

**EFFECTOS DEL ESTADO NUTRICIONAL Y LA DISPONIBILIDAD DE PRESAS
SOBRE EL COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE *ANOLIS CRISTATELLUS*, EN
EL BOSQUE URBANO DE MAYAGÜEZ - PUERTO RICO**

POR

MARCELA BERNAL MÚNERA

TESIS SOMETIDA EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS REQUISITOS PARA EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS
EN
BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ
2007

APROBADO POR:

ALLEN R. LEWIS, PH.D.
PRESIDENTE, COMITÉ GRADUADO

FECHA

CARLOS DELANNOY, PHD
MIEMBRO, COMITÉ GRADUADO

FECHA

FERNANDO J. BIRD-PICÓ, PH.D.
MIEMBRO, COMITÉ GRADUADO

FECHA

ALBERTO PUENTE, M.SC.
REPRESENTANTE ESTUDIOS GRADUADOS

FECHA

LUCY B. WILLIAMS, PH.D.
DIRECTORA DEL DEPARTAMENTO

FECHA

ABSTRACT

The crested lizard (*Anolis cristatellus*) usually deploys aggressive or territorial behavior, to which several adaptive functions have been attributed that can vary depending on the individual and the quality of territory. The objective of this study was to determine the effect of prey availability on the territorial behavior of this species. To make this assessment I observed thirty individuals of different sex and size, during a four-day period. In the third day of the cycle, I offered them *Tenebrio molitor* larvae. The variables I took into consideration were body orientation (up or down), number of visual signals (push-ups and dewlap displays), number of perches used and perch height (maximum, minimum and average). For statistical analysis I used a split-plot design with repeated measures and two linear mixed generalized models of SAS 9.1: MIXED for continual variables and GLIMMIX for categorical variables. I found that on the third day, all individuals had their body oriented upwards and were located higher up the perches. Nevertheless, males tended to stay higher up a perch than females and were oriented downwards throughout the cycle of observation. Specifically, bigger males faced down more frequently than smaller individuals (males and females). Regarding visual signals, I found significant differences in the number of push-ups according to sex, males displaying more frequently. In addition, I found that bigger males flared their dewlap more frequently than small males. These results suggests that nutritional state and prey availability affect the territorial behavior of this lizard, as they moved higher up the perch after feeding on larvae, perhaps as protection against predators. However, adult males were higher in elevation, oriented downwards and displayed more frequently, which

can be attributed to the additional purposes in the territorial behavior of these individuals to guarantee mating and shelter.

RESUMEN

El lagartijo crestado (*Anolis cristatellus*) frecuentemente despliega comportamientos agresivos o territoriales, a los cuales se le han atribuido varias funciones adaptativas que pueden variar dependiendo del individuo y de la calidad del territorio. El objetivo del estudio fue determinar el efecto del estado nutricional y la disponibilidad de presas sobre el comportamiento territorial de esta especie. Para evaluar este efecto observé treinta individuos de diferente sexo y tamaño, durante cuatro días. En el tercer día del ciclo les proporcioné larvas de *Tenebrio molitor*. Las variables de respuesta que tomé en cuenta fueron: orientación del cuerpo (arriba o abajo), número de señales visuales (flexiones y despliegues de gaita), cantidad de perchas usadas y altura en la percha (máxima, mínima y promedio). Usé un diseño de parcelas divididas con medidas repetidas y dos modelos lineales mixtos generalizados del programa SAS 9.1: MIXED para las variables continuas y GLIMMIX para la variable categórica. Encontré que el tercer día todos los individuos orientaron su cuerpo hacia arriba con mayor frecuencia y se ubicaron a mayor altura en la percha. No obstante, los machos tendieron a estar a mayor altura que las hembras y orientados hacia abajo durante todo el ciclo de observación. Específicamente, los machos de mayor tamaño se orientaron con más frecuencia hacia abajo que los individuos pequeños (machos y hembras). En cuanto a las señales visuales encontré diferencias significativas en el número de flexiones de acuerdo al sexo, siendo los machos quienes las llevaron a cabo en mayor cantidad. En adición, hallé que los machos de mayor tamaño ejecutaron más despliegues de gaita que los machos pequeños. Los resultados sugieren que el estado nutricional y la disponibilidad de

presas afectan el comportamiento territorial de este lagartijo, ya que al consumir las larvas los individuos subieron en la percha, probablemente para estar más protegidos de los depredadores. Sin embargo, los machos adultos se mantuvieron a mayor altura, continuaron orientados hacia abajo y realizaron una mayor cantidad de despliegues visuales, lo cual puede atribuirse a que el comportamiento territorial en estos individuos tiene propósitos adicionales, probablemente garantizar parejas y refugios.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Departamento de Biología por brindarme la oportunidad de realizar la Maestría en Ciencias y a los miembros del comité graduado por su colaboración en la elaboración del manuscrito. En especial al Dr. Allen Lewis (presidente del comité), por su apoyo en los momentos difíciles y por tener siempre la puerta abierta para mí.

Al Doctor Raúl Macchiavelli por su enorme colaboración con el análisis estadístico.

A Gustavo Miguel González por su invaluable apoyo en la fase de campo.

A Raquel, Mónica e Iván, por apoyarme incondicionalmente en la búsqueda de mis sueños.

A Andrés, Gail, Gustavo y Anita por convertirse en mi familia en Puerto Rico.

TABLA DE CONTENIDO

ABSTRACT	II
RESUMEN	IV
AGRADECIMIENTOS.....	VI
LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABLAS	IX
1 INTRODUCCIÓN.....	11
2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS BIOLÓGICAS.....	16
3 MATERIALES Y MÉTODOS	18
3.1. ESPECIE ESTUDIADA	18
3.2. ÁREA DE ESTUDIO.....	19
3.3. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	20
3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	22
4 RESULTADOS	27
5 DISCUSIÓN	31
6 RECOMENDACIONES Y TRABAJOS FUTUROS	40
7 LITERATURA REVISADA.....	42
8 FIGURAS.....	46
9 TABLAS.....	56

LISTA DE FIGURAS

Figuras	Página
Fig. 1. (A) Ubicación del municipio de Mayagüez dentro de Puerto Rico (B) Ubicación del bosque urbano en una imagen satelital del Recinto Universitario de Mayagüez.	46
Fig. 2. Bosque urbano con los troncos de los árboles divididos con cinta reflectiva y platos plásticos en la base para la ubicación de las larvas de <i>Tenebrio molitor</i>	47
Fig. 3. Categoría de altura máxima alcanzada por los individuos observados (A) de acuerdo al período (B) de acuerdo a su sexo y a su tamaño.	48
Fig. 4. Categoría de altura promedio alcanzada por los individuos observados de acuerdo al período.	49
Fig. 5. Categoría de altura promedio alcanzada por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño (A) en los días sin comida (B) en el día con comida.....	50
Fig. 6. Categoría de altura mínima alcanzada por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño.	51
Fig. 7. Número de veces que los individuos orientan su cuerpo hacia arriba o hacia abajo durante el periodo de observación.	52
Fig. 8. Número de veces que los individuos orientan su cuerpo hacia arriba o hacia abajo de acuerdo a su sexo y a su tamaño (A) en los días sin comida (B) en el día con comida..	53
Fig. 9. Número de flexiones realizadas por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño	54
Fig. 10. Número de despliegues de gaita realizados por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño.....	55

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
Tabla 1. Análisis estadístico de la variable categoría de altura mínima para los factores tamaño y sexo unidos.....	56
Tabla 2. Análisis estadístico de la variable orientación para los factores tamaño y sexo unidos (modelado como la probabilidad de que el individuo se oriente hacia abajo).....	57
Tabla 3. Posibles depredadores de <i>Anolis cristatellus</i> observados en el bosque urbano durante la fase de campo.....	58
Tabla 4. Análisis estadístico de la variable flexiones para los factores tamaño y sexo unidos.	59

1 INTRODUCCIÓN

El ámbito doméstico (“home range”) ha sido definido como el área recorrida por un animal mientras lleva a cabo actividades naturales como forrajeo, apareamiento y cuidado de las crías (Burt, 1943). Todas las necesidades dentro de la rutina de un individuo se encuentran en esta área, incluyendo refugio y condiciones de temperatura adecuadas (Huey et al., 1989). El área dentro del ámbito doméstico que es activamente defendida de usurpadores es llamada territorio (Dugatkin, 2004). Aunque factores tales como la especie y la densidad poblacional, determinan si el ámbito doméstico existe sin un territorio, es idéntico al territorio o de mayor tamaño (Paterson, 1999).

En general, el tamaño del ámbito doméstico se considera un indicador importante del comportamiento y de los requerimientos (con relación a su disponibilidad en el ambiente) de un animal (Perry y Garland, 2002). Los movimientos de los individuos dentro del ámbito doméstico pueden ser afectados por el comportamiento social, depredadores, termorregulación y disponibilidad de recursos (Paterson, 1999).

La persistencia del comportamiento territorial se debe a que incrementa las ventajas de los individuos dentro de las poblaciones (Ferguson et al., 1983; Rand, 1967) y parece tener varias funciones adaptativas, como por ejemplo, defensa de parejas, alimento y nidos (Brown, 1964). Sin embargo, a pesar de que un gran número de estudios han demostrado que

controlar un territorio puede tener efectos importantes en el éxito reproductivo “Darwiniano” y que por lo tanto debe estar bajo fuerte selección, el proceso por el cual un territorio es establecido permanece sin esclarecer (Perry et al., 2004). La mayoría de las inferencias acerca del significado de la territorialidad se fundamentan en conjeturas o evidencias indirectas, que a veces parecen muy convincentes y en ocasiones insuficientes para explicarla (Ferguson et al., 1983).

En lagartos, como en otros grupos que exhiben este comportamiento, estas ventajas incluyen acceso a recursos limitados: parejas, alimento, refugios, lugares de oviposición y asoleo, entre otros (Ferguson et al., 1983; Morse, 1980). Adicionalmente, los individuos incrementan el número de apareamientos, lo que en su momento puede proporcionarles mayor supervivencia y éxito reproductivo (Rand, 1967). Estos factores tienen consecuencias significativas en la organización ecológica de las comunidades (Losos, 1990) y en su diversificación evolutiva (Rodríguez-Robles, 2005).

