VARIACIÓN Y ASOCIACION MORFOLÓGICA DE LA GARRA Y LAS ALMOHADILLAS ADHESIVAS EN LOS MORFOTIPOS DE *ANOLIS* DE COLOMBIA

CAMILO ANDRÉS CORTÉS PARRA

UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN
BOGOTÁ, D.C
2020

VARIACIÓN Y ASOCIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA GARRA Y LAS ALMOHADILLAS ADHESIVAS EN LOS MORFOTIPOS DE *ANOLIS* DE COLOMBIA

CAMILO ANDRÉS CORTÉS PARRA

Trabajo de grado bajo la modalidad investigación-innovación

Dra. CARMEN HELENA MORENO DURÁN
DIRECTORA

Dra. ADRIANA JEREZ
CODIRECTORA

Dra. MARTHA LUCIA CALDERÓN ESPINOSA
CODIRECTORA

UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS
FACULTAD DE CIENCIAS Y EDUCACIÓN
BOGOTÁ, D.C.
2020

NOTA DE ACEPTACIÓN

_____
_____
_____
_____
_____
_____
_____

_____**EVALUADOR**

_____**CARMEN MORENO**

_____**ADRIANA JEREZ**

_____**MARTHA CALDERÓN**

Bogotá, D.C. agosto de 2020

“Las ideas emitidas por el autor son de exclusiva responsabilidad y no Expresan necesariamente opiniones de la Universidad”
Artículo 117, Acuerdo 029 de 1998

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a mis tutoras y codirectoras Adriana Jerez y Martha Calderón, por todas sus enseñanzas, asesorías, sugerencias, correcciones, aportes y por su paciencia a lo largo de la elaboración de este trabajo, pero principalmente por brindarme la oportunidad de trabajar con ellas.

A mi directora de trabajo de grado Carmen Helena Moreno, por sus sugerencias y correcciones en la elaboración del documento.

Agradezco al Laboratorio de Equipos Ópticos Compartidos, Área Curricular de Biología, Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, por permitirme usar el equipo con el cual tomamos las fotografías, especialmente a Oliva Díaz por su amabilidad y ayuda en el uso de los equipos. Así mismo, al laboratorio de Ecología Evolutiva del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, por permitirme usar el espacio a lo largo de este trabajo. A la Colección de Reptiles del Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, y a la curadora, Martha Calderón, por el préstamo de los especímenes solicitados y por su confianza a lo largo de este trabajo. También agradezco a Fernando Sarmiento, director del Museo de la Salle, Universidad de la Salle y a Julieth Cárdenas, curadora de las colecciones científicas, por el préstamo de los especímenes solicitados.

A Julián Aguirre, por sus valiosas explicaciones y sugerencias en la implementación de los diferentes modelos evolutivos y la teoría subyacente a estos, además de su gran disposición al momento de atender mis inquietudes. A Carlos Sarmiento, por su ayuda en la interpretación de las correlaciones evolutivas. A Rafael Moreno, por sus sugerencias y explicaciones relacionadas con la evolución de rasgos morfológicos.

Por último, agradezco a mis familiares y amigos que siempre me brindaron su apoyo a lo largo de mi proceso de formación.

TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos 5
Lista de figuras y tablas 8
Resumen 9
Introducción 10
Planteamiento del problema 12
Justificación 13
Estado del arte 14
Distribución de las lagartijas del género *Anolis* 14
Radiación y simpatría de lagartijas del género *Anolis* 14
Interacción ecológica de especies de *Anolis* 14
Ecomorfos de *Anolis* de las Antillas Mayores 15
Patrones morfológicos de *Anolis* de las Antillas Menores 15
Patrones morfológicos (morfotipos) de *Anolis* de continente 16
Importancia funcional de la garra en lagartijas (y otros vertebrados) 17
Importancia funcional de las almohadillas adhesivas 17
Relación morfológica de la garra y la almohadilla adhesiva en *Anolis* del Caribe 18
Marco teórico 19
Radiación adaptativa 19
Desplazamiento de caracteres 19
Nicho de Hutchinson 19
Ecomorfo 19
Asociación evolutiva 20
Movimiento Browniano 20
Señal filogenética 20
Objetivos 21
Hipótesis 22
Materiales y Métodos 23
Muestras 23
Clasificación de especies en los morfotipos de *Anolis* de Colombia 23
Datos morfológicos 24
Análisis de datos morfológicos 25
Diferencias morfológicas entre mano y pie 27

Asociación morfológica de la garra y la almohadilla adhesiva 27
Comparación entre morfotipos de Colombia y ecomorfos del Caribe 27
Resultados 29
Discusión 49
Conclusiones 57
Bibliografía 58
Anexos 67

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Esquema de las variables de la garra establecidas por Zani (2000).
Figura 2: Esquema de la almohadilla adhesiva.
Figura 3. Árbol podado de especies de Anolis de Colombia, hipótesis filogenética de Poe *et al.* (2017).
Figura 4. Dendrograma del análisis de división jerárquico con las especies que se incluyen en este trabajo.
Figura 5. Ubicación de los morfotipos de acuerdo con las puntuaciones en las primeras dos funciones discriminantes del ADF.
Figura 6. Representación de las variables para los PC1 y PC2 sin corrección filogenética.
Figura 7. Contribución de variables para cada componente principal (A. PC1; B. PC2; C. PC3) del ACP sin corrección filogenética.
Figura 8. Representación de las variables para los PC1 y PC2 con corrección filogenética.
Figura 9. Contribución de variables para cada componente principal (A. PC1; B. PC2; C. PC3) del ACP con corrección filogenética.
Figura 10. Ubicación de los morfotipos de acuerdo con las puntuaciones en las primeras dos funciones discriminantes.
Figura 11. Variables y ubicación de morfotipos por las puntuaciones de las primeras dos funciones discriminantes.
Figura 12. Diferencias morfológicas de manos y patas en especies de anolinos de Colombia
Figura 13. Análisis discrimina de los morfotipos continentales y los ecomorfos del Caribe.
Figura 14. Diferencias morfológicas de los anolinos de Colombia y los de las Antillas Mayores.
Figura 15. Fotografías representativas de las garras de los morfotipos de Anolis de Colombia.
Figura 16. Fotografía de la garra de A. heterodermus una especie de MT4.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Morfotipos de *Anolis* de Colombia.
Tabla 2. Clasificación en morfotipos de las especies incluidas en este trabajo.
Tabla 3. Puntuaciones de los tres primeros componentes principales del ACP con y sin corrección filogenética.
Tabla 4. Puntuaciones por variable de las tres primeras funciones discriminantes.
Tabla 5. Agrupación de especies a los morfotipos.
Tabla 6. Distancias Euclidianas al cuadrado de manos y patas entre especies.
Tabla 7. Especies que muestran variación significativa para las variables de mano y pata
Tabla 8. Modelos evolutivos para cada variable.
Tabla 9. Valores de ΔAICc de los modelos utilizados en los PGLS.

RESUMEN

El estudio de la radiación de anolinos en continente ha demostrado tener un patrón morfológico convergente y equiparable a la radiación del Caribe, siendo así que para Colombia se describieron 10 morfotipos. La morfología de la garra se ha descrito para diferentes grupos de vertebrados, siendo de gran interés en Squamata, debido a la diversidad ecológica de estos organismos. Es así que se han documentado patrones morfológicos de la garra asociados al uso del hábitat en lagartos. Específicamente, en *Anolis* de las islas del caribe se reportó que existe una relación entre la variación morfológica de las almohadillas adhesivas respecto al microhábitat. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue describir la morfología de la garra y de la almohadilla para 63 especies de anolinos, que conforman los morfotipos de Colombia, incluyendo especies de comunidades isleñas. Para esto se tomaron fotografías de la garra y la almohadilla del cuarto dedo de las extremidades, se aplicaron análisis morfométricos y modelos evolutivos para determinar la variación y evolución de estas estructuras. Se encontraron diferencias morfológicas de la garra y la almohadilla entre los morfotipos y correlaciones morfológicas que pueden estar ligadas al uso del microhábitat. Así mismo, existe un patrón convergente de la morfología de la garra entre los anolinos del continente y de las Antillas Mayores.

INTRODUCCIÓN

Los *Anolis* presentan gran diversidad morfológica, la cual está estrechamente relacionada al uso del microhábitat de cada una de las especies, siendo el uso diferencial de este, uno de los factores que determinó su radiación (Williams, 1972; Losos, 2009; Losos, 2010). Williams (1972) al estudiar la morfología y uso del microhábitat de *Anolis* de las Antillas Mayores acuñó el término ecomorfo; el cual, reúne a grupos de especies que hacen uso del microhábitat de manera similar y de acuerdo a este comparten una morfología y comportamiento particular, sin que tengan que ser filogenéticamente cercanas. De esta manera, se definieron seis ecomorfos de acuerdo al tipo de uso de la percha, clasificando los anolinos del Caribe en los ecomorfos gigantes de corona, tronco-corona, tronco, tronco-piso, ramita y arbusto-herbáceo (Williams, 1972).

Diferentes estudios morfológicos comparados de los anolinos de las Antillas Mayores con las especies continentales encontraron pocas similitudes entre estos y los ecomorfos descritos para el Caribe (Irschick *et al.* 1997; Velasco & Herrel, 2007; Pinto *et al.* 2008; Losos, 2009; Schaad & Poe, 2010; Calderón-Espinosa & Barragán, 2011; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Poe & Anderson, 2019). Por lo tanto, se ha hipotetizado que la falta de similitud se debe a que la radiación de *Anolis* en el continente ha sido diferente, debido a la mayor disponibilidad de alimento, mayor número de depredadores y competencia interespecífica con otros iguánidos y aves (Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón Espinosa, 2016; Poe *et al.* 2017).

Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) describieron la diversidad morfológica de 59 especies de *Anolis* del noroeste de Suramérica, definiendo diez morfotipos para esta región; además estos autores, definieron los morfotipos por la variación en el tamaño corporal, la longitud de la pata y el número de lamelas subdigitales, siguiendo un patrón convergente entre las diferentes especies que componen los morfotipos. Esta morfología evolutivamente convergente y asociada al uso del microhábitat se ha evidenciado, también, en las garras y las almohadillas adhesivas en los ecomorfos de las Antillas Mayores (Yuan *et al.* 2019). Estas estructuras son importantes para la adherencia a sustratos y han sido determinantes en la radiación de anolinos del Caribe (Losos, 2009; Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019; Yuan *et al.* 2020). Este patrón descrito para la morfología de la garra y su relación con el uso del microhábitat, se ha reportado en diferentes grupos de lagartos (*e.g, Liolaemus* y *Varanus* [Tulli, 2009; Tulli *et al.* 2011; D'Amore *et al.* 2018]), encontrando que las especies arborícolas presentan garras cortas, más altas y con mayor curvatura que las especies terrestres (Zani, 2000; Tulli *et al.* 2011; D'Amore *et al.* 2018). Entonces, las lagartijas terrestres presentan garras menos curvas y con mayor longitud, mejorando el desempeño al ofrecer una mayor extensión del dedo, lo que se traduce en mayor área de contacto con el sustrato confiriendo mayor velocidad de arranque (Tulli *et al.* 2011; D'Amore *et al.* 2018; Yuan *et al.* 2019).

La morfología e importancia de las almohadillas adhesivas han sido el centro de múltiples estudios funcionales en anolinos (Glossip & Losos, 1997; Macrini *et al.* 2003; Crandell *et al.* 2014) y otras lagartijas (Irschick *et al.* 1996; Irschick *et al.* 2006; Collins *et al.* 2015). Lo cual ha permitido establecer que, para anolinos, estas estructuras están relacionados con la radiación adaptativa del clado (Losos, 2009); ya que, el número de lamelas subdigitales y el

ancho y área de la almohadilla han determinado el uso diferencial del microhábitat estructural en las especies de anolinos (Macrini *et al.* 2003; Losos, 2009; Crandell *et al.* 2014; Moreno-Arias & Calderón, 2016; Yuan *et al.* 2019; Yuan *et al.* 2020).

La evidencia establece que la garra permite a las lagartijas la locomoción en superficies ásperas (árboles, troncos, rocas, etc.) y que las almohadillas adhesivas permiten la locomoción en superficies lisas (Vanhooydonck *et al.* 2005). Por lo cual, se ha postulado que estas dos estructuras en conjunto han permitido a los anolinos de las Antillas Mayores la colonización exitosa del nicho arborícola (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019), en comparación con aquellas lagartijas que carecen de almohadillas (Losos, 2009; Losos, 2010). Estos trabajos en anolinos del Caribe han encontrado que, para los ecomorfos arborícolas, la curvatura de la garra se correlaciona positivamente con el ancho de la almohadilla y el número de lamelas subdigitales (Yuan *et al.* 2019). Por lo tanto, los ecomorfos terrestres exhiben menor área y amplitud de las almohadillas adhesivas, junto con una garra menos curva y con mayor longitud (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019).

Moreno-Arias & Calderón (2016) describieron la variación en el número de lamelas de anolinos de Colombia, pero salvo este trabajo no se tiene conocimiento de la variación morfológica de la almohadilla y la garra para anolinos continentales. Por lo tanto, el siguiente trabajo está orientado por cuatro objetivos: (1) describir las diferencias en la morfología de la garra y la almohadilla de las extremidades anterior y posterior para cada especie; (2) determinar si existe correlación morfológica entre la garra y las almohadillas adhesivas; (3) reconocer qué rasgos de la almohadilla y la garra están más relacionados con el estrato en el que se encuentran las especies; y (4) comparar la variación morfológica de la garra y la almohadilla entre los ecomorfos del Caribe y las especies continentales.

DESCRIPCIÓN DEL PROBLEMA

Losos (2009) argumenta que, para tener mayor comprensión de los patrones morfológicos de los anolinos, se deben realizar estudios que detallen la morfología de estructuras que están implícitas en el desempeño de los organismos, entre ellas, las garras. La importancia funcional de las garras radica en que, en la mayoría de casos, son la primera y la última estructura en interactuar con el sustrato durante la locomoción (Birn-Jeffery *et al*. 2012).

Crandell *et al*. (2014) fueron los primeros en describir cómo varía la morfología de la garra en 12 especies de anolinos y su relación con la almohadilla adhesiva. Posteriormente, Yuan *et al.* (2019, 2020) describieron cómo la morfología de la garra y la almohadilla variaba en los anolinos del Caribe producto de sus diferencias en el uso del microhábitat y distribución biogeográfica. Por esta razón, describir la variación morfológica de la garra y la almohadilla respecto al estrato vegetativo y los morfotipos establecidos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), permitirá comprender el impacto de estas estructuras en la ecología de las especies continentales de *Anolis*.

Por lo tanto, en el presente estudio se plantea la siguiente pregunta de investigación ¿Cómo varía la morfología de la garra y la almohadilla con relación a los morfotipos de *Anolis* de Colombia?

JUSTIFICACIÓN

La radiación de las lagartijas del género *Anolis* dio como resultado múltiples formas adaptativas (Williams, 1972). Colombia es el país con mayor riqueza de especies de anolinos, y debido a la gran heterogeneidad de hábitats que presenta el territorio colombiano, los anolinos han evolucionado diferencialmente dando como resultado una amplia diversidad morfológica (morfotipos), las cuales se atribuyen al uso diferencial del microhábitat de cada una de las especies (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Poe & Anderson, 2019; Moreno-Arias *et al.* 2020).

Esto convierte a estas lagartijas en especialistas del microhábitat, lo cual se refleja en múltiples características morfológicas de gran importancia en la locomoción (*e.g.* longitud de las extremidades, longitud de la cola, número de lamelas) (Losos, 1990; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Estas características definen, en gran medida, las diferencias morfológicas de las especies que se encuentran en el territorio colombiano (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016).

Los *Anolis* Colombianos se encuentran en prácticamente todos los ecosistemas presentes en el país, desde las especies de gran tamaño en el Chocó biogeográfico (Irschick *et al.* 1997) hasta los hostiles ecosistemas de páramo y de alta montaña de la región Andina, donde se encuentran especies que se han adaptado a estas condiciones adversas, viviendo entre la vegetación arbustiva presente en estos ecosistemas (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Mientras que, en la densa selva amazónica se encuentran especies que habitan las copas de los grandes árboles, presentando patrones morfológicos muy diferentes a las especies chocoanas (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Por otro lado, en las regiones de la Orinoquia, donde abundan los pastos arbolados, y en la región Caribe donde se encuentran ecosistemas xerofíticos, también se pueden encontrar estas lagartijas.

Además de esto, las comunidades y poblaciones de anolinos presentes en las islas de San Andrés, Providencia, Malpelo y Gorgona, han mostrado tener patrones morfológicos muy similares a los anolinos solitarios de las islas del Caribe (Phillips *et al.* 2019). Evidenciando la especialización de estas especies en el uso del microhábitat en cada uno de estos ecosistemas, ya que si bien son especies arborícolas, exhiben particularidades ecológicas resultado de un proceso de radiación adaptativa (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Por lo tanto, son un componente faunístico que funciona como indicador de la calidad de los bosques y selvas en los ecosistemas de Colombia. Los cuales vienen siendo amenazados por la deforestación, los incendios forestales, el cambio climático y la fragmentación, afectando considerablemente a las comunidades de reptiles en general (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Urbina-Cardona, 2016).

A pesar de que los anolinos presentan gran diversidad morfológica y ecológica, y que Colombia presenta la mayor diversidad a nivel continental, con 78 especies, los estudios dirigidos a describir los patrones morfológicos de estas lagartijas y su relación con el microhábitat son pocos (Irishck *et al.* 1997; Velazco & Herrel, 2007; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Ríos-Orjuela *et al.* 2019; Moreno-Arias *et al.* 2020). Razón por la cual, describir la relación entre la morfología de la garra y la almohadilla adhesiva y el uso del hábitat, permitirá aportar a la comprensión de la evolución de los anolinos en continente.

ESTADO DEL ARTE

Distribución de lagartijas del género *Anolis*

Los *Anolis* son un género de lagartos neotropicales que presentan una amplia distribución, con un origen evolutivo en Sudamérica y una posterior radiación a las islas del Caribe, y una segunda colonización al continente por la península de Yucatán en México, donde se diversificaron por toda Centroamérica (Poe *et al.* 2017). Lo cual dio como resultado historias evolutivas independientes para el género, tanto en las islas del Caribe, en continente (Williams, 1972; Losos, 2009; Poe *et al.* 2017) y las islas del Pacífico (Phillips, 2019).

Radiación adaptativa de lagartijas del género *Anolis*

La radiación adaptativa se describe cuando un clado a partir de una oportunidad ecológica disponible y la aparición de una adaptación clave promueve una amplia diversificación morfológica y ecológicamente en los linajes que lo componen (Simpson, 1953; Strout & Losos, 2016).

Los *Anolis* representan un claro ejemplo de radiación adaptativa, la cual, fue posible por la aparición de almohadillas adhesivas permitiéndoles la colonización exitosa del nicho arborícola (Losos, 2009). La radiación de los anolinos dió como resultado especies con diferencias morfológicas, ecológicas y comportamentales (Williams, 1972; Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Moreno *et al.* 2020). Se ha propuesto que esta variación de formas adaptativas en anolinos ha sido promovida por la coexistencia (simpatría) de especies, las cuales difieren en diferentes ejes para evitar la competencia interespecífica (Schoener, 1968; Rand & Williams, 1969; Williams, 1969; Schoener, 1970; Duellman, 1978; Andrews, 1979; Castro, 1988; Pounds, 1988; Losos, 1994; Vitt *et al.* 1999; Vitt *et al.* 2003; D'Cruze, 2005; D'Cruze y Stafford, 2006). De acuerdo a lo anterior, se ha establecido que estas diferencias en anolinos ocurren en tres ejes: microhábitat estructural, microhábitat térmico y tamaño de las presas (Losos, 2009).

El estudio de la radiación adaptativa de estos organismos ha permitido establecer que la radiación de anolinos en continente y en las Antillas Mayores ha sido muy diferente debido a variaciones en las presiones de selección (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). En el continente existe mayor competencia interespecífica (otros iguánidos y aves), mayor disponibilidad de alimento y mayor número de depredadores, lo cual, ha generado diferencias marcadas en la morfología y la historia evolutiva de estos organismos (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016).

Interacción ecológica de especies de *Anolis*

Rummel & Roughgarden (1985) realizaron encierros experimentales con especies de *Anolis* variando la altura de la percha y encontraron que las especies comenzaban a diferir en el microhábitat térmico, en el tamaño corporal, y sumado a esto, comenzaron a diferir en los tiempos de producción de huevos. Losos & Spiller (1999) realizaron invasiones controladas de *Anolis* en pequeñas islas de Bahamas y encontraron que la inclusión de especies sobre otras ocasiona cambios en el uso del microhábitat, en el comportamiento o en el tamaño

corporal. Estos experimentos permitieron corroborar que las especies de las comunidades de anolinos al interactuar entre ellas alteran su ecología, para disminuir la competencia interespecífica (Losos, 2009).

Ecomorfos de *Anolis* de las Antillas Mayores

Williams (1972) al estudiar la radiación y las variaciones morfológicas, ecológicas y comportamentales de los anolinos de las islas de las Antillas Mayores (Cuba, Jamaica, Puerto Rico y La Española) acuñó el término ecomorfo, para referirse a las especies con comportamiento y morfología asociada a un uso de microhábitat determinado, sin que sean filogenéticamente cercanas. De esta manera, se describieron seis ecomorfos para las Antillas Mayores de acuerdo al tipo de percha que usan los anolinos: gigantes de corona, tronco-corona, tronco, tronco-piso, ramita y arbusto-herbácea (Williams, 1972; Losos, 2009).

Posteriormente Williams (1983) amplió el número de ecomorfos de las Antillas Mayores a nueve, dividiendo los ecomorfos tronco-corona, ramitas y arbustos-herbáceas. Estas categorías han sido cuestionadas, ya que no existen evidencias morfológicas sólidas que apoyen esta división (Losos, 2009), por lo cual los trabajos en anolinos del Caribe se refieren a los seis ecomorfos definidos originalmente por Williams.

También se han definido especies con morfología, ecología y uso del microhábitat particulares, estas especies se han categorizado como ecomorfos únicos, por ejemplo: los falsos camaleones, los terrestres, semiacuáticos, moradores de paredes de rocas y *Anolis* de cavernas (Losos, 2009). Posteriormente Mahler *et al.* (2013) encontraron quince picos adaptativos que ocurren en las islas del Caribe y que incluyen también a los denominados ecomorfos únicos.

Se ha evidenciado que los rasgos morfológicos de los anolinos del Caribe más importantes en el desempeño locomotor son el tamaño corporal y la longitud de la pata en relación al cuerpo (Macrini & Irschick, 1998; Irschick & Losos, 1999; Vanhooydonck *et al.* 2006; Losos, 2009). Los anolinos con patas proporcionalmente más largas son más veloces, lo cual aumenta su capacidad de evasión a los depredadores y la efectividad de caza en perchas anchas, mientras que las especies con patas proporcionalmente más cortas, tienen mayor seguridad de apoyo y son más lentos, lo cual mejora la evasión de la depredación y la efectividad de la caza en perchas delgadas (Macrini & Irschick, 1998; Irschick & Losos, 1999; Vanhooydonck *et al.* 2006; Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016).

Patrones morfológicos de Anolis de las Antillas Menores

En las islas de las Antillas Menores existen, a lo sumo, dos especies de Anolis por isla (Losos, 2009) siendo una de ellas pequeña (aprox. 60 mm) y la otra grande (aprox. 115 mm) (Schoener, 1970; Roughgarden, 1995). En las islas de las Antillas Menores con dos especies, una de ellas difiere morfológicamente a los ecomorfos de las Antillas Mayores (Losos & Queiroz, 1997), por lo cual se ha establecido que el desplazamiento de caracteres es el factor primordial que ha determinado la variación morfológica en anolinos de las Antillas Menores (Williams, 1972; Losos, 2009).

