

Inventario de Lagartos Anolis en el Refugio de Vida Silvestre de Barra del Colorado

Examinando la diversidad y abundancia de especies, las asociaciones con el micro hábitat y el efecto de las inundaciones en Anolis presentes en los alrededores de la Estación Biológica Caño Palma.



Robin van Iersel, 3^{er} año en Biología Aplicada

18 Agosto 2016

HAS Universidad de Ciencias Aplicadas

Estación Biológica Caño Palma

Inventario de Lagartos Anolis en el Refugio de Vida Silvestre de Barra del Colorado

Examinando la diversidad y abundancia de especies, las asociaciones con el micro hábitat y el efecto de las inundaciones en Anolis presentes en los alrededores de la Estación Biológica Caño Palma.

Robin van Iersel

18 Agosto 2016

HAS Universidad de Ciencias Aplicadas

Organización Canadiense para la Educación Tropical y Conservación de los Bosques

Supervisores:

Molly McCargar

Inés Quilez

Rene Quinten

Este estudio se llevó a cabo como parte de una pasantía por un estudiante de tercer año, después de un curso en Licenciatura de Biología Aplicada en la Universidad de Ciencias Aplicadas HAS, Den Bosch, Holanda. El estudio se llevó a cabo en la Organización Canadiense para la Educación Tropical y Conservación de los Bosques (COTERC), Estación Biológica Caño Palma, Costa Rica.

Contenidos

Resumen	3
Agradecimientos	4
1. Introducción	5
2. Materiales y métodos	7
2.1 Descripción del área de muestreo	7
2.2 Métodos	8
2.3 Análisis estadísticos	9
3. Resultados	10
4. Discusión	14
5. Conclusiones	16
Referencias.....	17
Apéndices.....	18
Apéndice A: Tabla resumen de los tipos de ecomorfos que se encuentran en las Antillas y sus características	18
Apéndice B: Hoja recolección de datos	0
Apéndice C: Resumen de los resultados significativos de la prueba Tukey para preferencias de micro hábitat por especie	0
Apéndice D: Resumen de los resultados significativos de la prueba Tukey para preferencias de parcelas por especie	1

Resumen

Entre la amplia variedad de familias que habitan en Costa Rica esta la familia de lagartijas *Dactyloidae*, más comúnmente conocida como Anoles o Anolis. Se conoce relativamente poco sobre la ecología de Anolis en los continentes a diferencia de las conocidas especies isleñas. En distintas islas, Anolis han evolucionado para adaptarse a ciertos micro hábitats y rellenar determinados nichos. Se han definido seis clases de 'ecomorfos' para categorizar estas adaptaciones morfológicas. Estos ecomorfos se han definido en base a los Anolis observados en las Antillas. Entender que especies de Anolis utilizan ciertos micro hábitats, es indispensables para futuras investigaciones ya que el uso de distintos micro hábitats mantiene una importante función en la mayoría de aspectos ecológicos. El objetivo de este estudio fue hacer un inventario de la diversidad y abundancia de especies en las cercanías de la Estación Biológica Caño Palma. Adicionalmente, se investigaron las asociaciones de cada especie con distintos micro hábitats para detectar evidencias de la partición de ecomorfos en Anolis de tierra firme. También se determinaron los efectos de las inundaciones en las distintas especies presentes. Par ello, se establecieron diez parcelas. Se escanearon las parcelas cada semana y se recolectaron datos para todas las especies capturadas, incluyendo el micro hábitat en el que se encontraron. Las preferencias por micro hábitat y parcela se analizaron por cada especie utilizando un modelo lineal generalizado. Para determinar los efectos de las inundaciones, se recopiló información sobre la composición del habitat en porcentaje de terreno seco, fangoso o inundado. Estas variables se transformaron para su posterior análisis en una sola variable que permitió analizar las significancias mediante un modelo lineal generalizado. En total, se observaron siete especies distintas de Anolis en las parcelas de estudio. Las especies más relevantes fueron *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus*. Los resultados sugieren que existen signos de partición de ecomorfos. Además, la composición del hábitat también parece tener una función importante en la presencia y abundancia de Anolis, aunque en que forma todavía sigue siendo desconocido y ofrece una oportunidad para próximos estudios.

Agradecimientos

Este estudio fue realizado por Robin van Iersel, estudiante de tercer año de la Universidad (HAS) de Ciencias Aplicadas (Den Bosch, Holanda) como pasantía en la Estación Biológica Caño Palma.

Primero, me gustaría agradecer a todos los internos y voluntarios por su ayuda en el trabajo de campo. Quiero agradecer a Osama Almalik por su ayuda con el programa R, y a Inés Quilez y Rene Quinten por sus consejos, ayuda y supervisión. Además, quisiera agradecer a Molly McCargar por su increíble ayuda, supervisión, consejos y soporte durante todo mi estudio. Agradecer también a Charlotte Foale por ofrecerme la oportunidad de realizar mi pasantía en la Estación Biológica Caño Palma. Y por último, quiero agradecer a todo el mundo en Caño Palma por los buenos momentos y bonitos recuerdos.

1. Introducción

Costa Rica es un país conocido por su biodiversidad y por el estudio de la misma (Nielsen-Muñoz, Azofeifa-Mora & Monge-Nájera, 2012). Entre la amplia variedad de familia de reptiles esta la familia *Dactyloidae*, conocida como Anoles o Anolis y contiene una gran cantidad de especies. Esta familia consta al menos de 400 especies diferentes y se siguen descubiertas más especies cada año (Nicholson et al., 2005; Losos, 2009). Se encuentran en su mayoría en las islas del Caribe y se distribuyen continentalmente desde México hasta Brasil (Velasco et al., 2015).

Se conoce relativamente poco sobre la ecología de Anolis en América Central y América del Sur a diferencia de las conocidas especies isleñas, seguramente debido a la menor abundancia y diversidad de Anolis en los continentes (Vitt et al., 2002). Sin embargo, se sabe que los Anolis que viven en tierra firme difieren en linaje, morfología y en comportamiento de las especies isleñas (Irschick et al., 1997; Macrini et al., 2003).

