



**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Análisis comparativo funcional de las garras y almohadillas adherentes  
entre lagartijas del género *Anolis* del Parque Nacional Yasuní**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias  
Biológicas**

**ANDRÉS CAMILO MÁRMOL GUIJARRO**

**Quito, 2014**

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Andrés Camilo Mármol Guijarro ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Omar Torres Carvajal, Ph. D.

Director de la Disertación

Enero de 2014

*“¡TENEMOS ALAS DIABLU! ALAS DE COLORES Y TEXTURAS ALUCINANTES, PUES SI...*

*SOMOS MOVIMIENTO*

*ESTE DINAMISMO NOS HIZO CRECER, TENER CONCIENCIA Y RAZÓN DE ELLA.*

*SENTIMOS...*

*CADA BRISA, CADA SUSPIRO, CADA SONRISA. NO LAS PUEDO TOCAR NI DESCRIBIR CON PALABRAS,*

*PERO LAS EMOCIONES, LO QUE PRODUCE EN MI INTERIOR, TIENEN SABOR A GLORIA Y ME LAS*

*GUARDO EN EL CORAZÓN.*

*CAMBIO...*

*ESTAMOS TRANSFORMÁNDONOS, DESPUÉS DE GIRAR Y GIRAR EN ESPIRAL, SI BIEN NO ES*

*ENTENDER, AL MENOS DEBEMOS SENTIR Y SENTIRNOS FELICES Y SONREÍR... ¿POR QUÉ? PUES*

*POR QUE TENEMOS ALAS”*

DG

Porque el sueño se hace a mano y sin permiso.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Omar Torres Carvajal, director de la disertación, por la apertura brindada para la realización de este proyecto, por los consejos y paciencia durante la duración del mismo.

Agradezco también a Jonathan Losos, Anthony Herrel, Melissa Wooley y Rosario Castañeda. El compartir con ellos dos semanas en Baeza permitió que esta tesis tomara fuerza y forma. De manera muy especial agradezco a Anthony Herrel y Kristen Crandell, por los consejos aportados para la lograr la medición de fuerzas y también la ayuda prestada en el diseño experimental. A Julio Sánchez Otero, Pablo Menéndez, Santiago Ron y Verónica Crespo por la aclaración de conceptos estadísticos.

Agradezco a Javier Pinto y a Ricardo Jaramillo, por las risas, experiencias, sustos y demás peripecias ocurridas en la selva. La vida en Yasuní pudo haber sido más dura. A los señores cocineros, administradores, mapeadores y demás gente que estuvo en la Estación Científica Yasuní durante el periodo de este estudio. Hicieron que el trabajo fuera más fácil, además ¡Salimos Campeones!

Agradezco a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por el financiamiento de este estudio.

A mis amigas y amigos, como siempre, harta gratitud. Ellos soportan generalmente mis buenos ratos, como mis “escasos” malos ratos.

A mi hermana María José y mi hermano Miguel. Son gran motor de este sueño.

Finalmente, el mayor de los agradecimientos a mis padres. La paciencia, el cariño y el apoyo brindado son el eje de mis conceptos. Son mi razón de ser. El mayor y mejor ejemplo de vida que pude tener es el suyo.

## TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	v
TABLA DE CONTENIDOS.....	vii
LISTA DE FIGURAS .....	x
LISTA DE TABLAS .....	xii
LISTA DE ANEXOS .....	xiii
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	3
3. INTRODUCCIÓN .....	5
3.1 MECANISMOS DE ADHESIÓN .....	6
3.2 OBJETIVO GENERAL.....	9
3.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	10
4.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	10
4.2 CAPTURA DE ESPECÍMENES.....	10

4.3	MEDICIONES MORFOLÓGICAS .....	11
4.4	CARACTERIZACIÓN DE SUSTRATOS .....	12
4.5	MEDICIÓN DE FUERZAS .....	14
4.6	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS .....	15
4.6.1	Comparación entre sustratos naturales y sustratos estándar.....	16
4.6.2	Comparación del rendimiento de adhesión en distintos sustratos .....	16
4.6.3	Comparación interespecífica de variables morfológicas .....	17
4.6.4	Regresiones lineales múltiples .....	17
5.	RESULTADOS .....	18
5.1	COMPARACIÓN DE SUSTRATOS USADOS CON SUSTRATOS NATURALES .....	18
5.2	VARIACIÓN EN FUERZAS DE ADHESIÓN EN CADA SUSTRATO .....	19
5.3	VARIACIÓN MORFOLÓGICA INTERESPECÍFICA .....	20
5.4	VARIABLES PREDICTORAS DE LA ADHESIÓN.....	21
6.	DISCUSIÓN.....	23
6.1	COMPARACIÓN DE SUSTRATOS.....	23
6.2	MORFOLOGÍA DE LOS MECANISMOS DE ADHESIÓN EN <i>ANOLIS</i> .....	24

6.3	PREDICIENDO LA CAPACIDAD DE ADHERENCIA.....	26
6.4	CORRELACIONES FILOGENÉTICAS .....	30
7.	CONCLUSIONES .....	32
8.	LITERATURA CITADA.....	33
9.	FIGURAS.....	40
10.	TABLAS.....	58
11.	ANEXOS.....	68

## LISTA DE FIGURAS

1. Estructuras microscópicas que componen las lamelas.....	41
2. Cuadrícula de 1 mm <sup>2</sup> de escala usada en la medición del área de la almohadilla y en la morfología de la garra.....	42
3. Mediciones de la garra.....	43
4. Magnificación 5x de sustratos probados.....	44
5. Sensor de fuerzas.....	45
6. Almohadillas adherentes de las seis especies que habitan en el Parque Nacional Yasuní.....	46
7. Morfología de la garra del cuarto dedo de la pata frontal izquierda.....	47
8. Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo del área de la almohadilla adherente vs. el logaritmo de la capacidad de adherencia en acetato en 26 individuos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> estudiadas.....	48
9. Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo del área de la almohadilla adherente vs. el logaritmo de la capacidad de adherencia en lija de agua en 26 individuos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> estudiadas.....	49

<b>10.</b> Gráfica de dispersión de puntos del residuo del área de la almohadilla adherente vs. residuo de la capacidad de adherencia en acetato en 26 individuos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> estudiadas.....	50
<b>11.</b> Gráfica de dispersión de puntos del residuo del área de la almohadilla adherente vs. residuo de la capacidad de adherencia en lija de agua en 26 individuos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> estudiadas.....	51
<b>12.</b> Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo de la curvatura de la garra vs. residuo de la capacidad de adherencia en lija de madera en 26 individuos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> estudiadas.....	52
<b>13.</b> Distintas perchas disponibles dentro de la ECY.....	53
<b>14.</b> Mecanismo de adherencia en tres distintos sustratos.....	55
<b>15.</b> Regresiones lineales de los Contrastes Independientes.....	56

## LISTA DE TABLAS

1. Resultados del ANOVA analizando efectos del sexo.....	59
2. Correlaciones entre el logaritmo de las variables morfológicas y de adherencia, y el logaritmo de la masa de las cuatro especies de <i>Anolis</i> del Parque Nacional Yasuní.....	60
3. Resultados del análisis de conglomerados realizado entre los sustratos naturales y los sustratos estándar probados.....	61
4. Datos morfológicos de las cuatro especies de <i>Anolis</i> del PNY, altura de percha y fuerzas de adherencia obtenidas en los tres sustratos. Resultados del ANOVA analizando efectos del sexo.....	62
5. Pruebas Post Hoc DMS realizada en base a los resultados obtenidos del MANOVA, para siete variables morfológicas.....	63

## LISTA DE ANEXOS

1. Pruebas de normalidad efectuadas sobre todas las variables analizadas, en las cinco especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní.....69
2. Pruebas de homogeneidad de Varianzas de Levene de: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. scypheus*, *A. transversalis* y *A.punctatus*.....73
3. Pruebas de homogeneidad de Varianzas de Levene de: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. transversalis* y *A.punctatus*.....74

## 1. RESUMEN

El clado *Anolis* está compuesto por lagartijas neotropicales que se caracterizan particularmente por la presencia de almohadillas adherentes en los dedos de sus patas. Posiblemente las almohadillas han permitido una radiación excepcional dentro de este grupo, tanto en Centro y Sudamérica, como en el Caribe, y han hecho que ocupen otros nichos disponibles dentro del bosque. En estudios previos se ha visto que las almohadillas son usadas como mecanismo de adhesión en sustratos lisos y su rendimiento adherente se correlaciona positivamente con el tamaño del animal. Las almohadillas poseen microestructuras queratinizadas llamadas setas y éstas se adhieren al sustrato a través de las fuerzas de Van der Waals. La garra es otro mecanismo de adhesión, más común entre las lagartijas. Esta estructura es una proyección del hueso ungual y se adhiere mecánicamente a los sustratos rugosos enganchándose a sus irregularidades. La morfología de la garra se correlaciona con la ecología del animal. Sin embargo, no se ha estudiado, en *Anolis*, cómo funcionan ambos mecanismos en sustratos con distintas rugosidades. En este estudio se prueba cuál de estos dos mecanismos es más efectivo en tres sustratos, en *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. punctatus* y *A. transversalis* que habitan en el Parque Nacional Yasuní. Se midió la capacidad de adherencia usando una placa de vidrio cubierta por un sustrato, acoplada a un sensor dual de fuerzas. Se midieron el área de las almohadillas de las patas anteriores, y la altura, longitud y curvatura de la garra del cuarto dedo de la pata anterior izquierda. Se ejecutó un MANOVA con las variables morfológicas y posteriormente se ejecutaron regresiones lineales múltiples para determinar qué variables predicen mejor la capacidad de adherencia. Los resultados muestran que el área de la almohadilla está relacionada positivamente con la capacidad de adherencia en

sustratos lisos y ligeramente rugosos. La curvatura de la garra se relaciona negativamente con la capacidad de adherencia en sustratos muy rugosos. Con estos resultados se propone un modelo en el cual la capacidad de adherencia de la almohadilla adherente y de la garra no son aditivas (sus fuerzas no se producen al mismo tiempo), sino que actúan de manera complementaria, permitiendo que la lagartija se adhiera a un sustrato liso o uno rugoso.

**Palabras clave:** Almohadillas adherentes, *Anolis*, Parque Nacional Yasuní, capacidad de adherencia, garras.

## 2. ABSTRACT

The Neotropical clade *Anolis* is composed of lizards that bear sticky pads on their toes (toe pads). Possibly these toe pads have allowed an exceptional radiation within this group in Central, South America and in the Caribbean, allowing these lizards to occupy other available niches within the forest. Previous studies have shown that toe pads are used as a clinging mechanism to adhere to smooth substrates and its performance is positively correlated to body mass. Toe pads have keratinized microstructures called setae, and they adhere to the substrate through Van Der Waals forces, although other biological factors could be involved. Claws are the most common clinging mechanism among lizards. This structure is a projection of the ungual bone, and adheres to rough substrates mechanically by hooking to irregularities. Claw morphology is correlated to lizard ecology. However, it has not been studied how both mechanisms work in substrates with different rugosities in anoles. In this study we test which of these two clinging mechanisms is more effective on three different substrates in *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. punctatus* and *A. transversalis*, which inhabit Yasuní National Park. Clinging ability was measured using a glass plate covered with the standard substrate, coupled to a dual range force sensor. Toe pad area of the front limbs, as well as the fourth finger's claw height, length and curvature were measured. Effects of mass were removed from all measurements except for claw curvature. A MANOVA was performed with these variables to explore morphological differences between species and subsequently linear multiple regressions were executed to determine which variables are better predictors of clinging ability. Results show that toe pad area is positively related with clinging ability in smooth substrates, as well as in slightly rough substrates. Claw curvature was negatively related with

clinging ability in very rough surfaces. With these results I propose a model in which toe pad and claw clinging ability are non-additive (their forces are not produced at the same time) but complementary, allowing lizards to cling to a smooth or rough substrate.

**Keywords:** *Anolis*, claw, clinging ability, toe pads, Yasuní National Park.

### 3. INTRODUCCIÓN

Las lagartijas *Anolis* están entre los organismos vertebrados más estudiados en campos como: especiación y radiación adaptativa, biogeografía de islas, aptitud fenotípica en locomoción, ecología y comportamiento, e incluso en estudios de desarrollo (e.g., Losos & Sinervo, 1989; Irschick *et al.*, 1996; Knox *et al.*, 2001; Lovern *et al.*, 2001; Nicholson, 2002; Ord & Martins, 2006; Rodríguez-Robles *et al.*, 2007; Pinto *et al.*, 2008; Losos, 2009; Algar & Losos, 2011). La radiación adaptativa de *Anolis* ha sido tan exitosa que estas lagartijas representan a uno de los clados de reptiles (DACTYLOINAE) más diverso del planeta, con 388 especies distribuidas en el neotrópico, desde Centro América hasta Sudamérica, incluyendo las islas del Caribe (Pinto *et al.*, 2008; Losos, 2009; Uetz, 2010; Pincheira-Donoso *et al.*, 2013). Esta gran diversidad ha sido estudiada desde una perspectiva filogenética en los últimos años, tanto para especies continentales como para especies insulares (Glor *et al.*, 2001; Nicholson, 2002; Poe, 2004; Nicholson *et al.*, 2005; Castañeda & de Queiroz, 2011).

Dos características distintivas de *Anolis* son el saco gular y las almohadillas adherentes subdigitales, esta última explicada en los siguientes párrafos ("toe pads" en inglés; Losos, 2009). El saco gular es una estructura extensible, que se despliega por movimientos del aparato hioideo. Está compuesto por cuatro huesos: ceratohial, ceratobranquial I, ceratobranquial II y hueso basihial (Losos, 2009), y sirve para la comunicación inter e intraespecífica, defensa contra predadores y apareamiento (Fleishman, 1992; Leal & Rodríguez-Robles, 1997).

### 3.1 MECANISMOS DE ADHESIÓN

Las lagartijas utilizan dos mecanismos para adherirse a un sustrato. El primero consiste en almohadillas adherentes que sirven para adherirse a sustratos lisos según algunos estudios (Irschick *et al.*, 1996; Zani, 2000; Autumn & Peattie, 2002; Elstrott & Irschick, 2004; Bloch & Irschick, 2005), y han evolucionado independientemente en al menos tres linajes diferentes de lagartijas (Ruibal & Ernst, 1965; Williams & Peterson, 1982). Estas almohadillas están formadas por escamas dispuestas transversalmente llamadas “lamelas”, unidas a los dedos proximalmente. Las lamelas poseen estructuras queratinizadas llamadas “setas” de aproximadamente 30µm de longitud, cuya parte distal termina en una estructura única en forma de gancho, espátula o una forma intermedia (Figura 1) (Ruibal & Ernst, 1965; Peterson, 1983; Irschick *et al.*, 2006; Losos, 2009). Las setas, en conjunto, brindan la propiedad de adhesión a las almohadillas, requiriendo precargas de fuerza en direcciones perpendicular, primero, y paralela, después, en relación a la superficie a la cual se va a adherir la seta; y un ángulo determinado para desprenderse de la misma. El mecanismo por el cual se adhieren las setas es explicado por la interacción de las fuerzas intermoleculares débiles o Fuerzas de Van der Waals (Autumn *et al.*, 2000; Autumn & Peattie, 2002). Es probable también que otros factores biológicos se encuentren relacionados con la adherencia de las microestructuras de las lamelas (Guo *et al.*, 2012).

En cuanto al organismo completo se refiere, se han realizado estudios en los que se observó que se necesita de una hiperextensión de los dedos para que las almohadillas de estos animales se adhieran y, más aún, se “despeguen” de una superficie. La hiperextensión de los dedos hace que las setas encuentren el ángulo óptimo para desprenderse, haciendo que esto sea

un proceso rápido y sin dolor para el animal (Autumn & Peattie, 2002). En los geos, la hiperextensión se produce en el momento que el animal levanta la punta de sus dedos desde la parte más distal hacia la base (Russell, 1975; Autumn *et al.*, 2000; Autumn & Peattie, 2002). En *Anolis*, la hiperextensión se logra por la propia cinética de las patas en el momento de caminar, mas no por un levantamiento de la punta de los dedos. Precisamente, la hiperextensión se presenta justo al momento de la recuperación de la posición de la pata de la lagartija; es decir, cuando la lagartija recoge la pata que se encuentra adherida para dar el siguiente paso (Russell & Bels, 2001).

Las almohadillas han permitido que las lagartijas *Anolis*, así como otros grupos de lagartijas (geos y esquincos) (Irschick *et al.*, 1996, 2006; Elstrott & Irschick, 2004) y artrópodos (Peattie & Full, 2007; Ditsche-Kuru *et al.*, 2012), alcancen nuevos nichos ecológicos. Particularmente en las lagartijas, las almohadillas han demostrado ser una adaptación muy eficiente para la vida arbórea. Elstrott & Irschick (2004) estudiaron 12 especies de *Anolis* del Caribe, pertenecientes a seis ecomorfos (Williams, 1972; Losos, 2009) y concluyeron que existe una correlación positiva entre la capacidad relativa (mediciones corregidas para el efecto de la masa) de adherencia de la almohadilla y la altura de la percha (rama, tronco u hoja, donde pueden ser vistas las *Anolis*), es decir que mientras más alto habitan en el bosque mayor será su capacidad de adherencia. Esto puede deberse a que la altura afecta directamente a la velocidad terminal de caída del animal, siendo esta velocidad más grande si la lagartija cae desde una altura mayor (Elstrott & Irschick, 2004). Además las lagartijas que habitan en las zonas altas del dosel tienden a ser más grandes que las que viven en estratos bajos, ya que existe una fuerte correlación entre la capacidad de adherencia de las almohadillas y la masa (Elstrott & Irschick, 2004, Irschick *et al.*, 1996). Adicionalmente, es

muy probable que las almohadillas hayan afectado la radiación de *Anolis* en el continente y en el Caribe, generando la gran diversidad existente en comparación con otros grupos de lagartijas arbóreas; aunque ningún estudio ha analizado formalmente esta idea (Losos, 2009).

