cual propone un escenario evolutivo específico que permite a los investigadores hacer análisis con regresiones consistentes para comparar caracteres (Ackerly, 2009).

En base a los estudios de Poe *et al.* (2009), Poe (2004), Castañeda y de Queiroz (2011) se construyeron dos árboles filogenéticos: uno con las siete especies estudiadas para correlacionar la ecología con la morfología (Figura 2A) y otro con todas las especies excepto *Anolis chocorum* para correlacionar la dieta con la morfología (Figura 2B). En ambos árboles filogenéticos se asignó un valor de uno a la longitud de las ramas y se exportaron los resultados de las regresiones cuadradas con los contrastes del eje Y vs. los contrastes del eje X para calcular los CI no estandarizados y las desviaciones estándar de cada variable de la dieta, ecología y morfología vs. la longitud rostro-cloacal (LRC) (Maddison & Maddison, 2014). Posteriormente se calcularon los CI estandarizados que serían utilizados en los análisis estadísticos al dividir los CI no estandarizados para la desviación estándar (Midford *et al.*, 2005).

Los análisis de CI fueron corridos en el programa Mesquite 3.0 (Maddison & Maddison, 2014) con el módulo PDAP (Phenotypic Diversity Analisis Programs) (Midford *et al.*, 2005).

4.6.6.1 DIFERENCIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE ESPECIES

Se determinó la variación de la longitud rostro-cloacal (LRC) entre especies a través de un análisis de varianza no paramétrico (KRUSKAL-WALLIS), en donde se incluyó a los individuos adultos y subadultos de las siete especies analizadas (Vitt y Zani, 1998a).

Con el fin de eliminar el efecto del tamaño (LRC) en los CI estandarizados de las variables morfológicas, se obtuvieron los residuales de las regresiones entre la LRC y las

variables morfológicas que presentaron relación con la LRC. Los residuales más las variables morfológicas que no presentaron relación con el tamaño (LTC, ANC, ALC, DEE, LF, LT, LMT, LDA, LH, LR, LMC, LDP LEA, LEP, LC, AC, ATC) fueron utilizados para correr un análisis de componentes principales (ACP) conjuntamente con la LRC y la masa en gramos, con el fin de determinar los caracteres más contribuyentes a la variación morfológica (Menéndez-Guerrero, 2001; Herrel *et al.*, 2006; Vitt y Zani, 1996a). Las definiciones de las variables están en el procedimiento para la toma de datos morfológicos.

4.6.6.2 ANÁLISIS DE LA MORFOLOGÍA RELACIONADA CON LA ECOLOGÍA Y LA DIETA

Se determinó la relación del tamaño (LRC) con la percha a través de regresiones del CI de la longitud rostro-cloacal vs. los CI de las variables ecológicas del diámetro y el alto de la percha de las cuales se obtuvo únicamente los residuales del diámetro de la percha. Posteriormente, se realizó una correlación de Pearson para medir el grado de relación del componente principal uno (CP1) de morfología con el contraste del diámetro y los residuos del contraste del alto de la percha (Herrel *et al.*, 2001a; Irschick *et al.*, 2005). Para este análisis se trabajó con individuos adultos y subadultos de las siete especies de *Anolis* estudiadas.

Para determinar la relación entre la morfología de la cabeza y la dieta se realizó una matriz con las presas intactas e individuos adultos y subadultos. (Menéndez-Guerrero, 2001). Con el fin de determinar la relación entre el tamaño corporal (LRC) con las variables de la cabeza (LC, AC, ATC, LMI, QT, CT, apertura y cierre de la mandíbula) y la dieta (largo, ancho, volumen de la presa) (Vitt *et al.*, 2003; Wyckmans *et al.*, 2007); se realizaron regresiones lineales simples de los CI estandarizados de las variables morfológicas de la cabeza y las variables de la dieta vs. la longitud rostro-cloacal (LRC)

(Menéndez-Guerrero, 2001; Vitt y Zani, 1998a; 1996b;1998b; Verwajjen *et al.*, 2002; Herrel, 2005) y se obtuvieron los residuales de las variables que presentaron dicha relación.

Con las variables de la cabeza se corrió un ACP en donde se incluyó a la masa y a la LRC para determinar las variables morfológicas que presentan mayor variación entre especies (Vitt y Zani, 1998a; Metzger y Herrel, 2005), y realizó el mismo procedimiento únicamente con las variables de la dieta. Posteriormente, se corrió una regresión múltiple utilizando los componentes principales uno (CP1) obtenidos de cada ACP con las variables de la morfología y de la dieta más la altura de la percha para analizar la posible relación entre dichas variables.

5. RESULTADOS

5.1 ECOLOGÍA DE LA COMUNIDAD DE *ANOLIS* DEL CIAO

Durante los meses de muestreo se observaron 171 individuos de *Anolis peraccae*, *A. gracilipes*, *A. chloris*, *A. lyra*, *A. maculiventris* y *A. chocorum* (Tabla 1).

5.1.1 USO DEL HÁBITAT Y MICROHÁBITAT

Los datos del uso del hábitat muestran la ocurrencia de las siete especies analizadas en el borde de la estación (n=45), seguido por el bosque secundario en donde fueron registradas todas las especies (n=57) excepto *Anolis fraseri*. Los pastizales presentaron la ocurrencia de cinco especies (n=31) al igual que el borde del río (n=24). Mientras que en el jardín botánico se registraron tres especies (n=9) (Tabla 2). El rango de amplitud de nicho para el hábitat varió entre 1.52 en *A. maculiventris* y 2.97 en *A. lyra* (Tabla 3).

Con respecto al microhábitat en un aspecto global las hojas (33.73%) y troncos (22.49%) fueron los más utilizados. Seguido por los tallos (15.98%), ramas medianas (7.69%), ramitas (5.92%) y ramas estrechas (4.73%) (Tabla 2, Figura 3A). Adicionalmente, se observó el uso de ciertos tipos de microhábitats en mayor porcentaje que otros por cada una de las especies, como el uso preferencial de troncos en *Anolis chloris* (70%) y *A. lyra* (35.71%), hojas en *A. chocorum* (60%) y *A. gracilipes* (68.09%), hojas (28.58%) y ramas medianas (28.57%) en *A. fraseri*, hojas (27.27%) y ramas estrechas (27.27%) en *A. maculiventris*, y tallos (30.91%) y hojas (23.64%) en *A. peraccae* (Figura 3B). El uso de varios tipos de microhábitats por ciertas especies y pocos tipos de microhábitats por otras determinó una amplitud de nicho en cada especie que varió entre 1.9 en *Anolis chloris* y 5.03 en *A. peraccae* (Tabla 3).

5.1.2 DESCRIPCIÓN DIMENSIONAL DEL MICROHÁBITAT

Con respecto a la altura *Anolis fraseri* y *A. chloris* registraron en promedio las percha más altas de toda la comunidad, llegando a perchar a una altura mayor a 8m en el caso de *A. chloris* y mayor a 6m en *A. fraseri*. Las perchas con el promedio más bajo en altura fueron usadas por las especies *A. lyra* y *A. chocorum* (Tabla 3).

Anolis lyra y *A. chloris* registraron las perchas con mayor diámetro, mientras que las perchas con diámetros pequeños fueron registradas en *A. gracilipes* y *A. maculiventris*. En cuanto al largo de las hojas, *A. peraccae* usó las hojas más grandes seguido por *A. lyra* (Tabla 3).

El tipo de microhábitat influyó directamente al diámetro de la percha (R^2 lineal = 0.69, $p < 0.0001^*$) y no a la altura (R^2 lineal=0.13, $p=0.0872$). Mientras que el sexo, no fue un factor influyente al momento de seleccionar una percha de acuerdo a sus dimensiones (MANOVA, $p=0.5472$).

5.1.3 ACTIVIDAD Y EXPOSICIÓN AL SOL

En un aspecto global las especies de esta comunidad estuvieron activas entre las 8:00 hasta las 15:00 (> 60%) (Figura 4A), registrando en altos porcentajes actividades como perchar (47.33%) y dormir (37.86%), y en menor porcentaje forrajear (9.47%) e interacciones sociales (4.14%) (Figura 5A).

Anolis chloris, fue la especie con el mayor porcentaje de individuos registrados durante la mañana (Figura 4B); se la encontró al igual que *A. chocorum* mayormente perchando en una exposición baja (nublado) y alta al sol (soleado), aunque se registró mayor porcentaje de individuos forrajear en la sombra en *A. chloris* y en una baja exposición al sol en *A. chocorum* (Figura 5B). Adicionalmente, *A. chloris* fue la única especie que registró un individuo durmiendo a las dos de la tarde (Figura 4B). *A. fraseri*

fue registrado en la mañana únicamente perchando en una alta y baja exposición al sol (Figuras 4B y 5B).

Anolis gracilipes y *A. maculiventris* fueron colectados principalmente en la noche por lo que en la mañana la actividad con mayor registro para ambas especies fue perchar en una baja exposición al sol (nublado), no obstante *A. maculiventris* también fue registrado forrajeando en una baja exposición al sol con un porcentaje relevante (Figuras 4B y 5B).

Anolis lyra fue registrado en la tarde (14:00 – 15:00) principalmente perchando en una baja exposición al sol (nublado) y en la sombra. En contraste con las demás especies *A. peraccae* fue la especie con el mayor registro de actividad de la comunidad, ya que se la encontró perchando, forrajeando y realizando interacciones sociales en una alta (soleado) y baja (nublado) exposición al sol y en la sombra (Figura 4B y 5B).

A excepción de *Anolis chloris*, todas las especies fueron registradas durante la noche. El porcentaje del número de individuos por especie hallados por la noche varió entre 16.07% (*A. peraccae*) y 78.72% (*A. gracilipes*) (Figura 4B). La mayor parte de individuos registrados en la noche estaban inactivos (38.24% global), con algunos individuos de *A. gracilipes* forrajeando (2.13%), y de *A. peraccae* (1.82%) y *A. lyra* (7.14%) perchando alrededor de las seis de la tarde (Figuras 5A y 5B).

5.1.4 ANÁLISIS DE LA RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA AMBIENTAL Y LA TEMPERATURA CLOACAL

Existió una relación significativa de la temperatura ambiental con la temperatura cloacal (R^2 lineal=0.468, $p<0.0001^*$) (Figura 6A), la cual es fuertemente afectada por el aumento o reducción de la temperatura ambiental en el transcurso del día (R^2 lineal=0.208, $p<0.0001^*$) (Figura 6B). Esto fue corroborado al analizar los valores residuales de la

temperatura de la lagartija sin el efecto de la temperatura ambiental, en los que no existió variación entre especies (ADEVA's, $p=0.1314$ y $p=0.0834$, respectivamente).

Las especies con altas temperaturas cloacales mostraron mayor variación en cuanto a su temperatura interna (ADEVA, $p=0.0002^*$) (Figura 7), como es el caso de *Anolis chloris* que presentó diferencias significativas con *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris* y *A. fraseri* debido a su amplio rango de temperatura cloacal (Tablas 4 y 5). En todas las especies la temperatura cloacal fue entre 2 a 5 °C superior a la temperatura ambiental (Tabla 4).

5.2 DIETA DE ANOLIS

Se analizaron 125 individuos de las siete especies de *Anolis* estudiadas, identificando 677 presas que fueron clasificadas en 25 categorías en total (Tabla 6).

De acuerdo al número de presas, el orden Hemiptera fue el más consumido, seguido por Araneae e Hymenoptera, mientras que en el volumen Orthoptera, Hemiptera y Araneae fueron las más importantes. Ciertas categorías como Diplopoda (*Anolis gracilipes*), Isoptera (*A. lyra*), Collembola (*A. peraccae*) y Pseudoscorpionida (*A. peraccae*), presentaron una presa en una sola especie, mientras que Acari presentó cinco presas en una sola especie (*A. peraccae*). Por otro lado, la dieta de las especies de *Anolis* del CIAO también incluyó numéricamente semillas (18.61%) y restos vegetales (5.47%), no obstante su importancia volumétrica fue bastante baja ya que no todos los ítems vegetales consumidos pudieron ser medidos por el avanzado proceso de digestión que presentaban (Tabla 6).

Se observó el consumo de ciertas categorías en mayor porcentaje en número en cada especie (Anexo 3). En *Anolis peraccae* las 254 presas encontradas estuvieron representadas por los órdenes Hemiptera, Hymenoptera, y Araneae. *Anolis chloris* la segunda especie con

un alto número de presas (n=241) consumió las categorías Araneae, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera en mayor porcentaje. Las 75 presas encontradas en los estómagos de *A. gracilipes* estuvieron representadas en su mayoría por larvas, Araneae, y Hemiptera, mientras que *A. lyra* registró 56 presas representadas en mayor porcentaje por Araneae, Formicidae y larvas. En *A. maculiventris* los órdenes Orthoptera y Araneae fueron los más representativos para las 26 presas reportadas en su dieta. *A. fraseri* registró 14 presas especialmente de los órdenes Hymenoptera, Araneae y Hemiptera. La especie con el menor número de presas fue *A. chocorum* (n=11) representadas en su mayoría por los órdenes Araneae y Coleoptera (Figura 8A). Con respecto al volumen, Orthoptera fue el orden más representativo en todas las especies excepto *A. fraseri* y *A. chocorum*, las cuales registraron porcentajes mayores del orden Lepidoptera y el orden Coleoptera, respectivamente (Figura 8B).

Los valores de amplitud del nicho trófico variaron entre 3.53 (*Anolis chocorum*) y 8.44 (*A. lyra*) en cuanto al número de las presas, y entre 1.36 (*A. fraseri*) y 6.69 (*A. peraccae*) en cuanto al volumen de las presas (Tabla 7).

5.2.1 TAMAÑO DE LAS PRESAS

Las presas de mayor tamaño fueron registradas en *Anolis fraseri* (n=11) seguido por *A. lyra* (n=43), *A. gracilipes* (n=63), *A. maculiventris* (n=24) y *A. chloris* (n=113), mientras que las presas de tamaños pequeños fueron consumidas en su mayoría principalmente por *A. chocorum* (n=10) seguido por *A. peraccae* (n=224). Las diferencias en el tamaño de las presas fueron más evidentes en el largo que en el ancho (Tabla 7).

De las 677 presas analizadas, 279 fueron presas fragmentadas. De esas, 197 fueron registradas como la categoría de presas más pequeñas (0 – 5 mm) siendo *Anolis chloris* (n=53), *A. peraccae* (n=82), *A. lyra* (n=19) y *A. gracilipes* (n=18) las especies que

consumieron en mayor número dichas presas (Tabla 8). Las presas de la categoría de 5 a 10 mm, estuvieron en segundo lugar destacando de igual manera las especies *A. chloris* (n=18), *A. gracilipes* (n=18) y *A. peraccae* (n=24). Las presas de gran tamaño (10-15 mm) fueron registradas en cinco especies (*A. chloris*, *A. gracilipes*, *A. lyra*, *A. maculiventris* y *A. peraccae*) con un número de ítems menor a dos (Tabla 8).

No se encontró diferencias significativas en los tamaños de las presas ingeridas por cada especie (todos $p > 0.05$) (Tablas 9 y 10). En promedio, *Anolis fraseri* fue la especie cuyo volumen y tamaño relativo de presa fueron los más representativos a pesar de tener un número de presas consumidas bajo (1 presa/individuo). De igual manera *Anolis gracilipes* y *A. lyra* presentaron volúmenes altos de presas que podrían considerarse de tamaño mediano con un promedio de 1 a 2 presas por individuo. *A. peraccae* fue la especie que consumió el mayor número de presas por individuo (2.69 presas/individuo), cuyo volumen fue con un tamaño relativo de 0.23 mm, ocurriendo algo similar en *A. chloris* y *A. maculiventris* (Tabla 11).

No se encontró relación entre el número ($p=0.3192$) y el volumen de presa ($p=0.2136$) con la longitud rostro-cloacal (Figura 9A y 9B). Los resultados de los ADEVA's corridos sin remover el efecto del tamaño no presentaron diferencias significativas entre las especies con respecto al número (R^2 lineal=0.084, $p=0.2481$) y volumen (R^2 lineal=0.097, $p=0.1675$) de presas consumidas.

5.2.2 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LAS PRESAS

En un aspecto global se observó un alto consumo de presas no evasivas (n=248) y evasivas (n=158) en su mayoría suaves (n=191), duras (n=158) y medianamente duras (n=139) (Figura 13A). Con respecto al volumen, un patrón similar fue observado en las categorías de evasión (no evasiva - 50.82% y evasiva - 32.38%), mientras que para las

categorías de dureza las presas medianamente duras (44.96%) y suaves (41.62%) fueron más representativas (Figura 10A).

Anolis chloris y *A. chocorum* registraron tanto en número como en volumen porcentajes relevantes de presas duras, suaves, no evasivas y evasivas. (Figuras 10B y 10C). *Anolis fraseri* registró un consumo similar de todas las categorías de dureza de presa con respecto al número, mientras que en el volumen las presas suaves presentaron el porcentaje más alto. Las presas evasivas fueron abundantes en la dieta de esta especie tanto en número como en volumen (Figuras 10B y 10C).

Para *Anolis gracilipes* y *A. maculiventris* el consumo de presas suaves y medianamente suaves fue representativo en número. No obstante, en el volumen *A. gracilipes* registró presas suaves y duras en altos porcentajes, mientras que *A. maculiventris* registró presas suaves y medianamente duras (Figuras 10B y 10C). Con respecto a las categorías de evasión *A. gracilipes* consumió mayormente tanto en número como en volumen presas no evasivas, mientras que *A. maculiventris* consumió en mayor porcentaje presas evasivas.

Las tres categorías de dureza de presa se registraron con porcentajes altos en *Anolis lyra* y *A. peraccae*. Con respecto al volumen, el consumo de presas suaves y medianamente suaves se destacó en ambas especies. Con respecto a las categorías de evasión, *A. lyra* registró mayormente presas no evasivas, mientras que *A. peraccae* registró tanto en número como en volumen el consumo de presas no evasivas y evasivas (Figuras 10B y 10C).

5.3 SOLAPAMIENTO DE NICHOS Y ANÁLISIS DE PSEUDOCOMUNIDADES

El índice de solapamiento del nicho trófico en la comunidad de *Anolis* del CIAO varió entre 0.222 (*A. maculiventris* y *A. fraseri*) y 0.940 (*Anolis chloris* y *A. peraccae*)

(Tabla 12). En el modelo nulo, los valores de solapamiento con el algoritmo RA3 varían entre 0.152 (*Anolis fraseri* x *A. chocorum*) y 0.480 (*A. peraccae* x *A. chloris*) (Tabla 13); mientras que con el algoritmo RA4 los valores varían de 0.171 (*A. fraseri* x *A. maculiventris*) a 0.497 (*A. peraccae* x *A. chloris*) (Tabla 14), en ambas simulaciones los valores de solapamiento son menores a los observados. El índice de solapamiento total para el nicho trófico observado en la comunidad fue de 0.460, mientras que el índice de solapamiento total obtenido de las simulaciones de pseudocomunidades usando el algoritmo RA3 fue 0.296 ($p=0.01^*$, TE=3.30) y 0.327 ($p=0.03^{**}$, TE=2.23) para el algoritmo RA4 (Tabla 15).

Con 13 categorías de microhábitat registradas para las especies de *Anolis* de esta comunidad el índice de solapamiento presentó una gran variación entre 0.022 (*A. gracilipes* x *A. chloris*) y 0.916 (*A. gracilipes* x *A. chocorum*), registrando para la mayoría de especies un alto solapamiento (Tabla 12). En el modelo nulo, los valores de solapamiento con el algoritmo RA3 fluctuaron entre 0.189 (*Anolis gracilipes* x *A. chloris*) a 0.441 (*A. peraccae* x *A. maculiventris*), mientras que con el algoritmo RA4 los valores variaron entre 0.122 (*A. gracilipes* x *A. chloris*) y 0.562 (*A. fraseri* x *A. chloris*), en ambas simulaciones los valores de solapamiento son menores a los observados (Tablas 13 y 14). El índice de solapamiento total de microhábitats observado en la comunidad fue 0.568, mientras que el índice de solapamiento total obtenido de las simulaciones de pseudocomunidades usando el algoritmo RA3 fue 0.312 ($p=0.01^*$, TE=6.07) y 0.356 ($p=0.01^*$, TE=4.06) para el algoritmo RA4 (Tabla 15).

5.4 VARIACIÓN MORFOLÓGICA ENTRE LAS ESPECIES DE *ANOLIS* DEL CIAO

De acuerdo con el análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), se determinó que existen diferencias altamente significativas entre especies ($q=<.0001^*$) en

cuanto a la longitud rostro-cloacal (LRC). Las especies de mayor tamaño de la comunidad fueron *Anolis fraseri*, *A. chocorum* y *A. lyra*, mientras que *A. chloris* y *A.* fueron consideradas especies medianamente grandes. *A. peraccae* y *A. maculiventris* fueron las especies más pequeñas (Figura 11).

En los análisis eliminando el efecto de la filogenia, se determinó que la masa está estrechamente relacionada con la longitud rostro-cloacal (R^2 lineal=0.972, $p < 0.0001^{**}$) (Figura 12F). Lo mismo sucede con el ancho y el alto del cuerpo, así como la longitud del fémur, la tibia y el metatarso (valores $p < 0.05$) (Figuras 12A, 12B, 12C, 12D y 12E).

En cuanto al análisis de componentes principales de los CI de las variables morfológicas, el primer componente explicó el 68.03% de la variación, el segundo componente el 15.89% y el tercer componente el 9.82% (Tabla 16, Figura 13).

5.5 RELACIÓN DE LA MORFOLOGÍA CON LA ECOLOGÍA Y LA DIETA

Referente a la ecología, el alto de la percha presentó una relación positiva con la LRC (R^2 lineal=0.74, $p=0.0131^*$) (Figura 14A). Mientras que el diámetro de la percha no presentó relación con la LRC (R^2 lineal=0.11, $p=0.4679$) (Figura 14B). La relación entre la morfología y la ecología fue sustentada por la fuerte correlación positiva del componente principal uno (CP1) de la morfología con el diámetro de la percha ($r=0.8664$), mientras que con la altura se encontró una relación negativa poco significativa ($r=-0.1760$) (Figura 15).