Wiley y Poston (1996) sugieren que hay una diferencia intra-específica en los factores que influyen en el comportamiento territorial de los animales, ya que los machos parecen establecer sus territorios para incrementar su potencial reproductivo, mientras que las hembras aparentemente están influenciadas por la disponibilidad de comida y refugios, más que por la ubicación de los machos, ya que se aparean con los machos que se implantan exitosamente en un territorio que se solapa con el suyo. Para *Uta palmeri*, por ejemplo, se ha

reportado que las hembras no son agresivas, carecen de territorialidad y tienen ámbitos domésticos que con mucha frecuencia se superponen con los de otras hembras; mientras que los machos son agresivos, la mayoría territoriales y sus ámbitos domésticos pueden contener los de muchas hembras (Hews, 1993).

En el caso del género *Anolis*, se han observado sistemas sociales complejos y dinámicos, con adultos y juveniles de muchas especies defendiendo territorios que contienen recursos limitados (Schoener y Schoener, 1980). Los individuos pertenecientes a este género utilizan casi exclusivamente señales visuales para la comunicación social (Fleishman, 1992). Los machos territoriales espontáneamente hacen señales dentro de sus territorios. Estas señales consisten en movimientos de la cabeza y del cuerpo, y extensiones de su colorida gaita con el propósito de anunciar su posición, rechazar a otros machos y atraer parejas potenciales (Rodríguez-Robles, 2005).

La selección natural puede actuar sobre los machos, favoreciendo a los individuos que eligen perchas que maximizan la probabilidad de anunciar su presencia, detectar machos intrusos y evitar depredadores. Esto sugiere que la selección actúa sobre las interacciones sociales y a su vez tiene influencia en los patrones de uso del hábitat (Rodríguez-Robles, 2005; Paterson, 1999).

Sin embargo, cuando la comida es abundante, estos lagartos pueden cambiar a una jerarquía de dominancia en la que cesan de defender territorios individuales (Stamps y Tanaka, 1981). Esto puede deberse a que, aunque el comportamiento territorial le aporta beneficios al individuo, igualmente conlleva un alto gasto de energía y riesgos adicionales, como el de incrementar las posibilidades de ser depredado y en consecuencia los individuos deben establecer los costos y beneficios asociados a este comportamiento, incorporar la información y tomar una decisión (Lima y Dill, 1990).

La depredación ha sido considerada como una de las principales fuerzas selectivas en la evolución de muchas características morfológicas y comportamentales de los animales. La importancia de la depredación a lo largo del “tiempo evolutivo” es clara, pero nueva evidencia sugiere que los animales también tienen la habilidad de establecer y a través del comportamiento influenciar, el riesgo de ser depredados en tiempo ecológico, es decir durante su tiempo de vida (Lima y Hill, 1990). Estos autores han desarrollado una abstracción del proceso de depredación, en el cual varios componentes del riesgo de depredación han sido identificados. Estos son: 1. tasa de encuentro entre el depredador y la presa, 2. probabilidad de morir durante el encuentro y 3. tiempo en el que la presa está vulnerable. Muchos estudios indican que los animales tienen la capacidad de evaluar y controlar uno o más de esos componentes, los cuales influyen fuertemente decisiones tomadas por los individuos, tales como qué, dónde y cuándo comer.

El propósito de este estudio fue determinar cómo afecta el estado nutricional y la disponibilidad de presas, el comportamiento y el uso del territorio del lagartijo crestado (*Anolis cristatellus*), ya que como sugieren Marler y Moore (1991), el estado nutricional de los individuos puede influenciar su ubicación y generar cambios en el comportamiento social, debido a que un animal bien alimentado tiene más tiempo y energía para comprometerse en interacciones sociales. Paterson (1999) examinó la disponibilidad de comida sobre hembras de *Anolis distichus*, investigación que sirvió como referencia a este estudio. Sin embargo, son pocos los trabajos empíricos que han examinado el efecto de los cambios en la disponibilidad de comida sobre el comportamiento territorial y el uso del espacio dentro del ámbito doméstico (Boutin, 1990).

2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS BIOLÓGICAS

OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto del estado nutricional y la disponibilidad de presas sobre el comportamiento territorial de *Anolis cristatellus*.

Hipótesis: Uno de los axiomas de la ecología de la conducta es que la distribución de los alimentos afecta la viabilidad y la forma de defensa de los recursos (Stamps, 1983). En algunas especies de lagartos se ha comprobado que la disponibilidad de comida juega un papel proximal en la modificación del comportamiento territorial (Ferguson et al., 1983). Se espera que el uso del territorio y el comportamiento de los individuos observados sean diferentes después de la suplementación de comida.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar si la orientación del cuerpo (mirando hacia arriba ó hacia abajo) y la ubicación en la percha (altura en el tronco) de *A. cristatellus* están influenciadas por su estado nutricional.

Hipótesis: La ubicación de un individuo en la percha esta determinada por una combinación de factores: evadir y detectar depredadores, avistar presas, termorregulación, estado nutricional y evitar parásitos (Paterson, 1999). Se espera que después de que los individuos

focales hayan consumido las larvas de *Tenebrio molitor* suministradas, éstos se ubiquen con mayor frecuencia en las categorías mayores de altura y se orienten con la cabeza hacia arriba.

Hipótesis: Los *Anolis* han mostrado una gran variación inter e intraespecífica en los patrones de uso del espacio (Martins, 1994), sugiriendo que el comportamiento territorial de los machos esta más influenciado por la ubicación de las hembras y el de las hembras por la comida (Perry y Garland, 2002). Se espera que la respuesta al incremento de comida disponible sea mayor en las hembras que en los machos y que en consecuencia éstas se encuentren con mayor frecuencia que los machos a mayor altura en la percha y orientadas hacia arriba durante la suplementación de comida.

- Establecer si la cantidad de señales visuales exhibidas por los individuos observados de *A. cristatellus* se ven afectadas por la disponibilidad de comida y el estado nutricional.

Hipótesis: La distribución de los machos del género *Anolis*, aunque influenciada por la disponibilidad de comida, en muchas especies parece estar más determinada por la ubicación de las hembras (Hews, 1993). Se espera que la cantidad de señales visuales generadas por los machos aumente en los períodos de suplementación de comida, debido a que el tiempo invertido en forrajear disminuirá y probablemente se invertirá en señales de cortejo o defensa.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. ESPECIE ESTUDIADA

El lagartijo crestado (*Anolis cristatellus*) es una especie endémica de Puerto Rico y las Islas Vírgenes (Schwartz y Henderson, 1991), recibe su nombre por la cresta a lo largo del cuerpo y la cola que poseen los machos (Rivero, 1978). La longitud corporal de los machos adultos es cerca de 1.4 veces mayor que la de las hembras (Fitch, 1981).

Este lagartijo se alimenta de otros lagartos, anfibios, insectos y artrópodos (Leal y Rodríguez-Robles, 1997) y constituye una importante fuente de alimento para muchas especies de depredadores vertebrados. Aunque la mayoría de los individuos presentan coloraciones crípticas, se encuentran muy expuestos a aves y serpientes en los troncos de los árboles, por lo que cuando son perturbados se mueven hacia la parte alta del tronco buscando refugio en el follaje (observación personal).

Los machos defienden un territorio que típicamente consiste de varios árboles. Los adultos de ambos sexos, así como los juveniles, frecuentemente muestran comportamientos agresivos o territoriales, aunque los machos son especialmente combativos (MacLean, 1982). En algunas especies del género *Anolis* la agresión es mucho más común durante la temporada reproductiva (Jenssen et al., 1995). En el caso de *A. cristatellus*, su pico de actividad

reproductiva se da en el mes de octubre, período en el que se observa un comportamiento más agresivo en todos los segmentos de la población (Perry et al. 2004).

Anolis cristatellus es abundante, de baja movilidad, resistente en cautiverio, fácil de observar y capturar (Schoener y Schoener, 1982), características que lo convierten en un excelente objeto de estudio. Adicionalmente, debido a que se encuentra con frecuencia perchado en troncos o postes ubicados en sitios soleados de bordes de bosques y ciudades, puede ser hábil evadiendo depredadores y en consecuencia evaluando situaciones de peligro (Paterson, 1999).

3.2. ÁREA DE ESTUDIO

Llevé a cabo la fase de campo en un sector del bosque urbano ubicado detrás del edificio de biología, cerca a la Quebrada de Oro, dentro del Recinto Universitario de Mayagüez, (18°12'47''N y 67°08'18''W) (Fig. 1). Este bosque, de acuerdo al sistema de clasificación de Holdridge, está localizado en la zona de vida Bosque Húmedo Subtropical (Ewel y Whitmore, 1973) y se encuentra en un estado sucesional secundario, ya que se estableció en una plantación abandonada de árbol de caucho (*Castilla elastica*). Durante el tiempo de muestreo la humedad relativa promedio fue de 82.85%, la temperatura promedio 77.61°F y la precipitación total 5.31 pulgadas.

3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

Capturé manualmente sesenta y ocho adultos de *Anolis cristatellus*, entre julio del 2006 y mayo del 2007. Una vez capturados determiné su sexo (basándome en la forma y longitud de la gaita, así como en el engrosamiento de la base de la cola), los medí y marqué con un número pequeño en el dorso, usando corrector líquido, con el propósito de identificarlos individualmente (Leal y Rodríguez-Robles, 1997). Cuando terminé este procedimiento devolví los animales al sitio en el que los encontré. La marca no pareció afectar el comportamiento de los individuos. El número permanecía por pocos días en el individuo cuando llovía con frecuencia, pero en época seca registré individuos que mantenían la marca hasta por 20 días. Observé que varios individuos mudaban la piel junto con el corrector líquido.

Para evitar recapturar individuos ya observados, a los que se les hubiera perdido la marca, me desplazé dentro del bosque una distancia suficiente para alejarme del ámbito doméstico de los individuos (cuyo tamaño y ubicación establecí visualmente durante el muestreo). Los individuos observados mantenían un territorio constante y era fácil re-avistarlos en un área definida dentro del área de estudio.

