

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ECOMORFOLOGÍA Y UTILIZACIÓN DEL
HÁBITAT EN CINCO POBLACIONES DE
ANOLIS LIMIFRONS (SAURIA:
POLYCHROTIDAE) EN PRESENCIA DE
DIFERENTES CONGÉNERES

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del
Programa de Estudios de Posgrado en Biología para
optar al grado de Magister Scientiae en Biología

MARCO DAVID BARQUERO ARROYO

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
Costa Rica

2008

DEDICATORIA

“Dedico este trabajo a mis padres y hermanos, quienes han estado a mi lado en todo momento y cuyos consejos y críticas, apoyo y cariño, han representado para mí la base imprescindible para cumplir mis metas”

“Con especial cariño para mi padre”

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Viviana Arguedas, quien con su apoyo incondicional y ayuda logré culminar todas las etapas de este trabajo. A los profesores que participaron en algún momento como miembros de mi comité de tesis, Federico Bolaños, Gilbert Barrantes, Gerardo Ávalos, Mahmood Sasa y José Manuel Mora, todos ellos me guiaron con consejos, críticas y sugerencias para mejorar como biólogo. Las siguientes personas contribuyeron de diversas maneras en los sitios de estudio que visité: Tomás Pacheco, Danilo Herrera, Rubén Venegas y los asistentes de investigación del 2006 presentes en la Reserva Forestal Pacuare; Israel y Raquel Mesén y demás personal de la Estación Biológica La Suerte; Geovanny Soto, Adrián García, Roy Sánchez y el personal del MINAE presente en el Parque Nacional Carara, el Refugio de Vida Silvestre Golfito y la Reserva Biológica Isla del Caño; y Jorge Lobo y los encargados de la Sede de Golfito de la Universidad de Costa Rica. Además, agradezco las donaciones de The Holly Hill Charitable Trust y de Idea Wild, sin las cuales este trabajo no hubiese sido posible. Finalmente, agradezco el apoyo de amigos incondicionales que siempre me animaron para seguir adelante, entre ellos Guido Saborío, Branko Hilje, Willy Pineda, Eduardo Chacón, Pablo Allen, Jorge Picado, Esteban Bermúdez y José Carlos Calderón.

INDICE GENERAL

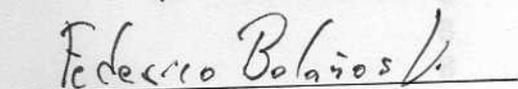
"Esta Tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae en Biología".

Miembros del Comité Evaluador:

Jenaro Acuña González, M.Sc.
Representante del Decano
Sistemas de Estudios de Posgrado



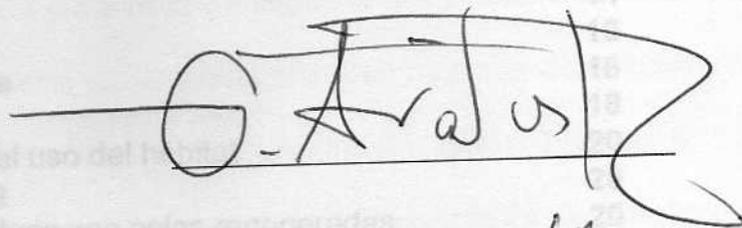
Federico Bolaños Vives, M.Sc.
Director de Tesis



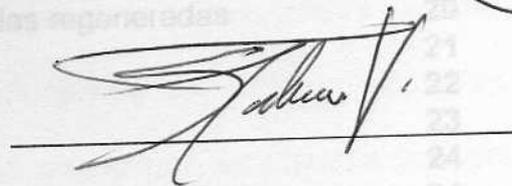
Gilbert Barrantes Montero, Ph.D.
Asesor



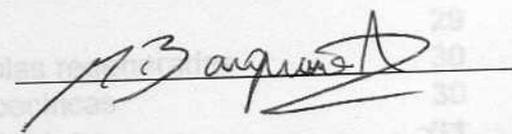
Gerardo Ávalos Rodríguez, Ph.D.
Asesor



Federico Villalobos Brenes, M.Sc.
Representante del Director
Programa de Posgrado en Biología



Marco David Barquero Arroyo
Candidato



ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Hoja de aprobación	iv
Índice General	v
Resumen	vi
Lista de Cuadros	xii
Lista de Figuras	xiii
Ecomorfología y utilización del hábitat en cinco poblaciones de <i>Anolis limifrons</i> (Sauria: Polychrotidae) en presencia de diferentes congéneres	1
Palabras clave	1
Abstract	1
Resumen	2
Introducción	3
Métodos	8
Especie de estudio	8
Sitios de estudio	9
Muestreo de individuos	11
Observación de individuos focales	13
Caracterización del hábitat	13
Experimento manipulativo	14
Análisis estadístico	14
Resultados	16
Características morfológicas	16
Uso del hábitat	18
Factores relacionados con el uso del hábitat	20
Estructura del hábitat	20
Frecuencia de individuos con colas regeneradas	20
Interacciones agresivas	21
Comportamiento locomotor	22
Relación morfología-ecología	23
Discusión	24
Diferencias en la morfología	24
Diferencias en el uso del hábitat	27
Estructura de la vegetación	29
Frecuencia de individuos con colas regeneradas	30
Interacciones agresivas interespecíficas	30
Diferencias en el comportamiento locomotor	31
Diferencias en las relaciones ecomorfológicas	33
Conclusiones	34
Literatura citada	35

RESUMEN

Se han propuesto diversas hipótesis que intentan explicar la selección y el uso del microhábitat de un organismo. Debido a la acción de uno o varios factores es que los organismos pueden utilizar un determinado microhábitat y con el tiempo desarrollan características morfológicas que les permiten optimizar su uso. Es así como se ha apreciado que la morfología de un animal refleja en cierta medida su ecología y de esta forma ha surgido el concepto de ecomorfología, es decir, del estudio comparativo de la influencia de la morfología sobre las relaciones ecológicas y el impacto evolutivo de factores ecológicos sobre la morfología de poblaciones, especies y linajes evolutivos (Pianka 1986).

La ecomorfología, el uso del hábitat, la competencia y la expansión del nicho son aspectos que han sido estudiados con gran detalle para muchos miembros del género *Anolis*. La alta diversidad y las altas densidades que pueden alcanzar muchas especies de lagartijas anolinas las han convertido en modelos de estudio apropiado para este tipo de investigaciones (Andrews 1991; Pacala & Roughgarden 1985). Muchas investigaciones sobre la ecomorfología de *Anolis* suelen asociar las relaciones encontradas con ajustes que cada especie realiza para hacer un uso más eficiente del hábitat, por lo que se observa una gran variación intra e interespecífica en la ubicación de los individuos en el ambiente (Irschick *et al.* 1997; Losos 1990).

Las especies simpátricas de lagartijas anolinas con frecuencia presentan una división del hábitat estructural y exhiben diferencias morfológicas que se ajustan al

uso diferencial del hábitat (Williams 1972). Se han planteado diversas hipótesis para explicar estas diferencias morfológicas y ecológicas (Jenssen *et al.* 1998), aunque ha sido la competencia interespecífica la que se ha mencionado con mayor frecuencia, sugiriéndose que interacciones actuales entre las especies aún persisten (Leal *et al.* 1998; Pacala & Roughgarden 1985).

Los estudios que mencionan a la competencia interespecífica como causa de la división del hábitat en lagartijas anolinas se han llevado a cabo principalmente en las Antillas. Sin embargo, investigaciones que comparan las radiaciones evolutivas de faunas anolinas de las Antillas y del continente han encontrado diferencias en las relaciones ecomorfológicas entre cada conjunto de especies, con lo cual han demostrado que los factores que han causado la división del hábitat en especies de las Antillas no necesariamente se aplican a las especies del continente (Irschick *et al.* 1997). Por lo tanto, aún faltan estudios que demuestren el efecto de uno o varios factores como posibles causas de diferencias en el uso del hábitat estructural en especies del continente.

Aunque idealmente se deben contemplar todos los posibles factores que podrían influir sobre los patrones de uso del hábitat de una especie, resulta imposible en un solo estudio abordarlos todos. Este trabajo intenta contribuir al conocimiento actual sobre las relaciones ecomorfológicas en una especie común de lagartija, *Anolis limifrons*. Esta especie es relativamente pequeña, muy abundante en bosques deciduos y siempreverdes (Andrews 1991) y de la cual se han investigado muchos aspectos de su biología. Investigaciones realizadas han mostrado que los individuos de *A. limifrons* perchan principalmente en la

vegetación baja, entre 0.5 y 2.1 m, y que los machos adultos usualmente perchan más alto que las hembras y juveniles (Savage 2002).

El trabajo se realizó en dos sitios del Caribe, la Reserva Forestal Pacuare y la Estación Biológica La Suerte, y en tres sitios del Pacífico, el Parque Nacional Carara, el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito y la Reserva Biológica Isla del Caño. En estos sitios se observa un bosque secundario tropical, con un sotobosque denso con gran variedad de plantas herbáceas, palmas y arbustos leñosos y un dosel amplio con gran cantidad de epífitas. En los sitios se encuentran diferentes congéneres simpátricos de *A. limifrons*. Los muestreos se realizaron mediante recorridos por los senderos de cada lugar siguiendo el ciclo de actividad de las lagartijas y examinando toda la vegetación mediante la técnica de Sondeos por Encuentros Visuales (Crump & Scott 1994). Todo individuo observado fue capturado, marcado y se registraron datos morfológicos y del uso del hábitat. Además, en cada sitio se llevaron a cabo observaciones de individuos focales, una caracterización del hábitat y un experimento manipulativo.

Estudios en ecomorfología suponen que existe una estrecha relación entre morfología, ecología y desempeño funcional de las especies en un ambiente particular (Losos 1990). Mediante el presente trabajo de campo, se encontraron relaciones directas entre estos tres aspectos para *Anolis limifrons*, así como diferencias en los patrones ecomorfológicos y funcionales del uso del hábitat a lo largo del ámbito de distribución en Costa Rica, lo cual representa información importante en este campo para una especie continental.

Uno de los objetivos de este trabajo era comparar la morfología de las distintas poblaciones de *Anolis limifrons*. Esta comparación dio como resultado principal que las poblaciones del Caribe costarricense diferían de las presentes en el Pacífico. Aunque se desconocen las causas específicas que han llevado a tal separación, se especula que la diferenciación genética, la plasticidad fenotípica, diferencias en los patrones reproductivos o una combinación de estos podrían causar tales diferencias. Asimismo, relacionado con esta variación morfológica se encuentra un uso diferencial del hábitat estructural. Mientras que en el Caribe los individuos usan perchas bajas, delgadas y de diversos tipos, los presentes en el Pacífico prefieren perchas altas, delgadas y predominantemente herbáceas.

Existen varios factores que podrían afectar el uso del hábitat de *A. limifrons*. En este trabajo, se intentó determinar si factores como la estructura del bosque, la intensidad de la depredación y la frecuencia de las interacciones agresivas interespecíficas influían en un uso diferencial del hábitat de los individuos de cada población. Sin embargo, no se detectaron diferencias estadísticas entre los sitios debido a la influencia de estos factores.

En el presente trabajo se logró determinar que la presencia de ciertos congéneres y la frecuencia de las interacciones agresivas que los individuos de *A. limifrons* mantienen con ellos, parecen ejercer una fuerte influencia en el uso del hábitat de esta especie. Las predicciones realizadas sobre la respuesta de los individuos de *A. limifrons* ante estos congéneres fueron confirmadas. Debido a que *A. humilis* en el Caribe está ajustado a utilizar una parte distinta del hábitat estructural, la frecuencia de las interacciones de esta especie con *A. limifrons* es

baja y cuando se dan son los individuos de *A. humilis* los que responden más agresivamente. Esta especie, por tanto, no ejerce una influencia muy fuerte sobre las preferencias de hábitat de *A. limifrons*. En el Pacífico, la presencia de *A. cupreus* y *A. polylepis* parece tener una mayor influencia en el uso del hábitat estructural que realiza *A. limifrons*, debido a que la respuesta agresiva ante encuentros entre individuos de estas especies se da principalmente por parte de *A. limifrons*. Finalmente, la ausencia de congéneres en la Isla del Caño ha permitido una liberación ecológica, con lo cual los individuos de *A. limifrons* en este sitio pueden hacer un mayor uso de diferentes partes del hábitat estructural.

Asimismo, debido a la estrecha relación que existe entre morfología, ecología y comportamiento, era de esperar que diferencias en el modo de locomoción estuviesen presentes en las distintas poblaciones de ambas vertientes. Esto fue lo que se logró demostrar. Aunque en todos los sitios el modo de locomoción principal es el salto, en el Caribe los individuos se mueven de esta manera con mucha mayor frecuencia que los del Pacífico. Al analizar la relación presente entre morfología y ecología se encontró que existe una conexión no aleatoria; sin embargo, tal relación varía entre los sitios muestreados.

Mediante la presente investigación se ha demostrado que existen diferencias importantes en la morfología, ecología y comportamiento de las poblaciones de *Anolis limifrons* que se encuentran en las vertientes Caribe y Pacífica de Costa Rica. Asimismo, los resultados obtenidos en este trabajo señalan la necesidad de llevar a cabo estudios de campo y de laboratorio en *Anolis limifrons*, tanto a nivel genético como a través de experimentos manipulativos, que permitan determinar

la influencia de diversos factores sobre el comportamiento, hábitos y preferencias de esta especie. Además, se requiere llevar a cabo estudios a largo plazo que determinen si existe efectivamente una diferencia en los patrones observados dentro y entre las poblaciones de cada vertiente.

Contenido	Página
Cuadro 1. Número de machos adultos, hembras adultas y juveniles de <i>A. limifrons</i> en cada uno de los sitios visitados.	42
Cuadro 2. Promedio (± Desviación Estándar) de las variables morfológicas (en mm) y del hábitat estructural (en cm) registradas para <i>A. limifrons</i> en cada sitio de estudio. Entre paréntesis se incluyen los valores mínimo y máximo.	43
Cuadro 3. Resultados del Análisis de Varianza Múltiple general y de los contrastes realizados. Se incluyen las probabilidades de las pruebas F univariadas para las proporciones de las variables morfológicas. La se refiere a la Isla del Caño.	44
Cuadro 4. Número de individuos clasificado según sus características morfológicas en cada uno de los sitios de estudio. Se incluye el porcentaje (%) de clasificación correcta.	45
Cuadro 5. Resultados de las pruebas de Chi cuadrado (χ^2) obtenidos utilizando las categorías de altura y diámetro de la pectora.	46
Cuadro 6. Número y tipo de interacciones registradas durante las observaciones de individuos focales en cada sitio visitado. Para las interacciones interespecíficas se incluyen entre paréntesis las observadas durante el experimento manipulativo. Alacado se refiere a despliegues realizados por otros individuos de <i>A. limifrons</i> que se estaba observando.	47
Cuadro 7. Algunas variables registradas en cada sitio de estudio durante la observación de individuos focales y de individuos observados durante el experimento manipulativo (entre paréntesis) de <i>A. limifrons</i> . D.E. = Desviación Estándar.	48
Cuadro 8. Coeficientes de regresión de las variables morfológicas y coeficientes de determinación múltiple (r^2) y la probabilidad asociada a estos para cada uno de los sitios de estudio. Los coeficientes de regresión marcados con * registraron una $P < 0.050$.	49

LISTA DE CUADROS

Contenido	Página
Cuadro 1. Número de machos adultos, hembras adultas y juveniles de las diferentes especies de <i>Anolis</i> capturadas en cada uno de los sitios visitados.	42
Cuadro 2. Promedio (\pm Desviación Estándar) de las variables morfológicas (en mm) y del hábitat estructural (en cm) registradas para <i>Anolis limifrons</i> en cada sitio de estudio. Entre paréntesis se incluyen los valores mínimo y máximo.	43
Cuadro 3. Resultados del Análisis de Varianza Múltiple general y de los contrastes realizados. Se incluyen las probabilidades de las pruebas F univariadas para las proporciones de las variables morfológicas. Isla se refiere a la Isla del Caño.	44
Cuadro 4. Número de individuos clasificados según sus características morfológicas en cada uno de los sitios de estudio. Se incluye el porcentaje (%) de clasificación correcta.	45
Cuadro 5. Resultados de las pruebas de Chi cuadrado (χ^2) obtenidos utilizando las categorías de altura y diámetro de la percha.	46
Cuadro 6. Número y tipo de interacciones registradas durante las observaciones de individuos focales en cada sitio visitado. Para las interacciones interespecíficas se incluyen entre paréntesis las observadas durante el experimento manipulativo. Atacado se refiere a despliegues realizados por otros individuos al <i>A. limifrons</i> que se estaba observando.	47
Cuadro 7. Algunas variables registradas en cada sitio de estudio durante la observación de individuos focales y de individuos observados durante el experimento manipulativo (entre paréntesis) de <i>A. limifrons</i> . D.E. = Desviación Estándar.	48
Cuadro 8. Coeficientes de regresión de las variables morfológicas y coeficientes de determinación múltiple (r^2) y la probabilidad asociada a estos para cada uno de los sitios de estudio. Los coeficientes de regresión marcados con * registraron una $P < 0.050$.	49