Con respecto a la dieta, existió una alta relación entre la longitud rostro-cloacal (LRC) y el tamaño de las presas tanto en volumen (R^2 lineal=0.715, $p=0.0339^*$) como en el largo (R^2 lineal=0.753, $p=0.0251^*$) y ancho (R^2 lineal=0.714, $p=0.0341^*$) de las mismas (Figura 16A, 16B y 16C). En los análisis de componentes principales con las variables de la cabeza y la dieta eliminando el efecto del tamaño, en el primero el CP1 explicó el

75.35% y el CP2 el 15.93% de la variación entre especies (Tabla 17, Figura 17), mientras que en el ACP de la dieta el CP1 explicó el 94.34% (Tabla 18, Figura 18). No obstante, no se encontró una relación significativa ($p > 0.05$) en la regresión múltiple del CP1 de la dieta con el CP1 de la morfología y el alto de la percha (Tabla 19).

6. DISCUSIÓN

El género *Anolis* por ser uno de los más diversos entre los vertebrados se ha convertido en un modelo para estudios de radiación adaptativa, evolución y ecología (Losos y Schneider, 2009). Enfocados los últimos años en conocer las diferencias entre especies de *Anolis* de islas y especies del continente (e.g., Irschick *et al.*, 1997; Velasco y Herrel, 2007; Pinto *et al.*, 2008). Esto ha permitido determinar con el poco conocimiento que se tiene hasta el momento lo que ocurre con las numerosas especies del continente, en donde es posible que la competencia, depredación y otras interacciones bióticas sean más intensas (Losos y Schneider, 2009; Schaad y Poe, 2010).

6.1 ECOLOGÍA DEL NICHOS DE LA COMUNIDAD DE *ANOLIS* DEL CIAO

6.1.1 HÁBITAT Y MICROHÁBITAT

A pesar de que el Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO) comprende varios tipos de hábitats, el uso del hábitat fue de cierta manera restringido para las especies estudiadas. El bosque secundario fue el hábitat más usado por *Anolis maculiventris*, *A. chocorum* y *A. gracilipes*, las cuales reportaron un alto solapamiento del microhábitat debido al alto porcentaje de individuos de cada especie que fueron registrados perchando en hojas. El segundo hábitat más utilizado fue el borde de la estación en el cual se tuvo registro de todas las especies; no obstante *Anolis peraccae* fue la más abundante y fue considerada la especie menos especialista de la comunidad al encontrarse explotando varios tipos de microhábitats. El pastizal, que es un área disturbada abierta localizada al borde del río con poca vegetación y presencia de árboles en promedio altos (Sierra, 1999), fue otro de los hábitats más utilizados en la comunidad registrando cinco de las siete especies estudiadas. *Anolis chloris*, *A. fraseri* y *A. lyra* fueron las de mayor abundancia en este

hábitat y se encontraron explotando diversos tipos de microhábitats como troncos para *A. chloris*, hojas y ramas medianas para *A. fraseri*; y troncos, hojas y suelo para *A. lyra*.

En las especies de esta comunidad la explotación de un solo tipo de hábitat sustenta los bajos valores de amplitud de nicho, no obstante al hablar del microhábitat los valores fueron en su mayoría altos a excepción de las especies *Anolis chloris*, *A. chocorum* y *A. gracilipes* que estuvieron más restringidas a uno o dos tipos de microhábitat. Esta poca especialización también se vio reflejada en los valores de solapamiento del microhábitat, ya que casi todas las especies presentaron un alto solapamiento.

Varios de estos resultados del uso del hábitat y microhábitat concuerdan con lo sugerido en los estudios realizados por Castro-Herrera y Vargas-Salinas (2008), Ortega-Andrade *et al.* (2010) y Miyata (2013), quienes sugieren que esto puede ocurrir posiblemente por la capacidad de explotación de recursos de estas especies permitiéndoles ocupar dichos hábitats en grandes densidades. Por lo tanto, la selección del microhábitat relacionada en primer lugar con los ejes dimensionales del nicho y en segundo lugar con las condiciones bióticas podrían ser factores que influyen fuertemente en la capacidad de evasión de la competencia (Losos *et al.*, 1998, Vitt & Zani, 1996a). Los ejes del nicho (alto y diámetro de la percha y el largo de la hoja), cuya variación entre las especies de esta comunidad en relación con la morfología fue bastante alta (todos $p < 0.05^*$), permiten la exclusión espacial como resultado de una variación morfológica generada por la competencia inter e intraespecífica por recursos (temporales, tróficos y espaciales), lo cual podría explicar la coexistencia de varias especies (Losos *et al.*, 1998; Ayala-Varela, 2004). Mientras que, las condiciones bióticas influyen fuertemente en las características ecológicas y morfológicas que serían favorecidas por la selección, permitiendo que aquellas especies que se encuentran expuestas a estas diferentes condiciones creen

herramientas tanto ecológicas como morfológicas que les permitan explotar cierto tipo de nicho (Irschick *et al.*, 1997; Miyata, 2013).

Se ha propuesto que es probable que las condiciones bióticas, como la depredación, pudieran tener mayor influencia que la competencia entre especies en el continente, debido a que estas son más fuertes que en las islas, siendo capaces probablemente de limitar a las especies continentales. Sin embargo, pocas especies del continente han sido estudiadas en detalle por lo que no se podría establecer una condición determinada (Irschick *et al.*, 1997; Miyata, 2013).

Finalmente, fue bastante notorio observar a ciertas especies más abundantes que otras, lo que suele suceder cuando varias especies conviven en simpatria (Miyata 2013). Empero, no es posible determinar que la población de una especie está siendo afectada por la población de otra, ya que pueden estar influenciando diversos factores bióticos; el hecho de que las poblaciones de *Anolis* del continente tengan una menor densidad a la de las islas podría ser otro motivo para la baja densidad de ciertas especies (Macrini *et al.*, 2003; Miyata, 2013).

6.1.2 ACTIVIDAD DE LAS LAGARTIJAS Y ECOLOGÍA TÉRMICA

El ambiente térmico afecta a la actividad de las lagartijas, así como al funcionamiento óptimo del metabolismo, locomoción y otras funciones fisiológicas. Esto influye en la partición de recursos y en la respuesta a los diferentes factores abióticos en diferentes microhábitats, lo que también está influenciado por factores bióticos como la depredación (Angert *et al.*, 2002).

A pesar de que la mayoría de estudios realizados en ecología térmica han generado la hipótesis de que las lagartijas son animales termoreguladores que toman el sol para regular su temperatura corporal (Losos, 2009); según Huey y Slatkin (1976) poblaciones que se

encuentran en los bosques tienden a no tomar el sol y en su lugar son termoconformistas, debido al costo energético que representa la termorregulación en estos hábitats, que es contrario a las especies que se encuentran en hábitats abiertos o en bordes de bosque (Losos, 2009).

En las especies estudiadas en esta comunidad la exposición al sol no fue un factor determinante en la temperatura cloacal de las lagartijas, la cual estuvo influenciada por la temperatura del ambiente a la que estaban expuestas, siendo algunas veces la temperatura cloacal mayor a la del ambiente (Vitt y Zani, 1996a; Losos, 2009). Esto podría influenciar en el tiempo de actividad, facilitando la captura, alimentación y digestión de presas permitiéndoles explotar los recursos alimenticios en periodos más largos (Vitt *et al.*, 2003; Vitt *et al.*, 2002). Esta condición particular de mantener la temperatura corporal más alta que la del ambiente (2 - 5 °C) durante el día, ha sido observada también en otras especies como *Anolis nitens* (Vitt *et al.*, 2001; Vitt y Zani, 1996b) y otros ectotermos que habitan en bosques y poseen problemas similares para ganar calor.

La gran variación de la temperatura corporal entre especies, siendo *A. chloris* y *A. lyra* las que presentaron las temperaturas corporales más altas; y *A. fraseri* y *A. maculiventris* las temperaturas más bajas pudo ser por la influencia de otro factor en la temperatura corporal que fue la hora del día. Debido a que las especies que fueron observadas activas entre las 11:00 y 15:00 horas presentaron temperaturas corporales máximas altas (>27°C) en comparación con el promedio registrado en la comunidad (\bar{x} = 25.01 °C). Mientras que especies que fueron observadas mayormente en la noche en donde la temperatura ambiental baja, presentaron temperaturas más bajas que las que fueron registradas en la mañana. Adicionalmente, es posible que las especies que presentaron altas temperaturas corporales tengan rangos de temperaturas más amplios que aquellas que presentaron temperaturas corporales bajas (Vitt y Zani, 1996a).

La poca influencia del sol en la temperatura corporal de las especies estudiadas, nos permite considerarlas como termoconformistas, ya que es más probable que las lagartijas adopten la temperatura determinada por el ambiente a que tomen sol. Debido a que el hábitat en el que fueron observadas son áreas abiertas que presentan una gran distancia entre áreas soleadas y áreas con sombra, por lo que termoregular significaría un mayor costo energético (Angert *et al.*, 2002, Losos 2009). Así también, la selección del microhábitat es muy importante, debido que al ocupar un microhábitat cálido es posible que mantengan una temperatura corporal entre 1 a 3 °C más alta que la del ambiente, lo que significaría un menor gasto en términos energéticos permitiéndoles estar activas por períodos más largos (Vitt *et al.*, 2001; Vitt *et al.*, 2003; Losos, 2009). Debido a su condición termoconformista, las especies de esta comunidad registraron mayor número de actividades en una baja exposición al sol tales como el forrajear, perchar e incluso realizar interacciones sociales, especialmente aquellas especies que se encontraban en el bosque secundario. No obstante, también se tuvieron registros de actividad en una alta exposición al sol especialmente en *Anolis chloris*, probablemente más por el tipo de hábitat y microhábitat que explota que por ser considerada una especie termorreguladora.

6.1.3 DIETA

La mayoría de estudios realizados han reportado la dieta de una o más especies de una localidad en particular en un tiempo específico (e.g., *A. nitens*; Vitt *et al.*, 2001; *A. fuscoauratus*; Vitt *et al.*, 2003). Según estos estudios, la mayoría de *Anolis* parecen ser generalistas, existiendo ciertas excepciones como especies mayormente mirmecófagas, carnívoras, frugívoras o comedoras de moluscos, lo que ha sido observado especialmente en especies grandes o individuos grandes de especies medianas (Losos, 2009).

Las especies de *Anolis* de Puerto Rico son las más estudiadas hasta el momento en cuanto a la dieta, y han sido consideradas representantes en general de los *Anolis*, o al menos de las Islas Orientales. Uno de los estudios más conocidos realizados con las especies *Anolis* de Puerto Rico es el de Wolcott (1923), en el cual se pudo determinar una gran variedad de insectos que son consumidos por dichas especies debido a la alta disponibilidad de presas.

En la comunidad del CIAO, Hemiptera fue la categoría mayormente consumida por las siete especies estudiadas, tomando en cuenta el número de presas. Esto pudo deberse a que estos insectos se encuentran en varios estratos del bosque (Borror *et al.*, 1992), y son considerados presas que se encuentran altamente disponibles en el ambiente, independientemente del estrato utilizado por cada especie (Pinto, 2014). Araneae fue otra de las presas bastante abundantes en la dieta de estas especies, seguido por Hymenoptera en donde no se incluyó a las hormigas, ya que son consideradas presas altamente consumidas por los *Anolis* por lo que fueron clasificadas en una categoría independiente; sin embargo en este estudio el consumo de hormigas no fue representativo para las especies a diferencia de lo expuesto en estudios anteriores como el de Wolcott (1923) (Losos, 2009).

Con respecto al volumen, las categorías más importantes fueron Orthoptera, larvas, arañas y mariposas, y presas quitinosas como hemípteros. La prevalencia de algunos de estos ordenes de insectos fue observada de igual manera en el estudio de Vitt y de la Torre (1996), en donde las seis especies de la R.P.F Cuyabeno registraron el consumo de Orthoptera, Coleoptera, Araneae, larvas e Hymenoptera (excepto hormigas) como las más relevantes, y hormigas, caracoles, e isópodos como los menos consumidos.

Los datos de dieta de los estudios realizados en el Oriente del Ecuador como el de Pinto (2014), muestran a las especies del género *Anolis* como especies más generalistas

que especialistas cuya amplitud de nicho con respecto a la dieta, tanto en volumen como en número, corrobora el consumo de varios tipos de presa siendo baja la amplitud de nicho para aquellas especies que no fueron colectadas en gran número (*Anolis trachyderma* –B número 2.67 y B volumen 2.02). El mismo patrón de consumo de presas fue observado en la localidad de estudio, en donde la amplitud de nicho fue baja para las especies con menor número de individuos colectados (*A. chocorum* n=4, *A. fraseri* n=4, y *A. maculiventris* n=8), en especial en el volumen. Esto pudo deberse en el caso de *A. fraseri* a que el volumen de Lepidoptera representó el 84.38% del consumo total en volumen de las presas encontradas, aunque en número este no fue representativo ya que se trataba solo de una presa, y fue Hymenoptera el orden que fue consumido en mayor número. Por otro lado, en *A. maculiventris* Orthoptera fue el más representativo en cuanto a volumen y al número de presas. En *A. chocorum* los órdenes Araneae y Coleoptera fueron representativos tanto en volumen como en número, lo que puede sugerir un cierto grado de especialización para *A. chocorum* y *A. maculiventris*, sin embargo el bajo tamaño de muestra puede influir en los datos obtenidos.

La amplitud del nicho numérico con respecto a las demás especies estudiadas fue bastante alta, confirmando la poca especialización de estas especies al momento de seleccionar una presa, siendo *Anolis peraccae* la que presentó la dieta más variada con 16 categorías de presa.

El consumo de ciertas categorías como el material vegetal permite de cierta manera clasificar a las especies estudiadas en herbívoras (al menos 80% material vegetal en la dieta), omnívoras (consumo entre 10% al 80% de material vegetal) y carnívoras (hasta el 10% material vegetal) (Metzger & Herrel, 2005). *Anolis chloris* fue la especie con el mayor contenido vegetal, sugiriendo que esta especie puede estar alimentándose de material vegetal y especialmente frutos de manera intencional, como ha sido observado de

igual manera en ciertas especies grandes que suelen adicionar a su dieta frutos y vertebrados (Losos, 2009). No obstante, debido al volumen que representan estas categorías en la dieta de esta especie no se la puede considerar como un herbívoro sino como un omnívoro, por la presencia en altos porcentajes de invertebrados en su dieta. De igual manera el material vegetal encontrado entre semillas y hojas con respecto al número en la dieta de *A. fraseri*, *A. peraccae*, *A. gracilipes* y *A. lyra*, indica que el consumo de material vegetal en las especies de esta comunidad no sería accidental y tomando en cuenta el consumo de invertebrados y la baja relevancia del material vegetal en volumen es posible considerar a estas especies como omnívoras y poco selectivas (Metzger y Herrel, 2005).

6.1.3.1 ECOLOGÍA FUNCIONAL DE LOS ITEMS ALIMENTICIOS

El alto consumo global de presas suaves, duras, evasivas y no evasivas de las especies de *Anolis* de la comunidad del CIAO, tiene una gran influencia en el desenvolvimiento del sistema alimenticio y locomotor de los individuos analizados, debido a que estas características funcionales de las presas intervienen en la habilidad de un depredador para explotar cierto tipo de presa desarrollando ciertas características morfológicas que le permitan hacerlo (Vanhooydonck *et al.*, 2007).

Según estudios que presentan modelos biomecánicos (e.g., Kohlsdorf *et al.*, 2008), el consumo de un tipo de presa con ciertas características funcionales permite determinar el tamaño y forma de la cabeza del depredador. Aquellas lagartijas que consumen presas duras pueden presentar cabezas más anchas y altas, y palancas del cierre de la mandíbula más grandes, generando una mayor fuerza de la mordida; y especies que consumen generalmente presas evasivas tendrían hocicos más largos y una palanca de apertura de la mandíbula más grande permitiéndoles ser más rápidas al capturar la presa. Es así como, el alto consumo de presas suaves y no evasivas en *Anolis chloris*, *A. chocorum*, *A. gracilipes*

y *A. lyra* puede estar relacionado directamente con la morfología de la cabeza, ya que es el sistema que se encuentra estrechamente relacionado con la alimentación en todos sus procesos, en donde *A. lyra* presentó el tamaño más grande en comparación con las demás especies (Herrel *et al.*, 2001b).

Sin embargo, no fue posible determinar una forma específica de la cabeza en los individuos de las especies estudiadas, que demostrara cierta especialización a un tipo de presa, debido a que muchas de ellas se encontraron consumiendo presas de casi todas las categorías (suaves, duras, evasivas, no evasivas y evasión y dureza intermedia) en porcentajes similares.

De igual manera Losos (2009), sugiere que el tamaño del cuerpo, influye en el tamaño máximo y dureza de la presa dentro y entre especies, generando el incremento de ambas características según el tamaño corporal. No obstante, esto no fue observado en la comunidad de estudio ya que especies grandes como *Anolis fraseri* y *A. chocorum* consumieron en mayor número presas suaves, y *A. peraccae* una especie pequeña registró un alto consumo de presas duras y grandes.

Por otro lado, es necesario analizar en mayor profundidad las variables morfológicas de la cabeza y la fuerza de la mordida, que son factores muy importantes que explicarían el consumo de ciertos tipos de presas según sus características funcionales, especialmente la fuerza de la mordida. No obstante, en este estudio no se pudo realizar el análisis a profundidad de la morfología de la cabeza ni el análisis de la fuerza de la mordida por factores logísticos externos.

6.2 MORFOLOGÍA

6.2.1 MORFOLOGÍA RELACIONADA CON LA DIETA

Según Vanhooydonck y sus colaboradores (2007), es posible que especies que se especializan en diferentes nichos tróficos diverjan morfológicamente debido a que las demandas en el aparato alimenticio y locomotor usualmente no son conciliables dentro de un solo fenotipo.

En las especies estudiadas el tamaño del cuerpo (LRC) fue un factor determinante, influyendo en la capacidad de coexistir en microhábitats similares evadiendo la competencia. Estas diferencias en la longitud rostro-cloacal (LRC), sugieren que especies grandes como *Anolis fraseri* y *A. lyra* consumen en promedio presas más grandes que las otras especies, lo cual es congruente con los resultados de otros estudios realizados en la Amazonía (e.g., Vitt & Zani, 1996a; Pinto, 2014).

Sin embargo, en el presente estudio se observó variación en el tamaño de presas consumidas en el que especies medianas como *Anolis gracilipes* y especies pequeñas como *A. peraccae* presentaron un tamaño relativo grande de presa; y una especie grande como *A. chloris* registró un consumo mayor de presas pequeñas. Esto fue corroborado por los análisis del tamaño de presa con la longitud rostro-cloacal (LRC) eliminando el efecto de la filogenia, determinando que los nodos GRA-LY-MAC, CHL-PER y LY-MAC consumen presas más grandes. Por lo tanto, al igual que lo que ha sido observado en varios estudios de Vitt con especies de *Anolis* del continente (e.g., Vitt & Zani, 1996, 1998; Vitt et al., 2001, 2002), existe una extensa variación en el tamaño de la presa entre especies, y adicionalmente las especies continentales suelen consumir presas más grandes que las insulares (Andrews, 1979).

Por otro lado, varios estudios han determinado que la morfología de la cabeza tiene gran influencia en la dieta (e.g., Metzger y Herrel, 2005; Herrel *et al.*, 2006; Kohlsdorf *et al.*, 2008). En las especies estudiadas no se encontró ninguna relación entre el tamaño de la presa con las variables de la cabeza (todos valores $p > 0.5$), determinando que el consumo de presas grandes no está restringido a especies con cabezas grandes o por el contrario como ha sido observado en los ecomorfos de las islas del Caribe, que debido a la limitación de recursos se han especializado en tipos y tamaños de presas para evadir la competencia (Losos *et al.*, 2003). Posiblemente en el continente, por la relativa abundancia de presas, la especialización es menor, ya que otros factores como la depredación y la baja densidad poblacional intervienen en las interacciones entre especies (Losos, 2009).

A pesar de existir esta relación entre el tamaño de la presa y la longitud rostro-cloacal (LRC), no se encontró relación entre el promedio del número y volumen de presa consumidas por cada individuo con la longitud rostro-cloacal ($p > 0.5$). Proponiendo que sin importar el tamaño corporal el consumo de presas en número y volumen es similar entre especies, lo que también fue registrado en el estudio de Pinto (2014) y podría deberse a la poca especialización de las especies estudiadas tanto en el tipo como en el tamaño de las presas.

Es importante recalcar que en el presente estudio existieron ciertas especies con un número bajo de individuos colectados como *Anolis maculiventris* (n=4), *A. fraseri* (n=2) y *A. chocorum* (n=1). Esta última no fue incluida en los análisis estadísticos por los motivos antes mencionados, lo que podría crear un sesgo así como el hecho de realizar los análisis únicamente con presas estomacales sin tomar en cuenta las presas intestinales que nos permitirían obtener información más completa sobre la dieta de estas especies (Menéndez-Guerrero, 2001; Vitt y Zani, 1996a; Vitt *et al.*, 2001, 2002, 2003a, 2003b).

6.2.2 MORFOLOGÍA RELACIONADA CON LA ECOLOGÍA

Algunas especies del género *Anolis* han servido para ilustrar la relación entre la ecología y la morfología. Especies simpátricas han sido capaces de radiar rápidamente en nuevos hábitats y mostrar visibles cambios morfológicos relacionados con el uso de su microhábitat con el fin de evadir la competencia (desplazamiento de caracteres) (Herrel *et al.*, 2001a; Losos, 2009). Esto ha llevado a identificar ecomorfos en las Antillas Mayores, los cuales son especies con el mismo hábitat o nicho, similar morfología y comportamiento pero no necesariamente cercanas filogenéticamente (Williams, 1972; Losos, 2009).

En el presente estudio se observó que el tamaño corporal (LRC) está estrechamente relacionado con la longitud de las extremidades y el ancho y alto del cuerpo, siendo el nodo CHL-PER notoriamente distinto a los demás nodos. La mayor variación morfológica entre especies fue observada en las variables de las extremidades, cabeza y masa al igual que el estudio de Vitt y Zani (1996a) en donde el largo, alto y ancho de la cabeza más el largo de las extremidades anteriores y posteriores presentaron la mayor variación. Esto es de relevante importancia, debido a que la interacción entre la morfología de las extremidades y las características del substrato es crucial para caracterizar el desenvolvimiento locomotor (Herrel *et al.*, 2002).