Para evaluar las diferencias en el comportamiento de los individuos de acuerdo a su tamaño (cabeza-cloaca), establecí cuatro categorías: categoría 1 (30.01 mm – 40.00 mm), categoría 2

(40.01 mm – 50.00 mm), categoría 3 (50.01 mm – 60.00 mm) y categoría 4 (60.01 mm – 70.00 mm).

Dividí los troncos de los árboles en los que hallé a los individuos marcados, cada 20 centímetros, con cinta reflectiva. Los intervalos crearon categorías de altura: categoría 0 (suelo), categoría 1 (de 0 a 20 cm) hasta categoría 11 (de 200 cm en adelante) (Fig. 2).

Seguí un individuo específico durante cuatro días (en su percha o en el suelo del bosque) usando binoculares, cada día durante media hora. En ese tiempo registré el comportamiento del animal cada cinco minutos, para un total de siete observaciones por día. Usé los dos primeros días para establecer el comportamiento “usual” del animal, los datos de estos días fueron promediados (período 1). El tercer día les proporcioné diez larvas del coleóptero *Tenebrio molitor*, en un plato plástico ubicado en la base del tronco (coloqué varios platos en el territorio usado por el animal en los días anteriores, para que los *Anolis* se acostumbraran a su presencia y las larvas pudieran ser añadidas con la mínima perturbación posible) (período 2) (Fig. 2). Aunque registré el comportamiento de cada individuo desde el momento en que ubicaba las larvas en el plato, para el análisis estadístico sólo usé la media hora después de que todas las larvas fueran consumidas, ya fuera por el individuo observado (el lagartijo focal debía comer por lo menos una) o por otros individuos. El cuarto día repetí el mismo procedimiento de los dos primeros días para establecer si había cambios en el comportamiento del lagartijo (período 3) (Modificado de Paterson, 1999).

De los 68 *A. cristatellus* marcados completé el ciclo (tres períodos) sólo para 30 animales: diez hembras y veinte machos. Para cada individuo registré diariamente la categoría máxima de altura, la categoría mínima de altura y el promedio de categoría de altura de las siete observaciones. Establecí también la orientación del cuerpo en la percha (mirando hacia abajo = 1 ó hacia arriba = 2) y número perchas usadas, contadas como el número de arbustos, árboles, bejucos o estructuras elevadas del suelo (rocas, ramas...) en las que se ubicó el individuo durante el período. Adicionalmente, determiné la cantidad de señales visuales (flexiones y despliegues de gaita) realizadas por los animales, durante la media hora completa, sin limitarme a las observaciones cada cinco minutos. Recolecté datos entre las 08:00 y las 15:00, siempre y cuando factores ambientales tales como la temperatura (< 21°C), nubosidad y precipitación no afectaran el comportamiento de los animales bajo estudio.

3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Con el propósito de determinar si hubo diferencias en el comportamiento territorial de los individuos según su estado nutricional (antes, durante y después de proporcionarles larvas), usé dos análisis diferentes, uno para las variables continuas y otro para la variable categórica. Sin embargo, para los dos tipos de variables tuve en cuenta el hecho de que los datos no son independientes, debido a que se realizaron varias observaciones de un mismo individuo (medidas repetidas), en este caso registré el comportamiento territorial del mismo lagartijo durante días consecutivos (cuyo orden no puede ser asignado aleatoriamente). Teniendo esto

en consideración, usé un diseño de parcelas divididas con medidas repetidas, que utiliza el cuadrado medio del error de la unidad experimental dentro del tratamiento para probar la hipótesis de igualdad de tratamientos y modelos mixtos. Las unidades experimentales fueron los lagartijos (parcela), los factores que se le aplicaron a toda la “parcela” fueron sexo y tamaño y el factor o tratamiento que se le aplicó a las “subparcelas” fueron los cuatro días de observación (medidas repetidas). El efecto aleatorio provino de las diferencias entre los individuos observados.

En un diseño de parcelas divididas clásico, que no considera medidas repetidas, se asumen errores independientes, lo que significa que todas las observaciones están, al menos, igualmente correlacionadas. Sin embargo, cuando se trabaja con medidas repetidas, las observaciones de puntos cercanos en el tiempo usualmente están más correlacionadas entre sí que las observaciones que están más distanciadas en el tiempo. Esta situación hace necesario modelar la estructura de covarianza de los datos, de modo que las inferencias acerca de las medias sean las apropiadas (Duran et al., 2005; Ott, 1992). Debido a esto usé dos tipos de modelos lineales mixtos generalizados: MIXED y GLIMMIX (SAS 9.1 Institute Inc., 2002-2003), los cuales constituyen una generalización del modelo de la regresión lineal, que permiten poner a prueba efectos no lineales, tanto para variables categóricas, como para continuas, usando cualquier variable dependiente cuya distribución sea diferente de la normal, permitiendo estimar de una manera correcta no sólo las medias de los tratamientos (LSMEANS) para los efectos fijos, sino también sus errores estándares que son mayores

debido a que no todos los factores son fijos (Bennington y Thayne, 1994; Chacoff et al., 2004).

Utilicé el procedimiento MIXED para las variables de respuesta continuas: altura máxima, altura mínima, altura promedio, número de perchas usadas y señales visuales (flexiones y despliegues de gaita), ya que éste permite ajustar el modelo estadístico planteado y modelar la estructura de covarianza (SAS 9.1 Institute Inc., 2002-2003). Para elegir la estructura de covarianza que mejor se aplicara a los datos, escogí la que tuviera un AIC (Criterio de Información de Akaike) más cercano a cero, ya que este criterio se considera el más apropiado para obtener inferencias válidas de los efectos fijos. La estructura de covarianza auto-regresiva de orden 1 ó AR(1) fue la que arrojó un valor de AIC más bajo. Este tipo de covarianza asume que las observaciones correspondientes a puntos del tiempo cercanos tienen una correlación mayor que aquellas observaciones que están distanciadas en el tiempo (Duran et al., 2005).

Una vez establecida la estructura de covarianza más adecuada, procedí a analizar los resultados del análisis de varianza, los cuales me permitieron evaluar si los efectos de los factores tamaño, sexo y día y su interacción sobre las variables de respuesta fueron estadísticamente significativos. Adicionalmente, usé la prueba de Tukey para evitar que los errores de tipo I de cada una de las pruebas se acumularan al realizar múltiples inferencias sobre los mismos datos (Ott, 1992).

Debido a que no encontré individuos de todas las categorías de tamaño para los dos sexos (macho = 1, hembra = 2), uní las variables sexo y tamaño en un sólo factor, con el propósito de evaluar otras hipótesis de interés, por medio de interacciones (factor sexo-tamaño * día) y contrastes. Las categorías resultantes fueron: 12 (macho-pequeño), 13 (macho-mediano), 14 (macho-grande), 21 (hembra-pequeña) y 22 (hembra-mediana)

El programa SAS usado se muestra a continuación:

```
proc mixed data=tesis;
class ind sextam dia ;
model perch= sextam dia sextam*dia /residual outp=dataresiduos;
repeated dia / subject=ind type=ar(1); *CS;
lsmeans sextam dia sextam*dia /pdiff
adjust=tukey;
contrast 'machos vs hembras' sextam 2 2 2 -3 -3;
ods output lsmeans= means;
ods output diffs= diferencias
run;
```

La variable categórica orientación del cuerpo, tiene una variable de respuesta binaria (arriba o abajo), por lo cual usé el procedimiento experimental GLIMMIX, que utiliza el enfoque de cuasiverosimilitud penalizada y trabaja con error binomial, función “logit link” y modela la

probabilidad de que la posición abajo ocurra (SAS 9.1 Institute Inc., 2002-2003). Este procedimiento ajusta modelos estadísticos en los cuales los datos presentan correlaciones o variabilidad no constante y la variable de respuesta no necesariamente se distribuye normalmente.

El programa SAS usado se muestra a continuación:

```
proc glimmix data=tesis2;
where pos~='lado';
class ind sextam dia ;
freq freq;
model pos= sextam dia / link=logit dist=binary;
random dia(ind) ;
lsmeans sextam / pdiff ilink;
lsmeans dia / pdiff ilink;
run;
```

4 RESULTADOS

Los *Anolis cristatellus* observados se ubicaron en todas las categorías de altura, desde la hojarasca, hasta el dosel del bosque. La suplementación de comida afectó su ubicación en la percha, ya que encontré una diferencia significativa en la altura máxima y en la altura promedio alcanzada por los individuos en los períodos de muestreo. En general, los *Anolis* se ubicaron en una categoría mayor de altura en el período 2 (7.95) que en el período 1 (5.08) ($t = -3.88$, $p = 0.0009$) y el período 3 (5.82) ($t = 2.87$, $p = 0.0162$) (Fig. 3A). Igualmente, alcanzaron una altura promedio mayor el día con comida (período 2) (5.25) con respecto a los días sin comer (período 1) (3.25) ($t = -3.46$, $p = 0.0010$) y al día después de comer (período 3) (3.68) ($t = 2.73$, $p = 0.0085$) (Fig. 4). Durante el muestreo, observé que en los días en que no agregué larvas en los platos, los lagartijos comían termitas, hormigas e incluso frutos y semillas de los excrementos de las aves.

El tamaño de los lagartijos utilizados para los análisis estadísticos estaba entre 39.10 – 61.05 mm de longitud cabeza – cloaca. El promedio de tamaño de los machos fue de 48.13 ± 7.40 mm y el de las hembras 46.64 ± 6.64 mm. Observé que los machos se situaron (7.37) en categorías de altura mayores que las hembras (5.25) ($t = 2.80$, $p = 0.0097$) (Fig. 3B). En cuanto a la altura promedio, los machos (5.06) se ubicaron más alto que las hembras (3.06) ($t = 2.95$, $p = 0.0068$), tanto en los períodos 1 y 3 como en el período 2 (Fig. 5A y 5B). Al unir los factores sexo y tamaño, encontré que los machos pequeños (12) y las hembras pequeñas

(21) presentaron el cambio más dramático en la altura promedio en la percha al consumir las larvas (Fig. 5B). No hallé una diferencia significativa en la altura mínima alcanzada por los lagartijos entre períodos ($F_{2,58} = 0.82$, $p = 0.4469$). Sin embargo, sí detecté, de acuerdo a la hipótesis probada por medio de contrastes (uniendo los factores tamaño y sexo), que las hembras se ubicaron más bajo en la percha ($F_{1,25} = 7.40$, $p = 0.0117$) (Tabla 1, Fig. 6).