Patrones morfológicos (morfotipos) de Anolis de continente

Al igual que los anolinos de las Antillas Menores, los patrones morfológicos de los anolinos de continente tienen poca similitud con los anolinos de las Antillas Mayores (Irishck et al. 1997; Velasco & Herrel, 2007; Pinto et al. 2008; Losos, 2009; Schaad & Poe, 2010; Calderón-Espinosa & Barragán, 2011; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Esta variación se ha atribuido a las diferentes presiones de selección presentes en el continente y las islas, como la dispersión, los recursos alimenticios, mayor número de depredadores, y una mayor presión selectiva en general como resultado de la disminución del espacio geográfico en las islas (Williamson, 1981; Irishck et al. 1997; Losos, 2009; Poe et al. 2017).

Irishck et al. (1997) evidenciaron que los patrones ecomorfológicos difieren dramáticamente entre los anolinos que ocurren en continente y las islas del Caribe. Los autores encontraron que sólo seis de los 16 anolinos continentales examinados fueron morfológicamente similares a los ecomorfos de caribe. De los cinco *Anolis* continentales para los cuales había datos ecológicos, ninguno fue ecológicamente similar a los ecomorfos del Caribe (Irishck et al. 1997). Así mismo, Schaad & Poe (2010) encontraron que únicamente cuatro de los seis ecomorfos del Caribe existen en el continente.

Velasco & Herrel (2007) al evaluar la relación morfológica y el uso del hábitat de cuatro especies simpátricas de la región del Chocó Colombiano y compararlas con los ecomorfos de las Antillas Mayores, encontraron poca evidencia de convergencia morfológica en especies que ocupan hábitats similares. Las especies mostraron diferencias en el morfoespacio, principalmente en el tamaño del cuerpo y el número de lamelas (Velasco & Herrel, 2007; Pinto *et al.* 2008). Estos trabajos sugieren que las relaciones entre la ecología y la morfología son diferentes en los *Anolis* del Caribe y los del continente**.** Lo cual deja abierta la posibilidad de que existan 'ecomorfos' en continente que no ocurran en el Caribe (Schaad & Poe, 2010; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016).

Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) describieron la diversidad morfológica de 59 especies continentales presentes en el noroccidente de Suramérica, encontrando 10 grupos discretos llamados morfotipos, donde la variación morfológica ocurre principalmente en el tamaño corporal y la forma del cuerpo, lo que significa una estructura similar entre anolinos del Caribe y continentales. Esto permitió corroborar que la diversidad morfológica de los anolinos continentales era mayor a la reportada para el Caribe (si se tienen en cuenta los seis ecomorfos clásicos). No obstante, se debe tener en cuenta que la riqueza de anolinos en el continente es mucho mayor a la muestra utilizada en este trabajo, por lo cual la diversidad morfológica puede ser mucho mayor. Finalmente, en continente solo se ha descrito la existencia de morfotipos para *Anolis,* debido a que se debe adicionar información del desempeño locomotor, el comportamiento y otras variables ecológicas, las cuales son necesarias en la definición de ecomorfos.

Poe & Anderson (2019) al usar datos morfológicos de 336 especies de *Anolis* (174 continental, 162 islas) no encontraron diferencias significativas en la diversidad morfológica y tasas de evolución de anolinos continentales e insulares. Destacando principalmente que los ensamblajes de anolinos del Caribe presentan mayor diversidad morfológica debido a las diferentes presiones de selección existentes en el continente y en las islas.

La inclusión de datos ecológicos y comportamentales a estudios morfológicos como el de Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) y Poe & Anderson (2019) permitirá entender cómo interactúan el microhábitat estructural, microhábitat térmico y tamaño de la presa en la estructuración de las comunidades de anolinos en el continente.

Importancia funcional de la garra en lagartijas (y otros vertebrados)

Los lagartos exhiben amplias diferencias estructurales y ecológicas, lo cual los convierte en excelentes modelos para entender la relación entre morfología y ambiente. La morfología de la garra se ha convertido en una estructura de interés en lagartos (Zani, 2000; Tulli *et al*. 2009; Tulli *et al.* 2011; Crandel *et al.* 2014; D'Amore *et al.* 2018; Yuan *et al.* 2019; Yuan *et al.* 2020) y otros vertebrados (Birn-Jeffery *et al.* 2012; Tulli *et al.* 2016), ya que esta estructura presenta amplia variación según el uso del microhábitat de los organismos. La importancia funcional de las garras radica en que, en la mayoría de casos, son la primera y la última estructura en interactuar con el sustrato durante la locomoción (Birn-Jeffery *et al.* 2012)

El trabajo de Zani (2000) ha sido uno de los trabajos pioneros en describir la morfología de la garra y su relación con el uso del microhábitat en diferentes grupos de lagartos, destacando la importancia de la garra en la capacidad de adherencia, la cual, actuando en conjunto con las almohadillas adhesivas (gecónidos y anolinos) confiere gran capacidad de agarre en relación a las lagartijas que carecen de almohadillas.

Tulli *et al.* (2009) describieron la relación de la morfología de la garra y el uso del microhábitat en lagartijas neotropicales, posteriormente Tulli *et al.* (2011) realizaron pruebas de desempeño y describieron la morfología de la garra en lagartijas de la tribu Liolaemini, donde ambos trabajos encontraron resultados similares. Estos investigadores encontraron que las especies arborícolas y saxícolas presentan garras más curvas y menos largas, así como también mayor resistencia a la tracción en diferentes sustratos. Por el contrario, las especies terrestres exhiben una relación positiva entre la longitud de la garra y la longitud de la extremidad anterior, también menor curvatura la cual se ha relacionado con sus hábitos terrestres. Además, se encontró que la altura de la garra se relaciona con la adherencia a superficies ásperas.

Estos patrones morfológicos se aprecian también en *Varanus* (D'Amore *et al.* 2018) y en *Tropidurus torquatu* y *Liolaemus lutzae* (Ribas *et al.* 2004) en estos estudios se encontraron diferencias en la morfología de la garra de acuerdo al sustrato preferencial de las diferentes especies, encontrando los patrones morfológicos descritos por Tulli *et al.* (2009, 2011).

Importancia funcional de las almohadillas adhesivas

Las almohadillas adhesivas son estructuras que confieren a las lagartijas mayor adherencia A superficies lisas (Vanhooydonck *et al.* 2005), y, en anolinos, su número y su amplitud han sido de gran importancia en la partición del microhábitat vertical, tanto en las comunidades continentales y las del Caribe (Velasco & Herrel, 2007; Losos, 2009; Crandell *et al.* 2014; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Yuan *et al.* 2019; Yuan *et al.* 2020).

Relación morfológica de la garra y la almohadilla adhesiva en *Anolis* del Caribe

El trabajo de Crandell *et al.* (2014) fue el primero en analizar la morfología de la garra y la almohadilla adhesiva en anolinos, y como estaba involucrada en el desempeño locomotor. Yuan *et al.* (2019, 2020) describieron la relación existente entre la morfología de la garra y la almohadilla y su relación con la altura y el diámetro de la percha, así mismo describieron la variación morfológica de la garra y la almohadilla adhesiva teniendo en cuenta los seis ecomorfos definidos para el Caribe y las especies de las Antillas Menores. En estos trabajos encontraron integración morfológica en los rasgos de la garra y la almohadilla y que estos a su vez, se relacionan con el uso del microhábitat y las características de la percha (anolinos con garras más curvas se encontraban en perchas más altas). A su vez, encontraron que la morfología de la garra presenta mayor variación en el ecomorfo de anolinos de ramitas, debido a los patrones morfológicos particulares reportados para estas especies (Williams, 1972; Losos, 2009; Yuan *et al.* 2019).

Sin embargo, Yuan *et al.* (2019) incluyeron únicamente cuatro especies continentales en sus análisis y las cuatro eran de hábitos terrestres, razón por lo cual se hace necesario describir la variación morfológica de estas estructuras en los anolinos continentales y su variación en los morfotipos definidos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) para el noroeste de Suramérica.

MARCO TEÓRICO

Radiación adaptativa

La radiación adaptativa es un fenómeno evolutivo que experimentan los miembros de un linaje dando como resultado múltiples formas adaptativas (Futuyma, 1998). Debido a las limitaciones en esta definición, Losos & Miles (2000) restringen el término para aquellos clados que, además de tener múltiples formas adaptativas, también tuvieran adaptaciones que les confieran ventajas biológicas sobre otros clados similares en historia natural, edad y grado de diversificación en rasgos morfológicos.

Losos (2010) describe los factores que promueven las radiaciones adaptativas, entre los cuales se destacan la presencia de nichos ecológicos disponibles (oportunidad ecológica) los cuales pueden ser explotados eficientemente por la aparición de una novedad biológica. La radiación adaptativa de los anolinos del caribe ha dado como resultado múltiples formas adaptativas que coexisten gracias al uso diferencial de los recursos (Losos, 2009). Williams (1972) acuñó el término ecomorfo para referirse a estos especialistas de hábitat, definiéndolos como especies con comportamiento y morfología asociada a un uso de microhábitat determinado sin que sean especies filogenéticamente cercanas.

Desplazamiento de caracteres

La partición de recursos ha sido fundamental en anolinos del Caribe para la coexistencia de las especies, siendo la interacción entre especies y la simpatría las que han promovido este uso diferencial de recursos (Williams, 1972; 1983; Losos, 2009). Brown & Wilson (1956) acuñaron el término desplazamiento de caracteres promovido por la simpatría entre especies. El desplazamiento de caracteres se refiere a especies filogenéticamente cercanas que comparten el mismo hábitat pero que toman caminos evolutivos distintos para evitar la competencia interespecífica (Williams, 1972; Losos, 2009). Se ha propuesto que el desplazamiento de caracteres ha sido uno de los factores que ha promovido la coexistencia en anolinos de las Antillas Menores (Williams, 1972; Losos, 2009).

Nicho de Hutchinson

La coexistencia, desplazamiento de caracteres y simpatría en anolinos está en estrecha relación con el concepto de Nicho de Hutchinson (1957), quien definió nicho como el conjunto de factores ambientales que permiten que una especie sobreviva. En esta definición, este mismo autor, estableció el principio de exclusión competitiva, argumentando que dos especies que coexisten, forzosamente deben ocupar nichos distintos para evitar la exclusión competitiva.

Ecomorfo

La radiación adaptativa de los anolinos del caribe ha dado como resultado múltiples formas adaptativas que coexisten gracias al uso diferencial de los recursos (Losos, 2009). Williams (1972) acuñó el término ecomorfo para referirse a estos especialistas de hábitat, definiéndolos

como especies con comportamiento y morfología asociada a un uso de microhábitat determinado, sin que sean filogenéticamente cercanas.

Asociación evolutiva

La asociación evolutiva se refiere a la evidencia de que diferentes rasgos están asociados a lo largo del tiempo evolutivo (Garamszegi, 2014). La relación entre rasgos morfológicos ha sido una pregunta de gran importancia en la ecología evolutiva y para responderlas se han propuesto métodos como los contrastes filogenéticos independientes (Felsenstein, 1985) o los mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS) (Martins y Hansen, 1997). Los cuales permiten usar un contexto filogenético para estimar dichas asociaciones o correlaciones evolutivas entre rasgos. Muchos de estos métodos permiten implementar diferentes modelos evolutivos, los cuales permiten tener una aproximación a los procesos implicados en la evolución de dichos rasgos.

Movimiento Browniano

El movimiento browniano es un ejemplo de un modelo en el que el valor de un rasgo cambia aleatoriamente, en dirección y distancia, en cualquier intervalo de tiempo desde el momento mismo de la especiación (Garamszegi, 2014). El movimiento browniano es un modelo popular en biología comparativa porque captura la forma en que los rasgos pueden evolucionar en una amplia gama de escenarios (Garamszegi, 2014). Este escenario indica que los rasgos siguen un patrón relacionado con el tiempo y la ancestría compartida, mostrando que las especies cercanamente relacionadas son las más parecidas morfológicamente debido a que comparten ancestros comunes más cercanos (Felsenstein, 1973).

Señal filogenética

Es la medida que establece si las especies relacionadas tienden a parecerse más entre sí que aquellas que se encuentran menos relacionadas. Esto ha sido de gran interés en áreas de investigación como la ecología y la evolución. El objetivo de estimar la señal filogenética surge en el momento en el que se logra comprender que la no independencia entre rasgos de una especie, es debido a su relación filogenética (Felsenstein, 1985).

De los índicesíndices que se han propuesto para calcular la señal filogenética, los más populares son *K* de Blomberg (Blomberg *et al.*, 2003) y λ de Paguel (Pagel, 1999). Cuando ambos índices presentan un valor cercano a cero indica independencia filogenética y un valor de uno indica que los rasgos de las especies se distribuyen a lo esperado por Movimiento Browniano (BM). *K* de Blomberg puede tomar valores más altos que uno indican una mayor similitud de rasgos entre especies relacionadas que lo esperado bajo BM.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la variación morfológica de la garra y las almohadillas adhesivas en los morfotipos de *Anolis* de Colombia

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Identificar la morfología de la garra y la almohadilla en los morfotipos de *Anolis* de Colombia.

Estimar las diferencias morfológicas de los rasgos evaluados en la extremidad anterior y posterior

Analizar la correlación morfológica entre los rasgos de la almohadilla y la garra en los *Anolis* de Colombia

Comparar los patrones morfológicos de la garra y las almohadillas adhesivas de anolinos de Colombia y el Caribe.

HIPÓTESIS

HIPÓTESIS 1: La variación morfológica de la garra y las almohadillas adhesivas se encuentra relacionada con la variación morfológica presente en los morfotipos de *Anolis* de Colombia.

HIPÓTESIS 2: Existen diferencias morfológicas de la garra y la almohadilla entre extremidades producto de las diferentes demandas biomecánicas durante la locomoción

HIPÓTESIS 3: Los patrones morfológicos de la garra están asociados a la morfología de la almohadilla.

HIPÓTESIS 4: Los patrones morfológicos de la garra y la almohadilla de los anolinos del continente son similares a los del Caribe con patrones morfológicos únicos para las comunidades continentales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestras

Los datos morfológicos se tomaron de 499 individuos adultos de 63 especies depositadas en la colección de reptiles del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y la colección herpetológica de la Universidad de la Salle. Todos los especímenes medidos fueron machos, debido a la ausencia de especímenes hembras para muchas especies en las colecciones científicas. El sexo se determinó por la presencia de saco gular, presencia de hemipenes y escamas postcloacales agrandadas. También se incluyeron datos de especies de anolinos de las Antillas Mayores del trabajo realizado por Yuan *et al.* (2019).

Clasificación de especies en los morfotipos de *Anolis* de Colombia

Los anolinos de Colombia se encuentran clasificados en diez morfotipos que fueron definidos y descritos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016); estos morfotipos exhiben morfología similar asociada al uso del microhábitat y estrato vegetativo en el cual se encuentran las especies (Tabla 1).

Tabla 1. Morfotipos de *Anolis* de Colombia

Morfotipo	Estrato vegetativo	Microhábitat
MT1	Arbustos, hierbas, piso, tronco-piso	Herbáceo y sotobosque
MT2	Hojarasca y arbustos	Piso y herbáceo
MT3	Tronco	Sotobosque y dosel
MT4	Arbustos (Alta montaña)	Sotobosque
MT5	Semiacuático, tronco-piso	Piso, herbáceo y sotobosque
MT6	Arbusto y Tronco	Sotobosque
MT7	Tronco	Sotobosque y dosel
MT8	Arbusto, tronco y semiacuático	Sotobosque y dosel
MT9	Piso, arbusto y tronco	Sotobosque, dosel y herbáceo
MT10	Tronco	Dosel
Tomado y modificado de Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016)		

Debido a que se utilizaron especies que no se encontraban clasificadas en los morfotipos de *Anolis* de Colombia, se procedió a clasificarlas con base en Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016). Para esto se estimó la tasa de error existente entre las medidas realizadas en este trabajo y las de Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016). Las especies que se incluyeron fueron especies continentales como *A. inderenae*, *A. gemmosus*, *A. jacare*, *A. festae*, y especies isleñas como *A. pinchoti*, *A. concolor* de las islas de San Andrés y

Providencia, y *A. gorgonae*, *A. medemi*, *A. agassiz*i de las islas Gorgona y Malpelo. Para esto se incluyeron medidas como la longitud rostro-cloaca, longitud de la cola, longitud del brazo, longitud de la pata, número de lamelas de la pata, longitud del tronco, ancho de la cabeza, longitud de la cabeza y altura de la cabeza.

Una vez hecho esto se realizó un análisis de división jerárquica con nuestros datos y los datos de Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), donde las especies sin clasificar se asignaron al morfotipo de la especie inmediatamente cercana, posteriormente se realizó un análisis de función discriminante (AFD) con el fin de corroborar que todas las especies se asignaron correctamente a los morfotipos.

Datos morfológicos

Una vez medida la longitud rostro-cloaca (LRC) de cada uno de los especímenes, se usó un estereomicroscopio motorizado Leica M125 para fotografiar la garra y la almohadilla subdigital del cuarto dedo de la extremidad anterior y posterior derecha. Las garras fueron fotografiadas en plano sagital. Para las medidas de la garra se implementó la metodología establecida por Zani (2000) (Fig. 1). Las medidas de la garra y la almohadilla se tomaron con el software ImageJ.

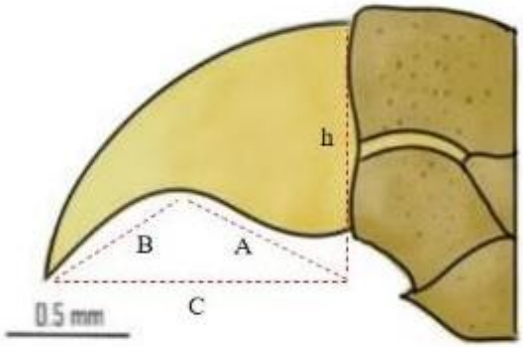


Figura 1. Esquema de las variables de la garra establecidas por Zani (2000).

Para calcular la curvatura de la garra Zani (2000) establece que 'A' es la distancia desde la base ventral de la garra hasta el vértice de la curva ventral, 'B' es la distancia desde el vértice ventral hasta la punta de la garra, 'C' es la distancia desde la base ventral de la garra hasta la punta de la garra, en este sentido la curvatura de la garra (CG) se calculó con la expresión propuesta por Zani (2000):

$$Curvatura = 57.296\left(\frac{2sin^{-1}(2A^2B^2 + 2B^2C^2 + 2A^2C^2 - A^4 - B^4 - C^4)^{0.5}}{2AB}\right)$$

La longitud de la garra (LG) se calculó como la suma de las distancias A y B (Fig. 1); mientras que, la altura de la garra (AG) es la distancia existente entre la última escama ventral del cuarto dedo y la última escama dorsal del cuarto dedo (h, Fig.1). Las variables cuantitativas que se tuvieron en cuenta para la almohadilla se obtuvieron del cuarto dedo de la extremidad anterior y posterior (Fig. 2); estas incluyeron el número de lamelas (NL) de las falanges dos

y tres (Williams, 1983), el ancho de la almohadilla (ACA) en la zona que presenta mayor ensanchamiento, la longitud de la almohadilla (LAM) y el área de la almohadilla (ARA).

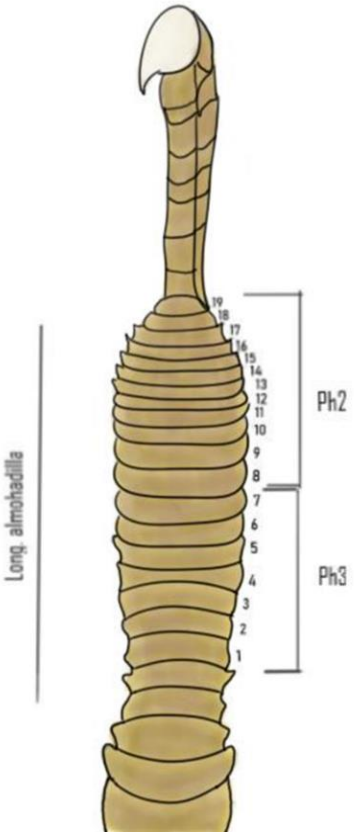


Figura 2. Esquema de la almohadilla adhesiva

Análisis de datos morfológicos

Se realizaron gráficos boxplot para la identificación y corrección de "*outliers*" producto de errores en la tabulación de los datos para cada una de las variables, una vez realizado esto se continuó con los análisis correspondientes.

Las variables de la extremidad anterior y posterior se analizarón en conjunto. Se calculó el promedio para cada variable por especie y se usó una transformación de cuantiles ordenados del paquete de R *BestNormalize* (Peterson & Cavanaugh, 2019) para reducir la magnitud de la varianza entre especies y cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Probamos el efecto del tamaño utilizando contrastes filogenéticos independientes (PIC; Felsenstein, 1985), para esto usamos la LRC contra todos los rasgos morfológicos. Para determinar si los rasgos morfológicos dependían del tamaño del cuerpo utilizamos los intervalos de confianza (IC) del 95% de las pendientes de los PIC. Si un rasgo exhibía relación significativa con el tamaño del cuerpo realizamos regresiones lineales filogenéticas de este contra la LRC con el fin de corregir el efecto alométrico y se retuvieron los residuales de cada regresión utilizando la función "*phyl.resid*" del paquete phytools para R (Revell, 2012). La filogenia que se utilizó fue la generada por Poe *et al.* (2017), específicamente el

árbol de máxima credibilidad (MCC), el cual fue podado para cada una de las especies utilizadas en el presente trabajo (Fig. 3).

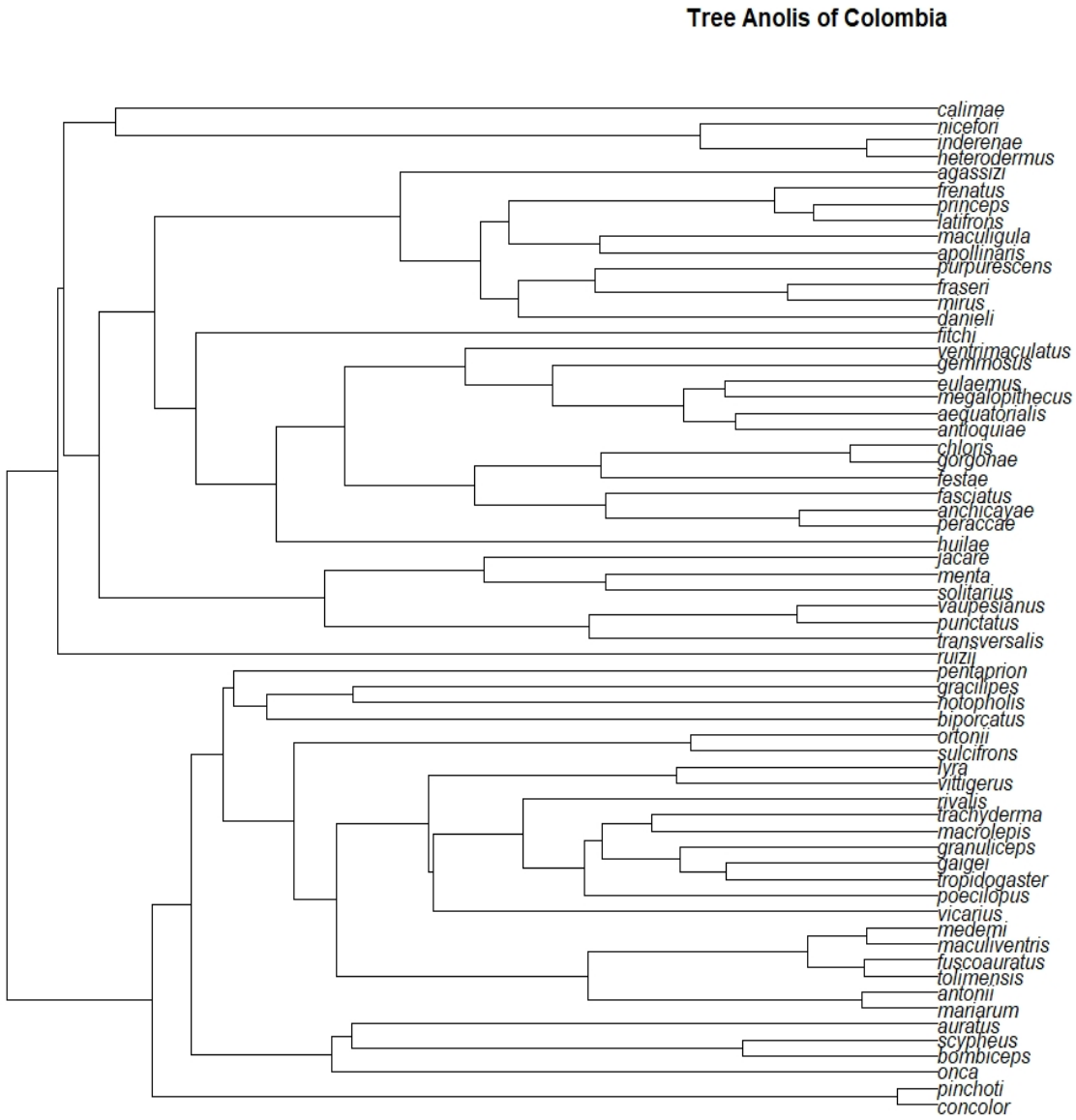


Figura 3. Árbol podado de especies de *Anolis* de Colombia, de la filogenia generada por Poe *et al.* (2017).