LISTA DE FIGURAS

Contenido	Página
Figura 1. Separación de machos adultos, hembras adultas y juveniles de <i>A. limifrons</i> según sus proporciones morfológicas. Las elipses muestran el intervalo de predicción para cada sitio con un coeficiente de 0.95.	50
Figura 2. Longitud proporcional promedio de la pata delantera (A) y de la pata trasera (B) de los individuos de <i>A. limifrons</i> en cada uno de los sitios de muestreo. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.	51
Figura 3. Separación de los sitios estudiados de acuerdo a las proporciones morfológicas de los individuos de <i>A. limifrons</i> . Las elipses muestran el intervalo de predicción para cada sitio con un coeficiente de 0.95.	52
Figura 4. Número de machos adultos (A), hembras adultas (B) y juveniles (C) de <i>A. limifrons</i> según categorías de altura y diámetro de la percha.	53
Figura 5. Separación de machos adultos, hembras adultas y juveniles de <i>A. limifrons</i> según las categorías de altura (A) y diámetro (B) de la percha. En el caso del diámetro se excluyeron los individuos capturados en hojas. La Dimensión 1 explica el 99.40% en A y el 88.29% en B del valor de Chi cuadrado general por sexo/edad.	54
Figura 6. Número de individuos de <i>A. limifrons</i> según categorías de altura y diámetro de la percha en Carara (A), Golfito (B), Isla del Caño (C), La Suerte (D) y Pacuare (E).	55
Figura 7. Separación de los sitios de estudio según las categorías de altura (A) y diámetro (B) de la percha de <i>A. limifrons</i> . En el caso del diámetro se excluyeron los individuos capturados en hojas. La Dimensión 1 explica el 96.08% en A y el 59.71% en B del valor de Chi cuadrado general por sitio.	56
Figura 8. Porcentaje de individuos de <i>A. limifrons</i> observados en los diferentes tipos de percha registrados para cada sitio visitado.	57
Figura 9. Densidad relativa (%) del sotobosque (A) y distancia promedio (cm) al árbol más cercano de más de 10 cm de DAP (B) en cada uno de los sitios de estudio. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.	58
Figura 10. Número de machos adultos (A), hembras adultas (B) y juveniles (C) de <i>A. limifrons</i> con la cola entera y regenerada en cada uno de los sitios muestreados.	59

Figura 11. Número de los movimientos de cabeza y despliegues de papada de los individuos de *Anolis* registrados durante el experimento manipulativo realizado en sitios del Caribe y del Pacífico. 60

Figura 12. Porcentaje de los modos de locomoción empleados por los individuos de *A. limifrons* en cada sitio de muestreo. Números sobre las barras indican la cantidad total de eventos de locomoción observados en cada sitio. 61

Figura 13. Porcentaje del uso de perchas en posición horizontal y vertical empleadas por los individuos de *A. limifrons* en cada sitio de muestreo. Números sobre las barras indican la cantidad total de perchas usadas por todos los individuos observados en cada sitio. 62

agresivas, Costa Rica

Marco Barquero Arroyo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Abstract. Habitat selection and microhabitat use are influenced by factors that generate a morphologically and behaviorally adjustment of organisms to a particular microhabitat. Based on the phenotypes of a population it has been possible to predict some of the habits and habitat preferences of an organism. One factor influencing ecomorphological relationships of an organism is the presence of congeners, which can be competitors or predators and can affect habitat preferences of a species. The aim of this study was to determine if there are differences in morphology and structural habitat use among populations of the tropical lizard *Anolis limifrons* in locations with different composition of congeners. Such differences were found to exist among populations from Cabañero Island and Caribbean and Pacific sides of Costa Rica, producing variations in the locomotor behavior between these sites. Moreover, it was determined that there is a mor-

Tesis con formato de artículo científico que sigue las especificaciones del Journal of Tropical Ecology. El manuscrito se traducirá al inglés posteriormente.

Ecomorfología y utilización del hábitat en cinco poblaciones de *Anolis limifrons* (Sauria: Polychrotidae) en presencia de diferentes congéneres

Título corto: Ecomorfología y uso del hábitat en *Anolis limifrons*

Palabras clave. *Anolis limifrons*, ecomorfología, uso del hábitat, interacciones agresivas, Costa Rica.

Marco Barquero Arroyo

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica

Abstract. Habitat selection and microhabitat use are influenced by factors that generate a morphologically and behaviorally adjustment of organisms to a particular microhabitat. Based on the phenotypes of a population it has been possible to predict some of the habits and habitat preferences of an organism. One factor influencing ecomorphological relationships of an organism is the presence of congeners, which can be competitors or predators and can affect habitat preferences of a species. The aim of this study was to determine if there are differences in morphology and structural habitat use among populations of the tropical lizard *Anolis limifrons* in locations with different composition of congeners. Such differences were found to exist among populations from Caño's Island and Caribbean and Pacific sides of Costa Rica, producing variations in the locomotor behavior between these sites. Moreover, it was determined that there is a non-

aleatory relationship between morphological variables and structural habitat of *A. limifrons*. It is concluded that presence of different congeners affects habitat use and behavior of individuals of this species along its distribution range in Costa Rica; though other factors, such as predation and forest characteristics, can also have a great influence.

Resumen. La selección y el uso del microhábitat que realiza un organismo están influenciados por diversos factores que pueden generar un ajuste de su morfología y comportamiento a un determinado microhábitat. Con base en el fenotipo de los individuos de una población es posible predecir algunos de sus hábitos y preferencias de hábitat. Un factor que influye en las relaciones ecomorfológicas de un organismo es la presencia de congéneres, los cuales pueden resultar competidores o depredadores y afectar las preferencias de hábitat de una especie. El objetivo de este estudio es determinar si existen diferencias en la morfología y uso del hábitat estructural entre poblaciones de *Anolis limifrons* que presentan diferencias en la composición de congéneres coexistentes. Se encontró que tales diferencias existen entre poblaciones de la Isla del Caño y de las vertientes Caribe y Pacífica de Costa Rica, produciendo variaciones en el comportamiento locomotor entre estos sitios. Asimismo, se encontró una relación no aleatoria entre variables morfológicas y el hábitat estructural de *A. limifrons*. Se concluyó que la presencia de diferentes congéneres afecta el uso del hábitat y el comportamiento de esta especie en su ámbito de distribución en Costa Rica; aunque otros factores, como depredación y las características del bosque, pueden también tener gran influencia.

INTRODUCCIÓN

Uno de los desafíos más importantes para los ecólogos se ha centrado en entender los factores que influyen sobre la selección y el uso del microhábitat de un organismo. Algunas de las respuestas que se han formulado hacen mención a las limitaciones fisiológicas propias de una especie (por ejemplo, la tolerancia a un determinado rango de temperaturas), la variación en la disponibilidad espacial y temporal de un recurso (por ejemplo, la abundancia de presas), la evasión de depredadores y la disminución de las interacciones con competidores (Connell 1983; Rosenzweig 1981; Storch & Frynta 1999). Debido a la acción de uno o varios de estos factores es que los organismos pueden utilizar un determinado microhábitat, desarrollando con el tiempo características morfológicas que le permiten optimizar su uso (Moermond 1979; Pounds 1988).

Es así como se ha apreciado que la morfología de un animal refleja en cierta medida su ecología, es decir, que mediante características fenotípicas de los individuos de una población es posible predecir algunos de los hábitos y preferencias de hábitat de un organismo. Tales relaciones entre características morfológicas y ecológicas han sido el objeto de estudio en diversos taxones, por ejemplo murciélagos (Aguirre *et al.* 2002; Saunders & Barclay 1992), aves (Miles *et al.* 1987; Moreno & Carrascal 1993), peces (Wikramanayake 1990; Winemiller 1991) y lagartijas (Macrini *et al.* 2003; Sinervo & Losos 1991). Se ha determinado que especies de lagartijas que pasan mucho tiempo en hábitats con escasa cobertura vegetal, tienden a tener patas traseras más largas que aquellas que permanecen dentro de la vegetación densa (Pianka 1986).

Con base en este tipo de estudios ha surgido el concepto de ecomorfología, es decir, del estudio comparativo de la influencia de la morfología sobre las relaciones ecológicas y el impacto evolutivo de factores ecológicos sobre la morfología de poblaciones, especies y linajes evolutivos (Pianka 1986; Williams 1972). Estudios ecomorfológicos han determinado que las especies arbóreas de geos nocturnos tienden a tener más laminillas y ojos más pequeños que las terrestres (Pianka & Pianka 1976). En otros grupos de lagartijas también se han logrado demostrar relaciones entre la morfología y la ecología, como por ejemplo en especies de los géneros *Sceloporus* (Sinervo & Losos 1991) y *Anolis* (Losos 1990a).

La ecomorfología, el uso del hábitat, la competencia y la expansión del nicho son aspectos que han sido estudiados con gran detalle para muchos miembros del género *Anolis* (*sensu lato*), un género con casi 400 especies descritas en el mundo (Savage 2002). La alta diversidad y las altas densidades que pueden alcanzar muchas especies de lagartijas anolinas las han convertido en modelos de estudio apropiado para este tipo de investigaciones. La mayoría de la información proviene de estudios realizados en islas del Caribe, donde habitan alrededor de 140 especies (Malhotra & Thorpe 1999). En general, las lagartijas anolinas son insectívoras diurnas. La mayoría son primariamente arbóreas, con cuerpos largos y delgados y con cojinetes digitales provistos de laminillas adhesivas para sujetarse a diversos substratos (Savage 2002).

En comunidades de lagartijas anolinas se han logrado identificar importantes relaciones ecomorfológicas. Se ha notado que diferencias interespecíficas en la

altura y el diámetro de las perchas están correlacionadas positivamente con el tamaño corporal y la longitud de las patas (Jenssen *et al.* 1998; Losos *et al.* 1993; Rand 1964; Schoener & Gorman 1968; Stamps 1977). También se ha demostrado que las dimensiones de las patas y el número de las laminillas de los dedos están relacionadas con el uso de ciertos tipos de perchas y los modos de locomoción en el hábitat (Glossip & Losos 1997; Irschick *et al.* 2005; Losos 1990a; Moermond 1979; Pounds 1988).

Muchas investigaciones sobre la ecomorfología de *Anolis* suelen asociar las relaciones encontradas con ajustes que cada especie realiza para hacer un uso más eficiente del hábitat, por lo que se observa una gran variación intra e interespecífica en la ubicación de los individuos en el ambiente (Losos *et al.* 1993; Schoener & Gorman 1968; Vitt *et al.* 2002; Williams 1972). En las Antillas Mayores, esta variación ha surgido por la evolución independiente de seis grupos de especies conocidos como "ecomorfos" (Williams 1972), los cuales presentan diferencias en su morfología, comportamiento social y alimentario y uso del hábitat climático (el cual se refiere a la preferencia de una especie por perchas expuestas al sol o a la sombra [Rand 1964]) y del hábitat estructural (el cual se determina por la altura y el diámetro de la percha que ocupa una especie en el ambiente [Rand 1964]). En Mesoamérica, donde habita un grupo monofilético de lagartijas anolinas que algunos autores separan como miembros del género *Norops* (Guyer & Savage 1986), las relaciones ecomorfológicas de este grupo han recibido relativamente poca atención.

Varios estudios que comparan tanto el hábitat climático (Huey & Webster 1975; Ruibal & Philibosian 1970) como el estructural (Jenssen *et al.* 1998; Losos *et al.* 1993), han mostrado que las especies simpátricas de *Anolis* tienden a separarse entre sí mediante una división de los sitios de percha. Esta división se ha explicado como el resultado de adaptaciones de las especies que les han permitido ajustarse a diferentes partes del ambiente (Irschick *et al.* 1997; Knox *et al.* 2001; Losos *et al.* 1993) o como la acción de diversos factores que minimizan el traslape en el uso del recurso entre especies simpátricas y permiten así la coexistencia (Lister 1981; Rummel & Roughgarden 1985; Stamps 1977).

Algunos factores que pueden influir en la división del uso del recurso son la depredación específica en el hábitat (esto es, la presencia de un depredador en ciertas partes del hábitat) y las interacciones agresivas interespecíficas (Jenssen 1973; Jenssen *et al.* 1998; Losos *et al.* 2004). En este último caso, una mayor cantidad y una mayor intensidad de los encuentros agresivos entre dos especies pueden restringir el hábitat estructural y climático de forma que una sola de ellas pueda aprovechar en detrimento de la otra (Leal *et al.* 1998; Salzburg 1984). Debido a esta restricción, especialmente entre especies ecológicamente cercanas (Pacala & Roughgarden 1982, 1985), es posible predecir que las poblaciones sin la presencia de congéneres tendrían mayor diversidad de dieta y mayor uso del hábitat estructural y climático que aquellas poblaciones con congéneres simpátricos (Lister 1976; MacArthur & Wilson 1963, 1967).

Por lo tanto, una especie que experimente diferentes intensidades en las interacciones agresivas interespecíficas a lo largo de su ámbito de distribución

presentará un uso diferencial del hábitat estructural. De acuerdo con las relaciones ecomorfológicas mencionadas anteriormente, se esperaría entonces que estas diferencias en la altura y diámetro de perchas en el tiempo ecológico afecten las características morfológicas de los individuos de cada población en el tiempo evolutivo. De esta forma, diferentes fenotipos de una misma especie podrían encontrarse en distintos sitios dependiendo, entre otras cosas, del grado de interacción con congéneres simpátricos, lo cual reflejaría una diferenciación genética entre poblaciones o plasticidad fenotípica de la especie. Losos y colaboradores (2000) demostraron que individuos recién eclosionados de *Anolis sagrei* y criados en tratamientos de sustratos con diámetros anchos y angostos presentaron diferencias en la longitud de las patas traseras, con individuos en sustratos anchos con patas más largas que los de sustratos angostos. Ellos concluyen que la plasticidad fenotípica juega un papel importante en la ecología de una especie, ya que permite que algunos individuos puedan ocupar nuevos hábitats.

Se plantea entonces que la presencia o ausencia de congéneres en diversos sitios del ámbito de distribución de una especie de lagartija anolina, *Anolis limifrons* (Cope 1862), podría influir el uso del hábitat y, por lo tanto, en sus características morfológicas. *Anolis limifrons* es la única especie de este género que habita en la Isla del Caño, por lo que se esperaría que una "liberación" ecológica podría ocurrir en este sitio y la consecuente presencia de varios fenotipos. Por otro lado, en el Caribe costarricense, *A. humilis* parece tener preferencias del hábitat diferentes que *A. limifrons* (Talbot 1977); sin embargo, se

han reportado interacciones entre estas dos especies, aunque infrecuentes (Talbot 1979). De esta forma, se esperaría encontrar fenotipos que se ajusten al uso del hábitat reportado en otros sitios de su distribución latitudinal, como en Panamá (Sexton 1967; Sexton & Heatwole 1968). Finalmente, en el Pacífico costarricense, la presencia de *A. polylepis* y *A. cupreus* parece influir el uso del hábitat de *A. limifrons*, ya que estas especies presentan requerimientos similares del hábitat climático (Clark 1973) y estructural (Andrews 1971). La densidad de las especies de *Anolis* mencionadas es alta (≥ 300 individuos/ha) (Savage 2002), por lo que encuentros entre ellas podrían resultar frecuentes. Es así como se esperaría observar un cambio en el uso del hábitat estructural reportado para *A. limifrons* en otros sitios, con la consiguiente variación en los fenotipos presentes.

Este trabajo tiene como objetivo determinar si se da un uso diferencial del hábitat estructural y si existe una relación entre este y las características morfológicas de la lagartija *Anolis limifrons* mediante la comparación de poblaciones que presentan diferencias en la composición de congéneres coexistentes en el hábitat. Específicamente se pretende examinar las preferencias en la altura, el diámetro y el tipo de la percha de los individuos de cada población de *Anolis limifrons* y determinar si la presencia de congéneres coexistentes afecta el comportamiento locomotor y el desempeño funcional de esta especie.

MÉTODOS

Especie de estudio

Anolis limifrons es una lagartija de tamaño mediano y de patas traseras largas. No existen diferencias en la morfología de machos y hembras, excepto por la

papada de los primeros y por la presencia en algunas hembras de una franja dorsal clara (Savage 2002). Esta especie es abundante en bosques deciduos y siempreverdes, aunque sus mayores densidades se observan en hábitats alterados como pastizales y plantaciones de cacao, banano, coco, café o pejíbaye (Andrews 1991).

Varios aspectos de la biología de esta especie, tales como su ecología termal (Ballinger *et al.* 1970), biología reproductiva (Andrews 1979; Andrews *et al.* 1989; Sexton *et al.* 1971) y densidad y fluctuación poblacional (Andrews 1991; Sexton 1967; Sexton *et al.* 1963), han sido estudiados. Investigaciones realizadas principalmente en Panamá (Sexton & Heatwole 1968) y en el Caribe costarricense (Talbot 1977) han demostrado que los individuos de *A. limifrons* perchan principalmente en la vegetación baja, entre 0.5 y 2.1 m, y que los machos adultos usualmente perchan más alto que las hembras y juveniles. Como sitios de percha, estas lagartijas suelen usar troncos caídos, troncos de árboles, tallos de plantas herbáceas y arbustos, hojas y bejucos (Savage 2002; Sexton 1967).

Sitios de estudio

Vertiente Caribe: se trabajó en dos localidades, la Reserva Forestal Pacuare y la Estación Biológica La Suerte. La primera se ubica a dos km al sur de la desembocadura del Río Pacuare, en el cantón de Matina, Limón (10°12' N, 83°15' W), y consta de un área aproximada de 4.75 km² (Boza 1996). La segunda localidad se localiza a 20 km al noreste de Cariari, cantón de Pococí, Limón (10°26' N, 83°47' W), y tiene una extensión de 2.83 km² (Garber & Rehg 1999). En ambos sitios se observa un bosque secundario tropical muy húmedo, con un

sotobosque denso con gran variedad de plantas herbáceas (ej. *Calathea* sp., *Heliconia* sp., Piperaceae y Araceae) y algunos arbustos leñosos y un dosel amplio con gran cantidad de epífitas. En los dos sitios se pueden hallar los siguientes congéneres simpátricos de *A. limifrons*: *A. biporcatus*, *A. capito*, *A. carpenteri*, *A. humilis*, *A. lemurinus* y *A. pentaprion* (Savage 2002).

Vertiente Pacífica: se visitó el Parque Nacional Carara y el Refugio Nacional de Vida Silvestre Golfito. La primera localidad tiene una extensión de 52.42 km² y está ubicada a 90 km de San José, al sureste de Orotina, Puntarenas (09°46' N, 84°36' W). El trabajo se realizó en un sector con un bosque secundario tropical de transición entre seco y húmedo, en el que se observa un sotobosque denso con gran abundancia de plantas herbáceas (ej. *Heliconia* sp. y *Calathea* sp.), palmas (ej. *Welfia* sp.) y arbustos leñosos, así como un dosel semicerrado con muchas epífitas. La segunda localidad presenta un área de unos 13.09 km² y se encuentra al norte del Golfo Dulce, en el puerto de Golfito, Puntarenas (08°38' N, 83°09' W). Los datos se tomaron en un bosque secundario tropical muy húmedo, con un sotobosque muy denso con dominancia de plantas herbáceas (ej. *Etilingera* sp., *Carludovica* sp. y Piperaceae) y algunos arbustos leñosos y un dosel semicerrado con relativamente pocas epífitas. Además de *A. limifrons*, en ambos lugares se pueden encontrar otros congéneres como *A. biporcatus*, *A. cupreus* (este último ausente en Golfito), *A. pentaprion* y *A. polylepis* (Savage 2002).