Encontré diferencias en la orientación de los individuos en la percha entre los diferentes períodos. En general, los lagartijos pasaron una menor proporción de su tiempo mirando hacia abajo durante el período 2 (0.60), que durante el período 1 (0.96) ($t=5.26$, $p<.0001$) y durante el período 3 (0.92) ($t=-4.29$, $p<.0001$) (Fig. 7). Los datos sugieren una diferencia significativa entre machos y hembras ($F_{4,404} = 4.50$, $p = 0.0014$), siendo los machos, en promedio, los que orientan su cuerpo con mayor frecuencia hacia abajo (Tabla 2, Fig. 8A y 8B). Sin embargo, al discriminar por el factor sexo*tamaño, observé que los individuos pequeños, tanto hembras (21) como machos (12), invierten mayor cantidad de tiempo mirando hacia arriba luego de haber consumido las larvas (Fig. 8B).

La presencia de depredadores y el estado nutricional son dos factores que la literatura sugiere que afectan la orientación del cuerpo de los lagartijos. Durante el trabajo de campo observé varias especies de aves y reptiles, que incluyen a este lagartijo en su dieta, forrajeando en el área de estudio (Tabla 3). Específicamente, detecté un intento de depredación de un Zorzal Pardo (*Margarops fuscatus*) a uno de los lagartijos marcados. Animales domésticos también

recorren con frecuencia el bosque, en una ocasión observé a un gato (*Felis domesticus*) capturando y matando a una *Ameiva exsul*, por lo que no es improbable que puedan hacerlo con individuos de *A. cristatellus*.

Los datos sugieren que el número de perchas usadas por los individuos no fue afectada por ninguno de los factores evaluados: período ($F_{1,56}=2.17$, $p=0.1233$), sexo ($F_{1,24}=3.41$, $p=0.0773$) y tamaño ($F_{3,24}=0.65$, $p=0.5936$). Los *Anolis* observados se percharon en todo tipo de estructuras: raíces, rocas, ramas caídas, arbustos delgados, pero principalmente se ubicaron en el tronco de árboles de diferente grosor, pero con una altura de por lo menos 1 m de altura.

Durante la fase de campo observé numerosas interacciones sociales. Cortejos, despliegues espontáneos por parte de machos (que parecían no estar dirigidos a ningún individuo en particular) y despliegues visuales y combates entre machos. Observé éstos últimos con más frecuencia durante el período 2 (suplementación de comida), cuando los machos se disputaban los platos con larvas. En una ocasión dos machos adultos se enfrentaron mediante señales visuales por 5 minutos, uno en el tronco de un árbol (categoría de altura 3) mirando hacia abajo y otro en el suelo, en un tronco caído (categoría de altura 0). El que estaba en el árbol hizo flexiones y despliegues de gaita, y en un momento dado retrocedió en el árbol agitando su cola, el otro individuo se acercó, se subió al árbol y empezaron a girar alrededor del tronco, mirándose el uno al otro y mordiéndose, principalmente en la cola. Durante el

combate cambiaron visiblemente de color. El residente del árbol, que tenía un color marrón oscuro, cuando abandonó el territorio se volvió claro y lo contrario ocurrió con el visitante. El enfrentamiento duró 11 minutos. Sin embargo, no encontré diferencias significativas en la cantidad de flexiones ($F_{2,46}=0.31$, $p=0.7373$), ni de despliegues de gaita ($F_{2,46}=1.25$, $p=0.2951$), realizados por los individuos entre los períodos. Aunque los datos sí sugieren una diferencia significativa entre machos y hembras, de acuerdo a la hipótesis probada por medio de contrastes (uniendo los factores tamaño y sexo), ya que en promedio los machos hicieron más flexiones que las hembras ($F_{1,23} = 5.22$, $p = 0.0319$) (Tabla 4, Fig. 9). Aunque observé que los machos pequeños realizan una cantidad de flexiones similar a la de las hembras pequeñas. Adicionalmente, encontré que los individuos de tamaño cuatro (machos) (1.59) ($t = -2.59$, $p = 0.0165$) y los individuos de tamaño tres (machos) (1.38) ($t = -2.56$, $p = 0.0175$) llevaron a cabo más despliegues de gaita que los individuos de tamaño dos (machos y hembras) (-0.02) y tamaño 1 (-0.02) (Fig. 10).

5 DISCUSIÓN

La adición de comida (larvas de *Tenebrio molitor*) afectó el uso del espacio y el comportamiento territorial de los *Anolis cristatellus* observados. Los individuos se ubicaron a una altura mayor en la percha y orientaron con más frecuencia su cuerpo hacia arriba al consumir el alimento suministrado, en comparación con los días antes y después de aplicarles el tratamiento (Fig. 3A, 4 y 7).

Esto coincide con lo encontrado por Paterson (1999), quien reportó que las hembras de *Anolis distichus*, después de comer, se situaron significativamente más alto en la percha por al menos 24 horas. Ella sugirió que evitar depredadores es una posible explicación para el incremento en la altura después de forrajear, ya que cuando un individuo está menos hambriento, su disposición a arriesgarse a ser depredado disminuye y por lo tanto elige una ubicación menos peligrosa para buscar presas y realizar otras actividades. Lima y Dill (1990) afirmaron que los animales pueden hacer que el riesgo de depredación sea menor, reduciendo el tiempo que pasan en áreas en donde la posibilidad de encontrarse con el depredador es alta. En consecuencia, la selección del hábitat y específicamente del sitio o la percha en la cual van a forrajear, no sólo se evalúa dependiendo de la cantidad y distribución del alimento, sino también en términos del riesgo de depredación al que estarán sometidos. Por ejemplo, Wellborn y Robinson (1987), presentan evidencia de que las larvas de la libélula

Pachydiplax longipennis escogen los sitios dónde van a forrajear de acuerdo con el riesgo de depredación y a su estado nutricional.

Sin embargo, aunque la presencia de depredadores es de obvia importancia en las decisiones concernientes al uso del territorio, otros aspectos del riesgo de depredación pueden jugar un papel importante. Este es el caso de la cercanía a zonas que proporcionan refugio o cobertura (Lima y Dill, 1990). Grubb y Greenwald (1982) encontraron que la selección de territorio por parte del gorrión casero (*Passer domesticus*), refleja un equilibrio (trade – off) entre depredación (distancia a zonas que proporcionen refugio y seguridad) y ventajas térmicas (ahorro de energía). Newman y Caraco (1987) presentaron evidencias de que la ardilla gris (*Sciurus carolinensis*) acepta reducir su tasa de alimentación para forrajear en parches cercanos a zonas que le brinden cobertura.

En este caso, el hecho de que los *A. cristatellus* incrementaran la altura en la percha luego de alimentarse, parece ser una combinación de los factores mencionados anteriormente, debido a que durante el muestreo observé varios individuos de *Alsophis portoricencis*, un colúbrido terrestre que forrajea activamente durante el día y se alimenta principalmente de reptiles, la mayoría de ellos del género *Anolis* (Rodríguez-Robles y Leal, 1993). Esto pudo provocar que los individuos focales subieran en la percha luego de haber comido, para estar en una zona menos vulnerable. Adicionalmente, en el bosque urbano se encuentran varias especies de aves que incluyen a este lagartijo en su dieta (Tabla 4), por lo que es posible que además de

subir en el tronco para evitar depredadores terrestres, busquen estar cerca del dosel para protegerse de aves depredadoras y orienten su cuerpo hacia arriba para poder detectarlas más rápidamente. Es poco probable que el incremento de la altura se deba a razones térmicas, ya que aunque la temperatura corporal afecta grandemente el desempeño locomotor en ectotermos, este problema es menos severo para *A. cristatellus*, ya que la temperatura de su cuerpo sigue muy de cerca la del ambiente y en consecuencia se mantiene relativamente estable (thermoconformer) (Perry et al., 2004).

Aunque en general, todos los lagartijos subieron después de comer, observé que, en promedio, los machos se situaron en categorías de altura mayores que las hembras. Sin embargo, el incremento en la altura en el período 2, con respecto a los períodos 1 y 3, fue mayor en los individuos pequeños (machos y hembras). Esto puede deberse a que los individuos de menor tamaño sufren el ataque de un mayor número de depredadores y más competencia intra-específica, por lo que buscan con mayor frecuencia que el resto de la población una ubicación menos vulnerable en la percha (Perry et al., 1990). Aunque debe evaluarse la estructura de la población, para establecer si este comportamiento se debe al sistema jerárquico establecido, ya que Traverzo (comunicación personal) afirma que los individuos pequeños del género *Anolis* presentes en el área de estudio se alejan de la comida cuando llegan los de mayor tamaño.

Adicionalmente, encontré una diferencia significativa entre machos y hembras en cuanto a la orientación del cuerpo, siendo los machos los que en promedio orientaron su cuerpo con mayor frecuencia hacia abajo. Estos resultados indican que hay diferencias en el uso del territorio de acuerdo al sexo. Sin embargo, en esta variable de respuesta, al igual que con la altura, las hembras y los machos pequeños difirieron del resto de la población de estudio, ya que pasaron más tiempo orientados hacia arriba en el período 2, sugiriendo que el comportamiento anti-depredatorio esta ligado también al estado de desarrollo del individuo.

Schoener y Schoener (1982) reportaron que la densidad, distribución y accesibilidad de recursos tales como comida y perchas para forrajear, pueden estar entre los factores más importantes en la determinación del uso del espacio dentro del ámbito doméstico de las hembras, las cuales tienden a estar más limitadas por comida que los machos. Por ejemplo, las hembras de *Anolis cupreus* pasan entre un 75-100% de su tiempo forrajear, dependiendo de la estación, lo que sugiere que mucho de su movimiento esta relacionado a la obtención de comida (Paterson, 1999). En especies de lugares templados, las hembras parecen determinar la ubicación de su ámbito doméstico por la distribución de los recursos, ya que raramente reubican su territorio luego de que el macho territorial desaparece, es reemplazado por un macho subordinado o por un intruso (Harris, 1964).

