



Universidad
del Atlántico

CÓDIGO: FOR-DO-109

VERSIÓN: 0

FECHA: 03/06/2020

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, 23 de Abril de 2020

Señores

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS

Universidad del Atlántico

Asunto: Autorización Trabajo de Grado

Cordial saludo,

Yo, **RICARDO JOSE ORTEGA DE LA ROSA**, identificado(a) con **C.C. No. 1.048.216.791** de **BARANOA**, autor(a) del trabajo de grado titulado **USO DE LOS RECURSOS ESPACIALES Y ALIMENTICIOS POR LAS ESPECIES DE ANOLIS DAUDIN, 1802 (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL, BOLIVAR, COLOMBIA** presentado y aprobado en el año **2020** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma

RICARDO JOSE ORTEGA DE LA ROSA

C.C. No. 1.048.216.791 de BARANOA

DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO

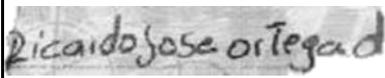
Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.

Puerto Colombia, **23 de Abril de 2020**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	USO DE LOS RECURSOS ESPACIALES Y ALIMENTICIOS POR LAS ESPECIES DE ANOLIS DAUDIN, 1802 (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL, BOLIVAR, COLOMBIA
Programa académico:	BIOLOGÍA

Firma de Autor 1:							
Nombres y Apellidos:	RICARDO JOSE ORTEGA DE LA ROSA						
Documento de Identificación:	CC	X	CE	PA	Número:	1.048.216.791	
Nacionalidad:					Lugar de residencia:		
Dirección de residencia:							
Teléfono:					Celular:		



FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO	USO DE LOS RECURSOS ESPACIALES Y ALIMENTICIOS POR LAS ESPECIES DE ANOLIS DAUDIN, 1802 (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL, BOLIVAR, COLOMBIA
AUTOR(A) (ES)	RICARDO JOSE ORTEGA DE LA ROSA
DIRECTOR (A)	RAFAEL ANGEL MORENO ARIAS
CO-DIRECTOR (A)	NEIS JOSE MARTINEZ HERNANDEZ
JURADOS	DYLAN JOSE PADILLA PEREZ ARGELINA BLANCOTORRES
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE	BIÓLOGO
PROGRAMA	BIOLOGÍA
PREGRADO / POSTGRADO	PREGRADO EN BIOLOGÍA
FACULTAD	CIENCIAS BÁSICAS
SEDE INSTITUCIONAL	UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO SEDE PUERTO COLOMBIA.
AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO	2020
NÚMERO DE PÁGINAS	58
TIPO DE ILUSTRACIONES	ILUSTRACIONES, MAPAS, GRÁFICAS Y TABLAS
MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)	FOTOGRAFÍAS DE LAS ESPECIES DE ANOLIS ESTUDIADAS.
PREMIO O RECONOMIENTO	NO APLICA.

**USO DE LOS RECURSOS ESPACIALES Y ALIMENTICIOS POR LAS
ESPECIES DE *Anolis* Daudin, 1802 (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) EN
UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL, BOLIVAR,
COLOMBIA.**



Ricardo José Ortega De La Rosa

UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Puerto Colombia- Atlántico, 2019

**USO DE LOS RECURSOS ESPACIALES Y ALIMENTICIOS POR LAS
ESPECIES DE *Anolis* Daudin, 1802 (SQUAMATA: DACTYLOIDAE) EN
FRAGMENTO DE BOSQUE SECO TROPICAL, BOLIVAR,
COLOMBIA.**

Trabajo de Grado para optar por el título de Biólogo

Estudiante:

Ricardo José Ortega De La Rosa

Director:

Dr. Rafael Ángel Moreno Arias, investigador Post-Doctoral, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana.

Codirector:

Ph.D ©, Neis José Martínez Hernández, Docente asociado. Facultad de Ciencias Básicas, Programa de Biología, Universidad Del Atlántico.

UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO

Facultad de Ciencias Básicas

Programa de Biología

Puerto Colombia- Atlántico, junio de 2019

Nota de aceptacion

Firma del presidente del jurado

Firma del jurado

Firma del jurado

Barranquilla, 2019

AGRADECIMIENTOS

A Dios primero que todo, sin él, nada de esto hubiera sido posible.

A mi director de tesis Rafael Moreno por toda su asesoría, enseñanza y paciencia durante este proceso de trabajo de grado que a pesar de la distancia siempre estuvo muy pendiente de este trabajo. A mi Codirector Neis José Martínez “El Teacher” por toda la enseñanza durante mi formación académica, por el constante acompañamiento en campo, pero sobre todo por su amistad.

A mi familia del semillero de investigación NEOPTERA por siempre hacerme sentir parte de ellos.

A mi primo Luis Manuel Solano por ser esa persona que desde niño me guio por el camino de la academia, la Biología y la Herpetología. A Dylan Padilla por ser mi profesor de Reptiles durante mucho tiempo y por su amistad.

Agradezco infinitamente a todas aquellas personas que prestaron su más sincera ayuda para el desarrollo de esta investigación. A mis profesores y compañeros de Seminarios de Investigación I y II, por las enriquecedoras discusiones que ayudaron al mejoramiento y fortalecimiento de esta propuesta de investigación. A la Profesora Martha Calderón por sus valiosas sugerencias y acompañamiento durante el inicio de esta investigación. A Eduardo Villareal por las asesorías en la realización de los análisis estadísticos en el software *R Studio*. A Dylan y José Rodríguez por el acompañamiento a las extensas jordanas de campo pero sobre todo a José Fang quien siempre estuvo ahí ayudando y aportando en mis salidas de campo. A los trabajadores (Adalberto García Herrera) y propietarios (profesor Oscar García) de la finca “**El Atardecer Gaitero**” en la reserva campesina la flecha por su acogida y siempre hacerme sentir como en casa.

Por último, pero no menos importante a toda mi familia, pero especialmente a mi Padre Manuel, mi Madre Bertilda y mi Hermana Oriana, por su amor, paciencia y apoyo incondicional no solo en este proceso si no en el diario vivir, esto es por y para ustedes.

RESUMEN

En los Bosques secos tropicales (BST), los *Anolis* son el grupo de lagartos que presentan los valores más altos de abundancia y diversidad en algunos tipos de hábitats, sin embargo, la información y el conocimiento que se tiene sobre este grupo aún es escasa. En este trabajo se cuantificó el grado de traslape de nicho espacial y alimenticio de *Anolis* en un fragmento de BST en la vereda la Flecha, San Jacinto, Bolívar; razón por la cual se recolectó información sobre el uso de recursos espaciales y alimenticios de cinco especies de este grupo de lagartijas. Realizamos un Análisis unificado de traslape de nicho el cual calcula valores de traslape de nicho para pares de especies en cada eje de los recursos. Se encontró que tanto para la época de seca como en la de lluvias los valores de traslape alimenticio fueron menores que para los recursos espaciales, resultados que favorecen la hipótesis de complementariedad de nicho y que podrían indicar que, en ambas épocas climáticas, los recursos limitantes para el ensamblaje de *Anolis* en el área de estudio serían los alimenticios. Los valores de traslape espacial por pares de especies indicaron que *A. auratus* fue estadísticamente diferente en el uso de los recursos espaciales a las otras especies. En ambas épocas climáticas, el par de especies que presento los valores más altos de traslape tanto para los recursos espaciales y alimenticios fueron *A. gagei* y *A. gr. fuscoauratus*. Los resultados de esta investigación muestran que las estrategias de coexistencias exhibidas como la repartición de recursos por las especies de *Anolis* son importantes para la estructuración de este ensamblaje en el fragmento de BST en Bolívar, Colombia.

Palabras claves: Coexistencia, *Anolis*, Traslape de nicho, BST, Uso de recursos.

ABSTRACT

In tropical dry forests (BST), the *Anolis* are the group of lizards that have the highest values of abundance and diversity in some types of habitats, however, the information and knowledge that you have about this group is still scarce. In this work, the degree of overlapping of the spatial and food niche of *Anolis* was quantified in a fragment of BST in the la Flecha village, San Jacinto, Bolívar; for this reason, information was collected on the use of space and food resources of five species of this group of lizards. We perform a Unified Niche Overlap Analysis which calculates niche overlap values for species pairs on each axis of the resource. It was found that for both the dry and rainy seasons, the food overlap values were lower than for the spatial resources, results that favor the niche complementary hypothesis and that could indicate that, in both climatic seasons, the limiting resources for the *Anolis* assembly in the study area it would be food. Spatial overlap values by species pairs indicated that *A. auratus* was statistically different in the use of space resources from the other species. In both climatic epochs, the pair of species that presented the highest overlap values for both space and food resources were *A. gaigei* and *A. gr. fuscoauratus*. The results of this investigation show that the coexistence strategies exhibited such as the distribution of resources by the *Anolis* species are important for the structuring of this assembly in the BST fragment in Bolívar, Colombia.

Keywords: Coexistence, *Anolis*, Niche overlap, BST, Use of resources

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	7
ABSTRACT	8
1. INTRODUCCIÓN	11
2.1 Estructuración de comunidades	15
2.2 Características generales del género <i>Anolis</i>	18
2.3 Bosque Seco tropical (BST)	20
3. ANTECEDENTES	21
4. OBJETIVOS	23
4.1 General:	23
4.2 Específicos	23
5. MATERIALES Y METODOS	24
5.1 Área de estudio	24
5.2 Muestreo	25
5.3 Análisis de datos	27
6. RESULTADOS	29
6.1. Uso de hábitat y microhábitat de los anolinos durante la época seca	31
6.2. Uso de hábitat y microhábitat durante la época de lluvias	32
6.3. Estructura morfológica de la comunidad de Anolinos	33
6.4. Traslape en el uso de los recursos espaciales y la morfología de la comunidad de anolinos	35
7. DISCUSIÓN	40
8. CONCLUSIONES	48
9. RECOMENDACIONES	49
10. BIBLIOGRAFIA	49
11. ANEXOS	60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 A: Lamelas subdigitales expandibles. **B:** Saco gular, **CB_I:** ceratobrachial 1, **CB_{II}:** ceratobrachial 2, **CH:** ceratohyal, **B:** basihyal. Figura tomada y modificada de Losos (2009).
.....
19

Figura 2. Localización de la Vereda la Flecha, San Jacinto Bolívar Colombia. 24

Figura 3. Tipos de hábitats en área de estudio. A: Bosque de Ribera; B: Interior de bosque; C: vegetación abierta 26

Figura 4. Relación del ancho y largo de la cabeza de los *Anolis* registrados en época seca y lluvias en la Reserva Campesina La Flecha. Las barras indican la desviación estándar de cada medida. Abreviaturas: **Ag:** *A. gaigei*. **Af:** *A. fuscoauratus*. **Aa:** *A. auartus*. **Av:** *A. vittigerus*. **Ab:** *A. biporcatus*. **Se:** Época seca. **Llu:** Época de lluvias. 33

Figura 5 Ordenación espacial de las especies de *Anolis* de acuerdo a la semejanza en el uso de los recursos en la época seca (A) y lluviosa (B). Las pares de especies enceradas en círculos rojos representan especies que no mostraron diferencias en la utilización de nichos basados en pruebas con el análisis de modelos nulos. 37

Anexo 1. Especies: *Anolis auratus*; **Tipo de hábitat asociado:** Vegetación abierta.....54

Anexo 2. Especie: *Anolis gaigei*. **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de ribera.....54

Anexo 3. Especies: *Anolis gr fuscoauratus*. **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de Ribera.....55

Anexo 4. Especie: *Anolis vittigerus*; **Tipo de hábitat asociado:** Interior de Bosque.....56

Anexo 5. Especie: *Anolis biporcatus*; **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de quebrada....57

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de individuos por especie de *Anolis* y sexo (N), frecuencia por tipo de hábitat, estrato y tipo de percha registrados en la Reserva Campesina La Flecha. Hábitat BR: Bosque de ribera. IB: Interior de bosque. VA: Vegetación abierta. Estrato –I: rasante. II: herbáceo. III: arbustivo- IV: arbóreo Tipo de percha –ta: Tronco de árbol. tc: Tronco caído. hj: Hojarasca. ro: Roca. ra: Rama. 29

Tabla 2 Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes espacial y alimenticio (medidas morfológicas) para un ensamblaje de *Anolis* de Bosque Seco

Tropical, Bolivar, Colombia Durante dos temporadas climáticas. En paréntesis la desviación estándar y en negritas los pares de especies con nicho diferente con una $P \leq 0.01$ 35

1. INTRODUCCIÓN

La importancia del uso y la repartición de cada uno de los recursos entre las especies influye en sus relaciones intra e interespecíficas y en particular permiten su coexistencia (Toft 1985, Pianka 1993). En general, se ha planteado que la mayoría de los animales, y en particular las lagartijas, se reparten los recursos ambientales de tres maneras principales: temporal, espacial y trófica; es decir que las especies pueden diferir en sus horarios de actividad, en los microhábitats donde habitan o en los alimentos que consumen (Pianka 1993). Esa repartición de los recursos permite separar diferentes nichos entre las especies, reducen la competencia

entre ellas y permiten la coexistencia de varias especies (Pianka 1973, Schoener 1974). La repartición de los recursos es entonces una consecuencia de que estos no sean ilimitados en el ambiente (Griffin & Silliman 2011). Para analizar la semejanza y la diferencia en el uso y repartición de los recursos entre las especies de una comunidad se requieren datos de historia natural de las especies que se obtienen a partir de la observación de ellas, sin embargo, esos datos deben ser evaluados cuantitativamente para determinar los patrones de uso y repartición de los recursos de las especies en la comunidad.