El segundo mecanismo de adhesión, más común entre las lagartijas, son las garras (Zani, 2000). Estas estructuras son extensiones dermales, formadas principalmente de queratina, que cubren al hueso ungual (Baden, 1970). Estudios morfológicos de las garras han analizado y correlacionado aspectos ecológicos y comportamentales en varios clados animales (Zani, 2000; Manning *et al.*, 2006; Tulli *et al.*, 2009; Birn-Jeffery *et al.*, 2012; Ditsche-Kuru *et al.*, 2012). Zani (2000) realizó un estudio evolutivo comparativo entre las garras y la morfología de los dedos en lagartijas, concluyendo que la curvatura, la altura del dedo y la longitud de este último, son factores importantes que afectan su capacidad de aferrarse a un sustrato. Así, lagartijas con dedos más cortos, garras más altas y de mayor curvatura tienden a aferrarse mejor. Además Tulli *et al.* (2009) mostraron que en los iguánidos, específicamente *Anolis*, la morfología de la garra se relaciona fuertemente con el uso de su microhábitat. Ellos proponen que los iguánidos arbóreos poseen garras altas, cortas y curvadas; mientras que los arenícolas poseen garras más largas y rectas.

A pesar de los estudios realizados en geos sobre las estructuras micro y macro adhesivas, aún no se conoce cómo funcionan estas microestructuras en *Anolis* (Crandell *et al.*, 2010). Tampoco se conoce sobre la interacción concreta entre la adhesión provista por la garra y por la almohadilla independientemente. En el presente estudio se compara la fuerza de adhesión producida por la almohadilla y la garra en cuatro especies de *Anolis* de una misma comunidad en un bosque tropical del nororiente de Ecuador.

### 3.2 OBJETIVO GENERAL

- Determinar qué mecanismo de adhesión, la garra o la almohadilla, es el más efectivo en cuatro especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní y observar cómo interactúan estos mecanismos entre sí.

### 3.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir la fuerza de adhesión de la garra y la almohadilla utilizando varios tipos de sustrato.
- Probar si existen diferencias en la capacidad de adherencia a varios tipos de sustrato.
- Comparar la morfología de la garra y de la almohadilla entre cuatro especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Yasuní, provincia de Orellana, en los senderos de la Estación Científica Yasuní (ECY). La ECY se encuentra ubicada en las coordenadas geográficas 0° 40' 28" S, y 76° 23' 49" O, aproximadamente a 220 metros sobre el nivel del mar. La fase de campo fue realizada entre los meses de junio, julio, agosto y septiembre de 2012, durante 68 días. Dentro de la ECY se han reportado seis especies de *Anolis*: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. trachyderma*, *A. scypheus*, *A. punctatus* y *A. transversalis*; según los registros de colección del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ).

### 4.2 CAPTURA DE ESPECÍMENES

Se recorrieron los senderos establecidos en la ECY dependiendo de la factibilidad para hacerlo (e.g., Sendero Mirador y Sendero de las Lagunas se inundan cuando el río Tiputini crece). Se efectuaron observaciones tanto nocturnas como diurnas en diferentes estratos de bosque.

Para capturar a las lagartijas durante el día se usaron cañas de grafito Cabelas® de 10, 12 y 14 pies, en cuyo extremo se amarró un hilo dental encerado Johnson & Johnson® en forma de lazo corredizo para “enlazar” a la lagartija a la altura del cuello. Durante la noche,

cuando se encontraban dormidas, las cañas se usaron para golpear levemente la rama donde permanecía perchedo el animal. Las lagartijas que se encontraron dentro de un rango corto de alcance fueron atrapadas a mano. Se capturaron especímenes machos y hembras adultos.

Las lagartijas permanecieron en el laboratorio de la ECY por un periodo de 1–2 días, en bolsas plásticas a una temperatura entre 24 y 26 °C. Durante este periodo no se les proporcionó alimento, ni humedad hasta finalizar los experimentos. Posteriormente, fueron liberadas cerca o en el mismo sitio de captura.

A cada lagartija se le asignó un código, que consiste en las iniciales del nombre del colector y el número de lagartija que éste ha capturado (e.g. Colector: Ricardo Jaramillo #18, código: RJ18).

#### 4.3 MEDICIONES MORFOLÓGICAS

Se realizaron fotografías de las almohadillas adherentes y de la garra del cuarto dedo (usualmente el izquierdo) de las extremidades anteriores de todos los especímenes de *Anolis* capturados, sobre un vidrio al cual se le adhirió permanentemente una cuadrícula impresa en acetato (Figura 2). Cada cuadro de la cuadrícula medía 1 mm<sup>2</sup> de área. Esta cuadrícula fue dibujada en Adobe Photoshop ® CS5 (versión 12.0) y sirvió como escala para las mediciones fotográficas. Se tomaron las fotos aproximadamente a la misma distancia con una cámara Nikon® D5000, montada en un trípode que fue marcado para lograr una posición fija de la cámara. Las fotos fueron procesadas usando el Programa ViewNX versión 2.2.5 de Nikon®, donde se modificaron la nitidez, contraste y brillo para hacer más fácil la medición.

Posteriormente, las fotos fueron usadas para calcular las medidas del área de la almohadilla adherente, así como la altura, longitud y curvatura de la garra en el programa Adobe AutoCad® 2010.

Para la medición del área, se dibujaron polilíneas (herramienta de AutoCad® 2010 que permite dibujar polígonos irregulares) que delimitaron las almohadillas de cada dedo y se registró el valor del área del polígono (dato provisto por el programa en pixeles). Se midió el área del cuadrado de 1 mm<sup>2</sup> (también registrada en pixeles), y mediante una regla de tres se calculó las áreas reales de cada almohadilla. Por último, se sumaron todos los valores de área de las almohadillas de cada dedo para la obtención del área total de las almohadillas adherentes de las patas anteriores.

Las fotos de las garras fueron tomadas bajo el mismo procedimiento descrito anteriormente. En AutoCad® 2010 se midieron: la altura de la garra, distancia desde la base hasta el punto medio (A), desde el punto medio al final (B), longitud de la garra (A+B) y la cuerda (C) tendida entre las dos medidas anteriores (Figura 3). Para obtener la medida de curvatura de la garra, se usó la fórmula desarrollada por Zani (2000):  $Curvatura\ de\ la\ garra = 57.296 * (2 * \arcsen(((2 \times A^2 \times B^2) + (2 \times A^2 \times C^2) + (2 \times B^2 \times C^2) - A^4 - B^4 - C^4) 0.5 / (2 \times A \times B)))$ . (Figura 3). Asimismo, gracias a la cuadrícula de acetato se pudo transformar las medidas de longitud tomadas de la garra mediante una regla de tres.

#### 4.4 CARACTERIZACIÓN DE SUSTRATOS

Se definieron tres sustratos estándar para las muestras, con el objetivo de poder reemplazar la superficie en caso de deterioro durante las pruebas. Estos fueron: 1) acetato, 2) lija de agua y 3) lija de madera (Figura 4); categorizados como liso, ligeramente rugoso y muy rugoso respectivamente. Además, se colectaron siete muestras de corteza de árbol de aproximadamente 20 cm de longitud dentro de la ECY con la finalidad de comparar si los sustratos usados se parecen a los encontrados en la naturaleza. Cada uno de los sustratos naturales recibió un número (e.g. Sustrato 1). No se recolectaron sustratos lisos, como hojas, debido a que Zani (2000) probó que las hojas se parecen al plexiglás (sustrato liso muy similar al acetato en rugosidad) al momento de hacer pruebas de capacidad de adherencia con varias especies de lagartijas. Él comparó resultados del uso de la garra obtenidos en el plexiglás vs. los obtenidos en hojas de heliconia encontrando gran similitud.

Para la caracterización de los sustratos, estos fueron colocados directamente sobre el sensor dual de fuerzas Vernier®, montado en posición vertical sobre un soporte universal (Figura 5). Sobre cada uno de ellos se haló una pinza de disección metálica fina de punta curva, paralelamente al sustrato a velocidad constante. Los datos fueron registrados en una gráfica con el programa LoggerPro 3 (Versión 3.6.0), en la que se contaron todos los picos de fuerza, asumiendo que cada uno corresponde a una irregularidad propia del sustrato. Además, de cada prueba se tomó la máxima fuerza generada por la pinza de disección metálica sobre cada sustrato. Se hicieron cinco repeticiones sobre cada sustrato. Cada repetición fue tomada como una prueba.

#### 4.5 MEDICIÓN DE FUERZAS

La capacidad de adherencia de almohadillas y garras fue medida aproximadamente ocho horas después de cada captura, debido a que las lagartijas fueron previamente sometidas a un lavado estomacal para otro estudio.

Los datos de fuerza fueron tomados con el sensor dual de Fuerzas Vernier®, montado en un soporte universal en posición vertical (Figura 5). En su punta se adaptó una pinza para sostener un vidrio de  $20 \times 10 \times 0.2$  cm. Se usaron tres vidrios, cada uno recubierto con uno de los tres sustratos estándar descritos anteriormente. Todas las medidas de fuerza obtenidas a través del sensor fueron registradas en el programa LoggerPro 3 (Version 3.6.0).

Cada individuo fue sometido a cinco ensayos (en la mayoría), o más (pocos individuos) hasta que se obtuviesen medidas aceptables por cada sustrato. Se tomaron como medidas aceptables solamente las pruebas en las cuales las lagartijas extendieron sus dos extremidades anteriores. Además se seleccionó solo la medida de fuerza más alta por individuo. A cada lagartija se le hizo colocar las dos patas anteriores, sin presionarlas, sobre la placa de vidrio, y se la haló (sin cambios de fuerza bruscos) a una velocidad aproximada de 5 cm/seg. Para evitar la introducción de otra variable, este proceso fue realizado por una misma persona siguiendo el protocolo establecido por Irschick *et al.* (1996). Después de los ensayos en un sustrato, cada lagartija descansó entre 45 a 60 minutos antes de ser sometida a los ensayos en otro sustrato. Los sustratos fueron probados en el siguiente orden: 1) Acetato, 2) Lija de Agua y 3) Lija de Madera, para evitar el posible desgaste de las garras (Ditsche-Kuru *et al.*, 2012). De los 91 individuos capturados, se obtuvieron mediciones de fuerza aceptables de 26

individuos. De las seis especies de *Anolis* registradas en la ECY, se eliminó a *A. scypheus* del análisis por no tener ningún representante con ensayos aceptables. Asimismo, solamente se encontró un individuo adulto de *Anolis trachyderma* por lo que no se lo tomó en cuenta para los análisis.

#### 4.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Todas las variables morfológicas y de fuerza fueron transformadas a su logaritmo en base 10 antes de ejecutar cualquier análisis, para normalizar la distribución de las variables. Se ejecutó un ANOVA sobre todas las variables de cada especie y el sexo (Tabla 1), para poner a prueba si el sexo no afecta a las medidas de fuerza, ni a las medidas morfológicas entre las especies. Posteriormente se ejecutó un análisis de correlaciones entre todas las variables morfológicas y de rendimiento con respecto a la masa para evaluar su efecto dentro de ellas. Esto se debe a que en estudios previos se ha visto que la masa se encuentra altamente relacionada con la capacidad de adhesión y algunas variables morfológicas, lo que analíticamente podría arrojar resultados sesgados (LaBarbera, 1989; Irschick *et al.*, 1996; Zani, 2001; Elstrott & Irschick, 2004). Para las regresiones lineales múltiples, se extrajeron los residuos de todas las variables, excepto de la curvatura de la garra, por estar altamente relacionadas con la masa (Tabla 2). El uso de los residuos pretende eliminar el efecto de la masa para lograr obtener un mejor entendimiento de los predictores que actúan en la adhesión (LaBarbera, 1989). Se eligió la masa como medida de corrección ya que ésta es menos susceptible a un error de medición en comparación a la longitud rostro-cloacal (LaBarbera,

1989). Se hicieron pruebas de normalidad (Anexo 1) y de homogeneidad de varianzas (Anexo 2 y 3) sobre todos los datos analizados. Los datos usados fueron de los individuos de cada especie que tuvieron mediciones de fuerza aceptables. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el programa IBM ® SPSS® Statistics (Versión 20.0.0). No se aplicaron correcciones filogenéticas (Análisis de Contrastes Independientes) debido a que el número de especies utilizadas en este estudio fue bajo. El motivo por el que no se corrigieron los datos se explica con más detalle en la sección Discusión.

#### *4.6.1 Comparación entre sustratos naturales y sustratos estándar*

Se realizó un análisis de conglomerados (Cluster Analysis) de dos fases, donde se introdujeron el número de picos de fuerza producidos por cada prueba y la fuerza máxima generada en cada prueba; siendo estos dos los criterios de agrupamiento. El número de picos producidos fueron obtenidos de las gráficas generadas en el programa LoggerPro 3. Cada pico de fuerza fue tomado como una irregularidad propia del sustrato. Para la ejecución del análisis de conglomerados se usó como medida de distancia el criterio Log-verosimilitud (criterio usado por el programa estadístico).

#### *4.6.2 Comparación del rendimiento de adhesión en distintos sustratos*

Para probar si el rendimiento de las lagartijas en los distintos sustratos fue diferente, se ejecutó un ANOVA de muestras repetidas para cada especie, en el que se analizaron las medidas de adherencia obtenidas en los tres sustratos probados con el objetivo de evaluar si existen diferencias entre las pruebas realizadas. No se usaron datos corregidos para la masa.

#### 4.6.3 *Comparación interespecífica de variables morfológicas*

Se realizó un MANOVA para explorar posibles diferencias en la morfología de cada especie. Se introdujeron los residuos de tres variables: el área de la almohadilla adherente, la longitud de la garra y la altura de la garra; así como las variables sin corrección del efecto de la masa: logaritmo del área de la altura de la garra, logaritmo de la curvatura de la garra y logaritmo de la longitud de la garra. De la curvatura de la garra no se introdujeron los datos corregidos debido a que no existe correlación significativa con la masa. También se analizó el logaritmo de la masa, para observar si esta variable se diferencia en las cuatro especies. Se ejecutó una prueba Post-Hoc DMS sobre los resultados obtenidos del MANOVA, para analizar las relaciones existentes entre las especies de lagartijas analizadas. Esta prueba permitió observar entre qué especies existen diferencias.

#### 4.6.4 *Regresiones lineales múltiples*

Se compararon los residuos del área de la almohadilla, de la altura y longitud de la garra, y el logaritmo de la curvatura de la garra vs. los residuos de la capacidad de adherencia en cada uno de los sustratos. También se analizaron las variables que no fueron corregidas para la masa. Las regresiones lineales múltiples fueron ejecutadas bajo el criterio “stepwise”. Este criterio analiza de manera más minuciosa las variables agregadas tomando en cuenta las correlaciones existentes entre ellas. Así, la regresión múltiple es capaz de incluir las variables (una o más) que mejor se ajusten al modelo, y también excluir todas aquellas que no se ajusten al modelo (Sokal & Rohlf, 1995). De esta manera el análisis de las variables predictoras dentro de la regresión lineal múltiple es más confiable.

## 5. RESULTADOS

Se colectaron 91 individuos de las seis especies de *Anolis* del PNY. De estas, solamente 26 individuos arrojaron mediciones aceptables de fuerza: *Anolis fuscoauratus* (n = 8), *Anolis ortonii* (n = 8), *Anolis punctatus* (n = 2) y *Anolis transversalis* (n = 8). En *Anolis scypheus* no se obtuvieron mediciones aceptables; además, algunos datos de varianza no fueron homogéneos, lo que afecta los resultados del MANOVA (Anexo 2). Por estas razones *A. scypheus* fue excluido de los análisis. También se excluyó a *Anolis trachyderma* de los análisis por haber sido colectado solamente en una ocasión durante toda la fase de campo. El sexo no tuvo efectos sobre las variables (Tabla 1). En el caso de *Anolis ortonii*, algunos datos no se distribuyeron normalmente (Anexo 1), sin embargo el MANOVA es lo suficientemente robusto en contra de la violación de este parámetro (Olson, 1974; Anderson, 2001) por lo que los datos de esta especie no fueron excluidos.

### 5.1 COMPARACIÓN DE SUSTRATOS USADOS CON SUSTRATOS NATURALES

Los sustratos se agruparon en tres conglomerados. En el primer conglomerado se conformó únicamente por el acetato. Este conglomerado se caracterizó por tener pocos picos de fuerza (media =  $10 \pm 1$ ) y una fuerza máxima muy baja (media =  $0.13 \pm 0.01$  N). El segundo conglomerado se caracterizó por tener el mayor número de picos de fuerza (media =  $55 \pm 3$ ) y una fuerza máxima intermedia (media =  $0.75 \pm 0.13$  N). En el segundo conglomerado se agruparon el sustrato lija de agua, el sustrato 1, el sustrato 2, el sustrato 5, el

sustrato 6 y el sustrato 7. El tercer conglomerado se caracterizó por tener un número de picos de fuerza intermedio (media =  $47 \pm 4$ ) y las mayores fuerzas máximas (media =  $1.79 \pm 0.27$  N). En el último conglomerado se agruparon el sustrato 3, el sustrato 4 y la lija de madera. El principal criterio para el agrupamiento fue la fuerza máxima. Los resultados del análisis de conglomerados se resumen en la Tabla 3.