El grado de variación morfológica de las especies de la comunidad de *Anolis* del CIAO sugiere cierta especialización al microhábitat, posiblemente con el fin de evadir la competencia entre especies. Los resultados de la regresión múltiple indican que existe una correlación positiva del diámetro de la percha con la masa, extremidades anteriores y cabeza ($r=0.8664$), sugiriendo que especies con extremidades anteriores largas son capaces de usar perchas con grandes diámetros como en el caso de *Anolis lyra* que se la encontró mayormente en troncos. Esto ha sido predicho también para las especies de *Anolis* del Caribe, en donde el tamaño de las extremidades se ha adaptado al microhábitat que ocupan

presentando una relación positiva con la circunferencia de las perchas, determinando que extremidades largas permiten maximizar la velocidad al momento de correr en perchas anchas y el suelo, y extremidades cortas, permiten maximizar la estabilidad en perchas delgadas (Losos y Sinervo, 1989). Con respecto al alto de la percha, la correlación negativa con el componente principal de las variables morfológicas sugiere que las extremidades anteriores son más cortas a medida que aumenta la altura de la percha ($r=-0.1760$). Esto tiene una gran importancia ecológica ya que para lagartijas que ocupan hábitats arbóreos como la mayoría de las especies de esta comunidad (*Anolis maculiventris*, *A. chloris*, *A. peraccae*, *A. fraseri*), el poseer extremidades más cortas les permitiría generar fuerzas mayores para moverse contra la gravedad como ocurre en los geos (Losos, 2009; Herrel *et al.*, 2008). Adicionalmente, otras características morfológicas como un cuerpo más plano influye en un mayor equilibrio permitiéndoles explotar este tipo de microhábitat arbóreo sin problemas, debido a que estas características se encuentran estrechamente relacionadas con una mejor maniobrabilidad, equilibrio y balance en las lagartijas arborícolas (Herrel *et al.*, 2001a).

Es posible que la variación en el tamaño de las extremidades y el cuerpo, por su gran influencia no solo en la morfología sino en la fisiología y comportamiento (Herrel *et al.*, 2001a) ha permitido a estas especie coexistir en simpatria; sin embargo, es importante recalcar que existen otros factores abióticos que podrían estar influyendo de igual manera en la selección del microhábitat (Schaad y Poe, 2010; Losos, 2009).

6.3 SOLAPAMIENTO DE NICHOS

La manera en la que especies dentro de una comunidad ecológica reparten los recursos disponibles entre ellas ha sido un factor determinante en la diversidad de especies coexistentes. Una comunidad con un mayor número de recursos para compartir o un mayor

solapamiento de nichos ciertamente puede albergar mayor número de especies, que una comunidad con un solapamiento de nicho bajo (Pianka, 1974).

Los valores de solapamiento observados en este estudio muestran que varias especies se encuentran compartiendo sus recursos no solamente en dieta sino en microhábitat, como es el caso de *Anolis peraccae*, que fue la especie menos especialista en ambos aspectos y presentó en la dieta un solapamiento casi total con *A. chloris*, debido a que ambas especies presentaron un alto consumo en volumen de presas de los órdenes Hemiptera y Orthoptera. Con respecto al microhábitat, de igual manera *A. peraccae* fue la especie que presentó los solapamientos más altos con todas las especies de la comunidad. No obstante, *A. gracilipes* y *A. chocorum* registraron el solapamiento más alto, debido a que ambas especies explotaron en similar porcentaje el microhábitat de las hojas.

Estos valores en promedio altos de solapamiento tanto en dieta como en microhábitat de esta comunidad, sugieren que el solapamiento puede estar influenciado por la variabilidad ambiental determinando que posiblemente existe una alta competencia entre especies. Sin embargo, se puede inferir también que es posible que una mayor disponibilidad de recursos o la selección del hábitat sean factores que permitan a estas especies evadir la exclusión por competencia, lo cual sería considerado como un requisito para que tantas especies coexistan en simpatria (Pianka, 1974; Losos, 2009). Es así también que la morfología y distribución espacial de las especies de esta comunidad influyen en las interacciones que existen entre ellas, permitiendo que exista cierta especialización en la selección de la percha (Herrel *et al.*, 2001a).

Las técnicas de remuestreo (análisis de pseudocomunidades) utilizadas en este estudio nos permiten determinar con mayor confianza si existe una estructura gremial o una segregación de los recursos en la comunidad, ya que los valores de solapamiento proveen una medida de la relativa similitud entre especies pero no demuestran la estructura

que existe en la matriz de consumidor-recurso (Winemiller y Pianka, 1990). Por lo que en base a los algoritmos empleados que asumen la abundancia de recursos para todas las especies (Gotelli y Ellison, 2013), lo cual no es real, los valores de solapamiento obtenidos son menores a los observados, en donde el valor promedio de solapamiento de la comunidad resulta ser más alto con el algoritmo RA4 tanto en dieta como en microhábitat que con el algoritmo RA3.

El tamaño del efecto de los modelos nulos (RA4 y RA3) determinó que ambos modelos fueron significativos, por lo que los valores simulados no fueron similares a los valores observados se puede determinar que no hay ausencia de una estructura gremial en la comunidad (Gotelli y Graves, 1996; Gotelli y Ellison, 2013). Estas diferencias entre los valores observados y los valores de los modelos nulos podría deberse a la estructura gremial interna así como al promedio de solapamiento (Gotelli y Graves, 1996).

En vista de que los modelos nulos no distinguen entre los cambios ecológicos del nicho y el desplazamiento de caracteres evolutivos, es complicado interpretar los patrones con un alto solapamiento de nicho. Un alto solapamiento podría reflejar una intensa competencia debido al uso de recurso compartidos, o la abundancia de recursos y la ausencia de competencia, ambos escenarios pueden ser posibles en la naturaleza, por lo que Gotelli & Graves (1996) sugirieron que los valores bajos simulados de solapamiento pueden determinar que la competencia ha sido una fuerza importante tanto en el pasado como en el futuro.

Es por esto que los valores altos observados de solapamiento y los valores bajos simulados de solapamiento, sugieren a la competencia como el principal factor influyente en el uso de recursos de esta comunidad. Sin embargo, el uso del hábitat y la distribución espacial, así como otras variables bióticas (depredación) y abióticas (temperatura) y otros mecanismos, tales como el desplazamiento de caracteres, la tolerancia máxima al

solapamiento del nicho, etc., podrían estar influenciando las interacciones de las especies de esta comunidad (Pianka, 1974) .

Es importante considerar que el estudio de comunidades resulta ser muy complejo por las diversas interacciones existentes en la naturaleza, por lo que es necesario realizar varios análisis para comprender en su totalidad la ecología de una comunidad (Vitt y Zani, 1996a).

6.4 CONCLUSIONES

- Las siete especies estudiadas de *Anolis* del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO) usan principalmente hábitats disturbados como el bosque secundario y las áreas intervenidas como pastizales y borde de la estación.
- Las especies ocupan una gran variedad de microhábitats siendo los más utilizados las hojas, troncos y tallos. *A. peraccae* fue la especie menos especializada mientras que *A. chloris* estuvo casi restringida al uso de troncos.
- Todas las especies son diurnas y fueron activas en las horas de la mañana (08:00 – 15:00) realizando actividades como el forrajeo, percheo e interacciones sociales.
- La temperatura cloacal estuvo relacionada con la temperatura ambiental y la hora del día y se mantuvo entre 2 - 5°C mayor a la del ambiente.
- En base a la amplitud del nicho trófico se puede considerar a estas especies como generalistas, consumiendo en un aspecto global mayor porcentaje de presas de los órdenes Hemiptera y Araneae y material vegetal. *A. peraccae* fue la más generalista y *A. chloris* presentó el mayor consumo de material vegetal.
- Las presas de todas las categorías ecológico-funcionales fueron consumidas en porcentajes similares en todas las especies.
- El tamaño corporal (LRC) influyó en el alto de la percha, mientras que el tamaño de las extremidades anteriores influyeron en el diámetro de la percha.
- El tamaño de las presas consumidas estuvo influenciado por el tamaño corporal aunque no se observó un consumo marcado de un solo tamaño de presa por especie.
- Las especies estudiadas presentaron solapamientos del microhábitat y de la dieta altos, sin embargo en un aspecto global el solapamiento entre especies del microhábitat fue mayor al de la dieta.

- Los valores de solapamiento obtenidos de los análisis con los modelos nulos (RA4 y RA3) fueron menores a los observados, sugiriendo que posiblemente existe una estructura en esta comunidad y que las especies comparten varios recursos por lo que podrían estar compitiendo por el uso de las diferentes dimensiones del nicho.
- Las variaciones morfológicas de cada especie y los factores abióticos de la comunidad podrían estar influenciando en la capacidad de explotación de los recursos disponibles tanto en el uso del microhábitat como en el consumo de diversos tipos de presas, permitiendo a las especies coexistir en simpatría. No obstante, es necesario realizar otros estudios ecológicos para entender mejor la ecología de esta comunidad.

7. LITERATURA

- Ackerly, D.D. 2009. Phylogenetic Methods in Ecology. Encyclopedia of Life Sciences. En: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). (J Wiley y Sons, Ltd) Chichester.
- Aerts, P., Van Damme, B., Vanhooydonck, B., Zaaf, A. y Herrel, A. 2000. Lizard locomotion: How morphology meets ecology. Netherlands Journal of Zoology 50(2): 261-277.
- Aguirre, L.F., Herrel, A., Van Damme, R. y Matthysen, E. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. Functional Ecology 17: 201-212.
- Almendáriz, A. 1987. Contribución al conocimiento de la herpetofauna Centroriental Ecuatoriana. Ecuador. Revista Politécnica, Escuela Politécnica Nacional 12 (4): 77-133.
- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: A comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. Breviora 454:1-51.
- Angert, A.L., Hutchinson, D., Glossip, D. y Losos, J.B. 2002. Microhabitat use and thermal biology of the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and the Fence Lizard (*Sceloporus undularus hyacinthinus*) in Missouri Glades. Journal of Herpetology 36 (1): 23-29.
- Arteaga, A.F., Bustamante-Enríquez, L.M. y Guayasamin, J.M. 2013. The Amphibians and Reptiles of Mindo. <http://www.tropicalherping.com>
- Autumn, K., Sitti, M., Liang, Y.A., Peattie, A.M., Hansen, W.R., Sponberg, S. y Full, R.J. 2002. Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. Proceedings of the National Academy of Science on the United States of America 99: 12252-12256.
- Ayala-Varela, F. 2004. Revisión taxonómica y de variación geográfica de las especies de *Anolis* (Sauria: Polychrotidae) del Oriente Ecuatoriano. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- Bennett, D. 1999. Expedition Field Techniques: Reptiles and Amphibians. Royal Geographical Society 1:1-98.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. y Johnson, N.F. 1992. An introduction to the study of insects (6th edition). Saunders College Publishing.
- Castañeda, M.R., de Queiroz, K. 2011. Phylogeny of the Dactyloa clade of *Anolis* lizards: New insights from combining morphological and molecular data. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 106 (7): 345-398.
- Castro-Herrera, F., Vargas-Salinas, F. 2008. Anfibios y reptiles en el departamento del Valle del Cauca, Colombia. Biota Colombiana 9:251–277.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History. 83: 265-296.
- Donoso, D.A., Ramón, G. 2009. Composition of a high diversity leaf litter ant community (Hymenoptera: Formicidae) from an Ecuadorian pre-montane rainforest. Annales de la Société Entomologique de France 45 (4): 487-499.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Miscellaneous publication University of Kansas Museum of Natural History 65: 1-352.
- Etheridge, R.E. 1959. The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. Ph. D Dissertation. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, U. S. A.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. The American Naturalist 125: 1-15.
- Fleishman, L.J., Loew, E.R. y Leal, M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. Nature 1993: 365-397.

- Fitch, H.S., Echelle, A.F. y Echelle, A.A. 1976. Field observations on rare or little known mainland anoles. *The University of Kansas Science Bulletin* 51(3): 91-128.
- Giachino, P.M. 2008. Biodiversity of South America I. En: *Memoirs on Biodiversity. Part I: World Biodiversity Association onlus* (Giachino, P.M, eds) pp. 1- 496. Verona.
- Gilman, C.A., Irschick, D.J. 2013. Foils of flexion: the effects of perch compliance on lizard locomotion and perch choice in the wild. *Functional Ecology* 2013: 1-8.
- Godlberg, S.R., Bursey, C.R. y Vitt, L.J. 2006. Parasites of two lizards species, *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae) from Brazil and Ecuador. *Amphibia-Reptilia* 27(4): 575-579.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M. 2013. *EcoSimR – R Code For Null Model Analysis*. Version 1.00. website:<http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Herrel, A., Meyers, J.J. y Vanhooydonck, B. 2001a. Correlations between habitat use and body shape in a phrynosomatid lizard (*Urosaurus ornatus*): a population-level analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 74 (3): 305-314.
- Herrel, A., Meyers, J.J., Nishikawa, K.C. y De Vree, F. 2001b. The evolution of feeding motor patterns in lizards: modulatory complexity and possible constraints. *American Zoologist* 41: 1311-1320.
- Herrel, A., Meyers, J.J. y Vanhooydonck, B. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:149-163.
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B. e Irschick, D.J. 2006. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 443–454.

- Herrel, A., Holanová, V. 2008a. Cranial morphology and bite force in *Chamaeleolis* lizards – Adaptations to molluscivory? Elsevier 111: 1-10.
- Herrel, A., Vanhooydonck, B., Porck, J. e Irschick, D.J. 2008b. Anatomical basis of differences in locomotor behavior in *Anolis* lizards: a comparison between two ectomorphs. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard 159(4): 213-238.
- Herrel, A., DaCosta Cottam, M., Godbeer, K., Sanger, T. y Losos, J.B. 2011. An ecomorphological analysis of native and introduced populations of the endemic lizard *Anolis maynardi* of the Cayman Islands. Breviora 522: 1-10.
- Hillis, D.M. 1996. Evolutionary biology at the University of Texas at Austin: featuring the laboratory of David M. Hillis. The newsletter of the Herpetologist League 3: 2-3.
- Huey, R.B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs. Science 184:1001-1003.
- Huey, R.B., Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. Quarterly Review of Biology 51:363-384.
- Huysentruyt, F., Adriaens, D., Verraes, W., Aerts, P., Teugels, G.G., Devaere, S. y Herrel, A. 2004. Diet composition relation to morphology in some african anguiliform clariid catfishes. Belgian Journal of Zoology 134 (1): 41-46.
- Inger, R.F. 1979. Abundance of amphibians and reptiles in tropical forest of southeast Asia. Department of Geography, University of Hull, Misc. Ser. 22: 93-110.
- Inger, R.F. 1980a. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of Southeast Asia and Central America. American Naturalist 115: 761-770.
- Inger, R.F. 1980b. Relative abundance of frogs and lizards in forests of Southeast Asia. Biotropica 12: 14 – 22.

- Inger, R.F., Colwell, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47: 229 – 253.
- Irschick, D.J., Vitt, L.J., Zani, P.A. y Losos, J.B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78 (7): 2191 – 2203.
- Irschick, D.J., Carlisle, E., Elstrott, J., Ramos, M., Buckley, C., Vanhooydonck, B., Meyers, J. y Herrel, A. 2005. A comparison of habitat use, morphology, clinging performance and escape behaviour among two divergent green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 223-234.
- Johnson, M.A., Kirby, R., Wang, S. y Losos, J.B. 2006. What drives variation in habitat use by *Anolis* lizards: habitat availability or selectivity? *Canadian Journal of Zoology* 84: 877-886.
- Johnson, M.A., Revell, L.J. y Losos, J.B. 2009. Behavioral convergence and adaptive radiation: effects of habitat use on territorial behavior in *Anolis* lizard. *Evolution* 64 (4):1151-1159.
- Kareiva, P. 1994. Higher order interactions as a foil to reductionist ecology. *Ecology* 75:1527-1528.
- Killeen, T.J., Douglas, M., Consiglio, T., Jorgensen, P.M. y Mejía, J. 2007. Dry spots and wet spots in the Andean hotspot. *Journal of Biogeography* 34: 1357-1373.
- Kolbe, J.J., Colbert, P.L. y Smith, B.E. 2008. Niche relationship and interactions in Antigua lizard communities. *Copeia* 2008:261-272.
- Kohlsdorf, T., Grizante, M.B., Navas, C.A. y Herrel, A. 2008. Head shape evolution in Tropicurinae lizards: does locomotion constrain diet? *Journal of Evolutionary Biology* 21:781-790.
- Lloyd, M.R., Inger, R.F. y King, F.W. 1968. On diversity of reptile and amphibians species in Bornean rain forest. *American Naturalist* 102:497-515.

- Lazell, J.D. 1969. The genus *Phenacosaurus* (Sauria: Iguanidae). *Breviora* 325: 1– 24.
- Losos, J.B., Sinervo, B. 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *The Journal of Experimental Biology* 145: 23 – 30.
- Losos, J.B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of west Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60 (3): 369-388.
- Losos, J.B. 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as Model System. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic* 25: 467- 493.
- Losos, J.B., Jackman, T.R., Larson, A., De Queiroz, K. y Rodríguez-Schettino, L. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279:2215-2118.
- Losos, J.B., Leal, M., Glor, R.E., De Queiroz, K., Hertz, E., Schettino Rodríguez, L., Chamizo Lara, A., Jackman, T.R. y Larson, A. 2003. Niche liability in the evolution of Caribbean lizard community. *Nature* 424: 542-545.
- Losos, J.B., Thorpe, R.S. 2004. Introduction. *Evolutionary Diversification of Caribbean Anolis Lizards. Adaptive Speciation 2004*: 322–344.
- Losos, J.B., Schneider, C.J. 2009. *Anolis* lizards. *Current Biology* 19 (8): 1- 3.
- Losos, J.B. 2009. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. University of California Press.
- Losos, J.B., Woolley, M.L., Mahler, D.L., Torres-Carvajal, O., Crandell, K.E., Schaad, E.W. y Herrel, A. 2012. Notes on the natural history of the little-known Ecuadorian horned anole, *Anolis proboscis*. *Breviora* 2012: 1-17.
- Macrini, T.E., Duncan, J.I. y Losos, J.B. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology* 37(1):52–58.
- Maddison, W.P., Maddison D.R. 2014. *Mesquite: a modular system for evolutionary*

- analysis. Versión 3.01 <http://mesquiteproject.org>
- Mahler, D.L., Revell, L.J., Glor, R.R. y Losos, J.B. 2010. Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution* 64 (9): 2731 – 2745.
- Menéndez-Guerrero, P.A. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Metzger, K.A., Herrel, A. 2005. Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 433-466.
- Midford, P.E., Garland Jr., T. y Maddison. W. P. 2005. PDAP Package of Mesquite. Version 1.07.
- Miyata, K. 2013. Studies on the Ecology and Population Biology of Little Known Ecuadorian Anoles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 161(2): 45–78.
- Nieder, J., Barthlott, W. (eds). 2001b. Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Results of the Bonn - Quito epiphyte project. Funded by the Volkswagen Foundation (Vol. 2 of 2), Bonn, Germany.
- Norton, S.F. 1995. A functional approach to ecomorphological patterns of feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44: 61 – 78.
- Ortega-Andrade, H.M., Bermingham, J., Aulestia, C. y Paucar, C. 2010. Herpetofauna of the Bilsa Biological Station, province of Esmeraldas, Ecuador. *Check List* 6:119–154.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 71: 2141 – 2145.

- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press. Princeton. N. J.
- Pinto, G. Mahler, D.L., Harmon, L.J. y Losos, J.B. 2008. Testing the island effect in adaptive radiations: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 275: 2749 – 2757.
- Pinto, J.A. 2014. Ecología de una comunidad de lagartijas del género *Anolis* en el Parque Nacional Yasuní. Tesis de Licenciatura. Pontifica Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of Anoles. Herpetological Monographs 18: 37–89.
- Poe, S., Velasco, J., Miyata, K. y Williams, E.E. 2009. Description of two nomen nudum species of *Anolis* lizard from northwestern South America. Breviora 516: 1-16.
- Ramón, G.M. 2010. Composición de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en dos microhábitats de un bosque pie – montano. Tesis de licenciatura. Pontifica Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Rand, A.S. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizards *Anolis lineatopus*. Ecology 45:863-864.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from URL <http://www.R-project.org>
- Ruibal, R. 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. Evolution 15:98-111.
- Ruibal, R., Philibosian, R. 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards. Copeia 1970:645-653.
- Schaad, E.W., Poe, S. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizard. Biological Journal of the Linnean Society 101: 852 – 859.

- Schettino Rodríguez, L., Losos, J.B., Hertz, P.E., de Queiroz, K., Chamizo, A R., Leal, M. y Rivalta González, V. 2010. The anoles of Soroa: Aspects of their ecological relationships. *Breviora* 520: 1-22.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122:240-285.
- Sierra, R. 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. *Revista EcoCiencia* 1999: 83.
- Tapia Caisaguano, Q. 2007. “Guion interpretativo para El Jardín Botánico Otongachi del Bosque Integral Otonga (Bio), ubicado en el Cantón Santo Domingo, Provincia de Pichincha”. Monografía previa a la obtención del título de guía profesional de turismo. UTE, Quito, Ecuador.
- The Mesquite Project Team. 2014. Documentation for Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. <https://mesquiteproject.wikispaces.com>
- Torres-Carvajal, O., Salazar- Valenzuela, D. 2014. Guía de Campo. ReptiliaWebEcuador. Versión 2014.0. Museo de Zoología QCAZ, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/reptiles/reptilesEcuador>, (acceso(2015-03-05)).
- Van Damme, R., Bauwens, D., Vanderstighelen, D., y Verheyen, R.F. 1990. Responses of the lizard *Lacerta vivipara* to predator chemical cues: the effects of temperature. *Animals Behavior* 40:298-305.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. y Van Damme, R. 2007. Interactions between habitat use, behavior, and the trophic niche of lacertid lizards. En: *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode*. Chapter 14: Habitat use, behavior, and trophic niche of lacertids. (S.M. Reilly, L.D. McBrayer, y D.B. Miles, eds) pp 427 – 449. Cambridge University Press, Cambridge, U.S.A.