Una forma de evaluar la semejanza en la utilización de los recursos por dos o más especies, es el cálculo de la magnitud de traslape de nicho entre ellas. El nicho es definido como un espacio multidimensional cuyas dimensiones son definidas por los recursos mientras que el traslape del mismo hace referencia al espacio del nicho que comparten dos o más especies (Cowell & Futuyma 1971). Las medidas de traslape de nicho generalmente pueden ser usadas como una estimación de la competencia presente en las especies (Schoener 1968), el resultado de una interacción pasada entre las especies (Connell 1980) o pueden mostrar simplemente necesidades ecológicas similares entre especies que no interactúan ecológicamente (Schoener 1968, Pianka 1973, Vitt 1995, Vitt & Carvalho 1995). Cuando dos o más organismos comparten una parte del mismo recurso en forma simultánea, por ejemplo, alimento o hábitat, se interpreta como traslape de nicho en ese recurso particular. Este traslape puede ser alto o bajo y depende principalmente de las diferencias o concordancias de la forma de explotar de estos recursos (Tilman 2006).

Un grupo en el que se ejemplifica bien la repartición de los recursos como resultado de competencia pasada o actual y que ha resultado en comunidades de varias especies coexistiendo son las lagartijas del género *Anolis* (Losos 2009). Los anolinos se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil, desde el nivel mar hasta los 3200 m de altitud (Losos 2009), se encuentran en varios hábitats (Bordes de Bosques, Bosques internos y Vegetación abierta) donde utilizan múltiples microhábitats (arbóreos, terrestres y semiacuáticos). Asociada a esa diversidad de hábitat y microhábitat, las especies de anolinos exhiben formas morfológicas que se correlacionan con el microhábitat particular en donde ocurren. Dichas formas morfológicas fueron producto de radiación adaptativa el cual es un

fenómeno que caracteriza grupos donde han surgido, en un breve periodo de tiempo evolutivo, una gran variedad de formas morfológicas y estas formas se asocian a características adaptativas (Futuyma, 1998). Autores como Losos (2009, 2010) sugieren que la radiación de los *Anolis* se dio gracias a una oportunidad ecológica definida como la aparición de unas estructuras llamadas lamelas subdigitales expandidas, esas estructuras les confirieron a los anolinos la habilidad de explotar de manera eficaz y diferencial el recurso arbóreo. El resultado de este fenómeno son 336 especies de anolinos y 26 morfotipos que evolucionaron de manera convergente entre los ambientes continentales e insulares (Poe & Anderson 2019).

Los *Anolis* (Dactyloidae) pueden ocurrir en varios tipos de coberturas vegetales, en donde se abastecen de los recursos disponibles para su óptimo desarrollo (Losos 2009). En el caso de la región Caribe colombiana, los tipos de cobertura incluyen de manera general las zonas abiertas dominadas por vegetación herbácea y vegetación de bosques, entre otros (CarvajalCogollo 2014). Uno de los tipos de cobertura predominante en esta parte del país es el bosque seco tropical (BST), donde se ha documentado que en zonas adyacentes a las riberas; la familia Dactyloidae presenta los valores más altos de abundancia y diversidad comparado con otros tipos de vegetación (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015). En estos tipos de hábitats, la oferta y utilización de recursos pueden jugar un papel importante en las estrategias de coexistencia que permiten el establecimiento de varias especies de *Anolis*. A pesar de estas características de los anolinos, la mayoría de los trabajos describen la estructura del ensamblaje basados en términos de su riqueza de especies y su abundancia (p. ej. MedinaRangel & Cárdenas-Arévalo 2015; Rojas-Murcia et al. 2015). Sin embargo, muy pocos estudios se han enfocado en la estructuración ecológica del ensamblaje de *Anolis* que permiten abordar cuestiones relacionadas con la coexistencia de las especies y el solapamiento de nicho; razón por la cual en la presente investigación se pretende responder la siguiente pregunta: ¿Cómo utilizan los recursos espaciales y alimenticios las especies del género *Anolis* en un fragmento de Bosque Seco Tropical en San Jacinto Bolívar Colombia? De esta manera, para complementar la pregunta en el presente estudio se analizaron los patrones de uso y

repartición de los recursos espaciales y alimenticios con el fin de inferir las interacciones ecológicas interespecíficas de *Anolis* en el área de estudio.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Estructuración de comunidades

Todas las especies se encuentran limitadas de una u otra forma por los recursos disponibles en el ambiente y por los competidores (Amarasekare 2003). En comunidades donde las especies explotan recursos comunes o tienen enemigos naturales comunes, las especies que puedan mantener una tasa de crecimiento per cápita positiva en el nivel de recursos más bajo (regla R^* en competencia explotadora, Tilman 1982) o la presión enemiga natural más alta (regla P^* en competencia aparente, Holt *et al.* 1994) hará que las otras especies que utilizan el mismo recurso se extingan. Por lo tanto, la coexistencia de las especies obliga que estas difieran en la forma que usan los recursos o en la forma que se ven afectadas por los enemigos naturales, de modo que la competencia intraespecífica sea más fuerte que la competencia interespecífica. Las diferencias que exhiben las especies entre distintos aspectos ecológicos que permiten la coexistencia son normalmente utilizadas para definir el nicho de las especies (Chesson 2000), especialmente en los nichos de tipo operacional (p. ej. MacArthur & Levins 1967).

La hipótesis de la competencia de explotación sostiene que las comunidades altamente diversas se desarrollan en ambientes que son estables durante largos períodos de tiempo, debido a que las especies mantienen sus poblaciones estables y se han diversificado sus nichos para así evitar al máximo la competencia (Dobzhansky 1950, Pianka 1966, 1974). Específicamente, el argumento sostiene que la competencia interespecífica es más fuerte en ambientes ecológicamente estables porque dichos ambientes permiten que la mayoría de las especies alcancen su capacidad de carga (Tilman 1982). Teóricamente, el aumento de la competencia interespecífica se relaciona con el conjunto de hábitats utilizados por unas especies (la "hipótesis de compresión del nicho" MacArthur & Wilson 1967, MacArthur 1972, Schoener 1974).

Las diferencias ecológicas entre las especies que conducen a la repartición de nicho pueden ocurrir de tres formas básicas. Primero, diferentes especies pueden especializarse en recursos distintos (repartición de recursos clásicos, MacArthur & Levins 1967; Tilman 1982) o estar sujetas a depredación dependiente de la densidad o la frecuencia (Murdoch & Oaten 1975). En segundo lugar, las diferentes especies pueden estar limitadas por los mismos recursos o enemigos naturales, pero difieren en términos de cuándo explotan el recurso o responden a enemigos naturales (repartición de nicho temporal) (Armstrong & McGehee 1976, 1980, Chesson 1985, 2000). En tercer lugar, las especies pueden diferir en cuanto al lugar donde experimentan y responden a los factores limitantes (repartición de nicho espacial) May & Hassell 1981, Chesson 2000). Una definición útil del espacio de nicho de una especie es que consta de tres ejes principales: recursos, enemigos naturales, espacio-tiempo. En este sentido el nicho puede considerarse como las respuestas de las especies y sus efectos sobre cada uno de estos ejes (Chesson 2000). Cuando las especies que habitan en un entorno espacialmente estructurado, no presentan diferencias en cuanto a sus patrones temporales de actividad o regímenes de depredación dependiente de la frecuencia, la coexistencia debe implicar alguna forma de diferencia de nicho espacial que surja de la interacción entre las dinámicas competitivas (es decir, el funcionamiento de las reglas R^* o P^*) en las comunidades locales y los procesos espaciales (por ejemplo, emigración, inmigración y colonización) que vinculan a las comunidades locales en una metacomunidad (Wilson 1992).

Varios estudios en ecología de comunidades involucran lagartijas *Anolis* del Caribe, incluyendo los trabajos pioneros sobre repartición de recursos (Schoener 1968, 1974), competencia interespecífica (Roughgarden *et al.* 1983; Rummel & Roughgarden, 1985), ecología térmica (Huey & Webster 1976) y ecología del comportamiento (Moermond 1979). Algunos estudios más recientes que evalúan las dimensiones clásicas de nicho (alimento, espacio y tiempo) en comunidades de lagartijas tropicales muestran que las interacciones de competencia son más fuertes entre especies dentro de una familia y más débiles entre especies de diferentes familias (Vitt & Zani 1996, Vitt *et al.* 2000). Aunque existe información que describe como son las interacciones de competencia entre especies de *Anolis*, aún es muy poco el conocimiento que se tiene sobre las interacciones de competencia entre *Anolis* y

especies de lagartos de otros géneros y familias (Losos 1994, Roughgarden 1995, Leal *et al.* 1998). Una forma de entender como las interacciones interespecíficas pueden influir en los nichos de cada especie es realizando comparaciones ecológicas entre ensamblajes de lagartijas que varían en composición de especies en una pequeña escala espacial donde las características ambientales sean parecidas (Schoener 1974).

Existen varias aproximaciones para la evaluación de la competencia una de ellas es la experimental, que demanda perturbar el sistema al añadir o remover individuos, en las que se busca entender la forma en que responden las abundancias de las especies a las fluctuaciones controladas de las abundancias de potenciales competidores. Los experimentos que evalúan directamente las respuestas a las manipulaciones de los competidores tienen la ventaja de proporcionar una inferencia sólida sobre si la competencia es responsable de un patrón. Si un patrón (por ejemplo, abundancia, uso de recursos) cambia en respuesta a la adición o eliminación de competidores, la interpretación de la competencia en curso es clara. Una desventaja de los estudios experimentales es que puede ser difícil, o poco ético, manipular especies que son longevas o raras. Además, los tiempos de respuesta de las especies de larga vida a la extracción de competidores pueden ser muy lentos en relación con la escala de tiempo en la que se realizan la mayoría de los estudios. Los experimentos de campo rara vez continúan durante más de unos pocos años. Además, los estudios experimentales son más adecuados para organismos pequeños o sedentarios que pueden manipularse fácilmente y que responderán a los competidores en plazos cortos (Morin 2011).

Las pruebas experimentales directas de los mecanismos de competencia pueden ser complejas, y los experimentos de campo siempre pueden estar sujetos a interpretaciones alternativas. Sin embargo, el conocimiento de los mecanismos de competencia (explotación o interferencia) puede usarse para hacer muchas predicciones separadas y comprobables sobre patrones y respuestas experimentales en comunidades naturales o artificiales (Tilman 1977). Cuando dos o más organismos usan una parte del mismo recurso en forma simultánea, por ejemplo, alimento o hábitat, se puede interpretar como el traslape de nicho en ese recurso particular. Cuando existe un alto grado de traslape en el uso de recursos entre dos especies, esto puede ser evidencia de la existencia de competencia entre ellas, sin embargo, muchas

veces altos valores de traslape pueden indicar que la competencia puede estar operando, pero la exclusión o el desplazamiento de la otra especie puede ser incompleto, o incluso inexistente. Se supone que la cantidad de solapamiento de nicho es proporcional al grado de competencia por ese recurso. Sin embargo, el solapamiento de nicho no siempre significa una alta interacción competitiva. De hecho, una amplia superposición de nichos puede indicar que existe poca competencia y que los recursos son abundantes (Smith 2006). Un bajo traslape o la ausencia de este mismo también podría ser evidencia a favor o en contra de la competencia y todo depende si el recurso que se está evaluando está en exceso de oferta o es irrelevante para una o ambas especies (Cowell & Futuyma 1971).

2.2 Características generales del género *Anolis*.

El género *Anolis* es un grupo de lagartijas con gran diversidad morfológica y ecológica. Dentro de las características distintivas del género se encuentran unas estructuras morfológicas en las falanges II y III de cada dedo que se denominan lamelas subdigitales expandidas (Figura 1.A). La superficie de estas lamelas está cubierta por microvellosidades que actúan como mecanismo de adherencia y que junto con las uñas maximiza el agarre de los dedos (Peterson 1983).

Otra característica notoria del género *Anolis* es la presencia de un saco gular que está formado por un pliegue extensible de piel que se encuentra en la garganta (Figura 1.B) y es accionado por un complejo cartilaginoso flexible (el segundo arco ceratobraquial) que al moverse extiende o se repliega él mismo (Inchaustegui & Arias 1986). Este carácter presenta diferentes patrones de coloración y es importante, ya que junto a la frecuencia de despliegue estos animales lo utilizan para discriminar entre miembros de la misma especie o entre otras, teniendo gran relevancia en el comportamiento, reproducción, territorialidad y agresión. Es frecuente el dimorfismo sexual en el desarrollo del saco gular. Normalmente solo está presente en los machos y en algunas especies las hembras lo presentan, pero menos

desarrollado, de este modo se facilita el reconocimiento de machos y hembras en la mayoría de los casos (Fitch 1976, Arias 1985).

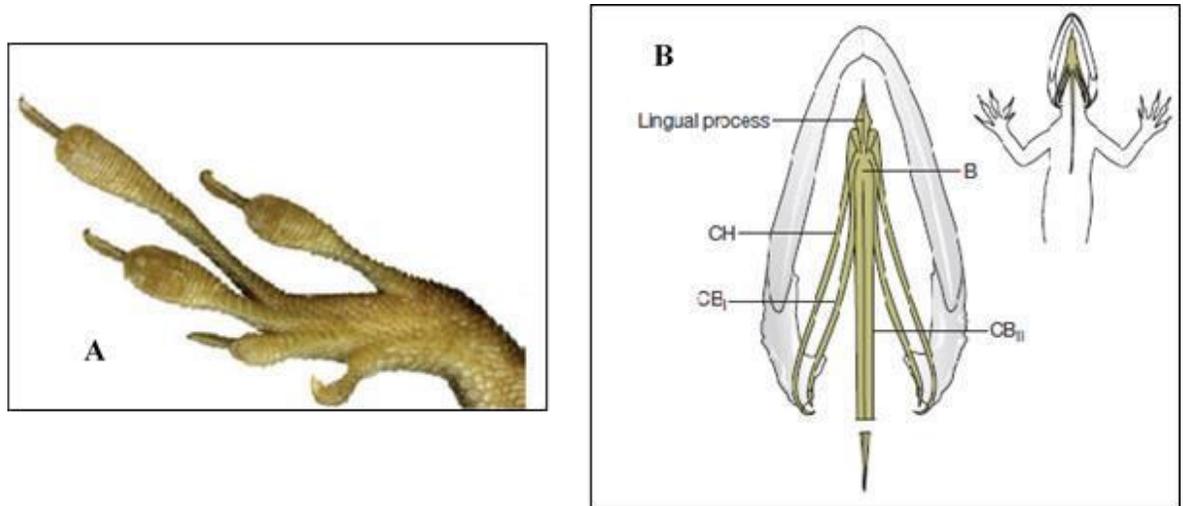


Figura 1 A: Lamelas subdigitales expandibles. **B:** Saco gular, CB_I: ceratobranchial 1, CB_{II}: ceratobranchial 2, CH: ceratohyal, B: basihyal. Figura tomada y modificada de Losos (2009).