Reserva Biológica Isla del Caño: consta de tres km² y se encuentra a unos 16.5 km de la costa occidental de la península de Osa, en el océano Pacífico (08°42' N, 83°53' W). El bosque es intervenido y está constituido principalmente por especies

perennifolias, típicas del bosque tropical muy húmedo como *Brosimum alicastrum* (Boza 1996). Los datos se tomaron en un sector con un sotobosque poco denso con gran variedad y abundancia de arbustos leñosos y plantas herbáceas (ej. Piperaceae) y un dosel cerrado con gran cantidad de epifitas. Además de *Anolis limifrons*, en la isla se han identificado otras 10 especies de reptiles (cuatro serpientes y seis lagartijas), aunque ninguna otra del género *Anolis* (Bolaños com. pers.).

Muestreo de individuos

Los muestreos se realizaron desde agosto hasta diciembre del 2006. En cada sitio se llevó a cabo un muestreo durante 22 días, con excepción de la Isla del Caño donde el muestreo se extendió por 14 días. Se realizaron recorridos por los senderos de cada lugar y cada día se recorrió un área diferente. Los recorridos se realizaron siguiendo el ciclo de actividad de las lagartijas durante la mañana y la tarde y solamente dentro del bosque, excluyendo áreas muy alteradas como plantaciones o pastizales. Durante cada recorrido, se buscaron lagartijas examinando toda la vegetación mediante la técnica de Sondeos por Encuentros Visuales (Crump & Scott 1994). Todo individuo observado fue capturado y marcado mediante la corta de dedos para futura identificación individual (Waichman 1992).

Previo al marcaje, se registraron los siguientes datos morfológicos para cada lagartija: categoría de sexo/edad (macho adulto, hembra adulta y juvenil); longitud hocico-ano (LHA); largo del húmero, radio y pie (incluido el dedo más largo) de la pata delantera derecha; largo del fémur, tibia y pie (incluido el cuarto dedo) de la

pata trasera derecha; largo de la cola, solamente si esta no presentaba indicios de daño. Como un dato adicional, para cada individuo capturado se registró si la cola presentaba o no regeneración, lo cual se da cuando un individuo ha perdido un segmento de la cola en algún momento de su vida y que vuelve a crecer posteriormente.

Las categorías de sexo/edad se establecieron siguiendo la ecuación propuesta por Andrews (1982) que relaciona la LHA a la madurez sexual con la LHA de adultos. Las categorías por sitio fueron las siguientes: los machos se consideraron adultos a partir de los 29 mm en Carara, de los 30 mm en Golfito, y de los 31 mm en Pacuare, La Suerte y la Isla del Caño, mientras que las hembras se consideraron adultas a partir de los 30 mm en Carara, de los 31 mm en Golfito y la Isla del Caño, de los 32 mm en Pacuare, y de los 33 mm en La Suerte. Las mediciones de las variables morfológicas se realizaron siguiendo a Irschick *et al.* (2005) y se utilizó una regla metálica graduada a 0.5 mm.

Con respecto al uso del hábitat, para cada individuo capturado se registró el tipo, la altura y el diámetro de la percha usada en el momento de la observación (ver Rand 1964). El tipo de percha, que se refiere al sustrato en el que se observó cada lagartija previo a la captura, se desglosó de la siguiente manera: Leñosa, incluyendo raíces, ramas y troncos de árbol; Herbácea, incluyendo bejucos y tallos; Vegetación Seca; y Hojas. Para algunos análisis la altura de la percha se dividió en tres categorías: 0-100, 101-200 y > 200 cm, mientras que el diámetro se dividió en cuatro categorías: 0-3, 3.1-6, 6.1-9 y > 9 cm.

Observación de individuos focales

Con el fin de determinar los patrones funcionales en el uso del hábitat, en cada sitio se ubicaron entre nueve y 15 individuos de *A. limifrons* que se encontraban a menos de cinco m de un congénere. Cada individuo de *A. limifrons* fue observado por un periodo máximo de 90 min, registrándose los siguientes datos: hora al inicio y al final del periodo de observación; categoría de sexo/edad; tipo, altura, diámetro y orientación (horizontal o vertical) de cada percha ocupada por dos o más min; modo de locomoción (correr, saltar, caminar); y duración de cada comportamiento (ver Irschick & Losos 1996 y Moermond 1979). También se registró el número y el tipo de las interacciones intra e interespecíficas, las cuales incluían: despliegue de papada (DP), movimientos de cabeza (MC), apertura de boca (AB), persecución (P) y mordedura (M) (Hess & Losos 1991).

Caracterización del hábitat

Se midió la densidad del sotobosque entre los sitios de estudio utilizando una regla de madera de 2 x 0.05 m, con barras blancas y negras intercaladas de un ancho de cinco cm cada una. Esta regla se colocó verticalmente en un punto dentro del bosque a cuatro m de distancia del observador y se contó el número de barras cubiertas por vegetación para así obtener un porcentaje de cobertura a partir del total de barras de la regla (Hilje 2004). Además, se determinó la densidad de árboles mayores a 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) midiendo la distancia desde el punto donde se colocó la regla hasta el árbol más cercano (Cottam & Curtis 1956). Estas mediciones se llevaron a cabo 25 veces a lo largo del área recorrida en cada sitio, cada punto de medición separado por

unos 40 m. Si bien estas variables no miden la disponibilidad y estructura de las perchas que podrían estar usando los individuos de *A. limifrons* sí proporcionan una noción general de la estructura de cada bosque, lo cual permitiría establecer si variaciones en esta afectan el comportamiento y hábitos de esta especie.

Experimento manipulativo

Con el propósito de estudiar las interacciones agresivas interespecíficas en cada sitio, a excepción de la Isla del Caño, se construyó un encierro de 1.2 x 1.2 x 1.2 m con cedazo y se colocó dentro de este un tronco con ramas simulando perchas naturales. El experimento consistió en introducir un individuo de *A. limifrons* junto con otro de la especie más común observada en cada sitio (*A. humilis* en ambos sitios de la vertiente Caribe, *A. cupreus* en Carara y *A. polylepis* en Golfito) por un periodo de 90 min, registrando el número, tipo y duración de las interacciones. Se realizaron los siguientes ensayos usando solamente individuos adultos: macho de *A. limifrons* con macho de otra especie, hembra de *A. limifrons* con hembra de otra especie, macho de *A. limifrons* con hembra de otra especie y hembra de *A. limifrons* con macho de otra especie.

Análisis estadístico

Se determinó si las variables morfológicas se encontraban correlacionadas entre sí mediante correlaciones de Pearson. Debido a que todas las variables morfológicas estaban muy correlacionadas entre sí en todos los sitios (Coeficientes de correlación de Pearson entre 0.839 y 0.992, todas las $P < 0.001$), se dividió el valor de cada variable entre la longitud hocico-ano, estandarizando de

esta manera el efecto del tamaño. Estas proporciones se emplearon para realizar un Análisis de Función Discriminante, con el fin de determinar si los individuos de cada categoría de sexo/edad y las poblaciones de cada sitio eran clasificados correctamente con base en las características morfológicas. Las proporciones también se usaron para comparar la morfología de los individuos presentes en cada sitio utilizando un Análisis de Variancia Múltiple, así como para las comparaciones entre sitios realizadas mediante un análisis de contrastes.

Se comparó el uso del hábitat entre los sitios de estudio y las categorías de sexo/edad mediante Análisis de Correspondencia y pruebas de Chi cuadrado (χ^2), usando separadamente como variables dependientes las categorías de la altura y del diámetro de la percha. En este último caso, se excluyeron los individuos capturados sobre hojas debido a que podía afectar los resultados del análisis. Las relaciones entre las variables morfológicas y las del hábitat estructural se determinaron mediante un Análisis de Correlación Canónica, determinando las variables que explicaban la mayor parte de la variación. Además, se realizaron Análisis de Regresión Múltiple para determinar las relaciones específicas de la altura y del diámetro de la percha (como variables dependientes) con las variables morfológicas (variables independientes) en cada sitio visitado.

Los patrones funcionales en el uso del hábitat se compararon utilizando pruebas de Chi cuadrado y ANDEVAs. Para determinar si los modos de locomoción y las preferencias por la orientación y el tipo de la percha variaban entre los sitios estudiados se utilizaron pruebas de Chi cuadrado. Mientras que para determinar si existían diferencias entre las poblaciones estudiadas en la

cantidad de perchas que usaban los individuos y el tiempo que permanecía cada individuo en cada percha se llevaron a cabo ANDEVAs. El tiempo por percha se transformó a logaritmo en base 10 con el fin de aumentar la normalidad de esta variable.

Finalmente, se analizaron las características de cada bosque, la frecuencia de individuos con cola regenerada y la frecuencia de interacciones agresivas como factores que podrían estar relacionados con los patrones ecomorfológicos y del uso del hábitat. Se realizó un Análisis de Función Discriminante para comparar la estructura del bosque entre los sitios de estudio, utilizando como variables predictoras la densidad del sotobosque y la densidad de árboles de más de 10 cm de DAP. Se comparó la frecuencia de individuos con la cola regenerada entre los sitios y entre las categorías de sexo/edad entre los sitios mediante pruebas de Chi cuadrado. Con respecto a la frecuencia de interacciones agresivas, se usaron pruebas de Chi cuadrado para determinar si el número de interacciones intra e interespecíficas variaba entre los sitios.

RESULTADOS

Características morfológicas

Se capturaron en total 703 individuos pertenecientes a nueve especies del género *Anolis*. De este total 555 correspondían a individuos de *A. limifrons*, los cuales presentaron las mayores abundancias en los sitios del lado Caribe (Cuadro 1). Mediante un Análisis de Función Discriminante por categoría de sexo/edad se determinó que las primeras dos funciones discriminantes explican la mayoría de la variancia observada entre las categorías de sexo/edad (100%). Se obtuvo que

tanto los machos adultos como las hembras adultas y los juveniles son similares morfológicamente entre sí, aunque los juveniles pueden diferenciarse un poco de los adultos (Wilks' lambda = 0.85, $F_{12,1094} = 8.03$, $P < 0.001$, Fig. 1).

Se detectaron diferencias en la morfología general de los individuos de las diferentes poblaciones estudiadas (Cuadros 2 y 3). Se obtuvo que los individuos hallados en las poblaciones continentales del Caribe son muy similares morfológicamente entre sí, aunque presentaban diferencias en algunas medidas de la pata delantera (Fig. 2a, Cuadro 3). De igual forma, los individuos de las poblaciones del Pacífico también se parecen entre sí, aunque diferían en algunas medidas de la pata trasera (Fig. 2b, Cuadro 3). Sin embargo, existen claras diferencias en la morfología de los individuos entre ambas vertientes (Cuadro 3). Por su parte, la morfología de los individuos que habitan en la Isla del Caño se encontraba en un punto intermedio entre la de individuos de los sitios del Caribe y del Pacífico, aunque se asemejaba más a la de estos últimos (Cuadro 3).

Con base en estos resultados, se realizó un Análisis de Función Discriminante para los sitios estudiados y se determinó que las primeras dos funciones discriminantes explican el 96.4% de la variación observada entre las poblaciones. Los sitios se separaron de acuerdo con las características morfológicas de los individuos, con lo cual se agruparon las poblaciones de Pacuare y La Suerte en Caribe y las de Carara y Golfito en Pacífico, en tanto que se mantuvo a la Isla del Caño como un sitio separado (Fig. 3). Esto se refleja en los porcentajes de clasificación de los individuos de cada sitio según su morfología. Estos porcentajes resultaron bajos debido a que muchos de los individuos de Pacuare y

La Suerte se clasificaron erróneamente entre estos sitios del Caribe pero no en los sitios del Pacífico, mientras que muchos individuos de Carara, Golfito y la Isla del Caño se clasificaron erróneamente entre estos sitios del Pacífico pero no en los sitios del Caribe (Cuadro 4).

Uso del hábitat

Se encontraron diferencias en el uso del hábitat tanto dentro como entre las poblaciones. Utilizando las categorías de altura de la percha se determinó que una mayor cantidad de adultos empleaban perchas más altas que las usadas por los juveniles (Cuadro 5), los cuales se encontraron principalmente a menos de un metro (Figs. 4 y 5a). No se detectaron diferencias en las alturas usadas por machos adultos y hembras adultas (Cuadro 5), aunque se registró un mayor porcentaje de machos que de hembras utilizando perchas altas (> 200 cm) y un mayor porcentaje de hembras que de machos usando perchas bajas (0-100 cm) (Figs. 4 y 5a). Con respecto al diámetro de la percha, solamente se detectaron diferencias entre hembras adultas y juveniles (Cuadro 5). En comparación con las otras categorías de sexo/edad, se encontró un mayor porcentaje de juveniles en perchas delgadas (0-3 cm) y un mayor porcentaje de hembras en perchas gruesas (> 6 cm) (Figs. 4 y 5b).

Al comparar entre los sitios de estudio, se determinó que los individuos presentes en los sitios de la vertiente Caribe no se diferenciaban entre sí tanto para la altura como para el diámetro de la percha (Cuadro 5). De igual manera, no se detectaron diferencias para ambas variables del hábitat estructural entre los sitios de la vertiente Pacífica (Cuadro 5). Sin embargo, sí se observaron

diferencias en la altura y el diámetro al comparar entre vertientes y entre cada una de ellas y la Isla del Caño (Cuadro 5).

En el caso de la altura, un mayor porcentaje de los individuos presentes en el Caribe en comparación con los del Pacífico usaban perchas bajas (0-100 cm), mientras que un mayor porcentaje de los individuos del Pacífico en comparación con los del Caribe empleaban perchas altas (> 200 cm) (Figs. 6 y 7a). Los individuos de la Isla del Caño, si bien se encontraron más frecuentemente en perchas bajas, usaban un ámbito mayor de alturas en comparación con los presentes en tierra firme (Figs. 6 y 7a).

En el caso del diámetro, los individuos de todos los sitios estudiados usaban preferentemente perchas delgadas (0-3 cm). Sin embargo, un mayor porcentaje de los individuos del Caribe en comparación con los del Pacífico utilizaban perchas gruesas (> 6 cm), mientras que un mayor porcentaje de los individuos del Pacífico en comparación con los del Caribe empleaban perchas intermedias (3-6 cm) (Figs. 6 y 7b). Al igual para la altura de la percha, los individuos de la Isla del Caño usaban un ámbito mayor de diámetros en comparación con los de tierra firme (Figs. 6 y 7b).

El tipo de percha preferido también presentó diferencias entre los sitios. Mientras que en la Isla del Caño los individuos preferían usar perchas leñosas, en los restantes sitios se observaron principalmente sobre perchas herbáceas ($\chi^2 = 112.76$, g.l. = 12, $P < 0.001$, Fig. 8). Si se excluye la Isla del Caño del análisis y se comparan los restantes sitios agrupados por vertiente, también se encuentran diferencias en el sustrato sobre el que se observaron los individuos. A pesar de

que tanto en el Caribe como en el Pacífico se capturaron individuos principalmente sobre perchas herbáceas, los de las poblaciones del Caribe utilizaban con mayor frecuencia los otros tipos de percha que aquellos de poblaciones del Pacífico ($\chi^2 = 29.99$, g.l. = 3, $P < 0.001$, Fig. 8).

Factores relacionados con el uso del hábitat

Estructura del hábitat

Las diferencias detectadas en la morfología y el uso del hábitat entre los sitios de estudio podrían estar relacionadas con diferencias en la estructura de los bosques muestreados. Utilizando un Análisis de Función Discriminante, se encontró que existen diferencias entre los sitios (Wilks' lambda = 0.83, $F_{8,236} = 2.92$, $P = 0.004$); sin embargo, estas se deben a que el bosque de Golfito difiere del bosque de los restantes sitios. El bosque visitado en Golfito presentó un sotobosque más denso (Fig. 9a) y una menor densidad de árboles grandes (Fig. 9b), por lo que si se excluye este sitio del análisis no se detectan diferencias (Wilks' lambda = 0.92, $F_{6,190} = 1.30$, $P = 0.259$).

Frecuencia de individuos con colas regeneradas

Debido a que las observaciones directas de eventos de depredación son poco frecuentes en estudios de campo, se utilizó la frecuencia de individuos con la cola regenerada como índice de depredación entre los sitios (Savage 2002). Aunque el uso de colas regeneradas como índice de depredación no es del todo adecuado debido a que otros factores, además del ataque de depredadores, pueden

provocar el desprendimiento de la cola, al menos esta medición proporciona una idea general sobre la posible presión de depredación que sufren los animales.

De esta manera, diferencias entre los sitios en la frecuencia de individuos con colas regeneradas podría ser un indicador de diferencias en las presiones selectivas (ej. depredación) y esto podría influir en un uso diferencial del hábitat por parte de los individuos de cada población de *A. limifrons*. Sin embargo, no se detectaron diferencias en el porcentaje de individuos con la cola regenerada entre cada uno de los sitios ($\chi^2 = 3.50$, g.l. = 4, $P = 0.478$, Fig. 10), ni tampoco al agruparlos por vertiente ($\chi^2 = 2.72$, g.l. = 2, $P = 0.257$). Cabe resaltar que, si bien no se detectaron diferencias entre los sitios, sí se observaron diferencias entre las categorías de sexo/edad ($\chi^2 = 10.73$, g.l. = 2, $P = 0.005$), siendo los machos los que se encontraron más frecuentemente con colas regeneradas (Fig. 10).