En las islas, Anolis se han adaptado a ciertos micro hábitats y por ello ocupan determinados nichos (Irschick et al., 1997). En la mayoría de islas, Anolis se han adaptado de formas similares y ocupan nichos similares. Estudios filogenéticos han demostrado que se trata de evolución convergente (Irschick et al., 1997). Para categorizar estas adaptaciones morfológicas se han definido seis clases de 'ecomorfos': tronco-suelo, tronco-dosel, tronco, dosel, ramita y hierba-arbusto (Williams, 1983). Cada grupo se nombró en base al hábitat en el que se encuentra Anolis. Además del micro hábitat que utilizan, las especies que conforman un determinado ecomorfo muestran otras características en común como comportamiento forrajeo, mecanismos de defensa, tamaño, color y escamas; distintos entre ellos pero casi siempre iguales en un mismo grupo ecomórfico (Apendice A) (Williams, 1983). La gran diversidad de micro hábitats que usa Anolis permite a los distintos ecomorfos vivir simpátricamente (Losos & Thorpe, 2004).

Los distintos tipos de ecomorfos se definieron en base a los Anolis que habitan en las Antillas (Williams, 1983). Los factores clave que determinaron la clasificación de los ecomorfos en las Antillas (tamaño, hábitat, y clima) son de igual importancia en los Anolis que se encuentran en tierra firme (Williams, 1983). Además, se sabe que los últimos también pueden vivir de forma simpátrica aunque con una menor diversidad de especies que los ecomorfos isleños (Losos & Thorpe, 2004). Por lo que es de esperar que los Anolis que habitan en el continente no utilicen exactamente los mismos seis ecomorfos determinados por los Anolis isleños (Williams, 1983; Irschick et al., 1997; Savage, 2002). La razón más probable para ello son las distintas condiciones ambientales en las que se desarrollan (continente vs islas) (Williams, 1983; Irschick et al., 1997; Savage, 2002). Además, factores como una mayor presencia de depredadores y la competencia con otras lagartijas pueden tener un papel importante en esta disimilitud de ecomorfos entre especies de tierra firme y especies isleñas (Losos & Thorpe, 2004).

Conocer los micro hábitats que utilizan las distintas especies de Anolis puede ser esencial para la descripción de muchos aspectos ecológicos tales como la actividad de forrajeo (Barragán-Contreras & Calderón-Espinosa, 2013). Además, la partición de micro hábitats es el mecanismo clave que permite a

Anolis convivir de manera simpátrica y por ello de gran importancia cuando se estudia la diversidad de especies (Losos & Thorpe, 2004).

Poco se sabe sobre los efectos de las inundaciones en el uso de los distintos micro hábitats, aunque se intuye que pueden jugar un papel importante en la diversidad de especies. Se conoce que la lluvia causa un conjunto de cambios en el comportamiento de Anolis en cuanto al lugar de forrajeo y los niveles de cortejo (Stamps, 1976). Por lo que se deduce que las inundaciones pueden ser efectivamente importantes al describir la presencia de determinadas especies. Además, debido a los cambios en la composición del hábitat, los micro hábitats a nivel de suelo quedan inaccesibles durante inundaciones obligando a los Anolis que ocupan esa zona a desplazarse a zonas más elevadas o cambiar de área provocando un efecto en el uso de los distintos micro hábitats.

El objetivo de este proyecto fue hacer un inventario de la diversidad y abundancia de especies en las cercanías de la Estación Biológica Caño Palma. Adicionalmente, se investigaron las asociaciones de cada especie con distintos micro hábitats para detectar evidencias de la partición de ecomorfos en Anolis de tierra firme, ya sea dentro de los mismos ecomorfos reconocidos por las especies isleñas o dentro de nuevas categorías ecomorficas. Se esperaba observar a los Anolis de tierra firme usando diferentes micro hábitats especie-específicos, explicando así la presencia de comunidades simpátricas. Los efectos de las inundaciones fueron también tomados en cuenta al determinar la diversidad y abundancia de especies; pues el efecto de este factor climático en la estructura de la comunidad de Anolis era desconocido. Sin embargo, este puede ser un factor importante en cuanto a la presencia o ausencia de ciertas especies, ya que las lluvias cambian la composición del hábitat y los Anolis que se encuentran a nivel de suelo tienen que adaptarse a la pérdida repentina de su hábitat usual. Fue por lo tanto esperado, que en las áreas más susceptibles a inundaciones se encontraran menor número de especies relacionadas con micro hábitats a nivel de suelo.

2. Materiales y métodos

2.1 Descripción del área de muestreo

El área de investigación se sitúa en el Refugio de Vida Silvestre de Barra del Colorado en la Estación Biológica de Caño Palma, Costa Rica (Figura 1). Se establecieron diez parcelas, cada una de 10x15 metros. A través de cada parcela cruza un pequeño camino en el que crece un poco de vegetación. Este camino y el área con yacente se incluyeron para maximizar los tipos de hábitat muestreado y corresponden a los últimos 5 metros de los 15 del lateral de la parcela (Figura 2). Estas diez parcelas se escogieron porque varían en vegetación y tipo de dosel, potencialmente incrementando la diversidad de especies. Cinco de las parcelas se encuentran a una elevación mayor que las otras cinco que, consecuentemente están más predispuestas a sufrir inundaciones y por ello presentan una vegetación distinta. Sin embargo, todavía existen partes en las parcelas más elevadas que sufren inundaciones de modo habitual, así como partes de las parcelas menos elevadas que permanecen secas, especialmente durante periodos de lluvia intensa o sequía, respectivamente. Se seleccionaron distintos tipo de vegetación para obtener una idea lo más completa posible sobre la diversidad de especies. Las parcelas se establecieron en lazo cerca de la Estación Biológica con ± 50 metros entre cada una.