## 5.2 VARIACIÓN EN FUERZAS DE ADHESIÓN EN CADA SUSTRATO

Las medidas de capacidad de adherencia obtenidas en los sustratos probados fueron significativamente distintas entre las cuatro especies (*A. fuscoauratus*:  $F_{2, 14} = 143.708$ ,  $P < 0.001^{**}$ ; *A. ortonii*:  $F_{2, 14} = 125.322$ ,  $P < 0.001^{**}$ ; *A. transversalis*:  $F_{2, 14} = 119.054$ ,  $P < 0.001^{**}$ ), aunque no se pudo realizar el análisis con *A. punctatus* debido al reducido tamaño de muestra ( $n = 2$ ). El acetato es el sustrato que registró los mayores valores de fuerza, mientras que la lija de agua registra los menores (Tabla 4). Estas variaciones se debieron principalmente a la diferencia en rugosidades de los sustratos probados (Figura 4). En el acetato, *A. punctatus* registró la mayor fuerza ( $2.63 \pm 0.17$  N), mientras que *A. fuscoauratus* registró la menor ( $0.68 \pm 0.04$  N). En la lija de agua *A. transversalis* y *A. punctatus* registraron las mayores fuerzas ( $0.23 \pm 0.03$  y  $0.23 \pm 0.06$  N, respectivamente), mientras que *A. ortonii* y *A. fuscoauratus* registraron las menores (ambas  $0.1 \pm 0.01$  N). En la lija de madera *A. punctatus* registró la mayor fuerza ( $0.76 \pm 0.03$  N), mientras que *A. fuscoauratus* la menor ( $0.16 \pm 0.02$  N). Los resultados en las fuerzas de adherencia obtenidas en los tres sustratos probados, para las cuatro especies estudiadas, se resumen en la Tabla 4.

### 5.3 VARIACIÓN MORFOLÓGICA INTERESPECÍFICA

El tamaño (masa) de las lagartijas afectó directamente a las variables morfológicas por alometría (Tabla 2). La lagartija más grande fue *A. punctatus* ( $7.95 \pm 0.75$  g) mientras que *A. fuscoauratus* fue la más pequeña ( $1.25 \pm 0.1$  g) (Tabla 4). Con respecto a la masa, existieron diferencias significativas dentro de las cuatro especies estudiadas ( $F_{3, 22} = 52.216$ ,  $P < 0.001^{**}$ ). El área de las almohadillas de las lagartijas fue significativamente diferente en las cuatro especies cuando el efecto de la masa no fue removido (MANOVA:  $F_{3, 22} = 58.807$ ,  $P < 0.001^{**}$ ) (Figura 6). En la garra, cuando no se removieron los efectos de la masa, se encontraron diferencias significativas en la altura de la garra (MANOVA:  $F_{3, 22} = 19.301$ ,  $P < 0.001^{**}$ ) y en la longitud de la misma (MANOVA:  $F_{3, 22} = 13.985$ ,  $P < 0.001^{**}$ ). No se encontraron diferencias significativas en el logaritmo de la curvatura de la garra ( $F_{3, 22} = 1.179$ ,  $P > 0.05^{NS}$ ). Estas diferencias juntan a las cuatro especies de *Anolis* en dos grupos: el primero compuesto por *A. transversalis* y *A. punctatus*, y el segundo compuesto por *A. ortonii* y *A. fuscoauratus* (Figura 7). Las pruebas Post-Hoc DMS efectuadas sobre el MANOVA, se resumen en la Tabla 5.

Sin embargo, las cuatro especies en estudio no presentaron ninguna diferencia significativa en los residuos del área de la almohadilla, la longitud de la garra y la altura de la garra (MANOVA: residuo área de la almohadilla:  $F_{3, 22} = 1.346$ ,  $P = 0.285^{NS}$ ; residuo longitud:  $F_{3, 22} = 0.986$ ,  $P = 0.417^{NS}$ ; residuo altura:  $F_{3, 22} = 1,383$ ,  $P = 0.274^{NS}$ ).

#### 5.4 VARIABLES PREDICTORAS DE LA ADHESIÓN

Cuando no se tomó en cuenta el efecto de la masa (datos no corregidos), las medidas de fuerza obtenidas en acetato y lija de agua mostraron una correlación positiva significativa únicamente con el logaritmo del área de la almohadilla ( $F_{1,24} = 92.243$ ,  $P < 0.001^{**}$ ,  $R^2 = 0.794$ , ecuación:  $Y = 0.727x - 0.693 \pm 0.117$ ;  $F_{1,24} = 147.657$ ,  $P < 0.001^{**}$ ,  $R^2 = 0.860$ , ecuación  $Y = 0.605x - 1.463 \pm 0.077$  respectivamente) (Figura 8 y 9). La regresión múltiple excluyó las variables predictoras cuya correlación no fue significativa. No se encontraron correlaciones significativas entre el logaritmo de la altura ( $T_{1,24} = 1.147$ ,  $P = 0.263$ ), el logaritmo de la longitud ( $T_{1,24} = 0.917$ ,  $P = 0.369$ ) y el logaritmo de la curvatura de la garra ( $T_{1,24} = 0.176$ ,  $P = 0.065$ ), y las fuerzas obtenidas en el acetato. Estas variables también fueron excluidas cuando se las comparó con la lija de agua (logaritmo de la altura de la garra:  $T_{1,24} = 0.856$ ,  $P = 0.401$ ; logaritmo de la longitud de la garra:  $T_{1,24} = 1.525$ ,  $P = 0.141$ ; logaritmo de la curvatura de la garra:  $T_{1,24} = 0.527$ ,  $P = 603$ ). Las medidas de fuerza obtenidas en la lija de madera mostraron una correlación positiva significativa con el logaritmo del área del almohadilla, el logaritmo de la longitud de la garra y el logaritmo de la curvatura ( $F_{3,22} = 49.540$ ,  $P < 0.001^*$ ,  $R^2 = 0.871$ , ecuación:  $Y = 0.644x_1 + 0.815x_2 + 1.331x_3 + 1.854 \pm 0.121$ ). En este modelo fue excluido solamente el logaritmo de la altura de la garra ( $T_{3,22} = 0.546$ ,  $P = 0.591$ ).

Cuando se tomó en cuenta el efecto de la masa (se extrajeron los residuos), las medidas de fuerza obtenidas en acetato y lija de agua mostraron una correlación positiva significativa únicamente con el área relativa del almohadilla adherente ( $F_{1,24} = 8.543$ ,  $P = 0.007^{**}$ ,  $R^2 = 0.263$ , ecuación:  $Y = 0.512x - 1.097 \times 10^{-15} \pm 0.859$ ;  $F_{1,24} = 16.966$ ,  $P < 0.001^{**}$ ,

$R^2 = 0.414$ , ecuación:  $Y = 0.644x - 3.185 \times 10^{-15} \pm 0.765$  respectivamente) (Figura 10 y 11). No se encontraron correlaciones significativas entre el residuo de la altura ( $T_{1,24} = 0.808$ ,  $P = 0.428$ ), el residuo de la longitud ( $T_{1,24} = 0.516$ ,  $P = 0.611$ ) y el logaritmo de la curvatura de la garra ( $T_{1,24} = 1.667$ ,  $P = 0.109$ ), y las fuerzas obtenidas en el acetato. Las mismas variables fueron excluidas por la regresión múltiple con respecto a la fuerza obtenida en la lija de agua (logaritmo de la curvatura de la garra:  $T_{1,24} = 0.384$ ,  $P = 0.705$ ; logaritmo de la altura de la garra:  $T_{1,24} = 0.670$ ,  $P = 0.509$ ; logaritmo de la longitud de la garra:  $T_{1,24} = 1.542$ ,  $P = 0.137$ ). Las medidas de fuerza obtenidas en la lija de madera mostraron una correlación negativa marginalmente significativa con el logaritmo de la curvatura de la garra ( $F_{1,24} = 4.368$ ,  $P = 0.047^*$ ,  $R^2 = 0.154$ , ecuación:  $Y = -8.167x + 17,341 \pm 0.920$ ) (Figura 12). Las variables excluidas en la regresión múltiple fueron el residuo del logaritmo del área de la almohadilla ( $T_{1,24} = 1.537$ ,  $P = 0.138$ ), el residuo del logaritmo de la altura ( $T_{1,24} = 0.400$ ;  $P = 0.693$ ) y el de la longitud de la garra ( $T_{1,24} = 0.999$ ,  $P = 0.328$ ).

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1 COMPARACIÓN DE SUSTRATOS

Dentro de la ECY, las perchas naturales disponibles para las *Anolis* incluyen hojas, ramas y troncos, e incluso superficies metálicas artificiales utilizadas ocasionalmente por *Anolis ortonii* (observación personal) (Figura 13A). Estas perchas se distinguen entre sí por su diámetro, altura y, sobre todo, por su rugosidad. Por ejemplo, hojas de plantas como *Heliconia* sp. poseen rugosidades muy bajas y se asemejan a sustratos lisos como el acetato y el plexiglás (Zani, 2000). La lija de agua posee una gran similitud con la superficie de troncos ligeramente rugosos, o a los peciolos de algunas palmas; mientras que la lija de madera se compara con cortezas gruesas de árboles, como los chunchos (*Cedrelinga cataeniformis*), cuya superficie es bastante irregular. Por consiguiente, los tres sustratos probados pueden emular sustratos naturales que se encuentran dentro del bosque húmedo tropical amazónico, y que pueden ser usados por estas lagartijas.

Este estudio pudo comprobar que el rendimiento en adherencia de las cuatro especies de *Anolis* varía dependiendo de la rugosidad del sustrato. Cabe recalcar que ninguna fuerza obtenida fue menor al peso del animal [ $\text{Peso} = \text{Masa (kg)} * \text{Gravedad (ms}^{-1}\text{)}$ ], lo cual sugiere que a pesar de que existan superficies en las cuales estas lagartijas no pueden aferrarse eficientemente, los mecanismos de adhesión impiden que el peso sea un problema al momento de perchar o desplazarse verticalmente.

## 6.2 MORFOLOGÍA DE LOS MECANISMOS DE ADHESIÓN EN *ANOLIS*

La morfología de las garras y el área de la almohadilla adherente no fueron significativamente diferentes en las cuatro especies de *Anolis* (cuando fueron usados los residuos), posiblemente por un similar uso del hábitat. La morfología de ciertos caracteres puede conferir algunas ventajas en rendimiento, dependiendo de cómo varíen entre especies. Sin embargo, el rendimiento de una especie no depende solamente de su morfología, sino también de su comportamiento y hábitat (Irschick, 2002). Por ejemplo, Irschick & Losos (1999) observaron que el diámetro de las perchas en algunas especies de *Anolis* afecta directamente a la aceleración máxima en el momento de correr, dependiendo de qué tan largas sean las extremidades. Mientras más pequeño es el diámetro de la percha y más largas las extremidades, la aceleración máxima disminuye. Esto hace que algunas lagartijas eviten usar estas perchas. Otro estudio de Irschick & Losos (1998) demuestra que los anolis usan el máximo de su rendimiento cuando aceleran al correr, dependiendo de la situación en la que se encuentren. Las lagartijas usan su máxima capacidad para acelerar mayormente en situaciones de escape (90%), mientras que cuando se alimentan lo hacen con una proporción menor a la máxima capacidad (71%).

Las cuatro especies incluidas en este estudio son arbóreas y usan perchas de altura similar (Tabla 4), por lo que las adaptaciones en las almohadillas y en la morfología de la garra cumplen un rol fundamental en el movimiento y la adhesión. La morfología de la garra y el área de la almohadilla deben ser muy parecidas (proporcionalmente) en las cuatro especies para poder tener rendimientos relativamente similares dentro del hábitat donde viven. Esto ha sido estudiado anteriormente por Macrini *et al.* (2003) y Tulli *et al.* (2009). Macrini *et al.*

(2003) compararon la morfología de la almohadilla en varias especies de *Anolis* con respecto a la percha relativa (dato corregido para el efecto de la masa) donde habitan, y descubrieron que las especies con hábitos arbóreos poseen almohadillas relativamente más grandes en comparación con *Anolis* de hábito terrestre. Tulli *et al.* (2009) compararon el microhábitat de varios clados de lagartijas (incluyendo cuatro especies de *Anolis*) con la morfología de la garra y encontraron que las lagartijas con hábitos arbóreos poseen una morfología de garra similar entre sí (garras altas, cortas y altamente curvadas). Debido a estas razones el resultado de este estudio es coherente al indicar que los caracteres morfológicos analizados son similares entre las cuatro especies.

El uso de cuatro de las seis especies que habitan la ECY posiblemente sesgó los resultados de la comparación morfológica, puesto que las dos especies no incluidas viven en estratos bajos del bosque (Vitt *et al.*, 2001; Vitt *et al.*, 2002). No se las incluyó en los análisis estadísticos debido a que no se obtuvieron valores aceptables de medida de fuerza (*Anolis scypheus*), o no fueron colectados suficientes individuos adultos (*Anolis trachyderma*). Además, los datos morfológicos de *A. scypheus* no cumplieron los supuestos de homogeneidad de varianzas (Anexo 2). Las investigaciones de rendimiento y morfología incluyen especies que viven en hábitats diferentes (e.g., Losos & Sinervo, 1989; Irschick *et al.*, 1996; Zani, 2000; Macrini *et al.*, 2003; Toro *et al.*, 2003; Elstrott & Irschick, 2004), aunque en pocos casos se los ha realizado con una sola especie (e.g., Berwaerts *et al.*, 2002). No obstante, la adición de nuevas especies de *Anolis* distintas en morfología y ecología permitiría comprender de mejor manera la variación morfológica de los mecanismos de adhesión.

### 6.3 PREDICIENDO LA CAPACIDAD DE ADHERENCIA

Cuando no se tomó en cuenta el efecto de la masa, las variables predictoras de la adherencia en acetato y en la lija de agua fueron las mismas. Las regresiones lineales múltiples, ejecutadas para los datos de estos dos sustratos, indicaron que la variable que mejor predice la capacidad de adherencia es el logaritmo del área de la almohadilla, lo que no difiere con los resultados obtenidos cuando se usan los residuos (Figura 8 y 9). No obstante, la variación explicada ( $R^2$ ) en los análisis con las variables no corregidas es mayor con respecto a la variación explicada de las regresiones cuando se usan residuos. Adicionalmente, en la lija de madera, la regresión lineal múltiple seleccionó tres variables predictoras: el logaritmo de la longitud de la garra, el logaritmo de la curvatura de la garra y el logaritmo del área de la almohadilla; lo que difiere drásticamente de los resultados obtenidos cuando se usan los residuos. Esto se debe a que el tamaño (variable masa para este estudio) está altamente relacionado con las variables morfológicas (Tabla 2), y en este caso, el uso de las variables no corregidas hace que se muestren correlaciones entre posibles variables predictoras que no necesariamente están vinculadas con la adherencia. Por tal motivo, el uso de los residuos, en este estudio, es esencial para dilucidar de manera precisa qué variables intervienen en la adhesión.

Cuando si se tomó en cuenta el efecto de la masa dentro de las variables, este estudio reportó que en el acetato, el residuo de la capacidad de adherencia aumenta a razón de 0.51 con respecto al incremento en el residuo del área de la almohadilla, y la correlación existente entre las dos variables responde al 26.3 % de la variación ( $R^2 = 0.263$ , Figura 10). Este resultado concuerda con la predicción esperada, y también con estudios anteriores (Irschick *et*

*al.*, 1996; Elstrott & Irschick, 2004), debido a que el área potencial en la cual las setas podrían adherirse es extensa (Figura 14A). Elstrott & Irschick (2004) estudiaron 14 especies de *Anolis* del Caribe, de las cuales ocho poseen hábitos arbóreos y cuatro hábitos terrestres. Ellos reportaron que la razón de incremento en la capacidad de adherencia con respecto al área de la almohadilla en estas lagartijas es de 0.67 y la correlación responde al 45 % de la variación.

Otros caracteres morfológicos, funcionales o biológicos podrían responder al 73.7% de la variación restante en este estudio, y 55% en el estudio de Elstrott & Irschick (2004). Por ejemplo, Guo *et al.* (2012) probaron que las setas de un geco vivo se adhieren con mayor fuerza que las setas de un geco disecado; y aún más interesante, que las setas de un geco en estado normal se adhieren mejor que las setas de un geco anestesiado. Ellos atribuyen esta variación en la capacidad de adherencia a factores biológicos como la muscularización periférica de las setas y el alto contenido de actina dentro de las células de estos músculos. Proponen que antes de adherirse y también para despegarse, estos músculos periféricos se contraen o dilatan gracias a la gran cantidad de actina presente, ayudando al animal a adherir y despegar sus extremidades de manera ágil y rápida. Factores similares podrían estar aportando al mecanismo de adhesión de las setas en *Anolis*. Estudios histológicos podrían ayudar a complementar el conocimiento acerca de cómo se produce la adherencia de estas lagartijas.

Cuando la rugosidad del sustrato aumenta levemente, se esperaba que la garra y la almohadilla adherente interactúen entre sí generando adhesión. Sin embargo, en este estudio se observó que solamente el residuo del área de la almohadilla adherente se correlacionó positivamente con la capacidad de adherencia en el sustrato lija de agua (Figura 11). Ninguna de las variables morfológicas de la garra se correlacionó significativamente con el sustrato, es

decir que, probablemente la garra no influyó dentro de las medidas de adhesión en este sustrato.

En la lija de agua, al ser una superficie ligeramente irregular (Figura 4B), una cantidad reducida de setas podrían lograr adherirse efectivamente tal como se ha establecido en el modelo de adhesión de una de estas microestructuras (Autumn *et al.*, 2000; Autumn & Peattie, 2002; Crandell *et al.*, 2010). Posiblemente la lija de agua aporta con una cierta cantidad de superficie potencialmente apta para la adherencia de las setas, menor que en el acetato (Figura 14B). Este menor número de setas adheridas al sustrato podría causar que la capacidad de adherencia se reduzca drásticamente, lo que concuerda con los estudios de Autumn *et al.*, (2000) y Autumn & Peattie (2002).