Comportamiento locomotor

Interacciones agresivas

Otro factor que podría estar influyendo en las diferencias ecomorfológicas registradas es la frecuencia de las interacciones agresivas que experimentan los individuos de *A. limifrons*. Mediante la observación de individuos focales se lograron registrar interacciones tanto inter como intraespecíficas, aunque fueron estas últimas las que se detectaron con mayor frecuencia en casi todos los sitios. Asimismo, no se logró clasificar gran cantidad de interacciones, aunque se cree que podían estar dirigidas a otros *A. limifrons*. En general, se determinó que los individuos de los sitios del Caribe se involucran en un mayor número, y por lo tanto invierten más tiempo, en interacciones agresivas que los presentes en los

con el número promedio de perchas que utilizaba cada individuo en cada sitio y si

sitios del Pacífico incluyendo a la Isla del Caño ($\chi^2 = 4.19$, g.l. = 1, $P = 0.041$, Cuadro 6).

Sin embargo, este patrón cambia si se consideran únicamente las interacciones interespecíficas. Al controlar este tipo de interacciones durante un experimento manipulativo, se determinó que existen diferencias en el grado de agresión entre los individuos encontrados en los sitios de ambas vertientes ($\chi^2 = 53.86$, g.l. = 1, $P < 0.001$, Fig. 11). Los individuos de *A. limifrons* presentes en el lado Caribe recibieron un mayor número de agresiones y realizaron un menor número de despliegues a *A. humilis*, mientras que aquellos encontrados en el lado Pacífico presentaron el patrón contrario cuando se enfrentaron con *A. cupreus* en Carara y *A. polylepis* en Golfito (Cuadro 6).

Comportamiento locomotor

Los individuos de todas las poblaciones estudiadas se movían preferentemente a través del hábitat mediante saltos ($\chi^2 = 54.43$, g.l. = 8, $P < 0.001$, Fig. 12) y usaban perchas en orientación vertical ($\chi^2 = 32.20$, g.l. = 4, $P < 0.001$, Fig. 13). Sin embargo, se detectaron diferencias en el comportamiento locomotor de los individuos de Pacuare y La Suerte con respecto a aquellos de Carara, Golfito y la Isla del Caño. Los individuos de las poblaciones del Caribe saltaban con mayor frecuencia que los encontrados en el Pacífico y la Isla del Caño, mientras que estos últimos caminaban o corrían con mayor frecuencia que los individuos del Caribe ($\chi^2 = 50.93$, g.l. = 4, $P < 0.001$, Fig. 12).

Estas diferencias en la forma de desplazamiento pueden estar relacionadas con el número promedio de perchas que utilizaba cada individuo en cada sitio y el

tiempo promedio que permanecía cada individuo en cada percha. Para ambas variables se encontraron diferencias entre los sitios de cada vertiente (Número de perchas: $F_{4,47} = 5.52$, $P = 0.001$, Tiempo por percha: $F_{4,47} = 3.24$, $P = 0.020$). Se observó que los *A. limifrons* del Pacífico, especialmente los de Carara, ocupaban un menor número de perchas y pasaban más tiempo en cada una de ellas, mientras que los del Caribe, especialmente los de La Suerte, presentaban el patrón contrario (Cuadro 7).

DISCUSIÓN

Relación morfología-ecología

Mediante un Análisis de Correlación Canónica se determinó que existe una asociación significativa ($r^2 = 0.210$) entre las variables morfológicas y las del hábitat estructural (altura y diámetro de la percha) ($F_{14,1060} = 9.45$, $P < 0.001$). Sin embargo, no todas las variables aportan de igual manera para explicar esta relación. Se encontró que de las variables morfológicas la longitud del pie delantero y de la tibia fueron las que mejor ayudaron a explicar el patrón observado, mientras que de las variables del hábitat estructural fue la altura. El patrón general encontrado indica que individuos con pies delanteros más grandes y tibias más pequeñas tienden a perchar más alto.

Mediante un Análisis de Regresión Múltiple se determinó que la asociación específica de las variables morfológicas con la altura de la percha, aunque significativa, es relativamente baja (Cuadro 8). La variabilidad observada en esta variable del hábitat estructural, por tanto, no puede ser explicada únicamente por la morfología de las lagartijas, por lo que otros factores podrían estar influyendo en el uso del hábitat estructural de *Anolis limifrons*. Además, si se realiza un

Análisis de Regresión Múltiple para cada sitio, las variables morfológicas que explican la variabilidad de la altura de la percha no son las mismas. En Carara solamente interviene la longitud del pie trasero, en Golfito son la longitud del fémur y del pie trasero, en la Isla del Caño es la longitud hocico-ano, en La Suerte la longitud del húmero y del fémur y en Pacuare es la longitud hocico-ano (Cuadro 8).

DISCUSIÓN

Diferencias en la morfología

Estudios en ecomorfología suponen que existe una estrecha relación entre morfología, ecología y desempeño funcional. Mediante este estudio se determinó que el crecimiento de los individuos de *Anolis limifrons* se da de forma proporcional. Esto quiere decir que su morfología apendicular crece al mismo ritmo que lo hace su tamaño corporal. Este crecimiento integral del organismo permite que las diferentes clases de sexo/edad se ajusten mejor a diferentes partes del hábitat y presenten diferencias en el uso de este. Otro descubrimiento que se realizó durante este estudio con respecto a la morfología se refiere a la separación, según las características morfológicas de los individuos, de las poblaciones de *A. limifrons* de la Isla del Caño, de la vertiente Pacífica y de la vertiente Caribe de Costa Rica. Las diferencias observadas en las características morfológicas de estas poblaciones pueden explicarse de tres maneras.

Por un lado, las diferencias morfológicas pueden reflejar diferenciación genética, la cual pudo ocurrir por una separación entre las poblaciones durante algún periodo de tiempo. Esta separación, con la consecuente interrupción del

flujo genético entre las poblaciones, pudo permitir un ajuste distinto de los individuos de ambas vertientes a diferentes condiciones. Ciertamente, el eje montañoso que divide el territorio costarricense en dos vertientes claramente definidas funciona como una efectiva barrera geográfica que impide el paso de una variedad de organismos y ha provocado la diferenciación de varias especies de la herpetofauna de Costa Rica (Savage 2002; Zamudio & Greene 1997). En el caso de *A. limifrons*, otros autores han reconocido diferencias entre las poblaciones a lo largo del ámbito de distribución de esta especie e incluso se ha propuesto la separación de las poblaciones del Pacífico costarricense y la parte colindante del oeste de Panamá como una especie distinta, *Anolis biscutiger* (Fitch 1973a,b; Taylor 1956). Sin embargo, actualmente esta especie no es reconocida por la mayoría de investigadores (Savage 2002).

Otra posible explicación a las diferencias morfológicas observadas se refiere a que estas pueden ser el resultado de plasticidad fenotípica de la especie. Esto quiere decir que la información genética de la especie puede permitir la aparición de diferentes fenotipos bajo diferentes condiciones. De esta forma, la selección natural favorecería aquellos fenotipos que mejor se desenvuelvan en hábitats con condiciones particulares y las diferencias morfológicas podrían acentuarse (Losos *et al.* 2000; West-Eberhard 1989). Por lo tanto, si *Anolis limifrons* es una especie con una gran plasticidad fenotípica, es probable que en diferentes poblaciones de esta especie que ocupan ambientes distintos se puedan encontrar diferentes fenotipos. La plasticidad fenotípica en especies anolinas se ha reportado

Además, esta investigación se realizó solamente durante la estación lluviosa de

anteriormente (Losos *et al.* 2000) y aparentemente podría ser una característica extendida dentro del género *Anolis* (*sensu lato*, Kolbe & Losos 2005).

Una tercera explicación se refiere a diferencias en los patrones reproductivos de cada población asociados con las condiciones climáticas de cada sitio. Se ha reportado que el patrón de las precipitaciones puede afectar el esfuerzo reproductivo de los individuos de *A. limifrons* (Andrews & Rand 1974; Andrews *et al.* 1989; Sexton *et al.* 1971), por lo que en sitios con una estación seca muy marcada la tasa reproductiva de las hembras disminuye. Esto conlleva a diferencias en el tiempo de aparición de juveniles y del reclutamiento de nuevos individuos adultos en la población. Ciertamente, el Pacífico costarricense está sometido a un régimen climático con una estación seca más marcada que en el Caribe. Por lo tanto, las diferencias detectadas en la morfología de los individuos entre los sitios muestreados pueden ser un reflejo de distintos patrones reproductivos y esto puede afectar la separación encontrada entre ambas vertientes.

Si la variación morfológica observada se debe a diferenciación genética, plasticidad fenotípica, diferencias en los patrones reproductivos o a una combinación de estos factores permanece aún sin resolver y escapa a los objetivos de este estudio. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo señalan la necesidad de llevar a cabo estudios de campo y de laboratorio en *Anolis limifrons*, tanto a nivel genético como a través de experimentos manipulativos, que permitan determinar la influencia de los factores mencionados.

Además, esta investigación se realizó solamente durante la estación lluviosa de presencia de diferentes fenotipos en los sitios visitados conlleva un uso diferencial

todos los sitios, por lo que se requiere llevar a cabo estudios a largo plazo que determinen si existe efectivamente una diferencia en los patrones de frecuencia de apareamientos y de reclutamiento de juveniles de las poblaciones de cada vertiente.

Diferencias en el uso del hábitat

Usualmente, las diferencias en el uso del hábitat entre las clases de sexo/edad de especies anolinas se deben a las diferentes actividades sociales y hábitos alimenticios que cada uno realiza (Andrews 1971). Mientras que en muchas especies los machos adultos suelen gastar mucho tiempo en interacciones sociales y ocupan perchas altas, tanto hembras adultas como juveniles gastan más tiempo buscando alimento y ocupan perchas más bajas. En el caso de *A. limifrons*, durante este estudio se determinó que ciertamente los adultos perchan más alto que los juveniles, aunque no se detectaron diferencias entre machos y hembras adultos. Por lo tanto, es posible que las hembras se involucren en actividades sociales con una frecuencia similar a la de los machos. Esto concuerda con investigaciones previas en las que no se han encontrado diferencias en el porcentaje de tiempo empleado por cada sexo para las actividades que realizaban (Talbot 1979). Aún así, la tendencia a que los machos utilicen con mayor frecuencia perchas más altas que las hembras puede estar relacionado con el hecho de que los machos deben pasar más tiempo vigilando su territorio.

Con respecto a las poblaciones estudiadas, resulta adecuado suponer que la presencia de diferentes fenotipos en los sitios visitados conlleva un uso diferencial

del hábitat. Tal suposición fue apoyada por los resultados obtenidos. Mientras que en el lado Caribe los individuos usan perchas bajas, delgadas y de un espectro de tipos relativamente amplio, aquellos del lado Pacífico tienden a situarse en perchas altas, delgadas y casi exclusivamente de tipo herbáceo. En el caso de la Isla del Caño, los animales usaban un espectro de alturas, diámetros y tipos de perchas mayor que los registrados en los sitios continentales. Esto puede estar relacionado con el hecho de que en este sitio no existen otros congéneres de *A. limifrons*, por lo que se especula que esta especie sufrió una liberación ecológica y los individuos pudieron ocupar diversas partes del hábitat.

La escogencia del tipo de percha puede estar influenciada por una gran variedad de factores. Es posible que los individuos, al seleccionar una percha, estén buscando sitios adecuados para sus requerimientos fisiológicos, evadiendo depredadores que actúan en partes específicas del hábitat, disminuyendo las interacciones agresivas interespecíficas que ocurren especialmente con congéneres o maximizando la visibilidad de su territorio. La respuesta de los individuos de una población a la acción de uno o varios de estos factores determina su supervivencia y reproducción en un hábitat particular. Por lo tanto, cabe pensar que diferentes presiones parecen estar actuando sobre las poblaciones de *Anolis limifrons* presentes en el Caribe costarricense en comparación con aquellas del lado Pacífico. En este estudio, se intentó determinar si factores como la estructura de cada bosque, la intensidad de la depredación y la frecuencia de las interacciones agresivas interespecíficas influían en un uso diferencial del hábitat de los individuos de cada población.

Estructura de la vegetación

Desde una perspectiva biomecánica, la estructura de la vegetación juega un papel muy importante en la separación interespecífica (Moermond 1979; Pounds 1988) e intraespecífica (Jenssen *et al.* 1998) del hábitat, ya que diferentes matrices de vegetación son ocupadas por diferentes fenotipos. Sin embargo, a excepción del bosque de Golfito, todos los sitios presentaron densidades de sotobosque y de árboles grandes (> a 10 cm DAP) similares y, a pesar de ello, se encontraron diferentes fenotipos y diferentes usos del hábitat entre las poblaciones de *A. limifrons* presentes en el Caribe y el Pacífico de Costa Rica. Por lo tanto, al menos en este caso, parece que este factor no influye de forma determinante las preferencias de percha de los individuos. Las razones de por qué el bosque de Golfito resultó diferente al de los restantes sitios no están claras, aunque una posible explicación es que el muestreo que se llevó a cabo en este sitio abarcó áreas muy alteradas.

Es importante mencionar que, aunque no se detectaron diferencias cuantitativas entre los sitios, sí se observaron algunas diferencias en la composición y dominancia de plantas en las cuales se encontraron muchos individuos de *A. limifrons*. Por ejemplo, en Pacuare se observó una gran abundancia de *Calathea* sp., en La Suerte de *Heliconia* sp., en Carara de *Welfia* sp. y en Golfito de *Etilingera* sp. Por lo tanto, es necesario llevar a cabo estudios que analicen con más detalle este aspecto, incluyendo variables que midan el uso real del hábitat, como la abundancia relativa y el diámetro promedio de especies de plantas leñosas y herbáceas, con el fin de lograr un análisis más robusto.

Frecuencia de individuos con colas regeneradas

La intensidad de la depredación es otro factor que puede afectar la escogencia de perchas adecuadas. Se ha reportado que las especies anolinas continentales suelen experimentar altas tasas de depredación (Irschick *et al.* 1997; Lister & García 1992), e incluso se ha observado que la presencia de ciertos depredadores puede provocar cambios en el uso del hábitat estructural (Schoener *et al.* 2002). No obstante, la frecuencia de individuos con la cola regenerada no presentó diferencias entre los sitios muestreados, por lo que se podría suponer que la presión de depredación es similar y no representa un factor determinante en la selección de la percha. Estos resultados, sin embargo, podrían cambiar si se realizan estudios con métodos más apropiados para determinar la influencia específica de la depredación en las poblaciones de *A. limifrons*.

Interacciones agresivas interespecíficas

La frecuencia de las interacciones agresivas entre especies también puede influir directamente en el uso del hábitat que cada especie lleva a cabo. Una especie que experimenta una alta frecuencia de encuentros agresivos interespecíficos puede cambiar su hábitat estructural con el fin de disminuir el gasto energético que tales interacciones representan. Las diferencias observadas en la cantidad y tipo de encuentros agresivos interespecíficos entre las poblaciones de *A. limifrons* de ambas vertientes podrían de esta manera explicar el uso diferencial del hábitat de esta especie.

En el Caribe, la especie simpátrica de *A. limifrons* más común es *A. humilis*, la cual utiliza perchas menores a 0.5 m de altura (Talbot 1979). Por lo tanto, los

encuentros agresivos entre ambas especies son infrecuentes. Sin embargo, al controlarlos mediante un experimento, es la especie más pequeña, *A. humilis* en este caso, la que responde con mayor intensidad. Esto indica que la presencia de *A. humilis* no afecta significativamente el uso del hábitat estructural que hace *A. limifrons*.

Por el contrario, en el Pacífico, *A. cupreus* en Carara y *A. polylepis* en Golfito fueron las dos especies simpátricas de *A. limifrons* más abundantes (Cuadro 1). Estas especies usan perchas en un rango entre los 0 y 10 m de altura en el caso de *A. cupreus* y de 0 a 2 m de altura en el caso de *A. polylepis* y ambas presentan densidades mayores a los 300 individuos/ha (Andrews 1971; Fitch 1973b; Savage 2002). De esta manera, existe un gran traslape con la altura de las perchas que suele reportarse para *A. limifrons* (0 a 2 m) y, por lo tanto, los encuentros agresivos podrían ser más frecuentes. Mediante un experimento manipulativo, se observó de nuevo que la especie más pequeña, *A. limifrons* en este caso, es la que responde más intensamente durante estos encuentros. Por lo tanto, las interacciones agresivas con *A. cupreus* y *A. polylepis* no le confieren ninguna ventaja a *A. limifrons* y su respuesta ante tal situación ha sido un cambio en el uso del hábitat estructural.

Diferencias en el comportamiento locomotor

Existe una relación muy cercana entre la morfología de los individuos, su uso del hábitat, su comportamiento locomotor y su éxito adaptativo (Arnold 1983; Garland & Losos 1994). El comportamiento locomotor se ha mencionado como la respuesta funcional que una especie desarrolla dependiendo de las condiciones

en las que se desenvuelve y suele estar correlacionado con la morfología apendicular (Garland & Losos 1994; Losos 1990a,b). Por lo tanto, poblaciones con individuos que presentan características morfológicas distintas tendrán diferentes comportamientos locomotores, ajustados para las condiciones particulares en las que se encuentra cada población. En este estudio se observaron diferencias tanto en los fenotipos como en el comportamiento locomotor de poblaciones de *A. limifrons* presentes en el Caribe y el Pacífico costarricenses, lo cual indica que tal relación existe para esta especie.

Se ha reportado que especies con patas traseras cortas suelen caminar más que aquellas de patas más largas, las cuales prefieren correr o saltar como modo de locomoción principal. Dentro de estas últimas, las especies que corren con más frecuencia suelen tener patas delanteras más largas que las especies que saltan predominantemente (Moermond 1979; Pounds 1988). Ciertamente, las patas traseras largas y las delanteras cortas de los individuos de *A. limifrons* presentes en los sitios del Caribe les permiten movilizarse principalmente mediante saltos; en tanto que las patas traseras cortas y las delanteras largas de los individuos del Pacífico los facultan para caminar y correr con mayor frecuencia que los individuos del Caribe.

El modo de locomoción exhibido por los individuos de cada población parece estar relacionado con el grado de movilidad. Se logró observar que los individuos de la vertiente Caribe se movían constantemente, por lo que tendían a permanecer relativamente poco tiempo en cada percha y a usar un gran número de ellas; en tanto que los individuos del Pacífico se movían con menor frecuencia,

por lo que dedicaban periodos más largos de descanso (Cuadro 7). El por qué de estas diferencias no está claro y se requieren estudios específicos para determinar si hay diferencias metabólicas, de comportamiento u otras, entre los individuos de cada población.