Se procedió a realizar un análisis de componentes principales (ACP) tanto para los residuales con y sin corrección filogenética por separado, esto con el fin de estimar la influencia de la filogenia en el conjunto de datos.

Una vez hecho esto, se realizó un análisis de función discriminante (AFD) siendo los morfotipos definidos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) los grupos a priori para dicho análisis, sumando tres categorías adicionales para las especies que se distribuyen en las islas de Gorgona, Malpelo y San Andrés y Providencia. Se evaluaron las diferencias por medio de las funciones discriminantes significativas y la puntuación de cada morfotipo para cada una de esas funciones.

Para estimar si las especies filogenéticamente cercanas eran más parecidas morfológicamente a lo esperado por azar, se calculó la señal filogenética para cada una de las variable; para esto se utilizó el estadístico *K* de Blomberg (2003), el cual se interpreta de la siguiente manera: a) cuando *K* toma valores <1 indica que las especies se parecen menos a lo esperado por un modelo de Movimiento Browniano (BM), lo cual indica baja señal filogenética; b) cuando *K* toma valores >1 indican una similitud mayor a lo esperado por azar, refiriéndose a esto como alta señal filogenética.

Diferencias morfológicas entre manos y pies

Se calcularon las distancias euclidianas entre los rasgos de manos y pies para así poder tener una estimación de cuáles especies difieren más en la morfología de sus extremidades. Se realizó un ANOVA unifactorial para cada especie, para determinar qué variables difieren más en la mano y el pie, y cómo se relacionan con el uso del microhábitat de las especies.

Evolución de rasgos morfológicos y asociación morfológica

Comparamos la evolución de los rasgos bajo tres modelos evolutivos Movimiento Browniano (BM), Selección Estabilizadora bajo el modelo de Ornstein-Uhlenbeck (OU) y Explosión Temprana (EB) y utilizamos los valores del criterio de información de Akaike corregido (AICc) generados por la función *fitContinuous* del paquete GEIGER para R (Harmon *et al.* 2008) para la selección del modelo. Para esto se calcula la diferencia en los valores de información de Akaike (ΔAICc) entre el modelo óptimo y cada modelo alternativo (valores de AICc). Los valores de ΔAICc inferiores a 4 sugieren un apoyo sustancial para el modelo alternativo, valores de 5 a 7 indican que la alternativa está considerablemente menos respaldada, y valores superiores a 10 que indican que la alternativa es muy poco probable (Burnham & Anderson, 2002). También calculamos los pesos AICc (ω), que indican las probabilidades relativas de modelos alternativos.

Para evaluar si existe correlación morfológica se realizaron mínimos cuadrados filogenéticos generalizados (PGLS) combinando cada uno de los rasgos de la garra con cada uno de los rasgos de la almohadilla adhesivas. Para probar los patrones de asociación morfológica asumimos tres modelos evolutivos: Movimiento Browniano (BM), Selección Estabilizadora bajo el modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU) y Explosión Temprana (EB). Para esto utilizamos la función *phylolm* del paquete phylolm para R (Ho & Ane, 2014) y calculamos el R2 para cada modelo utilizando el paquete rr2 para R (Ives, 2018), ya que este permite estimar la varianza explicada entre variables, incluyendo al mismo tiempo la influencia de la filogenia en los datos (Ives & Daijiang, 2018). La prueba y escogencia del mejor escenario para describir la evolución morfológica se determinó por medio de la diferencia entre los valores de información de Akaike (ΔAICc) de cada modelo, esto con el fin de comprender qué patrón evolutivo explica mejor la variación morfológica de estos rasgos.

Comparación entre morfotipos continentales y ecomorfos del Caribe

Los datos para la comparación corresponden a la curvatura de la garra y a los residuales obtenidos de las regresiones de la longitud rostro cloaca contra las variables de la altura de la garra, longitud de la garra, ancho de la almohadilla y número de lamelas subdigitales. Los

datos para las especies del Caribe se tomaron de Yuan *et al.* (2019). Las diferencias morfológicas entre morfotipos y ecomorfos se analizaron teniendo en cuenta un marco filogenético usando el árbol de MCC generado por Poe *et al.* (2017), el cual fue podado para las especies de interés. Se realizó un AFD utilizando como grupos *a priori* los morfotipos de *Anolis* de Colombia y los ecomorfos de las Antillas Mayores.

RESULTADOS

En total se analizaron 499 individuos machos correspondientes a 63 de 78 especies que se encuentran distribuidas en Colombia (Uetz *et al*. 2020). Se incluyeron especies de comunidades isleñas las cuales muestran características morfológicas particulares, que permitieron proponer tres morfotipos adicionales a los propuestos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016).

Clasificación de anolinos en los morfotipos de Colombia

Inicialmente se reanalizó la asignación de los morfotipos para las especies que ya contaban con esta clasificación. Para esto se estimó la tasa de error con base en las medidas (LRC, LT, LB, LP, NL, ANC, ALC, LAC, NL) tomadas por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016). De este análisis se obtuvo un porcentaje de error del 0.71%, es decir, que no existen diferencias significativas en cuanto a las medidas realizadas entre los ejemplares analizados, razón por la cual, incluimos las medidas de este conjunto de rasgos de las especies no clasificadas a las especies clasificadas por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016).

Debido a que se analizaron 63 especies de las cuales nueve especies no fueron clasificadas por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), se estimó nuevamente la asignación de los morfotipos para todas las especies incluidas en este trabajo. De estas, un grupo de cinco especies correspondieron a algunos de los morfotipos ya establecidos, pero para el otro grupo de cuatro especies, se proponen nuevos morfotipos no descritos antes para Colombia. Entonces, en el primer grupo con base en el análisis de división jerárquico se asignaron *Anolis festae* al MT1, *A. gorgonae* al MT3, *A. gemmosus* al MT5, *A. inderene* al MT4 y *A. jacare* al MT8 (Fig. 4). Esta asignación fue soportada por el AFD (Fig. 5). El segundo grupo de especies se encontraron distribuidas en las islas colombianas de Malpelo, Gorgona, San Andrés y Providencia, y se ubicaron en grupos separados en el análisis jerárquico (excepto *A. gorgonae*), es decir, no correspondieron a ningún morfotipo ya establecido para Colombia (Fig. 4), razón por la cual se asignaron en morfotipos diferentes y fueron soportados por el AFD (Fig. 5). Por lo tanto, *A. concolor* y *A. pinchoti* se asignaron al MT11, *A. medemi* al MT12 y *A. agassizi* al MT 13. Finalmente, el AFD soportó estas categorías definidas *a priori* para estas especies (Tabla 2).

Análisis de la garra y la almohadilla en los *Anolis* de Colombia

Encontramos que todos los rasgos se correlacionaron con el tamaño del cuerpo a excepción de la curvatura de la garra de mano [PIC: $F_{1,61} = 0.989$, $R2 = 0.015$, $P = 0.324$, pendiente = 0.14, IC 95% (-0.10, 0.37)] y pie [PIC: $F_{1,62} = 3.55$, $R2 = 0.039$, $P = 0.064$, pendiente = 0.25, IC 95% (-0.02, 0.45)]. Por lo tanto, corregimos todos los rasgos, excepto la curvatura de la garra para ambas extremidades, con el tamaño del cuerpo.

Las garras y las almohadillas fueron analizadas con base en los rasgos establecidos en la metodología, como altura, largo y curvatura de la garra; y ancho, largo, área y número de lamelas de la almohadilla (Anexo 1). Inicialmente se analizó si el conjunto de rasgos estaba o no influenciado por la historia filogenética. Seguidamente, se analizó si los rasgos de las garras y almohadillas variaban entre manos y pies en las diferentes especies para determinar

si debían considerarse por separados o en conjunto. Finalmente, se analizaron las variaciones de las garras y almohadillas respecto a los morfotipos establecidos.

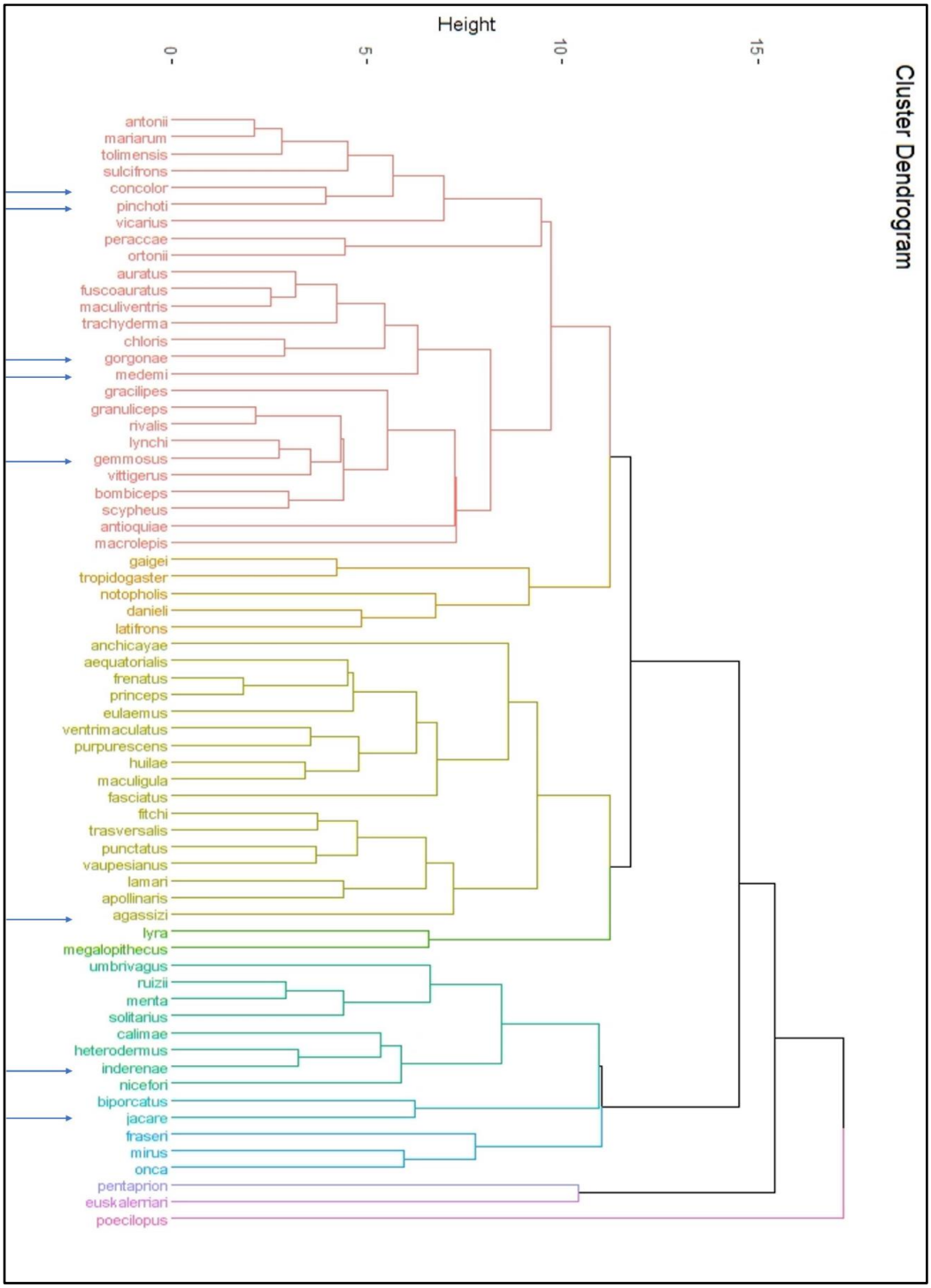


Figura 4. Las flechas señalan las especies que se encontraban sin clasificar. Los colores representan la similitud morfológica encontrada en las diferentes especies por el análisis de clusters.

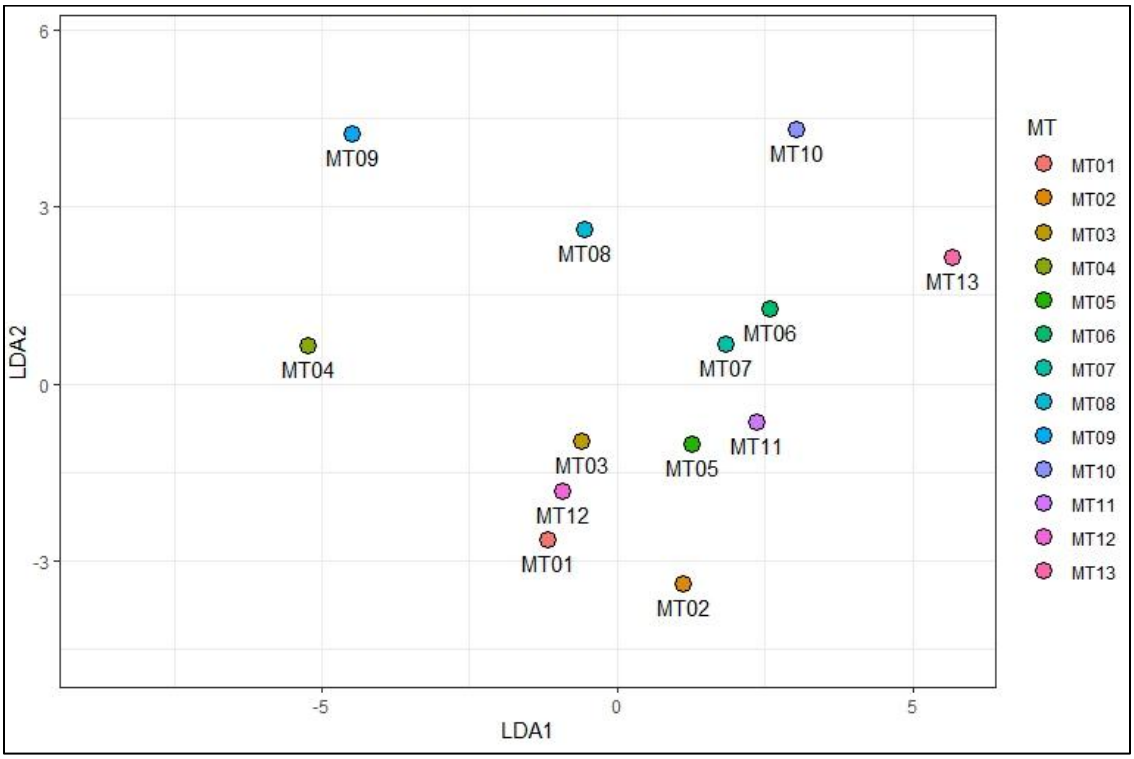


Figura 5. Ubicación de los morfotipos de acuerdo con las puntuaciones en las primeras dos funciones discriminantes.

Tabla 2. Clasificación en morfotipos

		Medidas									
Especie	**N**	**LRC**	**LC**	**LB**	**LP**	**LT**	**ANC**	**ALC**	**LAC**	**NL**	**MT**
A. agassizi	2	81.6	150.3	38.2	62.9	36.5	11.5	10.1	22.2	34.5	MT13
A. concolor	15	62.5	106	25.4	48	24.7	9.2	7.4	18.2	22.8	MT11
A. festae	2	41.9	-	15.3	22.7	17.5	6.1	4.4	13.2	17	MT1
A. gemmosus	2	55.1	109.1	23.5	47.6	23.1	8	6.4	15.2	17.6	MT5
A. gorgonae	5	53.9	104.8	23.8	36.1	23	7.2	5.8	14.6	17.2	MT3
A. inderene	1	93.6	144.2	32.7	45.5	41.6	13.8	12.6	27.9	27	MT4
A. jacare	1	69.22	170.9	24.1	40.1	27.09	10.9	8.9	22.4	23	MT8
A. medemi	5	48.6	88.7	18.8	35.8	20	6.3	5.1	12.9	15	MT12
A. pinchoti	7	47.6	79.8	20.1	35.7	19.9	6.8	5.5	14.4	20.6	MT11

LRC: Longitud rostro-cloaca; **LC:** Longitud de la cola; **LB:** Longitud del brazo; **LP:** Longitud del pie; **LT:** Longitud del tronco; **ANC:** Ancho de cabeza; **ALC:** Altura de la cabeza; **LAC:** Largo de la cabeza; **NL:** Número de lamelas; **MT:** Morfotipo. **N**: número de especímenes; **MT**: Morfotipo.

Variación filogenética en los rasgos de manos y patas

Se comparó la variación de los rasgos de la garra y la almohadilla, de manos y pies en conjunto, sin eliminar y eliminando el efecto de la filogenia. Se encontró, que al eliminar el efecto de la filogenia, el porcentaje que explica los primeros componentes fue mayor que para los datos bajo el efecto de la filogenia (Tabla 3). En las dos condiciones, el peso de las variables de la almohadilla fue mayor que el peso de las variables de la garra (Tabla 3).

Tabla 3. Puntuaciones de los tres primeros componentes principales del ACP con y sin corrección filogenética

Rasgo	**PC1**		**PC2**		**PC3**	
	Sin corrección	Con corrección	Sin corrección	Con corrección	Sin corrección	Con corrección
Número de lamelas mano	**0.32791450**	**0.32061883**	-0.1620917	-0.1989460	-0.0221111	-0.0100841
Número de lamelas pata	**0.30872878**	**0.32660385**	-0.0580058	-0.1147439	0.06852193	0.03424458
Longitud de almohadilla mano	**0.33672398**	**0.33279351**	0.11046236	0.08889779	-0.2239758	-0.2165387
Longitud de almohadilla pata	0.26866504	0.26143757	**0.30474156**	0.22894645	-0.2338140	-0.2898188
Ancho de almohadilla mano	**0.36585979**	**0.36467379**	-0.1172825	-0.0931853	-0.0414515	0.00573307
Ancho de almohadilla pata	**0.36268168**	**0.36626240**	-0.0671168	-0.0829219	0.02209661	0.04805136
Área de almohadilla mano	**0.35445951**	**0.36070572**	0.03056744	0.02319812	-0.2123553	-0.1898912
Área de almohadilla pata	**0.34234991**	**0.35313864**	0.17339678	0.10290695	0.15804421	-0.1973727
Altura de la garra mano	0.08398764	0.10957491	**0.33896048**	**0.44299467**	0.27413015	0.23674890
Altura de la garra pata	0.14638724	0.13214924	**0.30317226**	**0.38375556**	**0.40779363**	**0.36456321**
Longitud de la garra mano	-0.0798008	-0.0497682	**0.54735187**	**0.49571061**	0.10449842	-0.0322979
Longitud de la garra pata	-0.0258452	-0.0084369	**0.49012581**	**0.48923343**	0.10053990	0.00374792
Curvatura de la garra mano	0.16105879	0.16019438	-0.1980801	-0.0550307	**0.58095488**	**0.61357720**
Curvatura de la garra pata	0.20469257	0.17832923	-0.1736974	-0.1691984	**0.46660760**	**0.47328062**
Varianza acumulada	42.7%	47.4%	60.9%	69.6%	72.1%	81.2%

En negrilla las variables con mayor puntuación para cada componente (>0.3)

Al analizar los rasgos sin corregir el efecto de la filogenia, los tres primeros componentes del ACP representaron el 72% de la varianza explicada (Tabla 3). El primer componente (eje *x* de la Fig. 6) explica el 42.7% de la variación existente en los rasgos analizados, encontrando que las variables con más peso en este componente son las que corresponden a los rasgos de la almohadilla, con excepción de la longitud de la almohadilla de la pata (Tabla 3, Fig. 7A). El segundo componente (eje *y* de la Fig. 6) explica el 18.2% de la variación existente en los rasgos analizados, encontrando mayor variación en la longitud y la altura de la garra de ambas extremidades junto con la longitud de la almohadilla de la pata (Tabla 3, Fig. 7B). El tercer componente explica el 11.2% de la variación existente en los rasgos, de las cuales las

variables con mayor peso fueron la curvatura de la garra de ambas extremidades y la altura de la garra de la pata (Fig. 7C).

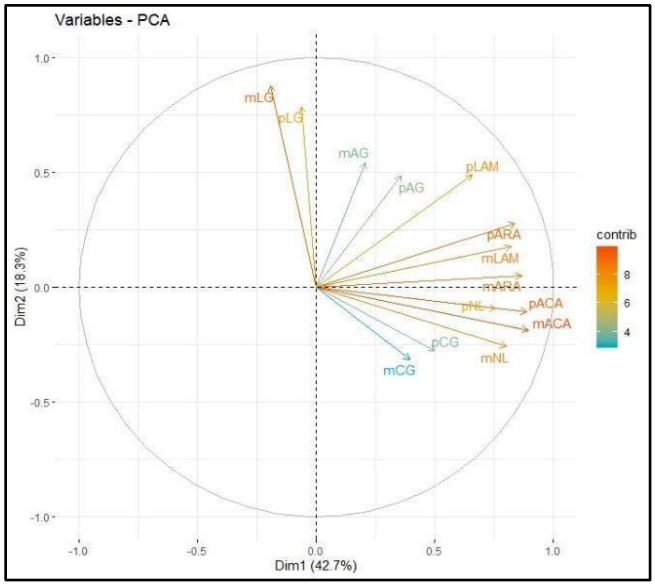


Figura 6. Representación de las variables para los PC1 y PC2 sin corrección filogenética. **mAG:** Altura de la garra de la mano; **mLG:** Longitud de la garra de la mano; **mCG:** Curvatura de la garra de la mano; **mNL:** Número de lamelas de la mano; **mACA:** Ancho de la almohadilla de la mano; **mLAM:** Longitud de la almohadilla de la mano; **mARA:** Área de la almohadilla de la mano; **pAG:** Altura de la garra del pie; **pLG:** Longitud de la garra del pie; **pCG:** Curvatura de la garra del pie; **pNL:** Número de lamelas del pie; **pACA:** Ancho de la almohadilla del pie; **pLAM:** Longitud de la almohadilla del pie; **pARA:** Área de la almohadilla del pie.

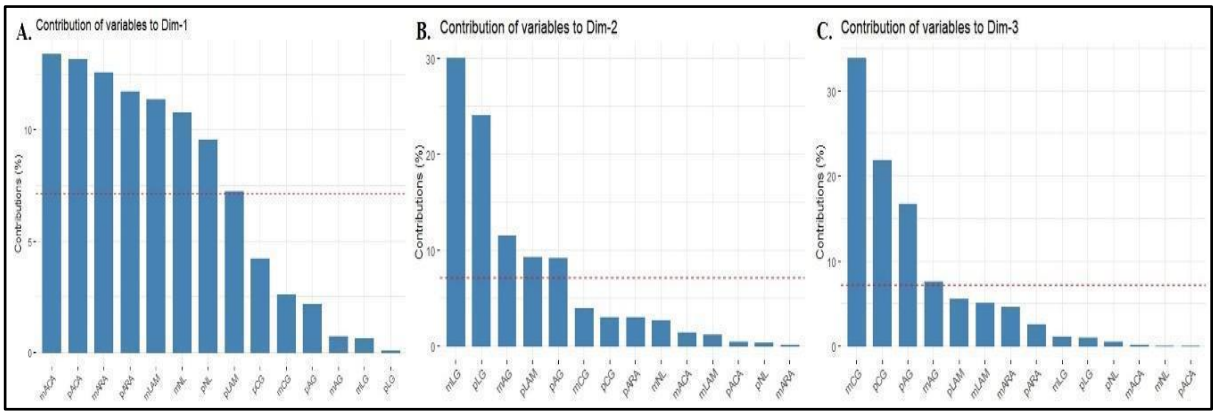


Figura 7. Contribución de variables para cada componente principal (**A**. PC1; **B**. PC2; **C.** PC3) del ACP sin corrección filogenética. **mAG:** Altura de la garra de la mano; **mLG:** Longitud de la garra de la mano; **mCG:** Curvatura de la garra de la mano; **mNL:** Número de lamelas de la mano; **mACA:** Ancho de la almohadilla de la mano; **mLAM:** Longitud de la almohadilla de la mano; **mARA:** Área de la almohadilla de la mano; **pAG:** Altura de la garra del pie; **pLG:** Longitud de la garra del pie; **pCG:** Curvatura de la garra del pie; **pNL:** Número de lamelas del pie; **pACA:** Ancho de la almohadilla del pie; **pLAM:** Longitud de la almohadilla del pie; **pARA:** Área de la almohadilla del pie.