- Van Damme, R., Vanhooydonck, B. 2001. Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology* 15: 186-202.
- Velasco, J.A., Herrel, A. 2007. Ecomorphology of *Anolis* lizards of the Choco region in Colombia and comparison with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 29 – 39.
- Verwaijen, D., Van Damme, R. y Herrel, A. 2002. Relationship between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology* 16: 842 – 850.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1996a. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1996b. Ecology of the South American lizard *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia*. 1996:56-68.
- Vitt, L.J., De la Torre, S. 1996. Guía para la investigación de las lagartijas de Cuyabeno. Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1998a. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14: 63- 86.
- Vitt, L.J., Zani, P.A. 1998b. Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. *Journal of Tropical Ecology* 14: 537-559.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S. y Espósito, M.C. 2001. Life on the leaf litter: The ecology of *Anolis nitens tandia* in the Brazilian Amazon. *Copeia* 2001:401-412.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A. y Espósito, M.C. 2002. Life in Shade: The Ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparison to ecologically similar Anoles. *Copeia* 2: 275- 286.

- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C., Sartorius, S.S., y Zani, P.A. 2003a. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology* 81(1): 142 – 156.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C., Sartorius, S.S., y Zani, P.A. 2003b. Sharing Amazonian Rain-Forest Trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology* 37(2): 276-285.
- Williams, E.E. 1966. South American anoles: *Anolis biporcatus* and *Anolis fraseri* (Sauria, Iguanidae) compares. *Breviora* 239: 1-14.
- Williams, E.E., Duellman, W.E. 1967. *Anolis chocorum*, a new punctatus-like anoles from Darén, Panamá (Sauria: Iguanidae). *Breviora* 256: 1- 12.
- Williams, E.E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizards congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology* 6: 47 – 89.
- Williams, E.E., Duellman, W.E. 1984. *Anolis fitchi*, a new species of the *Anolis aequatorialis* group from Ecuador and Colombia. *Vertebrate Ecology and Systematics, Special Publication* 257-266.
- Winemiller, K.O., Pianka, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27 – 55.
- Wollenberg, K.C., Veith, M. y Lötters, S. 2014. Expanding the understanding of local community assembly in adaptive radiations. *Ecology and Evolution* 4:174-185.
- Wolcott, G.N. 1923. The food of Porto Rican lizards. *Journal of the Department of Agriculture of Porto Rico* 7: 5-43.
- Wyckmans, M., Van Wassenbergh, S., Adriaens, D., Van Damme, R. y Herrel, A. 2007. Size-related changes in cranial morphology affect diet in the catfish *Clariallabes longicauda*. *Biological Journal of the Linnean Society* 92: 323–334.

- Yáñez-Muñoz, M.H. 2001. Aspectos ecológicos de *Dactyloa fitchi* Williams & Duellman (Sauria:Polychrotidae) en los bosques húmedos de La Sofía, Provincia de Sucumbíos. (Memorias de las XXV Jornadas Ecuatorianas de Biología, Universidad Estatal de Guayaquil, Guayaquil, Ecuador).
- Yáñez-Muñoz, M.H., Urgilés, M.A., Altamirano-Benavides, M. y Cáceres, S.R. 2010. Redescrición de *Anolis proboscis* Peters & Orcés (Reptilia: Polychrotidae), con el descubrimiento de las hembras de la especie y comentarios sobre su distribución y taxonomía. Avances 3: B7-B15.
- Yáñez-Muñoz, M.H., Sánchez, J.C., López, K., Rea, E., Meza-Ramos, P.A., Oyagata, L.A. y Gu, P. 2014. Ampliaciones del rango de distribución de algunas especies de anfibios y reptiles en el suroccidente de Ecuador. Avances de Ciencias e Ingenierías 6(1): B2-B5.

8. FIGURAS

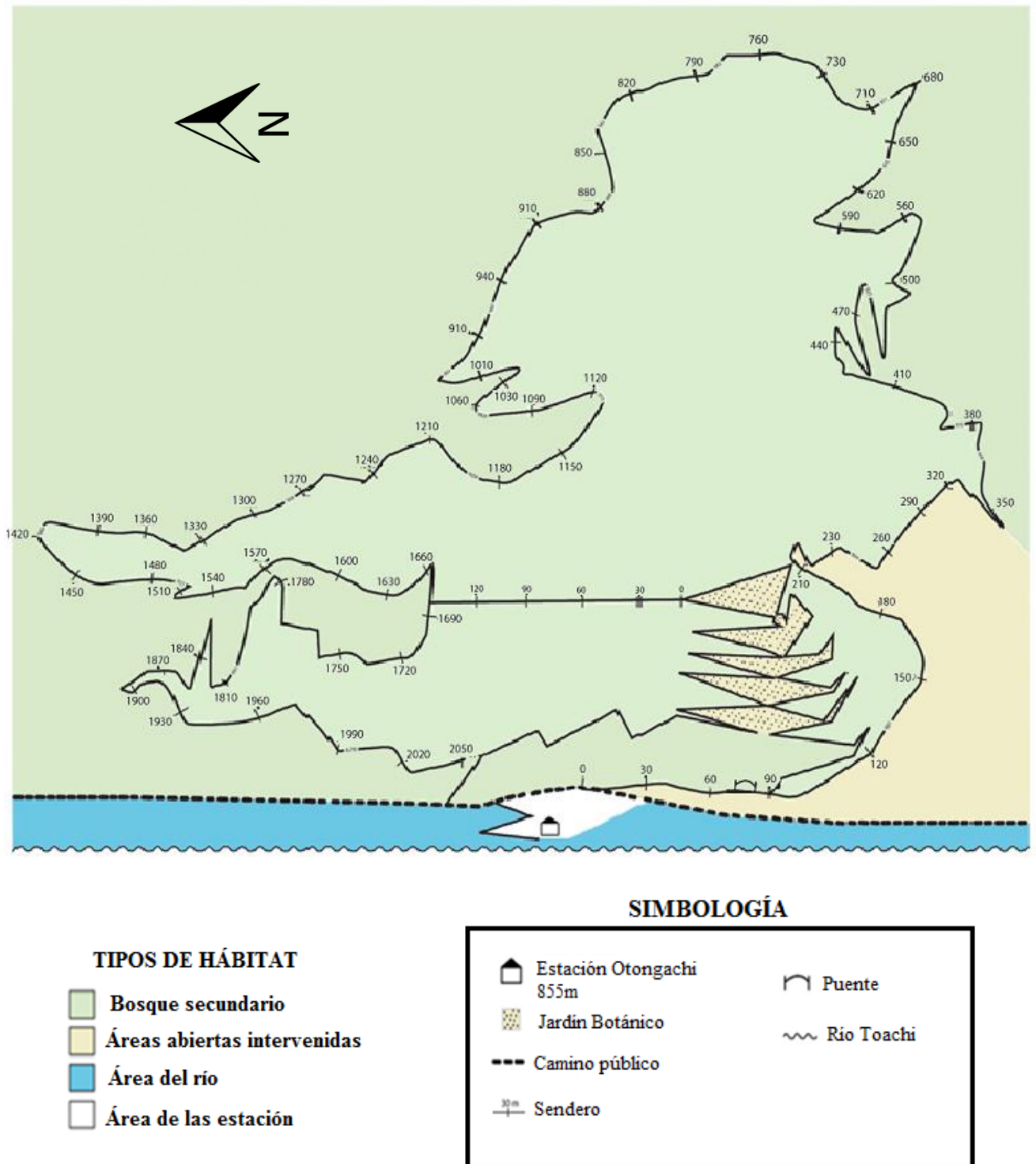


Figura 1. Mapa descriptivo y tipos de hábitats del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO).

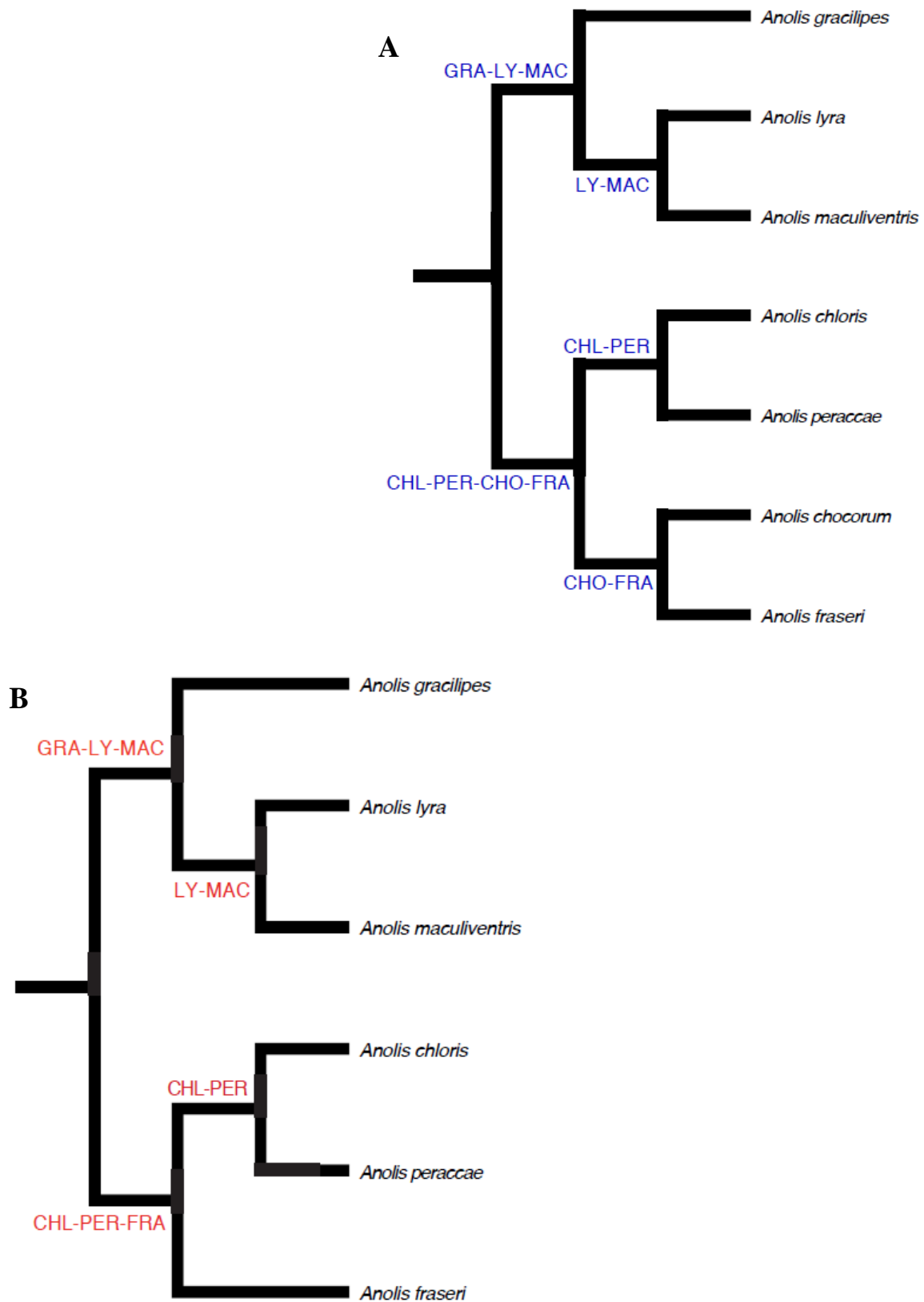


Figura 2. A) Árbol filogenético de siete especies de *Anolis* del CIAO (Poe *et al.*, 2009; Castañeda y de Queiroz, 2011). B) Árbol filogenético de seis especies de *Anolis* del CIAO (Poe *et al.*, 2009; Castañeda y de Queiroz, 2011)

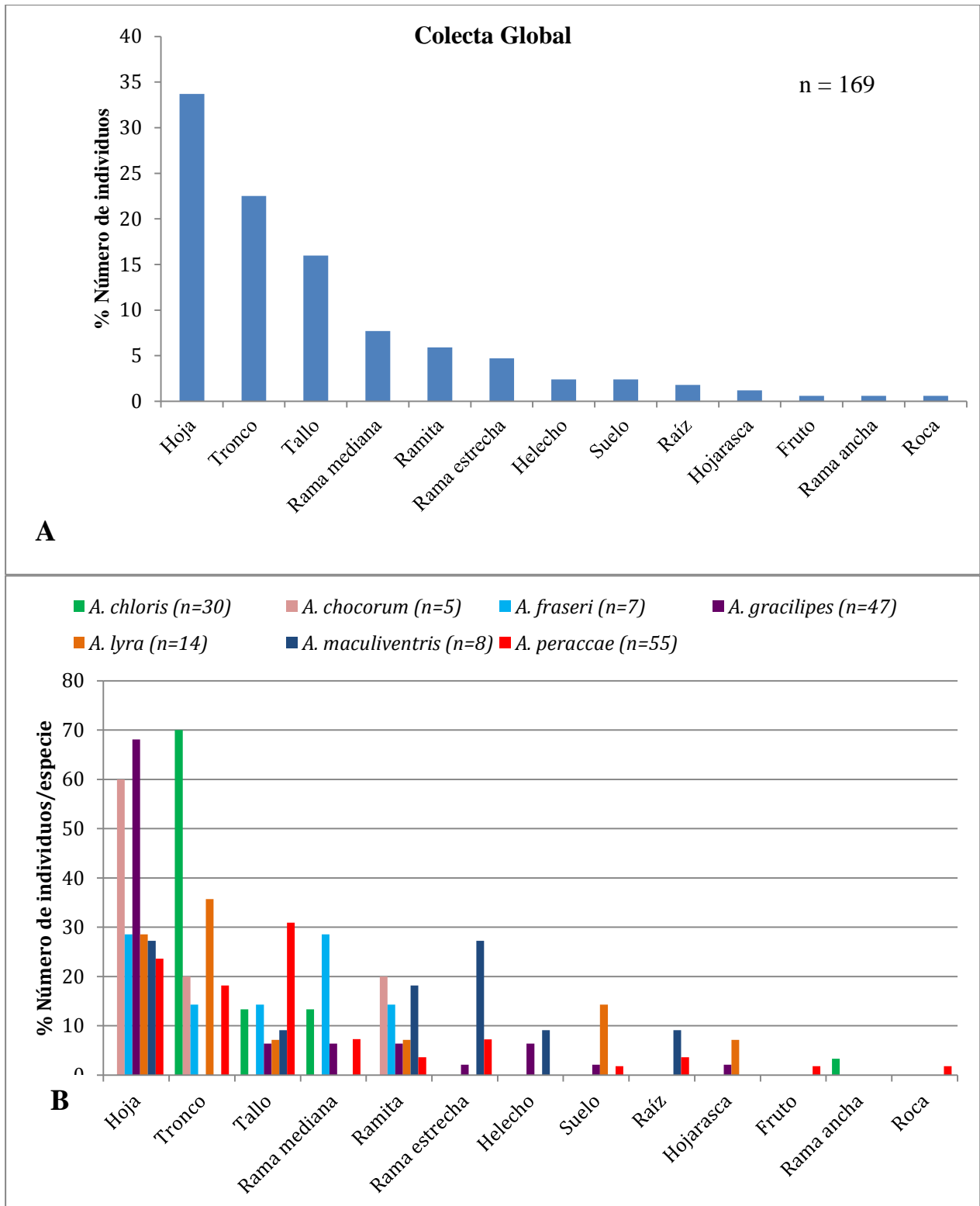


Figura 3. **A)** Frecuencia de ocurrencia global de los tipos de microhábitats de la comunidad de *Anolis* del CIAO. **B)** Frecuencia de ocurrencia de los microhábitats por especie. n= número de individuos colectados.

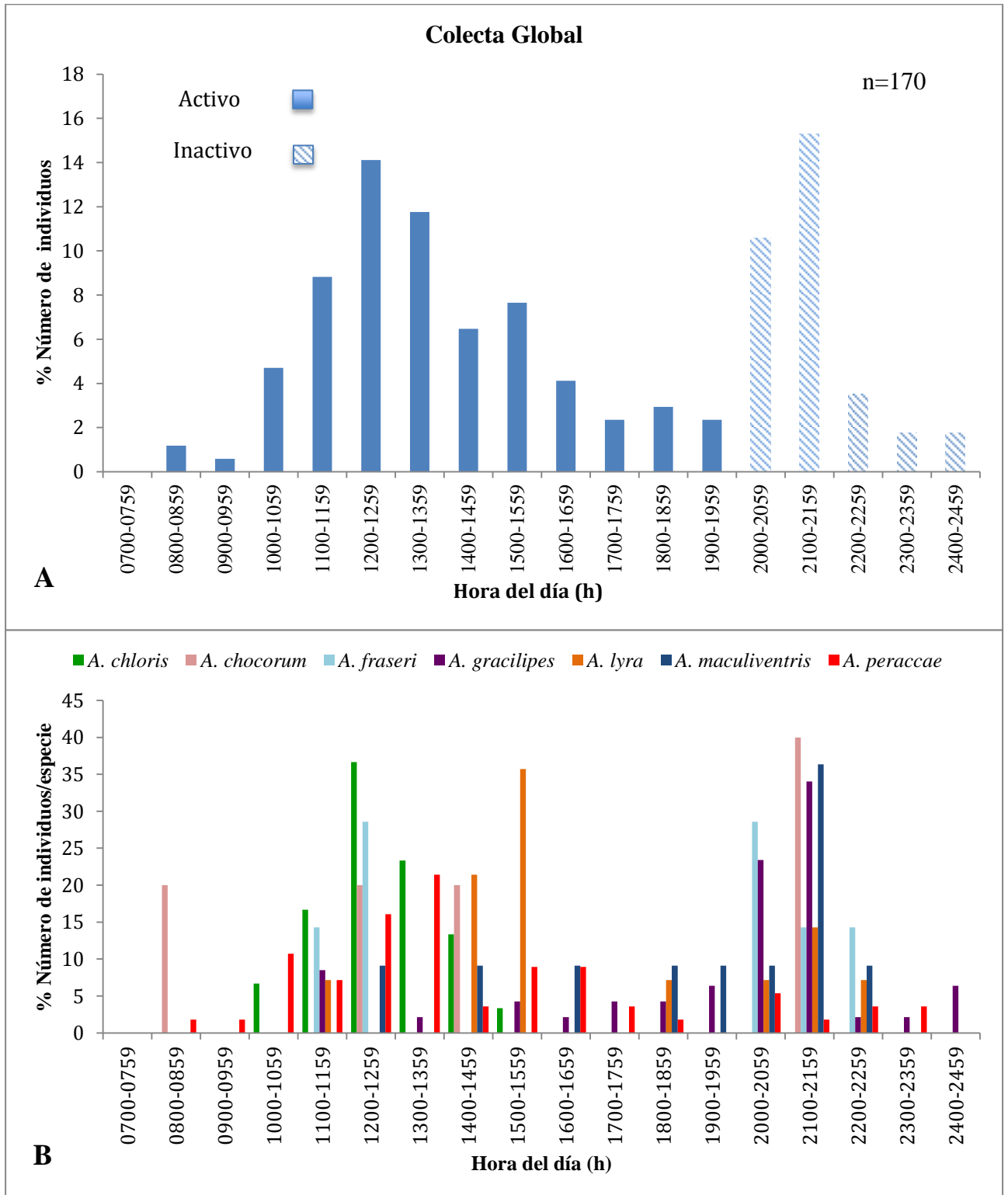


Figura 4. **A)** Hora del día en la que fueron observadas activas e inactivas las lagartijas de la comunidad de *Anolis* del CIAO. **B)** Hora de actividad por especie. n = número de individuos colectados.

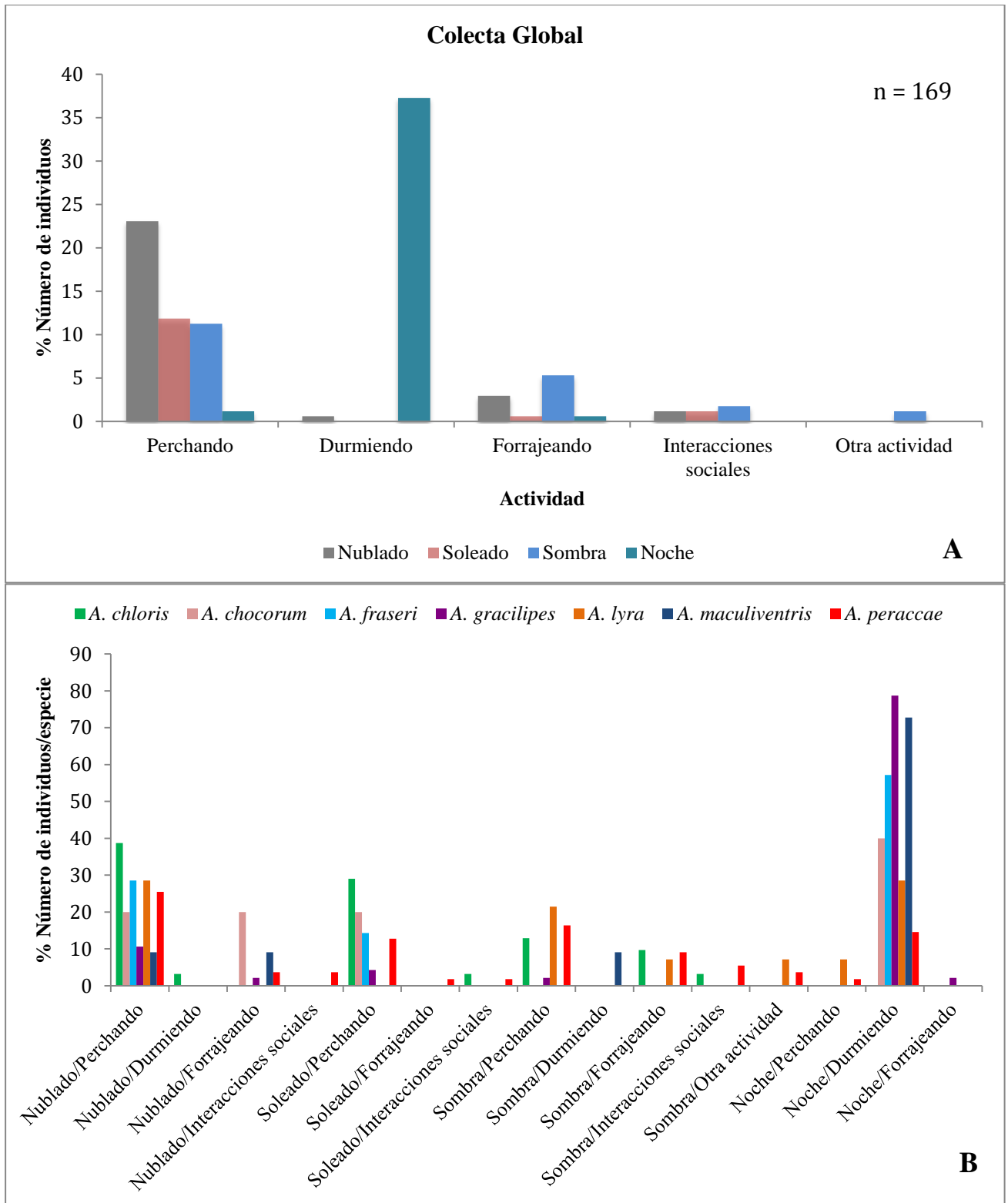


Figura 5. **A)** Actividad relacionada a la exposición al sol de las lagartijas de la comunidad de *Anolis* del CIAO. **B)** Actividad relacionada a la exposición al sol por especie. n=número de individuos.