Autumn *et al.* (2000) y Autumn & Peattie (2002) han estudiado el mecanismo de adhesión en los geos a escala microscópica, como también a nivel de organismo. Ellos encontraron que una sola seta puede generar  $194 \pm 25 \mu\text{N}$  de fuerza, lo que implicaría que si se adhieren todas las setas de la pata de un geco se podría generar una fuerza de 1300 N. ¿Por qué este excesivo valor adherente? Esta exagerada capacidad de adherencia presente en los geos posiblemente se debe a que no todas las setas alcanzan condiciones óptimas para pegarse a un sustrato liso como el acetato (aproximadamente se adherirían un 3 % del número total de setas en *Gekko gecko*), y por ende una cantidad aún menor sería capaz de adherirse a sustratos más rugosos, como consecuencia de que en la naturaleza la mayor parte de sustratos no son completamente lisos. Sin embargo, teóricamente solo se necesitaría que el 0.04 % de las setas se adhieran para soportar el peso de un animal de 50 g (Autumn *et al.*, 2000; Autumn & Peattie, 2002) por lo que es coherente que la almohadilla adherente sea la responsable de la adhesión en la lija de agua a pesar de que un número menor de setas se adhiera.

En los sustratos muy rugosos (e.g., Figura 4C) la almohadilla no es efectiva, debido a que el área potencial para adherirse es extremadamente reducida. En el sustrato lija de madera, el logaritmo de la curvatura de la garra fue el mejor predictor de la capacidad de adherencia. Este sustrato posee rugosidades parecidas a grietas, y las garras con mayor curvatura actúan como un gancho “entrelazándose” al sustrato, lo que permite que la lagartija se mantenga adherida mecánicamente (Figura 14C). El efecto de “entrelazado” entre la garra y la rugosidad también ha sido documentado por Ditsche-Kuru *et al.* (2012) en larvas acuáticas de efímeras y discutido anteriormente en lagartijas por Tulli *et al.* (2009). En este estudio se encontró una relación negativa entre la curvatura de la garra y el residuo de la capacidad de adherencia en la lija de madera (Figura 12), lo que concuerda parcialmente con el estudio previo de Zani (2000), donde se detalla que una curvatura pronunciada permite adherirse de mejor manera en sustratos rugosos; aunque principalmente una longitud corta del dedo y una mayor altura de la garra intervienen en la adherencia. Además, a pesar de que Tulli *et al.* (2009) indica que la altura de la garra está asociada a la vida arbórea de las lagartijas, en este estudio esta variable no se correlaciona con la capacidad de adherencia. No obstante, los resultados de la regresión deben ser tomados con precaución debido a que su significación está cercana al límite de la probabilidad de aceptación de la hipótesis nula ( $P = 0.047$ ). Esto se debe a que los parámetros de  $P$  han sido fijados por convención en los límites  $P = 0.05$  (significativo) y  $P = 0.01$  (altamente significativo)(Mohr, 1990).

#### 6.4 CORRELACIONES FILOGENÉTICAS

Uno de los factores que pudo afectar los resultados de las regresiones en este estudio es que no se consideró las correlaciones filogenéticas. Debido a que las nuevas especies resultan de un proceso jerárquico (ancestro  $\rightarrow$  descendientes), los datos analizados no son independientes de la historia evolutiva de las especies (Garland *et al.*, 1999). El análisis de contrastes independientes (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992) permite independizar los datos de la filogenia, haciendo que los resultados sean distintos a los que se dan si no se toma en cuenta las relaciones filogenéticas entre las especies (Garland *et al.*, 1999). Se ha sugerido que para realizar este análisis se puede usar al menos dos especies (Garland *et al.*, 1999), pero el uso de un número bajo de datos dentro de una regresión lineal afecta los resultados.

En este estudio solamente se obtuvieron datos confiables de cuatro de las seis especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní, por lo que la realización de las regresiones múltiples con datos corregidos filogenéticamente de solo cuatro especies podría no ser confiable. Para respaldar esta idea, se realizaron varias regresiones con cuatro especies tomadas al azar de un set de datos de área de almohadilla y capacidad de adherencia en acetato de 16 especies, 12 tomadas de los datos de Elstrott & Irschick (2004) y Irschick *et al.* (1996). Previo a la ejecución de las regresiones, los datos fueron sometidos al análisis de Contrastes Independientes y se extrajeron los valores corregidos filogenéticamente. También se ejecutó una regresión con el set de datos de las especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní. Al comparar 10 regresiones de cuatro especies (seleccionadas al azar) con la regresión de las especies usadas en este estudio, se encontró que ninguna de las regresiones realizadas con especies al azar coincidió con la regresión de las lagartijas del Yasuní (Figura 15). Este

resultado es evidente ya que al bajar drásticamente el tamaño de la muestra, las regresiones se ven severamente afectadas. Además, ninguna de estas regresiones fue significativa; ni se encontraron correlaciones parecidas entre las dos variables analizadas. La incompatibilidad entre los resultados de cada regresión podría justificarse debido al bajo número de grados de libertad resultantes después de la corrección filogenética. Esto hace que de un set de datos de cuatro especies, queden tan solo tres nodos (puntos) después de aplicar dicha corrección. Por lo tanto, cualquier punto dentro de la regresión podría ser tomado como un “outlier”, afectando drásticamente las correlaciones entre las variables.

En investigaciones futuras se recomienda medir las fuerzas de adhesión de los dos mecanismos separadamente, para esclarecer con certeza cómo es que interactúan en distintas rugosidades. Además, estudios *in situ* de cómo estas especies usan las garras y las almohadillas adherentes al momento de caminar o correr, son necesarios para entender mejor el funcionamiento de ambos caracteres en su hábitat natural y complementar los conocimientos generales acerca de cómo las *Anolis* usan ambos mecanismos de adhesión.

## 7. CONCLUSIONES

Los resultados del estudio muestran correlaciones significativas entre la adherencia a los distintos sustratos probados y el predictor morfológico de la misma. Sin embargo, la falta de independencia filogenética, como la exclusión de especies ecológicamente distintas, no permitieron obtener resultados concluyentes. Además es necesario probar cómo funcionan las almohadillas y las garras independientemente.

A pesar de esto se sugiere que:

- Posiblemente, las almohadillas adherentes y la garra funcionan de manera complementaria, más no aditiva, dependiendo del tipo de sustrato.
- La garra podría ser muy importante en sustratos rugosos, y en *Anolis* es el mejor mecanismo de adhesión cuando la irregularidad de la superficie no permite la acción de la almohadilla adherente
- Las almohadillas adherentes probablemente son las encargadas de la adherencia en sustratos lisos o con pequeñas irregularidades, donde la garra no puede “entrelazarse”.

## 8. LITERATURA CITADA

- Algar, A.C. & Losos, J.B. 2011. Evolutionary assembly of island faunas reverses the classic island-mainland richness difference in *Anolis* lizards. *Journal of Biogeography* 38(6): 1125–1137.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26(1): 32–46.
- Autumn, K., Liang, Y.A., Hsieh, S.T., Zesch, W., Chan, W.P., Kenny, T.W., Fearing, R. & Full, R.J. 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature* 405(6787): 681–685.
- Autumn, K. & Peattie, A.M. 2002. Mechanisms of adhesion in geckos. *Integrative and Comparative Biology* 42(6): 1081–1090.
- Baden, H.P. 1970. The physical properties of nail. *Journal of Investigative Dermatology* 55(2): 115–122.
- Berwaerts, K., Van Dyck, H. & Aerts, P. 2002. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16(4): 484–491.
- Birn-Jeffery, A. V, Miller, C.E., Naish, D., Rayfield, E.J. & Hone, D.W.E. 2012. Pedal claw curvature in birds, lizards and mesozoic dinosaurs – complicated categories and compensating for mass-specific and phylogenetic control. *PLoS ONE* 7(12): e50555.

- Bloch, N. & Irschick, D.J. 2005. Toe-clipping dramatically reduces clinging performance in a pad-bearing lizard (*Anolis carolinensis*). *Journal of Herpetology* 39(2): 288–293.
- Castañeda, M. del R. & de Queiroz, K. 2011. Phylogenetic relationships of the Dactyloa clade of *Anolis* lizards based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution* 61(3): 784–800.
- Crandell, K.E., Autunm, K. & Herrel, A. 2010. Frictional adhesion and toe pad microorophlogy of mainland *Anolis*. En: *Anolis Newsletters VI* (D.L. Mahler, A. Herrel & J.B. Losos, eds.) pp. 23–27. Cambridge.
- Ditsche-Kuru, P., Barthlott, W. & Koop, J.H.E. 2012. At which surface roughness do claws cling? Investigations with larvae of the running water mayfly *Epeorus assimilis* (Heptageniidae, Ephemeroptera). *Zoology* 115(6): 379–388.
- Elstrott, J. & Irschick, D.J. 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 83(3): 389–398.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125(1): 1–15.
- Fleishman, L.J. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *The American Naturalist* 139: S36–S61.

- Garland, T., Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41(1): 18–32.
- Garland, T., Midford, P.E. & Ives, A.R. 1999. An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. *American Zoologist* 39 (2 ): 374–388.
- Glor, R.E., Vitt, L.J. & Larson, a. 2001. A molecular phylogenetic analysis of diversification in Amazonian *Anolis* lizards. *Molecular Ecology* 10(11): 2661–8.
- Guo, C., Sun, J., Ge, Y., Wang, W., Wang, D. & Dai, Z. 2012. Biomechanism of adhesion in gecko setae. *Science China Life Sciences* 55(2): 181–187.
- Irschick, D.J. 2002. Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. *Integrative and Comparative Biology* 42 (2 ): 278–290.
- Irschick, D.J., Austin, C.C., Petren, K., Fisher, R.N., Losos, J.B. & Ellers, O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 59(1): 21–35.
- Irschick, D.J., Herrel, A. & Vanhooydonck, B. 2006. Whole-organism studies of adhesion in pad-bearing lizards: creative evolutionary solutions to functional problems. *Journal of Comparative Physiology A* 192(11): 1169–1177.
- Irschick, D.J. & Losos, J.B. 1998. A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 52(1): 219–226.

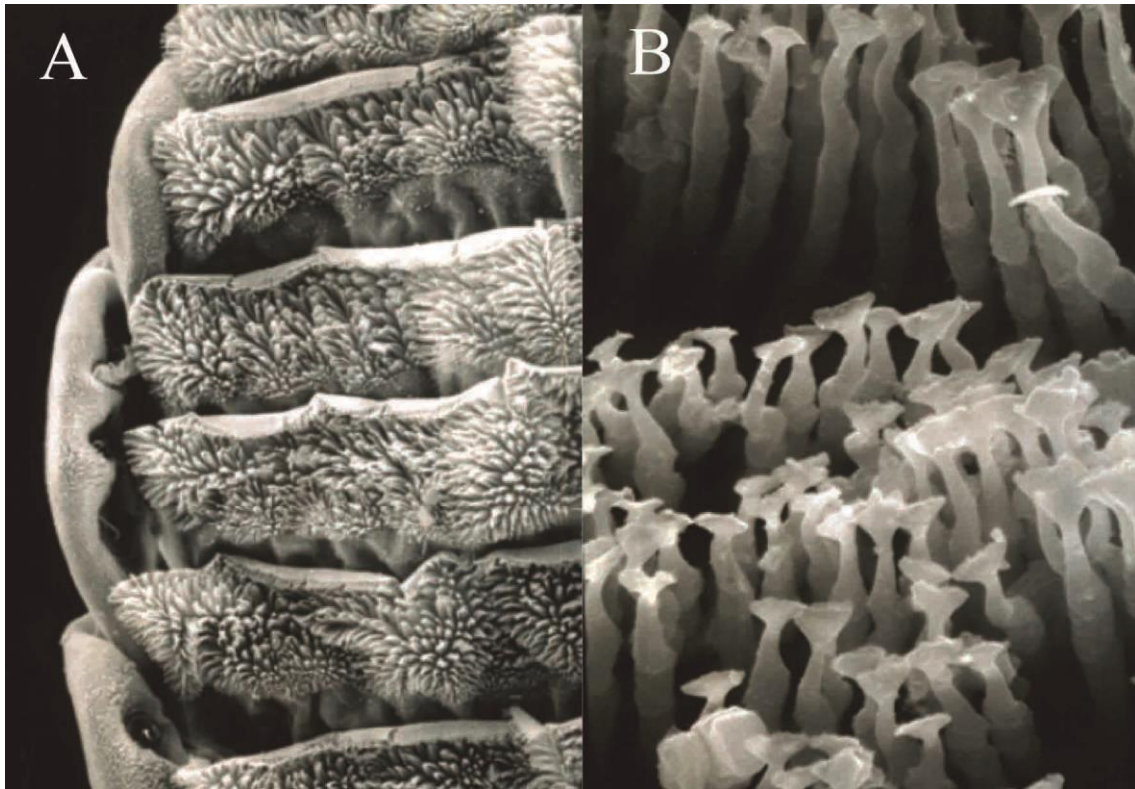
- Irschick, D.J. & Losos, J.B. 1999. Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in caribbean anoles. *The American Naturalist* 154(3): 293–305.
- Knox, A.K., Losos, J.B. & Schneider, C.J. 2001. Adaptive radiation versus intraspecific differentiation: morphological variation in Caribbean *Anolis* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 14(6): 904–909.
- LaBarbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:97–117.
- Leal, M. & Rodriguez-Robles, J.A. 1997. Signalling displays during predator-prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 54(5): 1147–1154.
- Losos, J.B. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Losos, J.B. & Sinervo, B. 1989. The Effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology* 145(1): 23–30.
- Lovern, M.B., McNabb, F.M.A. & Jenssen, T.A. 2001. Developmental effects of testosterone on behavior in male and female green anoles (*Anolis carolinensis*). *Hormones and Behavior* 39(2): 131–143.
- Macrini, T.E., Irschick, D.J. & Losos, J.B. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology* 37(1): 52–58.

- Manning, P.L., Payne, D., Pennicott, J., Barrett, P.M. & Ennos, R.A. 2006. Dinosaur killer claws or climbing crampons? *Biology Letters* 2(1): 110–112.
- Mohr, L.B. 1990. Understanding significance testing. Sage University Paper on Quantitative Applications in the Social Sciences, Newbury Park, CA: Sage.
- Nicholson, K.E. 2002. Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric classification of *Norops* (Beta *Anolis*). *Herpetological Monographs* 1693–120.
- Nicholson, K.E., Glor, R.E., Kolbe, J.J., Larson, A., Blair Hedges, S. & Losos, J.B. 2005. Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography* 32(6): 929–938.
- Olson, C.L. 1974. Comparative robustness of six tests in multivariate analysis of variance. *Journal of the American Statistical Association* 69(348): 894–908.
- Ord, T.J. & Martins, E.P. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour* 71(6): 1411–1429.
- Peattie, A.M. & Full, R.J. 2007. Phylogenetic analysis of the scaling of wet and dry biological fibrillar adhesives. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(47): 18595–18600.
- Pincheira-Donoso, D., Bauer, A.M., Meiri, S. & Uetz, P. 2013. Global taxonomic diversity of living reptiles. *PLoS ONE* 8(3): e59741.
- Pinto, G., Mahler, D.L., Harmon, L.J. & Losos, J.B. 2008. Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland

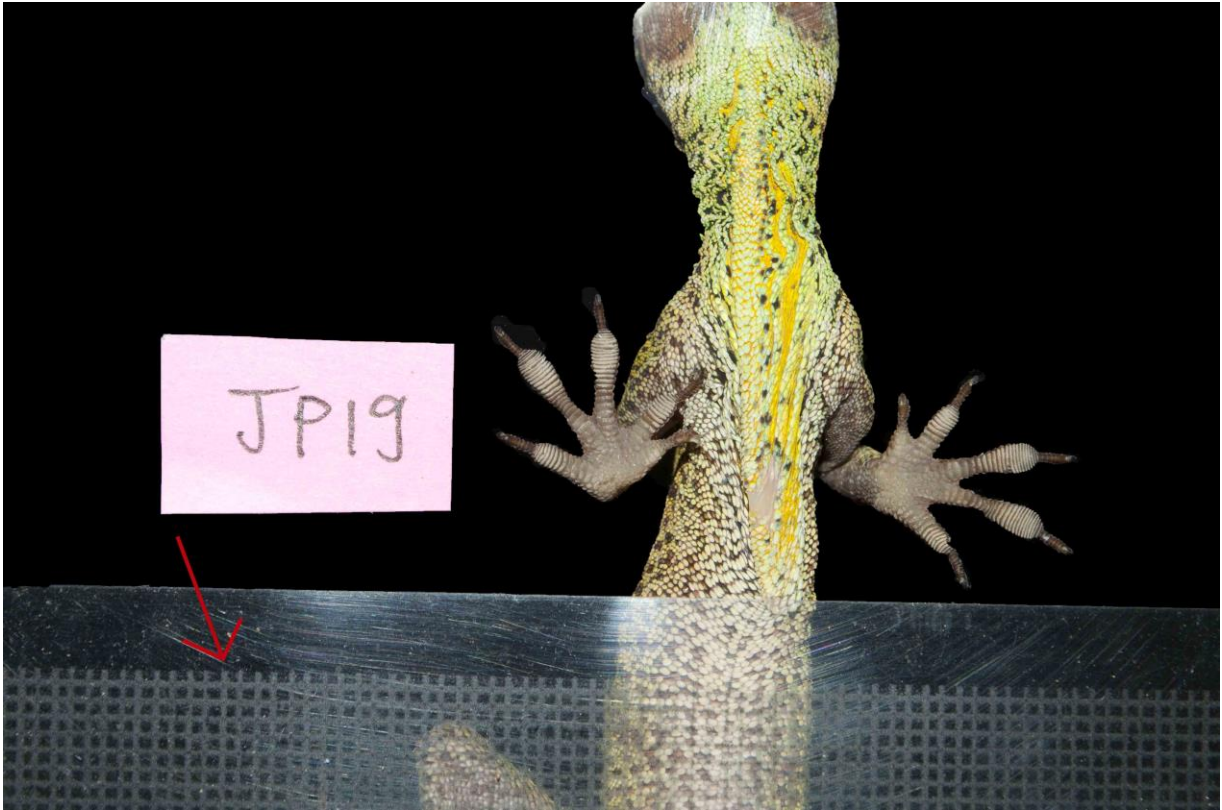
- Anolis* lizards. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 275(1652): 2749–2757.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of anoles. Herpetological Monographs 18(1): 37–89.
- Rhodin, A.G.J. & Miyata, K. (Eds.). 1983. Advances in herpetology and evolutionary biology. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
- Rodríguez-Robles, J.A., Jezkova, T. & García, M.A. 2007. Evolutionary relationships and historical biogeography of *Anolis desechensis* and *Anolis monensis*, two lizards endemic to small islands in the eastern Caribbean Sea. Journal of Biogeography 34(9): 1546–1558.
- Ruibal, R. & Ernst, V. 1965. The structure of the digital setae of lizards. Journal of Morphology 117(3): 271–293.
- Russell, A.P. 1975. A contribution to the functional analysis of the foot of the Tokay, *Gekko gecko* (Reptilia: Gekkonidae). Journal of Zoology 176(4): 437–476.
- Russell, A.P. & Bels, V. 2001. Digital hyperextension in *Anolis sagrei*. Herpetologica 57(1): 58–65.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. Biometry. Freeman and Company, New York.
- Toro, E., Herrel, A., Vanhooydonck, B. & Irschick, D.J. 2003. A biomechanical analysis of intra- and interspecific scaling of jumping and morphology in Caribbean *Anolis* lizards. Journal of Experimental Biology 206(15): 2641–2652.

