

INFLUENCIA DE LA PRESIÓN POTENCIAL DE DEPREDACIÓN SOBRE LA MORFOLOGÍA DE LAS LAGARTIJAS DEL CLADO *Anolis* PARA ISLAS Y CONTINENTE

Sofía M. Alfonso-Velasco*¹, Julián A. Velasco², Carlos E. Guarnizo³, María del Rosario Castañeda⁴

¹Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Cali, Colombia;

²Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México;

³Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

⁴Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Icesi, Cali, Colombia

Resumen

Las interacciones antagonistas generan presiones de selección que promueven la diversificación de rasgos morfológicos en diferentes grupos de organismos. Sin embargo, la evidencia de cómo estas presiones moldean los fenotipos se ha obtenido principalmente en pequeños grupos de especies y a escalas locales. Dado que las características de las especies dependen tanto del contexto geográfico como del pool regional de especies en conjunto, es necesario considerar estos factores para una interpretación completa del papel de una interacción sobre la diversificación de un clado. En este sentido, el objetivo de este estudio se enfoca en responder cuál es el efecto de las presiones potenciales de depredación de aves, mamíferos y reptiles no aviares sobre la variación morfológica de las especies del clado *Anolis* a través de toda su distribución geográfica. Se implementó un enfoque de ensamble para analizar cómo el grado de codistribución de especies depredadoras potenciales afecta la variación geográfica de variables morfológicas (i.e., tamaño del cuerpo, longitud de cabeza, de fémur y de IV dedo pedal) a través de la distribución de las lagartijas *Anolis*. Adicionalmente, se implementó un enfoque de especies cruzado tomando cada especie de *Anolis* como unidad de observación y considerando sus relaciones filogenéticas para evaluar cómo este efecto filogenético podría influenciar las relaciones depredación-morfología. Se encontró para el enfoque de ensamble que todas las variables morfológicas evaluadas varían en función de la presión potencial de depredación. Hubo una relación negativa en el tamaño corporal con la depredación de los tres grupos de depredadores evaluados en conjunto y en el largo del IV dedo pedal con la depredación potencial de reptiles. Además, se encontró una relación positiva en el largo de cabeza con la depredación potencial de aves y en el largo del fémur con la depredación potencial de mamíferos. Por otro lado, no se encontró ningún efecto de la depredación para el enfoque de especies cruzado. Estos resultados sugieren que diferentes aspectos de historia natural de los depredadores probablemente promovieron cambios en el uso de hábitat en las especies de *Anolis* y de esta forma se seleccionaron aquellos fenotipos que mejor se desenvuelven en dichos hábitats aumentando su proporción en los ensambles. Este es el primer estudio que demuestra que la depredación puede influir en la composición morfológica de los ensambles de *Anolis* y pretende aportar a la comprensión del papel de la depredación en la diversidad y diversificación de estas lagartijas.

Palabras clave: macroecología, *Anolis*, presiones de selección, variación morfológica, interacciones antagonistas.

*Autor para correspondencia.

E-mail: sofiamav28@javerianacali.edu.co (S. M. Alfonso-Velasco).

Abstract

Antagonistic interactions generate selective pressures that promote the diversification of morphological features in different groups of organisms. However, the evidence of how these forces mold phenotypes has been obtained mainly for small groups of species and at local scales. Given that species traits depend on the geographical context and on the regional species pool, it is necessary to consider these factors for a complete interpretation of the role of an interaction on the diversification of a clade. In this regard, the objective of this study focuses on answering what is the effect of potential predation pressure of birds, mammals and non-avian reptiles on the morphological variation of the *Anolis* clade species through its distribution. An assemblage approach was implemented to analyze how the co-occurrence degree of potential predatory species affects the geographical variation of morphological variables (i.e., body size, length of head, femur and IV toe) through the geography of *Anolis* lizards' distribution. Additionally, a cross-species approach was implemented taking each *Anolis* species as an observational unit and considering their phylogenetic relationships to assess how this phylogenetic effect could influence predation-morphology relationships. It was found for the assemblage approach that all morphological variables evaluated vary depending on potential predation pressure. There was a negative relationship in body size with the predation of the three groups of predators evaluated as a whole, and in the IV toe length with potential predation of reptiles. Besides, a positive relationship was found in head length with potential predation of birds and in femur length with potential predation of mammals. On the other hand, no predation effect was found for the cross-species approach. These results suggest that different aspects of the predators' natural history seem to have promoted changes in *Anolis* habitat use, and therefore, changes in the phenotypes due to selection in such habitats increasing their proportions in the assemblages. This is the first study that shows that predation can influence the morphological composition of *Anolis* assemblages, and it aims to contribute to the understanding of the role of predation in the diversity and diversification of these lizards.