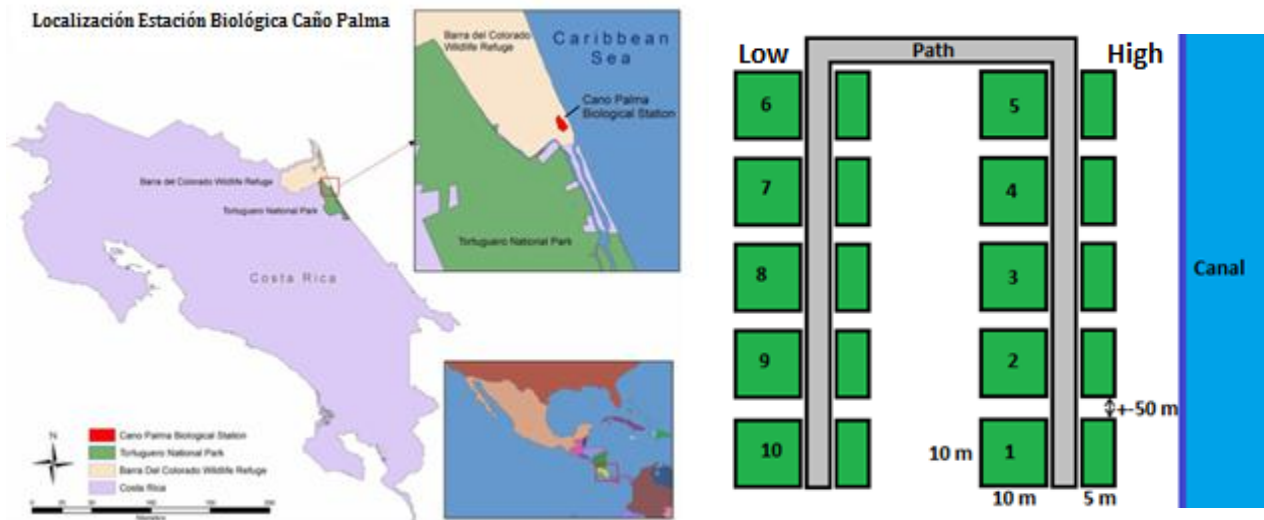


Figura1: Localización de la estación en el Refugio de Vida Silvestre de Barra del Colorado, adyacente al Parque Nacional de Tortuguero en Limón, Costa Rica.

Figura2: Esquema de las parcelas: localización y elevación, incluyendo el camino y el área adyacente para incluir la mayor variación en la vegetación. También se representa el canal situado cerca de las cinco primeras parcelas (Gris=Camino, Azul=Canal, Verde=Parcelas). Las parcelas de la izquierda se encuentran a una menor elevación que las parcelas de la derecha, que están a mayor elevación.

2.2 Métodos

La recolección de datos tuvo lugar entre el 5 de marzo al 19 de junio de 2016. El seguimiento de las parcelas se llevó a cabo tres veces por semana. Por cada día de muestreo se escanearon cinco parcelas, ya fuera las de menor elevación o bien las menos elevadas. Además, el 27 y el 28 de junio también se escaneo una zona abierta cerca del área establecida con el fin de observar si esta contenía especies no encontradas en las áreas más densas de las parcelas.

Para determinar el efecto de las inundaciones, se anotó la composición del hábitat de cada una de las parcelas en porcentaje de área seca, fangosa o terreno inundado. Debido a las fluctuaciones de lluvia y periodos de intensas lluvias o sequias, este parámetro se tomó por cada día de muestreo. Las condiciones climáticas también se anotaron según las siguientes categorías: 1 (seco), 2 (nuboso), 3 (lluvia ligera), 4 (lluvia). La abundancia de especies se determinó en base al total de *Anolis* encontrados en el conjunto de las 10 parcelas. Para escanear cada parcela, dos (o tres) personas entrarían en la parcela cubriendo el 50% de ésta (o el 33% en caso de ser tres). Cada *Anolis* observado fue capturado, siempre y cuando fue posible, a mano o mediante un lazo hecho con hilo fino atado a un pequeño carrete de pescar (95 cm), ajustable según las necesidades alrededor de la cabeza del *Anolis*. Una vez capturado se determinó la especie y el sexo del individuo, el micro hábitat en el que se encontró y las condiciones del área (inundada, fangosa o seca), y se tomaron coordenadas GPS y la precisión en metros (Apéndice B). Las especies fueron identificadas usando guías de campo; *Amphibians and Reptiles of Costa Rica and Reptiles of Central America* (Köhler 2008; Chacón & Johnston 2013).

La clasificación de los micro hábitats generalmente correspondió a las clasificaciones hechas por los *Anolis* encontrados en las Antillas (Apéndice A). Sin embargo, durante los muestreos se observó que la clasificación en seis ecomorfos no describía de manera suficiente los micro hábitats en que se encontraba a los *Anolis*. Por ello, se añadieron cuatro clasificaciones anteriormente utilizadas en otros estudios: hojarasca, tronco caído, helechos colgantes muertos y rama de palma (Talbot 1979; Vitt et al. 2002). Se tomaron fotos de los individuos muestreados para confirmar la identificación de especies (Figura 3). Si algún individuo observado no se pudo capturar, se anotaron de igual forma las coordenadas GPS para poder obtener una estimación de la abundancia y actividad de los *Anolis* en cada parcela.



Figura 3: *Anolis* (*Anolis lionotus*) capturado y fotografiado para su correcta identificación.

2.3 Análisis estadísticos

La preferencia de micro hábitats de todas las especies se determinó mediante el uso de un modelo lineal generalizado con distribución de error de Poisson (función GLM, paquete de estadísticas, versión R 3.2.3 del software). El valor alfa para esta prueba, y todas las siguientes pruebas fue de 0,05. Se utilizó distribución de Poisson porque se trata de datos de recuento. La variable responsable fue el número de Anolis encontrado y la variable explicativa el micro hábitat en que se encontraron los individuos. Si el micro hábitat resultó tener un efecto sobre el número de Anolis encontrado entonces se llevó a cabo la prueba posterior de Tukey (función `glht`, paquete `multcomp`, versión R 1.4-2 del software), para determinar en qué micro hábitat se encontraron mayor número de Anolis. Obtener una diferencia entre micro hábitats determinaría la preferencia de uno o varios micro hábitats sobre los otros. La preferencia de micro hábitats para cada especie se determinó de la misma manera.

La preferencia general por cada parcela se determinó para todas las especies de la misma manera, utilizando un modelo lineal generalizado con una distribución de Poisson de error (función GLM, paquete de estadísticas, versión R 3.2.3 del software). El número de Anolis que encontrado en cada parcela fue la variable de respuesta y la parcela en sí la variable explicativa. Si la parcela resultó tener un efecto sobre el número de Anolis encontrado entonces se utilizó la prueba posterior de Tukey (función `glht`, paquete `multcomp`, versión R 1,4-2 del software). Esto se hizo para determinar en qué parcela se encontraron mayor número de Anolis. Una diferencia significativa entre el número de Anolis por parcela significaría que una o más parcelas es generalmente más seleccionada que otra. Después la preferencia de parcelas por especie se determinó de la misma manera.