Los *Anolis* se distribuyen desde el sur de Norteamérica, Centroamérica, la mayoría de las islas del Caribe y unas pocas islas del océano Pacífico (Losos 2009). Dentro de los vertebrados, estas lagartijas son consideradas uno de los grupos con mayor diversidad tanto en forma como en número de especies. Actualmente se encuentran descritas 426 especies de las cuales 110 se distribuyen en Suramérica y 76 ocurren en territorio colombiano (Uetz & Hosek 2018). En la región Caribe colombiana se encuentra el 15.7% de la riqueza de estas lagartijas en el país (76 especies) (Rangel & Carvajal 2012). Otro aspecto importante de los *Anolis* es que se diversificaron adaptativamente en un número de especies y formas corporales (Losos 2009) que se denominan ecomorfos (Williams 1972), este concepto ejemplifica a grupos de especies que no necesariamente tienen una relación filogenética cercana, pero poseen algunas características morfológicas similares que les permiten adaptarse a unos microhábitats particulares (Williams 1972).

2.3 Bosque Seco tropical (BST)

Según lo propuesto por el sistema de clasificación de zonas de vidas de Holdridge los bosques secos tropicales y subtropicales se pueden encontrar en las áreas donde la temperatura anual es superior a 17 ° C, la precipitación anual está entre los 250 y 2000 mm y la evotranspiración es mayor a la precipitación (Holdridge 1976, Murphy & Lugo 1986). El Bosque Seco Tropical se encuentra seriamente amenazado por la deforestación y los cambios en el uso del suelo (Primack 1998) y es considerado como el ecosistema terrestre más amenazado del planeta (Merlano 2006).

Se estima que a nivel mundial solo queda un millón de Km² de Bosques Secos Tropicales y de toda esta extensión Suramérica cuenta con el 54,4 % (Pizano & García 2014). Colombia originalmente tenía una extensión de alrededor de 8 millones de hectáreas, pero debido a factores como la expansión de la frontera agrícola, el aprovechamiento del suelo y la ganadería extensiva, actualmente solo persiste el 3 % de la cobertura original con un elevado grado fragmentación de hábitat (Pizano & García 2014). La región Caribe, con un 55 % del total, cuenta con la mayor extensión de BST en el país. Algunas de las características fisiológicas y biológicas como lo son ser especialistas a algunos tipos de recursos específicos hacen que muchos de los reptiles sean muy sensibles a las modificaciones que se dan en su medio natural, el resultado de estas modificaciones es generalmente el decrecimiento de las poblaciones y en el peor de los casos la extinción de estas (Vitt & Cadwell 2014). En general la herpetofauna se ve muy afectada por la transformación masiva de los bosques en potreros debidos que estos últimos presentan reducción en área disponible, pérdida de calidad de hábitat y aumento en la actividad antropogénica (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008). La fragmentación desde el punto de vista funcional conlleva invariablemente a la disminución y la perdida de hábitat, está perdida podría estar afectando la presencia de algunas especies de *Anolis* en algunos fragmentos de Bosques seco como por ejemplo a *A. vitigerus*, para el cual se ha demostrado que la abundancia es muy sensible a la pérdida de hábitat (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008).

3. ANTECEDENTES

Dentro de los trabajos pioneros que abarcaron temas relacionados con la coexistencia y relaciones ecomorfológicas en especie de *Anolis* en las islas del Caribe podemos encontrar los trabajos de Williams (1972) y Rand (1964). Williams (1972) propuso que los *Anolis* asociados a determinadas características ambientales podrían ser descritos bajo el concepto de ecomorfo. Originalmente se describieron seis ecomorfos para las comunidades de *Anolis* de las islas del Caribe y se nombraron de acuerdo con su uso predominante de hábitat. Estos ecomorfos han sido muy bien estudiados para la radiación de los anolinos en las islas del Caribe pero algunos autores sugieren que hay poca concordancia entre los ecomorfos de las islas del Caribe y las especies que radiaron en el continente (Irschick *et al.* 1997, Velasco & Herrel 2007, Pinto *et al.* 2008, Shaad & Poe 2010). Esa falta de concordancia entre ecomorfos de esas regiones se basa en ideas que proponen que la radiación de *Anolis* continentales ha ocurrido de forma diferente comparado con la radiación del Caribe, principalmente por las diferencias regionales en la disponibilidad de recursos, mayor intensidad de depredación, diferentes presiones selectivas y diferentes tasas de diversificación (Irschick *et al.* 1997, Pinto *et al.* 2008, Losos 2009, Schaad & Poe 2010). No obstante, otros autores han mostrado que la evolución morfológica de *Anolis* continentales siguió una ruta similar a la radiación de las islas y ponen de manifiesto que la morfología de las especies del continente también se relaciona estrechamente con la historia natural de las especies y que algunos morfotipos observados en continente son similares o corresponden a los morfotipos de los ecomorfos descritos para el Caribe (Moreno-Arias 2014 Moreno-Arias & Calderon-Espinosa 2016). En Colombia ocurren 76 de las 110 especies que se conocen para el continente suramericano convirtiendo al país en el más diverso (Uetz & Hošek 2018). Estas especies ocurren en la mayoría de los ambientes de todo el país, pero las comunidades más ricas, con 5 a 12 especies, se encuentran en ecosistemas boscosos.

Dentro de los estudios sobre estructuración ecológica de *Anolis* realizados en Colombia se destacan los realizados por Castro-Herrera 1988, Rengifo-Mosquera *et al.* 2014, 2015,

Moreno-Arias *et al.* 2014 en Bosques Húmedos Tropicales; quienes determinaron que las especies de *Anolis* en las áreas estudiadas utilizaron la repartición de los recursos como estrategia para la coexistencia. Mientras que Moreno-Arias *et al.* 2014 sugiere que las especies se estructuraron principalmente por el recurso espacial y secundariamente por el térmico, Castro-Herrera (1988) menciona que el traslape de nicho alimenticio fue mayor que el traslape de los micrositios, concluyendo que el alimento no era un recurso limitante para esa comunidad.

En ecosistemas de BST, se ha demostrado que los *Anolis* son el grupo de lagartijas que presentan los más altos valores de abundancia en algunos tipos de hábitat (Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo 2015). Otros estudios donde se hace referencia a algunos aspectos ecológicos de comunidades de reptiles en el departamento del Cesar realizados por MedinaRangel & Cárdenas-Arévalo (2015) y Rojas-Murcia *et al.* (2015) que incluyen dos especies de *Anolis* (*A. auratus* y *A. gaigei*); demuestran que son estas especies quienes presentan los valores más altos de traslape de nicho en comparación con otras especies de reptiles. Otros estudios han evaluado el efecto borde en un fragmento de Bosque Seco Tropical de Pueblo Nuevo, Córdoba sobre la estructura de reptiles, el cual evidenció que especies como *A. vittigerus* y *A. biporcatus* se vieron afectadas por variables como elevación y tamaño del parche de bosque (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008). En los ensamblajes de reptiles, los mecanismos de coexistencia son variados y mientras algunos están muy bien documentados (ej: Rengifo *et al.* 2015; Moreno-Arias *et al.* 2019 en revisión), otros están aún sin explorar, principalmente para ensamblajes de Bosque Seco Tropical en Colombia. Bajo estas circunstancias es necesario aumentar la investigación de estos mecanismos de coexistencia de las especies y de esta manera obtener información para el entendimiento de los procesos que median las coexistencia de las especies y por lo tanto brindar información línea base que contribuya a la creación de estrategias de conservación de las especies y sus ambientes.

4. OBJETIVOS

4.1 General:

- Analizar las interacciones entre las especies del género *Anolis* con respecto al uso de recursos espaciales y recursos alimenticios en un fragmento de Bosque Seco Tropical, San Jacinto, Bolívar, Colombia.

4.2 Específicos:

- Caracterizar algunos aspectos del nicho espacial de las especies del género *Anolis* en un fragmento de bosque seco tropical.
- Determinar el tamaño de presa consumida por las especies de *Anolis* a partir de medidas morfométricas en el área de estudio.
- Determinar el grado de traslape de nicho (espacial y alimenticio) para especies de *Anolis* en el área de estudio.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1 Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en un fragmento de Bosque seco Tropical (BST) en la vereda La Flecha, municipio de San Jacinto, Departamento de Bolívar (Fig. 1), ubicado a los $9^{\circ}51'12.4''$ N y $75^{\circ}10'41.4''$ O en una altitud entre 350 – 512 m. La vereda limita al norte con el municipio de San Juan de Nepomuceno, al noroeste con María La Baja y al sur con El Carmen de Bolívar. El área de estudio presenta zonas en las que son comunes actividades de ganadería y agricultura, esto es gracias a su topografía montañosa, ondulada, con abundantes serranías y colinas bajas. Las características de sus suelos les confieren gran fertilidad para la agricultura lo que ha llevado a una alta fragmentación del bosque por actividades antropogénicas.

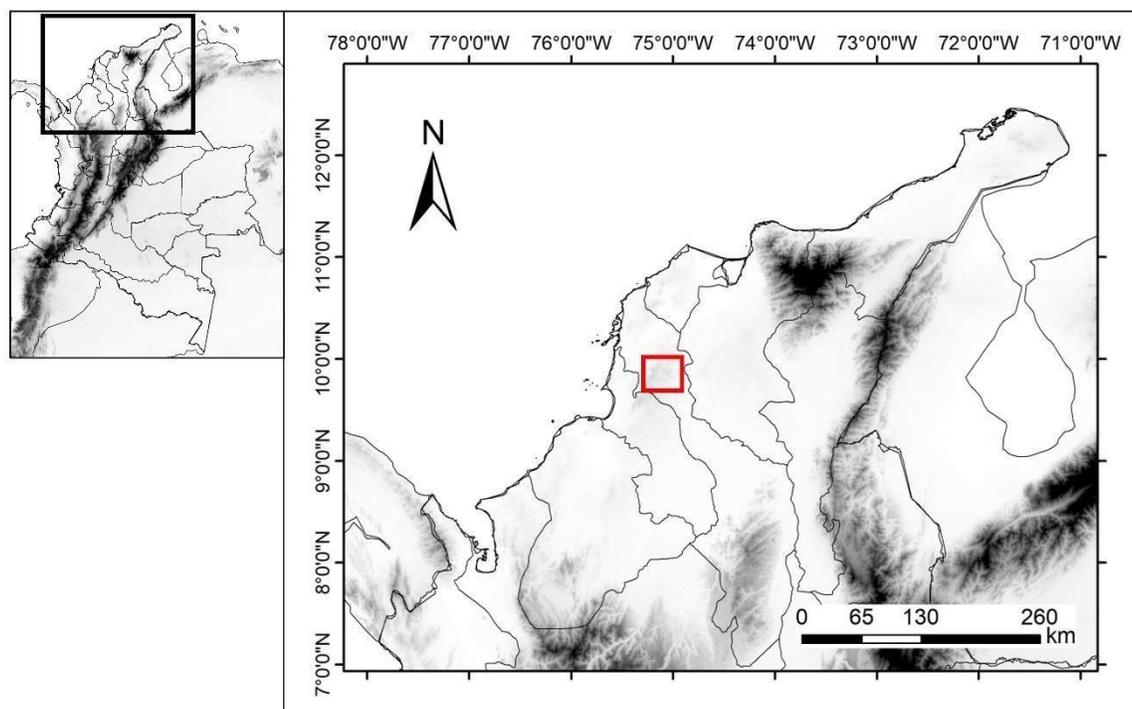


Figura 2. Localización de la Vereda la Flecha, San Jacinto Bolívar Colombia.

El área de estudio se encuentra en una formación higrotropofítica según la clasificación de Holdridge (1978) correspondiente a un bioma de Bosque seco Tropical. Este pertenece a la

subunidad climática D2, de acuerdo con la clasificación propuesta por Rangel-Ch & CarvajalCogollo (2012) con un promedio de precipitación de 1972 mm, un promedio de temperatura de 25 ° C por año (Castaño 1999) y una humedad relativa anual varía entre el 75% y 85%. El régimen de precipitación es bimodal tetraestacional con períodos secos en diciembre-abril y julio-agosto y lluviosos entre septiembre-noviembre y mayo-junio, el máximo de lluvias se alcanza entre octubre y noviembre. La vegetación predominante es la de Bosque Seco Tropical, con condiciones higrotropofíticas (Pizano & García 2014) y un dosel entre 20 y 25 m con elementos emergentes que pueden llegar hasta los 35 m en las zonas adyacentes a la quebrada La Flecha.