- Tulli, M.J., Cruz, F.B., Herrel, A., Vanhooydonck, B. & Abdala, V. 2009. The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology* 112(5): 379–392.
- Uetz, P. 2010. The original descriptions of reptiles 6859–68.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Zani, P.A. & Espósito, M.C. 2002. Life in shade: the ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. *Copeia* 2002(2): 275–286.
- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S., Espósito, M.C. & Montgomery, W.L. 2001. Life on the leaf litter: The ecology of *Anolis nitens tandai* in the brazilian Amazon. *Copeia* 2001(2): 401–412.
- Williams, E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. En: evolutionary biology (T. Dobzhansky, M. Hecht & W. Steere, eds.) pp. 47–89. Springer US.
- Williams, E.E. & Peterson, J.A. 1982. Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards. *Science (New York, N.Y.)* 215(4539): 1509–1511.
- Zani, P.A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology* 13(2): 316–325.
- Zani, P.A. 2001. Clinging performance of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica* 57(4): 423–432.

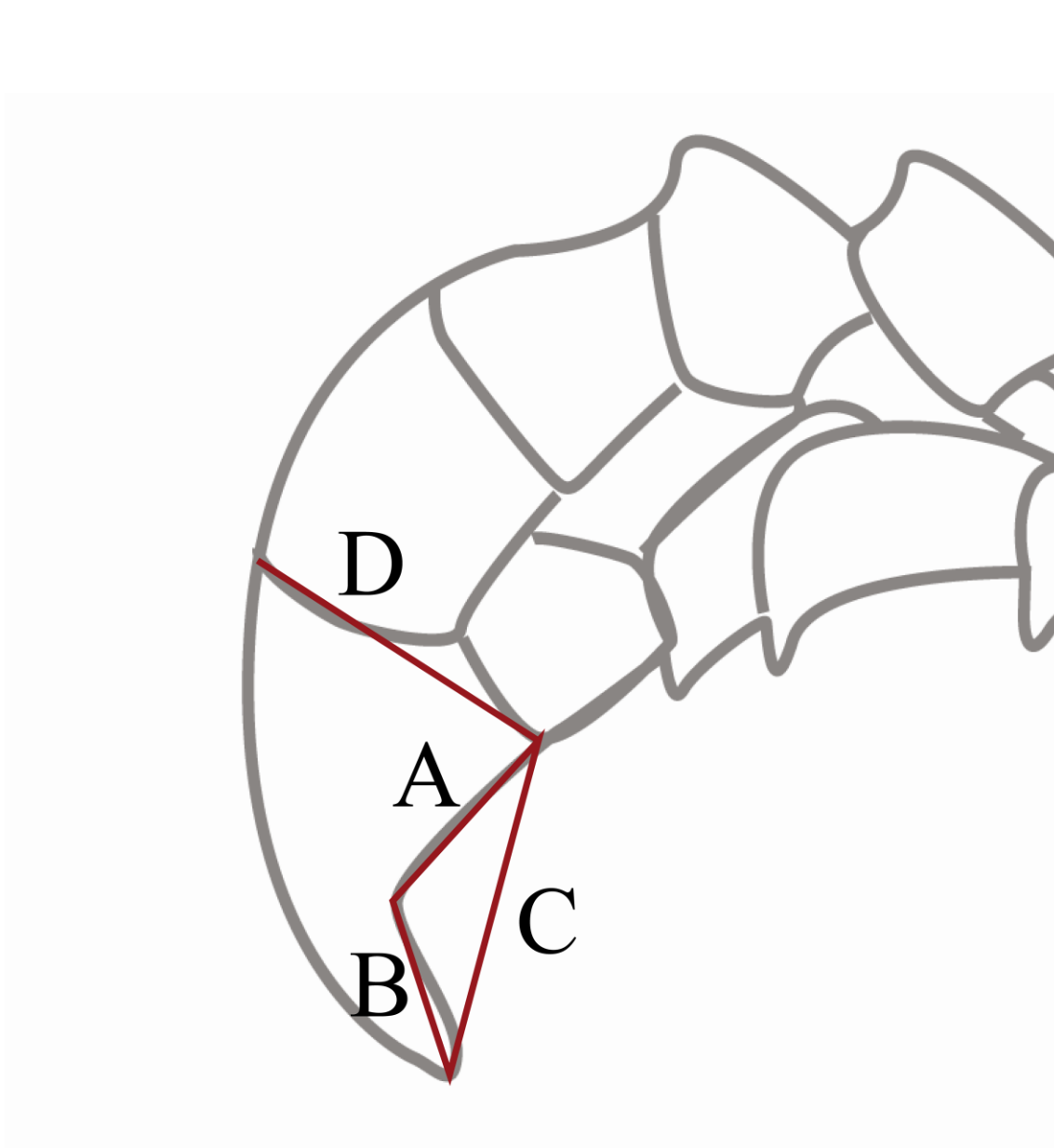
## 9. FIGURAS



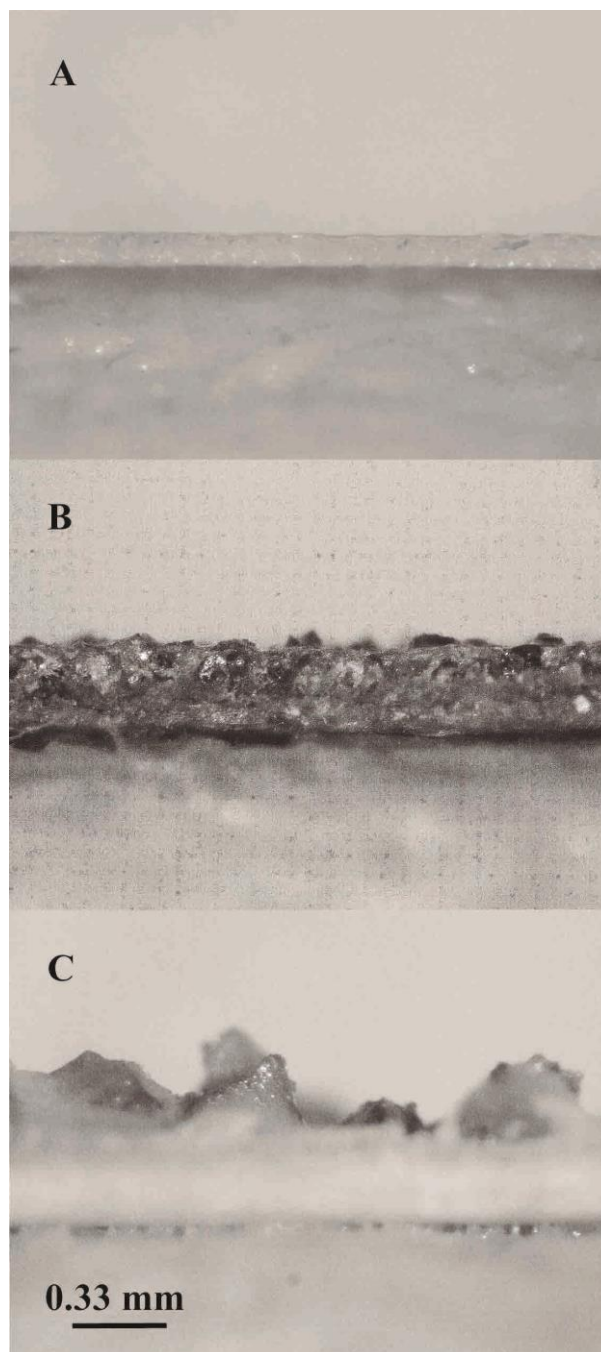
**Figura 1.** Estructuras microscópicas que componen las lamelas: A) setas, B) “spatulae”  
Tomado de Losos (2009).



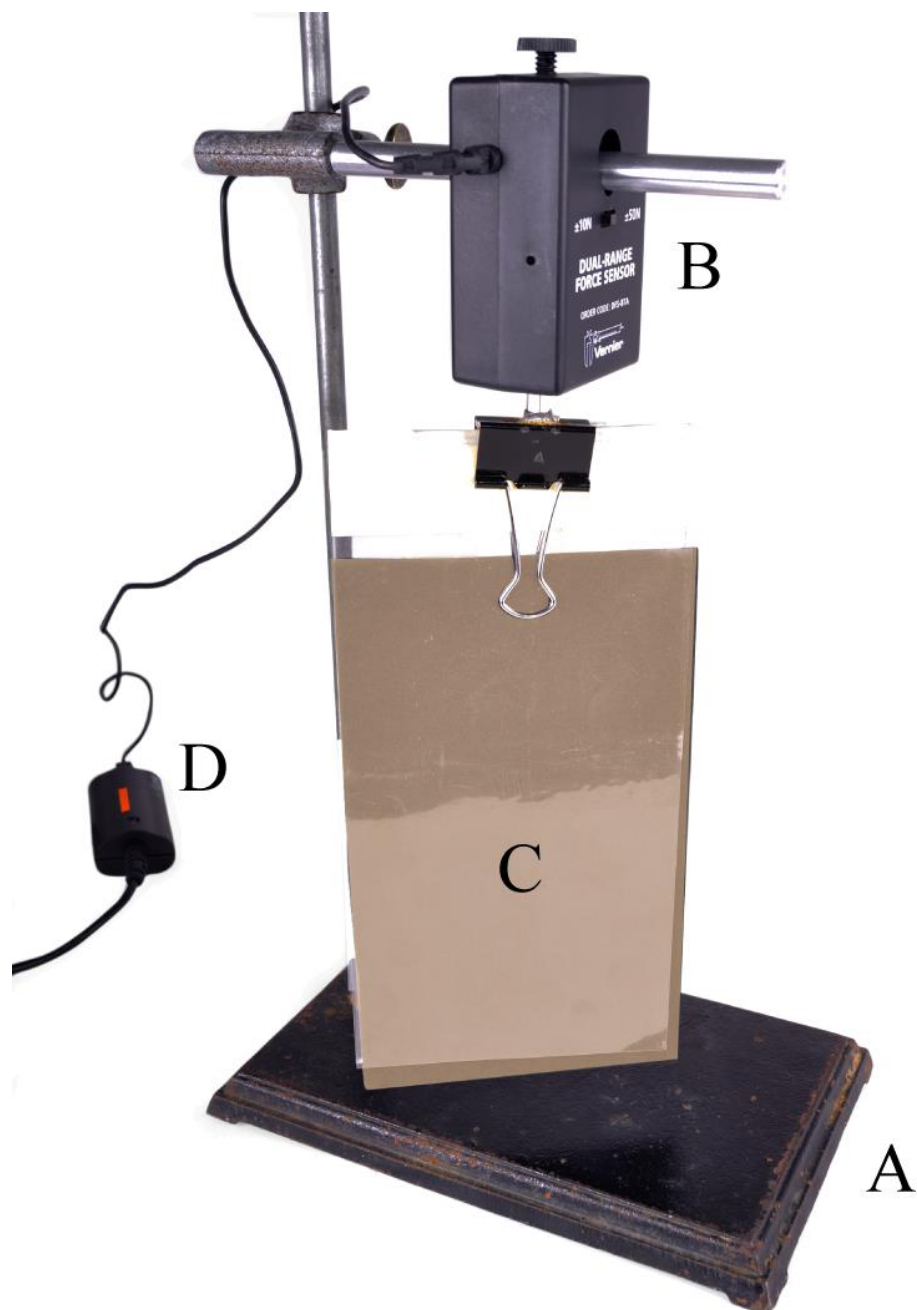
**Figura 2.** Cuadrícula de 1 mm<sup>2</sup> de escala usada en la medición del área de la almohadilla y en la morfología de la garra. La flecha señala la cuadrícula. La etiqueta a la izquierda señala el código asignado a la lagartija.



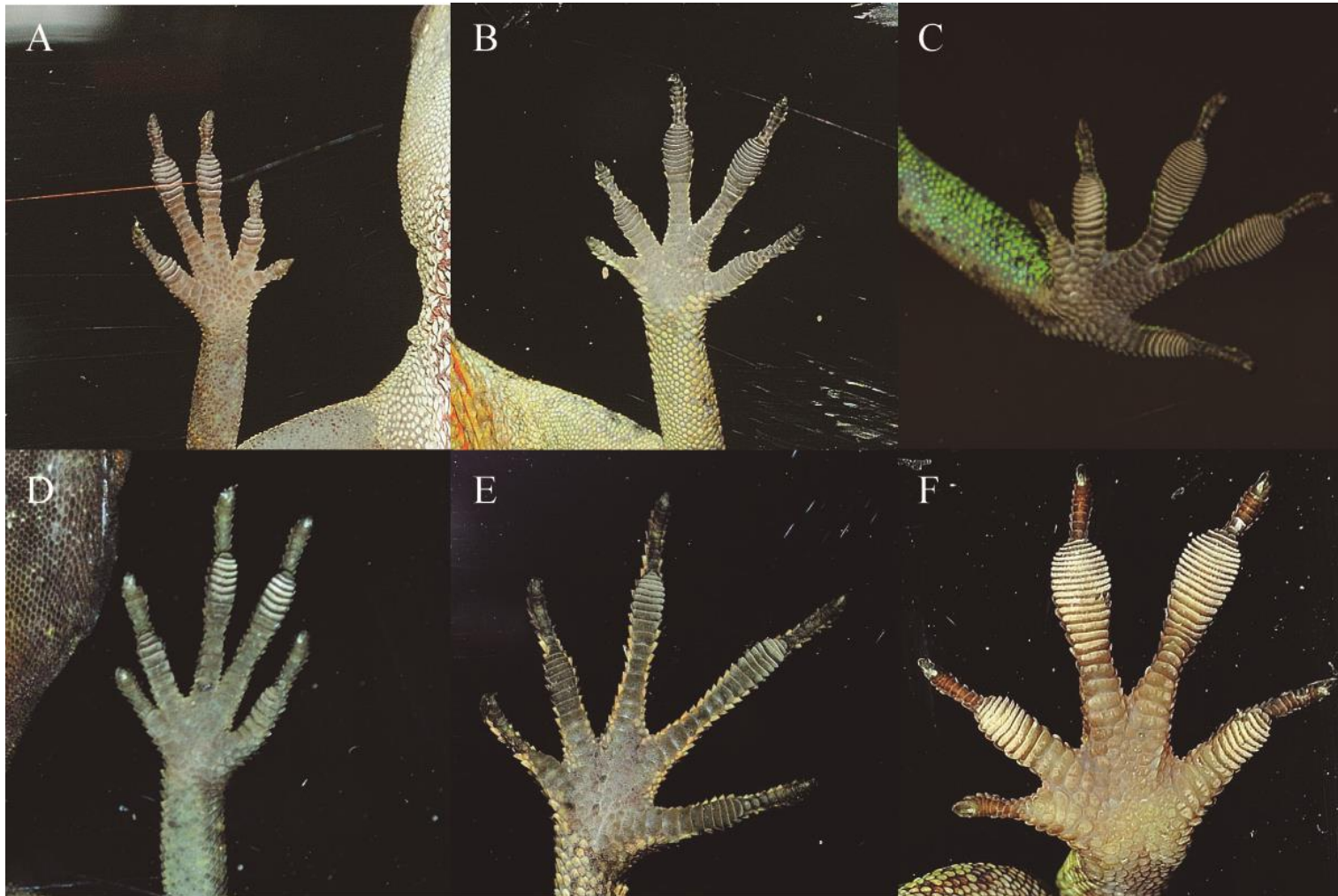
**Figura 3.** Mediciones de la garra. A) Distancia desde la base-mitad, B) distancia mitad-punta, C) cuerda entre la punta de la garra y mitad y D) altura de la garra. Largo de la garra = A+B. Curvatura de la garra =  $57.296 * (2 * \arcsen(((2 * A^2 * B^2) + (2 * A^2 * C^2) + (2 * B^2 * C^2) - A^4 - B^4 - C^4) / (2 * A * B)))$ .



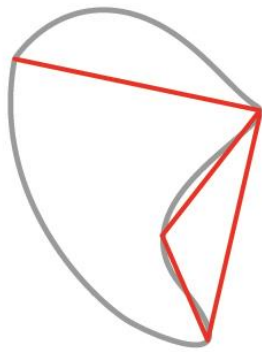
**Figura 4.** Magnificación 5x de sustratos probados. A) acetato, B) lija de agua y C) lija de madera.



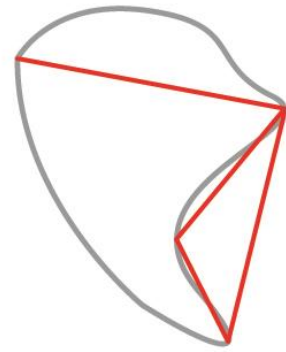
**Figura 5.** Sensor de fuerzas. A) Soporte universal, B) sensor dual de fuerzas, C) sustrato probado) y D) Registrador de datos conectado a la computadora.