Keywords: macroecology, *Anolis*, selective pressures, morphological variation, antagonistic interactions.

Introducción

Entender cómo los entornos geográficos impulsan la generación de patrones de diversidad biológica ha sido uno de los mayores desafíos de la interacción entre la ecología y la biología evolutiva (Hutchinson, 1965; Brodie *et al.*, 2002; Thompson, 2005; Gomulkiewicz *et al.*, 2007). La biodiversidad se ha cuantificado históricamente con indicadores como la diversidad fenotípica y una de sus medidas más estudiadas es la variación morfológica de las especies (Colwell, 2009; Pereira *et al.* 2013). Existe suficiente evidencia de que la diversidad morfológica puede estar influenciada por presiones de selección ejercidas tanto por condiciones

ambientales como por interacciones biológicas (Benton, 2009). En particular, las interacciones biológicas hacen referencia a relaciones ubicuas, pues todas las especies en ecosistemas naturales se ven forzadas a coexistir con otros organismos presentes en el mismo tiempo y espacio (Bhattacharjee y Goswami, 2017; Hembry y Weber, 2020). Dentro de las múltiples asociaciones ecológicas que se pueden generar, las más estudiadas son el mutualismo, la competencia, el parasitismo y la depredación (Louthan *et al.*, 2015; Harmon *et al.*, 2019; Hembry y Weber, 2020). Estas interacciones tienen un efecto en diferentes escalas espaciales y filogenéticas que promueven diversas dinámicas poblacionales, tasas de especiación y

extinción, y patrones de evolución fenotípica, lo cual constituye un factor clave en la dinámica de diversificación de las especies a través del tiempo y del espacio (Rojas *et al.*, 2012; Harmon *et al.*, 2019; Zeng y Wiens, 2020).

La mayoría de investigaciones sobre cómo las interacciones bióticas modulan la variación de caracteres morfológicos se ha realizado en pequeños grupos de especies y a escalas espaciales pequeñas (Jablonski, 2008; Stuart y Losos, 2013). Por ejemplo, Herrera *et al.* (2006) encontraron que la variación regional de la composición de especies polinizadoras incide en la variación morfológica de la corolla de la lavanda *Lavandula latifolia*. Por su parte, Benkman *et al.* (2003) encontraron que la variación regional de defensas de semillas del pino *Pinus contorta* subsp. *latifolia* ha promovido el aumento de tamaño del pico del piquituerto colorado (*Loxia curvirostra*). Aunque estos estudios aportan en la comprensión del efecto de las interacciones biológicas sobre la diversidad fenotípica de una especie focal, aún no se tiene evidencia de cómo el contexto geográfico y el pool regional de especies interactuantes afectan las relaciones predación-morfología a través del espacio (Jablonski, 2008; Althoff *et al.*, 2014; Hembry *et al.* 2014; Tovilla-Sierra *et al.*, 2019). Dado que los procesos ecológicos y evolutivos dependen del contexto geográfico y de la estructura de los ensamblajes, una mejor comprensión del papel de una interacción como promotora de la diversificación de un clado entero requiere un análisis a grandes escalas espaciales y filogenéticas, donde se considere el pool regional de especies potencialmente involucradas en esta interacción (Davies *et al.*, 2007; Barnagaud *et al.*, 2014; Villalobos *et al.*, 2017; Tovilla-Sierra *et al.*, 2019).

A grandes escalas espaciales, la fuerza de las interacciones bióticas sobre una especie focal puede variar a través de su distribución geográfica (Morand y Krasnov, 2010; Dáttilo y Vasconcelos, 2019; Corro *et al.*, 2020; Díaz *et al.*, 2013), debido a

que la abundancia, estructura y composición de especies varían en el espacio geográfico (Brown, 1995; Gaston, 2003). Si existe una presión de selección significativa por una interacción biótica se producirán lugares geográficos con elevada coevolución y si esta selección se ve reflejada en una variación morfológica entonces es posible esperar una covariación espacial entre dicha interacción y la morfología (Thompson, 2009; Tovilla-Sierra *et al.*, 2019). Esto puede promover que especies de un mismo grupo sufran dinámicas evolutivas divergentes y propiciar o completar procesos de diversificación (Pfennig y Pfennig, 2010; Tovilla-Sierra *et al.*, 2019). Por ende, los patrones geográficos de codistribución ayudan al entendimiento de los mecanismos que promueven la evolución de rasgos morfológicos a gran escala (Barnagaud *et al.*, 2014; Early y Keith, 2019).