Las tres variables anotadas en base a la composición del hábitat (porcentaje de área inundada, fangosa o seca), no se pudieron analizar según el modelo lineal generalizado ya que éstas mostraron ser perfectamente colineales. Sin embargo, a modo de observar si la composición del hábitat influenció en la cantidad de Anolis encontrados, se utilizó el análisis de componente principal (función `prcomp`, paquete `stats`, versión R 3.2.3 del software). De esta manera, la variable que explicó el 84% de la variación pudo ser determinada y utilizada como variable explicativa en el modelo lineal generalizado (función `glm`, paquete `stats`, versión R 3.2.3 del software), donde el número de Anolis era la variable responsable. Si la composición del hábitat tuvo efecto sobre el número de Anolis encontrados en una parcela, se aceptó que Anolis presenta preferencia por una determinada composición del hábitat. Este análisis se repitió para cada especie de Anolis identificada.

3. Resultados

En total, se encontraron siete especies diferentes de *Anolis* en las parcelas alrededor de la estación (Tabla 1). Las especies más observadas en las parcelas fueron *Anolis limifrons* (Anole Delgado Castaño) y *Anolis lionotus* (Anolis común). En el escaneo de la zona abierta cerca del área establecida de muestreo, se encontraron únicamente tres especies; *Anolis limifrons*, *Anolis lemurinus* y *Anolis lionotus*.

Tabla 1: Especies y abundancia durante los muestreos.

Scientific name	Common name	Number
<i>Anolis cupreus</i>	Dry Forest Anole	3
<i>Anolis limifrons</i>	Anole Delgado Castaño	94
<i>Anolis lemurinus</i>	Ghost Anole	24
<i>Anolis lionotus</i>	Anolis común	47
<i>Anolis humilis</i>	Ground Anole	18
<i>Anolis biporcatus</i>	Green Tree Anole	1
<i>Anolis carpenteri</i>	Little Green Anole	1

En general, la mayoría de *Anolis* se encontraron en el micro hábitat *tronco-suelo* ($p < 0,001$) (Figura 4). Se encontraron un mayor número de *Anolis* en el micro hábitat *ramitas* que en *helechos colgantes muertos* o *hojarasca* ($p < 0,05$). Además, se encontraron un mayor número de *Anolis* en el micro hábitat *ramitas*, *rama de palma*, *tronco* y *tronco-dosel* que en el hábitat de *troncos caídos* ($p < 0,05$).

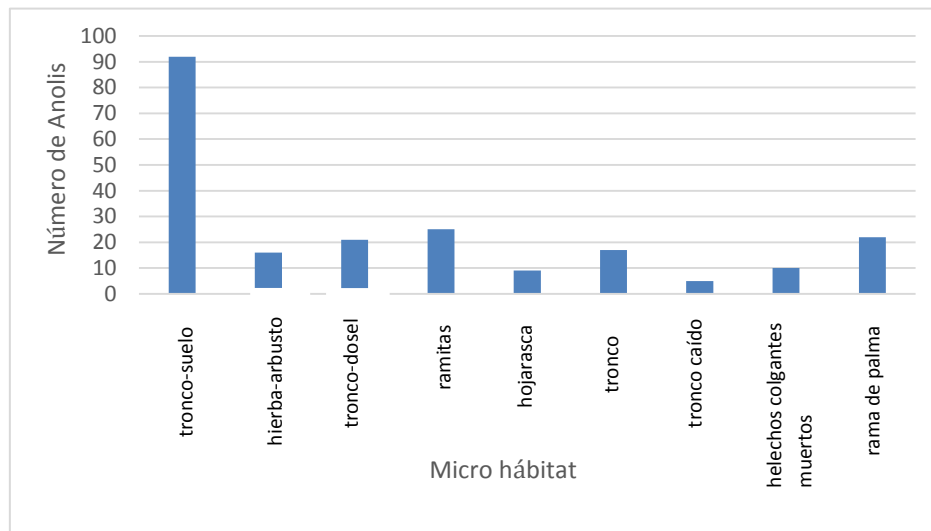


Figura 4: Número de anolis encontrados por micro hábitat para todas las especies.

Únicamente se encontraron diferencias significativas en el número de *Anolis* encontrados según el micro hábitat para *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus* (Figura 5 y 6). Para ambas especies, hubo significativamente más *Anolis* en el micro hábitat *tronco-tierra* que en cualquiera de los otros micro hábitats ($p < 0,05$), con la excepción de *Anolis limifrons* que también se encontró en el micro hábitat *ramitas* ($p = 0,10$). Además, *Anolis limifrons*, se encontró en mayores números en el micro hábitat de

ramas de palma y ramitas que en helechos colgantes muertos, troncos caídos y hojarasca ($p < 0,05$). También hubo más Anolis en micro hábitats de rama que en hierba-arbusto ($p = 0,04$). Véase el apéndice C para la lista completa de todos los resultados significativos con los valores p .