5.2 Muestreo

El trabajo de campo se realizó en el año 2017 desde el mes de enero hasta noviembre que correspondieron respectivamente a una temporada seca y de lluvias. En total se realizaron cuatro salidas de campo (dos en seca y dos en lluvias) con una duración de cinco días cada una. Para el muestreo de lagartijas se utilizó la metodología de búsqueda por encuentros visuales (Crump & Scott 1994) durante el periodo de actividad de las lagartijas (9:00 am a 4:00 pm). El muestreo se realizó por dos personas buscando intensivamente por 7 horas diarias, lo que se tradujo en un esfuerzo de muestreo de 14h/hombre por día, 70h/hombre por salida de campo, 140h/hombre por temporada y un total de 280h/hombre en todo el estudio. Para caracterizar los distintos usos del microhábitat para las especies, se aplicó la técnica de censos de Rand (Rand 1964), la cual consiste en registrar los diferentes atributos de hábitat estructural y del microhábitat de cada lagartija observada. Los atributos de hábitat estructural se categorizaron de la siguiente manera:

1) Tipo de hábitat:

Interior de bosque (Fig 3B): es una cobertura constituida por una comunidad vegetal dominada por elementos típicamente arbóreos regularmente distribuidos, los cuales forman un estrato de copas (dosel) discontinuo, con altura del dosel superior a 20 M. Borde de ribera (Fig 3A): es una cobertura constituida por vegetación arbórea ubicada en los márgenes de cursos de aguas

permanentes. Este tipo de cobertura tiene un ancho de 50 m desde el cuerpo de agua. Zonas de vegetación abierta como pastizales y potreros (Fig 3C): es una cobertura dominada por pastos con árboles dispersos de altura menor a cinco metros.

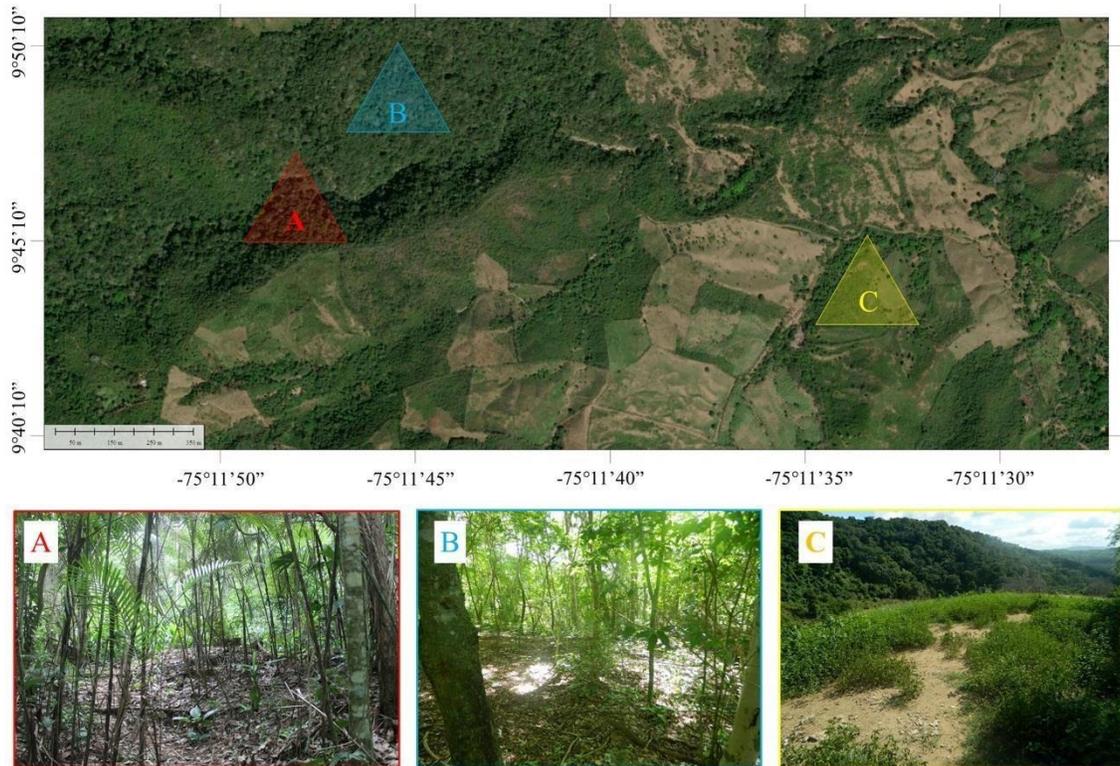


Figura 3. Localización y tipos de hábitats en área de estudio. A: Bosque de Ribera; B: Interior de bosque; C: vegetación abierta

2) Estrato de la vegetación:

Rasante: vegetación con alturas menores a 0.3 m. Herbáceo: vegetación con alturas entre 0.31.5 m. Arbustivo: árboles y arbustos entre 1.5-5 m. Arbóreo: arboles con alturas mayores a 5 m.

3) Tipo de percha: troncos caídos, hojarasca, roca, ramas, tronco de árboles.

Los atributos del microhábitat se categorizaron de la siguiente manera:

1) Altura de la percha

- 2) Exposición lumínica de la percha; esta variable fue medida con un luxómetro marca Extech light meter *LT300*.

Para todas las variables, se discriminó entre machos, hembras y juveniles. Para las características alimenticias de las especies se siguió la propuesta de Moreno-Arias *et al* 2019 (en revisión) que indica al tamaño de la lagartija y al tamaño de su cabeza como una medida indirecta del tamaño de las presas consumidas. Específicamente se midieron la longitud rostro-cloaca, el ancho (AC) y el largo de la cabeza (LC) a todos los individuos capturados en campo. La identificación de las especies en campo se hizo con guías de campo y artículos publicados para la zona (Rangel-Ch & Carvajal-Cogollo 2012, Medina-Rangel & CárdenasArévalo 2015, Rojas-Murcia *et al.*2015). Aquellos individuos que no pudieron ser identificados en campo fueron capturados y trasladados al Laboratorio de Zoología de la Universidad del Atlántico para su posterior determinación, esos individuos fueron posteriormente liberados en el mismo lugar de captura.

5.3 Análisis de datos

El uso del hábitat estructural por especie fue descrito a partir de la frecuencia de observaciones de individuos en las categorías de cada atributo particular, mientras que los atributos del microhábitat correspondieron al promedio de las mediciones en cada atributo. Tanto los atributos de hábitat estructural y como los de microhábitat en conjunto definieron el uso de los recursos espaciales. Las medidas morfométricas del ancho, largo de la cabeza y la LRC de cada lagartija observada y capturada en campo por época, fueron usadas para describir la estructura morfológica (como aproximación al tamaño de las presas de las que se alimentan) de las especies en el área de estudio. Como está ampliamente documentado que el tamaño del cuerpo y el tamaño de la cabeza están correlacionados con los límites de abertura de la boca y el tamaño de la presa de los *Anolis* (Schoener 1968, Herrel et al. 2006), el uso del recurso alimentario fue descrito a partir del tamaño promedio de cada especie y el promedio de los residuales del ancho y el largo de la cabeza obtenidos a partir de regresiones lineales de cada una de estas variables contra LRC.

Para determinar diferencias en el uso de recursos espaciales y alimentarios entre las especies del ensamble se hizo un análisis unificado de traslape de nicho UANO por sus siglas en inglés (Geange *et al.* 2011). Este método permite incluir en un solo análisis varios ejes de nicho, representados aquí como el uso de los recursos y que son definidos a través de diferentes tipos de datos (p. ej. Continuos, frecuencias o discretos). El UANO estima una distribución de probabilidad para cada tipo de datos, mediante transformaciones apropiadas de acuerdo con la naturaleza de los mismos (Geange *et al.* 2010). En seguida calcula el traslape de nicho como el traslape entre las distribuciones de probabilidad de cada atributo para cada especie. Posteriormente, calcula el traslape de nicho entre las especies a partir de un estadístico que incluye las distribuciones de todos los atributos y que para este caso representan el uso de los recursos espaciales, alimenticios y totales. Por último, el método compara el patrón de traslape en esos recursos contra patrones de traslape obtenidos al azar con una aproximación de modelos nulos (Gotelli 2000), para determinar si las diferencias entre las especies en los ejes de recursos (espacial, y trófico) observadas en la comunidad es diferente de las obtenidas en comunidades al azar, por medio de un valor de P . Los modelos nulos que predicen si los patrones encontrados a partir de los datos ecológicos también pueden ser productos del azar, es decir determinar si los patrones observados con causados por mecanismos evolutivos o ecológicos, o simplemente son producto del azar (Vilchis 2000).

Para visualizar gráficamente las diferencias de traslape de nicho entre las especies que se obtuvieron del análisis anterior, se hizo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (*nMDS* por sus siglas en inglés) con los valores de traslape de nicho; ya que estos valores pueden ser interpretados de forma análoga a una medida de distancia o diferencia entre ellas. Básicamente, el *nMDS* extrae la estructura de una matriz de distancia (valor de traslape) entre objetos (especies) para representarla en un espacio de pocas dimensiones (Cox & Cox 2001). El número de dimensiones que definen la estructura realiza una búsqueda de los ajustes de los objetos a cada dimensión por medio de valor de estrés y así poder determinar qué tan correcto es el ajuste de la representación gráfica a la matriz original (valores de estrés

< 0.01 indican un buen ajuste). Los análisis UANO y el *nMDS* se realizaron en los programas R Studio (Oksanen *et al.* 2013) y PRIMER 6.0 respectivamente.

6. RESULTADOS

Se registraron 102 individuos de cinco especies de *Anolis* (*A. gaigei*, *A. gr fuscoauratus*, *A. auratus*, *A. vittigerus*, *A. biporcatus*). Todas las especies fueron registradas tanto en la época seca como de lluvias, a excepción de *A. biporcatus* que no fue reportada durante las lluvias (Tabla 1). La especie *A. gaigei* fue la más abundante en ambas épocas climáticas y las menos abundantes fueron *A. biporcatus* (3 individuos) en la época seca y *A. vittigerus* (10 individuos) en la época lluviosa (Tabla 1). La abundancia de machos de todas las especies fue mayor que la de las hembras en ambas épocas climáticas, con excepción de *A. gaigei* en la que las hembras y los juveniles fueron más abundantes que los machos en la temporada de lluvias (Tabla 1).

Época	Especie	Sexo	N	Tipo de hábitat				Estrato				Tipo de percha		
				BR	IB	VA	I	II	III	IV	ta	tc	hj	ro

Tabla 1. Número de individuos (N) por especie de *Anolis*, frecuencia por tipo de hábitat, estrato y tipo de percha registrados en la Reserva Campesina La Flecha. Hábitat -BR: Bosque de ribera. IB: Interior de bosque. VA: Vegetación abierta. Estrato -I: rasante. II: herbáceo. III: arbustivo- IV: arbóreo. Tipo de percha -ta: Tronco de árbol. tc: Tronco caído. hj: Hojarasca. ro: Roca. ra: Rama.

		3	100			66.7											
<i>A. gagei</i>		2	100	Macho	50	50	50	50									
Seca	<i>A. gagei</i>	Macho	19	63.2	26.3	10.5	21.1	47.4	10.5	21.1	57.9	10.5	21.1	10.5			
		Hembra	13	69.2	30.8				46.2	23.1	7.7	23.1	38.5	23.1	23.1	7.7	7.7
		Juvenil	1	100												100	
		<i>A. gr fuscoauratus</i>	Macho	13	84.6	15.4			100								23.1
		<i>A. auratus</i>	Hembra	2	50	50			23.1	23.1				7.7	23.1		
			Macho	3					33.3	66.7	50			100		33.3	66.7
		<i>A. vittigerus</i>	Hembra	4					100						100		
			Macho	4	75	25					25	75	75				25
			Hembra	3	100						66.7	33.3	66.7				33.3
		<i>A. biporcatus</i>	Macho								33.3	66.7					33.3
		Hembra	9	88.9	11.1			22.2	11.1	44.4	22.2		44.4	22.2		33.3	
		Juvenil A.	10	80	20			10	30	40	200		90	10			
	<i>gr fuscoauratus</i>	Macho	4	100							50						
		Hembra	3					25		75		100	75				
	<i>A. auratus</i>	Macho	4					100		100					25	75	
		Hembra	1														
		Juvenil	1					100		100						100	
Lluvias	<i>A. vittigerus</i>	Macho	2	50	50					50	50		50			50	

6.1. Uso de hábitat y microhábitat de los anolinos durante la época seca.

En el bosque de ribera se registró la mayor abundancia (43 individuos) y riqueza (4 especies), seguidas por las del interior de bosque (13 individuos y 3 especies) y las de las de zona de vegetación abierta (nueve individuos y dos especies) (Tabla 1). La especie más frecuente en el bosque de ribera fue *A. gaigei* (22 individuos) y la menos frecuente fue *A. biporcatus* (3 individuos). En el interior del bosque, *A. gaigei* (9 individuos) fue la más común y *A. vittigerus* (1 individuo) la menos frecuentes; mientras que, en las áreas abiertas *A. auratus* fue la más frecuente (Tabla 1).

Las abundancias observadas entre los estratos rasante (18 individuos), herbáceo (18) y arbóreo (17) fueron similares y mayores a la del estrato arbustivo (12). El estrato rasante fue usado más frecuentemente por *A. auratus*. Los estratos herbáceo y arbustivo fueron usados con mayor frecuencia por *A. gaigei* (12 individuos) y *A. gr. fuscoauratus* (cinco individuos), respectivamente. Solamente se observaron dos especies en los estratos arbustivo y arbóreo: *A. biporcatus* y *A. vittigerus*. La primera especie presentó valores de uno y dos individuos, mientras que la segunda presentó valores de tres y cuatro individuos para cada estrato respectivamente.