La interacción entre especies codistribuidas en una región geográfica particular puede estudiarse al combinar la información sobre áreas de distribución geográfica, filogenias y rasgos de las especies (Davies *et al.*, 2007; Barnagaud *et al.*, 2014; Villalobos *et al.*, 2017; Velasco *et al.*, 2019). Usando el concepto de *campo de diversidad* (Arita *et al.*, 2008) es posible medir el grado de codistribución de otras especies para el área de distribución de una especie determinada (Arita *et al.*, 2008; Borregaard y Rahbek, 2010; Villalobos y Arita, 2010). En este enfoque se emplea una matriz de presencia-ausencia de todas las especies presentes en una región geográfica, pero se diferencia de los enfoques tradicionales al no basarse solo en el conteo de filas (número de sitios en los que se encuentra una especie) o columnas (número de especies por sitio), sino en la interacción de ambos factores (Arita *et al.*, 2008). Con el campo de diversidad es posible cuantificar y graficar la diversidad de especies de todos los sitios en los que ocurre una especie particular. Así este concepto nos permite una mejor interpretación de la diversidad biológica entre regiones y taxa y en la identificación

de patrones para especies individuales o de tendencias en ensamblajes completos (Arita *et al.*, 2008; Borregaard y Rahbek, 2010; Villalobos y Arita, 2010).

El campo de diversidad se ha usado para estudiar patrones de riqueza a grandes escalas. Por ejemplo, Arita *et al.* (2008) encontraron que en Norteamérica, sitios de alta diversidad de mamíferos tienden a albergar mamíferos de distribuciones pequeñas, y Villalobos y Arita (2010) encontraron que los patrones de riqueza actuales de los murciélagos filostómidos resultan de la interacción de factores geográficos, climáticos, y de rasgos idiosincrásicos de las especies. También se ha empleado para evaluar si la codistribución de especies puede predecir elementos de evolución fenotípica. Por ejemplo, Velasco *et al.* (2019) encontraron que las especies continentales de lagartijas del clado *Anolis* que se codistribuyen con pocos congéneres (i.e., menor número potencial de competidores) presentan un tamaño corporal similar y un mayor dimorfismo sexual en comparación con otros ensamblajes continentales aleatorios, coincidiendo con lo que se ha encontrado en especies insulares solitarias (Poe *et al.*, 2007). Tovilla-Sierra *et al.* (2019) encontraron que la variación morfológica en el colibrí orejiblanco (*Hylocharis leucotis*) no depende de su codistribución con las especies florales que poliniza y que no siempre está asociada a la riqueza local de especies de colibríes, una posible fuente de competencia. Si bien el campo de diversidad ha sido empleado en algunos estudios macroecológicos de variación morfológica por competencia y por polinización, este concepto sigue siendo relativamente nuevo y no ha sido empleado en estudios donde se evalúen otras interacciones como la depredación y la diversidad morfológica.

Las lagartijas del clado *Anolis* (familia Dactyloidae) son un ejemplo clásico de radiación adaptativa y presentan gran diversidad y variación fenotípica en hábitats insulares y continentales a lo

largo y ancho de América (Losos, 2009; Velasco *et al.*, 2019), lo que los hace organismos ideales para evaluar la influencia de las presiones de depredación en la variación morfológica. Para un gran número de especies se conoce en detalle su ecología, comportamiento, morfología funcional y sus áreas de distribución (Losos, 2009) y presentan una elevada especialización ecológica reflejada en su morfología. Se ha evaluado el papel de diferentes factores en su diversificación morfológica, como las interacciones de competencia en la diversificación morfológica de las especies de las Antillas Mayores (Mahler *et al.* 2010) y el clima del pasado en la evolución de su tamaño corporal (Velasco *et al.* 2020b). Sin embargo, el papel de las presiones de depredación en su diversificación morfológica solo ha sido evaluado a escala pequeña y en islas (Schoener *et al.*, 2002; Losos *et al.*, 2004).