Al analizar los rasgos con corrección filogenética, los tres primeros componentes del ACP representaron el 81.2% de la varianza (Tabla 3). El primer componente (eje *x* de la Fig. 8) explica el 47.4% de la variación existente en los rasgos analizados, encontrando que las variables con más peso en este componente son las que corresponden a los rasgos de la

almohadilla, con excepción de la longitud de la almohadilla de la pata (Tabla 3, Fig. 8). El segundo componente (Fig. 8) explica el 22.2% de la variación existente en los rasgos analizados, encontrando mayor variación en la longitud y la altura de la garra de ambas extremidades (Tabla 3, Fig. 9). El tercer componente explica el 11.6% de la variación existente en los rasgos, de las cuales las variables con mayor peso fueron la curvatura de la garra de ambas extremidades, la altura de la garra de la pata y la longitud de la almohadilla de la pata (Fig. 8 & 9).

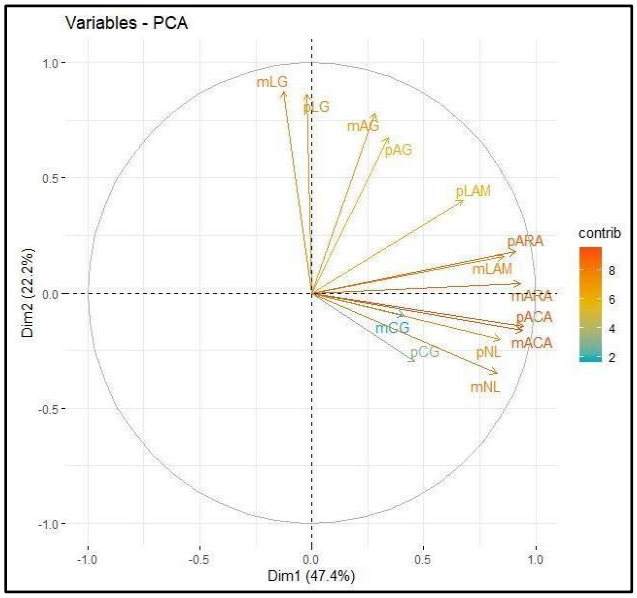


Figura 8. Representación de las variables para los PC1 y PC2 con corrección filogenética. **mAG:** Altura de la garra de la mano; **mLG:** Longitud de la garra de la mano; **mCG:** Curvatura de la garra de la mano; **mNL:** Número de lamelas de la mano; **mACA:** Ancho de la almohadilla de la mano; **mLAM:** Longitud de la almohadilla de la mano; **mARA:** Área de la almohadilla de la mano; **pAG:** Altura de la garra del pie; **pLG:** Longitud de la garra del pie; **pCG:** Curvatura de la garra del pie; **pNL:** Número de lamelas del pie; **pACA:** Ancho de la almohadilla del pie; **pLAM:** Longitud de la almohadilla del pie; **pARA:** Área de la almohadilla del pie.

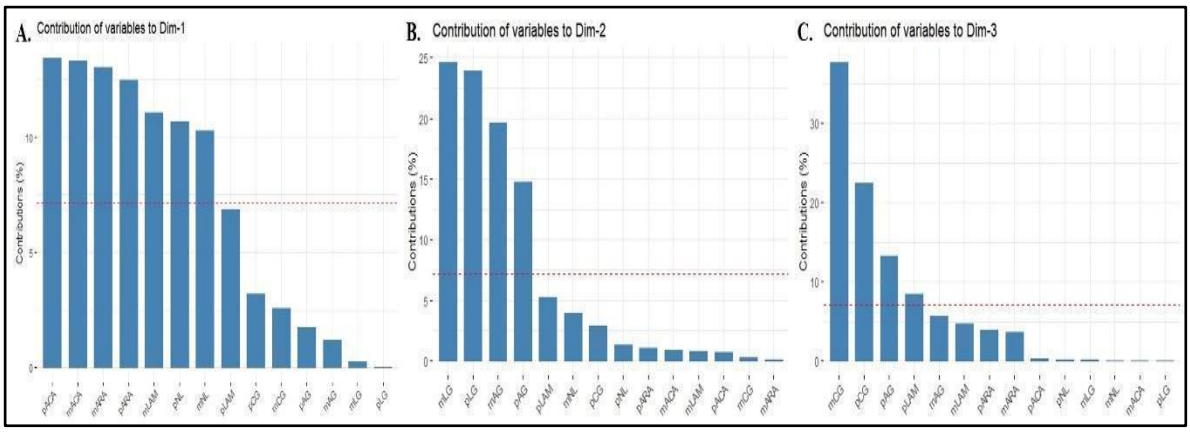


Figura 9. Contribución de variables para cada componente principal (**A**. PC1; **B**. PC2; **C.** PC3) del ACP con corrección filogenética. **mAG:** Altura de la garra de la mano; **mLG:** Longitud de la garra de la mano; **mCG:** Curvatura de la garra de la mano; **mNL:** Número de lamelas de la mano; **mACA:** Ancho de la almohadilla de la mano; **mLAM:** Longitud de la almohadilla de la mano; **mARA:** Área de la almohadilla de la mano; **pAG:** Altura de la garra del pie; **pLG:** Longitud de la garra del pie; **pCG:** Curvatura de la garra del pie; **pNL:** Número de lamelas del pie; **pACA:** Ancho de la almohadilla del pie; **pLAM:** Longitud de la almohadilla del pie; **pARA:** Área de la almohadilla del pie.

Variables de la almohadilla y la garra en la clasificación de especies en los morfotipos de Colombia

Para describir la morfología de la garra y la almohadilla de cada uno de los morfotipos y comprender qué rasgos son significativamente diferentes entre ellos se realizaron cuatro AFD independientemente, en el primero se utilizaron únicamente las variables de manos y/o patas que obtuvieron las mayores puntuaciones en el PCA con corrección filogenética, en el cual solo el 55.5% de las especies se asignaron correctamente en su morfotipo correspondiente. El segundo AFD se realizó con todas las variables de la mano, en este solo el 46% de las especies se asignaron correctamente. El tercer AFD se realizó con todas las variables de la pata y el cuarto AFD con todas las variables de mano y pata en conjunto, para los cuales los porcentajes de asignación de especies correctas fueron de 58.7% y 74.6% respectivamente.

Con el AFD en el cual se utilizaron todas las variables de ambas extremidades, se encontró que los morfotipos fueron significativamente diferentes sobre la base de su puntuación en las dos primeras funciones discriminantes (FD1 ΛWilks = 0.004, $p < 0.001$ - FD2 ΛWilks = 0.032, $p = 0.04$ - FD3 ΛWilks = 0.12, $p = 0.5$) (Fig. 10; Tabla 4). Las tres primeras funciones contabilizaron el 78.52% de la variación y las variables que más contribuyen a la significancia de las funciones son el número de lamelas de la mano, el área de la almohadilla de la mano y el número de lamelas de la pata. Se utilizaron todas las variables ya que no se encontró redundancia entre ellas en el AFD a pesar de que en el ACP, visualmente, pareciera existir variables redundantes.

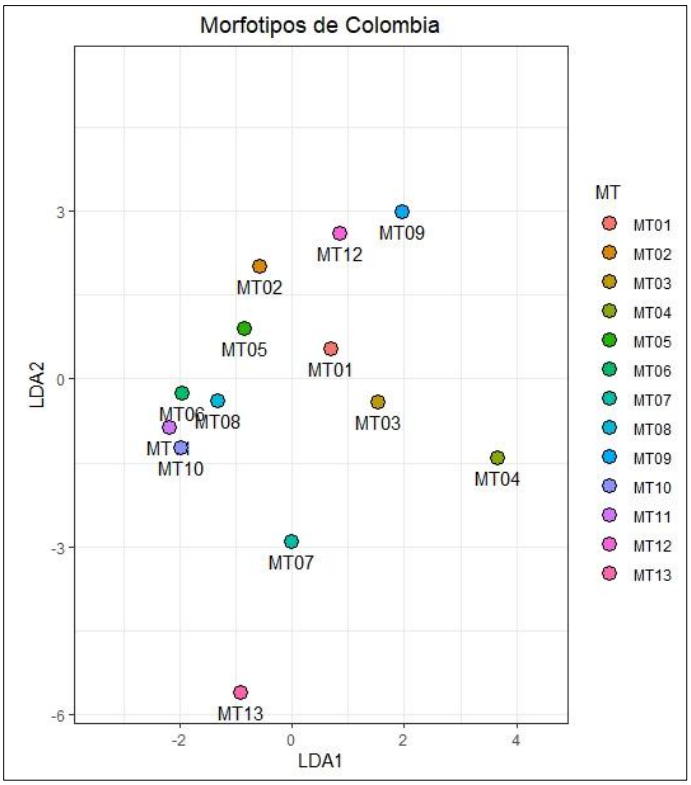


Figura 10. Ubicación de los morfotipos de acuerdo con las puntuaciones en las primeras dos funciones discriminantes.

Los morfotipos fueron diferentes en el número de lamelas de mano y pata (F = 7.937, p < 0.001; F = 7.861, P < 0.001, respectivamente). Los morfotipos con menor número de lamelas fueron aquellos que presentan hábitos ecológicos terrestres y semiarborícolas: MT1, MT2, MT12, MT5, MT6, MT3 y MT9, seguido por las especies del MT8. Por el contrario, los morfotipos con mayor número de lamelas fueron aquellos con hábitos arborícolas y saxícolas: MT11, MT10, MT7 y MT4.

Tabla 4. Puntuaciones por variable de las tres primeras funciones discriminantes

Variables	DF1	DF2	DF3
Número de lamelas mano	**2.9503935**	0.5923436	**-3.49818628**
Número de lamelas pata	**-2.6208393**	1.6469732	**3.24086797**
Longitud de almohadilla mano	**-2.3347297**	1.2300491	**2.41274021**
Longitud de almohadilla pata	-0.7069384	-0.2601800	**-2.51062014**
Ancho de almohadilla mano	-1.5733916	**2.2664984**	1.60105252
Ancho de almohadilla pata	1.8790653	**-1.3823689**	1.43948280
Área de almohadilla mano	1.7302774	**-3.5848890**	1.01093320
Área de almohadilla pata	-0.2671651	1.2914780	**-3.88759512**
Altura de la garra mano	-0.7176046	**2.2638821**	-1.39697355
Altura de la garra pata	0.4939379	**-2.0974521**	0.30111142
Longitud de la garra mano	-0.4707154	0.3545655	-0.49241991
Longitud de la garra pata	-1.0938959	-0.6665794	1.67705350
Curvatura de la garra mano	-0.4195889	-0.4336545	0.02938865
Curvatura de la garra pata	-0.1975114	0.3040488	-0.73441319

Nota. En negrilla los puntajes de las variables con las puntuaciones más altas para cada función discriminante

Así mismo, los morfotipos mostraron diferencias en el ancho, largo y área total de la almohadilla. En cuanto al ancho de la almohadilla de las manos y las patas (F = 3.401, p = 0.005; F = 2.822, p = 0.015, respectivamente), las especies terrestres y semiarborícolas de los morfotipos MT1, MT2, MT5, MT6, MT9 y MT12 mostraron los valores más bajos para el ancho de la almohadilla. Por el contrario, los morfotipos arborícolas: MT3, MT4, MT7, MT8, MT10, MT11 y MT13 mostraron los valores más altos para el ancho de la almohadilla. Respecto a la longitud de la almohadilla de mano y pata (F = 2.079, p = 0.063; F = 5.856; p < 0.001, respectivamente) fue mayor para el morfotipos saxícola y los que se encuentran en el tronco de los árboles y el dosel, estos fueron: MT6, MT8, MT10, MT11 y MT13. En cambio, los morfotipos terrestres y algunos semiarborícolas: MT1, MT2, MT3, MT4, MT5 y MT7 mostraron longitudes de almohadilla más cortas. Finalmente, el área de la almohadilla de mano y pie (F = 2.406, p = 0.034; F = 1.972, p = 0.078, respectivamente) fue mayor para

los morfotipos arborícolas: MT4, MT6, MT8, MT10, MT11 y el morfotipo saxícola MT13. Por el contrario, los morfotipos terrestres: MT1, MT2, MT3, MT5, MT7, MT9 y MT12 evidenciaron los valores más bajos para el área de la almohadilla (Fig. 11).

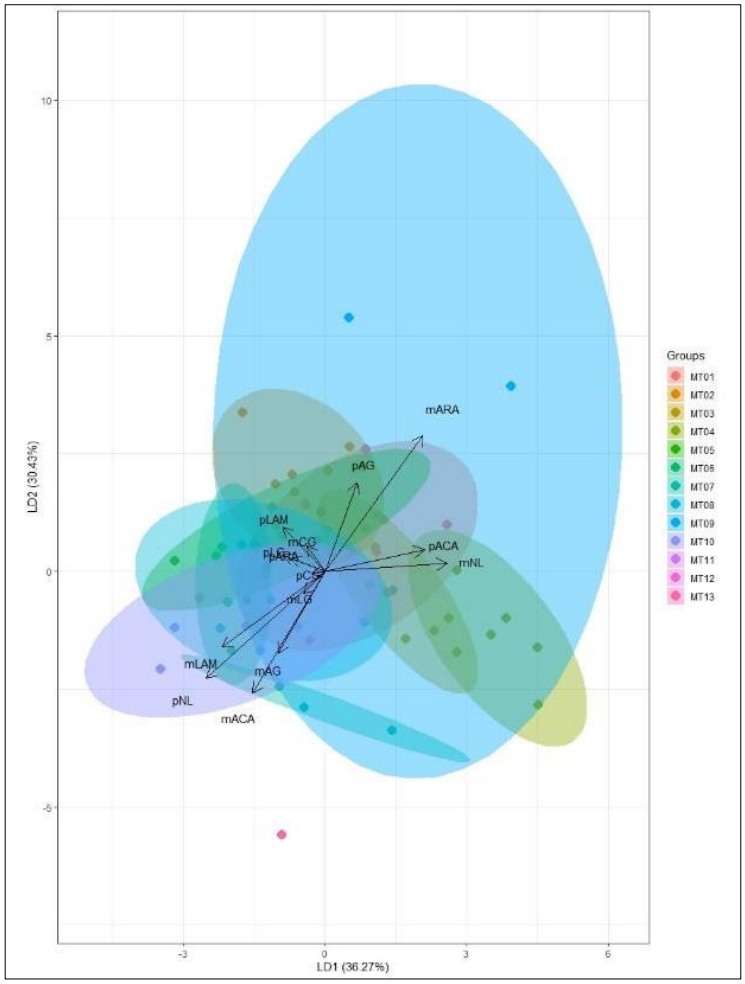


Figura 11. Variables y ubicación de morfotipos por las puntuaciones de las primeras dos funciones discriminantes. **mAG:** Altura de la garra de la mano; **mLG:** Longitud de la garra de la mano; **mCG:** Curvatura de la garra de la mano; **mNL:** Número de lamelas de la mano; **mACA:** Ancho de la almohadilla de la mano; **mLAM:** Longitud de la almohadilla de la mano; **mARA:** Área de la almohadilla de la mano; **pAG:** Altura de la garra del pie; **pLG:** Longitud de la garra del pie; **pCG:** Curvatura de la garra del pie; **pNL:** Número de lamelas del pie; **pACA:** Ancho de la almohadilla del pie; **pLAM:** Longitud de la almohadilla del pie; **pARA:** Área de la almohadilla del pie.

Los morfotipos mostraron variación morfológica para algunos rasgos de la garra, sin embargo, esta variación morfológica se presentó en una escala menor que la encontrada en la almohadilla (Fig. 11 y 12). La altura de la garra (F = 1.893, p = 0.091; F = 1.527, p = 0.181) fue notablemente mayor para las especies de los morfotipos que tienen hábitos saxícolas y que se encuentran en el dosel y el tronco de los árboles, estos fueron MT6, MT8, MT10, MT11 y MT13; mientras que las especies con menor altura de la garra fueron las pertenecientes a los morfotipos que presentan hábitos terrestres y semiarborícolas MT1, MT2, MT3, MT4, MT9 y MT12; sin embargo, las especies de MT7 que son comunes en el dosel de los árboles, también mostraron valores relativamente bajos para la altura de la garra. La longitud de la garra de mano y pata (F = 6.309, $p < 0.001$; F = 6.993, $p < 0.001$) fue mayor

en las especies que se encuentran sobre el suelo y en los troncos de los árboles, estos fueron MT2, MT5, MT6, MT8, MT9 y MT12. Por el contrario, los morfotipos con las garras más cortas fueron las especies de los morfotipos MT1, MT3, MT4, MT7, MT10 y MT13, las cuales exhiben hábitos arborícolas y semiarborícolas, a excepción de MT13, que presenta hábitos saxícolas. Por último, la curvatura de la garra de mano y pie (F = 1.01, p = 0.445; F = 1.906, p = 0.08, respectivamente) fue mayor para las especies con hábitos arborícolas, MT3, MT6, MT7, MT10, MT11 y el morfotipo saxícola MT13 (Fig. 11).

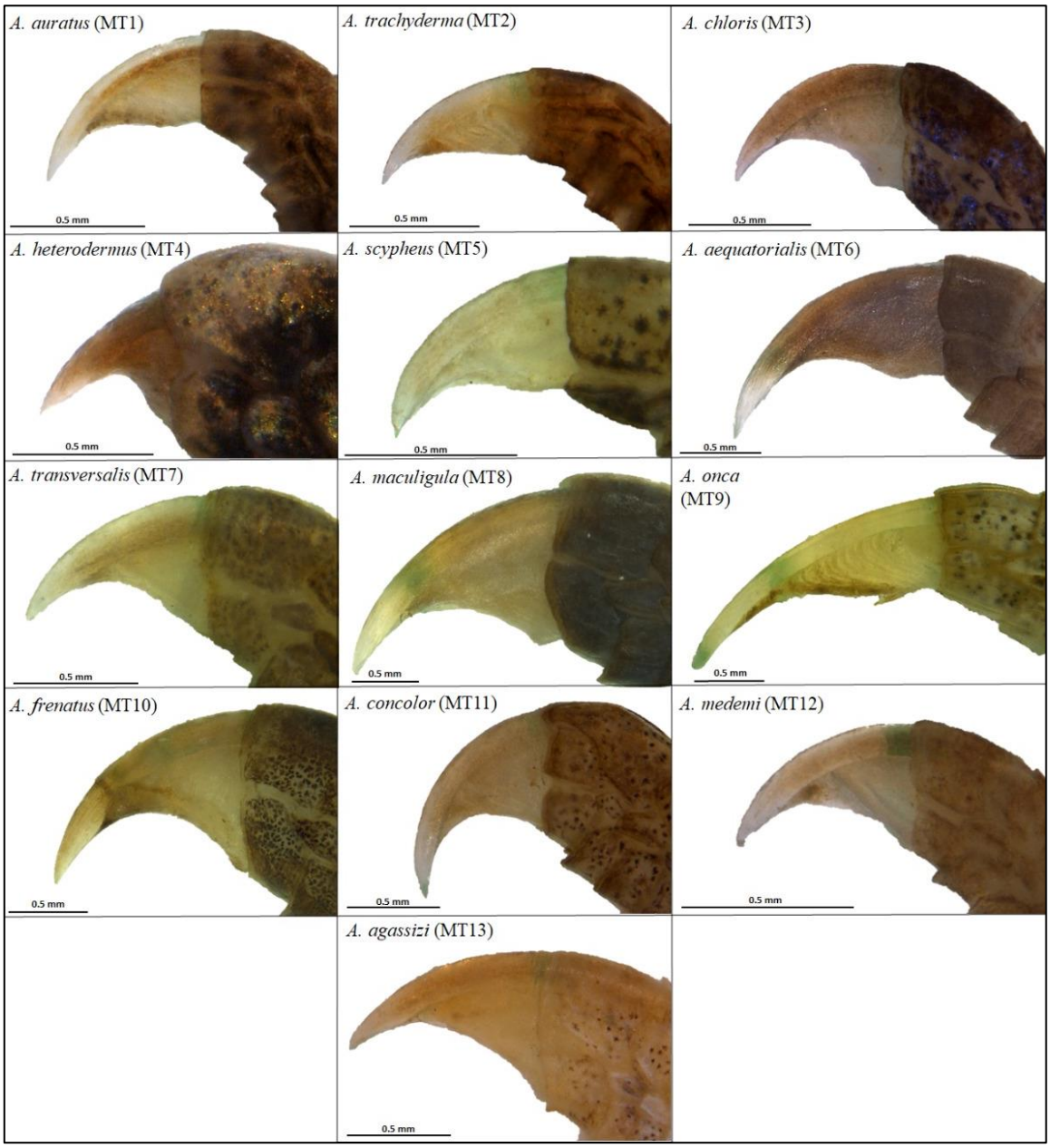


Figura 12. Fotografías representativas de las garras de los morfotipos de *Anolis* de Colombia.

Los rasgos morfológicos de la garra y la almohadilla soportan la asignación de 47 de las 62 especies en los morfotipos propuestos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), con base al AFD (Tabla 5). En los morfotipos MT4 y MT7 la coincidencia fue del 100% con las especies analizadas por estos mismos autores (Tabla 5). Sin embargo, las nuevas especies adicionadas en este trabajo fueron reasignadas a nuevos morfotipos con base en estos datos de la garra y la almohadilla; entonces, estas especies que inicialmente fueron asignadas a morfotipos propuestos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), con base en los rasgos de la garra y la almohadilla cambiaron a otro morfotipo, de esta forma, *A. festae* categorizada en MT1 cambió a MT3, *A. gemmosus* cambio de MT5 a MT6 y *A. medemi* cambió de MT12 a MT2. Además, en 15 especies que fueron analizadas por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) y también en este trabajo, no se encontró un 100% de correspondencia, por lo tanto, con base en los rasgos de la almohadilla y la garra se reasignaron a otro morfotipo; de este modo, *A. anchicayae* y *A. chloris* del MT3 cambiaron a MT1; *A. huilae* de MT8 se asignó a MT1; *A. biporcatus* de MT8 y *A. eulaemus* de MT10 se reasignaron al MT6; *A. fraseri* de MT9 cambió a MT3; *A. fitchi* y *A. fasciatus* de MT6, cambiaron a MT10; *A. lyra* y *A. rivalis* de MT5, cambiaron a MT2; finalmente, *A. gaigei* (MT2), *A. vicarius* (MT2), *A. tropidogaster* (MT2) y *A. ventrimaculatus* (MT6) cambiaron a MT5.

Tabla 5. Agrupación de especies a los morfotipos

Grupo	Especies asignadas por morfotipo
MT1	7/8
MT2	5/8
MT3	4/6
MT4	**6/6**
MT5	4/7
MT6	3/6
MT7	**3/3**
MT8	5/6
MT9	2/3
MT10	4/5
MT11	**2/2**
MT12	1/1
MT13	**1/1**
Σ	47/62

Nota. En negrilla los morfotipos en los cuales se agrupan la totalidad de sus especies

10.3Diferencias morfológicas de la mano y la pata entre especies

Los rasgos morfológicos de la mano y la pata presentaron variación morfológica en todas las especies de anolinos; las distancias euclidianas (dE^2) evidenciaron que todas las especies presentan variación en la morfología de sus extremidades (Tabla 6; Fig. 13), sin embargo, el ANOVA permitió identificar aquellas especies que presentaban variación significativa para al menos un rasgo (Tabla 7). En todos los morfotipos se observó al menos una especie que presentaba diferencias significativas entre la morfología de la mano y el pie para los rasgos analizados (Tabla 6, ver valores de *p*). De estos, el MT2 es el morfotipo con mayor número de especies en las que la mano y el pie presentaron mayor variación morfológica, cinco de ocho especies (Tabla 7). Seguido por el MT4 donde cuatro de seis especies mostraron diferencias significativas, el MT5 mostró diferencias en cuatro de cinco especies y el MT8 mostró diferencias en cuatro de seis especies analizadas (Tabla 7). Por el contrario, los morfotipos que exhibieron menor variación entre la morfología de la mano y el pie para los rasgos analizados fueron MT9 y MT10, con una especie que variaba significativamente en cada caso (Tabla 7).