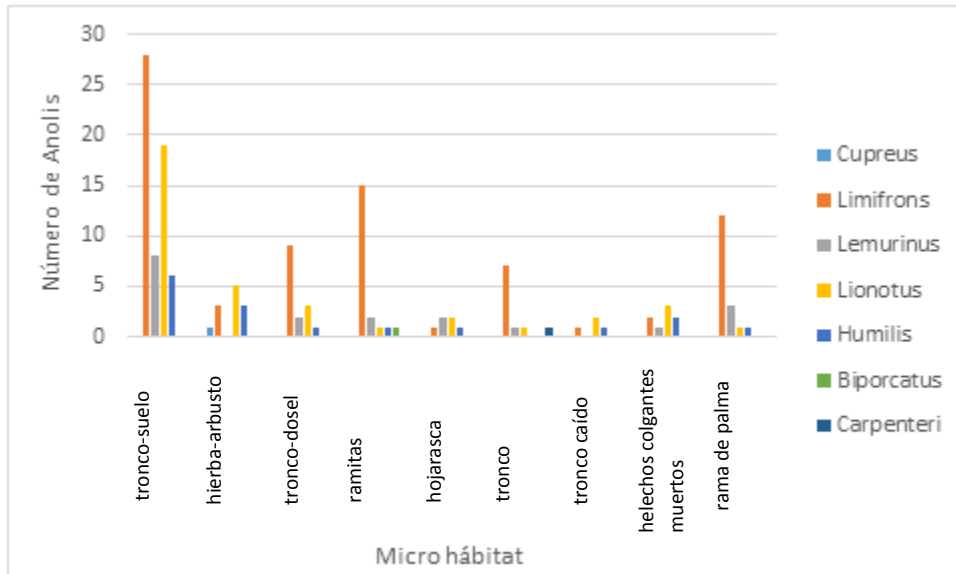


Figura 5: Número de anolis encontrados en los distintos micro hábitats por especie.

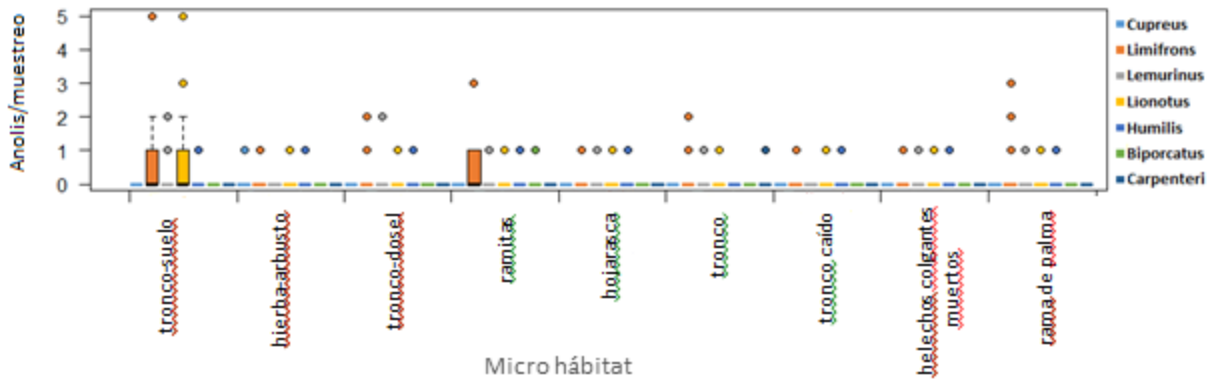


Figura 6: Grafica de cajas mostrando el número de Anolis encontrados por micro hábitat y especie por muestreo.

En general, se encontraron más Anolis en la parcela 1 que en las parcelas 2, 3, 6, 7 y 9 ($p < 0,05$) (Figura7). Además, se encontraron más Anolis en la parcela 4 que en las parcelas 6, 7 y 9 ($p < 0,05$), y mayor número de Anolis en la parcela 5 que en las parcelas 7 y 9 ($p < 0,05$). La diversidad de especies varió ligeramente por parcela (Tabla 2).

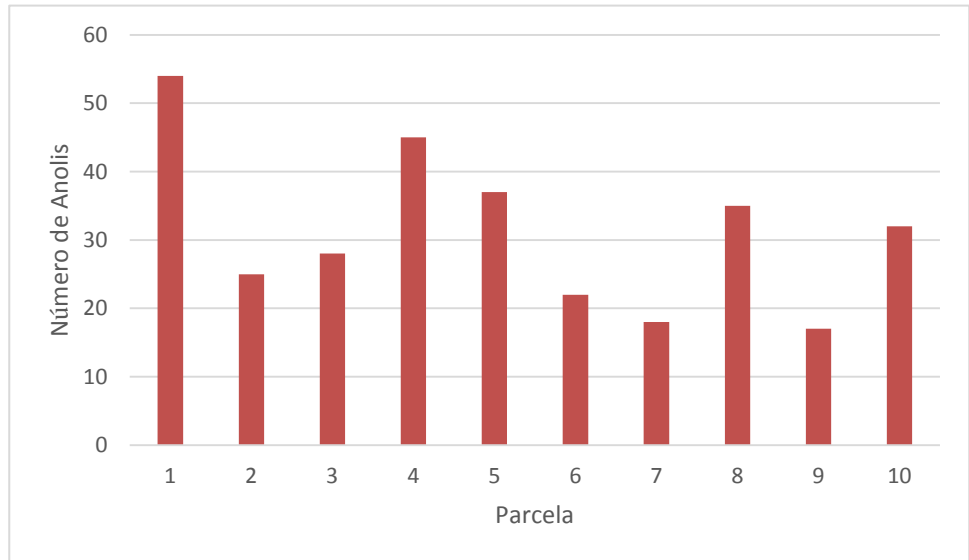


Tabla 2: Número de especies diferentes por parcela

Parcela	Diversidad Sp.
1	5
2	5
3	3
4	3
5	4
6	4
7	5
8	4
9	3
10	4

Figura 7: Número de Anolis encontrados por parcela para todas las especies.

La única diferencia significativa encontrada por especie y parcelas fue *Anolis limifrons*. Se encontraron mayor número de Anolis en la parcela 1 respecto a las parcelas 2, 5, 6, 7, 8, 9 y 10 ($p < 0,05$) (Figura 8 y 9). Además, se encontraron más Anolis en la parcela 3 que en las parcelas 7, 8, 9, 10 ($p < 0,05$) y en la parcela 4 más que en las parcelas 7 y 10 ($p < 0,05$). Véase el apéndice D para la lista completa de todos los resultados significativos con los valores p.