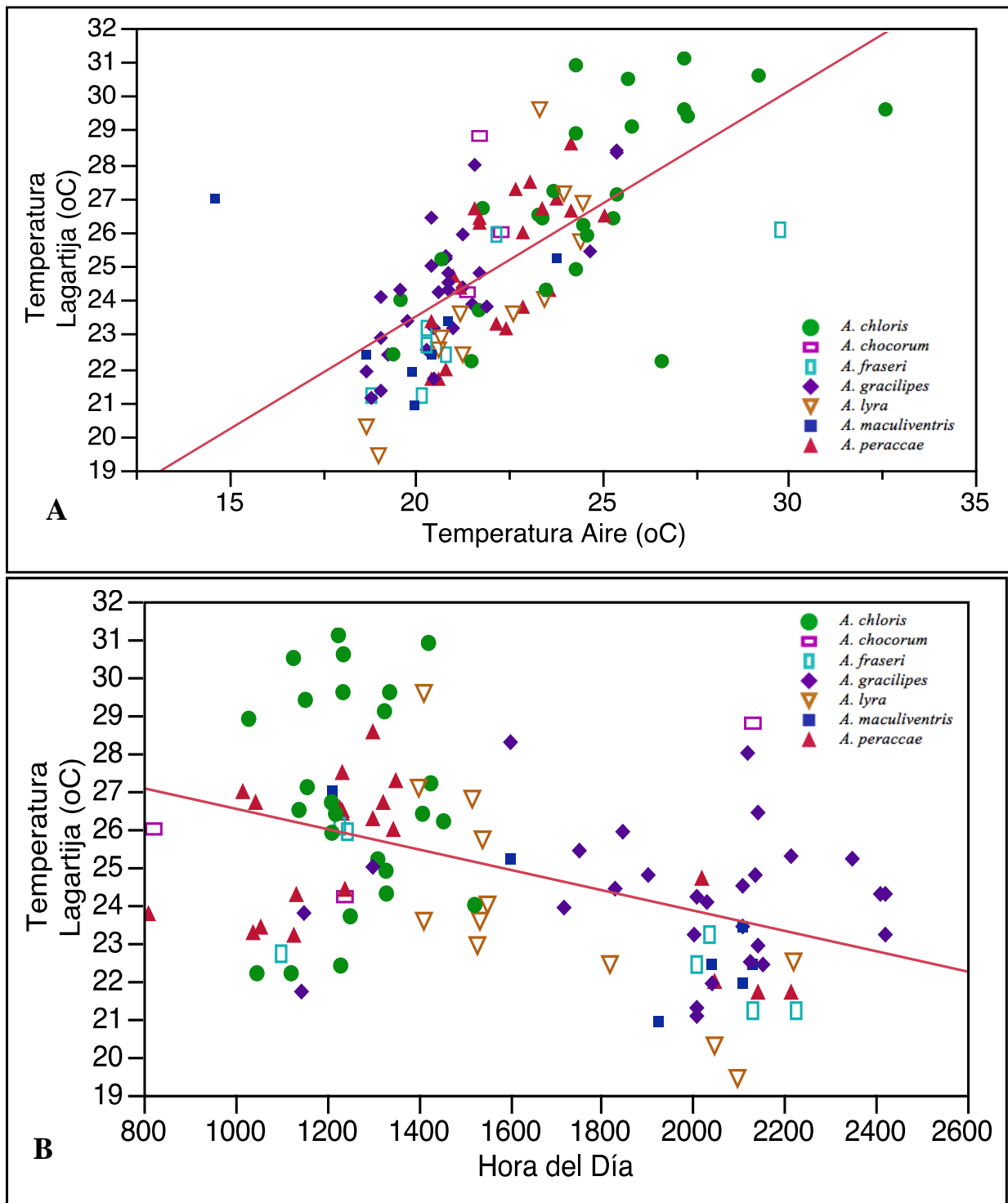


Figura 6. Relación de la media de la temperatura de la lagartija (°C) con dos variables: **A)**

La temperatura del aire (°C). Ecuación de la recta: $Y = 10.242 + 0.663 * T. Aire (°C)$. R^2

lineal = 0.468, $p < 0.0001^*$; y **B)** La hora del día (h). Ecuación de la recta: $Y = 29.222 -$

$0.003 * Hora\ del\ día$. R^2 lineal = 0.208, $p < 0.0001$.

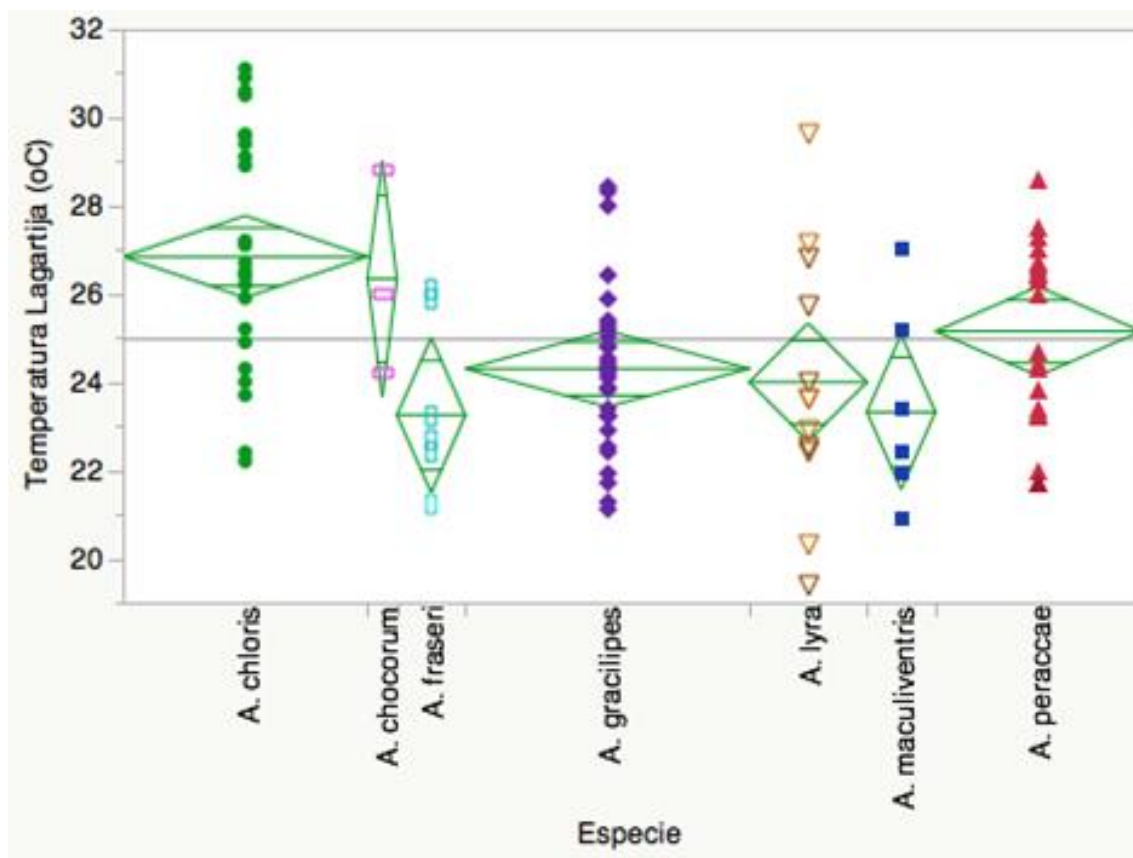


Figura 7. Resultados del ADEVA entre especies aplicado a la temperatura de la lagartija ($^{\circ}\text{C}$) de 104 individuos de las siete especies de *Anolis* del CIAO. R^2 lineal=0.23, $p=0.0002^*$. Rombos verdes = media de la temperatura por especie.

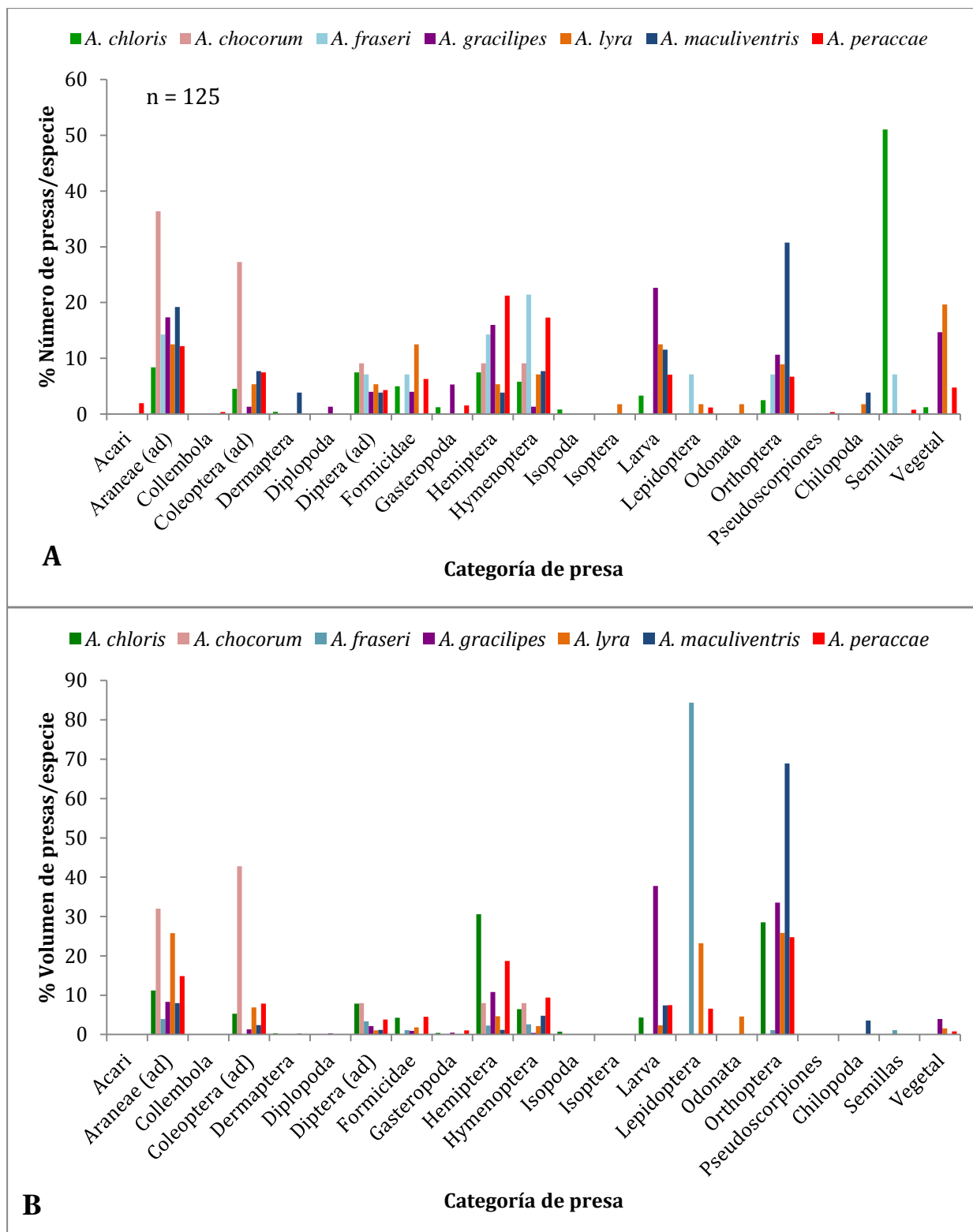


Figura 8. **A)** Porcentajes del número de presas por categorías relacionadas con los insectos y presas vegetales identificados en los contenidos estomacales por especie. **B)** Porcentajes del volumen de presas por categorías relacionadas con los insectos y presas vegetales identificados en los contenidos estomacales por especie.

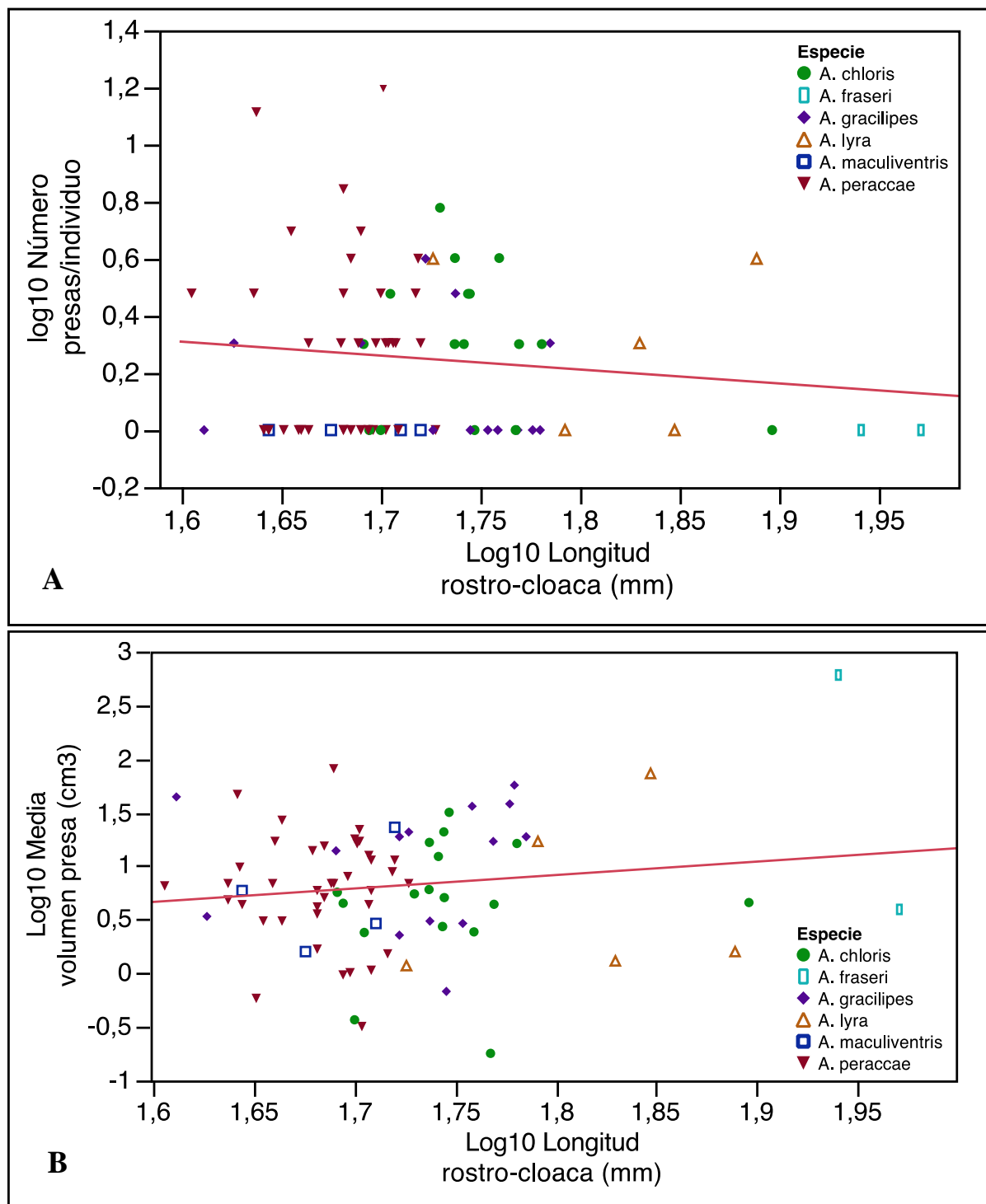


Figura 9. **A)** Relación entre la longitud rostro-cloacal vs. número de presas consumido por individuo. Ecuación de la recta: $Y=1.093 - 0.490 \cdot \text{Log}_{10} \text{ Longitud rostro-cloacal (mm)}$. R^2 lineal = 0.013, $p=0.3192$. **B)** Relación entre la longitud rostro-cloacal vs. media del volumen de presas consumido por individuo. Ecuación de la recta: $Y=1.338 + 1.252 \cdot \text{Log}_{10} \text{ Longitud rostro-cloaca (mm)}$. R^2 lineal = 0.0195, $p=0.2136$.

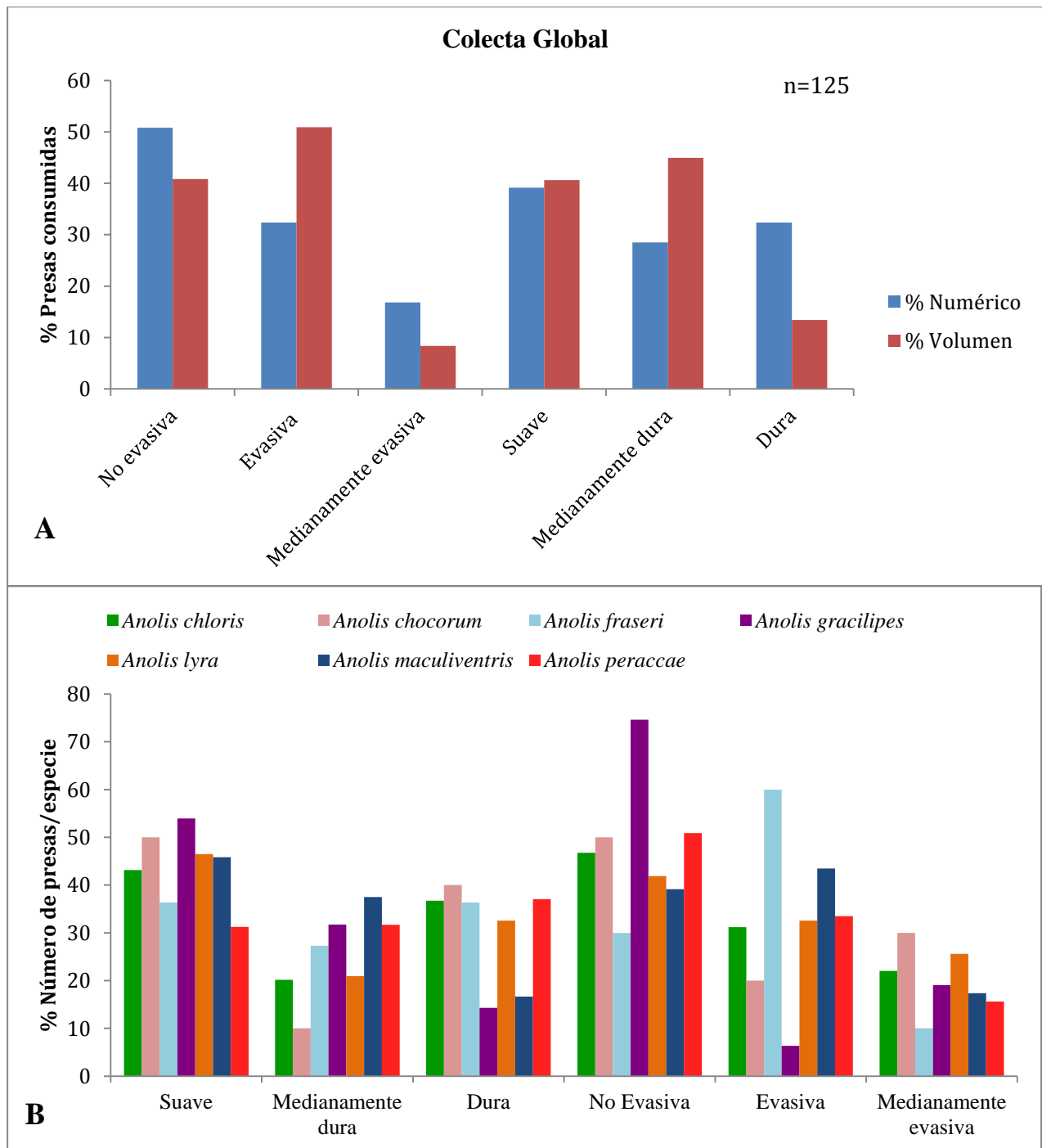


Figura 10. A) Categorías ecológico - funcionales del número y volumen de presas consumidas por la comunidad de *Anolis* del CIAO. B) Porcentaje del consumo (número) de las categorías de dureza y evasión de las presas por especie. C) Porcentaje del consumo (volumen) de las categorías de dureza y evasión de las presas por especie. n=número de individuos analizados.

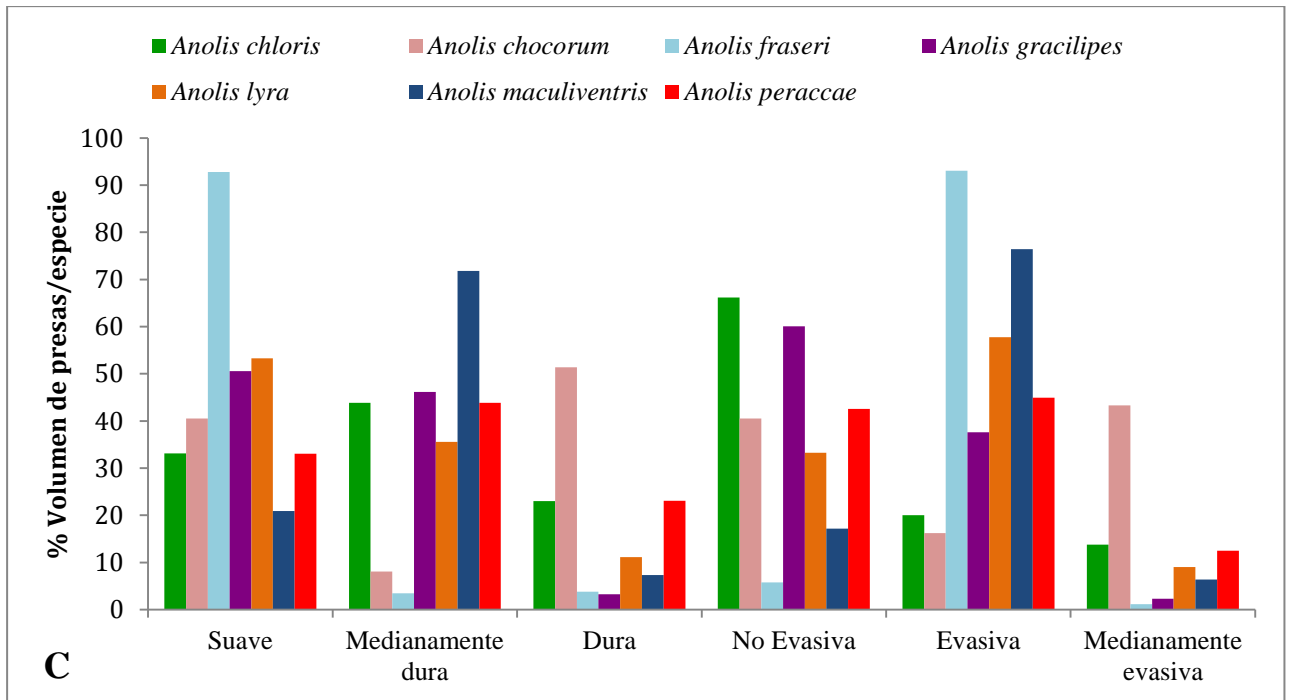


Figura 10. (continuación).