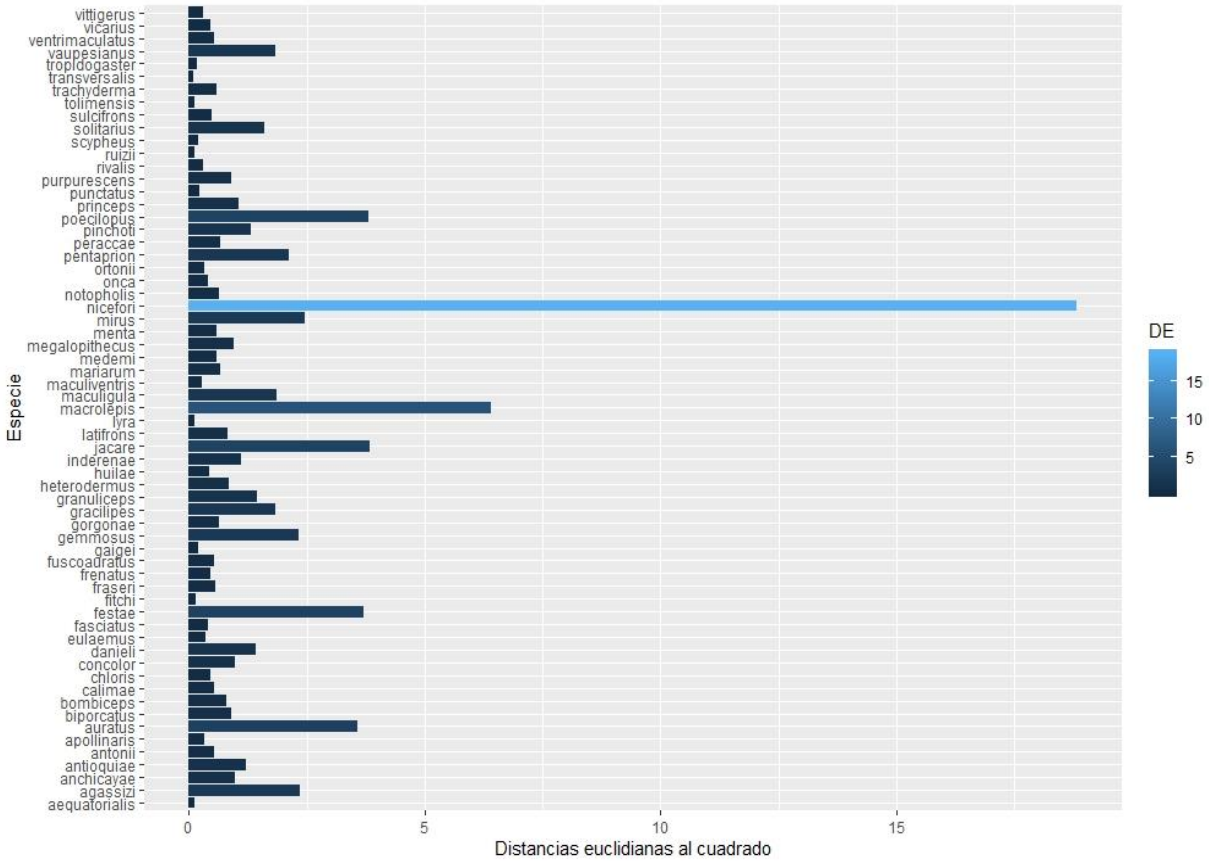


Figura 13. Diferencias morfológicas de manos y patas en especies de anolinos de Colombia.

Tabla 6. Diferencias entre variables de manos y patas por especies

Especie	dE^2	MT	Especie	dE^2	MT
A. antonii	0.548	MT1	*A. rivalis*	0.296	MT5
A. auratus	**3.569**	MT1	*A. scypheus*	0.204	MT5
A. festae	**3.7**	MT1	*A. vittigerus*	0.3	MT5
A. fuscoauratus	0.543	MT1	*A. aequatorialis*	0.115	MT6
A. maculiventris	0.287	MT1	*A. danieli*	**1.416**	MT6
A. mariarum	0.663	MT1	*A. fasciatus*	0.417	MT6
A. peraccae	0.66	MT1	*A. fitchi*	0.147	MT6
A. tolimensis	0.117	MT1	*A. megalopithecus*	0.96	MT6
A. gaigei	0.196	MT2	*A. ventrimaculatus*	0.549	MT6
A. gracilipes	**1.839**	MT2	*A. punctatus*	0.237	MT7
A. granuliceps	1.45	MT2	*A. transversalis*	0.094	MT7
A. macrolepis	**6.398**	MT2	*A. vaupesianus*	**1.843**	MT7
A. notopholis	0.643	MT2	*A. antioquiae*	**1.215**	MT8
A. trachyderma	0.577	MT2	*A. biporcatus*	0.903	MT8
A. tropidogaster	0.171	MT2	*A. huilae*	0.435	MT8
A. vicarius	0.448	MT2	*A. jacare*	**3.833**	MT8
A. anchicayae	0.977	MT3	*A. maculigula*	**1.851**	MT8
A. chloris	0.454	MT3	*A. purpurescens*	0.897	MT8
A. ortonii	0.323	MT8	*A. fraseri*	0.561	MT9
A. pentaprion	**2.118**	MT3	*A. mirus*	**2.455**	MT9
A. ruizii	0.123	MT3	*A. onca*	0.408	MT9
A. sulcifrons	0.494	MT3	*A. apollinaris*	0.322	MT10
A. calimae	0.54	MT4	*A. eulaemus*	0.357	MT10
A. heterodermus	0.843	MT4	*A. frenatus*	0.448	MT10
A. inderenae	**1.104**	MT4	*A. latifrons*	0.833	MT10
A. menta	0.586	MT4	*A. princeps*	**1.07**	MT10
A. nicefori	**18.829**	MT4	*A. agassizi*	**2.347**	MT13
A. solitarius	1.609	MT4	*A. concolor*	0.977	MT11
A. bombiceps	0.803	MT5	*A. pinchoti*	**1.323**	MT11
A. gemmosus	**2.341**	MT5	*A. gorgonae*	0.642	MT3
A. lyra	0.11	MT5	*A. medemi*	0.59	MT12
A. poecilopus	**3.797**	MT5			

Tabla 7. Variables que difieren significativamente entre manos y patas por especie

Especie	MT	NL	LAM	ACA	ARA	AG	LG	CG
A. auratus	MT1	**< 0.001**	**< 0.001**	> 0.5	**0.034**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. fuscoauratus	MT1	**0.003**	**< 0.001**	> 0.5	**0.024**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. mariarum	MT1	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.005**	**0.001**	> 0.5
A. granuliceps	MT2	> 0.5	**0.008**	> 0.5	**0.002**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. macrolepis	MT2	> 0.5	**< 0.001**	**0.04**	**0.015**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. notopholis	MT2	**0.022**	> 0.5	**0.032**	> 0.5	> 0.5	**0.016**	> 0.5
A. trachyderma	MT2	**0.047**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. tropidogaster	MT2	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.005**	> 0.5
A. anchicayae	MT3	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.006**	> 0.5	> 0.5
A. chloris	MT3	**0.005**	**0.024**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. ruizii	MT3	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.025**	> 0.5	> 0.5
A. calimae	MT4	**0.006**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. heterodermus	MT4	**< 0.001**	**< 0.001**	> 0.5	**0.02**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. menta	MT4	**0.01**	> 0.5	**0.011**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. nicefori	MT4	**0.006**	**0.048**	> 0.5	> 0.5	**0.009**	> 0.5	> 0.5
A. gemmosus	MT5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.004**	> 0.5	**0.041**
A. lyra	MT5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.018**	> 0.5
A. rivalis	MT5	> 0.5	**0.013**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.022**	> 0.5
A. vittigerus	MT5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**< 0.001**
A. aequatorialis	MT6	> 0.5	**0.02**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. megalopithecus	MT6	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.042**	**0.038**	> 0.5
A. ventrimaculatus	MT6	**0.028**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. punctatus	MT7	**0.002**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.017**	> 0.5	> 0.5
A. vaupesianus	MT7	> 0.5	> 0.5	**0.024**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. maculigula	MT8	> 0.5	**< 0.001**	> 0.5	**0.02**	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. ortonii	MT8	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	**0.029**	> 0.5
A. purpurescens	MT8	> 0.5	**0.036**	> 0.5	**0.011**	**0.029**	**0.041**	> 0.5
A. maculigula	MT8	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. mirus	MT9	**0.04**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. princeps	MT10	**0.019**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. concolor	MT11	**< 0.001**	**0.034**	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5	> 0.5
A. medemi	MT12	**0.017**	**0.009**	**< 0.001**	**< 0.001**	> 0.5	> 0.5	> 0.5

Nota: En negrilla se resaltan los valores de *p* significativos para cada especie

Un patrón interesante se observó en las islas Gorgona y archipiélago de San Andrés y Providencia donde se analizaron dos especies que hacen uso diferencial del microhábitat dentro de cada isla. En este caso, solo una de las especies exhibió diferencias significativas en la morfología de la mano y el pie, para la isla de Gorgona fue *A. medemi* y para el archipiélago de San Andrés y Providencia fue *A. concolor*. Adicionalmente, las diferencias de estas especies se concentraron principalmente en la almohadilla y no en la garra (Tabla 6). Este último patrón de variación, también fue observado en las especies continentales del morfotipo MT4. Por el contrario, las especies del MT5 mostraron mayor variación en la morfología de la garra (Tabla 6).

Evolución y correlación morfológica de la garra y la almohadilla adhesiva

Cada uno de los rasgos de la garra y la almohadilla se analizaron bajo tres escenarios evolutivos con el fin de tener una estimación de la tendencia que han seguido a lo largo de la historia filogenética del clado; estos fueron Movimiento Browniano (MB), selección estabilizadora (OU) y radiación temprana (EB) (Tabla 8). Seguidamente se realizaron correlaciones evolutivas entre los rasgos de la garra y la almohadilla adhesiva.

Los tres modelos analizados no mostraron diferencias significativas entre ellos ya que los valores de ΔAICc no fueron significativamente diferentes (>4) (Tabla 8), por lo cual las correlaciones evolutivas se corrieron bajo los tres modelos evolutivos (Tabla 9).

Todos los rasgos analizados presentaron tasas evolutivas diferentes. La curvatura de la garra de mano y pie presentaron las tasas evolutivas más altas (σ^2 = 27.32 y 26.33, respectivamente), seguidas por el número de lamelas de mano y pie (σ^2 = 20.02 y 19.64, respectivamente) (Tabla 8). Por el contrario, los rasgos con tasas evolutivas más bajos fueron la altura de la garra de mano y pie (σ^2 = 3.33 y 2.88, respectivamente) y la longitud de la garra de mano y pie (σ^2 = 5.00 y 6.66, respectivamente) (Tabla 8). Los rasgos restantes mostraron tasas evolutivas relativamente cercanas a un valor intermedio en este análisis ($\sigma^2 \approx 10$) (Tabla 8).

Las correlaciones evolutivas de los rasgos de la almohadilla y la garra se analizaron bajo los mismos modelos evolutivos que para los rasgos univariados, el modelo de Movimiento Browniano (MB), selección estabilizadora (OU) y radiación temprana (EB). Los valores de ΔAICc permitieron dar cuenta que el modelo que mejor explicó la interacción morfológica de la garra y la almohadilla fue el modelo de selección estabilizadora (Tabla 10).

Observamos que las especies arborícolas (MT3, MT4, MT6, MT7, MT8, MT10, MT11) y saxícolas (MT13) tienden a tener mayor número de lamelas, ancho, longitud y área de almohadilla, así mismo, exhiben mayor altura y curvatura de la garra. Por el contrario, las especies terrestres (MT1, MT2, MT5, MT9) tienden a tener un número de lamelas reducido y una reducción en las variables de la almohadilla en comparación con las especies arborícolas, así mismo, se encontró menos curvatura y mayor longitud de la garra para estas especies.

Tabla 8. Modelos evolutivos para cada variable

Rasgo	Modelo	σ^2	log(*L*)	ΔAICc	AICc weight
Número de lamelas mano	MB	20.02	-76.23	0.00	0.47
	OU	21.43	-75.45	0.64	0.34
	EB	19.00	-76.08	1.89	0.18
Número de lamelas pata	MB	19.64	-75.63	0.00	0.48
	OU	21.09	-74.94	0.83	0.32
	EB	18.65	-75.50	1.94	0.18
Longitud de almohadilla mano	MB	10.74	-56.63	0.00	0.51
	OU	11.59	-56.09	0.88	0.29
	EB	10.21	-56.53	2.07	0.19
Longitud de almohadilla pata	MB	9.43	-52.51	0.00	0.54
	OU	10.23	-52.44	1.49	0.25
	EB	8.97	-52.16	2.06	0.19
Ancho de almohadilla mano	MB	10.77	-56.71	0.00	0.53
	OU	11.67	-56.31	1.41	0.26
	EB	10.24	-56.63	2.04	0.19
Ancho de almohadilla pata	MB	11.01	-57.41	0.00	0.54
	OU	11.95	-57.05	1.50	0.25
	EB	10.48	-57.33	2.06	0.19
Área de almohadilla mano	MB	10.24	-55.13	0.00	0.51
	OU	11.05	-54.58	1.11	0.29
	EB	9.73	-55.02	1.99	0.19
Área de almohadilla pata	MB	10.89	-57.05	0.00	0.48
	OU	11.68	-56.35	0.81	0.32
	EB	10.34	-56.91	1.94	0.18
Altura de la garra mano	MB	3.33	-19.81	0.41	0.37
	OU	3.51	-18.50	0.00	0.46
	EB	3.15	-19.56	2.01	0.16
Altura de la garra pata	MB	2.88	-15.25	0.00	0.48
	OU	3.09	-14.51	0.73	0.33
	EB	2.74	-15.10	1.92	0.18
Longitud de la garra mano	MB	5.00	-32.58	0.00	0.54
	OU	5.43	-32.24	1.53	0.25
	EB	4.76	-32.51	2.06	0.19

Longitud de la garra pata	MB	6.66	-41.58	0.00	0.56
	OU	7.26	-41.35	1.75	0.23
	EB	6.34	-41.53	2.11	0.19
Curvatura de la garra mano	MB	27.32	-86.02	0.00	0.51
	OU	29.49	-85.50	1.16	0.29
	EB	25.97	-85.92	2.00	0.19
Curvatura de la garra pata	MB	26.33	-84.86	0.00	0.53
	OU	28.49	-84.42	1.33	0.27
	EB	25.04	-84.77	2.03	0.19

σ^2. Tasas evolutivas; **log(*L*).** Máxima verosimilitud; **ΔAICc.** Delta de Akaike

Tabla 9. Señal filogenética para cada uno de los rasgos analizados

Rasgo	***K* Blomberg**	***P-valor***
Número de lamelas de la mano	0.6241159	0.002*
Longitud de la almohadilla de la mano	0.5779763	0.014*
Ancho de la almohadilla de mano	0.6344239	0.006*
Área de la almohadilla de la mano	0.5783315	0.019*
Altura de la garra de la mano	0.4123935	0.136
Longitud de la garra de la mano	0.8154826	0.001*
Curvatura de la garra de la mano	0.6155668	0.002*
Número de lamelas del pie	0.6277462	0.001*
Longitud de la almohadilla del pie	0.6410589	0.009*
Ancho de la almohadilla del pie	0.647115	0.003*
Área de la almohadilla del pie	0.5196829	0.064
Altura de la garra del pie	0.6510968	0.001*
Longitud de la garra del pie	0.7472441	0.001*
Curvatura de la garra del pie	0.6339446	0.002*

*Los valores de *p* significativos para la señal filogenética

Para el caso de la morfología de la mano, la curvatura de la garra se correlacionó positivamente con el número de lamelas (p = 0.0146) y con el ancho de la almohadilla (p = 0.0231). La altura de la garra se correlacionó positivamente con la longitud y el área de la almohadilla (p = 0.0263, p = 0.0388, respectivamente); mientra que, la longitud de la garra

se correlacionó negativamente con el número de lamelas (p = 0.0299) y el ancho de la almohadilla (p = 0.0473).

En cuanto a lo que se refiere a la morfología del pie, la curvatura de la garra se correlacionó con el número de lamelas (p = 0.0006) y con el ancho de la almohadilla (p = 0.0002). La altura de la garra se correlacionó con el ancho, la longitud y el área de la almohadilla (p = 0.0152, p = 0.0188, p = 0.0010, respectivamente). La longitud de la garra se correlacionó únicamente con la longitud de la almohadilla (p = 0.0349). Todas las correlaciones fueron positivas para los rasgos del pie (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de ΔAICc de los modelos utilizados en los PGLS

Correlación de rasgos	**ΔAICc**			***P*- valor**			**R^2**		
	MB	**OU**	**EB**	**MB**	**OU**	**EB**	**MB**	**OU**	**EB**
Curvatura de la garra vs Número de lamelas	6.01	**0.00**	6.42	0.13	**0.01**	0.13	0.19	0.20	0.19
Curvatura de la garra vs Ancho de almohadilla	5.78	**0.00**	6.07	0.62	**0.02**	0.62	0.15	0.17	0.15
Curvatura de la garra vs Longitud de almohadilla	**3.00**	**0.00**	4.08	0.29	0.13	0.29	0.16	0.16	0.16
Curvatura de la garra vs Área de almohadilla	**2.85**	**0.00**	4.01	0.84	0.27	0.84	0.15	0.15	0.15
Altura de la garra vs Número de lamelas	25.64	**0.00**	21.92	0.78	0.86	0.78	-0.10	0.009	-0.10
Altura de la garra vs Ancho de almohadilla	25.78	**0.00**	22.66	0.33	0.20	0.33	-0.11	0.03	-0.11
Altura de la garra vs Longitud de almohadilla	25.69	**0.00**	22.45	0.03	**0.02**	0.03	-0.08	0.08	-0.08
Altura de la garra vs Área de almohadilla	25.12	**0.00**	21.93	0.03	**0.03**	0.03	-0.09	0.07	-0.09
Longitud de la garra vs Número de lamelas	4.98	**0.00**	**2**	0.12	**0.02**	0.12	0.41	0.40	0.41
Longitud de la garra vs Ancho de almohadilla	3.23	**0.00**	0.85	0.08	**0.04**	0.08	0.39	0.39	0.39
Longitud de la garra vs Longitud de almohadilla	**2.18**	**0.09**	**0.00**	0.81	0.91	0.81	0.36	0.36	0.36
Longitud de la garra vs Área de almohadilla	**2.26**	**0.00**	**0.01**	0.44	0.41	0.44	0.37	0.36	0.37
Curvatura de la garra vs Número de lamelas*	9.44	**0.00**	9.79	0.05	**0.0005**	0.05	0.26	0.33	0.26
Curvatura de la garra vs Ancho de almohadilla*	10.84	**0.00**	11.78	0.13	**0.0002**	0.13	0.24	0.33	0.24
Curvatura de la garra vs Longitud de almohadilla*	**1.29**	**0.00**	**2.46**	0.82	0.77	0.82	0.20	0.20	0.20
Curvatura de la garra vs Área de almohadilla*	**2.81**	**0.00**	**3.83**	0.89	0.20	0.89	0.20	0.22	0.20
Altura de la garra vs Número de lamelas*	7.83	**0.00**	**3.74**	0.06	0.11	0.06	0.22	0.21	0.22
Altura de la garra vs Ancho de almohadilla*	7.25	**0.00**	**3.62**	0.008	**0.01**	0.008	0.25	0.25	0.25
Altura de la garra vs Longitud de almohadilla*	6.88	**0.00**	**3.77**	0.009	**0.015**	0.009	0.23	0.23	0.23
Altura de la garra vs Área de almohadilla*	4.84	**0.00**	**0.98**	0.0001	**0.0009**	0.0001	0.28	0.29	0.28
Longitud de la garra vs Número de lamelas*	**2.48**	**0.00**	**2.28**	0.12	**0.02**	0.12	0.13	0.17	0.13
Longitud de la garra vs Ancho de almohadilla*	**3.23**	**0.00**	**2.28**	0.08	**0.04**	0.08	0.17	0.22	0.17
Longitud de la garra vs Longitud de almohadilla*	**2.18**	**0.00**	**0.66**	0.06	**0.03**	0.06	0.17	0.22	0.17
Longitud de la garra vs Área de almohadilla*	**2.26**	**0.45**	**0.00**	0.24	0.26	0.24	0.15	0.19	0.15

*Rasgos de la pata; Resaltadas en rojo los pares de rasgos que se encuentran correlacionados

Comparación entre ecomorfos de las Antillas Mayores y morfotipos de Colombia

Comparamos la morfología de la garra y la almohadilla de las poblaciones de anolinos de Colombia con la reportada para los ecomorfos de las Antillas Mayores por Yuan *et al.* (2019); para esto, se utilizó un ADF, el cual permitió identificar diferencias morfológicas para ambas zonas, ubicando a los morfotipos de Colombia en un morfoespacio muy diferente, respecto a los ecomorfos de las Antillas Mayores (Fig. 14, 15).

Las tres primeras funciones del AFD representaron el 87.58% de la varianza, siendo la primera función la única que presenta diferencias significativas (FD1 ΛWilks = 0.081, $p < 0.001$ - FD2 ΛWilks = 0.388, $p = 0.168$ - FD3 ΛWilks = 0.699, $p = 0.777$) (Fig. 14). La variable con mayor puntuación en la primera función fue el número de lamelas, la segunda función fue la variable con mayor puntuación en el ancho de la almohadilla, y la tercera función fue la variable con mayor puntuación en la longitud de la garra. Todos los morfotipos de Colombia se agruparon separadamente de los ecomorfos de las Antillas Mayores, a excepción de las siguientes especies: *A. agassizi* (MT13), *A. inderenae* (MT4) y *A. onca* (MT9), las cuales se clasificaron en el ecomorfo gigantes de copa (CG); *A. biporcatus* (MT8) y *A. bombiceps* (MT5) se clasificaron en el ecomorfo tronco-corona (TC); *A. danieli* (MT6) y *A. peraccae* (MT1) se clasificaron en el ecomorfo de anolinos de ramitas (TW); y finalmente, *A. frenatus* (MT10) se clasificó en el ecomorfo de hierba-arbusto (GB).