Diferencias en las relaciones ecomorfológicas

Las relaciones ecomorfológicas encontradas en este estudio corroboran la información reportada previamente sobre especies anolinas continentales. Según Irschick *et al.* (1997), mientras que las especies anolinas presentes en las Antillas Mayores presentan características morfológicas correlacionadas principalmente con el diámetro de la percha, en el caso de las especies continentales la correlación se da con la altura de la percha. Para *A. limifrons* se determinó una correlación de la morfología de los individuos con la altura de la percha, pero no así con el diámetro.

El por qué de tales relaciones no está claro. Sin embargo, un modelo funcional desarrollado para las especies anolinas de las Antillas Mayores podría ofrecer una posible explicación (Irschick *et al.* 1997). Según este modelo, especies que utilizan perchas angostas necesitan patas cortas para moverse lentamente y posicionar su centro de gravedad sobre la percha, mientras que en perchas anchas se ven favorecidas las especies con patas más largas que les permiten correr o saltar efectivamente (Irschick *et al.* 1997; Losos *et al.* 2000; Pounds 1988). Sin embargo, esta parte del modelo no aplica en el caso de *A. limifrons* debido a que la mayoría

de individuos se encontraron en perchas angostas y se determinó que en esta especie el modo de locomoción principal es el salto.

Una segunda parte del modelo establece que especies que usan perchas más altas deben tener una mayor capacidad para aferrarse al sustrato y así moverse más efectivamente (Irschick *et al.* 1997). Esta hipótesis sí podría ajustarse en el caso de *A. limifrons*. Sin embargo, la capacidad de aferrarse suele estar correlacionada con un mayor número de laminillas en los cojinetes de los dedos más que en las dimensiones de sus extremidades (Glossip & Losos 1997). Aunque el número de laminillas no se incluyó como una variable en este estudio, es posible que futuras investigaciones comprueben que los individuos de esta especie poseen un alto número de laminillas que, debido a su forma de desplazamiento y a la altura en que suelen perchar, les permiten aferrarse adecuadamente al sustrato. Asimismo, las diferencias en las relaciones ecomorfológicas entre los sitios corroboran la necesidad de investigar con más detalle las presiones a las que están sometidos los individuos de las poblaciones del Caribe y del Pacífico.

CONCLUSIONES

- Existe una separación entre las poblaciones del Atlántico, Pacífico y la Isla del Caño, cuyos individuos presentan diferencias en morfología, uso del hábitat y comportamiento locomotor.
- El uso del hábitat de *Anolis limifrons* puede estar influenciado por varios factores; en este estudio se demostró que las interacciones con congéneres simpátricos es uno de ellos.

- Los resultados obtenidos en esta investigación son la base para nuevos estudios que determinen, entre otras cosas:
 - La causa específica de las diferencias morfológicas entre las poblaciones.
 - La influencia específica de ciertos factores que podrían afectar el uso del hábitat.
 - Las razones específicas de las diferencias en las relaciones ecomorfológicas identificadas.

LITERATURA CITADA

- AGUIRRE, L.F., HERREL, A., VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1271-1278.
- ANDREWS, R.M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52:262-270.
- ANDREWS, R.M. 1979. Reproductive effort of female *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1979:620-626.
- ANDREWS, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. Pp. 273-320 in Gans, C. & Pough, H.F. (eds.). *Biology of the reptilia*. Vol. 13 *Physiology D: physiological ecology*. Academic Press, Nueva York.
- ANDREWS, R.M. 1991. Population stability of a tropical lizard. *Ecology* 72:1204-1217.
- ANDREWS, R.M. & RAND, A.S. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- ANDREWS, R.M., STAHL, S.J. & NICOLETTO, P.F. 1989. Intra-population variation in age of sexual maturity of the tropical lizard *Anolis limifrons* in Panama. *Copeia* 1989:751-753.
- ARNOLD, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoology* 23:347-361.

- BALLINGER, R.E., MARION, K.R. & SEXTON, O.J. 1970. Thermal ecology of the lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes on three additional Panamanian anoles. *Ecology* 51:246-254.
- BOZA, M.A. 1996. *Costa Rica, Parques Nacionales*. Incafo, San José, Costa Rica. 352 pp.
- CLARK, D.R. Jr. 1973. Temperature responses of three Costa Rican lizards (*Anolis*). *Caribbean Journal of Science* 13:199-206.
- COTTAM, G. & CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122:661-696.
- COPE, E.D. 1862. Contributions to Neotropical saurology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 14:176-188.
- CRUMP, M.L. & SCOTT, N.J. Jr. 1994. Visual Encounter Surveys. Pp. 84-92 in Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.-A.C. & Foster, M.S. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington. 364 pp.
- FITCH, H.S. 1973a. A field study of Costa Rican lizards. *University of Kansas Science Bulletin* 50:39-126.
- FITCH, H.S. 1973b. Observations on the population ecology of the Central American iguanid lizard *Anolis cupreus*. *Caribbean Journal of Science* 13:215-228.
- GARBER, P.A. & REHG, J.A. 1999. The ecological role of the prehensile tail in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *American Journal of Physical Anthropology* 110: 325-339.
- GARLAND, T. Jr & LOSOS, J.B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp. 240-302 in Wainwright, P.C. & Reilly, S. (eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- GLOSSIP, D. & LOSOS, J.B. 1997. Ecological correlates of number of subdigital lamellae in anoles. *Herpetologica* 53:192-199.

- GUYER, C. & SAVAGE, J.M. 1986. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Systematic Zoology* 35:509-531.
- HESS, N.E. & LOSOS, J.B. 1991. Interspecific aggression between *Anolis cristatellus* and *A. gundlachi*: comparison of sympatric and allopatric populations. *Journal of Herpetology* 25:256-259.
- HILJE, B. 2004. *Distribución y abundancia de anfibios en bosques tropicales húmedos con diferente estado de sucesión, Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica*. Tesis de licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 61 pp.
- HUEY, R.B. & WEBSTER, T.P. 1975. Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. *Ecology* 56:445-452.
- IRSCHICK, D.J. & LOSOS, J.B. 1996. Morphology, ecology, and behavior of the twig anole, *Anolis angusticeps*. Pp. 291-301 in Powell, R. & Henderson, R.W. (eds.). *Contributions to West Indian herpetology: a tribute to Albert Schwartz*. Vol. 12. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Nueva York.
- IRSCHICK, D.J., VANHOOYDONCK, B., HERREL, A. & MEYERS, J. 2005. Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:211-221.
- IRSCHICK, D.J., VITT, L.J., ZANI, P.A. & LOSOS, J.B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191-2203.
- JENSSEN, T.A. 1973. Shift in the structural habitat of *Anolis opalinus* due to cogenetic competition. *Ecology* 54:865-869.
- JENSSEN, T.A., HOVDE, K.A. & TANEY, K.G. 1998. Size-related habitat use by nonbreeding *Anolis carolinensis* lizards. *Copeia* 1998:774-779.
- KOLBE, J.J. & LOSOS, J.B. 2005. Hind-limb length plasticity in *Anolis carolinensis*. *Journal of Herpetology* 39:674-678.
- 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* 14:904-909.
- LEAL, M., RODRÍGUEZ-ROBLES, J.A. & LOSOS, J.B. 1998. An experimental study of interspecific interactions between two Puerto Rican *Anolis* lizards. *Oecologia* 117:273-278.

- LISTER, B.C. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I: Ecological consequences of reduced competition. *Evolution* 30:659-676.
- LISTER, B.C. 1981. Seasonal niche relationships of rain forest anoles. *Ecology* 62:1548-1560.
- LISTER, B.C. & A. GARCÍA. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- LOSOS, J.B. 1990a. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: An evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60:369-388.
- LOSOS, J.B. 1990b. Concordant evolution of locomotor behaviour, display rate and morphology in *Anolis* lizards. *Animal Behaviour* 39:879-890.
- LOSOS, J.B., CREER, D.A., GLOSSIP, D., GOELLNER, R., HAMPTON, A., ROBERTS, G., HASKELL, N., TAYLOR, P. & ETTLING, J. 2000. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in the hindlimb of the lizard *Anolis sagrei*. *Evolution* 54:301-305.
- LOSOS, J.B., MARKS, J.C. & SCHOENER, T.W. 1993. Habitat use and ecological interactions of an introduced and a native species of *Anolis* lizard on Grand Cayman, with a review of the outcomes of anole introductions. *Oecologia* 95:525-532.
- LOSOS, J.B., SCHOENER, T.W. & SPILLER, D.A. 2004. Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field experimental lizard populations. *Nature* 432:505-508.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-387.
- MacARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography. Monographs on population biology N° 1*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- MACRINI, T.E., IRSCHICK, D.J. & LOSOS, J.B. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology* 37:52-58.
- MALHOTRA, A. & THORPE, R.S. 1999. *Reptiles and amphibians of the Eastern Caribbean*. MacMillan Education, Londres. 134 pp.

- MILES, D.B., RICKLEFS, R.E. & TRAVIS, J. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *The American Naturalist* 129:347-364.
- MOERMOND, T.C. 1979. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology* 60:152-164.
- MORENO, E. & CARRASCAL, L.M. 1993. Leg morphology and feeding postures in four *Parus* species: an experimental ecomorphological approach. *Ecology* 74:2037-2044.
- PACALA, S.W. & ROUGHGARDEN, J. 1982. Resource partitioning and intraspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. *Science* 217:444-446.
- PACALA, S.W. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Population experiments with the *Anolis* lizards of St. Maarten and St. Eustatius. *Ecology* 66:129-141.
- PIANKA, E.R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Nueva Jersey. 212 pp.
- PIANKA, E.R. & PIANKA, H.D. 1976. Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Gekkonidae) in the Western Australian desert. *Copeia* 1976:125-142.
- POUNDS, J.A. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: Patterns in a tropical mainland *Anolis* community. *Ecological Monographs* 58:299-320.
- RAND, A.S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745-752.
- ROSENZWEIG, M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62:327-335.
- RUIBAL, R. & PHILIBOSIAN, R. 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia* 1970:645-653.
- RUMMEL, J.D. & ROUGHGARDEN, J. 1985. Effects of reduced perch-height separation on competition between two *Anolis* lizards. *Ecology* 66:430-444.
- SALZBURG, M.A. 1984. *Anolis sagrei* and *Anolis cristatellus* in southern Florida: a case study in interspecific competition. *Ecology* 65:14-19.
- SAUNDERS, M.B. & BARCLAY, R.M.R. 1992. Ecomorphology of insectivorous bats: a test of predictions using two morphologically similar species. *Ecology* 73:1335-1345.

- SAVAGE, J.M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago Press, Chicago. 934 pp.
- SCHOENER, T.W. & GORMAN, G.C. 1968. Some niche differences in three Lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology* 49:819-830.
- SCHOENER, T.W., SPILLER, D.A. & LOSOS, J.B. 2002. Predation on a common *Anolis* lizard: can the food-web effects of a devastating predator be reversed? *Ecological Monographs* 72:383-407.
- SEXTON, O.J. 1967. Population changes in a tropical lizard *Anolis limifrons* on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Copeia* 1967:219-222.
- SEXTON, O.J. & HEATWOLE, H. 1968. An experimental investigation of habitat selection and water loss in some anoline lizards. *Ecology* 49:762-767.
- SEXTON, O.J., HEATWOLE, H.F. & MESETH, E.H. 1963. Seasonal population changes in the lizard, *Anolis limifrons*, in Panama. *American Midland Naturalist* 69:482-491.
- SEXTON, O.J., ORTLEB, E.P., HATHAWAY, L.M., BALLINGER, R.E. & LICHT, P. 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52:201-215.
- SINERVO, B. & LOSOS, J.B. 1991. Walking the tight rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology* 72:1225-1233.
- STAMPS, J.A. 1977. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58:349-358.
- STORCH, D. & FRYNTA, D. 1999. Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? *Evolutionary Ecology* 13:591-600.
- TALBOT, J.J. 1977. Habitat selection in two tropical anoline lizards. *Herpetologica* 33:114-123.
- TALBOT, J.J. 1979. Time budget, niche overlap, inter- and intraspecific aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. *Copeia* 1979:472-481.
- TAYLOR, E.H. 1956. A review of the lizards of Costa Rica. *University of Kansas Science Bulletin* 38:3-322.
- 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* 2002:275-286.
- WAICHMAN, A.V. 1992. An alphanumeric code for toe clipping amphibians and reptiles. *Herpetological Review* 23:19-21.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:249-278.
- WILLIAMS, E.E. 1972. The origin of faunas: evolution of lizard congeners in a complex island fauna – a trial analysis. *Evolutionary Biology* 6:47-89.
- WIKRAMANAYAKE, E.D. 1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology* 71:1756-1764.
- WINEMILLER, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61:343-365.
- ZAMUDIO, K.R. & GREENE, H.W. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for Neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:421-442.

La Sarte

A. carpenton 1 1

A. humilis 14 8 0 28

A. oxylophus 1 1

Carara

A. biporcatus 1 1

A. cupreus 4 3 23 30

A. pentaptron 1 1

A. polylopis 3 4 5 12

Golfito

A. cepilo 2 2

A. polylopis 31 9 7 47

Total general 311 197 195 703

Cuadro 1. Número de machos adultos, hembras adultas y juveniles de las diferentes especies de *Anolis* capturadas en cada uno de los sitios visitados.

Especie / Sitio	Categoría de sexo/edad			Total
	Machos	Hembras	Juveniles	
<i>A. limifrons</i>				
Pacuare	64	42	40	146
La Suerte	62	40	49	151
Carara	34	18	20	72
Golfito	53	28	15	96
Isla del Caño	31	35	24	90
Total	244	163	148	555
<i>A. humilis</i>				
Pacuare	10	10	5	25
La Suerte				
<i>A. carpenteri</i>				
	1			1
<i>A. humilis</i>				
	14	8	6	28
<i>A. oxylophus</i>				
			1	1
<i>A. biporcatus</i>				
Carara	1			1
<i>A. cupreus</i>				
	4	3	23	30
<i>A. pentaprion</i>				
	1			1
<i>A. polylepis</i>				
	3	4	5	12
<i>A. capito</i>				
Golfito	2			2
<i>A. polylepis</i>	31	9	7	47
Total general	311	197	195	703

Cuadro 2. Promedio (\pm Desviación Estándar) de las variables morfológicas (en mm) y del hábitat estructural (en cm) registradas para *Anolis limifrons* en cada sitio de estudio. Entre paréntesis se incluyen los valores mínimo y máximo.

Variable	Sitio				
	Carara	Golfito	Isla del Caño	La Suerte	Pacuare
Morfológica					
Longitud hocico-ano	31.92 \pm 4.41 (20.5-41.0)	34.92 \pm 4.03 (20.5-40.5)	33.56 \pm 6.39 (19.0-45.5)	34.51 \pm 6.73 (18.0-43.5)	33.77 \pm 6.17 (16.0-41.5)
Húmero	5.14 \pm 0.69 (3.5-6.0)	5.59 \pm 0.70 (3.0-6.5)	5.43 \pm 1.15 (3.0-7.5)	5.45 \pm 0.97 (3.0-7.0)	5.33 \pm 0.94 (2.5-6.5)
Radio	4.17 \pm 0.62 (2.5-5.0)	4.53 \pm 0.64 (2.5-5.5)	4.49 \pm 1.03 (2.0-6.5)	4.58 \pm 0.97 (2.0-6.0)	4.58 \pm 0.88 (2.0-6.0)
Pie delantero	5.60 \pm 0.73 (3.5-6.5)	6.11 \pm 0.75 (3.5-7.5)	5.95 \pm 1.20 (3.5-8.0)	5.74 \pm 1.04 (3.5-7.5)	5.56 \pm 0.98 (3.0-7.0)
Pata delantera	14.90 \pm 1.99 (10.0-17.5)	16.23 \pm 2.05 (9.0-19.5)	15.87 \pm 3.34 (8.5-21.5)	15.77 \pm 2.94 (8.5-20.0)	15.46 \pm 2.73 (8.0-19.0)
Fémur	7.79 \pm 1.14 (5.0-9.5)	8.66 \pm 1.04 (5.0-10.5)	8.58 \pm 1.81 (4.5-11.5)	9.07 \pm 1.81 (4.5-12.0)	8.85 \pm 1.69 (4.0-11.0)
Tibia	7.55 \pm 1.07 (4.5-9.0)	8.44 \pm 1.00 (4.5-10.0)	8.36 \pm 1.81 (4.0-11.5)	8.84 \pm 1.79 (4.0-11.5)	8.70 \pm 1.64 (4.0-11.5)
Pie trasero	10.90 \pm 1.46 (7.0-13.5)	12.10 \pm 1.39 (7.0-15.0)	11.79 \pm 2.35 (6.5-16.0)	12.36 \pm 2.41 (6.5-15.5)	12.01 \pm 2.18 (6.0-14.5)
Pata trasera	26.24 \pm 3.63 (17.0-32.0)	29.20 \pm 3.39 (16.5-35.5)	28.73 \pm 5.95 (15.0-39.0)	30.28 \pm 5.97 (15.0-38.5)	29.57 \pm 5.45 (14.0-37.0)
Cola	64.17 \pm 9.23 (41.5-83.0)	70.38 \pm 10.62 (38.5-89.5)	66.23 \pm 14.47 (35.0-92.5)	69.63 \pm 17.38 (14.0-94.5)	67.51 \pm 14.55 (27.0-91.5)
Hábitat estructural					
Altura de la percha	201.42 \pm 76.58 (0-377)	176.97 \pm 69.97 (0-350)	133.43 \pm 88.45 (0-379)	114.64 \pm 61.36 (12-329)	94.44 \pm 52.06 (0-240)
Diámetro de la percha	2.39 \pm 1.59 (0.2-11.2)	2.62 \pm 0.90 (0.5-28.5)	4.44 \pm 4.93 (0.3-28.1)	2.72 \pm 2.90 (0.4-27.7)	2.88 \pm 5.52 (0.2-67.0)

Cuadro 3. Resultados del Análisis de Varianza Múltiple general y de los contrastes realizados. Se incluyen las probabilidades de las pruebas F univariantes para las proporciones de las variables morfológicas. Isla se refiere a la Isla del Caño.