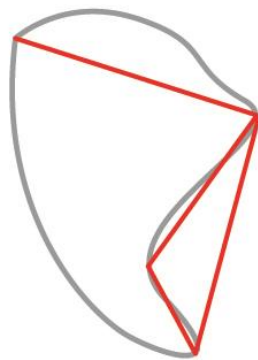
**Figura 6.** Almohadillas adherentes de las seis especies que habitan en el PNY. A) *A. fuscoauratus*, B) *A. ortonii*, C) *A. punctatus*, D) *A. trachyderma*, E) *A. scyphus* y F) *A. transversalis*. *Anolis trachyderma* y *Anolis scyphus* no fueron usados en los análisis.



*A. fuscoauratus*



*A. ortonii*

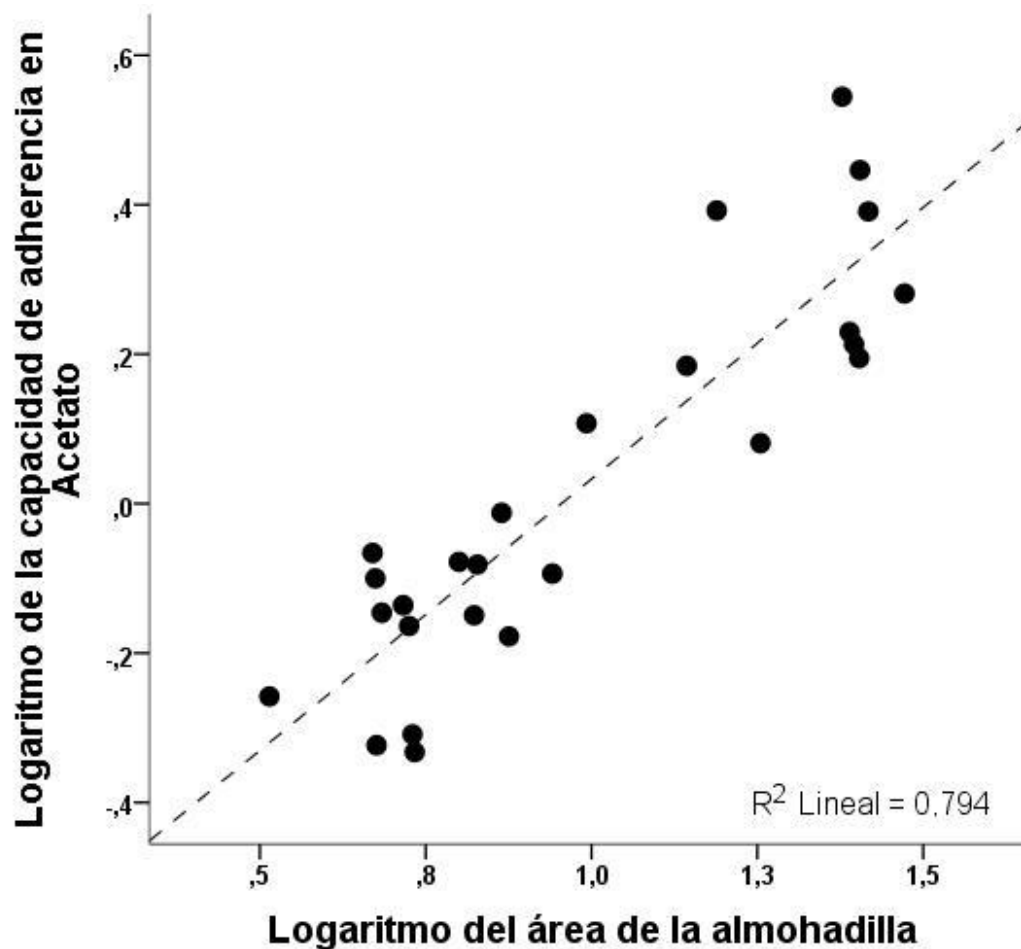


*A. punctatus*

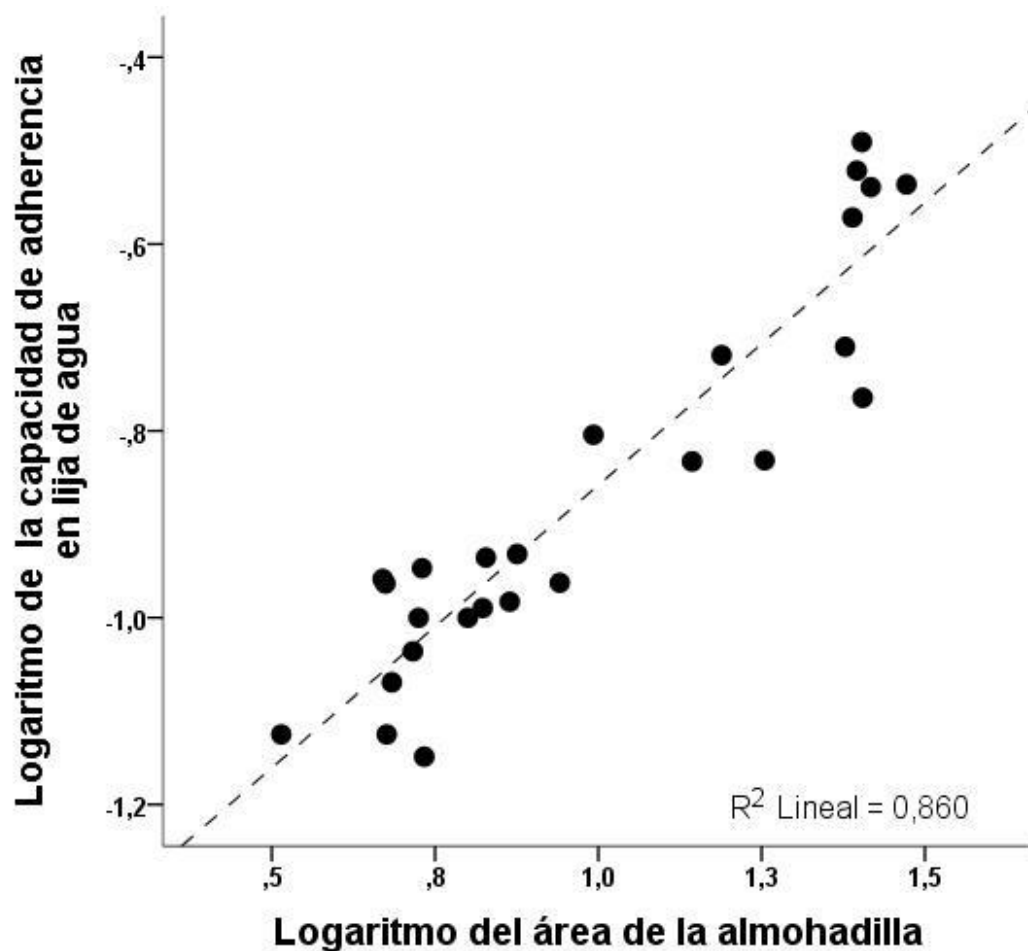


*A. transversalis*

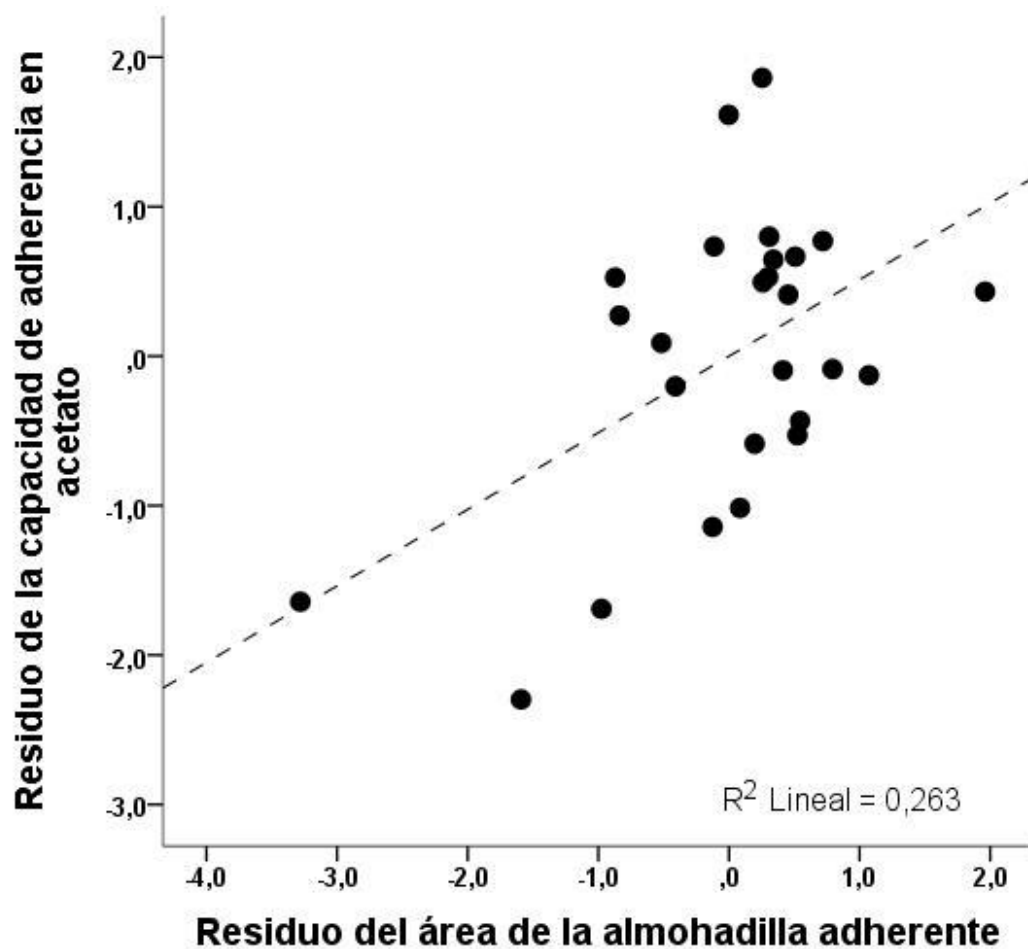
**Figura 7.** Morfología de la garra del cuarto dedo de la pata frontal izquierda. Las líneas marcan la geometría de la garra y se encuentran unidos en los puntos desde donde se tomaron las mediciones de cada individuo. A pesar de existir diferencias entre las garras, éstas no son significativas.



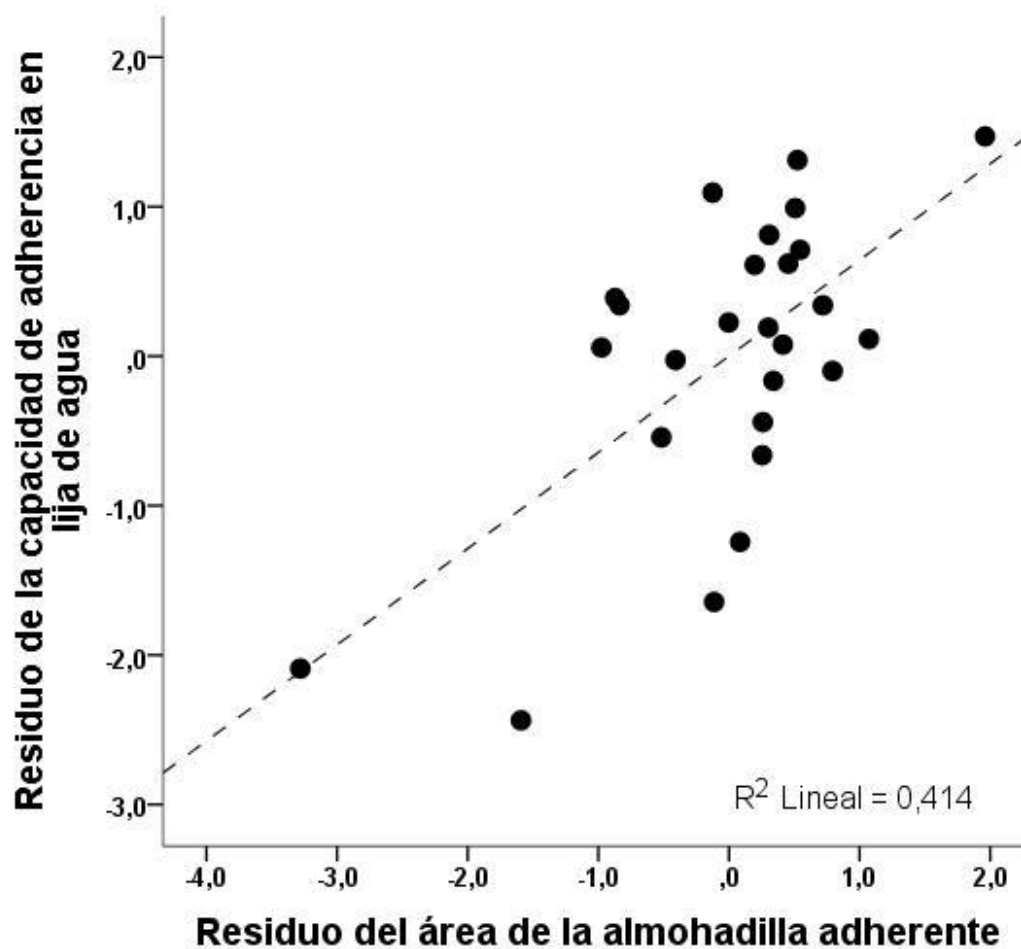
**Figura 8.** Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo del área de la almohadilla adherente vs. logaritmo de la capacidad de adherencia en acetato en 26 individuos de las cuatro especies de *Anolis* estudiadas. La ecuación de la recta es:  $Y = 0.727x - 0.639 \pm 0.117$ . El modelo resultante es altamente significativo:  $F_{1,24} = 92.243$ ,  $P < 0.001^{**}$ .



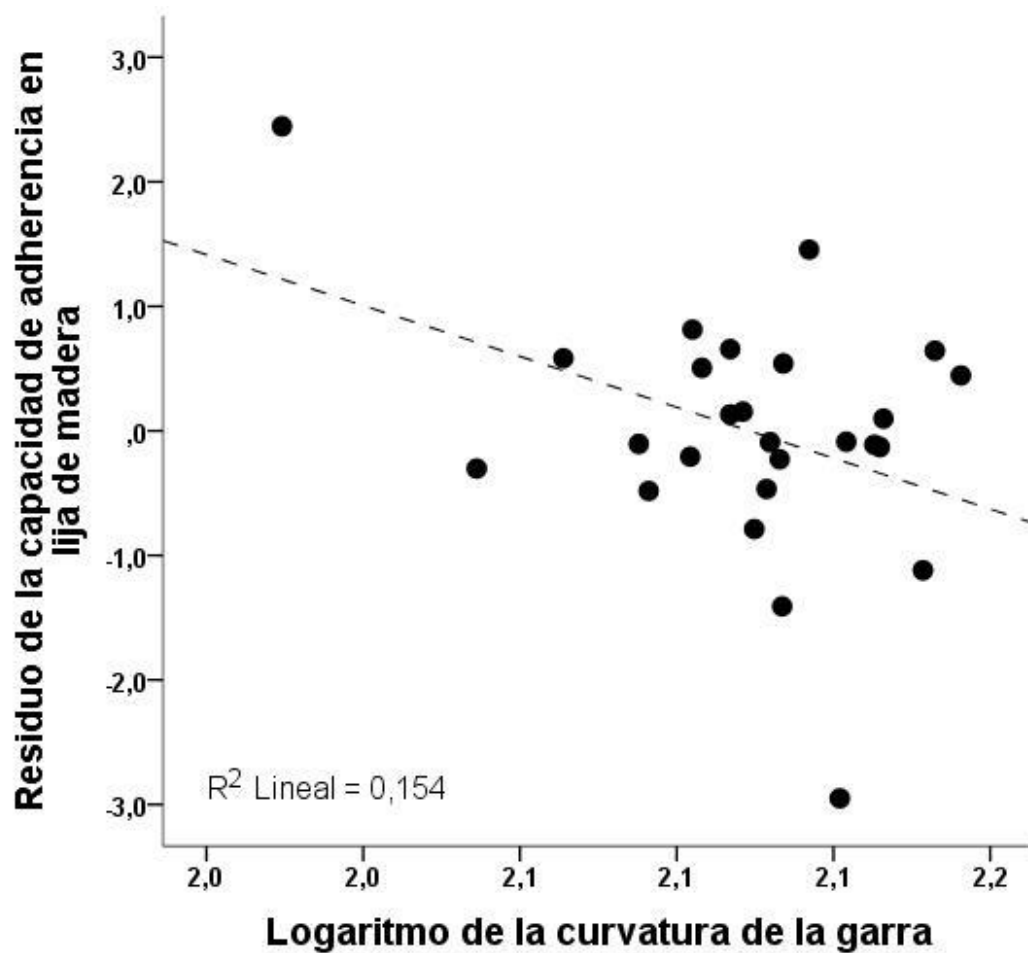
**Figura 9.** Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo del área de la almohadilla adherente vs. logaritmo de la capacidad de adherencia en lija de agua en 26 individuos de las cuatro especies de *Anolis* estudiadas. La ecuación de la recta es:  $Y = 0.605x + 1.463 \pm 0.077$ . El modelo resultante es altamente significativo:  $F_{1,24} = 147.657$ ,  $P < 0.001^{**}$ .



**Figura 10.** Gráfica de dispersión de puntos del residuo del área de la almohadilla adherente vs. residuo de la capacidad de adherencia en acetato en 26 individuos de las cuatro especies de *Anolis* estudiadas. La ecuación de la recta es:  $Y = 0.512x + 1.097 \text{ E } -15$ . El modelo resultante es altamente significativo:  $F_{1,24} = 8.543$ ,  $P = 0.007^{**}$ .