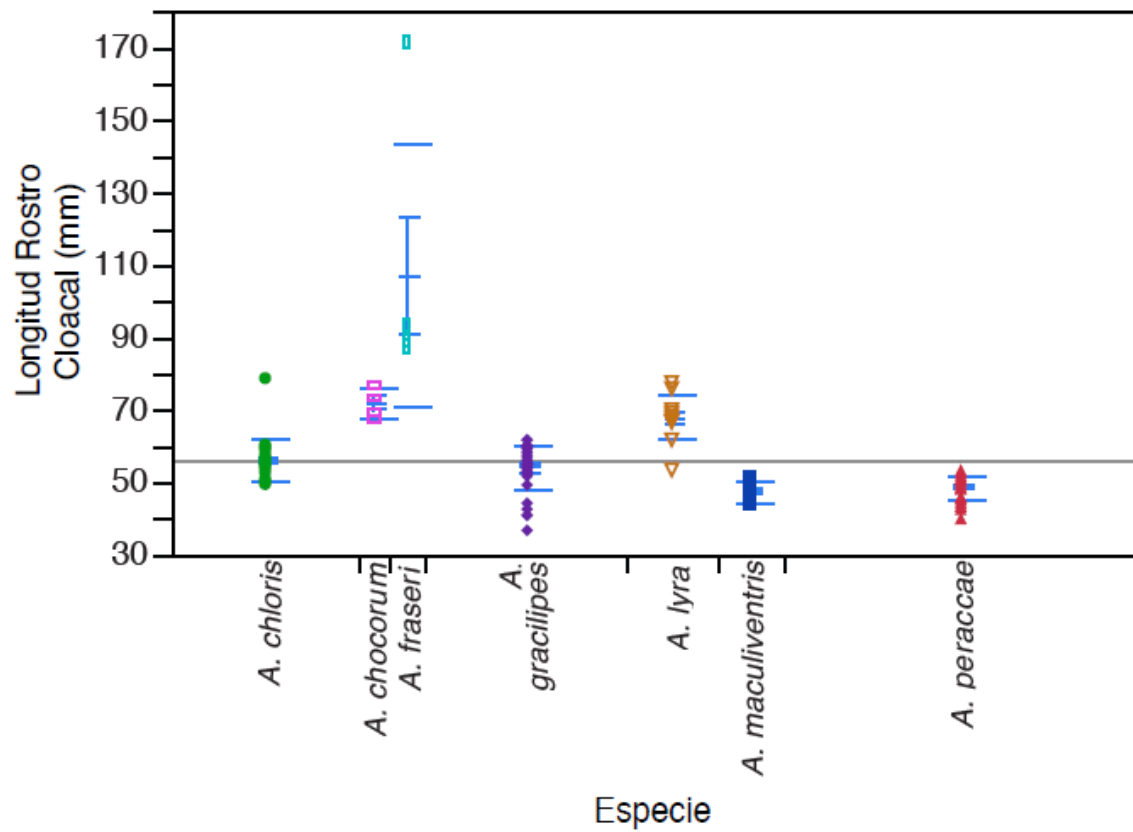


Figura 11. Análisis de variancia no paramétrico Kruskal-Wallis de la longitud rostro-cloacal (mm) por especie. Valor $q = <0.0001^*$. Línea horizontal = media de la comunidad.

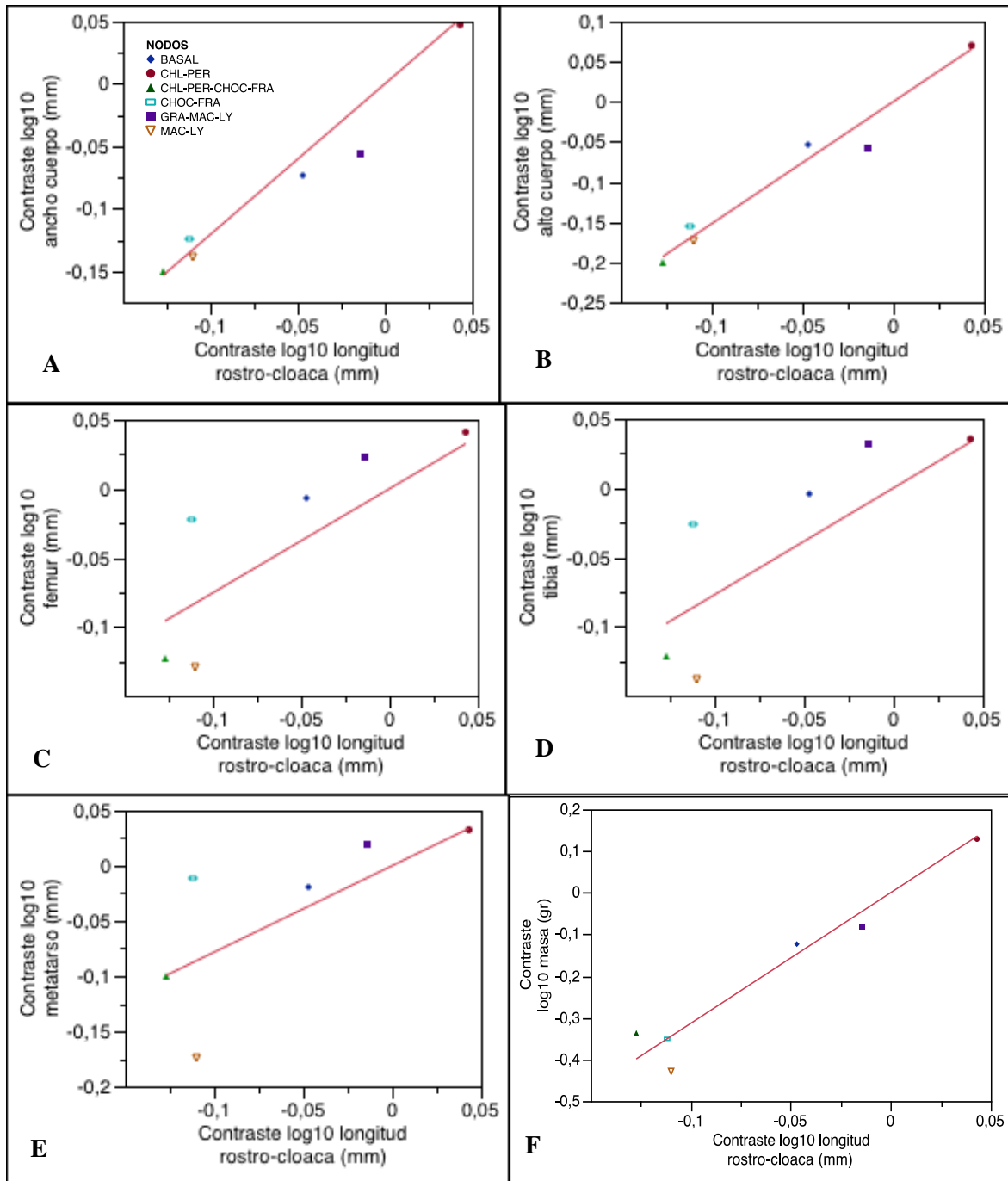


Figura 12. Regresiones lineales que fueron significativas de los CI estandarizados de las variables morfológicas vs. CI estandarizado de la longitud rostro-cloaca (LRC). **A)** Ancho del cuerpo. R^2 lineal=0.972, $p<0.0001^{**}$; **B)** Alto del cuerpo. R^2 lineal=0.981, $p<0.0001^{**}$; **C)** Femur. R^2 lineal=0.745, $p=0.0124^*$; **D)** Tibia. R^2 lineal=0.726, $p=0.0149^*$; **E)** Metatarso. R^2 lineal=0.649, $p=0.0287^*$; y **F)** Masa. R^2 lineal = 0.972, $p<0.0001^{**}$. Ecuación de la recta en todas las regresiones: $Y=0$.

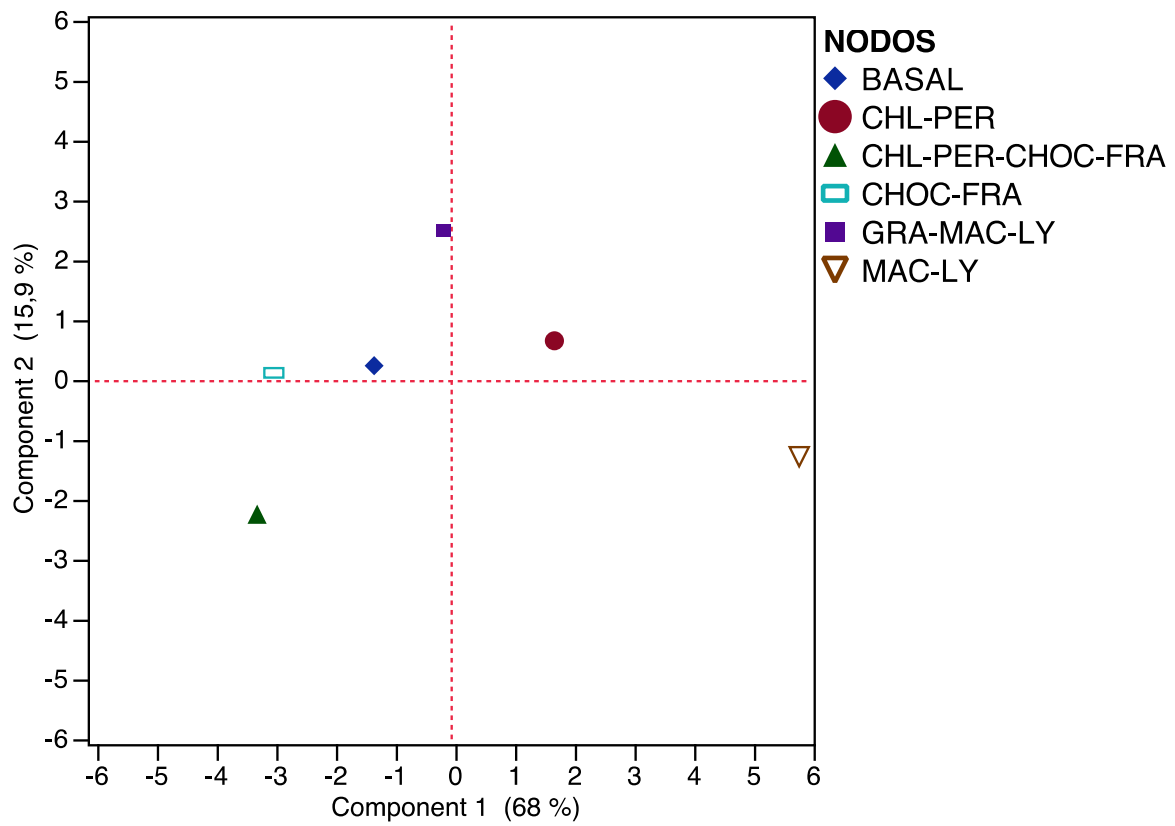


Figura 13. Análisis de componentes principales (ACP) utilizando los contrastes independientes estandarizados de las variables morfológicas de las siete especies de *Anolis* estudiadas. CP1 – masa, extremidades anteriores y cabeza; y CP2 – ancho cuerpo, tibia, fémur, LRC.

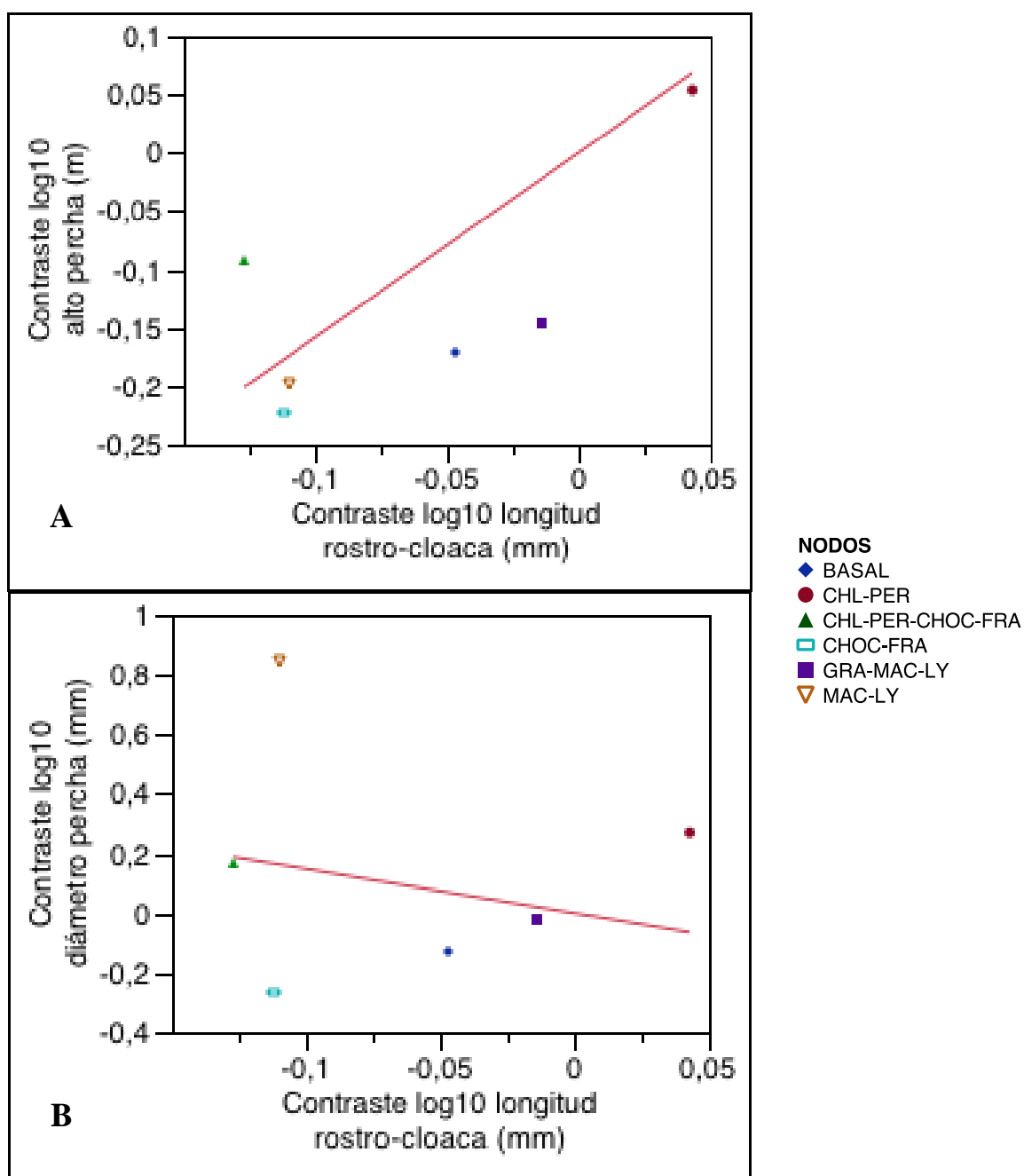


Figura 14. Regresiones lineales de los contrastes independientes (CI) de las variables ecológicas vs. contraste independiente la longitud rostro – cloacal (LRC). **A)** Alto percha. R^2 lineal =0.74, $p=0.0131^*$; **B)** Diámetro percha. R^2 lineal =0.11, $p=0.4679$. Ecuación de la recta para ambas regresiones: $Y=0$.

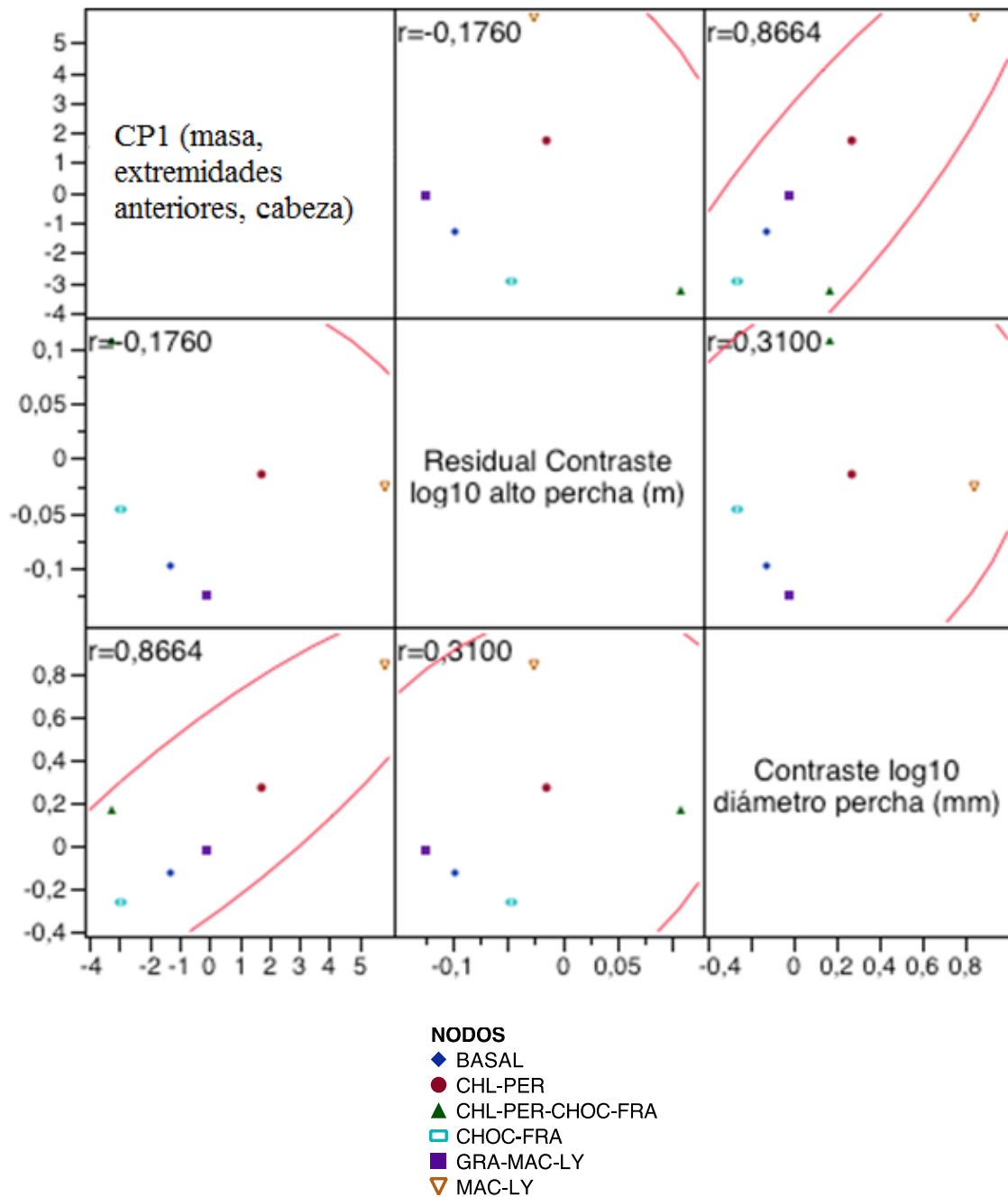


Figura 15. Relación entre el diámetro y alto de la percha con el componente principal uno (CP1) de la morfología. Correlación de Pearson: CP1 vs. Residual alto percha $r=-0.1760$; CP1 vs. diámetro percha $r=0.8664$.