Por su parte Hews (1993) afirmó que el uso del territorio y los movimientos dentro del mismo, por parte de los machos de varias especies de lagartos, aunque están influenciados

por la distribución de comida, parecen estar más fuertemente afectados por otras variables, como la distribución de hembras. Se han propuesto hipótesis acerca de los factores que influyen el tamaño del ámbito doméstico en machos de especies de lagartijos insectívoros:

1. Hipótesis trófica: postula que el tamaño del ámbito doméstico está determinado por los requerimientos tróficos del macho. Es decir que los machos deben defender territorios que no tengan un tamaño mayor que el óptimo para sus necesidades nutricionales (Schoener, 1977).
2. Hipótesis reproductiva: sugiere que los machos defienden territorios más grandes que el tamaño requerido para mantenimiento, crecimiento o supervivencia, con el propósito de maximizar su éxito reproductivo (Schoener y Schoener, 1980).

Stamps (1983) recolectó información proveniente de la literatura, que apoya la hipótesis de que los machos defienden territorios agrandados con el propósito de incrementar su éxito reproductivo. Las evidencias que encontró fueron: 1. Cuando no están en época reproductiva los machos de especies territoriales defienden un territorio con un tamaño similar al de las hembras, mientras que en época reproductiva el tamaño del territorio aumenta, 2. La defensa del territorio, la actividad del macho y los despliegues visuales son más vigorosos en la época reproductiva en la mayoría de las especies territoriales. 3. Muchas especies del género *Anolis* no defienden, en absoluto, un territorio durante la estación no reproductiva (*A. aeneus*, *A. cupreus*, *A. polylepis*). En los hábitats ocupados por estas especies, los muestreos de insectos indican que la abundancia de comida es más baja durante la temporada no reproductiva, lo que indica que los machos abandonan la territorialidad en el momento en que la competencia

por comida se vuelve muy intensa. El hecho de que los machos de este estudio orientaran su cuerpo hacia abajo con mayor frecuencia que las hembras apoya la hipótesis reproductiva, ya que los machos mantienen un comportamiento vigilante (orientados hacia abajo), incluso después de alimentarse.

Es probable que los machos de *Anolis cristatellus* observados durante el estudio, incrementaran la altura en su percha no sólo para mantenerse en áreas en las que estuvieran menos vulnerables a la depredación, sino también para permitir una defensa y un cortejo más eficiente, ya que al ubicarse más arriba con su cuerpo orientado hacia abajo, éstos podían visualizar un área mayor del territorio y simultáneamente permitir una mayor detección, por parte de las hembras y de machos intrusos, de sus señales visuales (flexiones y despliegues de gaita). En este caso los machos grandes se ubicaron más alto que el resto de los individuos focales, lo cual coincide con lo reportado por Perry y colaboradores (2004), quienes encontraron que típicamente los machos ganadores de las interacciones agonísticas (con frecuencia los de mayor tamaño) usaron perchas más anchas y más altas que las de los perdedores.

Sin embargo, los datos recolectados durante este estudio no apoyaron la hipótesis de que la cantidad de señales visuales exhibidas por los machos sería mayor en el período de suplementación de comida, es probable que la duración de este período (1 día) no fuera lo

suficientemente extensa como para generar un cambio en la condición física de los individuos (más allá de saciar su hambre) y en consecuencia, en este comportamiento social.

Perry y colaboradores (2004) sugirieron que los machos pueden ser capaces de usar la frecuencia o amplitud de los despliegues agresivos como una forma de evaluar la resistencia de un oponente, debido a que el despliegue de señales visuales está correlacionado con el estado físico, por lo tanto las flexiones y los despliegues de gaita pueden considerarse una señal honesta de la capacidad física del individuo, aunque si encontré que los machos llevaron a cabo una cantidad mayor de flexiones que las hembras, con excepción de los machos pequeños que se comportaron de forma similar a las hembras pequeñas. Esto concuerda con lo reportado por Paterson (1999), quien afirmó en su estudio que no hubo un incremento en la agresividad en las hembras de *Anolis distichus* con el descubrimiento de la comida y sugirió que las hembras se encuentran en sistemas territoriales pre-establecidos o jerarquías de dominancia, las cuales están influenciadas sólo por cambios a largo plazo de la disponibilidad de alimento, mientras que el comportamiento social puede influenciar fuerte e inmediatamente el uso del espacio y los movimientos de los machos, lo que parece involucrarlos con más frecuencia que las hembras en interacciones intra-específicas. Este comportamiento ya había sido observado por Schoener y Schoener (1982), quienes publicaron que las hembras del género *Anolis* no despliegan comportamientos intra-sexuales con mucha frecuencia, aunque pueden defender territorios (donde se alimentan), que están incluidos en ámbitos domésticos que muestran un sustancial solape con los de otras hembras.

Adicionalmente, hallé diferencias en la cantidad de flexiones y despliegues de gaita realizadas por machos grandes y machos pequeños, siendo los primeros quienes realizaron estas señales con mayor frecuencia. En algunas especies de lagartijos insectívoros los machos dominantes permiten a machos subordinados vivir en su territorio y en consecuencia las hembras pueden elegir copular con algunos de ellos, aunque éstos últimos cortejan mucho menos a las hembras que el macho dominante, por lo que se espera que su éxito reproductivo sea bajo (Stamps, 1983).

El tamaño del territorio, medido en términos del número de perchas usadas, no cambió significativamente debido a ninguno de los factores evaluados a saber: período (antes, durante y después de la suplementación de comida), sexo y tamaño del individuo. Es posible que el número de perchas usadas durante los diferentes períodos de observación no sea una medida adecuada para determinar el tamaño del área defendida por esta especie. Perry y colaboradores (2004) no encontraron diferencias significativas en el número de movimientos por minuto o en número de saltos por minuto entre machos de *A. cristatellus* perdedores y ganadores de interacciones agonísticas, a pesar de que se ha reportado que machos dominantes defienden un territorio de mayor tamaño que el de machos subordinados (Stamps, 1983).

En conclusión, los datos de este estudio arrojaron evidencia que sugiere que el estado nutricional de individuos de *Anolis cristatellus* influye considerablemente en el

comportamiento territorial, principalmente en la ubicación en la percha. Los resultados parecen confirmar las hipótesis de que los machos obtienen ventajas adicionales a la de garantizar fuentes de alimento cuando defienden un territorio, ya que continúan llevando a cabo actividades sociales y de vigilancia, a pesar de haberse alimentado. Aunque este comportamiento parece estar ligado también al estado de desarrollo del individuo.

Stamps (1977) recolectó información de numerosas publicaciones, las cuales sugieren que las especies del género *Anolis*, en particular los machos, obtienen ventajas por defender un territorio. En *Anolis aeneus*, por ejemplo, mientras más tiempo una hembra y un macho comparten un ámbito doméstico, menos cortejo requiere desplegar el macho antes de la copula y en consecuencia el gasto energético es menor y puede ser invertido en copulas adicionales o en otras actividades. Las hembras observadas durante esta investigación, buscaron refugio (aumentando la altura en la percha) y disminuyeron el comportamiento de búsqueda de presas y parejas (orientando su cuerpo hacia arriba), aparentemente concentrándose en la defensa contra depredadores.

Según Stamps (1983), en la mayoría de las especies insectívoras, la elección de pareja por parte de la hembra es bastante limitada, debido a que éstas no dejan su ámbito doméstico para aparearse y por lo tanto deben elegir entre los machos cuyos ámbitos domésticos se solapan con el suyo, en muchos casos el ámbito doméstico de la hembra esta incluido

completamente dentro del de un solo macho y por lo tanto sus actividades diarias están enfocadas principalmente en garantizar alimento y refugio.

6 RECOMENDACIONES Y TRABAJOS FUTUROS

El siguiente paso de este estudio debería ser desarrollar la fase de campo en un tiempo más prolongado, principalmente incrementando la duración del período de suplementación de comida, de forma tal que pueda alterarse el estado nutricional de los individuos lo suficiente como para generar cambios considerables en el comportamiento territorial. Es recomendable también que se establezcan comparaciones de los comportamientos desplegados durante la temporada reproductiva y no reproductiva, para determinar cambios en variables de respuesta tales como tamaño del territorio y agresividad de los individuos. Igualmente, confrontar resultados entre época lluviosa y época seca, sería de suma importancia para comprobar los efectos del cambio en el clima y en la disponibilidad natural de alimento. Incluso trabajos paralelos con especies simpátricas como *Anolis stratulus*, proporcionarían una perspectiva más completa de las diferencias y similitudes del comportamiento territorial en el género *Anolis*.

Adicionalmente, debido a que este estudio se condujo en un ambiente natural, muchas fuentes de variabilidad no pudieron ser controladas (estado nutricional inicial de los individuos, cantidad de larvas consumidas durante el período de suplementación de comida,

número de individuos de cada sexo y tamaño, tasa de depredación y pérdida de individuos focales durante la observación, entre otros), recomiendo que simultáneamente al trabajo en campo, se realice un experimento en laboratorio para determinar con claridad los efectos del tratamiento sobre las variables de respuesta.