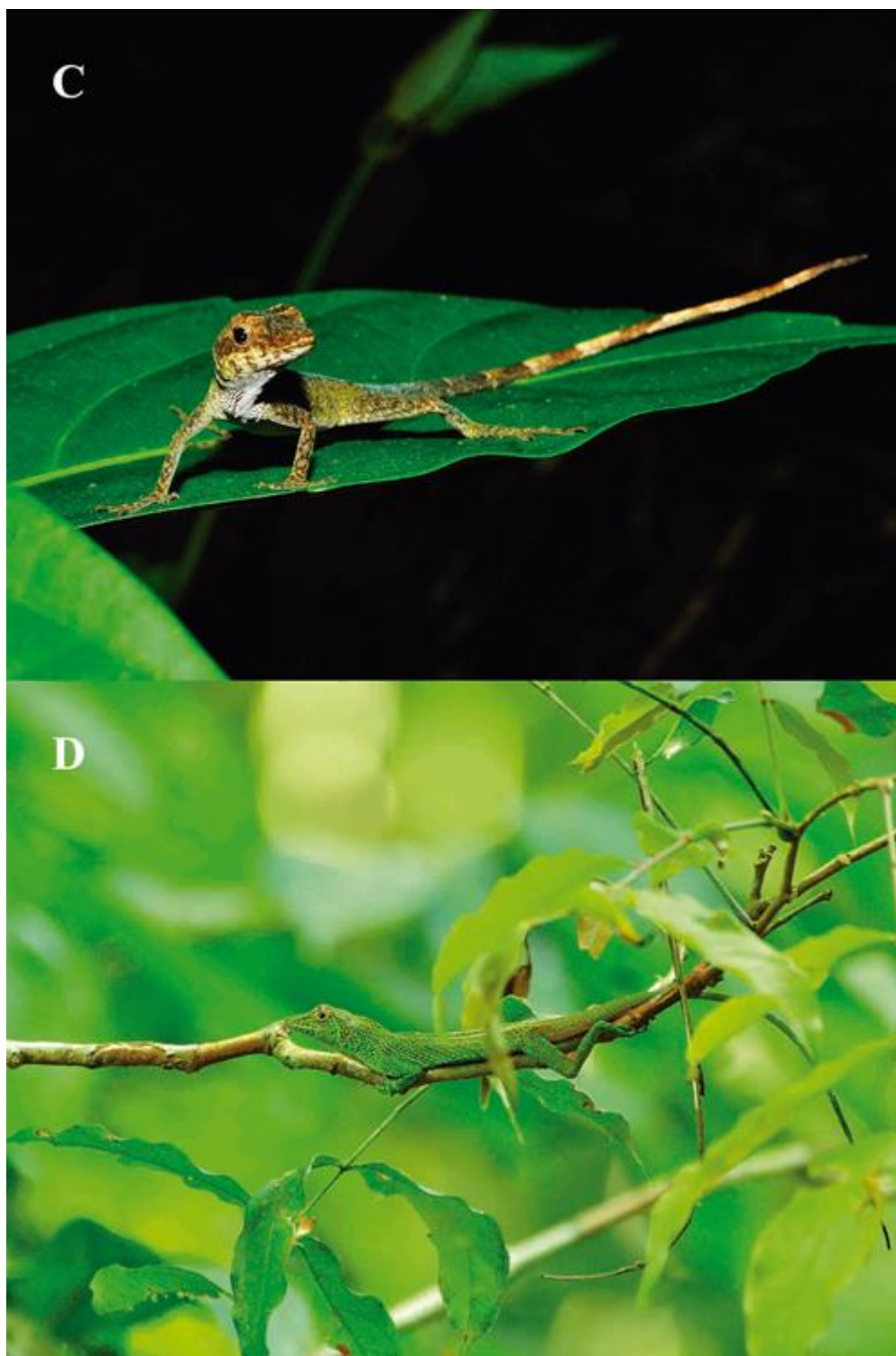
**Figura 11.** Gráfica de dispersión de puntos residuo del área de la almohadilla adherente vs. residuo de la capacidad de adherencia en lija de agua en 26 individuos de las cuatro especies de *Anolis* estudiadas. La ecuación de la recta es:  $Y = 0.644x + 3.185 \text{ E } -15$ . El modelo resultante es altamente significativo:  $F_{1,24} = 16.966$ ,  $P < 0.001^{**}$ .



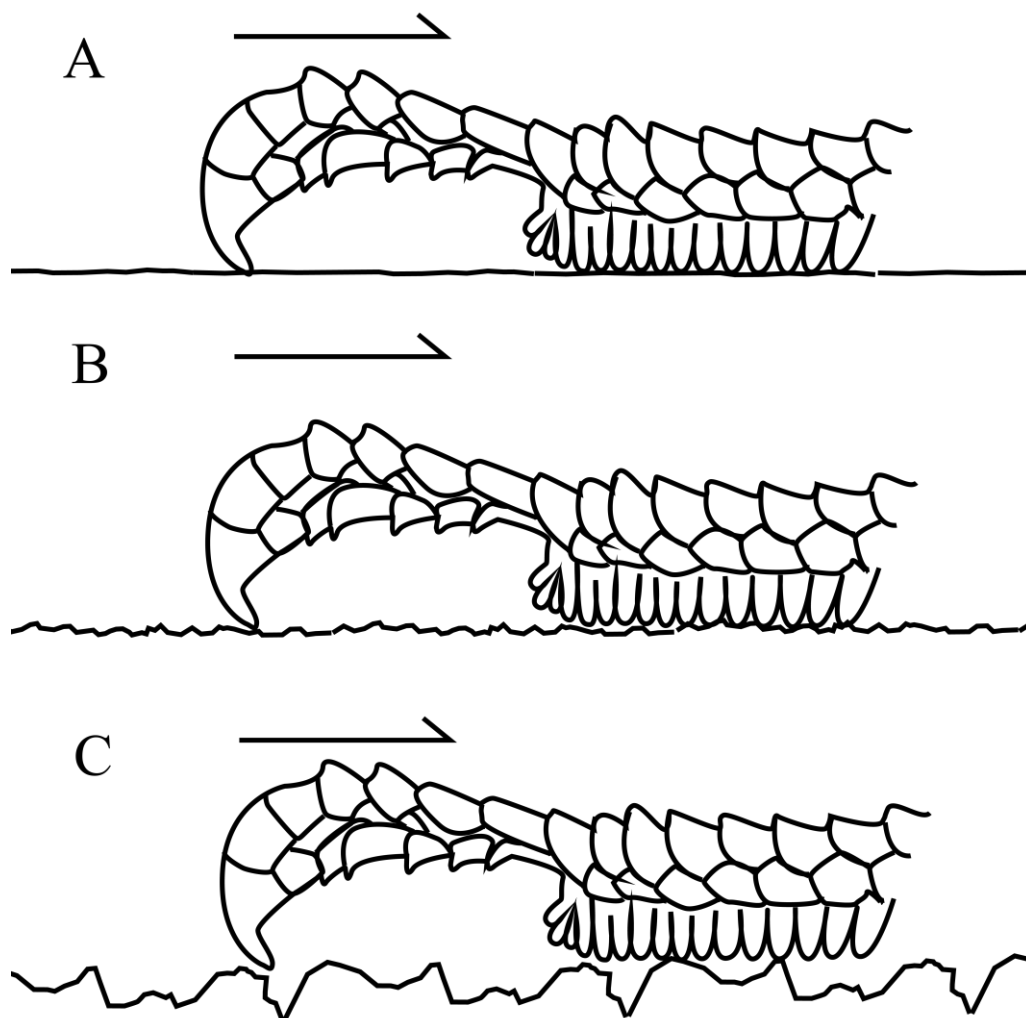
**Figura 12.** Gráfica de dispersión de puntos del logaritmo de la curvatura de la garra vs. el residuo de la capacidad de adherencia en lija de madera en 26 individuos de las cuatro especies de *Anolis* estudiadas. La ecuación de la recta es:  $Y = -0.392x + 17.341$ . El modelo resultante es altamente significativo:  $F_{1,24} = 4.368$ ,  $P = 0.047^*$ .



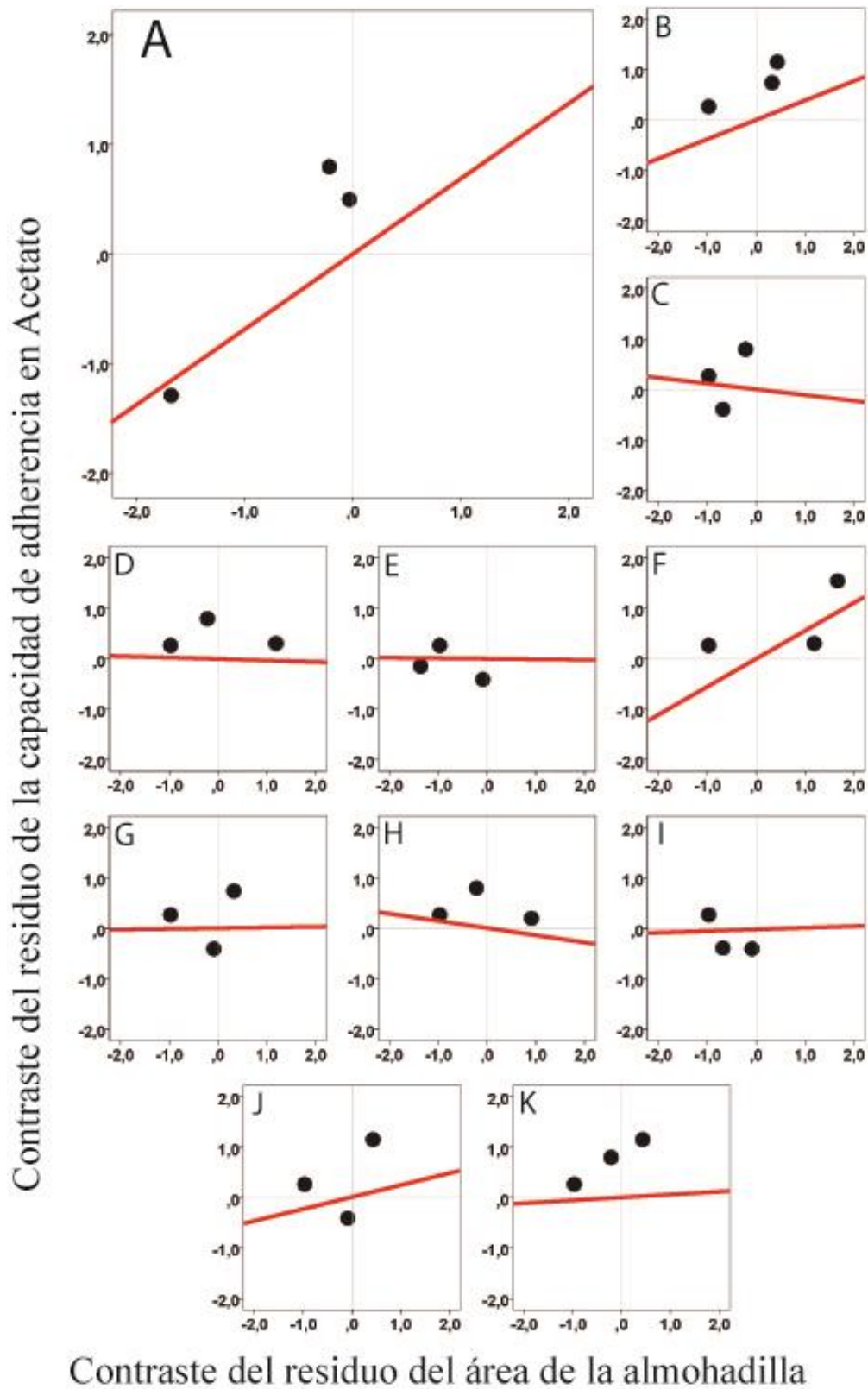
**Figura 13.** Distintas perchas disponibles dentro de la ECY. A) y B) *Anolis ortonii*, C) *Anolis fuscoauratus* y D) *Anolis punctatus*.



**Continuación Figura 13.** Distintas perchas disponibles dentro de la ECY. A) y B) *Anolis ortonii*, C) *Anolis fuscoauratus* y D) *Anolis punctatus*.



**Figura 14.** Mecanismo de adherencia en tres distintos sustratos. La flecha indica la dirección hacia donde fueron haladas durante las pruebas. A) Acetato. La garra no puede engancharse al sustrato, mientras que la almohadilla se encuentra totalmente asentada. B) Lija de agua. La almohadilla se asienta parcialmente sobre el sustrato, mientras que la garra se engancha pero con muy poca fuerza. C) Lija de Madera. La garra se engancha constantemente en las irregularidades, mientras que la almohadilla tiene muy pocos puntos de contacto para adherirse.



**Figura 15.** Regresiones lineales de los Contrastes Independientes. Todas las regresiones realizadas han sido forzadas a pasar por el origen (línea de tendencia) (Garland *et al.*, 1992).

A) indica la regresión de las cuatro especies de este estudio: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. punctatus* y *A. transversalis*. B – K) son regresiones lineales realizadas al azar entre las cuatro especies amazónicas y 12 especies que habitan en el Caribe: *A. cristatellus*, *A. lineatopus*, *A. garmani*, *A. equestris*, *A. evermanni*, *A. distichus*, *A. pulchellus* y *A. valencianni* (tomadas de Elstrott & Irschick, 2004), y *A. sagrei*, *A. carolinensis*, *A. leachi* y *A. grahami* (tomadas de Irschick *et al.*, 1996). Las ecuaciones de cada regresión y el ajuste del modelo se resumen a continuación: A)  $Y = 0.689 x$ ;  $F_{1,2} = 2.313$ ;  $P = 0.268^{NS}$ . B)  $Y = 0.385 x$ ;  $F_{1,2} = 0.209$ ;  $P = 0.692^{NS}$ . C)  $Y = -0.112 x$ ;  $F_{1,2} = 0.044$ ;  $P = 0.854^{NS}$ . D)  $Y = -0.028 x$ ;  $F_{1,2} = 0.005$ ;  $P = 0.951^{NS}$ . E)  $Y = -0.007 x$ ;  $F_{1,2} = 0.001$ ;  $P = 0.975^{NS}$ . F)  $Y = 0.522 x$ ;  $F_{1,2} = 2.434$ ;  $P = 0.259^{NS}$ . G)  $Y = 0.016 x$ ;  $F_{1,2} = 0.001$ ;  $P = 0.982^{NS}$ . H)  $Y = -0.139 x$ ;  $F_{1,2} = 0.099$ ;  $P = 0.782^{NS}$ . I)  $Y = 0.032 x$ ;  $F_{1,2} = 0.007$ ;  $P = 0.940^{NS}$ . J)  $Y = 0.239 x$ ;  $F_{1,2} = 0.087$ ;  $P = 0.796^{NS}$ . K)  $Y = 0.054 x$ ;  $F_{1,2} = 0.003$ ;  $P = 0.959^{NS}$ .  $Y$  indica el residuo de la capacidad de adherencia en el Acetato, mientras que  $x$  indica residuo del área del almohadilla adherente.

**10. TABLAS**

**Tabla 1.** Resultados del ANOVA analizando efectos del sexo. No se obtuvieron datos de *Anolis punctatus* debido al bajo número de especímenes colectados. El valor de n indica el número de individuos que se analizaron.

VARIABLES ANALIZADAS	<i>A. fuscoauratus</i> (n=8) ♂ = 5 ♀ = 3	<i>A. ortonii</i> (n=8) ♂ = 4 ♀ = 4	<i>A. transversalis</i> (n=8) ♂ = 4 ♀ = 4
Área relativa toepad	0.088 <sup>NS</sup>	0.548 <sup>NS</sup>	0.906 <sup>NS</sup>
Altura relativa Garra	0.731 <sup>NS</sup>	0.929 <sup>NS</sup>	0.578 <sup>NS</sup>
Longitud relativa Garra	0.382 <sup>NS</sup>	0.869 <sup>NS</sup>	0.538 <sup>NS</sup>
Fuerza relativa acetato	0.061 <sup>NS</sup>	0.356 <sup>NS</sup>	0.764 <sup>NS</sup>
Fuerza relativa lija de agua	0.287 <sup>NS</sup>	0.338 <sup>NS</sup>	0.727 <sup>NS</sup>
Fuerza relativa lija de madera	0.275 <sup>NS</sup>	0.18 <sup>NS</sup>	0.212 <sup>NS</sup>
Curvatura garra	0.547 <sup>NS</sup>	0.295 <sup>NS</sup>	0.794 <sup>NS</sup>

NS no significativo.

**Tabla 2.** Resultado de análisis de Correlaciones entre el logaritmo de las variables morfológicas y de adherencia, y el logaritmo de la masa de las cuatro especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní.

<b>Variable</b>	<b>Coefficiente Correlación con respecto a la masa <i>r</i> (24)</b>	<b><i>P</i>*</b>
Área Almohadilla adherente	0.926	0.000**
Altura de la garra	0.914	0.000**
Longitud de la garra de la garra	0.878	0.000**
Curvatura de la garra	0.334	0.096 <i>NS</i>
Capacidad de adherencia Acetato	0.853	0.000**
Capacidad de adherencia en lija de agua	0.874	0.000**
Capacidad de adherencia en lija de madera	0.918	0.000**

\*\* Altamente significativo y *NS* no significativo.

*r* es el coeficiente de correlación.

Correlaciones con 24 grados de libertad.

**Tabla 3.** Resultados del análisis de conglomerados realizado entre los sustratos naturales y los sustratos estándar probados. El número de picos de fuerza y la fuerza máxima están expresados como la media de las cinco pruebas realizadas en cada sustrato. 1 significa sustrato liso, 2 significa sustrato ligeramente rugoso y 3 significa sustrato muy rugoso.

Sustrato	Número de picos de Fuerza	Fuerza Máxima	Conglomerado al que pertenece
Acetato	10.2 ± 1.09	0.13 ± 0.01	1
Lija de Agua	46 ± 3.16	0.58 ± 0.06	2
Lija de Madera	51.2 ± 5.40	2.25 ± 0.50	3
Sustrato 1	47.8 ± 6.94	0.60 ± 0.11	2
Sustrato 2	60.2 ± 4.32	1.30 ± 0.13	2
Sustrato 3	39.6 ± 3.65	1.33 ± 0.44	3
Sustrato 4	50.2 ± 4.76	1.78 ± 0.54	3
Sustrato 5	61 ± 7.58	0.98 ± 0.27	2
Sustrato 6	50 ± 3.32	0.52 ± 0.08	2
Sustrato 7	62 ± 4.06	0.49 ± 0.08	2

**Tabla 4.** Datos morfológicos de las cuatro especies de *Anolis* del PNY, altura de percha y fuerzas de adherencia obtenidas en los tres sustratos. Los valores de los datos son las medias para cada especie ( $\pm$  error estándar).