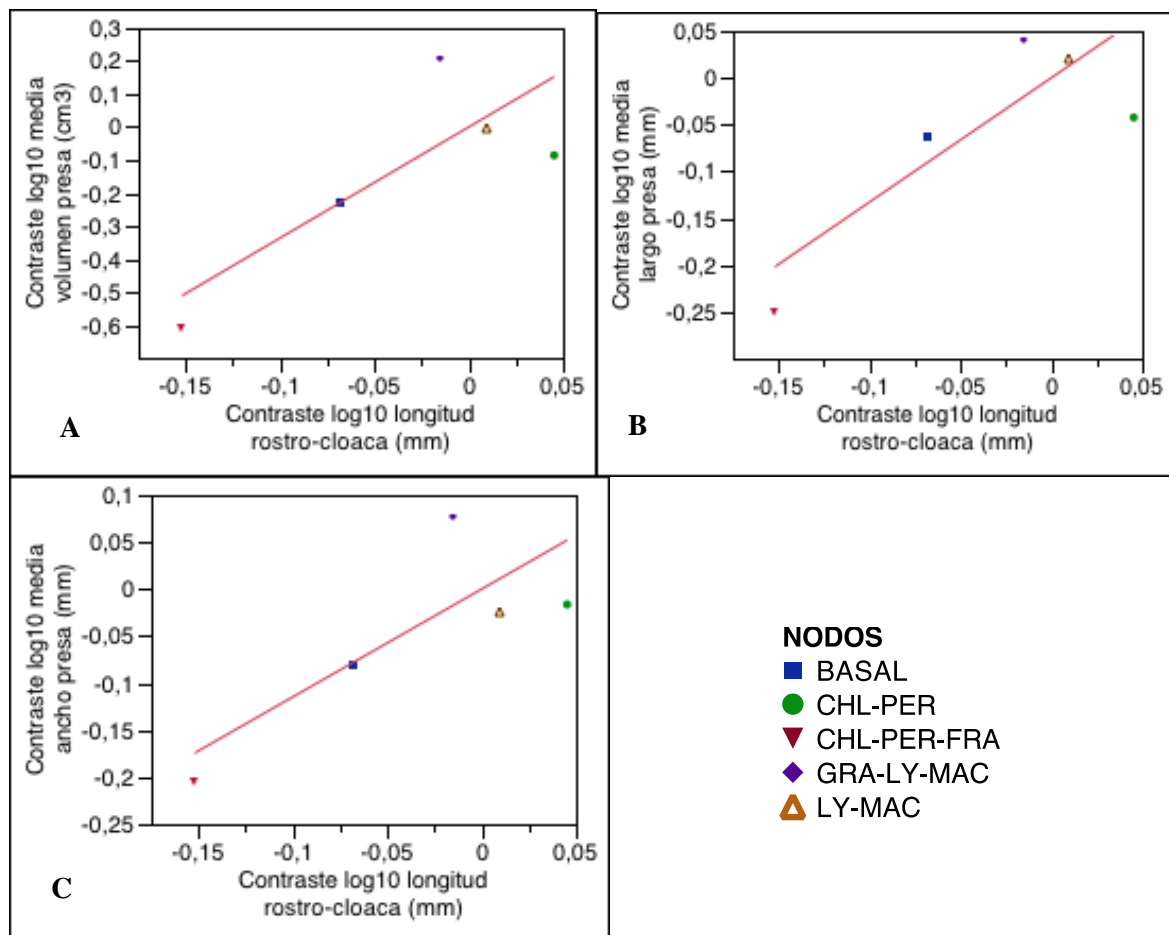


Figura 16. Regresiones lineales del CI de la longitud rostro-cloacal (LRC) vs. CI de las variables de la dieta: **A)** Media volumen dieta, R^2 lineal=0.715, $p=0.0339^*$; **B)** Largo presa, R^2 lineal=0.753, $p=0.0251^*$; **C)** Ancho presa, R^2 lineal=0.714, $p=0.0341^*$. Ecuación de recta de todas las regresiones: $Y=0$.

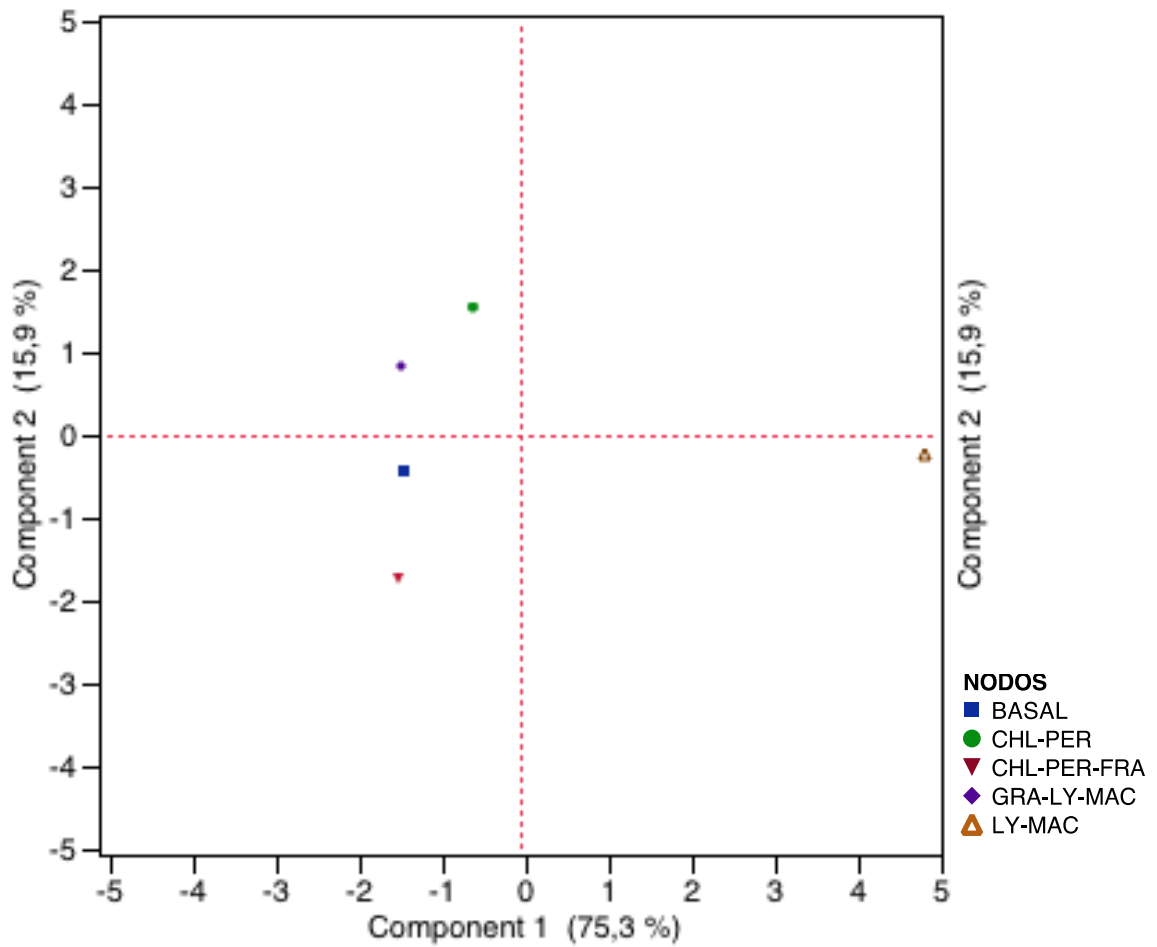


Figura 17. Análisis de componentes principales (ACP) con los contrastes independientes estandarizados de las variables morfológicas de la cabeza de seis especies de *Anolis* del CIAO. CP1 – masa, tamaño de la cabeza y mandíbula inferior. CP2 – coron-tip y longitud rostro-cloacal (LRC).

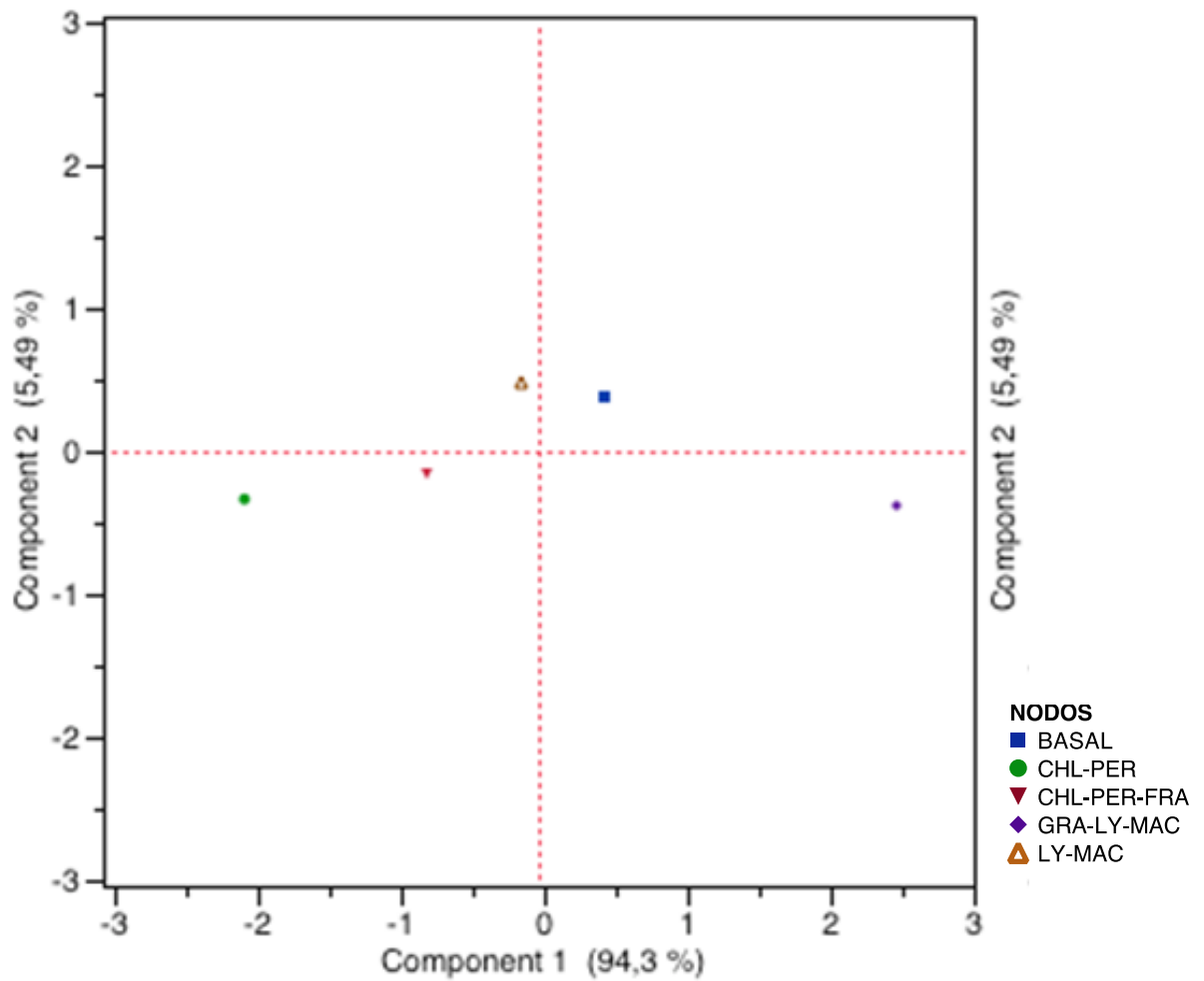


Figura 18. Análisis de componentes principales (ACP) con los contrastes independientes estandarizados de las variables de la dieta de seis especies de *Anolis* del CIAO. CP1 – volumen y tamaño de la presa.

9. TABLAS

Género	Especie	n
<i>Anolis</i>	<i>chloris</i>	30
<i>Anolis</i>	<i>chocorum</i>	5
<i>Anolis</i>	<i>fraseri</i>	7
<i>Anolis</i>	<i>gracilipes</i>	48
<i>Anolis</i>	<i>lyra</i>	14
<i>Anolis</i>	<i>maculiventris</i>	11
<i>Anolis</i>	<i>peraccae</i>	56
	TOTAL	171

Tabla 1. Número de individuos capturados de las especies de *Anolis* presentes en el CIAO.

Especie	Hábitat ocurrencia				
	Áreas abiertas intervenidas-jardín botánico	Áreas abiertas intervenidas-pastizal	Borde de la estación	Borde del río	Bosque secundario
<i>Anolis chloris</i>	x	x	x	x	x
<i>Anolis chocorum</i>	x		x		x
<i>Anolis fraseri</i>		x	x	x	
<i>Anolis gracilipes</i>		x	x	x	x
<i>Anolis lyra</i>		x	x	x	x
<i>Anolis maculiventris</i>		x	x		x
<i>Anolis peraccae</i>	x		x	x	x

Especie	Microhábitat ocurrencia												
	Hojarasca	Helecho	Hoja	Fruto	Raíz	Ramita	Rama estrecha	Rama mediana	Rama ancha	Tronco	Tallo	Roca	Suelo
<i>Anolis chloris</i>								x	x	x	x		
<i>Anolis chocorum</i>			x			x				x			
<i>Anolis fraseri</i>			x					x		x	x		
<i>Anolis gracilipes</i>	x	x	x				x	x			x		x
<i>Anolis lyra</i>	x		x			x				x	x		x
<i>Anolis maculiventris</i>		x	x		x	x	x				x		
<i>Anolis peraccae</i>			x	X	x	x	x	x		x	x	x	x

Tabla 2. Uso del hábitat (arriba) y microhábitat (abajo) de las especies de *Anolis* presentes en el CIAO. Los hábitats y microhábitats se describen en la metodología.

Especie	Alto de la percha desde el suelo (m)			Diámetro de la percha (mm)			Largo de la hoja (mm)			Amplitud de nicho	
	media \pm ES	Rango	<i>n</i>	media \pm ES	Rango	<i>n</i>	media \pm ES	Rango	<i>n</i>	B hábitat	B microhábitat
<i>Anolis chloris</i>	3.04 \pm 0.47	0.10 – 8.50	30	147.32 \pm 32.1	4 - 950	30	na	na	na	2.26	1.9
<i>Anolis chocorum</i>	1.92 \pm 1.15	0 – 5.72	5	42 \pm 38	4 - 80	2	42.43 \pm 24.5	60 - 120	3	2.67	2.27
<i>Anolis fraseri</i>	4.09 \pm 0.72	1.50 – 6.10	7	56.80 \pm 36.25	4 - 200	5	185 \pm 65	120 - 250	2	2.33	4.45
<i>Anolis gracilipes</i>	0.80 \pm 0.08	0.01 – 2.50	45	14.95 \pm 3,85	1.3 - 40	10	101.31 \pm 18.93	3 - 600	35	2.54	2.08
<i>Anolis lyra</i>	1.75 \pm 0.33	0.05 – 3	11	188.31 \pm 71.18	3.2 - 460	7	125 \pm 62.5	60 - 180	4	2.97	4.08
<i>Anolis maculiventris</i>	1.94 \pm 0.50	0 – 5.50	11	6.88 \pm 3.6	0 - 30	6	63.75 \pm 18.81	40 - 100	4	1.52	4.84
<i>Anolis peraccae</i>	2.10 \pm 0.20	0.20 - 6	53	59.36 \pm 8.99	4.8 - 250	39	307.78 \pm 70.34	19,1 - 700	13	2.63	5.03

Tabla 3. Descripción estadística de las perchas, media, error estándar (ES) y rango de las medidas de las perchas, más la amplitud del nicho numérico del hábitat (B hábitat) y microhábitat (B microhábitat) de las especies de *Anolis* del CIAO. na= no aplica a las especies que no se encontraron posadas sobre hojas.

Especie	Temperatura cloacal (°C)	Temperatura Ambiental (°C)
<i>Anolis chloris</i>	22.2 – 31.1	19.4 – 32.6
<i>Anolis chocorum</i>	24.2 – 28.8	20.4 – 22.3
<i>Anolis fraseri</i>	21.1 – 26.1	18.8 – 29.8
<i>Anolis gracilipes</i>	21.1 – 28.4	18.7 – 25.4
<i>Anolis lyra</i>	19.4 – 29.6	18.7 – 24.5
<i>Anolis maculiventris</i>	20.9 - 27	14.6 – 23.8
<i>Anolis peraccae</i>	21.7 – 28.6	19.8 – 25.1

Tabla 4. Rango de temperatura cloacal (°C) y ambiental (°C) de cada especie de *Anolis* del CIAO.

Especie	Nivel	Media	Valor P
<i>A. chloris</i>	A	26.840	
<i>A. chocorum</i>	A B	26.333	>0.05
<i>A. peraccae</i>	A B	25.148	>0.05
<i>A. gracilipes</i>	B	24.297	0.0024*
<i>A. lyra</i>	B	23.993	0.0135*
<i>A. maculiventris</i>	B	23.314	0.0112*
<i>A. fraseri</i>	B	23.243	0.0089*

(*) grado de significación <0.05 significativo

Tabla 5. Resultados del análisis Post-Hoc Tukey del ADEVA de la temperatura corporal de las siete especies de *Anolis* del CIAO.

Tabla 6. Resumen de las categorías de presa identificadas en la dieta de las siete especies de *Anolis* estudiadas y clasificación ecológico funcional de cada categoría de presa. Categoría E-F: característica ecológico funcionales de cada tipo de presa.

Tipo de presa	Frecuencia	% Frecuencia	No. Presas	% No. Presas	Volumen	% Volumen	Categoría E-F
Material vegetal	14	11.2	37	5.47	118.45	1.26	
Semillas	4	3.2	126	18.61	12.12	0.13	
<i>Invertebrata</i>							
Acari	2	1.60	5	0.74	0.291	0.003	Suave-sedentaria
Araneae (ad)	60	48	82	12.11	1267.74	13.44	Suave-sedentaria
Collembola	1	0.80	1	0.15	0.960	0.01	Suave-sedentaria
Coleoptera (ad)	33	26.40	39	5.76	491.01	5.21	Dura-intermedia
Dermaptera	2	1.60	2	0.30	7.017	0.07	Suave-intermedia
Diplopoda	1	0.80	1	0.15	5.69	0.06	Suave-sedentaria
Diptera (ad)	25	20	38	5.61	349.46	3.70	Suave-evasiva
Formicidae	24	19.20	39	5.76	251.08	2.66	Dura-intermedia
Gasteropoda	6	4.80	11	1.63	42.740	0.45	Dura-sedentaria
Hemiptera	60	48	91	13.44	1384.51	14.68	Intermedia-sedentaria
Hymenoptera	34	27.20	69	10.19	460.9	4.89	Dura-evasiva
Isopoda	2	1.64	1.60	0.30	15.25	0.16	Intermedia-sedentaria

Tipo de presa	Frecuencia	% Frecuencia	No. Presas	% No. Presas	Volumen	% Volumen	Categoría E-F
Isoptera	1	0.80	1	0.15	0.153	0.001	Suave-sedentaria
Larva	40	32	53	7.83	1070.53	11.35	Suave-sedentaria
Lepidoptera	5	4	5	0.74	1136.37	12.05	Suave-evasiva
Odonata	1	0.80	1	0.15	72.63	0.77	Intermedia-evasiva
Orthoptera	38	30.40	45	6.65	2702.44	28.65	Intermedia-evasiva
Pseudoscorpiones	1	0.80	1	0.15	0.44	0.005	Suave-sedentaria
Chilopoda	2	1.64	2	0.30	25.89	0.27	Suave-intermedia
Pelos	1	0.80	16	2.36	0	0	
Muda	7	5.60	7	1.03	16.36	0.17	
Nematoda	1	0.80	1	0.15	1.24	0.01	
Material no identificable	1	0.82	2	0.30	0	0	
Sum		--	677	100	9433.28	100	
Total No. Individuos			125				

Tabla 6. (continuación).

Especie	No. Individuos	No. Tipos presas	No. Presas	Media del largo presas (mm)	Media Ancho presa (mm)	Media Volumen presa (mm ³)	B nos.	B vols.
<i>Anolis chloris</i>	24	11	113	4.45 ± 0.28 (0.97 - 18.55)	2.24 ± 0.09 (0.51 - 7.5)	18.05 ± 4.61 (0.18 - 368.16)	7.87	4.89
<i>Anolis chocorum</i>	4	5	10	3.38 ± 0.54 (2.5 - 7.5)	2.36 ± 0.14 (1.06 - 2.5)	10.1 ± 1.96 (2.11 - 24.54)	3.53	3.2
<i>Anolis fraseri</i>	4	7	11	6.61 ± 2.67 (2.5 - 32.58)	2.57 ± 0.38 (0.92 - 5.98)	64.98 ± 54.55 (2.64 - 610.03)	5.76	1.36
<i>Anolis gracilipes</i>	22	10	63	6.49 ± 0.53 (1.49 - 16.3)	2.37 ± 0.14 (0.76 - 7.5)	28.88 ± 8.09 (0.67 - 368.16)	5.65	3.36
<i>Anolis lyra</i>	11	12	43	4.77 ± 0.6 (1.38-20.84)	2.31 ± 0.26 (0.4 - 7.5)	36.34 ± 14.27 (0.15 - 368.16)	8.44	4.91
<i>Anolis maculiventris</i>	8	9	24	4.04 ± 0,6 (2.5 - 12.5)	2.53 ± 0,24 (0.84 - 7.5)	28 ± 14.89 (1.63 - 368.16)	5.24	1.94
<i>Anolis peraccaae</i>	45	13	224	4.23 ± 0,17 (0.65 - 16.8)	1.88 ± 0.06 (0.37 - 7.5)	10.6 ± 1.73 (0.06 - 368.16)	6.95	6.69

Tabla 7. Descripción estadística de las presas consumidas, media y error estándar (ES) de las medidas de los ítems alimenticios (mínimo – máximo), y amplitud de nicho numérico (B nos.) y volumétrico (B vols.) de las especies de *Anolis* del CIAO.

Especie	No. Individuos	Categorías presas fragmentadas			Número Total Presas
		0 - 5	5 - 10	10 - 15	
<i>Anolis chloris</i>	24	53	18	2	73
<i>Anolis chocorum</i>	4	7	1	0	8
<i>Anolis fraseri</i>	4	6	2	0	8
<i>Anolis gracilipes</i>	17	18	18	2	38
<i>Anolis lyra</i>	10	19	4	2	25
<i>Anolis maculiventris</i>	8	12	7	1	20
<i>Anolis peraccae</i>	33	82	24	1	107
TOTAL	100	197	74	8	279

Tabla 8. Resumen del número de presas fragmentadas encontradas en la dieta de cada especie de *Anolis* de la comunidad del CIAO.

Variables dieta	R²	Valor p
Log10 media volumen presa (cm ³)	0.097	0.1675
Log10 media largo presa (mm)	0.095	0.1781
Log10 media ancho presa (mm)	0.101	0.1485

Tabla 9. Análisis de variancia (ADEVA`s) de las variables de la dieta utilizando a las especies como factor. Se indica en la tabla el R cuadrado y el valor p de los ADEVA`s.