7 LITERATURA REVISADA

- Bennington, C. C. y W. V. Thyne. 1994. Use and misuse of mixed model analysis of variance in ecological studies. *Ecology* 75:717-722.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68:203-220.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 6:160-169.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- Chacoff, N. P., J. M. Morales y M. Vaquera. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotrópica* 36(1): 109-117.
- Dugatkin, L. A. 2004. *Principles of Animal Behavior*. W.W. Norton & Company, New York.
- Duran, M. J., P. J. Donoso y M. A. Quintero. 2005. Efectos de cortas de selección en el crecimiento de brinzales de especies tolerantes latifoliadas: análisis estadístico usando modelos lineales mixtos. *Bosque* 26(2):7-15.
- Ewel J. J. y J. L. Whitmore. 1973. The ecological life zones of Puerto Rico and the U.S. Virgin Islands. Forest Service Research Paper ITF-18. Institute of Tropical Forestry Rio Piedras. Forest Service U.S. Department of Agriculture.
- Ferguson, G. W., J. L. Hughes y K. L. Brown. 1983. Food availability and territorial establishment of juvenile *Sceloporus undulatus*. In R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (eds.), *Lizard ecology: studies of a model organism*, pp. 135–148. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Fitch, H. S. 1981. Sexual size differences in reptiles. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 70:1–72.
- Fleishman, L.J. 1992. The influence of the sensory system and the environment on motion patterns in the visual displays of anoline lizards and other vertebrates. *The American Naturalist*. 139:S36–S61.
- Grubb, T. C., Jr. y L. Greenwald. 1982. Sparrows and a brushpile: foraging responses to different combinations of predation risk and energy cost. *Animal Behaviour* 30:637 - 640.

- Harris, V. A. 1964. The life of the rainbow lizard. Hutchinson Tropical Monographs 174 pp.
- Hews, D. K. 1993. Food resources affect female distribution and male mating opportunities in the iguanian lizard *Uta palmeri*. *Animal Behaviour* 46:279–291.
- Huey, R. B., C. R. Peterson, S. J. Arnold y W. P. Porter. 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70:931–944.
- Jenssen, T. A., Greenberg, N. y Hovde, K. A. 1995. Behavioral profile of free-ranging male lizards, *Anolis carolinensis*, across breeding and post-breeding seasons. *Herpetological Monographs* 9:41 - 62.
- Leal, M. y Rodríguez-Robles, J. A. 1997. Signalling displays during predator–prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 54:1147 – 1154.
- Lima, S. L. y L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619 – 640.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup y R. Wolfinger. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute Inc, Cary, NC, USA.
- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian Anolis lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs* 60:369–388.
- MacLean, W. P. 1982. Reptiles and amphibians of the Virgin Islands. London: Macmillan.
- Marler, C. A. y M. C. Moore. 1991. Supplementary feeding compensates for testosterone-induced costs of aggression in male mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Animal Behaviour* 42:209.
- Martins, E. P. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. In L. J. Vitt y E. R. Pianka (eds.), *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*, pp. 117–144. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Morse, D. 1980. Behavioral mechanisms in Ecology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Newman, J. A. y T. Caraco. 1987. Foraging, predation hazard, and patch use in grey squirrels. *Animal Behaviour* 35:1804 – 1813.
- Paterson, A. 1999. Effects of prey availability on perch of female barks anoles, *Anolis distichus*. *Herpetologica* 55(2):242 - 247.

- Perry, G. y T. Garland, Jr. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology* 83:1870-1885.
- Perry, G., K. LeVering, I. Girard y T. Garland, Jr. 2004. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 67:37 - 47.
- Perry, G., I. Lampl, A. Lerner, D. Rothenstein, E. Shani, N. Sivan y Y. L. Werner. 1990. Foraging mode in lacertid lizards: variation and correlates. *Amphibia-Reptilia* 11:373–384.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745–752.
- Rivero, J. A. 1978. Los Anfibios y reptiles de Puerto Rico. Editorial Universidad de Puerto Rico, San Juan, PR.
- Rodríguez-Robles, J. A., y M. Leal. 1993. Effects of prey type on the feeding behavior of *Alsophis portoricensis* (Serpentes: Colubridae). *Journal of Herpetology* 27:163 - 168.
- Rodríguez-Robles, J. A. M. Leal y J. B. Losos. 2005. Habitat selection by the Puerto Rican yellow-chinned anole, *Anolis gundlachi*. *Canadian Journal of Zoology* 83(7):983-988.
- SAS Institute Inc. 2002-2003. Paquete estadístico SAS 9.1. Cary, NC, USA.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. In C. Gans y D. W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 7, pp. 35 – 176. London: Academic Press.
- Schoener, T. W. y A. Schoener. 1980. Densities, sex-ratios, and population structure in four species of Bahamian *Anolis* lizards. *Journal of Animal Ecology* 49:19 - 53.
- Schoener, T. W. y A. Schoener. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology* 63:809 - 823.
- Schwartz A y Henderson R. W. 1991. *Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions, and natural history*. University of Florida Press, Gainesville.
- Stamps, J. A. 1977. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58:349 – 358.
- Stamps, J. A. y S. Tanaka. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62:33–40.

- Stamps, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (eds.), *Lizard ecology: studies of a model organism*, pp. 169 – 204. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wellborn G. A. y J. V. Robinson. 1987. Microhabitat selection as an antipredator strategy in the aquatic insect *Pachydiplax longipennis* Burmeister (Odonata: Libellulidae). *Oecologia* 71(2):185 – 189.
- Wiley, R. H. y J. Poston. 1996. Perspective: indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution* 50:1371-1381.

8 FIGURAS

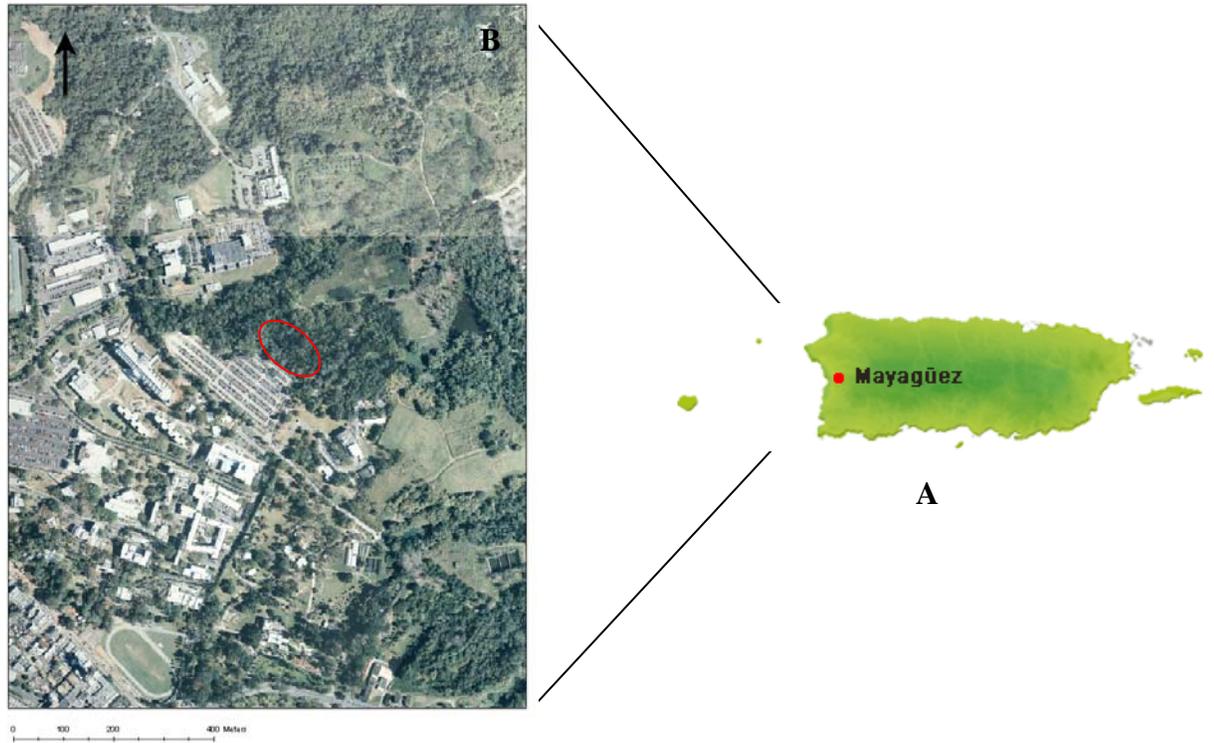


Fig. 1. (A) Ubicación del municipio de Mayagüez dentro de Puerto Rico (B) Ubicación del bosque urbano en una imagen satelital del Recinto Universitario de Mayagüez (imagen Ikonos, 2001).



Fig. 2. Bosque urbano con los troncos de los árboles divididos con cinta reflectiva y platos plásticos en la base para la ubicación de las larvas de *Tenebrio molitor*.

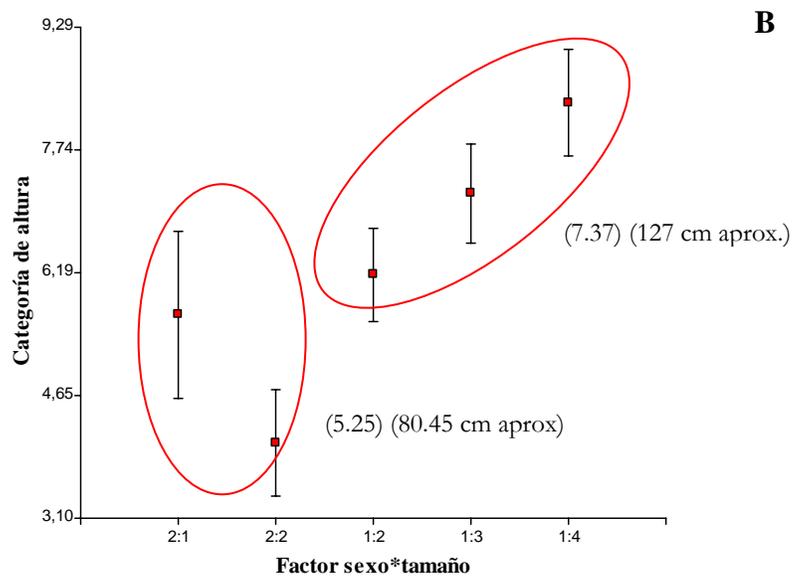
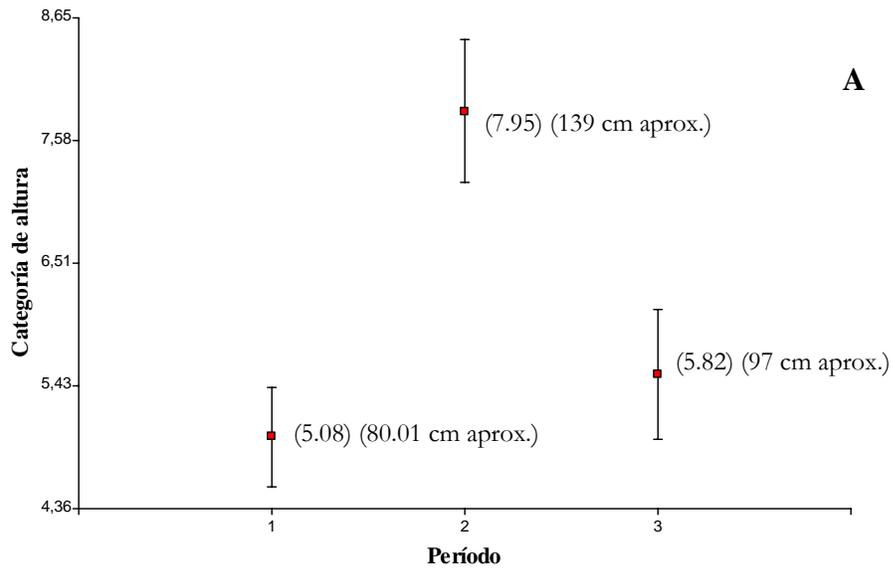