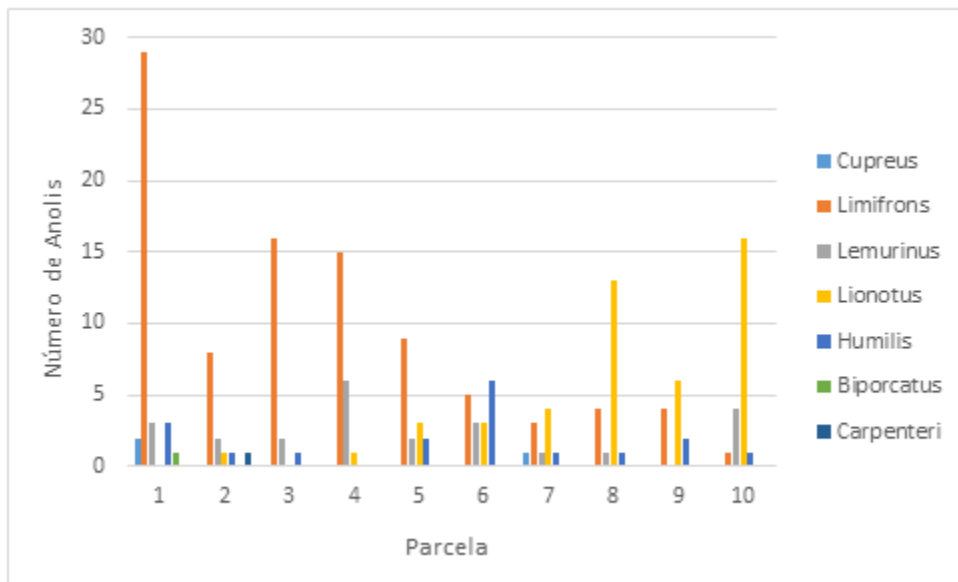


Figura 8: Número de Anolis encontrados por parcela y especie.

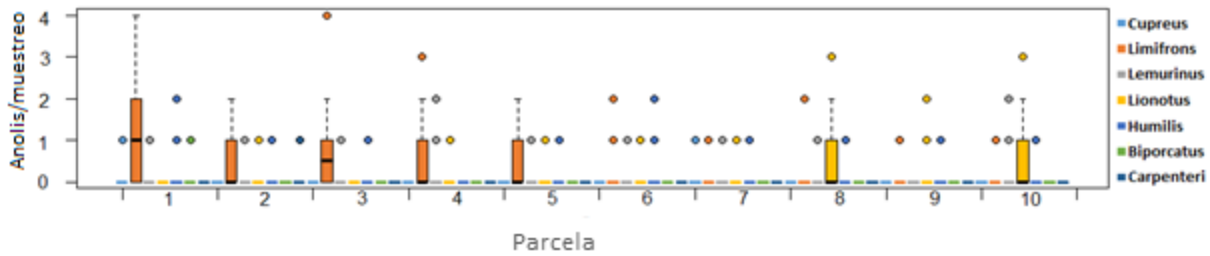


Figura 4: Grafica de cajas mostrando el número de Anolis encontrados por parcela y especie por muestreo.

El efecto de la composición del hábitat en la presencia de Anolis resultó ser significativo para *Anolis limifrons* ($p < 0,001$) y *Anolis lionotus* ($p = 0,013$). Para las especies *Anolis cupreus*, *Anolis biporcatus* y *Anolis carpenteri* no se pudieron probar los efectos en la composición del hábitat debido al pequeño tamaño de muestra ($n=3$, $n=1$ y $n=1$, respectivamente). Debido a la severa temporada seca ocurrida durante el estudio, la mayoría de los datos se recolectaron en condiciones secas y/o mayoritariamente secas de las parcelas. En el total del periodo de muestreo, el 91,4% de las parcelas se muestrearon secas, el 5,4% fangosas y el 3,1% inundadas, con inundaciones observadas en una misma parcela 33 veces.

4. Discusión

Sólo siete especies fueron encontradas dentro de las parcelas, de las cuales las especies más comunes fueron *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus*, siendo el micro hábitat más común para ambas especies el determinado como tronco-suelo. Estos resultados son contrarios a investigaciones anteriores que muestran que *Anolis limifrons* es considerada dentro del ecomorfo hierba-arbusto (Vitt et al. 2002), aunque se sabe que también es capaz de habitar micro hábitats a uno o dos metros del suelo (Talbot 1979). La relativamente baja disponibilidad de los micro hábitats hierba-arbusto en las parcelas utilizadas en este estudio podría causar *Anolis limifrons* a utilizar otros micro hábitats más disponibles, tales como el tronco-suelo. *Anolis lionotus* no se considera dentro de uno de los ecomorfos estándar, sino más bien es considerada como una *Anolis* acuática (Muñoz et al. 2015; Leal et al. 2002). Sin embargo, se ha demostrado que *Anolis lionotus* es morfológicamente similar al tipo ecomorfo tronco-suelo, lo que podría explicar por qué se encontraron muchos *Anolis* de esta especie en dicho micro hábitat (Leal et al. 2002).

Anolis humilis forma parte del ecomorfo tronco-suelo (Huyghe et al. 2007) y aunque no fue significativo en este estudio, los datos muestran una tendencia clara por dicho micro hábitat. *Anolis lemurinus*, de nuevo no mostró significancia, pero también mostró preferencia por el micro hábitat tronco-suelo aunque ha sido descrito dentro del ecomorfo tronco (Huyghe et al. 2007). De los *Anolis cupreus*, *Anolis biporcatus* y *Anolis carpenter* se capturaron pocos individuos (n=3, n=1 and n=1, respectivamente), y por tanto no pueden extraerse tendencias evidentes.

Hay varias razones por las que el tronco-suelo fue el micro hábitat en el que se encontraron la mayoría de *Anolis*. La razón más evidente es la facilidad de detectar *Anolis* en este micro hábitat en comparación con otros micro hábitats como tronco-dosel, pues los *Anolis* son mucho menos visibles y alcanzables en este último. Esto podría explicar por qué sólo se encontró un *Anolis biporcatus*, ya que generalmente esta especie vive en hábitats a mayor altura (Huyghe et al. 2007). Sin embargo, esto no explica por qué otros micro hábitats fácilmente accesibles, como la hojarasca, tronco caído, tronco o hierba-arbusto tuvieron menor abundancia de *Anolis*.

La baja cantidad de *Anolis* encontrados puede haber sido determinada por la severa sequía obtenida durante este periodo. Es bien conocido que la sequía puede influenciar en el comportamiento de estas especies (Stamps 1976); puede alterar los niveles de cortejo en machos y hembras, y modificar los lugares de forrajeo pasando de lugares expuestos a otros más elevados o en la hojarasca. Además, el sistema locomotor generalmente se ve reducido (Stamps 1976), por lo que se traduce en una menor probabilidad de encontrar *Anolis*.