Los troncos de los árboles fueron las perchas más usadas por los anolinos (30 individuos) seguidas por la hojarasca (13) y las ramas (11) (Tabla 1). Además de los troncos de los árboles, las ramas fueron las perchas en donde se observó con mayor frecuencia a *A. biporcatus*, *A. vittigerus* y *A. gr. fuscoauratus*, en la hojarasca a *A. gaigei*; mientras que *A. auratus* fue observado con mayor frecuencia en la hojarasca y en las ramas (Tabla 1).

El microhábitat usado por *A. auratus* y *A. gaigei* se caracterizó por perchas de baja altura (respectivamente ♂: 26.66 ± 24.68 cm, N = 3; ♀: 0.00 ± 0.00 cm, N = 4 y ♂: 33.10 ± 36.28 cm, N = 19; ♀: 24.00 ± 28.26 ., N = 13; Juveniles: 4.00 cm, N = 1) en sitios sometidos a

una alta exposición solar para el primero (σ^7 : 5326.66 ± 6237.40 lux, N = 3 - ♀ : 3966.25 ± 2850.30 lux, N = 4) y a una exposición solar intermedia para el segundo (σ^7 : 2317.42 ± 2794.6 lux, N = 19 - ♀ : 1321.00 ± 814.50 lux, N = 13; Juveniles: 2750.00 lux, N = 1). El microhábitat de *A.gr. fuscoauratus* se caracterizó por perchas de altura intermedia (σ^7 : 56.46 ± 51.68 cm, N = 13 - ♀ : $61 \text{ cm} \pm 55.15$, N = 2) en sitios con baja exposición solar (σ^7 : 1444.83 ± 950.4 lux, N = 13 - ♀ : 1034 ± 800.4 lux, N = 2). El microhábitat usado por *A. biporcatus* y *A. vittigerus* se caracterizó por las perchas más altas (respectivamente σ^7 : 234.67 ± 56.80 cm, N = 3 y σ^7 : 126.50 ± 65.49 cm, N = 4 - ♀ : 89.33 ± 61.00 cm, N = 3) en sitios sometidos a una exposición solar intermedia para el primero (σ^7 : 1845.45 ± 57.34 lux N = 3) y a una baja exposición solar en el segundo (σ^7 : 1438.25 ± 645.90 lux, N = 4 - ♀ : 1566.70 ± 57.64 lux, N = 3).

6.2. Uso de hábitat y microhábitat durante la época de lluvias.

En esta época, se registraron 37 individuos de cuatro especies. Al igual que en la época seca, en el bosque de ribera se registró la mayor abundancia (26 individuos) y mayor riqueza (3 especies), seguidas por las de la zona de vegetación abierta (seis individuos y una especie). La menor abundancia fue encontrada en el interior de bosque con cinco individuos de dos especies. La especie más frecuente en bosque de ribera fue *A. gaigei* (18 individuos) y la menos frecuente fue *A. vittigerus* (2 individuos). En el interior de bosque *A. gaigei* (4 individuos) y *A. vittigerus* (1 individuo) fueron de nuevo la más y menos frecuente respectivamente. La especie más frecuente en las zonas abiertas fue *A. auratus* (6 individuos).

Las abundancias observadas entre los estratos arbóreo (10 individuos), arbustivo (11 individuos) y herbáceo (10 individuos) fueron similares, pero mayores a las del estrato rasante (6 individuos). Los estratos arbustivos y herbáceos fueron usados con mayor frecuencia por *A. gaigei* (8 individuos) y *A. auratus* (5 individuos) respectivamente. El estrato rasante fue usado frecuentemente por *A. gaigei* (4 individuos). El estrato arbóreo fue usado por tres especies, siendo la más frecuente *A. gr fuscoauratus*. Por otro lado, *A. vittigerus* fue observado con mayor frecuencia en los estratos arbóreo y arbustivo.

Durante las lluvias, los troncos de los árboles fueron el tipo de percha más utilizada por los anolinos (20 individuos), seguido por las ramas (10) y la hojarasca (6). Además de los troncos de árbol, en la hojarasca se observó frecuentemente a *A. gaigei*. Por otro lado, *A. auratus* fue observado comúnmente en las ramas, mientras que *A. vittigerus* se observó rara vez en este tipo de percha y *A. gr fuscoauratus* usó frecuentemente los troncos de los árboles.

El microhábitat utilizado por *A. vittigerus* fue descrito por perchas de baja altura (σ^7 : 12.00 \pm 4.24 cm, N = 2 - φ : 22.00 cm, N = 1) y sitios expuestos a intensidad de luz intermedia (σ^7 : 1552.50 \pm 2054.10 Lux, N = 2 - φ : 290.00 Lux, N = 1). El microhábitat usado por *A. gaigei* y *A. auratus* se caracterizó por perchas de alturas intermedias (respectivamente σ^7 : 28.00 \pm 39.59 cm, N = 2 - φ : 21.55 \pm 25.77 cm, N = 9 - Juveniles: 19.93 \pm 23.84 cm, N = 9 y σ^7 : 12.00 \pm 4.24 cm, N = 2 - φ : 22.00 cm, N = 1) en sitios sometidos a una baja intensidad de luz para el primero (σ^7 : 199.5 \pm 9.19 Lux N = 2 - φ : 432.81 \pm 427.1 Lux, N = 9) y a una exposición solar alta (σ^7 : 3185.75 \pm 1687.10 Lux, N = 4 - φ : 1800.00 Lux, N = 1) para el segundo. El microhábitat de *A. gr fuscoauratus* fue descrito por perchas con las mayores alturas (σ^7 : 63.32 \pm 44.52 cm, N = 4 - φ : 153.33 \pm 98.14 cm, N = 2) expuestas a una baja intensidad de luz (σ^7 : 472.25 \pm 379.9 Lux, N = 4 - φ : 135.66 \pm 115.43 Lux, N = 2).

6.3. Estructura morfológica de la comunidad de Anolinos

La comunidad de anolinos del área de estudio estuvo compuesta por tres grupos morfológicos. El primero estuvo compuesto por tres especies pequeñas: *A. fuscoauratus* (σ^7 : 38.18 \pm 0.54 mm, N = 9 - φ : 38.56 \pm 4.53 mm, N = 2), *A. gaigei* (σ^7 : 41.65 \pm 6.72 mm, N = 19 - φ : 42.27 \pm 6.03 mm, N = 19 - Juveniles: 39.75 mm, N = 1) y *A. auratus* (σ^7 : 43.92 \pm 1.37 mm, N = 3 - φ : 41.02 \pm 2.70 mm, N = 4). El segundo estuvo grupo formado por una especie de tamaño mediano, *A. vittigerus* (σ^7 : 62.50 \pm 2.58 mm, N = 2 - φ : 66.11 mm, N = 1) y el tercero por una especie grande: *A. biporcatus* (σ^7 : 91.93 \pm 1.93 mm, N = 3).

Teniendo en cuenta las relaciones entre la longitud AC y LC, los valores más grandes los presentó *A. biporcatus* durante la época seca; mientras que los valores intermedios lo presentó *A. vittigerus*, registrándose el mayor valor durante las lluvias en comparación con la seca (Fig. 3). En el caso de las especies *A. auratus*, *A. gaigei* y *A. gr fuscoauratus* fueron quienes

presentaron las menores relaciones AC y LC, siendo mayores los valores en época seca con respecto a lluvias para las tres especies respectivamente (Fig.3).

más similares fueron *A. gagei* - *A. auratus* (0.75 ± 0.17), mientras que los pares formados por *A. biporcatus* con el resto de las especies mostraron los menores valores de traslape (Tabla 2).

Al igual que en la época seca, el valor promedio de traslape de nicho espacial para la época lluviosa (0.33 ± 0.20) fue más alto que el traslape promedio en morfología (0.26 ± 0.20) y también fueron significativamente mayores que los promedios generados con las pseudocomunidades generadas al azar por los modelos nulos (Espacial = 0.12, $P = 0.05$; Morfología = 0.09, $P = 0.01$). También en esta época todas las especies fueron ecológicamente diferentes (Tabla 2) y nuevamente el par *A. gagei* - *A. fuscoauratus*, a pesar de que redujeron su magnitud en el traslape, fue el que presentó los mayores valores de traslape de nicho espacial (0.55 ± 0.17) mientras que los valores más bajos lo obtuvieron el par *A. auratus* - *A. fuscoauratus* (0.13 ± 0.20). Los valores más altos de traslape en morfología lo presentaron el par *A. gagei* - *A. auratus* (0.58 ± 0.22) y los más bajos fueron para *A. vittigerus* - *A. fuscoauratus* (0.00 ± 0.00) (Tabla 2).

Tabla 2 Comparación por pares de especies de los valores de traslape de nicho en los ejes espacial y alimenticio (medidas morfológicas) para un ensamblaje de *Anolis* en dos épocas climáticas (seca y

lluvias) en un fragmento de BST en San Jacinto, Bolívar, Colombia. En paréntesis la desviación estándar y en negritas los pares de especies con traslape de nicho diferente con una $P \leq 0.01$.

Época Seca						
	Especies	<i>A. auratus</i>	<i>A. biporcatus</i>	<i>A. gaigei</i>	<i>A. fuscoauratus</i>	<i>A. vittigerus</i>
Espacial	<i>A. auratus</i>	*	0.18 (0.28)	0.45 (0.19)	0.34 (0.20)	0.12 (0.12)
	<i>A. biporcatus</i>		*	0.39 (0.28)	0.52 (0.27)	0.60 (0.33)
	<i>A. gaigei</i>			*	0.79 (0.06)	0.45 (0.19)
	<i>A. fuscoauratus</i>				*	0.61 (0.23)
	<i>A. vittigerus</i>					*
Morfología	<i>A. auratus</i>	*	0.00 (0.00)	0.75 (0.17)	0.50 (0.08)	0.19 (0.06)
	<i>A. biporcatus</i>		*	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
	<i>A. gaigei</i>			*	0.50 (0.12)	0.01 (0.01)
	<i>A. fuscoauratus</i>				*	0.10 (0.00)
	<i>A. vittigerus</i>					*
Total	<i>A. auratus</i>	*	0.11 (0.23)	0.56 (0.23)	0.4 (0.18)	0.14 (0.10)
	<i>A. biporcatus</i>		*	0.24 (0.29)	0.33 (0.34)	0.37 (0.40)
	<i>A. gaigei</i>			*	0.68 (0.17)	0.39 (0.16)
	<i>A. gr.fuscoauratus</i>				*	0.42 (0.32)
	<i>A.vittigerus</i>					*
Época de Lluvias						
	Especies	<i>A. auratus</i>	<i>A. gaigei</i>	<i>A. fuscoauratus</i>	<i>A. vittigerus</i>	
Espacial	<i>A. auratus</i>	*	0.24 (0.24)	0.13 (0.20)	0.26 (0.28)	
	<i>A. gaigei</i>		*	0.55 (0.17)	0.51 (0.17)	
	<i>A. fuscoauratus</i>			*	0.31 (0.14)	
	<i>A. vittigerus</i>				*	
Morfología	<i>A. auratus</i>	*	0.58 (0.22)	0.26 (0.17)	0.15 (0.19)	
	<i>A. gaigei</i>		*	0.44 (0.16)	0.13 (0.12)	
	<i>A. fuscoauratus</i>			*	0.00 (0.00)	

		<i>A. vittigerus</i>			
				*	
Total	<i>A. auratus</i>	*	0.37 (0.28)	0.18 (0.19)	0.22 (0.24)
	<i>A. gaigei</i>		*	0.51 (0.16)	0.36 (0.24)
	<i>A. gr. fuscoauratus</i>			*	0.19 (0.19)
	<i>A. vittigerus</i>				*

Los análisis de escalamiento multidimensional no métricos (*nMDS*) mostraron que los ejes describieron recursos diferentes entre las épocas climáticas y que las especies se distribuyeron de manera diferencial en el espacio de nicho entre las épocas climáticas (Fig. 5A y 5B). Para la época seca el *nMDS*1 (eje X) describió la amplitud de los recursos alimenticios definidos por las medidas morfológicas principalmente por LRC. Por otro lado, el *nMDS* 2 (eje Y) los recursos espaciales definidos principalmente por la intensidad lumínica (Fig. 5A). En la época de lluvias a diferencia de la época seca, el *nMDS*1 (eje X) describió los recursos espaciales definidos principalmente por altura de la percha y el *nMDS*2 (eje Y) los recursos alimenticios también definidos por la LRC (Fig. 5B). También se pudo identificar que tanto para temporada de lluvias como seca las especies más similares en el uso de los recursos fueron *A. gaigei* y *A. gr fuscoauratus*. En seca, las especies más diferentes en el uso de los recursos fueron *A. auratus* y *A. biporcatus* y en lluvias fueron *A. auratus* y *A. vittigerus*. (Fig. 5A y 5B).

De acuerdo con los valores de traslape total se definieron cinco grupos ecológicos basados en los valores significativamente diferentes del traslape total (Tabla 2). Con cada especie representando a un grupo ecológico. En el primer grupo se incluyó a *A. gaigei* quien es una especie de tamaño pequeño y que habita principalmente en el borde de quebrada en estratos arbóreos bajos y percha en alturas bajas en troncos de árboles, hojarasca y troncos caídos con intensidad solar intermedia. En el segundo grupo estuvo conformado por *A. gr fuscoauratus* la cual es una especie de tamaño pequeño que habita principalmente en el borde de la quebrada en estratos arbóreos intermedios y percha en ramas y arbustos de alturas intermedias expuestos a una intensidad lumínica intermedia. *A. vittigerus* conformo el tercer grupo, esta

es una especie de tamaño intermedio que puede ocurrir en desde el Bosque de ribera hasta el Interior del bosque en estratos vegetales altos perchando en troncos de árboles a alturas intermedias con baja intensidad lumínica. El cuarto grupo (*A. biporcatus*) estuvo conformado por una especie que habita en el borde de quebrada en estratos arbóreos altos, percha en alturas altas en ramas y troncos de árboles gruesos con poca intensidad lumínica. El último grupo (*A. auratus*) estuvo conformado por especies que ocurren en zonas de vegetación abierta en estratos arbóreos bajos y perchan a alturas bajas en ramas de arbustos pequeños y rocas con alta exposición lumínica.