Prueba	Sitio			Total de individuos		Caribe vs Isla
	General	Sitios del Pacífico	Sitios del Caribe	Pacífico vs Caribe	Pacífico vs Isla	
Wilks' Lambda	0.422	0.968	0.956	0.491	0.935	0.702
F	22.27	3.01	4.18	94.28	6.35	38.64
gl	24, 1902	6, 545	6, 545	6, 545	6, 545	6, 545
P	< 0.001	0.007	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Proporción variable morfológica						
Húmero	0.012	0.380	0.463	0.005	0.667	0.006
Radio	< 0.001	0.437	0.001	< 0.001	0.006	0.281
Pie Delantero	< 0.001	0.605	0.092	< 0.001	0.144	< 0.001
Fémur	< 0.001	0.045	0.571	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Tibia	< 0.001	0.006	0.201	< 0.001	< 0.001	< 0.001
Pie Trasero	< 0.001	0.051	0.204	< 0.001	0.001	< 0.001

Cuadro 4. Número de individuos clasificados según sus características morfológicas en cada de uno de los sitios de estudio. Se incluye el porcentaje (%) de clasificación correcta.

Sitio	Sitio					Total de individuos	%
	Carara	Golfito	Isla del Caño	La Suerte	Pacuare		
Carara	34	20	13	4	1	72	47
Golfito	13	46	23	14	0	96	48
Isla del Caño	12	20	36	14	8	90	40
La Suerte	3	6	7	79	56	151	52
Pacuare	2	6	4	56	78	146	53
Total	64	98	83	167	143	555	49

Cuadro 5. Resultados de las pruebas de Chi cuadrado (χ^2) obtenidos utilizando las categorías de altura y diámetro de la percha.

Prueba	Altura			Diámetro		
	χ^2	gl	P	χ^2	gl	P
General por Sexo/Edad	40.89	4	< 0.001	13.70	6	0.033
Machos vs Juveniles	38.57	2	< 0.001	5.45	3	0.142
Hembras vs Juveniles	20.96	2	< 0.001	10.75	3	0.013
Machos vs Hembras	1.92	2	0.382	5.26	3	0.154
General por Sitio	117.25	8	< 0.001	57.71	12	< 0.001
Sitios de la Vertiente Caribe	4.54	2	0.103	4.86	3	0.182
Sitios de la Vertiente Pacífica	2.56	2	0.278	1.53	2	0.466
Vertiente Caribe vs Vertiente Pacífica	112.48	2	< 0.001	27.99	3	< 0.001
Vertiente Caribe vs Isla del Caño	20.08	2	< 0.001	21.68	3	< 0.001
Vertiente Pacífica vs Isla del Caño	35.46	2	< 0.001	35.95	3	< 0.001

Total Interspecifica	0 (24)	9 (55)		16 (70)	6 (32)	28 (131)
<i>Intraspecifica</i>						
Atacado	3		2	10	2	17
Perseguido			1	2	1	4
Persecución	1			1	1	3
MC				7	2	9
DP + MC	3		3	9	1	21
Total Intraspecifica	12		6	29	7	64
<i>No determinada</i>						
DP		14	3		11	28
DP + MC	15	12	2	20	37	88
Total No determinada	15	28	5	20	48	114
Total General	27	35	11	64	60	197

Cuadro 6. Número y tipo de interacciones registradas durante las observaciones de individuos focales en cada sitio visitado. Para las interacciones interespecíficas se incluyen entre paréntesis las observadas durante el experimento manipulativo. Atacado se refiere a despliegues realizados por otros individuos al *A. limifrons* que se estaba observando.

Interacción	Sitio					Total
	Carara	Golfito	Isla del Caño	La Suerte	Pacuare	
<i>Interespecífica</i>						
Atacado	0 (5)	1 (9)		13 (15)	0 (28)	14 (57)
Movimiento de Cabeza (MC)		0 (3)		0 (3)		0 (6)
Despliegue de Papada (DP)		0 (12)				0 (12)
DP + MC	0 (19)	4 (31)		1 (2)	5 (4)	10 (56)
DP + MC + Apertura de Boca		4 (0)		1 (0)		5 (0)
Total Interespecífica	0 (24)	9 (55)		15 (20)	5 (32)	29 (131)
<i>Intraespecífica</i>						
Atacado	3		2	10	2	17
Perseguido			1	2	1	4
Persecución	1			1	1	3
MC				7	2	9
DP + MC	8		3	9	1	21
Total Intraespecífica	12		6	29	7	54
<i>No determinada</i>						
DP		14	3		11	28
DP + MC	15	12	2	20	37	86
Total No determinada	15	26	5	20	48	114
Total General	27	35	11	64	60	197

Cuadro 7. Algunas variables registradas en cada sitio de estudio durante la observación de individuos focales y de individuos observados durante el experimento manipulativo (entre paréntesis) de *A. limifrons*. D.E. = Desviación Estándar.

Variable	Sitio				
	Carara	Golfito	Isla del Caño	La Suerte	Pacuare
Tiempo total de observación (horas:min)	12:28 (13:30)	15:30 (16:30)	12:23	20:53 (16:30)	12:13 (13:30)
Número de individuos observados	9 (9)	11 (11)	9	14 (11)	9 (9)
Número promedio de perchas (\pm D.E.) / individuo	4.78 ± 2.68	6.45 ± 2.38	7.22 ± 2.39	9.50 ± 2.44	6.67 ± 2.55
Tiempo promedio (min) de cada individuo (\pm D.E.) / percha	16.05 ± 19.41	11.72 ± 13.99	10.45 ± 11.11	8.08 ± 8.28	10.83 ± 10.02

Cuadro 8. Coeficientes de regresión de las variables morfológicas y coeficientes de determinación múltiple (r^2) y la probabilidad asociada a estos para cada uno de los sitios de estudio. Los coeficientes de regresión marcados con * registraron una $P < 0.050$.

Variable morfológica	Sitio					
	Carara	Golfito	Isla del Caño	La Suerte	Pacuare	Todos
Hocico-Ano	-0.82	-6.26	13.09*	-3.57	6.30*	4.69
Húmero	-52.32	-1.98	-37.76	-29.20*	-20.08	13.09
Radio	-51.93	23.67	2.73	-9.30	-4.39	-10.52
Pie Delantero	21.48	22.75	26.74	-7.01	1.48	51.92*
Fémur	-55.46	-60.69*	32.00	42.80*	3.90	-16.76
Tibia	48.63	2.88	-36.25	7.45	-19.38	-34.70*
Pie Trasero	61.99*	42.24*	-17.22	1.86	10.99	9.03
r^2	0.160	0.080	0.095	0.233	0.132	0.180
P	0.002	0.020	0.003	0.001	0.001	0.001

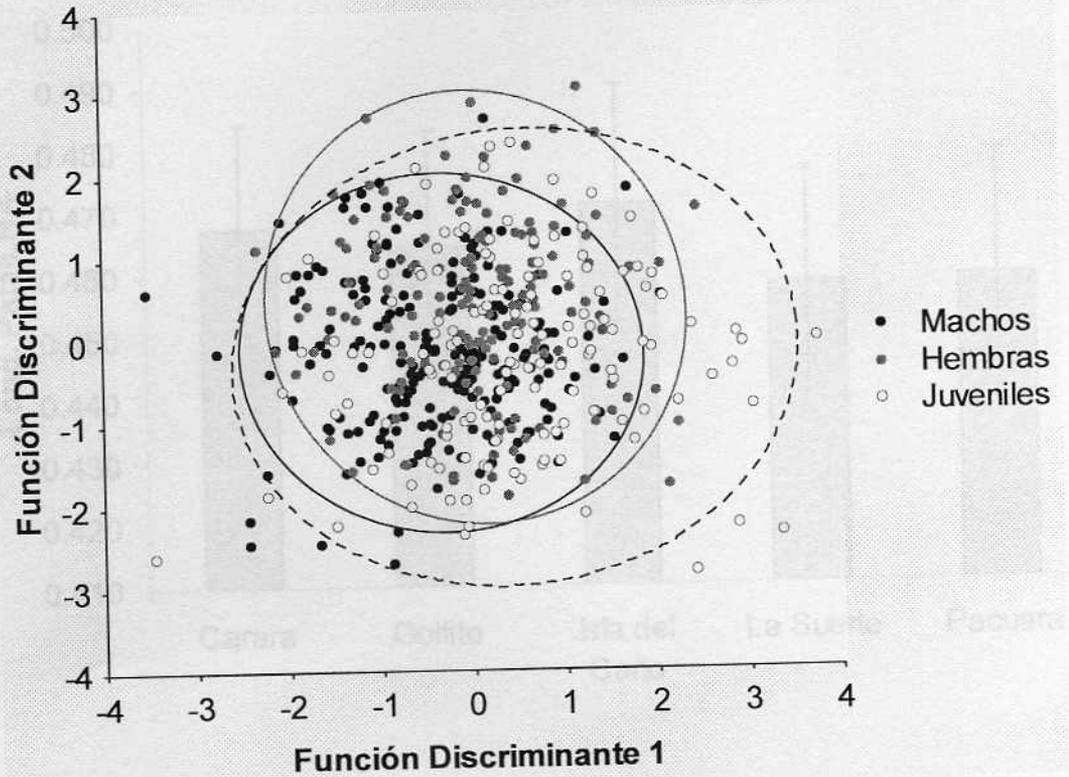


Figura 1. Separación de machos adultos, hembras adultas y juveniles de *A. limifrons* según sus proporciones morfológicas. Las elipses muestran el intervalo de predicción para cada sitio con un coeficiente de 0.95.

Figura 2. Longitud proporcional de la pata delantera (A) y de la pata trasera (B) de los individuos de *A. limifrons* en cada uno de los sitios de muestreo. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.

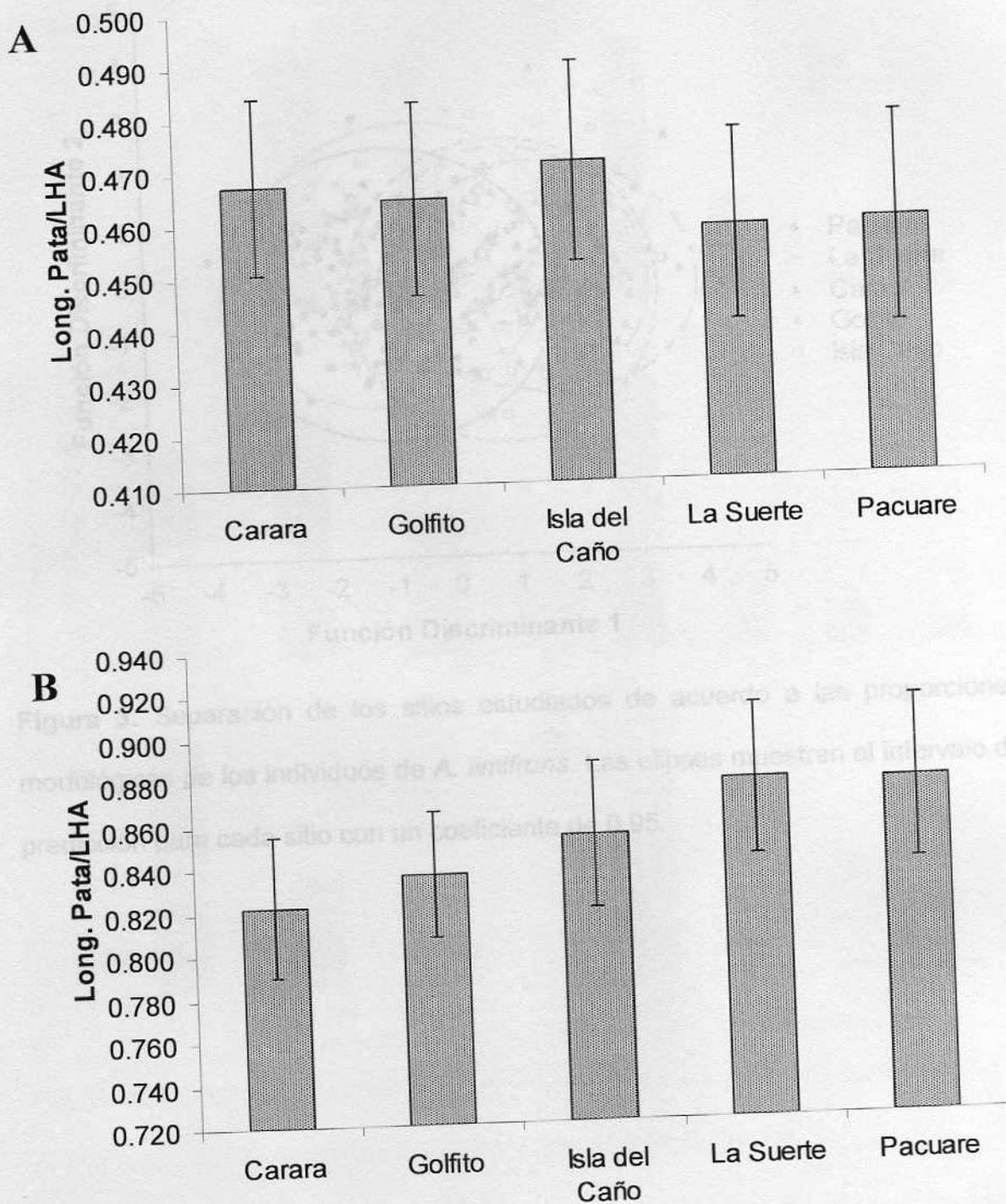


Figura 2. Longitud proporcional de la pata delantera (A) y de la pata trasera (B) de los individuos de *A. limifrons* en cada uno de los sitios de muestreo. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.

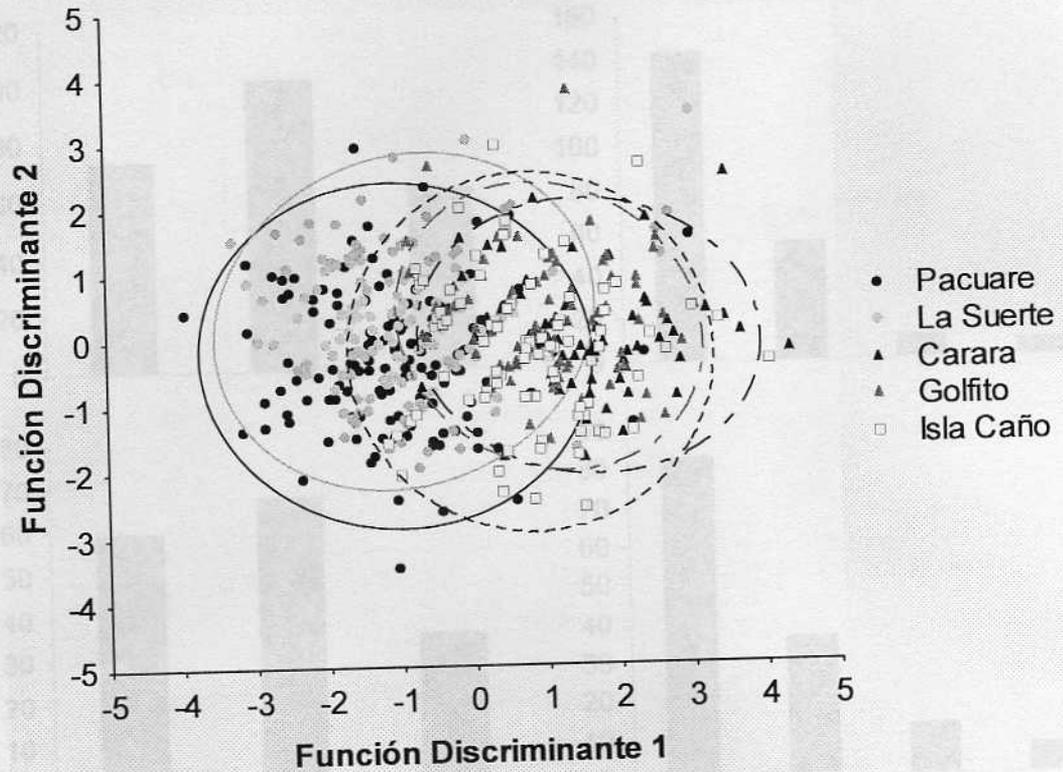


Figura 3. Separación de los sitios estudiados de acuerdo a las proporciones morfológicas de los individuos de *A. limifrons*. Las elipses muestran el intervalo de predicción para cada sitio con un coeficiente de 0.95.

Figura 4. Número de machos adultos (A), hembras adultas (B) y juveniles (C) de *A. limifrons* según categorías de altura y diámetro de la percha.