Otro factor a tener en cuenta, es la imposibilidad de identificar los individuos puesto que no se marcaron para su individual reconocimiento. Esto implica que debido al muestreo continuo de las mismas parcelas, los datos obtenidos pueden contener recapturas y la abundancia determinada de ciertas especies puede en realidad ser menor a la observada.

Aun considerando que muy probablemente esto haya disminuido la abundancia general de *Anolis*, este factor no explica la relativa baja diversidad de especies observada, ya que se sabe que otras especies viven en el área (Köhler 2008; Chacón & Johnston 2013). De manera adicional, ninguna otra especie fue obtenida en el escaneo del área abierta cerca del área establecida de muestreo, y aunque esto pueda deberse al corto tiempo de muestreo, no parece ser el motivo en este caso ya que los *Anolis* fueron relativamente fáciles de detectar. Por ello, y de forma reiterada, la baja diversidad de especies se puede atribuir al echo de que algunas especies, como *Anolis biporcatus* y muchas otras, viven en zonas más elevadas y por lo tanto son más difíciles de detectar. Además, es posible que las diez parcelas muestreadas simplemente no presentaran los micro hábitats requeridos para ciertas especies.

Requerimientos como la composición del hábitat, por ejemplo, tienen una función muy importante en la presencia de ciertas especies. Aunque la preferencia exacta no pudo ser determinada, la presencia de ambas especies *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus* en las parcelas estudiadas fue influenciada por la composición del hábitat. Y aunque la composición preferida entre especies es incierta, algunas conclusiones pueden extraerse cuando se comparan las parcelas en las que se encontraron ambas especies. No se obtuvieron pruebas estadísticas, pero mediante la observación de los datos se detectó que *Anolis limifrons* fue encontrada con mayor frecuencia en las parcelas de mayor elevación (de la 1 a la 5), mientras que *Anolis lionotus* prefirió las parcelas menos elevadas (de la 6 a la 10) (Figuras 8 y 9). La mayor diferencia entre estas parcelas es la cantidad de agua presente, por lo que se deduce que *Anolis limifrons* tiene preferencia por parcelas/hábitats más secos que *Anolis lionotus*. Esto insinuaría que diferentes especies tienen en efecto, preferencias distintas en la composición del hábitat.

Incluso se sabe que, es altamente inusual encontrar *Anolis lionotus* en hábitats más alejados de 5 metros de una fuente de agua (Leal et al. 2002) y esto corresponde con los datos obtenidos durante todo el periodo de seguimiento en las parcelas menos elevadas y cercanas al canal (Figuras 2 y 8) en las que se detectó la presencia de *Anolis lionotus*, incluso durante la época más seca en la que el agua era escasa. Las pocas veces que las parcelas se inundaron, sucedió en las parcelas menos elevadas. Sin embargo, parece que no serían suficiente para ofrecer los recursos hídricos necesarios a *Anolis lionotus* durante todo el periodo de muestreo. Permanece entonces desconocida la capacidad de esta especie por estar presente en hábitats independientes a la presencia de agua y este puede ser consecuentemente un tema de mayor estudio en el futuro.

5. Conclusiones

De las siete especies encontradas, dos mostraron una correlación significativa con el micro hábitat: *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus* que mostraron preferencia por el micro hábitat tronco-suelo. Para ambas especies fue un resultado inesperado, aunque mantiene relación con los hábitats bajos que frecuenta *Anolis limifrons* y la similar morfología de *Anolis lionotus* por el ecomorfo tronco-suelo. Para las otras especies no se puede concluir nada con certeza. Podría ser que tuvieran una correlación con un cierto micro hábitat pero al encontrarse en bajas abundancias no puede determinarse por qué tipo de micro hábitat tienen preferencia. Esto se corrobora con el hecho de que *Anolis humilis* y *Anolis lemurinus* mostraron una tendencia por el micro hábitat tronco-suelo. Las tres otras especies (*Anolis cupreus*, *Anolis biporcatus* y *Anolis carpenteri*) fueron encontradas en tan pequeñas cantidades (n=3, n=1 and n=1, respectivamente) que es difícil sacar ninguna conclusión. Se puede concluir por tanto que, si existe una partición de ecomorfos, tal y como era de esperar. Sin embargo, parece ser mucho más flexible en comparación con los *Anolis* isleños, ya que *Anolis limifrons* mostró partición de hábitat, pero no por el mismo ecomorfo que se le atribuía a esta especie.

La composición del hábitat tiene por tanto una función importante en la presencia y/o ausencia de *Anolis* pero las preferencias hábitat-especie siguen sin conocerse. Además, queda por determinar si la composición del hábitat afecta a las especies de *Anolis* que viven más cercanas al suelo, tal y como se planteó en el anteproyecto de este estudio, o si esto se debe al hecho de que se obtuvieran mayormente datos de *Anolis limifrons* y *Anolis lionotus*. Garantía para otros estudios, es también la presencia de *Anolis lionotus* en hábitats alejados de fuentes de agua.