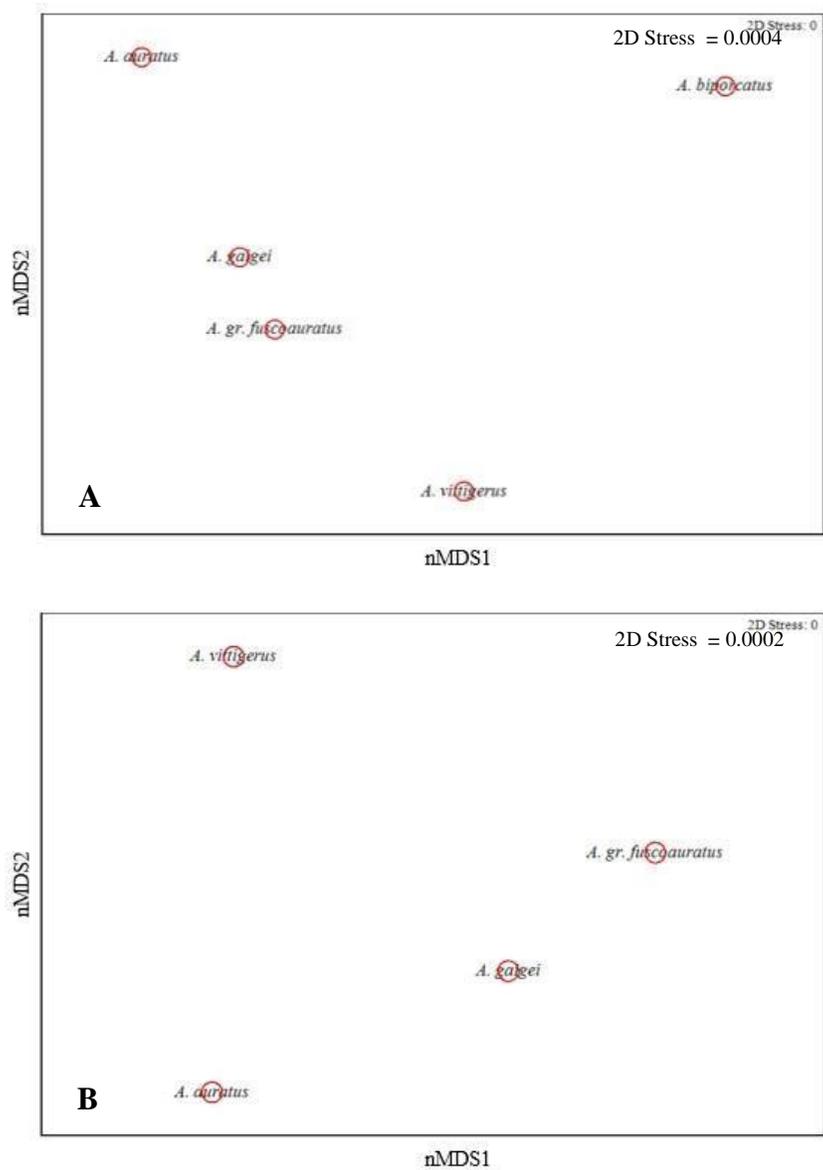


Figura 5 Ordenación espacial de las especies de *Anolis* de acuerdo con la semejanza en el uso total de los recursos en la época seca (A) y lluviosa (b). Los círculos rojos representan grupos ecológicos. Especies que no mostraron diferencias en la utilización de nichos basados en pruebas con el análisis de modelos nulos.

7. DISCUSIÓN

Teniendo en cuenta que la información ecológica de las especies de *Anolis* en el BST en el

Caribe colombiano es escasa, el presente estudio se convierte en el primer trabajo que trata de describir la estructura ecológica de un ensamble de *Anolis* en esta parte del país y representa un aporte al conocimiento de estos aspectos solamente conocidos para bosques húmedos tropicales del país (p. ej. Castro-Herrera 1988, Rengifo-Mosquera *et al.* 2014, 2015, Moreno-Arias *et al.* 2014). De esta manera, con esta investigación se brinda información básica para iniciar futuros estudios sobre los procesos que median la coexistencia de las especies *Anolis* en el BST así como para ayudar a crear estrategias de conservación de estas especies en un ecosistema que ha perdido más del 90 % de su cobertura original por factores antropogénicos (Pizano & García 2014).

La riqueza encontrada en este estudio describe el 33% de las 15 especies de *Anolis* registradas para las tierras bajas del Caribe Colombiano y el 20% de las 25 especies reportadas para todo el Caribe Colombiano (Carvajal-Cogollo *et al.* 2012). En adición, los valores de abundancias encontrados en este trabajo fueron más altos que los descritos en otros estudios realizados en BST que incluyen especies de *Anolis* (p. ej.: Medina-Rangel & Cardenas-Arevalo 2015, Rojas *et al.* 2015). Sin embargo, los resultados de las abundancias en general se ajustan al patrón que se conoce para el continente, el cual propone que, por algunas de sus características demográficas como una mortalidad más alta en adultos, maduración temprana y bajo reclutamiento; las especies de *Anolis* continentales presenten bajas densidades poblacionales en estos ambientes comparados con los de las islas del Caribe (Andrews 1979, Losos 2009, Moreno-Arias & Urbina-Cardona 2013).

Cabe mencionar que, debido a limitaciones en el muestreo como la imposibilidad de muestrear el dosel del bosque, la abundancia de algunas especies como *A. biporcatus* se encuentre subestimada; ya que esta es una especie que se caracteriza por usar perchas con altura superiores a los 5 m y estratos vegetales medios y altos como el sotobosque y el dosel. Este hábito le permite tener bajas probabilidades de captura con la técnica de búsqueda implementada. Por lo que para esta especie, se sugiere realizar monitoreos más detallados (por ejemplo con el uso de binoculares) en estratos altos y con un mayor esfuerzo muestral para determinar el estatus de rareza o no. Aunque algunas especies como *A. sulcifrons* han sido reportadas en otros estudios realizados en tierras bajas del Caribe colombiano, la

ausencia en este trabajo se debe también a la técnica de muestreo utilizada, ya que esta especie también es una habitante del dosel (Moreno-Arias 2014); razón por la se hacen las mismas sugerencias que se hicieron para *A. biporcatus*. A pesar de lo mencionado, los resultados de riqueza y abundancia en esta investigación permitieron describir la estructura del ensamblaje de *Anolis* en el área de estudio específicamente para los estratos desde el rasante hasta el sotobosque.

Los valores más altos de abundancia y riqueza de *Anolis* en el bosque de quebrada coinciden con lo descrito por Medina-Rangel & Cardenas-Arevalo (2015), quienes encontraron que los lagartos presentaron los valores más altos de detección y mayor solapamiento en el uso de los recursos en este tipo de hábitats. Moreno-Arias & Quintero-Corzo (2015) también registraron que los bosques de ribera presentan mayores valores de riqueza de lagartijas comparados con otros tipos de hábitats. Estos resultados se deben a la variedad de especies vegetales y microhábitats en este lugar (Rangel-Ch *et al.* 2008), lo cual estaría ofreciendo una amplia gama de recursos como sitios para refugios tanto para especies de reptiles como para sus potenciales presas; así como una mayor estabilidad térmica (Medina- Rangel 2011, Medina-Rangel *et al.* 2011).

Este patrón de riqueza es típico de ensamblajes de reptiles de ecosistemas secos o subhúmedos transformado por el hombre (Carvajal-Cogollo *et al.* 2007, Carvajal-Cogollo & UrbinaCardona 2008, Medina -Rangel 2011) y demuestra que a pesar de la plasticidad térmica y la variación del uso de hábitats de algunos reptiles, los bosques de ribera son uno de los hábitats importantes para la conservación de esta fauna en la región. Estos resultados de esta investigación se ajustaron también las propuestas de Zhao *et al.* (2006), las cuales indican una relación positiva entre la complejidad de ensamblajes de vertebrados con la variabilidad estructural de los hábitats. En estos ambientes, los reptiles se relacionan con elementos estructurales que son dependientes del agua (presencia de plantas no caducifolias y mayor disponibilidad de recursos alimenticios) y que por lo general muchos de estos animales presentan rasgos hogareños alrededor de corrientes de agua en donde posiblemente encuentran los recursos necesarios para realizar sus actividades más básicas (Zhao *et al.* 2006).

El menor número de especies (*A. gaigei* y *A. auratus*) en zonas de vegetación abierta se debe posiblemente a una relación contraria a la anteriormente mencionada, ya que en estos ambientes tanto la altura y complejidad vegetal son menos variadas y también porque el estrés térmico es más alto, ocasionando un establecimiento de menos especies (Fleishman 1988). La mayor abundancia de *A. auratus* en este tipo de hábitat se debe a sus características fisiológicas típicas de especies de *Anolis* que ocurren en estos hábitats y que les permiten soportar altas temperaturas y evitar la pérdida de agua en exceso (Hertz 1988). También es posible que la vegetación abierta juegue un papel importante en temas de estructura social como territorialidad para *A. auratus*. Las áreas abiertas generalmente son el resultado de algunas perturbaciones como inundaciones, incendios o algún otro factor antropogénico y estas áreas raramente presentan vegetación que supera los 2 m de altura, lo que representa para *A. auratus* una disponibilidad de microhábitats adecuados a su desempeño locomotor para realizar actividades de cortejo y defensa de territorio (Fleishman 1988). Lo anterior coincide con los resultados descritos por Rojas-Murcia *et al.* 2015, Castro & Ayala inéd; quienes determinaron que esta especie presenta altas abundancias en otras zonas de bosques secos en distintas localidades del Caribe y del país, en donde le han atribuido preferencias por las zonas de vegetación abierta como pastizales y potreros. Aunque algunos trabajos (Calderón-Espinoza & Barragan-Contreras 2014) no apoyan la hipótesis que *A. auratus* a lo largo de toda su distribución use el mismo microhábitat de zonas de vegetación abiertas, son estos mismos quienes sugieren que estos ambientes es donde sus dimensiones corporales le permiten un desempeño locomotor eficiente y que los hábitats abiertos ofrecen elementos estructurales similares en toda su distribución.

La variación y riqueza de la vegetación en los Montes de María (Herazo-Vitola *et al.* 2016) podría jugar un papel importante en la oferta de hábitat y microhábitats que estarían permitiendo sostener ensamblajes de *Anolis* diversos y compuestas por especies que explotan diferencialmente el recurso espacial. Esto es particularmente entendible para grupos de especies como los *Anolis* que son considerados como uno de los grupos de vertebrados más diversos y adaptables que habitan en los bosques tropicales (Pleguezuelos & Fetiche 2004). A pesar de que el uso de los diferentes estratos vegetales por *Anolis* en el área de estudio fue

variado, una alta disponibilidad del estrato arbustivo en la zona (Herazo-Vitola *et al.* 2016) permite la presencia de más especies de *Anolis* y con mayor abundancia. Consecuentemente, los troncos de árboles fueron los tipos de percha más utilizado por los *Anolis* en el área de estudio. Para especies de coloración opaca (ej: *A. gaigei* y *A. vittigerus*) este tipo de perchas les confieren sustratos con una baja detectabilidad para sus potenciales depredadores, además que en estas perchas esas especies son más eficientes en términos de su rendimiento locomotor (Moreno-Arias 2014). Estos resultados coinciden con lo descrito por MedinaRangel & Cardenas-Arevalo (2015), quienes indican en su estudio que los lagartos utilizaron con mayor frecuencia los troncos de los árboles.

Las preferencias por algunos tipos de hábitats, estratos de la vegetación y tipos de perchas podrían estar relacionados con la selección de recursos espaciales como microhábitat y hábitat estructural, el cual es un proceso en el que eligen distintos recursos que están disponibles en el ambiente (Partridge 1978, Garshelis 2000). Lo anterior depende principalmente de la estructura física del ambiente, la fisiología del animal, la disponibilidad de alimento y la protección contra depredadores (Reaney & Whiting 2003). De manera general, el uso de los recursos espaciales fue variado, encontrándose especies de *Anolis* que ocurren desde zonas de vegetación abierta hasta el interior del bosque, perchando en sustratos como la hojarasca hasta en perchas superiores a los 2 m en troncos y ramas en sitios expuestos a altas, intermedias y bajas intensidades lumínicas. Un factor clave para comprender la diversidad de especies de anolinos es entender los patrones de usos de hábitat (Losos, 2009).

La presencia de tres grupos morfológicos de *Anolis* basados en LRH y dimensiones de la cabeza podrían indicar diferenciación ecológica en el uso de los recursos alimenticios según lo propuesto por Schoener (1968) y Herrel *et al.* (2006). Estos autores afirman que el tamaño del cuerpo y de la cabeza están correlacionados con los límites de abertura de la boca y por ende con el tamaño de la presa consumida de los *Anolis*. En este grupo, la utilización diferencial de los recursos espaciales y alimenticios ha sido ampliamente documentada y se ha demostrado que dicha diferenciación ecológica es la que permite la coexistencia de especies en un mismo hábitat estructural. Adicionalmente, estas interacciones interespecíficas son consideradas el motor que desencadenó la radiación adaptativa de los

Anolis (Losos, 2009) por lo que no se descarta que esos procesos también hayan sido importantes para la estructuración de comunidades de *Anolis* continentales. La alta similitud ecológica (a pesar que los análisis indicaron diferenciación significativa en su nicho total) en el uso de los recursos espaciales y en la morfología de *A. gaigei* y *A. gr fuscoauratus* es evidencia que estas especies podrían ser incluidas en un mismo ecomorfo continental. De esta manera, se podría explicar que dos especies simpátricas sean ecológicamente poco diferenciadas. Sin embargo, faltaría incluir más datos en campo y experimentales sobre el desempeño locomotor de estas dos especies para corroborar esta hipótesis.