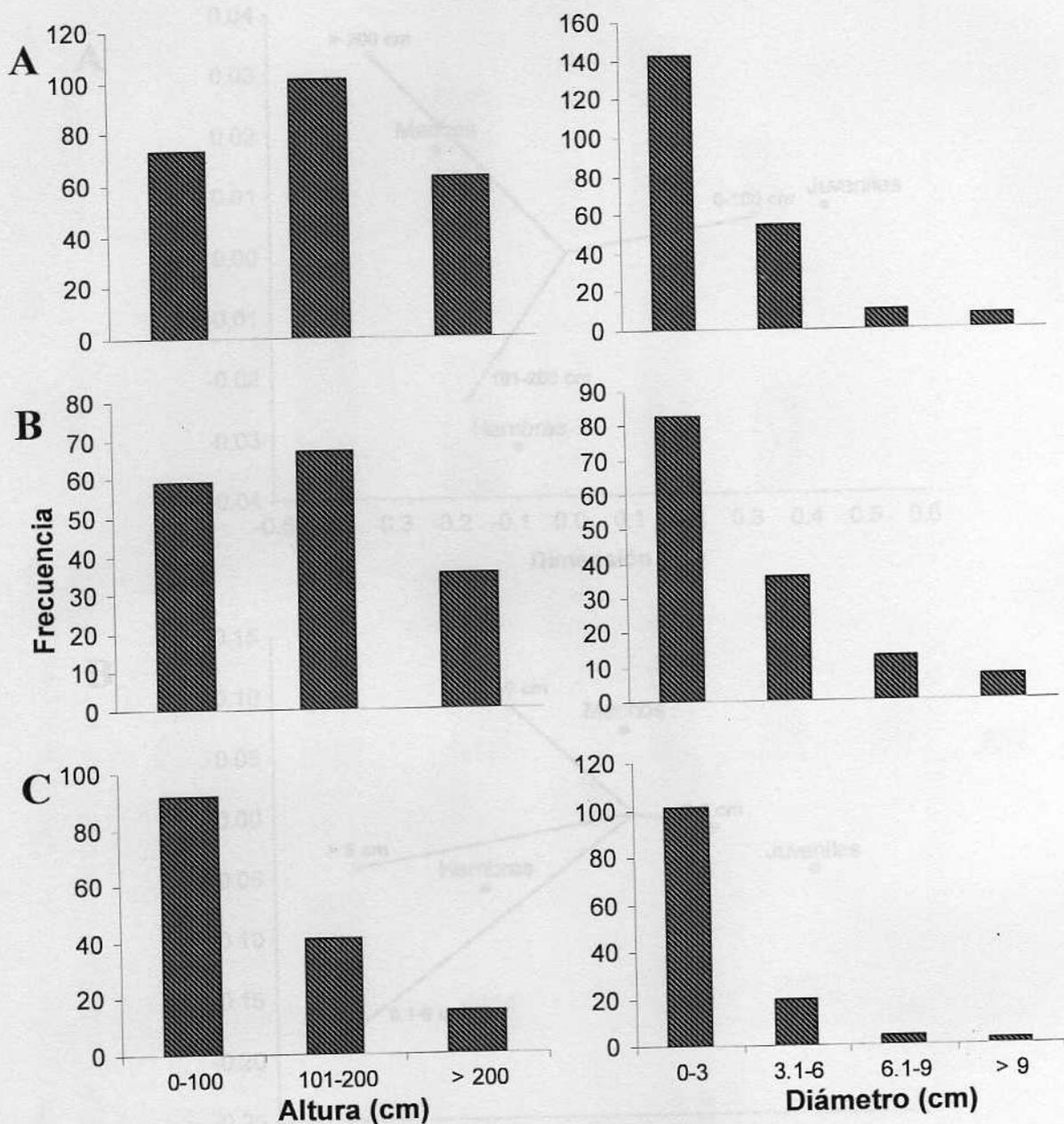


Figura 4. Número de machos adultos (A), hembras adultas (B) y juveniles (C) de *A. limifrons* según categorías de altura y diámetro de la percha.

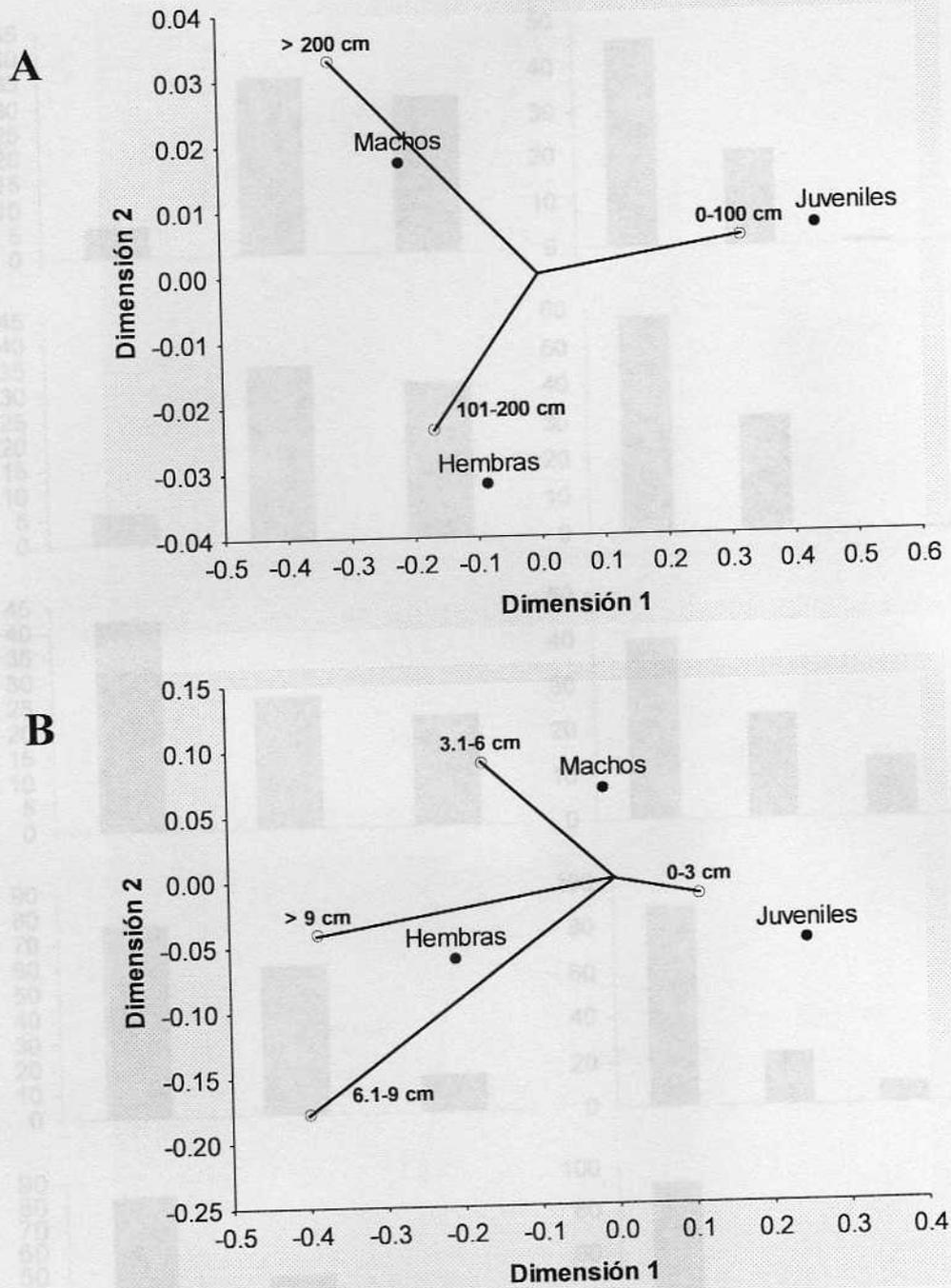


Figura 5. Separación de machos adultos, hembras adultas y juveniles de *A. limifrons* según las categorías de altura (A) y diámetro (B) de la percha. En el caso del diámetro se excluyeron los individuos capturados en hojas. La Dimensión 1 explica el 99.40% en A y el 88.29% en B del valor de Chi cuadrado general por sexo/edad.

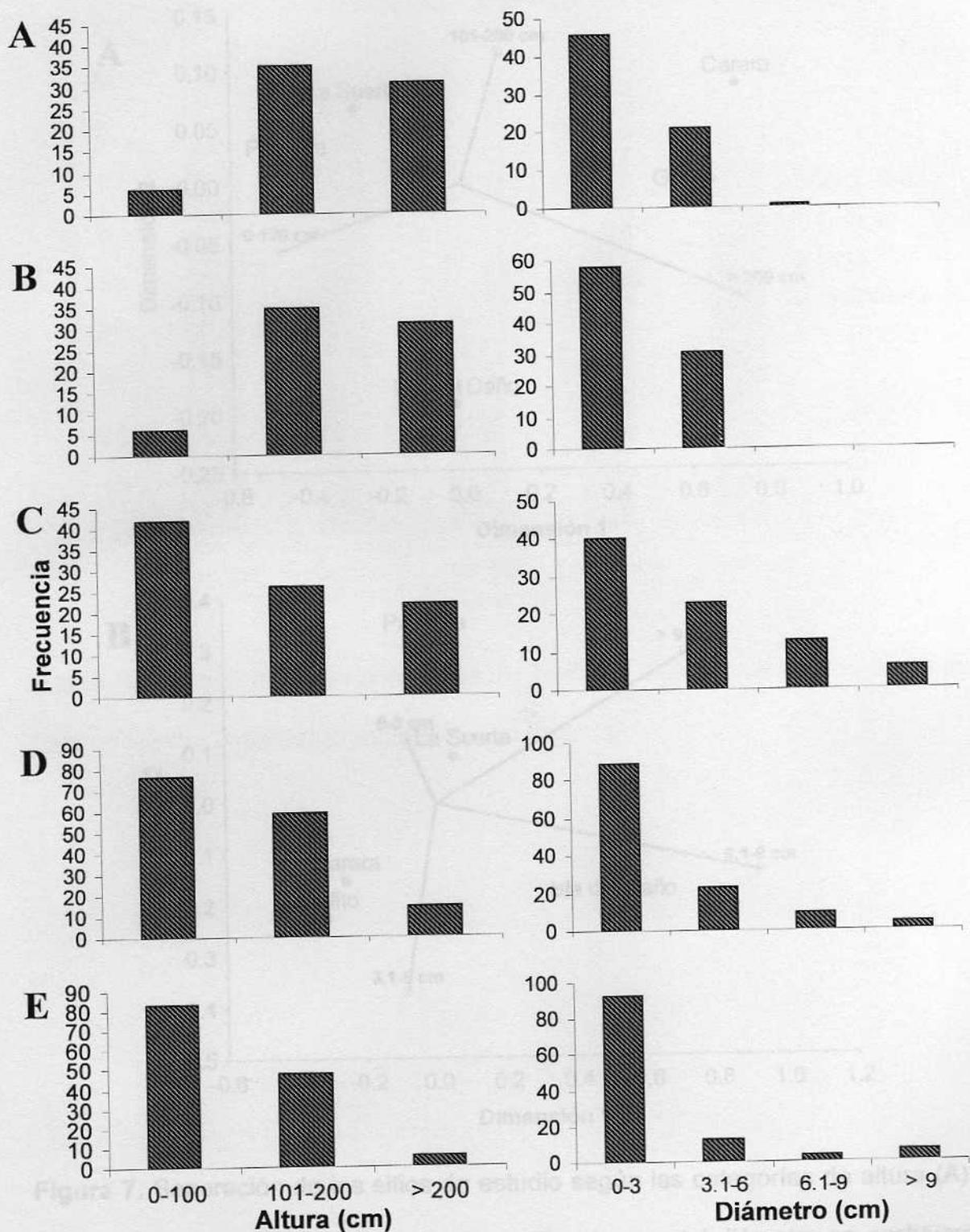


Figura 6. Número de individuos de *A. limifrons* según categorías de altura y diámetro de la percha en Carara (A), Golfito (B), Isla del Caño (C), La Suerte (D) y Pacuare (E).

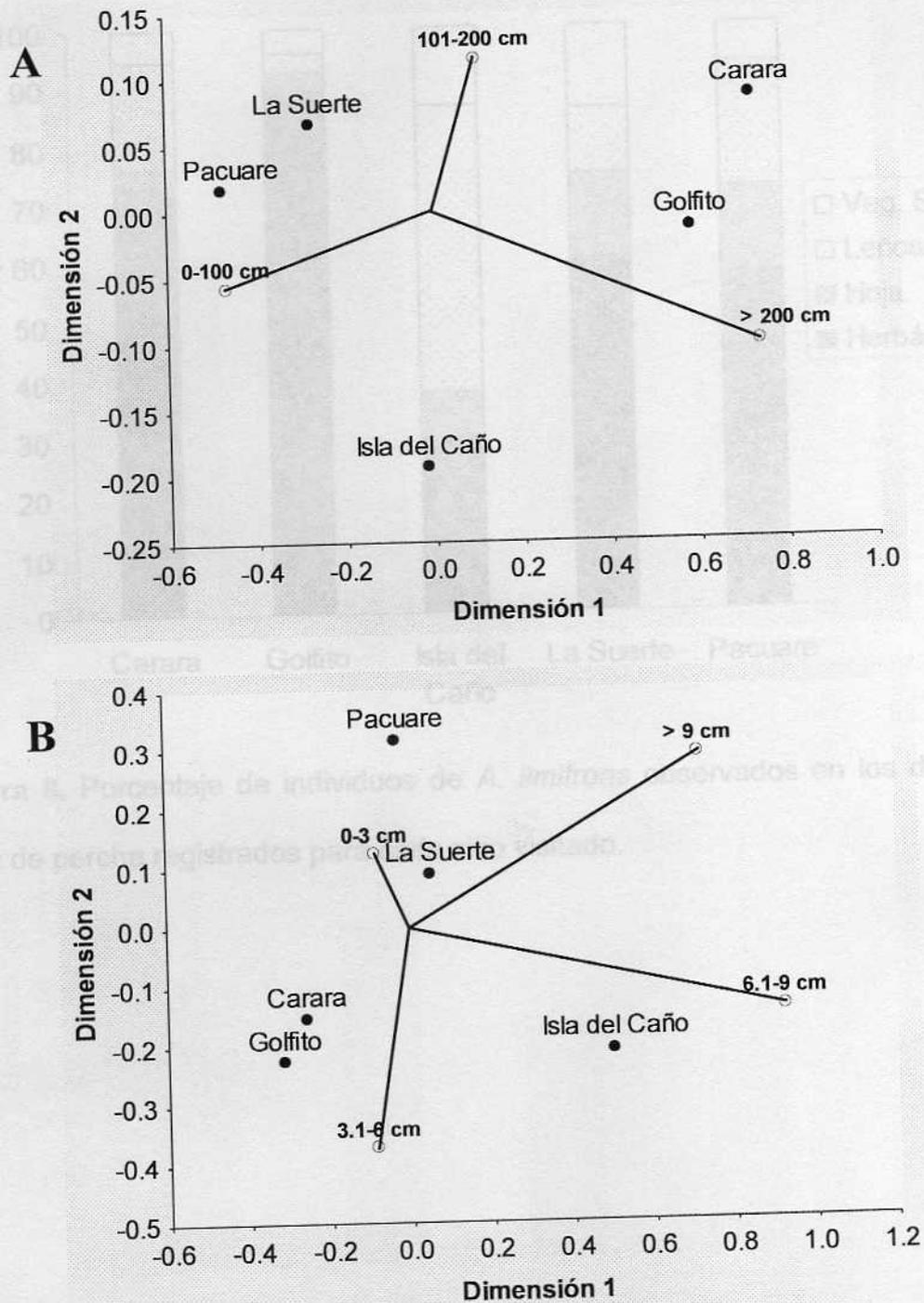


Figura 7. Separación de los sitios de estudio según las categorías de altura (A) y diámetro (B) de la percha de *A. limifrons*. En el caso del diámetro se excluyeron los individuos capturados en hojas. La Dimensión 1 explica el 96.08% en A y el 59.71% en B del valor de Chi cuadrado general por sitio.

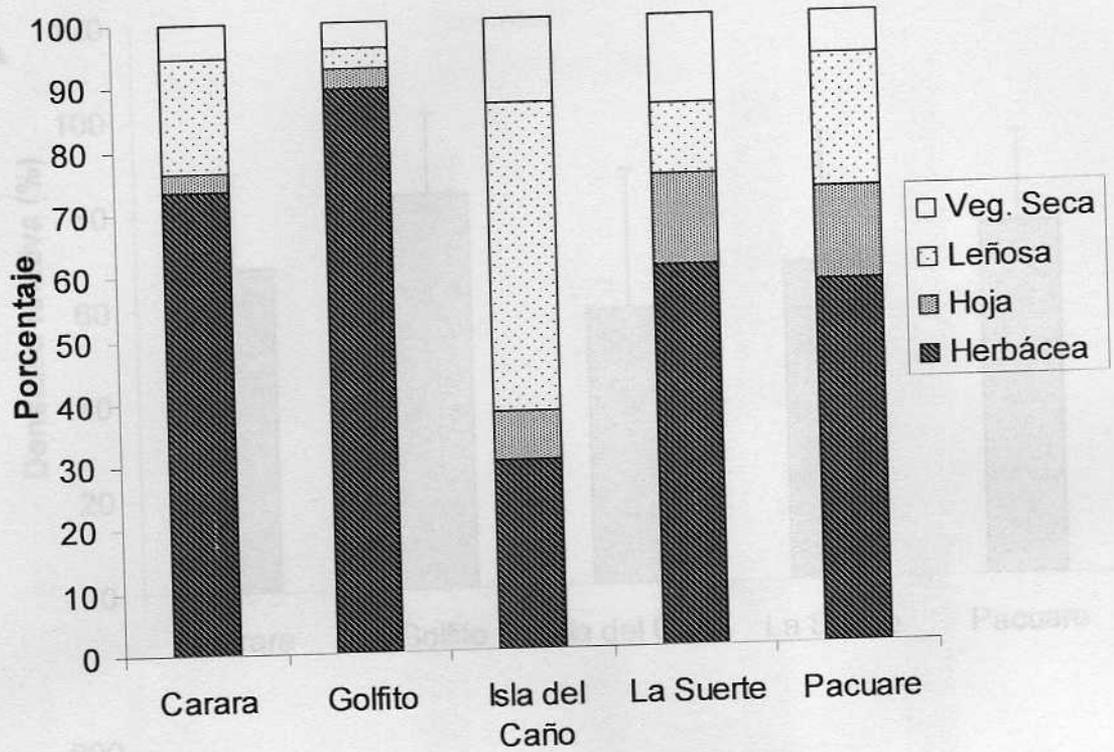


Figura 8. Porcentaje de individuos de *A. limifrons* observados en los diferentes tipos de percha registrados para cada sitio visitado.