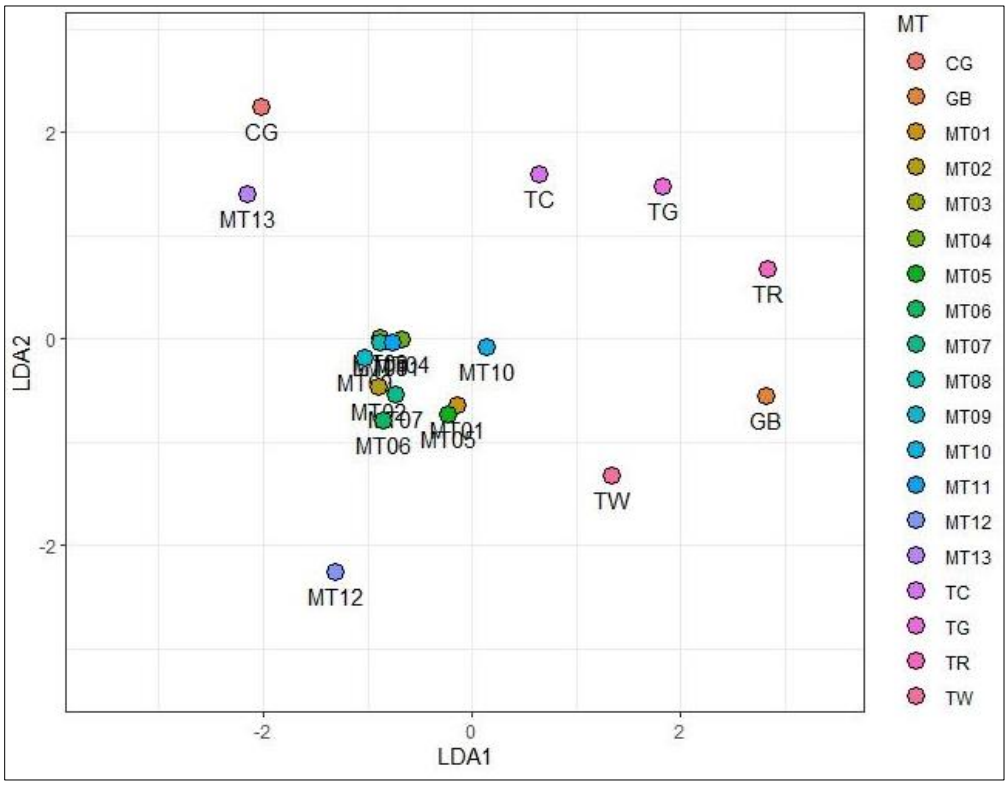


Figura 14. Análisis discriminante de los morfotipos continentales y los ecomorfos del Caribe con base a las características de lamelas y garras.

Ninguna especie de los morfotipos MT2, MT3 y MT7 correspondió con ninguno de los ecomorfos de las Antillas Mayores. Adicionalmente, ninguna especie de los ecomorfos de las de las Antillas Mayores presentó correspondencia con ninguno de los morfotipos continentales. Además de esto, se evidenció que el conjunto de rasgos evaluados son diferentes tanto para los anolinos del Caribe como para los del continente (Fig. 15).

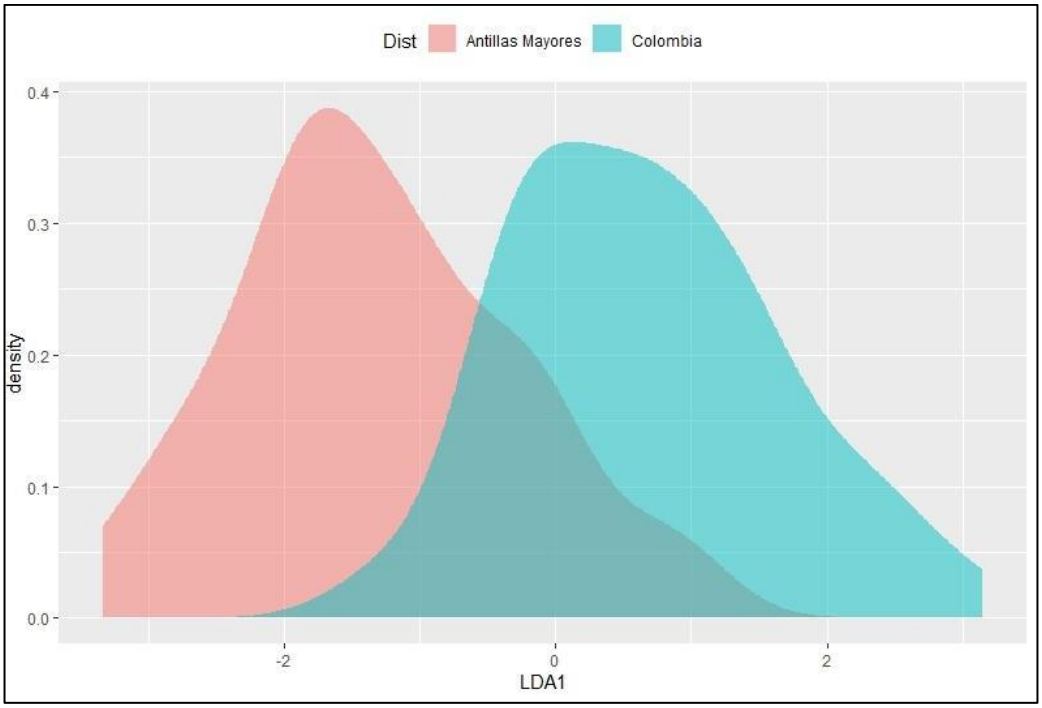


Figura 15. Diferencias morfológicas de los anolinos de Colombia y los de las Antillas Mayores.

DISCUSIÓN

Clasificación de anolinos en los morfotipos de Colombia

La clasificación de *Anolis* en morfotipos permite mayor comprensión de la morfología y cómo ésta se relaciona con la ecología de las especies (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Las especies que no fueron incluidas por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) fueron asignadas en general a morfotipos en los que se encontraban especies con las que comparten estrecha relación filogenética. En este caso, la diversificación ecomorfológica en *Anolis*, además de presentar patrones convergentes, también es caracterizada por tener clados diversos de especies que son clasificadas en el mismo ecomorfo, o morfotipo en el caso de las especies continentales (Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Es decir, la similitud ecomorfológica está asociada con el grado de parentesco, posiblemente como producto del conservadurismo del nicho, tal como ha sido sugerido en otros grupos (Roa-Fuentes *et al*. 2015, Peixoto *et al.* 2017). Por ejemplo, las especies del MT4 (clado *Phenacosaurus*) habitan en ambientes de montaña y por lo tanto, posiblemente responden de manera similar a las presiones del hábitat estructural y las condiciones climáticas característica de estos ambientes, lo que explica por qué se mantiene una morfología similar. De la misma manera, las especies *A. gorgonae* y *A. chloris* se asignan al mismo morfotipo de las especies hermanas, con las que además comparten características ecológicas similares.

Las especies asignadas a algunos de los morfotipos definidos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) comparten características ecológicas con las especies de estos morfotipos. De este modo, *Anolis festae* asignada al morfotipo MT1, percha sobre troncos delgados de árboles pequeños (Medina-Rangel *et al.* 2018, Calderón-Espinosa Com. Pers); *A. gemmosus*, asignada al MT5, ocupa los estratos bajos del bosque encontrándose sobre el suelo, en el follaje y en tallos de arbustos (Fitch *et al.* 1976; Miyata, 2013); *A. gorgonae* y *A. chloris*, asignadas al MT3, ocupan troncos y trepan hasta el dosel de la vegetación (Castro-Herrera *et al.* 2012; Phillips *et al.* 2019); *Anolis inderenae*, del clado *Phenacosaurus* y morfotipo MT4, percha sobre la vegetación arbustiva del páramo de Sumapaz (Acosta, 2015; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016); por último, *A. jacare* que se incluyó dentro de las especies del MT8, se observó en el dosel, en las ramas y troncos de los árboles (Perdomo & La Marca, 2016). Sin embargo, se desconoce gran parte de la historia natural de estas especies.

Por el contrario, *A. medemi* que habita en la isla Gorgona no se asignó al mismo morfotipo de su especie hermana, *A. maculiventris*, que habita en continente. Estas dos especies difieren ecológicamente en la altura de la percha, ya que *A. medemi* se ha registrado desde el suelo rasante hasta cerca de los seis metros de altura (Phillips *et al.* 2019); mientras que *A. maculiventris* se ha registrado desde el suelo rasante hasta una altura cercana a los tres metros (Moreno-Arias *et al.* 2020). En este caso al parecer los requerimientos ecológicos han influenciado la morfología de estas especies hermanas. Esta falta de correspondencia con los morfotipos continentales puede deberse a un efecto de isla o a la partición ecológica que presenta *A. medemi* con *A. gorgonae* y *A. princeps*, que habitan en la isla de Gorgona (Phillips *et al.* 2019).

Otras especies no fueron clasificadas en los morfotipos definidos por Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016), y por lo tanto constituyen nuevos morfotipos de anolinos. La mayoría de las especies habitantes de islas pertenecen a estos nuevos morfotipos, entonces, *A. concolor* y *A. pinchoti*, especies endémicas de las islas de San Andrés y Providencia, corresponden al MT11; *A. medemi*, de la isla de Gorgona, al MT12; y *A. agassizi* de la isla de Malpelo al MT13.

Calderón-Espinosa & Barragán (2011) sugirieron para *A. concolor* y *A. pinchoti* diferentes asociaciones con los ecomorfos de las Antillas, sin llegar a ser asignadas a ninguno de ellos. Sin embargo, en ese estudio no se incluyeron especies continentales de *Anolis*, y al incluir estas especies, *A. concolor* y *A. pinchoti*, habitantes únicos de estas islas, se reúnen en un morfotipo distinto a los previamente descritos. Esta ausencia de correspondencia morfológica con las comunidades de las Antillas Mayores y continentales es similar a la reportada para los anolinos solitarios del Caribe (Losos, 2009).

Anolis agassizi es un habitante solitario de la isla de Malpelo (López-Victoria, 2006; Phillips *et al.* 2019). Es una especie que habita en ambientes rocosos, y al igual que otras especies saxícolas de las Antillas Mayores, podría considerarse dentro del grupo de especies únicas (no asignadas a ecomorfos), pues tanto su morfología como sus características ecológicas y comportamentales no son similares a las especies del continente, ni a los ecomorfos del Caribe (López-Victoria, 2006; Losos, 2009; Phillips *et al*. 2019). Además, *A. agassizi* es hermana de *A. insignis*, esta última distribuida en Panamá y Costa Rica (Román-Palacios *et al.* 2019) y de hábitos arborícolas (Losos, 2009). *A. insignis* tiene una morfología similar a las especies del ecomorfo CG de las Antillas mayores (Losos, 2009), así que probablemente *A. agassizi* conserva algunas características de su especie hermana que le permiten explotar el ambiente rocoso de la isla de Malpelo, pero hace falta comparar directamente la morfología de estas especies.

Variación de la garra y la almohadilla en los *Anolis* de Colombia

Los resultados que aquí presentamos sugieren que la garra y la almohadilla adhesiva exhiben características morfológicas que en conjunto se relacionan con el uso diferencial del hábitat estructural que presentan los anolinos de continente. La variación morfológica observada en las variables de garra y almohadilla, aunque tenga un componente filogenético fuerte, está determinada también por factores tales como la ecología o el comportamiento de las especies, los cuales son ejes importantes en la clasificación ecomorfológica de los *Anolis* (Williams, 1983; Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2020).

Los rasgos analizados de la almohadilla variaron más que los rasgos de la garra, es decir, la variación de estas dos estructuras ocurre a distintos niveles. Este patrón de variación es similar al descrito para las especies de las Antillas Mayores (Yuan *et al.* 2019), y aparentemente es característico de todo el género. Este patrón sugiere que la partición del microhábitat estructural en distintos niveles ocupados por las especies de los diferentes ecomorfos, y probablemente morfotipos, requiere de múltiples diseños de almohadillas y

pocos diseños de garras; además, que la garra, con un menor número de morfologías, puede cumplir las funciones de agarre en una amplia gama de superficies.

Con base en la información ecológica de Moreno-Arias & Calderón-Espinosa (2016) y Moreno-Arias *et al.* (2020), encontramos que los *Anolis* que ocupan las ramas del dosel exhiben garras más curvas, respecto a especies que se encuentran en el tronco de los árboles por debajo del dosel, y especies que se encuentran en sustratos terrestres. Esta variación en la morfología de la garra en *Anolis* es consistente con los patrones morfológicos de curvatura de la garra reportados para otros vertebrados (Zani, 2000; Glen & Bennett, 2007; Tulli *et al.* 2009; Tulli *et al.* 2011; Birn-Jeffery *et al.* 2012; D'Amore *et al.* 2018; Yuan *et al.* 2019); es así que, los organismos que presentan garras más curvas exhiben hábitos arborícolas y se encuentran en perchas más altas (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al* 2019). Esto resulta de gran importancia funcional, ya que les permiten clavarse en la corteza del dosel de los árboles, donde la madera es más suave (Wollenberg *et al*. 2013; Yuan *et al.* 2019).

Por otra parte, *Anolis agassizi,* especie endémica de la isla de Malpelo (Rand *et al.* 1975; López-Victoria, 2006; Phillips *et al.* 2019) es una excepción dado que presenta una morfología similar de la garra y la almohadilla a las especies que habitan el dosel de los árboles (MT10), aun cuando es un habitante de rocas (Rand *et al.* 1975; López-Victoria, 2006). Sin embargo, la morfología de la garra de *A. agassizi* es consistente con lo reportado para otros lagartos con hábitats saxícolas (Tulli *et al.* 2009; Tulli *et al.* 2011; D'Amore *et al.* 2018). Las lamelas subdigitales expandidas también son características de otras especies de *Anolis* saxícolas como *A. bartschi, A. lucius,* y *A. gadovii* (Boulenguer, 1905; Mosauer, 1936; Scarpetta *et al.* 2015). Esto podría sugerir que al menos la morfología de la garra y lamelas típicas de especies arborícolas, también son funcionales en un hábitat rocoso, por lo cual estas especies conservan estas morfologías o la adquieren de forma convergente.

Diferentes investigadores han planteado la hipótesis, apoyada por pruebas de desempeño, que las garras más curvas favorecen el rendimiento locomotor en superficies verticales ásperas, ya que generan superficies de contacto horizontal con las deformaciones del sustrato (D'Amore *et al.* 2018); por el contrario, las garras menos curvas y más largas otorgan beneficios en el desempeño locomotor en superficies horizontales (Zani 2000; Tulli *et al.* 2009; D'Amore *et al.* 2018; Yuan *et al.* 2019; Baeckens *et al.* 2019), ya que el presentar garras curvas en especies con hábitos terrestres podría generar que esta podría entrelazarse en las imperfecciones del suelo generando restricciones biomecánicas en la locomoción (Birn-Jeffery *et al.* 2012). Mayor longitud de la garra, sumada a la longitud de la extremidad, se ha relacionado con mayor velocidad de sprint (Tulli *et al.* 2009, 2011; D'Amore *et al.* 2018), lo cual entra en relación con nuestros hallazgos ya que algunas especies en las que se ha evaluado el desempeño locomotor y que pertenecen a morfotipos que exhibieron mayor longitud de la garra (MT1, MT2, MT5, MT9), evidencian hábitos terrestres y velocidades más altas (Moreno-Arias *et al*. 2020).

La altura de la garra en lagartos escamados se ha relacionado positivamente con la fuerza de agarre que tienen las especies al sustrato (Zani, 2000; Tulli *et al.* 2009; D'Amore *et al.* 2018); además, garras más altas son menos propensas a romperse por el peso del animal cuando está

en superficies verticales (Ribas *et al.* 2004). *A. agassizi*, especie de gran tamaño, fue la especie que mayor altura de la garra exhibió, lo cual es consistente con lo reportado para otros lagartos con hábitos saxícolas (Tulli *et al.* 2009; D'Amore *et al.* 2018). No obstante, al igual que en las especies de las Antillas Mayores (Yuan *et al.* 2019), en las especies estudiadas no encontramos diferencias significativas para la altura de la garra entre los morfotipos de *Anolis.* Es decir, aunque hay variación, ésta es mínima y no llega a ser significativa; probablemente la altura de la garra ya exhibe valores óptimos para el hábito arborícola que caracteriza el género. Las garras más reducidas (cortas y menos curvas) se encuentran en las especies del MT4, que podrían corresponder al ecomorfo de ramita, dada la similitud morfológica y a los hábitos ecológicos, que son los más derivados dentro de todo el género (Losos, 1990; Losos, 2009; Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016). Las especies de ramita tienen igualmente garras reducidas (Yuan *et al.* 2019). Las extremidades de *Anolis heterodermus*, una especie de MT4, presentan modificaciones anatómicas que les confiere la capacidad de "agarre" a las ramas delgadas por las que suelen desplazarse (Ríos-Orjuela *et al.* 2019), de manera que una garra desarrollada podría limitar esta capacidad de agarre a este tipo de sustratos. Por lo tanto, es necesario evaluar en estas especies si la garra podría no estar desempeñando una función relevante para la locomoción.

En cuanto a la longitud de la almohadilla fue mayor para las especies que se encuentran en el tronco de los árboles. Aunque no medimos la longitud del dedo, observando los datos de longitud del cuarto dedo de la pata para 336 especies de *Anolis* publicados por Poe & Anderson (2019) como material suplementario, parece que las especies con almohadilla más larga tienen asimismo una mayor longitud del dedo. Además, estas especies pertenecen a los morfotipos con extremidades más largas. Este resultado es esperable dado que un dedo con almohadilla larga no necesariamente corresponde a una almohadilla ancha, es decir, las almohadillas largas no son exclusivas de especies con hábitos totalmente arborícolas.

Por el contrario, mayor área y ancho de la almohadilla se asocian a especies de morfotipos arborícolas. Esta misma relación se ha descrito en otras especies de *Anolis* continentales y del Caribe (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019). El área de la almohadilla influye positivamente sobre la fuerza de adherencia y por lo tanto permite al individuo ocupar perchas más altas (Crandell *et al.* 2014).

Diferencias morfológicas de la mano y el pie entre especies

Las diferencias morfológicas de la extremidad anterior y posterior son mayores en unas especies que en otras, y parece no seguir un patrón congruente con el morfotipo. Es decir, al interior de un mismo morfotipo se observan especies con diferencias morfológicas notables entre manos y pies y especies en las que las diferencias son menores. Además, las variables que varían entre las extremidades tampoco siguen un patrón congruente, es decir, hay especies que varían en variables de lamelas, o de garras o ambas. Excepto en especies de los morfotipos MT4 y MT5, en los cuales las extremidades difieren únicamente en las variables de lamelas y de garras, respectivamente.

De manera general, los lagartos con hábitos arbóricolas a menudo se enfrentan a un mayor número de desafíos, dentro de los cuales se incluyen pendientes y descensos empinados, el diámetro de la percha y obstáculos que obligan a que el animal salte (Mattingly & Jayne, 2004). Por el contrario, los lagartos con hábitos terrestres exhiben funciones específicas para cada una de las extremidades, la extremidad anterior otorga al organismo fuerza de frenado y la extremidad posterior otorgan aceleración al organismo (Foster *et al.* 2012). Por lo tanto, las diferencias en las extremidades para los rasgos evaluados parecen deberse a las diferentes demandas biomecánicas que exhiben las diferentes especies de anolinos durante la locomoción (Phillips *et al.* 2012). Las especies arborícolas presentan mayor diferencia cinemática en las extremidades que las especies terrestres (Foster *et al.* 2012), esto debido a que la escalada, y el descenso, requieren mayor esfuerzo locomotor para compensar la fuerza de gravedad (Autumn *et al.* 2006; Foster *et al.* 2012).

En las especies que se encuentran y se movilizan en ramitas estrechas (MT4), la extremidad anterior y posterior exhiben actividades cinemáticas opuestas (Foster *et al.* 2012). Las especies de este morfotipo exhibieron mayor dicotomía en la morfología de la almohadilla adhesiva que en la de la garra, lo cual podría implicar que las diferencias a nivel locomotor se encuentren restringidas, en mayor parte, a la almohadilla adhesiva. Esto debido, a que sustratos con menor diámetro implican ubicar el pie más lateralmente sobre la percha (Cartmill, 1985; Foster *et al.* 2012), lo que a su vez resultaría en mayor contacto de la almohadilla sobre el sustrato que la garra, la cual fue mucho más pequeña en las especies del MT4 como se discutió anteriormente.

Las especies que habitan en el tronco y el dosel de los árboles (MT7 y MT8) presentan uso similar del microhábitat a *A. corolinensis*, especie del ecomorfo Tronco-Corona, en la cual se ha descrito las diferencias cinemáticas de la extremidad anterior y posterior durante la locomoción (Foster *et al.* 2012); estos autores encontraron que la cintura escapular permite mayor número de movimientos que la cintura pélvica, y por ende diferencias cinemáticas en ambas extremidades durante la locomoción. Esto a su vez ha permitido plantear la hipótesis de que la extremidad anterior es de gran importancia en la aceleración y la posterior cumple la función de mantener la estabilidad del animal durante la locomoción en las especies arborícolas (Lammers & Biknevicius, 2004; Schmidt & Fischer, 2010).

Las especies de MT7 y MT8 exhibieron variaciones tanto en la morfología de la almohadilla como en la de la garra, y se encuentran en el dosel y en las zonas altas de los troncos de los árboles (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; 2020); por lo cual, no es sorprendente que existan diferencias morfológicas en la garra y la almohadilla de manos y pies, al ser estructuras que cumplen función diferencial en la locomoción de superficies ásperas (troncos) y lisas (hojas).

A pesar de que los anolinos son un grupo relativamente bien estudiado, aún se desconocen muchos aspectos de su ecología y morfología funcional, principalmente para las especies de comunidades continentales. Pocos estudios han descrito las diferencias morfológicas y cinemáticas de las extremidad anterior y posterior durante la locomoción de los anolinos (*e.g.* Foster *et al.* 2012; Ríos-Orjuela *et al.* 2019). Nuestros resultados revelan la diversidad de

estrategias de desplazamiento que podrían existir en los anolinos, teniendo en cuenta no sólo el tipo de microhábitat (tronco, dosel, arbusto, pasto, etc), sino además la complejidad de la disposición de los sustratos, las texturas de los mismos y la orientación espacial más frecuente del individuo. De manera que, los patrones de variación encontrados sobre diferencias entre extremidades anteriores y posteriores permiten direccionar los estudios de locomoción *in situ*, o las pruebas de desempeño en laboratorio y los estudios anatómicos que se requieren para entender la relación entre estas diferencias, su función y su evolución. Por ejemplo, una especie interesante es *Anolis nicefori*, ya que según este estudio presenta una enorme diferencia morfológica entre extremidades y para la cual no existe información sobre su ecología.

Evolución de rasgos de garra y almohadillas digitales y correlación evolutiva entre estos tipos de rasgos morfológicos

La evolución de los rasgos analizados de las garras y almohadillas de *Anolis* no fueron soportados por ninguno de los tres modelos evolutivos (BM, OU, EB), dado que no hubo diferencias significativas en el ajuste de los distintos modelos a los datos. Al igual que las características morfológicas (tamaño, forma del cuerpo y número de lamelas) empleadas para la definición de los morfotipos (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016) y las variables ecológicas que caracterizan algunas de estas especies (Moreno-Arias *et al.* 2020), las características de las garras y las almohadillas presentan un fuerte componente filogenético, evidenciando con esto que la mayor parte de la variación morfológica puede ser producto del tiempo evolutivo y la ancestría compartida (Felsenstein, 1985). Este resultado refuerza la idea del conservadurismo de nicho discutido anteriormente para las variables ecomorfológicas en *Anolis*.

Encontramos correlaciones morfológicas entre rasgos de la almohadilla y la garra involucrados en funciones similares, los cuales se han sugerido como adaptaciones importantes en la partición del microhábitat (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019; 2020). Por el contrario, encontramos ausencia de correlación en rasgos con diferencias funcionales.

Estos resultados son concordantes con lo reportado en trabajos previos en diferentes grupos de lagartos (Zani, 2000) y anolinos (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019; 2020), donde las especies arborícolas exhiben mayor número de lamelas, ancho de la almohadilla y mayor curvatura de la garra; por el contrario, las especies terrestres exhiben almohadillas más delgadas, menor número de lamelas y mayor longitud de la garra. La curvatura de la garra se correlacionó positivamente con el número de lamelas y el ancho de la almohadilla en ambas extremidades, lo que podría representar una adaptación en la locomoción en superficies lisas y altas (Zani, 2000; Yuan *et al.* 2019). En efecto, este patrón morfológico de la curvatura de la garra y la almohadilla es consistente con lo encontrado en diferentes trabajos funcionales que han descrito la importancia de estas estructuras en la locomoción para especies arborícolas (Zani, 2000; Tulli *et al.* 2011; Crandell *et al.* 2014).