<b>Especie</b>	<b>N</b>	<b>Altura de la percha (m)</b>	<b>Masa (g)</b>	<b>Área Almohadilla (mm<sup>2</sup>)</b>	<b>Curvatura Garra</b>	<b>Fuerzas acetato (N)</b>	<b>Fuerzas lija agua (N)</b>	<b>Fuerzas lija madera (N)</b>
<i>A. fuscoauratus</i>	8	2.66 $\pm$ 1.87	1.25 $\pm$ 0.1	5.29 $\pm$ 0.46	135.47 $\pm$ 2.18	0.68 $\pm$ 0.04	0.1 $\pm$ 0.01	0.16 $\pm$ 0.02
<i>A. ortonii</i>	8	2.39 $\pm$ 1.52	1.33 $\pm$ 0.18	6.78 $\pm$ 0.63	127.78 $\pm$ 6.86	0.8 $\pm$ 0.09	0.1 $\pm$ 0.01	0.21 $\pm$ 0.02
<i>A. punctatus</i>	2	2.62 $\pm$ 0.81	7.95 $\pm$ 0.75	25.76 $\pm$ 0.37	146.04 $\pm$ 0.49	2.63 $\pm$ 0.17	0.23 $\pm$ 0.06	0.76 $\pm$ 0.03
<i>A. transversalis</i>	8	3.08 $\pm$ 1.25	6.37 $\pm$ 0.68	21.94 $\pm$ 1.94	134.15 $\pm$ 4.42	1.94 $\pm$ 0.26	0.23 $\pm$ 0.03	0.67 $\pm$ 0.07

**Tabla 5.** Pruebas Post Hoc DMS realizada en base a los resultados obtenidos del MANOVA, para siete variables morfológicas. Los

“\*” indican que existen diferencias significativas entre las especies comparadas.

### Comparaciones múltiples

Variable dependiente			Diferencia de medias (I-J)	Error estandar.	Sig.	Intervalo de confianza 95%		
						Límite inferior	Límite superior	
Residuo área de la almohadilla adherente	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	-.8640081	.48003086	.086	-1.8595311	.1315150
			<i>transversalis</i>	-.7818001	.48003086	.118	-1.7773232	.2137230
			<i>punctatus</i>	-.7613771	.75899543	.327	-2.3354373	.8126831
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	.8640081	.48003086	.086	-.1315150	1.8595311
			<i>transversalis</i>	.0822080	.48003086	.866	-.9133151	1.0777310
			<i>punctatus</i>	.1026310	.75899543	.894	-1.4714292	1.6766912
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	.7818001	.48003086	.118	-.2137230	1.7773232
			<i>ortonii</i>	-.0822080	.48003086	.866	-1.0777310	.9133151
			<i>punctatus</i>	.0204230	.75899543	.979	-1.5536372	1.5944832
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	.7613771	.75899543	.327	-.8126831	2.3354373
			<i>ortonii</i>	-.1026310	.75899543	.894	-1.6766912	1.4714292
			<i>transversalis</i>	-.0204230	.75899543	.979	-1.5944832	1.5536372
Residuo de la altura de la garra	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	.1762293	.47901719	.716	-.8171916	1.1696501
			<i>transversalis</i>	.5437189	.47901719	.269	-.4497020	1.5371397
			<i>punctatus</i>	-.9413622	.75739268	.227	-2.5120985	.6293741
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.1762293	.47901719	.716	-1.1696501	.8171916
			<i>transversalis</i>	.3674896	.47901719	.451	-.6259312	1.3609105
			<i>punctatus</i>	-1.1175915	.75739268	.154	-2.6883278	.4531448
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.5437189	.47901719	.269	-1.5371397	.4497020
<i>ortonii</i>	-.3674896		.47901719	.451	-1.3609105	.6259312		

**Comparaciones múltiples**

Variable dependiente				Diferencia de medias (I-J)	Error estandar.	Sig.	Intervalo de confianza 95%		
							Límite inferior	Límite superior	
		<i>punctatus</i>	<i>punctatus</i>	-1.4850811	.75739268	.063	-3.0558174	.0856552	
			<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	.9413622	.75739268	.227	-.6293741	2.5120985
			<i>ortonii</i>	1.1175915	.75739268	.154	-.4531448	2.6883278	
			<i>transversalis</i>	1.4850811	.75739268	.063	-.0856552	3.0558174	
Residuo de la longitud de la garra	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	.8242474	.49030550	.107	-.1925840	1.8410787	
			<i>transversalis</i>	.5634241	.49030550	.263	-.4534073	1.5802554	
			<i>punctatus</i>	.4093782	.77524106	.603	-1.1983734	2.0171297	
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.8242474	.49030550	.107	-1.8410787	.1925840	
			<i>transversalis</i>	-.2608233	.49030550	.600	-1.2776547	.7560081	
			<i>punctatus</i>	-.4148692	.77524106	.598	-2.0226208	1.1928823	
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.5634241	.49030550	.263	-1.5802554	.4534073	
			<i>ortonii</i>	.2608233	.49030550	.600	-.7560081	1.2776547	
			<i>punctatus</i>	-.1540459	.77524106	.844	-1.7617975	1.4537057	
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.4093782	.77524106	.603	-2.0171297	1.1983734	
			<i>ortonii</i>	.4148692	.77524106	.598	-1.1928823	2.0226208	
			<i>transversalis</i>	.1540459	.77524106	.844	-1.4537057	1.7617975	
Logaritmo de la curvatura de la garra	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	.0296	.02329	.216	-.0187	.0779	
			<i>transversalis</i>	.0055	.02329	.815	-.0428	.0538	
			<i>punctatus</i>	-.0330	.03682	.379	-.1094	.0433	
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.0296	.02329	.216	-.0779	.0187	
			<i>transversalis</i>	-.0241	.02329	.311	-.0724	.0242	
			<i>punctatus</i>	-.0627	.03682	.103	-.1390	.0137	
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.0055	.02329	.815	-.0538	.0428	
<i>ortonii</i>	.0241		.02329	.311	-.0242	.0724			

**Comparaciones múltiples**

Variable dependiente			Diferencia de medias (I-J)	Error estandar.	Sig.	Intervalo de confianza 95%		
						Límite inferior	Límite superior	
		<i>punctatus</i>	-.0385	.03682	.307	-.1149	.0378	
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	.0330	.03682	.379	-.0433	.1094
			<i>ortonii</i>	.0627	.03682	.103	-.0137	.1390
			<i>transversalis</i>	.0385	.03682	.307	-.0378	.1149
Logaritmo del área de la almohadilla adherente	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	-.1070	.05483	.064	-.2207	.0067
			<i>transversalis</i>	-,6162*	.05483	.000	-.7299	-.5025
			<i>punctatus</i>	-,6990*	.08670	.000	-.8788	-.5192
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	.1070	.05483	.064	-.0067	.2207
			<i>transversalis</i>	-,5092*	.05483	.000	-.6229	-.3955
			<i>punctatus</i>	-,5921*	.08670	.000	-.7718	-.4123
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	,6162*	.05483	.000	.5025	.7299
			<i>ortonii</i>	,5092*	.05483	.000	.3955	.6229
			<i>punctatus</i>	-.0829	.08670	.350	-.2626	.0969
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	,6990*	.08670	.000	.5192	.8788
			<i>ortonii</i>	,5921*	.08670	.000	.4123	.7718
			<i>transversalis</i>	.0829	.08670	.350	-.0969	.2626
Logaritmo de la altura de la garra	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	.0085	.03964	.832	-.0737	.0908
			<i>transversalis</i>	-,2051*	.03964	.000	-.2873	-.1229
			<i>punctatus</i>	-,3308*	.06268	.000	-.4608	-.2008
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.0085	.03964	.832	-.0908	.0737
			<i>transversalis</i>	-,2137*	.03964	.000	-.2959	-.1314
			<i>punctatus</i>	-,3393*	.06268	.000	-.4693	-.2093
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	,2051*	.03964	.000	.1229	.2873

**Comparaciones múltiples**

Variable dependiente			Diferencia de medias (I-J)	Error estandar.	Sig.	Intervalo de confianza 95%		
						Límite inferior	Límite superior	
		<i>ortonii</i>	<i>ortonii</i>	,2137*	.03964	.000	.1314	.2959
			<i>punctatus</i>	-.1257	.06268	.057	-.2557	.0043
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	,3308*	.06268	.000	.2008	.4608
			<i>ortonii</i>	,3393*	.06268	.000	.2093	.4693
			<i>transversalis</i>	.1257	.06268	.057	-.0043	.2557
Logaritmo de la longitud de la garra	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortoni</i>	.0627	.05014	.224	-.0413	.1667
			<i>transversalis</i>	-,2133*	.05014	.000	-.3173	-.1093
			<i>punctatus</i>	-,2673*	.07928	.003	-.4317	-.1029
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	-.0627	.05014	.224	-.1667	.0413
			<i>transversalis</i>	-,2759*	.05014	.000	-.3799	-.1720
			<i>punctatus</i>	-,3300*	.07928	.000	-.4944	-.1656
		<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	,2133*	.05014	.000	.1093	.3173
			<i>ortonii</i>	,2759*	.05014	.000	.1720	.3799
			<i>punctatus</i>	-.0541	.07928	.502	-.2185	.1103
		<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	,2673*	.07928	.003	.1029	.4317
			<i>ortonii</i>	,3300*	.07928	.000	.1656	.4944
			<i>transversalis</i>	.0541	.07928	.502	-.1103	.2185
Logaritmo de la masa	DMS	<i>fuscoauratus</i>	<i>ortonii</i>	-.0053	.07140	.942	-.1534	.1428
			<i>transversalis</i>	-,6980*	.07140	.000	-.8461	-.5499
			<i>punctatus</i>	-,8119*	.11290	.000	-1.0460	-.5777
		<i>ortonii</i>	<i>fuscoauratus</i>	.0053	.07140	.942	-.1428	.1534
			<i>transversalis</i>	-,6927*	.07140	.000	-.8408	-.5447
			<i>punctatus</i>	-,8066*	.11290	.000	-1.0407	-.5724

### Comparaciones múltiples

Variable dependiente		Diferencia de medias (I-J)	Error estandar.	Sig.	Intervalo de confianza 95%	
					Límite inferior	Límite superior
<i>transversalis</i>	<i>fuscoauratus</i>	,6980*	.07140	.000	.5499	.8461
	<i>ortonii</i>	,6927*	.07140	.000	.5447	.8408
	<i>punctatus</i>	-.1138	.11290	.324	-.3480	.1203
<i>punctatus</i>	<i>fuscoauratus</i>	,8119*	.11290	.000	.5777	1.0460
	<i>ortonii</i>	,8066*	.11290	.000	.5724	1.0407
	<i>transversalis</i>	.1138	.11290	.324	-.1203	.3480

Basadas en las medias observadas.

El término de error es la media cuadrática (Error) = ,020.

\*. La diferencia de medias es significativa al nivel .05.

## 11. ANEXOS

**Anexo 1.** Pruebas de normalidad efectuadas sobre todas las variables analizadas, en las cinco especies de *Anolis* del Parque Nacional Yasuní.

**Pruebas de normalidad**

Especie		Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.
Logaritmo de la masa	<i>A. fuscoauratus</i>	.903	8	.308 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.971	8	.909 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.911	8	.360 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.963	4	.800 <sup>NS</sup>
Logaritmo del área de la almohadilla	<i>A. fuscoauratus</i>	.943	8	.638 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.961	8	.815 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.887	8	.222 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.724	4	.022*
Logaritmo de la capacidad de adherencia en acetato	<i>A. fuscoauratus</i>	.943	8	.640 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.915	8	.392 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.912	8	.371 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.811	4	.123 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia en la lija de agua	<i>A. fuscoauratus</i>	.871	8	.153 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.957	8	.781 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.876	8	.174 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.959	4	.773 <sup>NS</sup>

## Pruebas de normalidad

Especie		Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.
Logaritmo de la capacidad de adherencia en la lija de madera	<i>A. fuscoauratus</i>	.972	8	.916 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.967	8	.871 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.918	8	.411 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.891	4	.390 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la altura de la garra	<i>A. fuscoauratus</i>	.948	8	.694 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.844	8	.083 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.928	8	.498 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.933	4	.613 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la longitud de la garra	<i>A. fuscoauratus</i>	.890	8	.234 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.817	8	.043*
	<i>A. transversalis</i>	.869	8	.147 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.883	4	.350 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la curvatura de la garra	<i>A. fuscoauratus</i>	.916	8	.400 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.904	8	.313 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.979	8	.955 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.940	4	.652 <sup>NS</sup>
Residuo del área de la almohadilla adherente	<i>A. fuscoauratus</i>	.913	8	.375 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.738	8	.006**
	<i>A. transversalis</i>	.945	8	.663 <sup>NS</sup>

## Pruebas de normalidad

Especie		Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.959	4	.772 <sup>NS</sup>
Residuo de la altura de la garra	<i>A. fuscoauratus</i>	.883	8	.200 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.930	8	.516 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.973	8	.920 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.982	4	.916 <sup>NS</sup>
Residuo de la longitud de la garra	<i>A. fuscoauratus</i>	.883	8	.200 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.953	8	.745 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.805	8	.032*
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.876	4	.322 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en el acetato	<i>A. fuscoauratus</i>	.797	8	.027 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.715	8	.003**
	<i>A. transversalis</i>	.855	8	.108 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.816	4	.134 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en la lija de agua	<i>A. fuscoauratus</i>	.892	8	.243 <sup>NS</sup>
	<i>A. ortonii</i>	.738	8	.006**
	<i>A. transversalis</i>	.948	8	.688 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.968	4	.831 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en el lija de	<i>A. fuscoauratus</i>	.954	8	.753 <sup>NS</sup>

**Pruebas de normalidad**

Especie		Shapiro-Wilk		
		Estadístico	gl	Sig.
madera	<i>A. ortonii</i>	.937	8	.585 <sup>NS</sup>
	<i>A. transversalis</i>	.854	8	.105 <sup>NS</sup>
	<i>A. punctatus</i>	--	--	--
	<i>A. scypheus</i>	.883	4	.350 <sup>NS</sup>

\*. Este es un límite inferior de la significación verdadera.

a. Corrección de la significación de Lilliefors

**Anexo 2.** Pruebas de homogeneidad de Varianzas de Levene de: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. scypheus*, *A. transversalis* y *A. punctatus*.

**Contraste de Levene sobre la igualdad de las varianzas error<sup>a</sup>**

Variables analizadas	<i>F</i>	gl1	gl2	Sig.
Logaritmo de la masa	2.179	4	25	.101 <sup>NS</sup>
Logaritmo del área de la almohadilla	2.142	4	25	.105 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia en acetato	.882	4	25	.489 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia lija de agua	2.295	4	25	.087 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia en la lija de madera	.790	4	25	.542 <sup>NS</sup>
Logaritmo de altura de la garra	.427	4	25	.788 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la longitud de la garra	3.945	4	25	.013*
Logaritmo de la curvatura de la garra	1.769	4	25	.167 <sup>NS</sup>
Residuo del área del almohadilla	1.747	4	25	.171 <sup>NS</sup>
Residuo de la altura de la garra	3.538	4	25	.020*
Residuo de la longitud de la garra	5.297	4	25	.003**
Residuo de la capacidad de adherencia en acetato	1.949	4	25	.134 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en lija de agua	.664	4	25	.623 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en lija de madera	1.340	4	25	.283 <sup>NS</sup>

Contrasta la hipótesis nula de que la varianza error de la variable dependiente es igual a lo largo de todos los grupos.

a. Diseño: Intersección + Especie

**Anexo 3.** Pruebas de homogeneidad de Varianzas de Levene de: *A. fuscoauratus*, *A. ortonii*, *A. transversalis* y *A. punctatus*.

**Contraste de Levene sobre la igualdad de las varianzas error<sup>a</sup>**

VARIABLES ANALIZADAS	F	gl1	gl2	Sig.
Logaritmo de la masa	1.668	3	22	.203 <sup>NS</sup>
Logaritmo del área de la almohadilla	1.360	3	22	.281 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia en acetato	1.147	3	22	.352 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia lija de agua	2.626	3	22	.076 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la capacidad de adherencia en la lija de madera	.770	3	22	.523 <sup>NS</sup>
Logaritmo de altura de la garra	.325	3	22	.807 <sup>NS</sup>
Logaritmo de la longitud de la garra	3.475	3	22	.033 <sup>*</sup>
Logaritmo de la curvatura de la garra	2.233	3	22	.113 <sup>NS</sup>
Residuo del área del almohadilla	1.547	3	22	.231 <sup>NS</sup>
Residuo de la altura de la garra	1.349	3	22	.284 <sup>NS</sup>
Residuo de la longitud de la garra	2.424	3	22	.093 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en acetato	1.473	3	22	.249 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en lija de agua	.676	3	22	.576 <sup>NS</sup>
Residuo de la capacidad de adherencia en lija de madera	1.539	3	22	.232 <sup>NS</sup>

Contrasta la hipótesis nula de que la varianza error de la variable dependiente es igual a lo largo de todos los grupos.

a. Diseño: Intersección + Especie

## DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Andrés Camilo Mármol Guijarro, C.I. 171967707-0, autor del trabajo de graduación titulado: “Análisis comparativo funcional de las garras y almohadillas adherentes entre lagartijas del género *Anolis* del Parque Nacional Yasuní”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO 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 Universidad Católica 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, 23 de enero de 2014

Sr. Andrés Camilo Mármol Guijarro

C.I. 171967707-0