Espece	Espece	Log10 media volumen presa (cm ³)	Log10 volumen máximo presa/individuo (cm ³)	Log10 largo máximo presa/individuo (mm)	Log10 media largo presa (mm)	Log10 media ancho presa (mm)
<i>A. fraseri</i>	<i>A. chloris</i>	0.1841	0.3166	0.4668	0.2424	0.1952
<i>A. fraseri</i>	<i>A. lyra</i>	0.3263	0.4781	0.8760	0.7344	0.2244
<i>A. fraseri</i>	<i>A. maculiventris</i>	0.3754	0.3857	0.7200	0.6888	0.3634
<i>A. fraseri</i>	<i>A. peraccae</i>	0.2754	0.4418	0.6879	0.3712	0.2327
<i>A. fraseri</i>	<i>A. gracilipes</i>	0.6648	0.7931	0.9108	0.8051	0.6412
<i>A. gracilipes</i>	<i>A. chloris</i>	0.5080	0.6079	0.5917	0.3798	0.5977
<i>A. gracilipes</i>	<i>A. lyra</i>	0.8759	0.9122	0.9996	0.9987	0.7299
<i>A. gracilipes</i>	<i>A. maculiventris</i>	0.9193	0.8083	0.9667	0.9936	0.9247
<i>A. gracilipes</i>	<i>A. peraccae</i>	0.7544	0.8416	0.9352	0.6546	0.6787
<i>A. peraccae</i>	<i>A. chloris</i>	0.9796	0.9812	0.9168	0.9671	0.9985
<i>A. peraccae</i>	<i>A. lyra</i>	0.9995	0.9994	0.9998	0.9934	0.9933
<i>A. peraccae</i>	<i>A. maculiventris</i>	0.9998	0.9866	0.9996	0.9996	1.000
<i>A. maculiventris</i>	<i>A. chloris</i>	1.000	0.9999	0.9999	0.9810	1.000
<i>A. lyra</i>	<i>A. chloris</i>	1.000	1.000	0.9605	0.9241	0.9997
<i>A. maculiventris</i>	<i>A. lyra</i>	1.000	0.9998	0.9979	1.000	0.9998

Tabla 10. Datos de la prueba post-hoc de Tukey para los pares de especies con las variables de la dieta. Los valores presentados corresponden al valor de p.

Especie	Media número presas/individuo	Media volumen presas/individuo (mm³)	Media volumen total de presas (mm³)	Tamaño relativo (X volumen presa/X LRC)
<i>Anolis chloris</i>	2.41 (0.58)	8.31 (12.56)	18.36 (12.94)	0.15
<i>Anolis fraseri</i>	1 (1.69)	306.98 (36.61)	306.98 (37.73)	3.40
<i>Anolis gracilipes</i>	1.79 (0.64)	19.67 (13.84)	26.89 (14.26)	0.31
<i>Anolis lyra</i>	2.4 (1.07)	18.76 (23.15)	20.34 (23.87)	0.28
<i>Anolis maculiventris</i>	1 (1.19)	8.47 (25.89)	8.47 (26.68)	0.17
<i>Anolis peraccae</i>	2.69 (0.38)	10.94 (8.29)	18.15 (8.55)	0.23

Tabla 11. Media del número, volumen y tamaño relativo de las presas consumidas por las diferentes especies de lagartijas analizadas. Los valores en paréntesis son el error estándar (ES). El tamaño relativo de la presas se obtuvo al dividir la media del volumen de presa con la media de la longitud rostro-cloaca (LRC).

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Anolis chloris</i> (1)		0.296	0.399	0.022	0.735	0.037	0.538
<i>Anolis chocorum</i> (2)	0.378		0.667	0.916	0.783	0.663	0.628
<i>Anolis fraseri</i> (3)	0.051	0.041		0.708	0.639	0.443	0.788
<i>Anolis gracilipes</i> (4)	0.665	0.148	0.024		0.607	0.681	0.614
<i>Anolis lyra</i> (5)	0.623	0.486	0.564	0.053		0.433	0.725
<i>Anolis maculiventris</i> (6)	0.687	0.107	0.022	0.729	0.657		0.605
<i>Anolis peraccaae</i> (7)	0.940	0.505	0.225	0.729	0.806	0.733	

Tabla 12. Solapamiento del microhábitat (arriba en gris) y dieta (abajo sin resaltado) de las lagartijas de la comunidad de *Anolis* en base a los valores observados de uso proporcional (p_i) de cada categoría. Los datos de solapamiento de presa están basados en los datos volumétricos de cada categoría de presa.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Anolis chloris</i> (1)		0.193	0.238	0.189	0.265	0.258	0.276
<i>Anolis chocorum</i> (2)	0.352		0.250	0.195	0.263	0.334	0.273
<i>Anolis fraseri</i> (3)	0.233	0.152		0.296	0.385	0.428	0.406
<i>Anolis gracilipes</i> (4)	0.338	0.217	0.227		0.249	0.315	0.265
<i>Anolis lyra</i> (5)	0.397	0.289	0.196	0.329		0.4399	0.414
<i>Anolis maculiventris</i> (6)	0.241	0.190	0.168	0.200	0.256		0.441
<i>Anolis peraccaae</i> (7)	0.480	0.358	0.271	0.393	0.462	0.312	

Tabla 13. Solapamiento del microhábitat (arriba en gris) y dieta (abajo sin resaltado) de las lagartijas de la comunidad de *Anolis* en base a los valores simulados con el algoritmo RA3 de uso proporcional (p_i) de cada categoría. Los datos de solapamiento de presa están basados en los datos volumétricos de cada categoría de presa.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Anolis chloris</i> (1)		0.200	0.562	0.122	0.239	0.157	0.326
<i>Anolis chocorum</i> (2)	0.358		0.465	0.168	0.476	0.349	0.409
<i>Anolis fraseri</i> (3)	0.258	0.272		0.226	0.460	0.357	0.545
<i>Anolis gracilipes</i> (4)	0.425	0.378	0.229		0.298	0.339	0.278
<i>Anolis lyra</i> (5)	0.361	0.364	0.255	0.370		0.366	0.441
<i>Anolis maculiventris</i> (6)	0.285	0.228	0.171	0.207	0.232		0.477
<i>Anolis peraccaae</i> (7)	0.497	0.434	0.328	0.453	0.505	0.267	

Tabla 14. Solapamiento del microhábitat (arriba en gris) y dieta (abajo sin resaltado) de las lagartijas de la comunidad de *Anolis* en base a los valores simulados con el algoritmo RA4 de uso proporcional (p_i) de cada categoría. Los datos de solapamiento de presa están basados en los datos volumétricos de cada categoría de presa.

		Solapamiento observado	Solapamiento RA3	Solapamiento RA4
		0.460	0.296	0.327
DIETA	Valor p*	-	0.01*	0.03*
	TE	-	3.30	2.23
		0.568	0.312	0.356
MICROHÁBITAT	Valor p*	-	0.01*	0.01*
	TE	-	6.07	4.06

(*) grado de significación <0.05 significativo.

(TE) Tamaño del efecto: valores no significativos entran en el rango -2.0 a +2.0.

Tabla 15. Análisis estadístico de los valores de solapamiento total obtenidos con los datos observados y los datos simulados con los algoritmos RA3 y RA4.

Variable	CP1	CP2	CP3
Residual Contraste log10 masa (gr)	-0,25308*	-0,17713	-0,00717
Residual Contraste log10 ancho cuerpo (mm)	-0,05669	-0,21258	0,42000*
Residual Contraste log10 alto cuerpo (mm)	-0,05913	-0,43936*	0,67264*
Residual Contraste log10 fémur (mm)	-0,16727	0,40790*	0,33297
Residual Contraste log10 tibia (mm)	-0,18424	0,41851*	0,23430
Residual Contraste log10 metatarso (mm)	-0,24500*	0,27521	0,20028
Contraste log10 longitud rostro-cloaca (mm)	0,06072	0,43504*	0,08055
Contraste log10 largo total cola (mm)	0,26958*	0,16007	0,22628
Contraste log10 distancia entre extremidades (mm)	0,27637*	0,18091	0,08807
Contraste log10 4to dedo pata posterior (mm)	0,29069*	0,03565	0,05013
Contraste log10 húmero (mm)	0,29288*	0,04272	-0,02791
Contraste log10 radio (mm)	0,29149*	0,06019	-0,01430
Contraste log10 metacarpo (mm)	0,29208*	-0,01518	-0,04002
Contraste log10 4to dedo pata anterior (mm)	0,29037*	-0,03189	0,02664
Contraste log10 largo cabeza (mm)	0,28994*	0,05352	0,10778
Contraste log10 ancho cabeza (mm)	0,24813*	-0,21977	0,27761
Contraste log10 alto cabeza (mm)	0,28990*	0,07995	0,07267
Valor propio (EIGENVALUE)	11.57	2.70	1.67
Porcentaje de variación	68.03	15.89	9.82

Tabla 16. Componentes principales obtenidos del APC con las variables morfológicas

quitando el efecto de la LRC aplicado a las siete especies de *Anolis* del CIAO. (*)

Variables que forman parte del componente principal.

Variable	CP1	CP2
Residual Contraste log10 largo cabeza (mm)	0.35535*	-0.1418
Residual Contraste log10 alto cabeza (mm)	0.3597*	-0.0706
Residual Contraste log10 largo mandíbula inferior (mm)	0.34535*	-0.1253
Residual Contraste log10 quarter-tip (mm)	0.35416*	-0.126
Residual Contraste log10 cierre mandíbula (mm)	0.3226*	0.09023
Residual Contraste log10 masa (gr)	0.35529*	-0.1626
Contraste log10 longitud rostro-cloaca (mm)	0.15536	0.71404*
Contraste log10 ancho cabeza (mm)	0.33054*	0.16909
Contraste log10 coron-tip (mm)	0.26359	0.4722*
Contraste log10 apertura mandíbula (mm)	-0.2578*	0.38386
Valor propio (EIGENVALUE)	7.5346	1.5925
Porcentaje de variación	75.35	15.93

Tabla 17. Componentes principales obtenidos del APC con las variables morfológicas de la cabeza eliminando el efecto de la LRC aplicado a seis especies de *Anolis* del CIAO. (*) Variables que forman parte del componente principal.

Variable	CP1	CP2
Residual Contraste log10 media volumen presa (cm ³)	0,59237*	-0,15215
Residual Contraste log10 media largo presa (mm)	0,56371*	0,77987
Residual Contraste log10 media ancho presa (mm)	0,57562*	-0,60717
Valor propio (EIGENVALUE)	2.8304	0.1648
Porcentaje de variación	94.346	5.494

Tabla 18. Componentes principales obtenidos del APC con las variables de la dieta eliminando el efecto de la LRC aplicado a seis especies de *Anolis* del CIAO. (*) Variables que forman parte del componente principal.

Análisis de Varianza

Fuente	GL	Suma de cuadrados	Media	Prob > P
Modelo	2	1,582488	0,79124	0,8602
Error	2	9,739075	4,86954	
C. Total	4	11,321562		

Estimación de parámetros

Término	Estimado	Error Std.	Prob> t
Interceptación	-0.444021	1.293611	0.7641
Prin1 (Masa, tamaño cabeza, mandíbula inferior)	-0.060578	0.404269	0.8946
Contraste log10 alto percha (m)	-2.023795	3.812098	0.6486
R cuadrado lineal	0.1398		

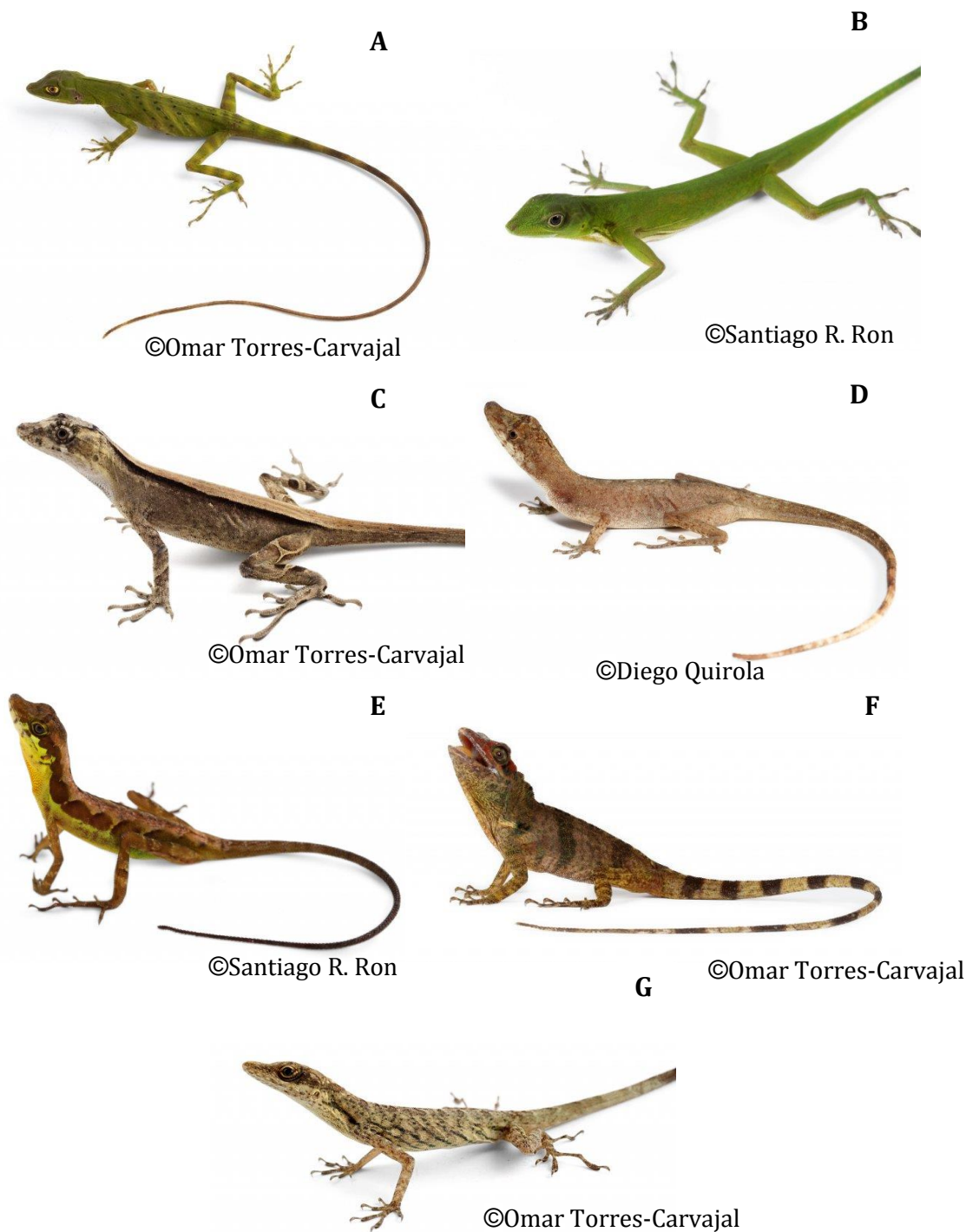
Tabla 19. Resultados de la regresión múltiple de las variables de la dieta con las variables de la morfología y la altura de la percha. GL = grados de libertad, Error Std. = error estándar.

10. ANEXOS

Anexo 1. Especies de *Anolis* del Centro de Interpretación Ambiental Otongachi (CIAO).

A) *Anolis chocorum*. **B)** *A. chloris*. **C)** *A. lyra*. **D)** *A. maculiventris*. **E)** *A. gracilipes*.

F) *A. fraseri*. **G)** *A. peraccae*. Fotos : ReptiliaWebEcuador.



Anexo 2. Series de campo de los individuos sacrificados de las siete especies de *Anolis* estudiadas durante la fase de campo.

Anolis biporcatus: sc42130.

Anolis chloris: sc36809, sc42124, sc42125, sc42129, sc42131, sc42132, sc42133, sc42134, sc42136.

Anolis chocorum: sc4517, sc42138.

Anolis gracilipes: sc36783, sc36796.

Anolis maculiventris: sc36778, sc42128, sc42137.

Anolis peraccae: sc36779, sc36780, sc36781, sc36782, sc36784, sc36785, sc36786, sc36787, sc36788, sc36789, sc36790, sc36791, sc36792, sc36793, sc36794, sc36795, sc36797, sc36798, sc36799, sc36801, sc36802, sc36803, sc36804, sc36805, sc36806, sc36807, sc36808, sc42121, sc42122, sc42123.

Anexo 3. Descripción detallada por especie de los análisis de dieta obtenidos con el programa BugRun. n= Número de individuos colectados.

<i>Especie</i>	<i># Presas</i>	<i>Orden</i>	<i># individuos</i>	<i>% Ocurrencia</i>	<i>% Numérico</i>	<i>% Volumen</i>	<i>Volumen (mm³)</i>
<i>Anolis chloris</i> (n=24)	20	Araneae	14	58,33	8,30	11,22	229,19
	11	Coleoptera	10	41,67	4,56	5,27	107,69
	1	Dermaptera	1	4,17	0,41	0,26	5,39
	18	Diptera	8	33,33	7,47	7,83	159,90
	12	Formicidae	7	29,17	4,98	4,29	87,65
	3	Gasteropoda	1	4,17	1,24	0,40	8,18
	18	Hemiptera	14	58,33	7,47	30,56	624,11
	14	Hymenoptera	10	41,67	5,81	6,47	132,14
	2	Isopoda	2	8,33	0,83	0,75	15,25
	8	Larva	7	29,17	3,32	4,32	88,13
	2	No identificado	1	4,17	0,83	0,00	0,00
	6	Orthoptera	6	25,00	2,49	28,52	582,41
	123	Semilla	4	16,67	51,04	0,11	2,18
	3	Vegetal	1	4,17	1,24	0,00	0,00
	241			358,33	100	100	2042,22
<i>Anolis chocorum</i> (n=4)	4	Araneae	3	75	36,36	32,01	32,73
	3	Coleoptera	2	50	27,27	42,77	43,73
	1	Diptera	1	25	9,09	8,00	8,18
	1	Hemiptera	1	25	9,09	8,00	8,18
	1	Hymenoptera	1	25	9,09	8,00	8,18
	1	Nematoda	1	25	9,09	1,21	1,24
		11			225	100,00	100
<i>Anolis fraseri</i> (n=6)	2	Araneae	2	33,33	14,29	3,94	28,47
	1	Diptera	1	16,67	7,14	3,39	24,54
	1	Formicidae	1	16,67	7,14	1,13	8,18
	2	Hemiptera	1	16,67	14,29	2,26	16,36
	3	Hymenoptera	3	50,00	21,43	2,63	19,00
	1	Lepidoptera	1	16,67	7,14	84,38	610,03
	1	Orthoptera	1	16,67	7,14	1,13	8,18
	2	Muda	2	33,33	14,29	0,00	0,00
	1	Semilla	1	16,67	7,14	1,13	8,18
		14			216,67	100	100
13	Araneae	10	40	17,33	8,32	157,55	

<i>Especie</i>	<i># Presas</i>	<i>Orden</i>	<i># individuos</i>	<i>% Ocurrencia</i>	<i>% Numérico</i>	<i>% Volumen</i>	<i>Volumen (mm³)</i>
<i>Anolis gracilipes</i> (n=25)	1	Coleoptera	1	4	1,33	1,30	24,54
	1	Diplopoda	1	4	1,33	0,30	5,69
	3	Diptera	2	8	4,00	2,16	40,91
	3	Formicidae	3	12	4,00	0,94	17,75
	4	Gasteropoda	1	4	5,33	0,47	8,98
	12	Hemiptera	10	40	16,00	10,84	205,20
	1	Hymenoptera	1	4	1,33	0,43	8,18
	17	Larva	11	44	22,67	37,80	715,71
	8	Orthoptera	8	32	10,67	33,53	634,80
	1	Muda	1	4	1,33	0,00	0,00
	11	Vegetal	4	16	14,67	3,92	74,20
75			53	212	100	100	1893,51
<i>Anolis lyra</i> (n=12)	7	Araneae	6	50	12,50	25,80	409,44
	3	Coleoptera	3	25	5,36	6,92	109,79
	3	Diptera	3	25	5,36	1,07	16,96
	7	Formicidae	4	33,33	12,50	1,85	29,33
	3	Hemiptera	3	25	5,36	4,64	73,63
	4	Hymenoptera	4	33,33	7,14	2,18	34,58
	1	Isoptera	1	8,33	1,79	0,01	0,15
	7	Larva	5	41,67	12,50	2,31	36,74
	1	Lepidoptera	1	8,33	1,79	23,20	368,16
	1	Odonata	1	8,33	1,79	4,58	72,63
	5	Orthoptera	2	16,67	8,93	25,82	409,83
	1	Quilopoda	1	8,33	1,79	0,08	1,35
	11	Vegetal	3	25	19,64	1,55	24,55
2	Muda	2	16,67	3,57	0	0	
56				325	100	100	1587,14
<i>Anolis maculiventris</i> (n=8)	5	Araneae	4	50	19,23	7,99	54,99
	2	Coleoptera	2	25	7,69	2,38	16,36
	1	Dermaptera	1	12,5	3,85	0,24	1,63
	1	Diptera	1	12,5	3,85	1,19	8,18
	1	Hemiptera	1	12,5	3,85	1,19	8,18
	2	Hymenoptera	2	25	7,69	4,75	32,73
	3	Larva	3	37,5	11,54	7,39	50,90
	8	Orthoptera	7	87,5	30,77	68,93	474,51
	1	Quilopoda	1	12,5	3,85	3,56	24,54
	2	Muda	2	25	7,69	2,38	16,36
26				300	100	100	688,38

<i>Especie</i>	<i># Presas</i>	<i>Orden</i>	<i># individuos</i>	<i>% Ocurrencia</i>	<i>% Numérico</i>	<i>% Volumen</i>	<i>Volumen (mm³)</i>
	5	Acari	2	4,35	1,97	0,01	0,29
	31	Araneae	21	45,65	12,20	14,83	355,37
	1	Collembola	1	2,17	0,39	0,04	0,96
<i>Anolis peraccae (n=46)</i>	19	Coleoptera	15	32,61	7,48	7,88	188,90
	11	Diptera	9	19,57	4,33	3,79	90,79
	16	Formicidae	9	19,57	6,30	4,51	108,17
	4	Gasteropoda	4	8,70	1,57	1,07	25,59
	54	Hemiptera	30	65,22	21,26	18,73	448,85
	44	Hymenoptera	13	28,26	17,32	9,43	226,09
	18	Larva	14	30,43	7,09	7,47	179,05
	3	Lepidoptera	3	6,52	1,18	6,60	158,18
	17	Orthoptera	14	30,43	6,69	24,73	592,71
	1	Pseudoescorpiones	1	2,17	0,39	0,02	0,44
	12	Vegetal	5	10,87	4,72	0,82	19,70
	16	Pelos	1	2,17	6,30	0,00	0,00
	2	Semillas	2	4,35	0,79	0,07	1,76
	254			308,70	100	100	2396,84

Anexo 3. (continuación).

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Estefanía de los Ángeles Boada Viteri, C.I. 171717500-2 autor del trabajo de graduación intitulado: “Ecología de una comunidad de lagartijas del género *Anolis* (Iguanidae: Dactyloinae) de un bosque pie-montano del Ecuador Occidental”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Católica Universidad del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 26 de Mayo del 2015

Srta. Estefanía de los Ángeles Boada Viteri

C.I. 171717500-2