La altura de la garra se correlacionó positivamente con la longitud de la almohadilla y el área de la almohadilla para ambas extremidades; además de esto, la altura de la garra de la pata

se correlacionó positivamente con el ancho de la almohadilla. La altura de la garra mejora la función de agarre en superficies rugosas, ya que son menos propensas a romperse (Zani, 2000; Ribas *et al.* 2004; Tulli *et al.* 2009). Las especies que exhibieron mayor altura de la garra fueron aquellas con hábitos saxícolas y las que son frecuentes en el dosel y el tronco de los árboles, razón por lo cual deben tener gran fuerza de agarre asociados a este tipo de sustratos. Además, según datos ecológicos sobre características de la percha para 16 especies de bosque húmedo tropical reportados por Moreno-Arias *et al.* (2020), los morfotipos que tienen garras más altas tienden a perchar en perchas con mayor diámetro. Esta relación de altura de la garra y diámetro de la percha se ha descrito también para *Anolis* de las Antillas mayores (Yuan *et al.* 2019), sugiriendo para este rasgo morfológico también un patrón convergente en relación a las características del microhabitat entre *Anolis* continentales y del caribe.

En cuanto a la relación entre la longitud de la garra y variables de la almohadilla, sólo se encontró una relación negativa entre longitud de la garra y número de lamelas y ancho de la almohadilla de la mano, y una relación positiva entre longitud de la garra y longitud de la almohadilla en la pata trasera. Teniendo en cuenta que un mayor número de lamelas significa una mayor capacidad de adherencia al sustrato (Crandell *et al.* 2014), esta relación es esperable dado que las especies con alta capacidad de adherencia son altamente arborícolas y una garra muy larga puede representar una restricción mecánica para moverse por estratos arbóreos (Crandell *et al.* 2014; Yuan *et al.* 2019). A su vez, una garra más larga y una almohadilla más larga (que no necesariamente es ancha) confieren más superficie de contacto y mayor aceleración y velocidad de arranque (Losos & Sinervo, 1989; Losos, 1990; Zani, 2000; Tulli *et al.* 2011; Yuan *et al.* 2019), que es característico de especies con hábitos terrestres (Zani, 2000; Tulli *et al.* 2009; 2011; Crandell *et al.* 2014; D'Amore *et al.* 2018; Beackens *et al.* 2019). En conclusión, los rasgos de la garra y almohadillas al mostrar distintos patrones de asociación en manos y patas sugiere que los factores selectivos que dirigen la evolución de esta asociación son también diferentes para extremidades anteriores y posteriores.

Todos los rasgos tuvieron tasas evolutivas relativamente cercanas, a excepción del número de lamelas y la curvatura de la garra que exhibieron las tasas evolutivas más altas. Diferentes estudios han demostrado que los rasgos morfológicos relacionados con el uso y la partición del microhábitat presentan tasas evolutivas más altas (Gunderson *et al.* 2018), lo cual apoya la idea de que la curvatura de la garra y el número de lamelas son rasgos importantes en el uso y la partición del microhábitat. Así mismo, los rasgos con tasas de evolución morfológica más bajos pueden generar restricciones biomecánicas que pueden afectar su desempeño locomotor (Adams *et al.* 2017); en este sentido, pequeños cambios en la altura y longitud de la garra pueden generar dichas restricciones biomecánicas, y sugiere que estos rasgos no requieren una tasa de evolución morfológica rápida para generar cambios en el desempeño locomotor de las especies (Yuan *et al.* 2019).

Es necesario destacar, que aunque el modelo mejor soportado para la mayoría de correlaciones fue selección estabilizadora (OU), el ajuste al modelo, medido a través de los valores de R2 fue bajo (>=0.2). El modelo OU asume que todas las relaciones entre los rasgos se dirigen hacia un único valor adaptativo, idea que no es congruente con rasgos ecomorfológicos y lo encontrado en anolinos del continente (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016; Poe & Anderson, 2019). Probablemente la variación de los rasgos analizados requiera un mayor número de especies a ser incluídos en los análisis evolutivos de la correlación evolutiva, o que sea necesario probar otros modelos que precisamente permiten probar distintos picos adaptativos, tales como los que implementa el paquete SURFACE para R (Ingram & Mahler, 2013). En estudios previos con variables ecomorfológicas en los que se prueban distintos picos adaptativos, justamente esos modelos son los mejor soportados (Mahler *et al.* 2013; Backens *et al.* 2019, Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2016).

Comparación entre ecomorfos de las Antillas Mayores y morfotipos de Colombia

Al igual que en la comparación de ecomorfos y morfotipos continentales, empleando características de tamaño y forma del cuerpo y número de lamelas (Moreno-Arias & Calderón-Espinosa, 2015), la comparación de rasgos de la garra y almohadillas reveló que algunas especies del norte de los Andes ocupan un espacio morfológico distinto a los ecomorfos del Caribe, pero hay variación morfológica que se superpone entre las especies de las dos regiones. Es decir, hay combinaciones morfológicas típicas de las especies continentales y del Caribe, así como hay morfotipos exclusivos de estas dos regiones geográficas. Al parecer estas diferencias entre las dos radiaciones comparadas involucran variables de las almohadillas más que de la garra, dado que sólo la primera función fue significativa y en esta función la variable con más peso fue el número de lamelas.

Al igual que las especies del Caribe, la diversificación morfológica de *Anolis* continentales del noroccidente de Suramérica ha estado dirigida por factores de competencia inter específica (Moreno-Arias et al. 2020). Sin embargo, es claro que hay otros factores que difieren entre estas dos regiones que podrían explicar la distribución de la variación entre las dos radiaciones. El mayor número de especies de lagartos arborícolas y de depredadores en los bosques continentales (Andrews, 1979; Losos, 2009), las posibles diferencias en la complejidad de la estructura de la vegetación (Galeano, 2001; Cantillo & Rangel, 2008) y hasta en la existencia de fenómenos climáticos como los huracanes (Donihue *et al.* 2020) y el tiempo de la diversificación de la fauna de *Anolis* entre las dos regiones (Poe *et al.* 2017), son algunos de estos factores.

Finalmente, un mejor entendimiento de los mecanismos y los factores que han influenciado la evolución de la diversidad morfológica de los *Anolis* continentales requiere de más conocimiento ecológico de las especies, de estudios de morfología funcional y análisis comportamentales.

CONCLUSIONES

Las diferencias morfológicas de los anolinos continentales se encuentran íntimamente ligadas al uso y partición del microhábitat. En este trabajo encontramos que la garra y la almohadilla adhesiva presentan variación en los morfotipos de anolinos de Colombia. Por lo tanto, existen patrones morfológicos diferenciales entre morfotipos saxícolas, arborícolas y terrestres, que responden a las características propias del sustrato en el cual se encuentran las especies. En este sentido, la almohadilla exhibe mayor variación que la garra, y esto se atribuye a la gran diversidad en el uso del hábitat los *Anolis* del continente. Lo cual, permite establecer la importancia ecomorfológica de ambas estructuras en los anolinos continentales.

Adicionalmente, encontramos que ambas estructuras presentan morfologías integradas, y con base en los patrones descritos anteriormente para anolinos, son de gran importancia en el uso y partición del microhábitat vertical. Encontrando así, mayor curvatura de la garra y almohadillas más desarrolladas en los morfotipos de especies arborícolas y saxícolas; y por el contrario, garras más largas y almohadillas menos desarrolladas en morfotipos de especies terrestres.

Diferentes estudios en los que se ha descrito la morfología de la garra y la almohadilla en anolinos, han tenido en cuenta únicamente la extremidad posterior. Al incluir la morfología de la extremidad anterior, encontramos morfologías y correlaciones diferenciales entre ambas extremidades; las cuales podrían estar relacionadas con diferencias cinemáticas y biomecánicas que presentan ambas extremidades durante la locomoción.

Finalmente, no encontramos grandes diferencias morfológicas de la garra entre anolinos del continente y del Caribe. Lo cual indica un patrón convergente que se podría atribuir a presiones de selección similares, que han moldeado la morfología de esta estructura para ambas comunidades. En este sentido, las principales diferencias morfológicas encontradas se observaron en función de la almohadilla adhesiva; esto también evidencia que hay más diversidad morfológica en la garra y la almohadilla en las especies continentales analizadas.

Debemos destacar que ninguno de los modelos evolutivos que tuvimos en cuenta logró explicar adecuadamente la evolución morfológica de estas estructuras. Esto lo atribuimos a que los patrones de evolución morfológica diferencial y convergente en anolinos del continente pueden estar influenciando la evolución de estas estructuras, y por lo tanto se requieren modelos evolutivos que permitan probar diferentes regímenes adaptativos, como por ejemplo SURFACE.

Así mismo, incluir pruebas de desempeño y variables del microhábitat como altura y diámetro de la percha podrían brindar mayor comprensión de estas estructuras y su relación con el uso del microhábitat. Sin embargo, nuestros resultados proporcionan fuerte evidencia que sugiere un rol importante de estas estructuras en la partición del microhábitat y la radiación de anolinos continentales.

BIBLIOGRAFÍA

Acosta A. 2015. *Anolis inderenae* Rueda y Hernández 1998. Pp. 44-46. En: Morales-Betancourt MA, Lasso CA, Páez VP, Bock BC. 2015. Libro rojo de reptiles de Colombia (2015). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Universidad de Antioquia. Bogotá, D.C., Colombia.

Adams DC, Korneisel D, Young M, Nistri A. 2017. Natural History Constrains the Macroevolution of Foot Morphology in European Plethodontid Salamanders. *The American Naturalist* 190(2), 292–297. https://doi:10.1086/692471

Andrews RM. 1979 Evolution of life histories: a comparison of Anolis lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454, 1–51.

Autumn KS, Hsieh T, Dudek DM, Chen J, Chitaphan, Full RJ. 2006. Dynamics of geckos running vertically. *Journal of Experimental Biology* 209, 260-272. https://doi: 10.1242/jeb.01980

Baeckens S, Goeyers C, Damme RV. 2020. Convergent evolution of claw shape in a transcontinental lizard radiation. Integrative and Comparative Biology. *Integrative and Comparative Biology* 60(1), 10–23. https://doi:10.1093/icb/icz151

Birn-Jeffery AV, Miller CE, Naish D, Rayfield EJ, Hone DW. 2012. Pedal claw curvature in birds, lizards and Mesozoic dinosaurs–complicated categories and compensating for mass-specific and phylogenetic control. *PLoS ONE* 7(12), e50555. https://doi:10.1371/journal.pone.0050555

Blomberg SP, Garland JrT, Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57, 717-745. https://10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x

Boulenger GA. 1905. Descriptions of new reptiles discovered in Mexico by Dr. H. Gadow, F.R.S. Proc. Zool. Soc. London 1905 (2), 245-247

Brown WL, Wilson EO. 1956. Character Displacement. *Systematic Zoology* 5(2), 49. https://doi:10.2307/2411924

Burnham KP, Anderson DR. 2004. Multimodel Inference. *Sociological Methods & Research* 33(2), 261–304. https://doi:10.1177/0049124104268644

Calderón-Espinoza ML, Barragán FA. 2011. Morphological Diversification in Solitary Endemic Anoles: *Anolis* concolor and Anolis pinchoti from San Andrés and Providence Islands, Colombia. *Journal of Herpetology* 6(3), 205-210. https://doi.org/10.2994/057.006.0306

Cantillo E, Rangel O. 2008. Aspectos de la estructura y del patrón de riqueza de la vegetación arbórea del trapecio amazónico. *Colombia Diversidad Biótica VII, Vegetación, Palinología y Paleocología de la Amazonia Colombiana*. Bogotá: ARFO.

Cartmill M. 1985. Climbing. *Functional vertebrate morphology*.

Carvajal-Cogollo JE, Urbina-Cardona JN. (2008). Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1(4), 397–416. https://doi:10.1177/194008290800100407

Castro-Herrera F, Valencia A, Villaquirán D. 2012. *Diversidad de anfibios y reptiles del Parque Nacional Natural Isla Gorgona*. Feriva Impresores S.A. Cali – Colombia 112 pp.

Collins CE, Russell AP, Higham TE. 2015. Subdigital adhesive pad morphology varies in relation to structural habitat use in the Namib Day Gecko. *Functional Ecology*. 29(1): 66–77. https://doi:10.1111/1365-2435.12312

Crandell KE, Herrel A, Sasa M, Losos JB, Autumn K. 2014. Stick or grip? Co-evolution of adhesive toepads and claws in *Anolis* lizards. *Zoology*, 117(6), 363–369. https://doi:10.1016/j.zool.2014.05.001

D'Amore D., Clulow S, Doody JS, Rhind D, McHenry CR. 2018. Claw morphometrics in monitor lizards: Variable substrate and habitat use correlate to shape diversity within a predator guild. *Ecology and Evolution* 8(13), 6766–6778. https://doi:10.1002/ece3.4185

D'Cruze NC. 2005. Natural history observations of sympatric Norops (Beta *Anolis*) in a subtropical mainland community. *Herpetological Bulletin*, (91), 10–18.

D' Cruze NC, Stafford PJ. 2006. Resource partitioning of sympatric Norops (Beta *Anolis*) in a Neotropical mainland community. *The Herpetological Journal* 16(3), 273–280.

Donihue CM, *et al.* 2020. Hurricane effects on Neotropical lizards span geographic and phylogenetic scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(19), 10429-10434; https://doi:10.1073/pnas.2000801117

Duellman WE. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History*, University of Kansas 65:1–352.

Felsenstein J. 1973. Maximum likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *American Journal of Human Genetics* 25, 471-492.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. Am. Nat. 125:1–15.

Fitch HS, Echelle AF, Echelle AA. 1976. Field observations on rare or little known mainland anoles. *The University of Kansas Science Bulletin* 5:91-128.

Foster KL, Higham TE. 2012. How forelimb and hindlimb function changes with incline and perch diameter in the green anole, *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology* 215(13), 2288–2300. https://doi:10.1242/jeb.069856

Futuyma DJ. 1998. Evolutionary biology. Sunderland. Mass.: *Sinauer Associates.*

Galeano G. 2001. Estructura, riqueza y composición de plantas leñosas en el golfo de Tribugá, Chocó. *Caldasia* 2, 213–236.

Garamszegi LZ. (Ed.). (2014). *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice.* Springer.

Glen CL, Bennett MB. 2007. Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Current Biology* 17(21), R911–R912. https://doi:10.1016/j.cub.2007.09.026

Glossip D, Losos JB. 1997. Ecological correlates of number of subdigital lamellae in anoles. Herpetologica 53(2): 192–199.

Gunderson AR, Mahler DL, Leal M. 2018. Thermal niche evolution across replicated *Anolis* lizard adaptive radiations. *Proc. R. Soc*. B.28520172241. http://doi.org/10.1098/rspb.2017.2241

Herrera FC. 1988. Ecología de una comunidad de lagartos *Anolis* del bosque pluvial tropical de la Costa Pacífico colombiano. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias.

Ho LST, Ane C. 2014. "A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models." *Systematic Biology* 63, 397-408.

Hutchinson, GE. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.

Ingram T, Mahler DL. 2013. SURFACE: detecting convergent evolution from comparative data by fitting Ornstein-Uhlenbeck models with stepwise Akaike Information Criterion. *Methods in Ecology and Evolution* 4(5), 416–425. https://doi:10.1111/2041-210x.12034

Irschick DJ, Austin CC, Petren K, Fisher RN, Losos JB, Ellers O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 59(1): 21–35. https://doi:10.1111/j.1095-8312.1996.tb01451.x

Irschick DJ, Herrel A, Vanhooydonck B. 2006. Whole-organism studies of adhesion in pad-bearing lizards: creative evolutionary solutions to functional problems. *Journal of Comparative Physiology A* 192(11): 1169-1177. https://doi:10.1007/s00359-006-0145-2

Irschick DJ, Austin CC, Petren K, Fisher RN, Losos JB, Ellers O. 2008. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*. 59(1): 21 – 35.

Irschick DJ, Losos JB. 1999. Do Lizards Avoid Habitats in Which Performance Is Submaximal? The Relationship between Sprinting Capabilities and Structural Habitat Use in Caribbean Anoles. *The American Naturalist* 154(3), 293–305. https://doi:10.1086/303239

Irschick DJ, Vitt LJ, Zani P, Losos JB. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78(7): 2191–2203. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2191:ACOERI]2.0.CO;2

Ives AR. 2018. R^2s for Correlated Data: Phylogenetic Models, LMMs, and GLMMs. *Systematic Biology* syy060. https://doi.org/10.1093/sysbio/syy060

Ives AR, Daijiang L. 2018. rr2: An R package to calculate R^2s for regression models. *The Journal of Open Source Software* 3(30), 1028. https://doi.org/10.21105/joss.01028

Lammers AR, Biknevicius AR. 2004. The biodynamics of arboreal locomotion: the effects of substrate diameter on locomotor kinetics in the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *Journal of Experimental Biology* 207(24), 4325–4336. https://doi:10.1242/jeb.01231

López-Victoria M. 2006. The lizards of Malpelo (Colombia): Some topics on their ecology and threats. *Caldesia* 28, 129–134.

Losos JB. 1990. Ecomorphology, Performance Capability, and Scaling of West Indian *Anolis* Lizards: An Evolutionary Analysis. *Ecological Monographs* 60(3), 369–388. https://doi:10.2307/1943062

Losos JB. 1994. Historical contingency and lizard community ecology. Pp. 319–333 in LJ. Vitt and ER. Pianka, Eds., Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives. Princeton University Press: Princeton, NJ.

Losos JB. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. Berkeley: University of California Press.

Losos JB. 2010. Adaptive Radiation, Ecological Opportunity, and Evolutionary Determinism. *The American Naturalist* 175(6), 623–639. https://doi:10.1086/652433

Losos JB, de Queiroz K. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean Anolis lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 61, 459–483.

Losos JB, Miles DB. 2002. Testing the Hypothesis That a Clade Has Adaptively Radiated: Iguanid Lizard Clades as a Case Study. *The American Naturalist* 160(2), 147–157. https://doi:10.1086/341557

Losos JB, Sinervo B. 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *J. Exp. Biol.* 145, 23-30.

Losos JB, Spiller DA. 1999. Differential colonizations success and asymmetrical interactions between two lizard species. *Ecology* 80(1), 252–258. https://doi:10.1890/0012-9658(1999)080[0252:dcsaai]2.0.co;2

Macrini TE, Irschick DJ. 1998. An intraspecific analysis of trade-offs in sprinting performance in a West Indian lizard species (*Anolis lineatopus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 63(4), 579–591. https://doi:10.1111/j.1095-8312.1998.tb00330.x

Macrini TE, Irschick DJ, Losos JB. 2003. Ecomorphological Differences in Toepad Characteristics between Mainland and Island Anoles. *Journal of Herpetology* 37(1), 52–58

Mahler DL, Ingram T. Revell LJ, Losos JB. 2013. Exceptional Convergence on the Macroevolutionary Landscape in Island Lizard Radiations. *Science* 341(6143), 292–295. https://doi:10.1126/science.1232392

Martins EP, Hansen TF. 1997. Phylogenies and the Comparative Method: A General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *The American Naturalist* 149(4), 646–667. https://doi:10.1086/286013

Mattingly WB, Jayne BC. 2004. Resource use in arboreal habitats: structure affects locomotion of four ecomorphs of *Anolis* lizards. *Ecology* 85(4), 1111–1124. https://doi:10.1890/03-0293

Medina-Rangel GF, Pinto-E MA, Calderón-Espinosa ML. 2018. First record of the Veronica's Anolis *Anolis festae* (Squamata, Dactyloidae) in Colombia. *Herpetology Notes* 11, 725-728.

Miyata KI. 2013. Studies on the Ecology and Population Biology of Little Known Ecuadorian Anoles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 161(2), 45–78. https://doi:10.3099/0027-4100-161.2.45

Moreno-Arias RA, Calderón-Espinosa ML. 2016. Patterns of morphological diversification of mainland Anolis lizards from northwestern South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176(3), 632–647. https://doi.org/10.1111/zoj.12325

Moreno-Arias RA, Bloor P, Calderón-Espinosa ML. 2020. Evolution of ecological structure of anole communities in tropical rain forests from north-western South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*. https://doi:10.1093/zoolinnean/zlaa006

Mosauer W. 1936. The Toleration of Solar Heat in Desert Reptiles. *Ecology* 17(1), 56–66. https://doi:10.2307/1932953

Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756), 877–884. https://doi:10.1038/44766

Peixoto FP, Villalobos F, Cianciaruso MV. 2017. Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography* 26(9), 1055–1065. https://doi:10.1111/geb.12618

Perdomo J, La Marca E. 2016. *Anolis jacare* (Little Andean Chameleon) Reproduction. *Herpetological Review* 47 (2), 293

Peterson RA, Cavanaugh JE. 2019. “Ordered quantile normalization: a semiparametric transformation built for the cross-validation era.” *Journal of Applied Statistics* 1-16. https://doi: 10.1080/02664763.2019.1630372.

Phillips JG, Burton SE, Womack MM, Pulver E, Nicholson KE. 2019. Biogeography, Systematics, and Ecomorphology of Pacific Island Anoles. *Diversity*. 11(9): 141. https://doi:10.3390/d11090141

Pinto G, Mahler DL, Harmon LJ, Losos JB. 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 of London* 275(1652): 2749–2757. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0686

Poe S, Anderson CG. 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

Poe *et al.*, 2017. A Phylogenetic, Biogeographic, and Taxonomic study of all Extant Species of Anolis (Squamata; Iguanidae). *Systematic Biology* 66,(5), 663–697. https://doi.org/10.1093/sysbio/syx029

Pounds JA. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: Patterns in a tropical mainland Anolis community. *Ecological Monographs* 58:299–320.

Rand AS, Williams EE. 1969. The anoles of La Palma: Aspects of their ecological relationships. *Breviora* 327, 1–19.

Rand AS, Gorman GC, Rand WM. 1975. Natural history, behavior, and ecology of *Anolis agassizi*. Págs. 27-38 en: J. B. Graham (ed.), The biological investigation of Malpelo Island, Colombia. *Smithsonian Contribution to Zoology* 176

Revell LJ. 2011. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3(2), 217–223. https://doi:10.1111/j.2041-210x.2011.00169.x

Revell LJ. 2017. phytools: Phylogenetic tools for comparative biology (and Other Things).

Revell LJ. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution* 63:3258–3268.

Ribas SC, Velloso A, Teixeira-Filho P, Rocha-Barbosa O, Evangelista H, Dos Santos E. 2004. Structure of claws and toes of two tropidurid lizard species of Restinga from

Schmitt J, Bonnono S. 2009. Dynamics and stability of lateral plane locomotion on inclines. *Journal of Theoretical Biology* 261(4), 598–609. https://doi:10.1016/j.jtbi.2009.08.019

Southeastern Brazil: Adaptations to the vertical use of the habitat. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(4), 599– 606.

Ríos-Orjuela JC, Camacho-Bastidas JS, Jerez A. 2019. Appendicular morphology and locomotor performance of two morphotypes of continental anoles: *Anolis heterodermus* and *Anolis tolimensis. Journal of Anatomy*. https://doi:10.1111/joa.13092

Roa-Fuentes CA, Casatti L, Romero RDM. 2015. Phylogenetic signal and major ecological shifts in the ecomorphological structure of stream fish in two river basins in Brazil. *Neotropical Ichthyology* 13(1), 165-178.

Román-Palacios C, Tavera J, Castañeda M del R. 2018. When did anoles diverge? An analysis of multiple dating strategies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127, 655–668. https://doi:10.1016/j.ympev.2018.06.012

Roughgarden J. 1995. *Anolis* lizards of the Caribbean: ecology, evolution, and plate tectonics. Oxford University Press.

Rummel JD, Roughgarden J. 1983. Some differences between invasion-structured and coevolution-structured competitive communities: a preliminary theoretical analysis. *Oikos* 41(3), 477-486. https://doi:10.2307/3544107

Scarpetta S, Gray L, Nieto Montes de Oca A, Castañeda M, Herrel A, Losos JB, Luna-Reyes R, Jiménez NL, Poe S. 2015. Morphology and ecology of the Mexican cave anole *Anolis alvarezdeltoroi*. *Mesoamerican Herpetology* 2: 261–270.

Schaad EW, Poe S. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 101(4), 852–859. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01538.x

Schoener TW. 1968. The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.

Schoener TW. 1970. Size patterns in West Indian Anolis lizards. II. Correlations with the sizes of particular sympatric species-displacement and convergence. *American Naturalist* 104: 155–174.

Simpson GG. 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, New York.