Referencias

- Barragán-Contreras, L. A. & Calderón-Espinosa, M. L. (2013). What do *Anolis* eat?: Evaluation of sexual dimorphism and geographic variation in the diet of *Anolis Ventrillaculatus* (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) in Colombia. *Actual Biol*, 35(99), 199–208.
- Chacón, F. M. & Johnston, R. D. (2013). *Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A pocket guide*. Cornell University Press.
- Huyghe, K., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyeres, J. J., & Irschick, D. J. (2007). Microhabitat use, diet, and performance data on the Hispaniolan twig anole, *Anolis sheplani*: pushing boundaries on morphospace. *Zoology*, 110(1), 2-8.
- Irschick, D. J., Vitt, L. J., Zani, P. A. & Losos, J. B. (1997). A Comparison of Evolutionary Radiations in Mainland and Caribbean *Anolis* Lizards. *Ecology*, 78(7), 2191–2203.
- Köhler, G. (2008). *Reptiles of Central America, 2nd edition*. Herpeton, Offenbach, Germany, 400 p.
- Leal, M., Knox, A. K., & Losos, J. B. (2002). Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution*, 56(4), 785-791.
- Lister, B. C., & Aguayo, A. G. (1992). Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 717-733.
- Losos, J. B. & Schneider, C. J. (2009). *Anolis* lizards. *Current Biology*, 19(8), R316–R318.
- Losos, J. B. & Thorpe, R. S. (2004). Evolutionary diversification of Caribbean *Anolis* lizards. *Adaptive Speciation*, 322–353.
- Macrini, T. E., Irschick, D. J. & Losos, J. B. (2003). Ecomorphological Differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology*, 37(1), 52–58.
- Muñoz, M. M., Crandell, K. E., Campbell-Staton, S. C., Fenstermacher, K., Frank, H. K., Van Middlesworth, P., Sasa, M., Losos, J. B. & Herrel, A. (2015). Multiple paths to aquatic specialisation in four species of Central American *Anolis* lizards. *Journal of Natural History*, 49(27-28), 1717-1730.
- Nielsen-muñoz, V., Azofeifa-mora, A. B. & Monge-nájera, J. (2012). Bibliometry of Costa Rica biodiversity studies published in the Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation (2000-2010): the content and importance of a leading tropical biology journal in its 60th Anniversary. *Biología Tropical*, 60(December), 1405–1413.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. The University of Chicago Press, London, 954 p.
- Stamps, J. A. (1976). Rainfall, activity and social behaviour in the lizard, *Anolis aeneus*. *Animal Behaviour*, 24(3), 603-608.
- Talbot, J. J. (1979). Time Budget, Niche Overlap, Inter- and Intraspecific Aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. *Copeia*, 1979(3), 472-481.
- Velasco, J. A., Martínez-Meyer, E., Flores-Villela, O., García, A., Algar, A. C., Köhler, G. & Daza, J. M. (2015). Climatic niche attributes and diversification in *Anolis* lizards. *Journal of Biogeography*.
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Zani, P. & 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(August), 275–286.
- Williams, E. E. (1983). Ecomorphs, Faunas, Island Size, and Diverse End Points in Island Radiations of *Anolis*. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*.

Apéndices

Apéndice A: Tabla resumen de los tipos de ecomorfos que se encuentran en las Antillas y sus características

Definiciones de los ecomorfos tal y como se definen para los Anolis de las Antillas (Adapted from Williams 1983)

	Tronco-suelo	Tronco-dosel	Tronco	Dosel	Ramitas	Hierba-arbusto
Tamaño	> 60 mm	> 70 mm	< 50 mm	> 100 mm	< 50 mm	Usually < 50 mm
Color	Marrón con patrón variable, a veces verde	Verde, algo gris	Variable (verde, gris o marrón)	Verde, con patrón o sin	Gris	Línea lateral o dorsal distintiva en ambos sexos
Hábitat típico	Troncos bajos	Dosel y troncos elevados	En troncos, entre el dosel y el suelo	Dosel	Ramitas	En hierba o arbustos
Proporciones corporales	Cabeza y cuerpo cortos, patas largas	Cabeza grande, cuerpo tiende a ser largo, patas cortas	Cabeza y cuerpo cortos	Cabeza grande y larga, a menudo con	Cabeza larga, cuerpo y piernas cortas	Cabeza moderadamente larga, cuerpo esbelto, cola larga
Escamas	Escamas medio dorsales en 2 filas o gradualmente ampliadas	Escamas dorsales uniformes	Escamas dorsales, normalmente uniformes	Cresta vertebral presente	Escamas dorsales uniformes	Una zona de pocas a muchas hileras de escamas dorsales
Comportamiento de forrajeo	Sienta y espera. Depredador de suelo.	Busca en las hojas y ramas	Recolector de tronco	Recolector de dosel	Buscador lento en las ramitas	Recolector de hierba-arbusto
Comportamiento defensivo	Escapa hacia el suelo	Escapa hacia el dosel	Escapa hacia lado opuesto del tronco	Agresivo	Mimetismo	Escapa hacia el suelo

Apéndice C: Resumen de los resultados significativos de la prueba Tukey para preferencias de micro hábitat por especie

Todas las comparaciones significativas entre micro hábitats y sus valores *p* obtenidos con la prueba Tukey

Especies	Comparación	Valor <i>p</i>
<i>Anolis Limifrons</i>	Rama de palma > Helechos colgantes muertos	0,04880
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Helechos colgantes muertos	0,00560
<i>Anolis Limifrons</i>	Ramitas > Helechos colgantes muertos	0,03496
<i>Anolis Limifrons</i>	Rama de palma > Tronco caído	0,04699
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Tronco caído	0,00763
<i>Anolis Limifrons</i>	Ramitas > Tronco caído	0,03496
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Hierba-arbusto	0,00560
<i>Anolis Limifrons</i>	Ramitas > Hierba-arbusto	0,03937
<i>Anolis Limifrons</i>	Rama de palma > Hojarasca	0,04699
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Hojarasca	0,00763
<i>Anolis Limifrons</i>	Ramitas > Hojarasca	0,03496
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Rama de palma	0,04602
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Tronco	0,00763
<i>Anolis Limifrons</i>	Tronco-sulelo > Tronco-dosel	0,01834
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Helechos colgantes muertos	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Tronco caído	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Hierba-arbusto	0,0356
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Hojarasca	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Rama de palma	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Tronco	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Tronco-dosel	0,0211
<i>Anolis Lionotus</i>	Tronco-sulelo > Ramitas	0,0211

Apéndice D: Resumen de los resultados significativos de la prueba Tukey para preferencias de parcelas por especie

Todas las comparaciones significativas entre parcelas y sus valores p obtenidos con la prueba Tukey

Especies	Comparación	Valor p
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 2	0,00945
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 5	0,02079
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 6	0,00319
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 7	0,00306
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 8	0,00306
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 9	0,00306
<i>Anolis Limifrons</i>	1 > 10	0,00838
<i>Anolis Limifrons</i>	3 > 7	0,03899
<i>Anolis Limifrons</i>	3 > 8	0,04549
<i>Anolis Limifrons</i>	3 > 9	0,04549
<i>Anolis Limifrons</i>	3 > 10	0,03899
<i>Anolis Limifrons</i>	4 > 7	0,04474
<i>Anolis Limifrons</i>	4 > 10	0,03933