Las diferencias en la riqueza y abundancia entre temporada climáticas en nuestro estudio pueden ser atribuidas a algunas características propias del bosque que influyen en la detectabilidad de las especies. Por ejemplo, en la temporada seca algunas plantas del BST por su fisonomía particular de ser caducifolias pierden sus hojas mientras que en la temporada lluviosas por estrategias evolutivas las mantienen (Dirzo *et al.* 2011). Como el registro de animales perchados está muy relacionado con la experiencia, capacidad de observación, y que tan conspicuos sean (Rengifo *et al.* 2015); esto explicaría el hecho de que *A. biporcatus* solo haya sido registrada en la temporada seca por sus hábitos arborícolas y su coloración críptica verde. La probabilidad de captura u observación de esta especie sería muy baja durante las lluvias, cuando el follaje es muy denso en la zona.

En el trabajo realizado por Rengifo *et al.* (2015) en los bosques pluviales de la región chocoana, *A. biporcatus* también fue una especie con muy poca frecuencia en los muestreos, lo cual imposibilitó realizar un análisis sobre la altura y sitios percha, ya que esta puede ser una variable que depende de las condiciones ambientales, comportamiento de los animales y estado de excitación de los mismo. No obstante, la pérdida y reaparición de algunos estratos vegetales entre temporadas climáticas en el bosque seco tropical también pueden influir en los patrones de abundancia de las especies de *Anolis* en estos ambientes. Por ejemplo, en los Bosques Secos Tropicales del Cesar se ha encontrado una correlación negativa entre la cobertura arbórea del estrato arbustivo y la abundancia de *A. gaigei* Medina-Rangel & Cárdenas-Arévalo (2015). Esta correlación también fue documentada por Rojas-Murcia *et al.* (2015) en *Anolis* de la cuenca media y baja del río Cesar, ellos encontraron valores más altos

de abundancia para *A. gaigei* y *A. auratus* en la época seca cuando la cobertura disminuye debido a la pérdida de follaje. Algunas características de historia de vida podrían hacer pensar que las abundancias en la época seca deberían ser menores que la época de lluvias, por ejemplo, un mayor estrés hídrico y una menor oferta de recursos alimenticio causarían mayor mortalidad y por lo tanto bajas densidades poblacionales en esta época. Pero esto no fue observado en este trabajo, más bien los valores detectados aquí en esta época se asociaron más con algunas características del bosque, métodos de observación y conspicuidad de las especies. Sin embargo, no se debe descartar que justo estas especies posean mecanismos fisiológicos y demográficos que se desempeñen mejor en condiciones de alta temperatura y humedad, por ello sería importante contrastar la ecología térmica asociada con la dinámica poblacional de poblaciones de anolinos de diferentes especies que coexisten en un mismo lugar.

Las diferencias en las alturas de percha en las especies de *Anolis* de tamaño mediano y pequeño en el área de estudio entre temporadas climáticas pueden estar relacionadas con las temporadas reproductivas de las especies. Una mayor abundancia de individuos juveniles durante la época de lluvias además de ser un indicador de que las poblaciones de las especies de *Anolis* en la zona son reproductivamente más activas durante la época seca también explica el hecho de que todas las especies (excepto *A. gr fuscoauartus*) mostraron valores de altura de percha más altos en la época seca en comparación con la época de lluvias, ya que los juveniles de *Anolis* tienden a usar perchas más bajas que los adultos (Moreno-Arias & Urbina-Cardona 2013). Esto coincide con lo demostrado por Fleming & Hooker (1975), quienes señalan que algunas especies de anolinos presentan alturas de percha mayores en la temporada reproductiva en comparación con la no reproductiva, pero podría ser por un efecto de la abundancia relativa de juveniles y adultos entre temporadas.

Otra explicación podría estar relacionada con la oferta del recurso alimenticio en el área de estudio. En los BST durante la época seca la abundancia de insectos herbívoros en los sustratos rasantes disminuye y en la temporada de lluvias aumenta (Coley 1993, Coley &

Barone 1996, Gerhardt 1998); como consecuencia, es posible que en la época seca las especies de *Anolis* exploren perchas más alejadas del suelo en busca de potenciales presas teniendo en cuenta que estos reptiles son principalmente insectívoros. Adicionalmente, como durante la época seca la pérdida de follaje en estratos altos permite una mayor radiación en el suelo lo que incrementa su temperatura en comparación con la época de lluvias, entonces este fenómeno también podría explicar que la mayoría de las especies de *Anolis* utilicen perchas más alejadas del suelo para evitar un sobrecalentamiento que afecte sus procesos fisiológicos y en eventualmente la muerte.

Las especies de *Anolis* exhibieron variaron en la repartición de los recursos en los ejes espacial y alimenticio tanto entre épocas climáticas como dentro de una misma época. Mayores valores promedios de traslape espacial que traslape alimenticio tanto en la temporada seca como en lluvias indican que las especies podrían utilizar de manera similar los recursos espaciales, sin embargo, tendrían que segregarse en el uso de los recursos alimenticios. Esto sería evidencia de que tanto en la temporada de lluvias como en la seca los recursos limitantes para el ensamblaje de *Anolis* en el área de estudio son los alimenticios. La relación inversa de los valores de traslape espaciales y alimenticios estarían aportando más evidencia de que la complementariedad de nicho para las especies continentales si está presente lo que indicaría además que la estructuración ecológica de *Anolis* en el área de estudio estaría mediada por un patrón de coexistencia ecológica promovida por la repartición de recursos por algún tipo de interacción entre las especies y no por procesos azarosos; la proposición de tal mecanismo basado en las interacciones interespecíficas, se sustentaría con el hecho de que todos los valores de traslape de nicho (por tipo de recurso y total) observados en la comunidad fueron significativamente mayores a los calculados por las pseudocomunidades en análisis de los modelos nulos.

Debido a que los cálculos de traslape de nicho alimenticio fueron realizados con base a las medidas morfológicas de las especies como una medida indirecta del tamaño de presa consumida según lo propuesto Schoener (1968) y Herrel *et al.* (2006); los valores de traslapes calculados con esas medidas aquí, podrían estar sobrestimados debido a una menor resolución

de la que se obtendría si se utilizara también una información directa del tamaño y tipo de presa como lo han sugerido Moreno- Arias *et al.* (2019 en revisión). Lo que indicaría que la comunidad de *Anolis* estudiada, en realidad podría repartirse más específicamente los recursos alimenticios debido a una característica limitante del mismo.

Para finalizar, en este trabajo pudimos demostrar que las especies de *Anolis* en el área de estudio interactúan compartiendo más los recursos espaciales que los alimenticios. Estas interacciones se reflejaron en el uso diferencial de los recursos entre las especies. Una gran variedad de recursos espaciales fue explotada por las especies de *Anolis* en el área de estudio durante ambas épocas climáticas pero la potencialidad de las especies para alimentarse de presas con una gran variedad de tamaños fue limitada y constante debido a las características morfológicas de las especies. Por lo que manera general, las especies de *Anolis* se estructuraron espacialmente en primer orden y posteriormente por el tamaño de las presas consumidas, es decir que posiblemente debieron repartir los recursos espaciales para poder coexistir en un escenario donde el alimento posiblemente es limitado. Adicionalmente y no menos importante, se logró aportar más evidencia a la idea de que en las comunidades de *Anolis* continentales la complementariedad de nicho también está presente. Dentro de las perspectivas de investigación destacamos que realizar trabajos similares en otras áreas de tierras bajas del Caribe colombiano, pero complementándolos con la ecología térmica de las especies y la dinámica poblacional serán claves para el estudio de los procesos responsables de la estructuración ecológica de las comunidades de lagartijas.

8. CONCLUSIONES

Se documentó como las especies de la comunidad de *Anolis* de un fragmento de BST interactúan compartiendo más los recursos espaciales que los alimenticios; así como el traslape del nicho espacial entre las especies fue mayor que el traslape en el nicho alimenticio en ambas épocas climáticas. Basados en el uso diferencial de los recursos espaciales y alimenticios se logró determinar que la composición de la comunidad de *Anolis* al menos se compone de cinco grupos ecológicos. Un primer grupo se alimenta de presas de tamaño

grande y ocurre en bosque de ribera en los estratos más altos. El segundo grupo puede ocurrir en el bosque de ribera como en el interior de bosque en estratos altos a alturas de perchas intermedias y se alimenta de presas de tamaño intermedio. Tres grupos ecológicos consumen presas de pequeño tamaño, dos de ellos ocurren en el bosque de ribera en estratos bajos pero a alturas de perchas diferentes y el último ocurre en zonas de vegetación abierta en estratos y alturas de perchas bajas expuestas a altas intensidades lumínicas.

9. RECOMENDACIONES

Incluir más métodos que permitan la obtención de datos ecológicos de especies raras (especies con menos de 5 individuos) y así poder sacar conclusiones más precisas sobre la historia natural de esas especies.

Definir unos datos y variables que permita brindar la misma resolución para cada uno de los ejes del recurso y así obtener resultados más precisos.

Incluir cálculos de valores de traslape de nicho térmico entre pares de especies definiéndolos por variables como temperatura ambiental, temperatura de percha, temporal, preferencial y operativa es decir en un contexto de fisiología térmica entre hábitats y épocas.

Replicar el estudio en otros sitios con comunidades diversas de *Anolis* siguiendo las recomendaciones anteriores.

10. BIBLIOGRAFIA

- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 6(12): 1109–1122. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: A comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454: 1–51.

- Arias, L. 1985. *Anolis chlorocyanus* y *Anolis porcatus* (Sauria: Iguanidae) en la ciudad de Santo Domingo. Tesis de Grado. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Costa Rica. P: 1-86.
- Arias, I. S. 1986. Insularidad, *Anolis*, Ecología y Evolución. *Ciencias y Sociedad* 11: (2):85-106.
- Armstrong, R.A. & R, McGehee. 1976. Coexistence of species competing for shared resources. *Theor. Popul. Biol.*, 9: 317–328.
- Armstrong, R. A. & R. McGehee. 1980. Competitive exclusion. *Am. Nat.*, 115, 151–170.
- Arnold, D.L. 1980. Geographic variation in *Anolis brevirostris* (Sauria:Iguanidae) in Hispaniola. *Breviora* 461:1-31.
- Calderón-Espinosa, M. L. & L. A. Barragán-Contreras. 2014. Geographic body size and shape variation in a mainland *Anolis* (Squamata: Dactyloidae) from northwestern South America (Colombia). *Acta Biol. Colomb.* 19 (2):167-174.
- Carvajal-Cogollo, J. E. & J. N. Urbina-Cardona. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*, 1(4): 397-416.
- Castro-Herrera, F. 1988. Niche Structure of an Anole Community in a Tropical Rain Forest within the Choco Region of Colombia. Ph.D. Dissertation, North Texas State University, Denton, TX. P: 1-116.
- Chase, J. M. & M. A. Leibold. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago: University of Chicago Press. P: 221
- Chesson, P. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theor. Popul. Biol.*, 28: 263–287.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theor. Popul. Biol.*, 58: 211–237.

- Coley, P.D. & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests Annual Review of Ecology and Systematics, 27: 305–335.
- Coley, P. D. 1993. Gap size and plant defenses. Trends in Ecology and Evolution, 8: 1–2.
- Colwell, R. K., & D. J. Futuyma. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. Ecology, 52(4): 567–576.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. Oikos, 35(2): 131. doi:10.2307/3544421
- Cox, T. F. & M. A. Cox. 2001. Multidimensional Scaling. 2nd ed. Florida, USA, Chapman & Hall/CRC. 328p
- Crump, M. L. & N. J. Scott. 1994. Visual encounter surveys. En: Heyer, W., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. A., Hayec, L. C. & Foster, M. C. (Eds). Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. Washington D.C, Smithsonian Institution Press. Pp 364
- Dirzo, R. 2010. Distinct Leaf-trait Syndromes of Evergreen and Deciduous Trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. Biotropica, 43(3): 299–308.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the Tropics. American Scientist 38 (1950): 209-221.
- Duellman, W. E. 1979. The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, 7: 1-485.
- Futuyma, D. J. 2006. Evolution by," Systematic Botany 31(2): 441.
- Fitch, H. 1976. Sexual size differences in Mainland Anoles. Museum of Natural History of University of Kansas 50: 1-21.
- Fleishman, L. J. 1988. The social behavior of *Anolis auratus*, a grass Anole from Panama. Journal of Herpetology, Vol. 22, No. 1, pp. 13-23, 1988.