Fig. 3. Categoría de altura máxima alcanzada por los individuos observados (A) de acuerdo al período (B) de acuerdo a su sexo y a su tamaño (N = 30) (\pm E.E.). Los círculos rojos agrupan los tamaños de acuerdo a los sexos, el primer círculo es para las hembras, el segundo para los machos.

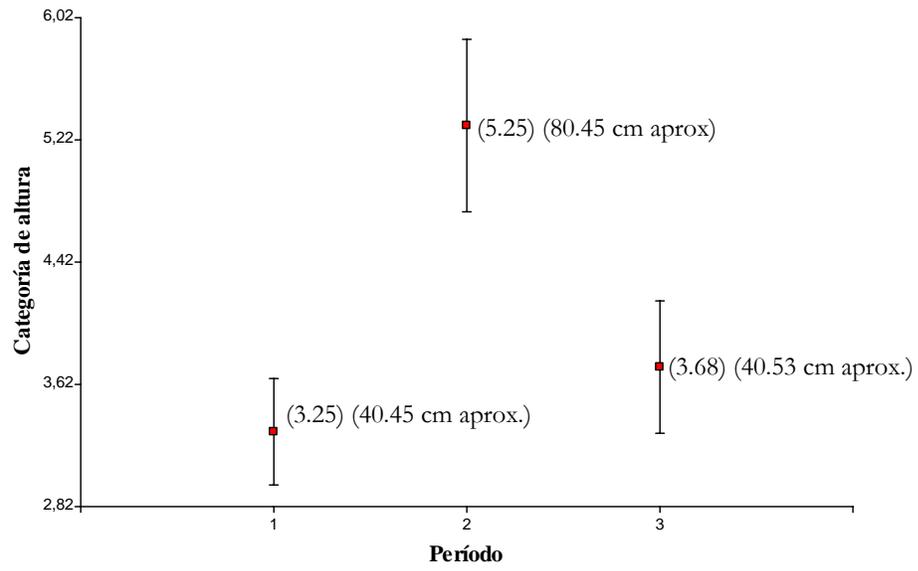


Fig. 4. Categoría de altura promedio alcanzada por los individuos observados de acuerdo al período (N = 30) (\pm E.E.).

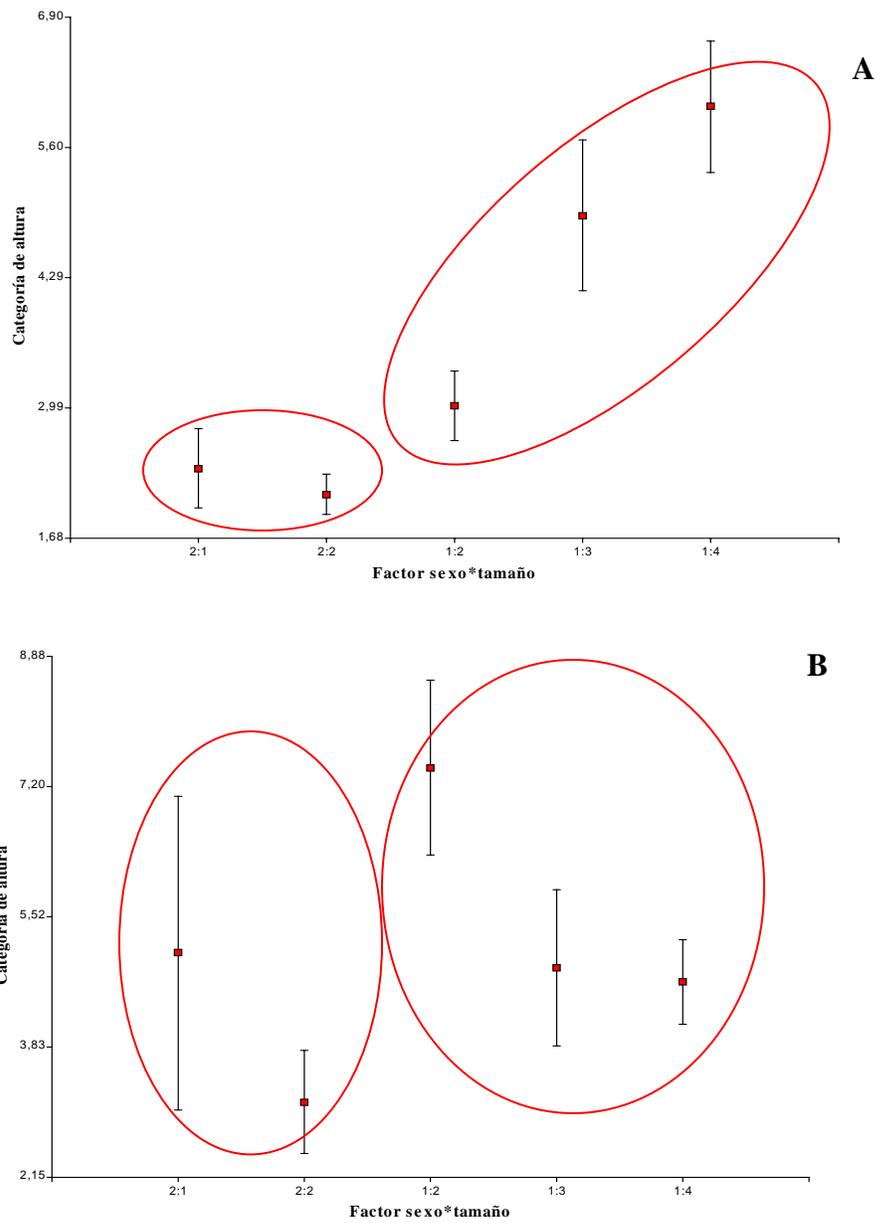


Fig. 5. Categoría de altura promedio alcanzada por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño (A) en los períodos 1 y 3 (B) en el período 2 (N = 30) (\pm E.E.) [σ^2 = 5.06 (80.01 cm aprox.) σ^2 = 3.06 (40.01 cm aprox)]. Los círculos rojos agrupan los tamaños de acuerdo a los sexos, el primer círculo es para las hembras, el segundo para los machos.

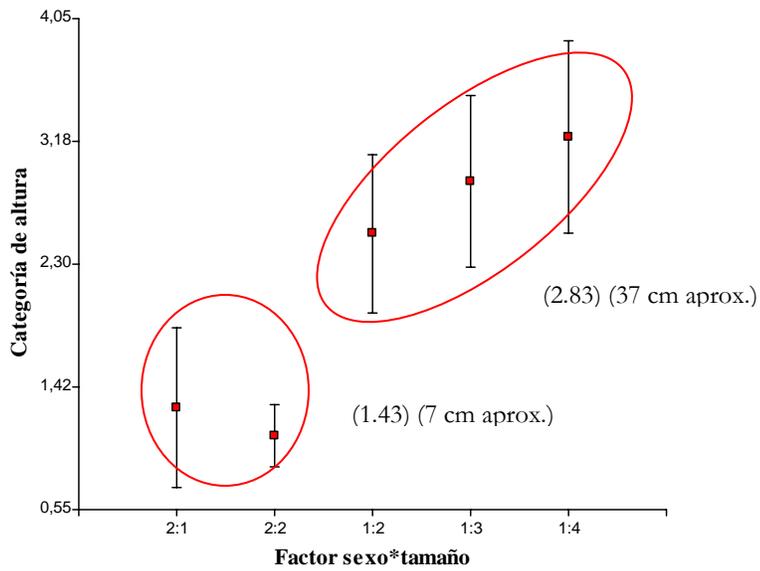


Fig. 6. Categoría de altura mínima alcanzada por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño (N = 30) (\pm E.E.). Los círculos rojos agrupan los tamaños de acuerdo a los sexos, el primer círculo es para las hembras, el segundo para los machos.

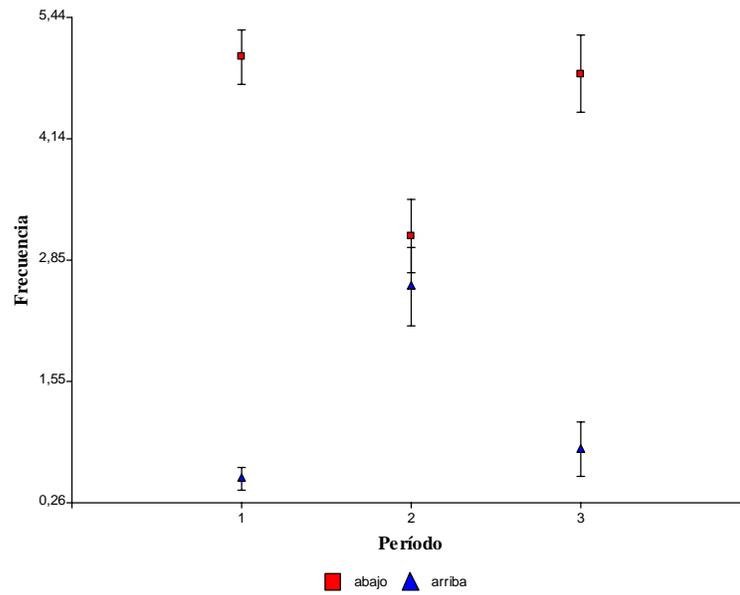


Fig. 7. Número de veces que los individuos orientan su cuerpo hacia arriba o hacia abajo durante el periodo de observación (N = 30) (\pm E.E.) [probabilidad de orientarse hacia abajo: período 1= 0.96, periodo 2= 0.60 y periodo 3= 0.92].