Stroud J, Losos JB. 2016. Ecological Opportunity and Adaptive Radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 47(1), 507–532. https://doi:10.1146/annurev-ecolsys-121415-032254

Tinius A. Russell AP. 2017. Points on the curve: An analysis of methods for assessing the shape of vertebrate claws. J. Morphol. 278:150–169.

Tulli MJ, Abdala V, Cruz FB. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in Liolaemini lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 24(4), 843–855. https://doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02218.x

Tulli MJ, Carrizo LV, Samuels JX. 2016. Morphological Variation of the Forelimb and Claw in Neotropical Sigmodontine Rodents (Rodentia: Cricetidae). *J Mammal Evol* 23(1), 81–91. https://doi.org/10.1007/s10914-015-9300-2

Tulli MJ, Cruz FB, Herrel A, Vanhooydonck B, Abdala V. 2009. The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology*, 112(5), 379–392. https://doi:10.1016/j.zool.2009.02.001

Uetz P, Freed P, Hošek J. (eds.). 2020. The Reptile Database, http://www.reptile-database.org, accessed [31/07/2020]

Urbina-Cardona JN. 2016. Gradientes Andinos en la diversidad y patrones de endemismo en anfibios y reptiles de Colombia: posibles respuestas al cambio climático. *Revista Facultad De Ciencias Básicas* 7(1), 74 - 91. https://doi.org/10.18359/rfcb.2065

Vanhooydonck B, Andronescu A, Herrel A, Irschick DJ. 2005. Effects of substrate structure on speed and acceleration capacity in climbing geckos. *Biological Journal of the Linnean Society* 85(3), 385–393. https://doi:10.1111/j.1095-8312.2005.00495.x

Vanhooydonck B, Herrel A, Irschick DJ. 2006. Out on a limb: The differential effect of substrate diameter on acceleration capacity in *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology* 209, 4515–4523. https://doi: 10.1242/jeb.02511

Velasco JA, Herrel A. 2007. Ecomorphology of the *Anolis* lizards of the Chocó region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society* 92(1), 29–39. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00885.x

Vitt LJ, Zani PA, Esposito MC. 1999. Historical Ecology of Amazonian Lizards: Implications for Community Ecology. *Oikos* 87(2), 286. https://doi:10.2307/3546743

Vitt LJ, Avila-Pires TC, Espósito MC, Sartorius SS, Zani PA. 2003. Sharing Amazonian rain-forest trees: Ecology of Anolis punctatus and A. transversalis (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology* 37:276–285.

Williams EE. 1969. The ecology of colonization as seen in the zoogeography of anoline lizards on small islands. *Quarterly Review of Biology* 44:345–389.

Williams EE. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology* 6: 47–89.

Williams EE. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of Anolis. In Lizard ecology: studies of a model organism (eds R. B. Huey, E. R. Pianka & T. W. Schoener), pp. 326–370. Cambridge, MA: Harvard University Press

Williamson M. 1981. Island populations. Oxford University Press, Oxford, UK.

Wollenberg KC, Wang IJ, Glor RE, Losos JB. 2013. Determinism in the diversification of hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* species complex). *Evolution* 67(11), 3175–3190. https://doi:10.1111/evo.12184

Yuan ML, Wake MH, Wang IJ. 2019a. Phenotypic integration between claw and toepad traits promotes microhabitat specialization in the Anolis adaptive radiation. *Evolution* 73:231–244. https://doi:10.1111/evo.13673

Yuan ML, Jung C, Wake MH, Wang IJ. 2020. Habitat use, interspecific competition and phylogenetic history shape the evolution of claw and toepad morphology in Lesser Antillean anoles. *Biological Journal of the Linnean Society*. https://doi:10.1093/biolinnean/blz203

Zani P. (2000). The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology* 13(2): 316–325. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00166.x

Anexo 1

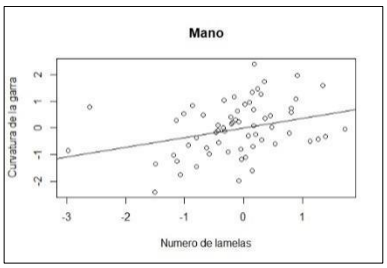
Número de individuos por especie, promedio de los rasgos morfológicos para 13 morfotipos de anolinos de Colombia. Rasgos morfológicos. **LRC**: longitud rostro cloaca, **NL**: Número de lamelas, **LAM**: Longitud de la almohadilla, **ACA**: Ancho de la almohadilla, **ARA:** Área de la almohadilla, **AG**: Altura de la garra, **LG**: Longitud de la garra, **CG**: Curvatura de la garra.

Morfotipo	Species	N	LRC	Mano							Pie						
				NL	LAM	ACA	ARA	AG	LG	CG	NL	LAM	ACA	ARA	AG	LG	CG
1	*A. antonii*	15	48.30	11.66	2.37	0.91	1.66	0.35	0.49	99.75	16.06	3.98	1.12	3.18	0.38	0.56	110.28
1	*A. auratus*	15	46.47	7.93	1.76	0.54	0.80	0.31	0.52	65.28	15.13	4.21	0.64	2.02	0.32	0.59	72.14
1	*A. fuscoauratus*	15	42.38	11.2	2.12	0.75	1.18	0.29	0.42	105.70	15.46	3.31	0.91	2.11	0.31	0.46	107.59
1	*A. maculiventris*	15	43.19	11.13	2.04	0.72	1.11	0.31	0.50	102.87	16.13	3.60	0.88	2.22	0.34	0.53	102.89
1	*A. mariarum*	8	43.54	11.16	2.23	1.00	1.88	0.32	0.44	100.25	16.58	3.71	1.20	3.47	0.36	0.58	105.12
1	*A. peraccae*	1	36.05	13	2.20	0.71	0.71	0.20	0.26	99.59	18	3.42	0.90	2.25	0.21	0.27	89.67
1	*A. tolimensis*	16	46.43	12	2.42	0.99	0.99	0.34	0.47	107.19	16.8	3.98	1.16	3.40	0.37	0.51	101.85
2	*A. gaigei*	15	47.6	10.66	2.41	0.90	1.6	0.39	0.62	111.51	16	4.21	1.07	3.14	0.43	0.69	114.85
2	*A. gemmosus*	2	49.4	11	2.58	0.80	1.75	0.41	0.73	74.23	18	4.88	1.00	3.93	0.43	0.87	98.52
2	*A. gracilipes*	1	47.6	9	2.17	0.67	1.22	0.35	0.69	83.73	14	3.83	0.78	2.32	0.36	0.57	67.83
2	*A. granuliceps*	15	40.78	8.86	1.74	0.68	0.93	0.32	0.54	90.98	14.73	3.53	0.82	2.13	0.33	0.62	89.64
2	*A. macrolepis*	5	47.64	9.2	2.03	0.85	1.52	0.35	0.61	80.64	16	3.97	0.97	3.39	0.41	0.75	113.55
2	*A. notopholis*	17	48.24	8.58	2.31	0.76	1.50	0.41	0.72	78.31	13.94	4.39	0.87	3.09	0.46	0.84	80.35
2	*A. trachyderma*	12	46.40	10.25	2.20	0.80	1.36	0.32	0.56	96.97	15.75	4.09	0.97	2.83	0.35	0.63	94.66
2	*A. tropidogaster*	15	46.58	10.8	2.38	0.79	1.41	0.34	0.48	111.34	15.93	4.01	0.94	2.58	0.36	0.56	113.56
2	*A. vicarius*	2	37.3	10.5	1.93	0.70	1.11	0.32	0.49	105.6	16	3.26	0.89	2.22	0.35	0.52	99.20
3	*A. anchicayae*	13	48.47	12.61	2.17	0.83	1.33	0.33	0.50	109.44	17.91	3.98	1.06	3.02	0.40	0.58	116.80
3	*A. festae*	2	42.12	12.5	1.96	0.73	1.06	0.32	0.44	129.97	17	3.099	0.88	1.94	0.38	0.43	113.64
3	*A. chloris*	15	54.48	13.80	2.59	1.06	2.04	0.44	0.67	116.11	17.93	4.02	1.26	3.63	0.47	0.67	110.17

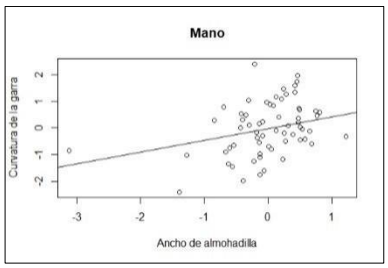
3	*A. gorgonae*	5	53.93	12.4	2.52	1.06	1.93	0.43	0.67	100.95	17.2	3.80	1.16	3.07	0.46	0.71	95.86
3	*A. ortonii*	8	45.67	12.75	2.11	0.95	1.55	0.34	0.47	103.18	19	3.65	1.09	2.64	0.38	0.52	98.42
3	*A. pentaprion*	1	69.99	18	3.05	1.45	3.28	0.45	0.63	123.11	23	4.47	1.51	4.34	0.53	0.70	113.95
3	*A. ruizii*	7	48.21	13.42	2.23	0.95	1.73	0.33	0.39	90.87	20.71	3.87	1.10	3.26	0.35	0.43	94.63
3	*A. sulcifrons*	15	54.47	14.26	2.50	1.22	2.37	0.40	0.49	99	19.86	3.96	1.13	3.88	0.45	0.55	110.07
4	*A. calimae*	3	57.56	14	2.54	1.04	2.11	0.45	0.65	98.98	17.33	3.92	1.21	3.57	0.45	0.72	102.26
4	*A. heterodermus*	15	69.33	16.33	3.32	1.52	4.29	0.48	0.61	91.82	20.86	4.67	1.74	6.63	0.51	0.66	97.47
4	*A. inderenae*	1	93.56	23	5.77	2.10	9.53	0.77	0.90	101.79	27	8.23	2.53	16.56	0.84	0.97	94.71
4	*A. menta*	2	37.26	15.5	1.83	0.82	1.27	0.19	0.25	96.69	19.5	3.12	0.93	2.28	0.19	0.26	102.57
4	*A. nicefori*	13	50.51	13.92	2.29	0.96	1.84	0.33	0.60	72.27	17.69	3.14	1.10	2.75	0.34	0.44	89.71
4	*A. solitarius*	15	46.63	12.53	1.97	0.96	1.52	0.34	0.45	81.58	17.86	3.52	1.08	2.80	0.37	0.51	67.56
5	*A. bombiceps*	5	68.42	11	3.32	1.06	2.81	0.44	0.69	69.61	15.6	5.79	1.20	5.29	0.43	0.75	88.26
5	*A. lyra*	5	54.93	13	2.67	1.14	2.53	0.49	0.79	110.11	18.8	4.72	1.33	4.69	0.53	0.90	106.92
5	*A. poecilopus*	2	51.73	12.5	2.34	0.92	1.71	0.41	0.75	116.69	19	4.32	1.23	3.90	0.44	0.82	89.99
5	*A. rivalis*	6	50.46	11.33	2.79	0.95	2.22	0.42	0.65	85.23	15.83	4.29	1.10	3.99	0.49	0.73	81.72
5	*A. scypheus*	16	55.38	11.68	2.78	0.88	1.91	0.39	0.60	89.12	16.93	4.96	0.99	3.45	0.39	0.64	87.04
5	*A. vittigerus*	8	59.95	13.28	3.14	1.17	2.95	0.49	0.67	116.90	18.12	5.09	1.42	5.05	0.55	0.78	120.66
6	*A. aequatorialis*	6	76.48	14	3.67	1.03	3.38	0.68	1.42	85.24	21.33	6.82	1.18	6.61	0.73	1.63	89.03
6	*A. danieli*	6	62.89	15.33	2.93	1.24	3.27	0.49	0.92	119.62	23.16	5.51	1.48	6.75	0.55	0.96	108.95
6	*A. fasciatus*	2	68.90	15	3.23	1.36	3.36	0.53	0.75	121.10	22.5	6.24	1.60	7.34	0.55	0.80	115.70
6	*A. fitchi*	1	68.59	16	3.42	1.38	3.70	0.58	0.99	103.05	23	6.39	1.57	7.66	0.61	1.1	100.95
6	*A. megalopithecus*	4	71.36	14.5	3.64	1.26	3.83	0.73	1.27	89	21.5	6.35	1.37	7.01	0.72	1.38	96.65
6	*A. ventrimaculatus*	14	69.99	13.07	3.85	1.22	3.82	0.58	1.05	94.46	19.5	6.80	1.41	7.55	0.62	1.15	83.15
7	*A. punctatus*	2	73.76	20	3.28	1.47	3.74	0.50	0.63	122.25	28.5	5.73	1.75	7.40	0.61	0.77	119.62
7	*A. transversalis*	3	64.37	17	3.02	1.23	2.84	0.49	0.70	116.71	23.33	4.73	1.39	4.72	0.52	0.75	118.98

7	*A. vaupesianus*	3	68.24	18.66	2.99	1.25	2.99	0.48	0.60	95.67	25	4.71	1.48	5.15	0.50	0.63	115.39
8	*A. antioquiae*	1	80.25	15	4.39	1.18	4.62	0.69	1.42	66.71	23	7.21	1.21	6.88	0.73	1.73	85.86
8	*A. biporcatus*	4	74.63	16.25	3.80	1.50	4.42	0.58	0.81	122.86	26	6.22	1.82	9.28	0.69	0.96	118.38
8	*A. huilae*	16	69.26	15.75	3.31	1.41	3.38	0.52	0.71	109.52	21.87	5.40	1.63	6.56	0.57	0.80	100.09
8	*A. jacare*	1	69.22	17	3.25	1.68	4.04	0.60	0.80	113.14	23	5.63	1.80	7.69	0.65	8.34	121.60
8	*A. maculigula*	17	101.25	15.52	6.10	2.25	11.89	1.00	1.50	113.59	21.94	9.18	2.48	19.25	1.04	1.61	116.85
8	*A. purpurescens*	4	75.81	12.25	2.79	1.36	3.11	0.69	1.00	115.76	19.75	5.65	1.61	6.47	0.81	1.15	119.61
9	*A. fraseri*	2	107.12	17	4.94	2.10	8.61	0.98	1.35	96.08	23	7.64	2.08	12.80	1.15	1.56	90.60
9	*A. mirus*	5	83.52	7.6	2.68	1.12	2.73	0.85	1.34	115.42	17.69	3.14	1.10	2.75	0.34	0.44	89.71
9	*A. onca*	8	82.94	0	0	0	0	0.66	1.25	85.50	0	0	0	0	0.63	1.24	75.01
10	*A. apollinaris*	12	91.63	19.16	5.22	2.07	8.49	0.75	1.01	114.73	27.08	9.20	2.40	16.12	0.85	1.17	107.13
10	*A. eulaemus*	6	82.46	15.5	4.67	1.29	4.90	0.73	1.36	83.52	22.33	7.76	1.40	8.81	0.80	1.52	72.26
10	*A. frenatus*	5	125.98	19.6	6.041	2.32	10.83	1.12	1.58	110.98	27	10.37	2.72	21.45	1.30	1.75	112.44
10	*A. latifrons*	8	107.78	16.5	5.33	1.78	7.40	1.04	1.70	116.61	24.12	9.28	2.14	14.98	1.14	1.77	105.18
10	*A. princeps*	9	11.53	16.33	5.24	1.86	7.80	1.18	1.78	108.29	24.66	9.28	1.95	14.22	1.23	1.75	109.05
11	*A. concolor*	16	61.56	14.5	3.03	1.32	3.01	0.48	0.67	114.24	22.81	5.60	1.58	6.08	0.54	0.78	121.68
11	*A. pinchoti*	7	47.55	13.57	2.67	0.98	1.83	0.38	0.51	122.17	20.57	4.41	1.14	3.33	0.42	0.60	122.92
12	*A. medemi*	5	48.76	10.2	2.17	0.74	1.21	0.35	0.53	108..72	15	3.75	0.88	2.43	0.38	0.60	110.24
13	*A. agassizi*	2	83.37	22	4.67	2.28	8.49	0.79	1.01	98.69	34.5	7.74	2.54	13.60	0.87	1.24	118.27

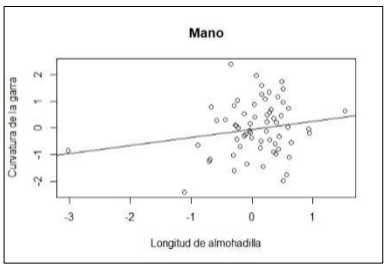
Anexo 2



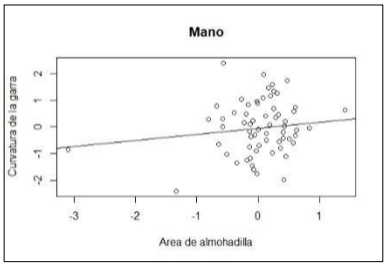
$p = 0.0146$



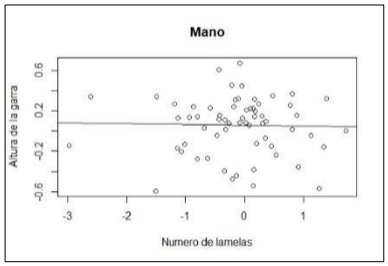
$p = 0.0231$



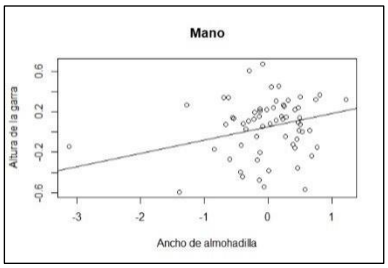
$p = 0.1344$



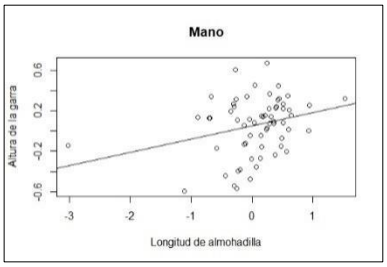
$p = 0.2751$



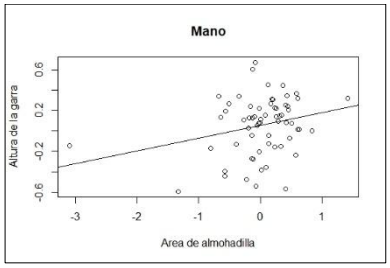
$p = 0.8655$



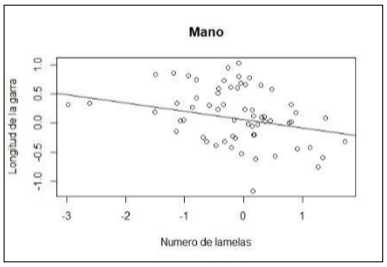
$p = 0.2095$



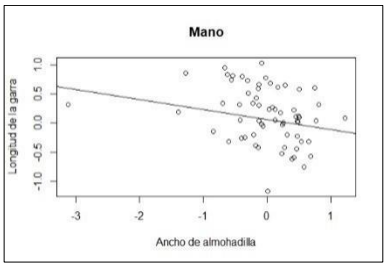
$p = 0.0263$



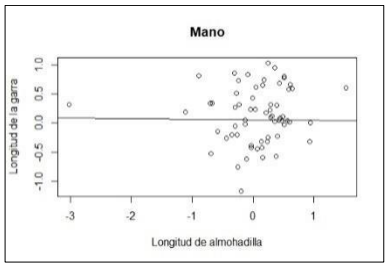
$p = 0.0388$



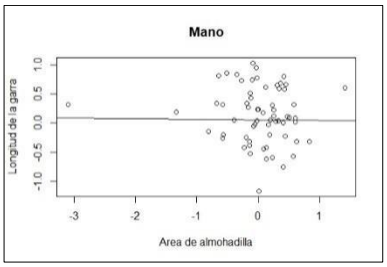
$p = 0.0299$



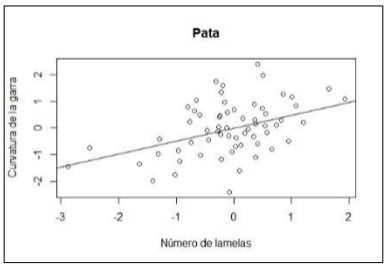
$p = 0.0473$



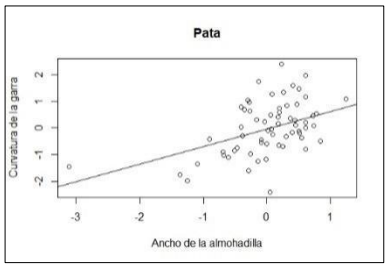
$p = 0.9120$



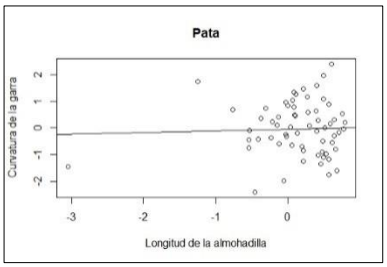
$p = 0.4190$



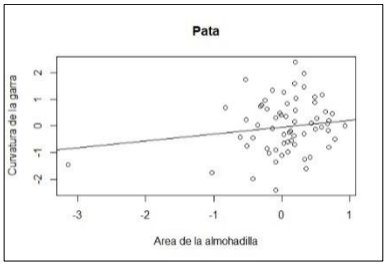
$p = 0.0006$



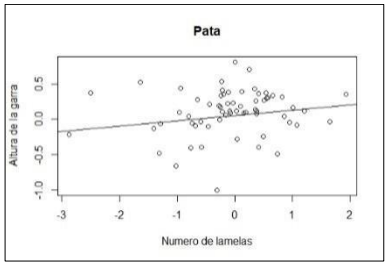
$p = 0.0002$



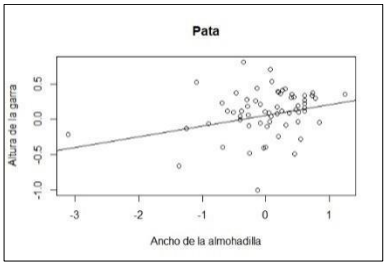
$p = 0.7785$



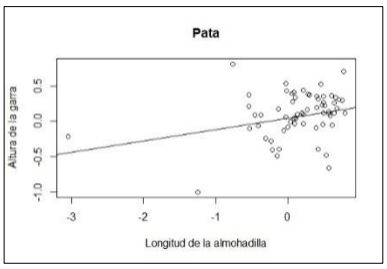
$p = 0.2087$



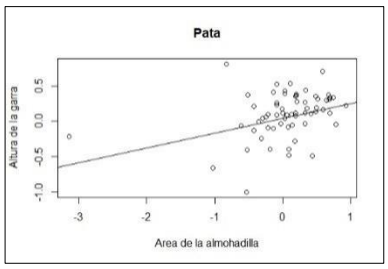
$p = 0.1144$



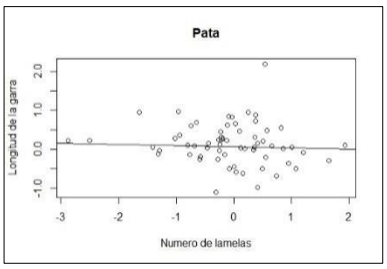
$p = 0.0152$



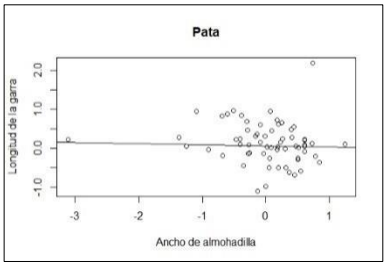
$p = 0.0188$



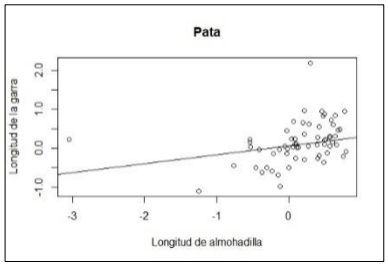
$p = 0.0010$



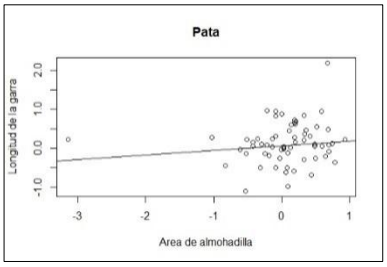
$p = 0.6854$



$p = 0.7747$



$p = 0.0349$



$p = 0.2618$