- Garshelis, D. L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, election, and importance. In: L. Boitani & T. K. Fuller (Eds.). Research techniques in animal ecology, controversies and consequences. Columbia University Press, New York. Pp: 111-164
- Geange, S.W. 2010. Effects of larger heterospecifics and structural refuge on the survival of a coral reef fish, *Thalassoma hardwicke*. Marine Ecology Progress Series, 407: 197–207.
- Geange, S. W, Pledger, S, Burns, K. C & J. S, Shima. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. Methods in Ecology and Evolution. 2:175-184.
- Gerhardt, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings – implications for survival and growth. Trees – Structure and Function, 13: 88–95.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology, 81: 2606– 2621.
- Griffin, J. N. & B. R. Silliman. Resource Partitioning and why it Matters. 2011. Nature Education Knowledge. 3(10): 49.
- Haydon, D., R. R. Radtkey & E. R. Pianka 1993. Experimental biogeography: interactions between stochastic, historical, and ecological processes in a model archipelago. Unknown Journal, p: 117-130.
- Herazo, V. F., J. D. Mercado-Gómez & H. Mendoza. 2017. Estructura y composición florística del bosque seco tropical en los Montes de María (Sucre-Colombia). Ciencia en Desarrollo, 8: 79–90.
- Hertz, P. E. 1978. Sensitivity to high temperatures in three West indian grass Anoles (Sauria, Iguanidae), with a review of heat sensitivity in the genus *Anolis*. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 63A. p: 217-222.
- Hertz, P.E. 1980a. Comparative physiological ecology of the sibling species *Anolis cybotes* and *A. marcanoii*. Journal of Herpetology 14:92–95.
- Holdridge, L. R. 1976. Life Zone Ecology Photographic supplement prepared by J.A Tosi Jr; rev. Ed San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.

- Holt, R.D., J. Grover & D.Tilman. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *Am. Nat.*, 144: 741–771.
- Huey, R. B. & T. P. Webster. 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the cristatellus group on Puerto Rico. *Ecology* 57:985–994.
- Irschick, D.J., L.J. Vitt, P. Zani, & J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191–2203.
- Jackman, T., J.B. Losos, A. Larson & K. de Queiroz. 1997. Phylogenetic studies of convergent adaptive radiations in Caribbean *Anolis* lizards. in T. Givnish and K. Systma, Eds., *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press: Cambridge. Pp. 535-557
- Leal, M., Knox & J. B, Losos. 2002. Lack of convergence in aquatic *Anolis* lizards. *Evolution* 56 (4): 785-791.
- Losos, J. B, & D. A Spiller. (1999). Differential colonization success and asymmetrical interactions between two lizard species. *Ecology*, 80(1), 252–258.
- Losos, J. B. 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:467–493.
- Losos, J. B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. Berkeley: University of California Press. P: 507
- Losos, J. B. 2010. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. *The American Naturalist*, 175(6), 623–639.doi:10.1086/652433.
- Macarthur, R., & R. Levins. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921): 377–385.
- May, R.M. & M.P, Hassell. 1981. The dynamics of multiparasitoid host interactions. *Am. Nat.*, 117, 234–261.

- Medina-Rangel, G.F. & G. Cárdenas-Árevalo. 2015. Uso de los recursos por los reptiles de Zapatosá, Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 55(10): 143-165.
- Merlano, J. 2006. El Bosque Seco Tropical de Colombia. Ed. Banco de Occidente.
- Moermond, T. C. 1979a. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology* 60:152–164.
- Moreno-Arias, R. A & J. N. Urbina-Cardona 2013. Population dynamics of the Andean lizard *Anolis heterodermus*: slow-fast demographic strategies in fragmented scrubland landscapes. *Biotropica* 45(2):253-261.
- Moreno-Arias, R. A & S. Quintero-Corzo. 2015. Reptiles del valle Seco del Río Magdalena (Huila, Colombia). *Caldasia*, Volumen 37, Número 1, p. 183, 2015. ISSN electrónico 23573759. ISSN impreso 0366-5232.
- Moreno-Arias, R. A. & M. L. Calderon-Espinosa. 2016. Patterns of morphological diversification of mainland *Anolis* lizards from northwestern South America. *Zool. J. Linn. Soc.* 176: 632-647.
- Moreno-Arias, R. A. 2014. Diversificación Ecomorfológica de *Anolis* en Bosques Húmedos Tropicales De Colombia. Tesis Doctoral. Universidad Nacional. Número de páginas. P: 105.
- Morin. J.P. 2011. Community Ecology. Department of Ecology, Evolution & Natural Resources Rutgers University New Brunswick, New Jersey, P: 407.
- Murdoch, W.W. & A. Oaten. 1975. Population and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9: 1–131.
- Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1): 67–88.doi:10.1146/annurev.es.17.110186.00043.
- Paez, V. P., Brian, C. B., Estrada, J. J., Ortega, A. M., Daza, J. M. & Gutiérrez-C., P. D. 2002. Guía de campo de algunas especies de anfibios y reptiles de Antioquia. Universidad Nacional de Colombia, Ciencias, Universidad de Antioquia, Medellín, P: 137.

- Partridge, L. 1978. Habitat selection. In: J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, P: 351-376
- Pennington, R. T., M. Lavin, T. Särkinen, M. F. Simon & C. E. Hughes. 2011. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*, 39(5): 884–900.
- Peterson, J. A. 1983. The evolution of the subdigital pad in *Anolis*. I. Comparisons among the anoline genera. In A. G. J. Rhodin and K. Miyata, (Eds.), *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, P: 245-283
- Pianka, E. R. 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. Source: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 71, No. 5, P: 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1): 53–74. doi:10.1146/annurev.es.04.110173.000413.
- Pinilla-Renteria E, J. T Rengifo-Mosquera & J. Salas-Londoño. 2015. Dimorfismo, uso de hábitat y dieta de *Anolis maculiventris* (Lacertilia: Dactyloidae), en bosque pluvial tropical del Chocó, Colombia. *Acta biol. Colomb.* 20 (1):89-100.
- Pinto, G, D.L. Mahler, L. J. Harmon & J. B. Losos. 2008. Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 2749–2757.
- Pizano, C & H. Garcia (Editores). 2014. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. Instituto de investigaciones de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (IAvH). Bogota, D.C; Colombia.
- Pleguezuelos, J. & Y. Fetiche. 2004. *Anfibios y Reptiles guías de la amenaza*, Granada.

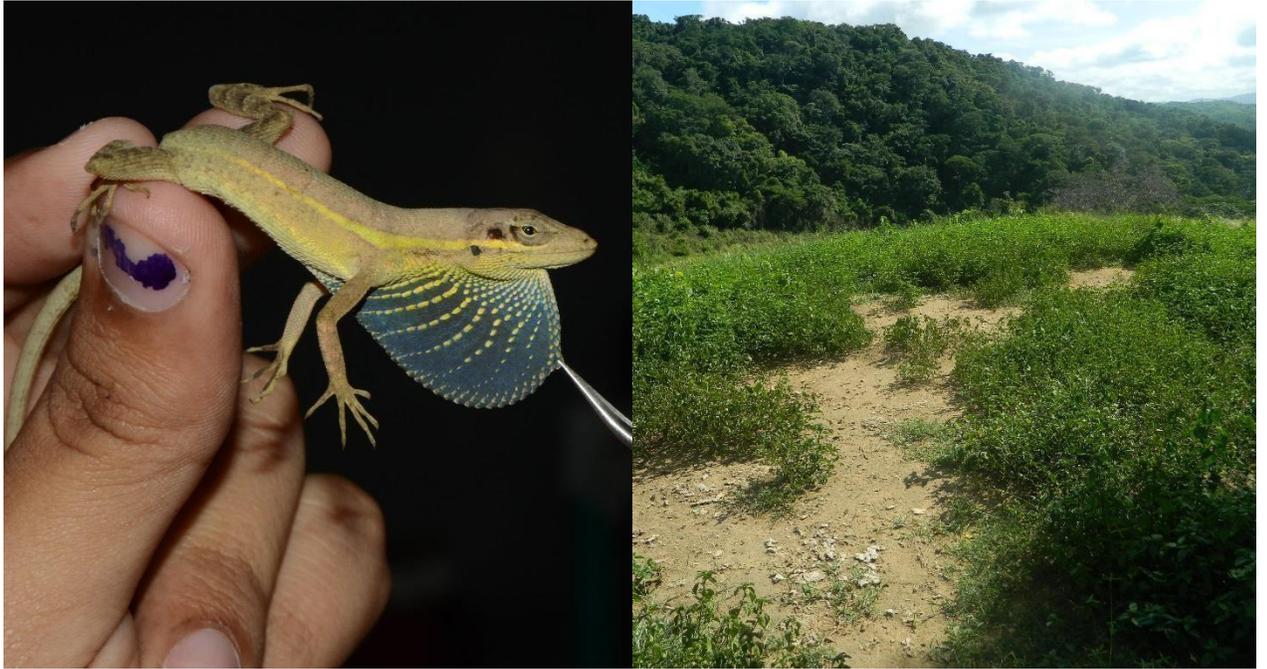
- Poe S, C.G Anderson. 2019. The existence and evolution of morphotypes in *Anolis* lizards: coexistence patterns, not adaptive radiations, distinguish mainland and island faunas. *PeerJ* 6:e6040 <https://doi.org/10.7717/peerj.6040>
- Primack, R. B. 1998. Essentials of conservation biology. Sinauer Publishers. Sunderland, Massachusetts. Biological Conservation 129:1–3.
- Rand, A.S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745–752.
- Rangel, J. O. & J. E. Carvajal-Cogollo. 2012. Clima de la región Caribe colombiana. En: Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia. Bogotá: Instituto de Ciencia Naturales, Universidad Nacional de Colombia, P: 67-129.
- Rangel-Ch., J. O., J. E. Carvajal-Cogollo & H. Arellano. 2008a. Clima. In: Rangel-Ch, J.O. (Ed.). Estudio de inventario de fauna y flora, descripción biofísica y línea base ambiental Ciénaga de Zapatosa. Bogotá D.C., Universidad Nacional de Colombia. CORPOCESAR. 500 p. (Grupo de Biodiversidad y Conservación Documento interno).
- Reaney, L. T. & M. J. Whiting. 2003. Picking a tree: habitat use by the tree agama, *Acanthocercus atricollis atricollis*, in South Africa. *African Zoology*, 32:273-278.
- Rojas Murcia, L. E., J. E. Carvajal Cogollo & J. A. Cabrejo Bello. 2016. Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe Colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta biol. Colomb.* 21(2):365-377.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Species Diversity: Regional and Historical Influences. In: Ricklefs RE, Schluter D, editors. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, p: 350-263.
- Roughgarden, J., J. D. Rummel, & S. W. Pacala. 1983. Experimental evidence of strong present day competition between the *Anolis* populations of the Anguilla Bank—a preliminary report In: *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. A. Rhodin and K. Miyata (eds.). Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts. P: 499–506

- Roughgarden, J. 1995. *Anolis* Lizards of the Caribbean: Ecology, Evolution, and Plate Tectonics. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Rummel, J. D & J, Roughgarden. 1983. Some differences between invasion-structured and coevolution-structured competitive communities: a preliminary theoretical analysis. *Oikos* 41:477-486.
- Santos R. V. S., C.B. De-Carvalho, E. B. Freitas, F. B. Gueiros & R. G. Faria. 2015. Uso dos recursos por duas espécies simpátricas de *Ameivula* (Squamata: Teiidae) em um ecótono de Mata Atlântica-Caatinga. *Acta biol. Colomb.* 20(1):67-77.
- Schoener, T. W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185(4145): 27–39.doi:10.1126/science.185.4145.27.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna Source: *Ecology*, Vol. 49, No. 4 (Jul., 1968), pp. 704-726.
- Schaad, E. W & S. Poe. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 852-859.
- Smith, R.L. & T.M. Smith. 2006. *Ecología*. 6.a edición. Universidad de virgina Occidental. 778p
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University of Press, Princeton, NJ, USA.
- Tilman, D. 1977. Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. *Ecology*, 58(2), 338–348.doi:10.2307/1935608.
- Toft, C. A. 1985. Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*, 1985(1), 1.doi:10.2307/1444785.
- Tokeshi, M. 1999. *Species Coexistence. Ecological and Evolutionary Perspectives*. Blackwell Science Ltd., London, UK.
- Uetz P, Hošek J. 2018. The Reptile Database. Available at: www.reptile-database.org. Accessed 1 June 2018.

- Vanhooydonck, B., Herrel, A., Damme, R. V. & D. J. Irschick. 2006. The quick and the fast: the evolution of acceleration capacity in ANOLIS LIZARDS. *Evolution*, 60(10): 2137–2147.
- Velasco, J. A. & A. Herrel. 2007. Ecomorphology of the Anolis lizards of the Chocó region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of Linnean Society* 92: 29-39. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1876-1882.
- Vilchis, M.O. 2000. Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai*-zooplancton. *Ciencia Ergo Sum*. 7:153-156.
- Vitt, L.J. & J.P, Caldwell. 2014 *Amphibians and Reptiles Herpetology Fourth Edition*.
- Vitt, L. J. & P. A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74:1313–1335.
- Vitt, L. J., P. A. Zani & M. C. Espósito. 1999. Historical ecology of Amazonian lizards: Implications for community ecology. *Oikos* 87:286–294.
- Vitt, L. J., S. S. Sartorius, T. C. S. Avila-Pires, M. C. Esposito & D. B. Miles. 2000. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia* 122:410–420.
- Vitt, L.J. & C.M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. *Copeia* 1995: 305-329.
- Vitt, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 1: 1-29.
- Williams, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. Págs 327 – 370. En: Huey, R. B., Pianka, E. R & T. W, Schoener (eds) *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Cambridge: Harvard University Press.
- Williams, E. E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: A trial analysis. *Evolutionary Biology* (6): 47–89.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* (73): 1984–2000.

- Zhao, S., Fang, J., Peng, C. & Z. Tanget. 2006. The relationships between terrestrial vertebrate species richness in China's nature reserves and environmental variables. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 1368-1374.

11. ANEXOS



Anexo 1. Especie: *Anolis auratus*; **Tipo de hábitat asociado:** Vegetación abierta



Anexo 2. Especie: *Anolis gaigei*. **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de ribera.



Anexo 3. Especies: *Anolis gr fuscoauratus*. **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de Ribera.



Anexo 4. Especie: *Anolis vittigerus*; **Tipo de hábitat asociado:** Interior de Bosque.



Anexo 5. Especie: *Anolis biporcatus*; **Tipo de hábitat asociado:** Bosque de quebrada.