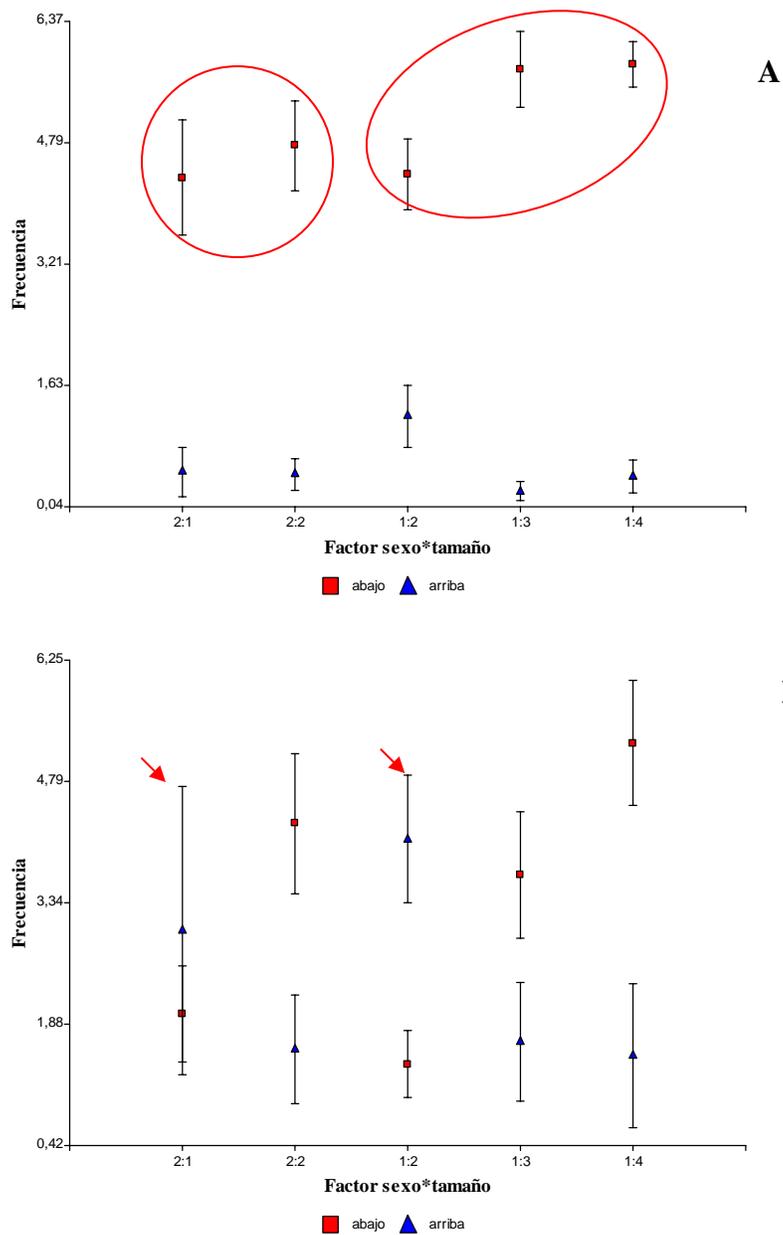


Fig. 8. Número de veces que los individuos orientan su cuerpo hacia arriba o hacia abajo de acuerdo a su sexo y a su tamaño (A) en los períodos 1 y 3 (B) en el período 2 (N = 30) (\pm E.E.). Los círculos rojos agrupan los tamaños de acuerdo a los sexos, el primer círculo es para las hembras, el segundo para los machos. Las flechas señalan los individuos de menor tamaño de cada sexo.

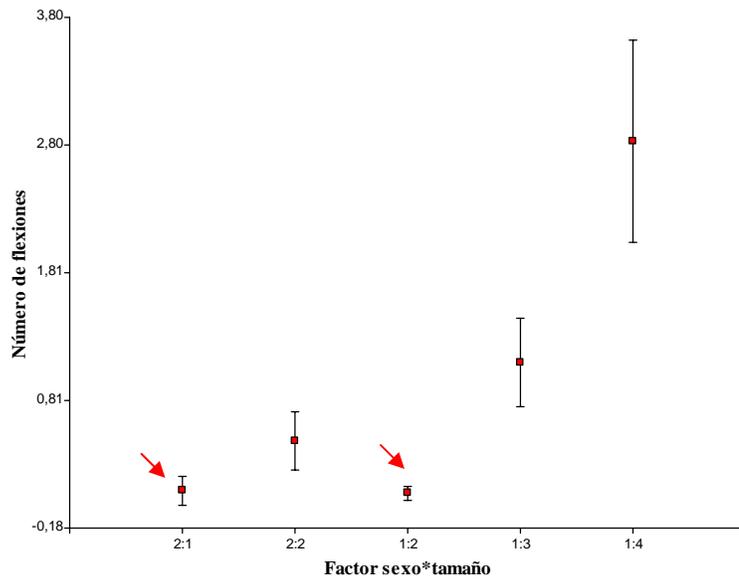


Fig. 9. Número de flexiones realizadas por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño (N = 30) (\pm E.E.). Las flechas señalan los individuos de menor tamaño de cada sexo.

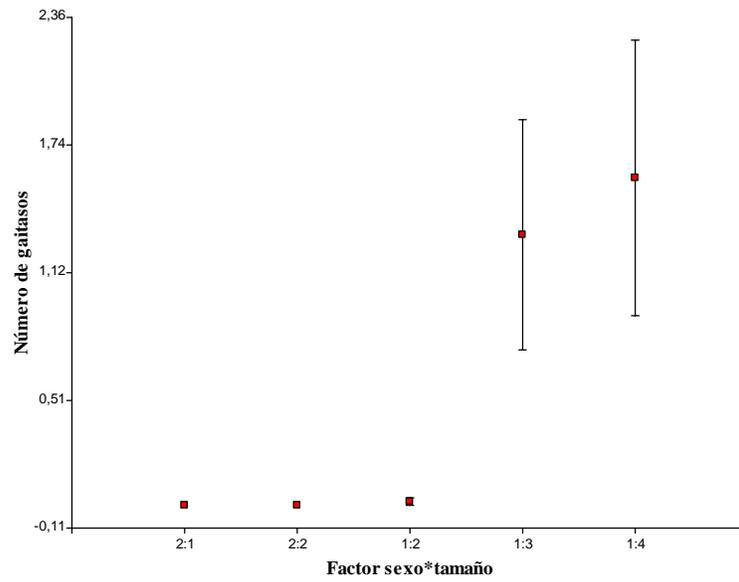


Fig. 10. Número de despliegues de gaita realizados por los individuos observados de acuerdo a su sexo y a su tamaño (N = 30) (\pm E.E.).

9 TABLAS

Tabla 1. Análisis estadístico de la variable categoría de altura mínima para los factores tamaño y sexo unidos.

Efecto	Sextam		Estimado categoría altura	Error estándar	g.l.	t	Pr > t
Sextam	1	2	2.52	0.47	25	5.36	<0.0001
Sextam	1	3	2.89	0.61	25	4.77	<0.0001
Sextam	1	4	3.21	0.74	25	4.32	0.0002
Sextam	2	1	1.28	0.88	25	1.49	0.1486
Sextam	2	2	1.07	0.56	25	1.91	0.0678

Tabla 2. Análisis estadístico de la variable orientación para los factores tamaño y sexo unidos (modelado como la probabilidad de que el individuo se oriente hacia abajo).

Efecto	Sextam		Estimado frecuencia orientación	Error estándar	g.l.	t	Pr > t	Media	Error estándar
Sextam	1	2	0.70	0.31	404	2.25	0.0253	0.6669	0.06867
Sextam	1	3	2.50	0.50	404	5.10	<0.0001	0.9242	0.03433
Sextam	1	4	2.50	0.57	404	4.41	<0.0001	0.9239	0.03977
Sextam	2	1	1.74	0.65	404	2.67	0.0078	0.8501	0.08268
Sextam	2	2	2.50	0.46	404	5.38	<0.0001	0.9244	0.03250

Tabla 3. Posibles depredadores de *Anolis cristatellus* observados en el bosque urbano durante la fase de campo.

Clase	Nombre común	Nombre científico
Aves	Zorzal de Pata Colorada	<i>Turdus plumbeus</i>
Aves	Carpintero (endémica)	<i>Melanerpes portoricensis</i>
Aves	San Pedrito (endémica)	<i>Todus mexicanus</i>
Aves	Zorzal pardo	<i>Margarops fuscatus</i>
Aves	Juí (endemica)	<i>Myiarchus antillarum</i>
Aves	Pitirre	<i>Tyrannus dominicensis</i>
Aves	Bobo menor	<i>Coccyzus minor</i>
Mammalia	Gato	<i>Felis domesticus</i>
Reptilia	Ameiva	<i>Ameiva exsul</i>
Reptilia	Culebra	<i>Alsophis portoricensis</i>

Tabla 4. Análisis estadístico de la variable flexiones para los factores tamaño y sexo unidos.

Efecto	Sextam		Estimado cantidad flexiones	Error estándar	g.l.	t	Pr > t
Sextam	1	2	0.09	0.35	23	0.26	0.7961
Sextam	1	3	1.11	0.43	23	2.56	0.0175
Sextam	1	4	2.83	0.53	23	5.33	<0.0001
Sextam	2	1	0.11	0.61	23	0.18	0.8579
Sextam	2	2	0.50	0.43	23	1.15	0.2609