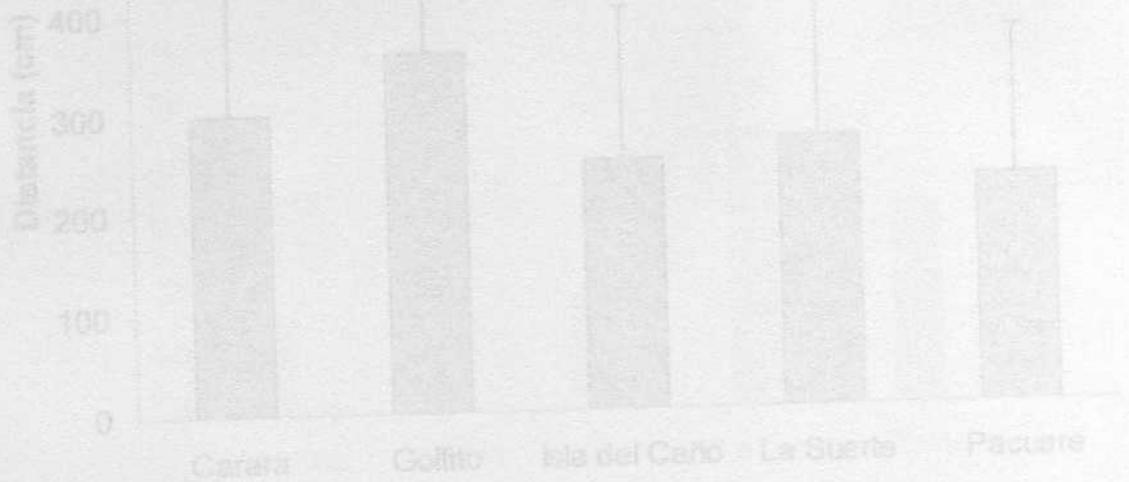


Figura 9. Densidad relativa (%) del sotobosque (A) y distancia promedio (cm) al árbol más cercano de más de 10 cm de DAP (B) en cada uno de los sitios de estudio. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.

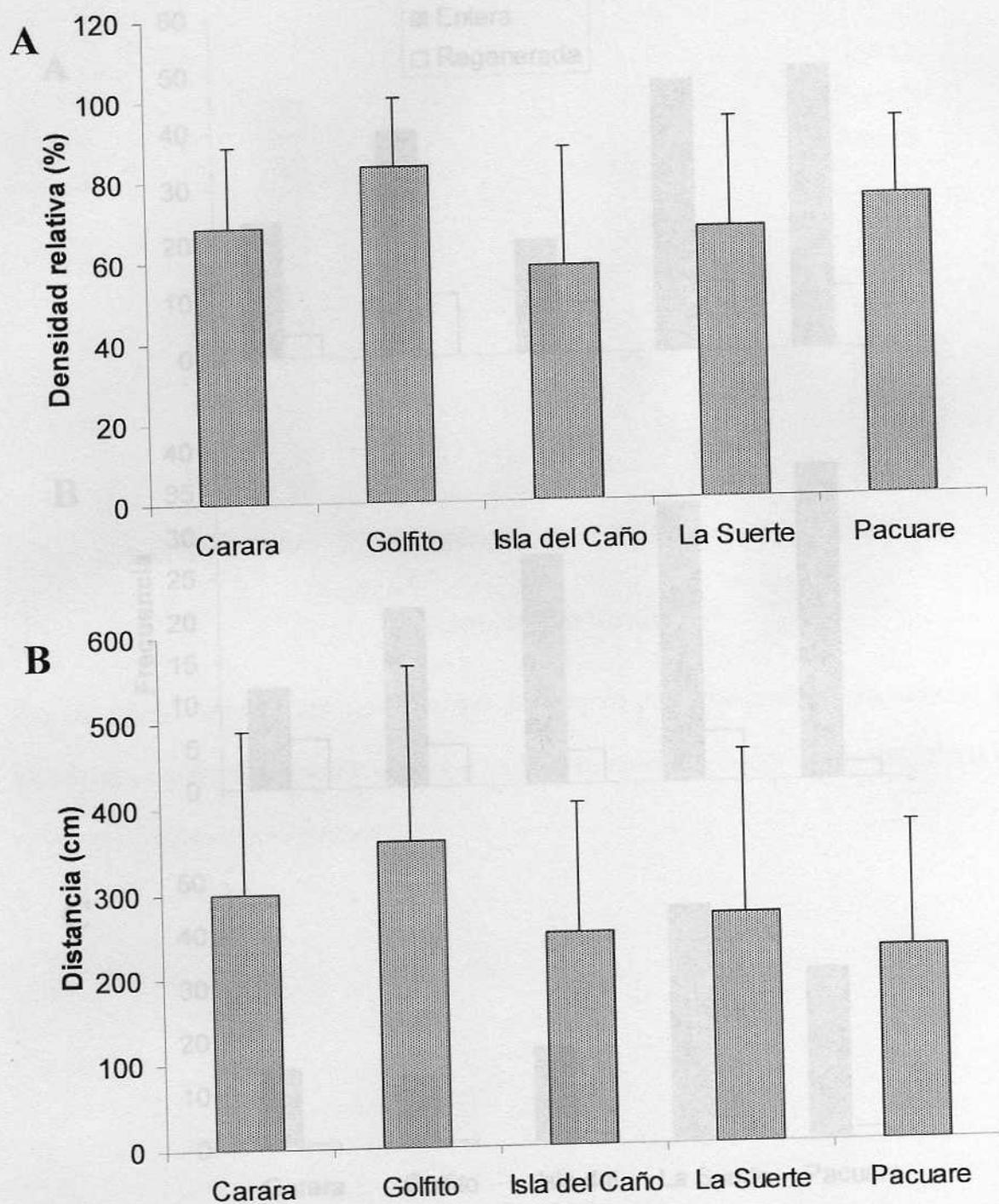


Figura 9. Densidad relativa (%) del sotobosque (A) y distancia promedio (cm) al árbol más cercano de más de 10 cm de DAP (B) en cada uno de los sitios de estudio. Las barras corresponden a \pm Desviación Estándar.

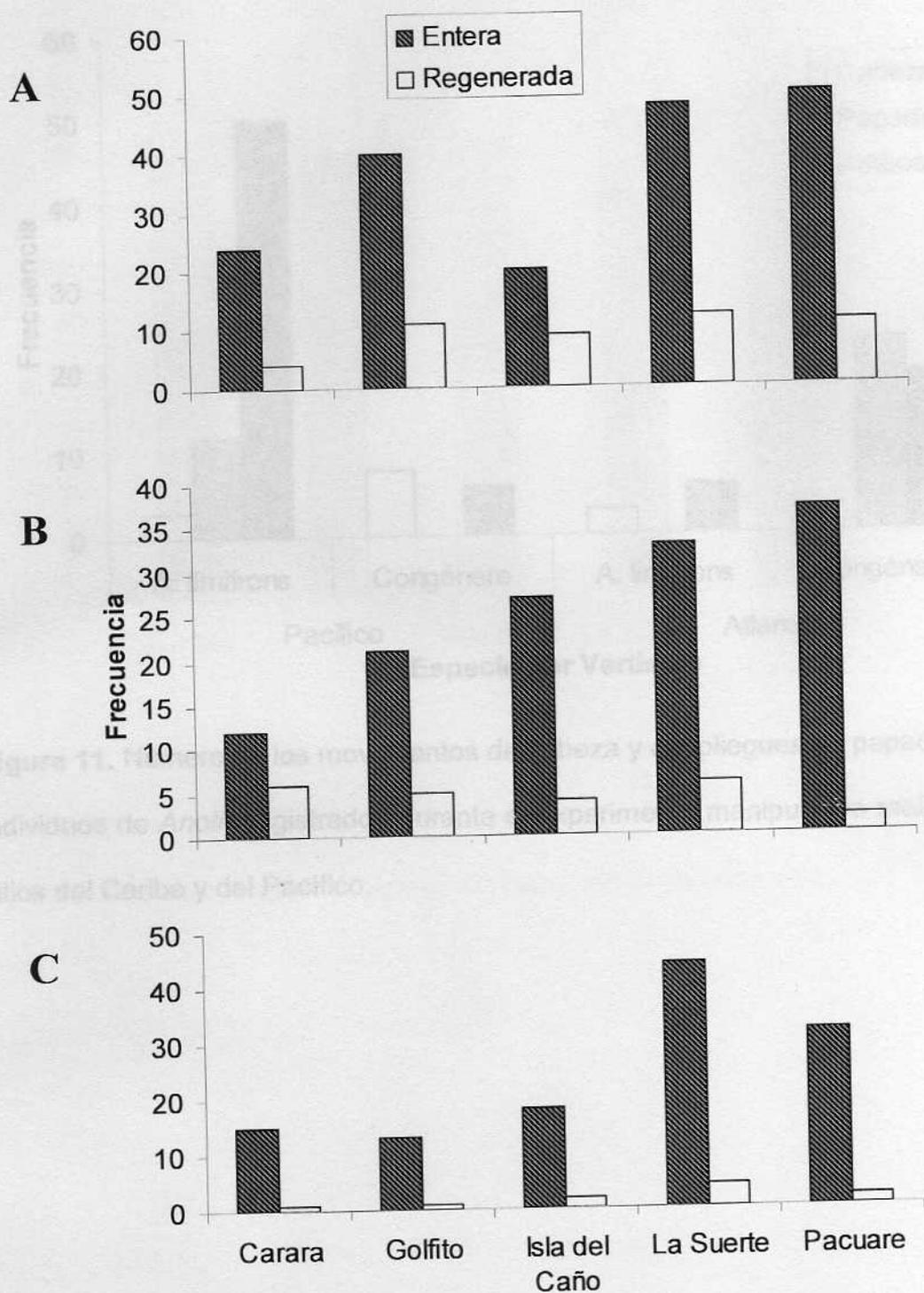


Figura 10. Número de machos adultos (A), hembras adultas (B) y juveniles (C) de *A. limifrons* con la cola entera y regenerada en cada uno de los sitios muestreados.

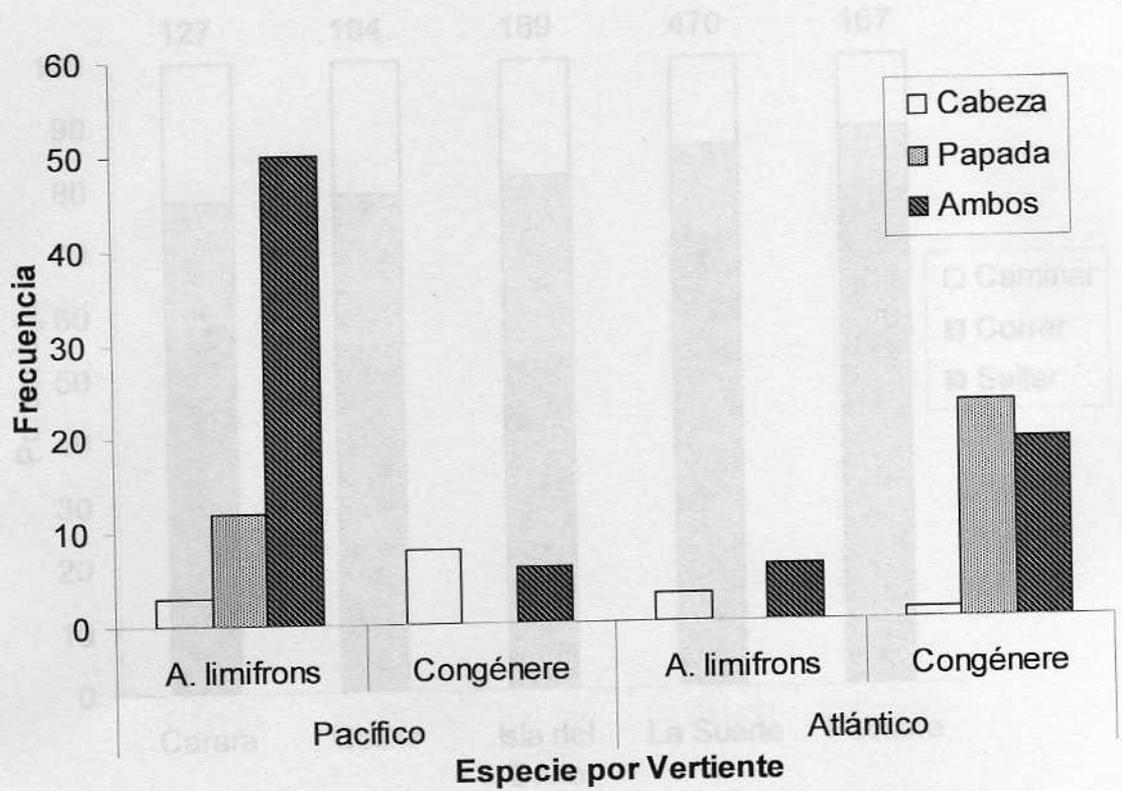


Figura 11. Número de los movimientos de cabeza y despliegues de papada de los individuos de *Anolis* registrados durante el experimento manipulativo realizado en sitios del Caribe y del Pacífico.

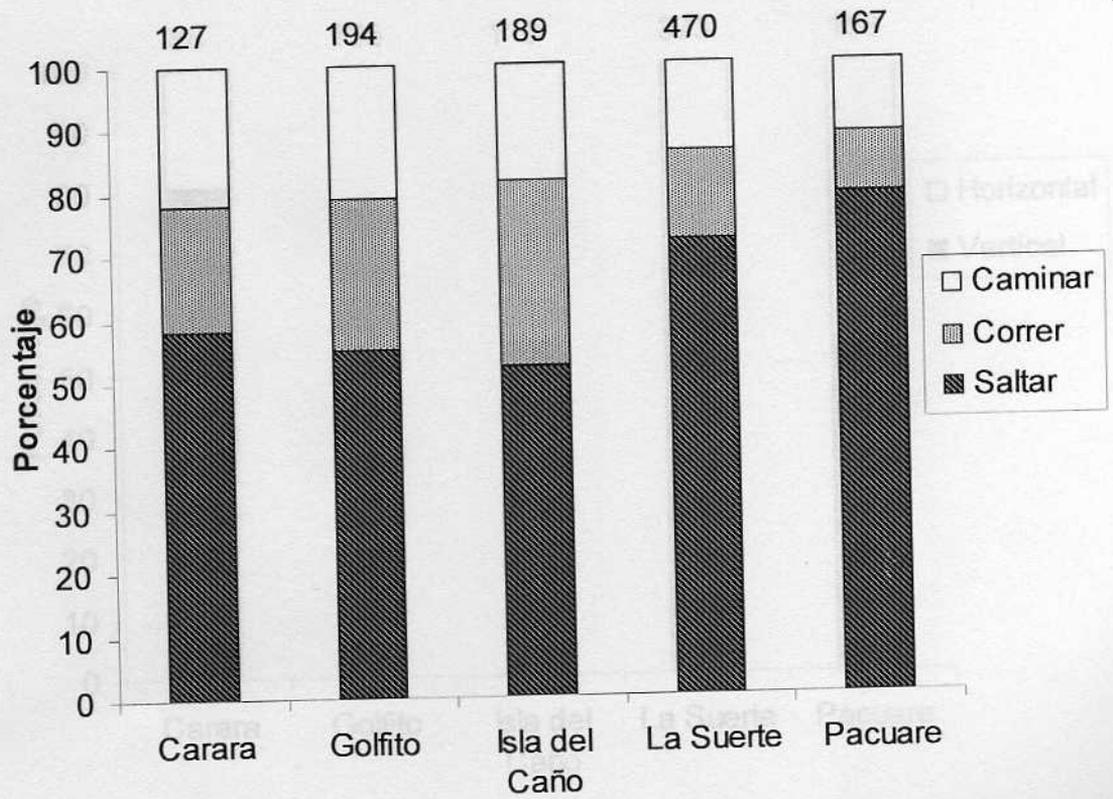


Figura 12. Porcentaje de los modos de locomoción empleados por los individuos de *A. limifrons* en cada sitio de muestreo. Números sobre las barras indican la cantidad total de eventos de locomoción observados en cada sitio.

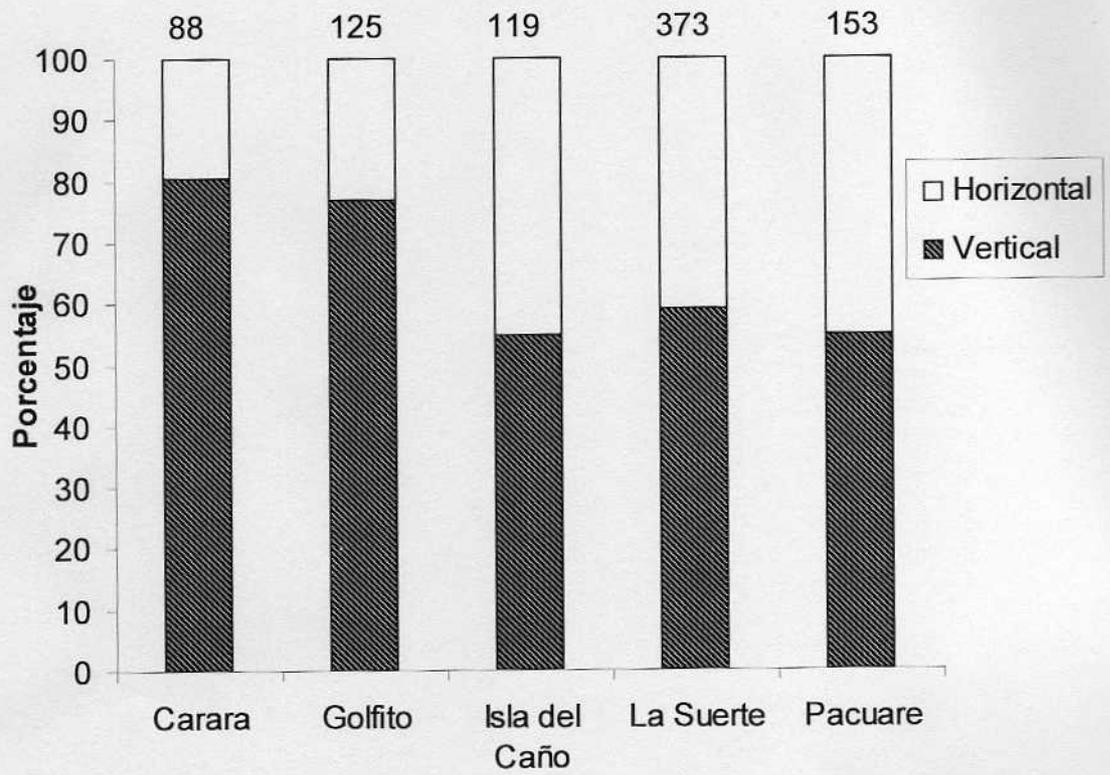


Figura 13. Porcentaje del uso de perchas en posición horizontal y vertical empleadas por los individuos de *A. limifrons* en cada sitio de muestreo. Números sobre las barras indican la cantidad total de perchas usadas por todos los individuos observados en cada sitio.