Se cree que cambios en la intensidad de la depredación en los ensamblajes puede exponer a los individuos a nuevas presiones de selección y esto estaría reflejándose en su morfología (Losos *et al.*, 2004; Poe y Anderson, 2019). Estudios de introducción artificial de depredadores en islas pequeñas y pobres en especies apoyan esta hipótesis. Se ha encontrado que ocurren cambios morfológicos en poblaciones de *Anolis* después de unas pocas generaciones de haberse introducido un depredador natural (Schoener *et al.*, 2002; Losos *et al.*, 2004). Estos estudios proporcionan evidencia de que la depredación puede ser relevante en la diversificación evolutiva de *Anolis* (Losos, 2009). De igual forma, podrían ayudar a explicar las diferencias ecomorfológicas de *Anolis* entre islas y continente encontradas en estudios previos (Pinto *et al.*, 2008; Losos 2009). Este es uno de los postulados clásicos de la biogeografía de islas donde se propone que la depredación continental es mayor que la depredación insular, puesto que en islas la diversidad de depredadores sería menor debido a las dinámicas de colonización y extinción observadas en estos sistemas (Carlquist, 1965;

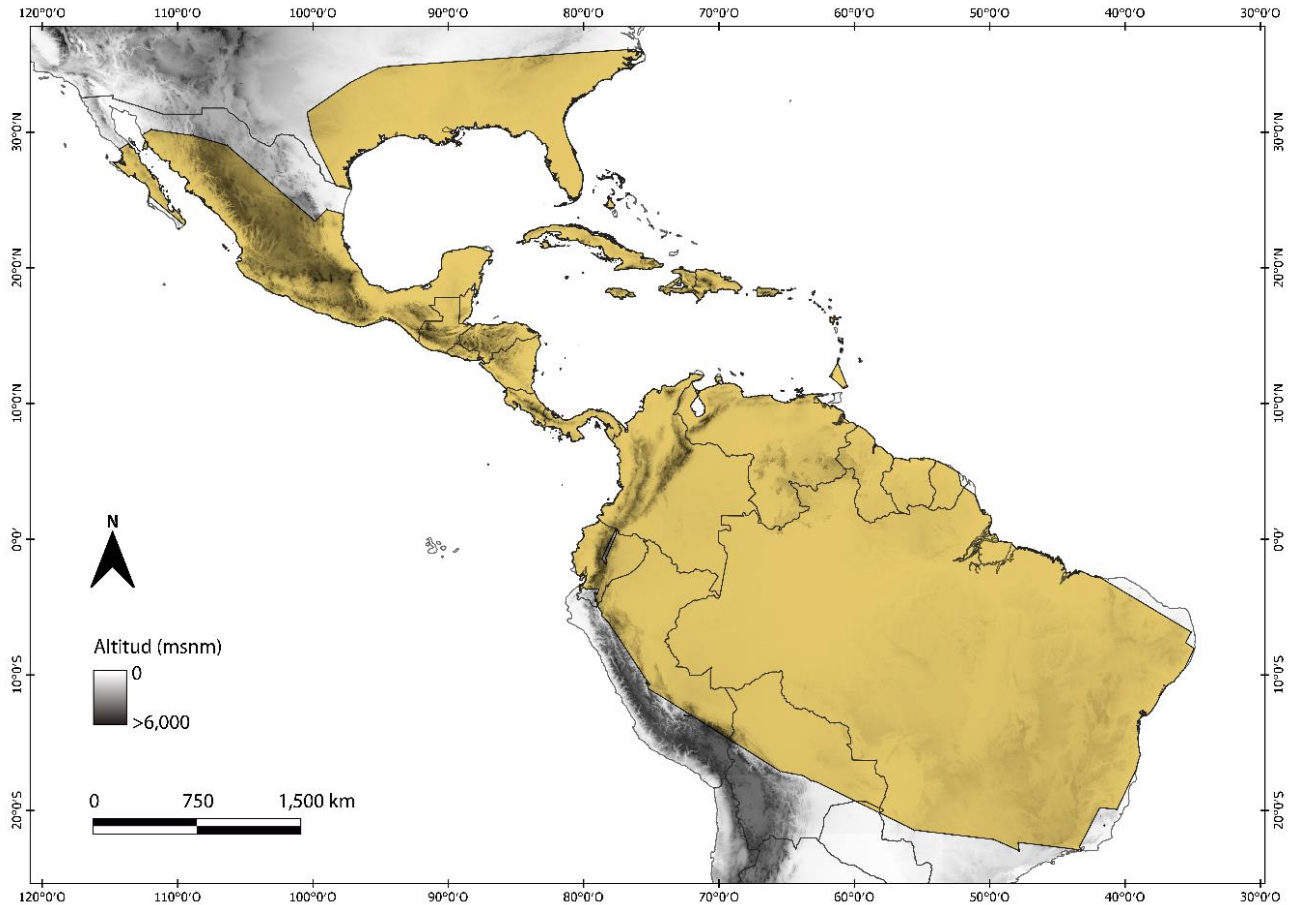


Figura 1. Distribución geográfica del clado *Anolis*. Modificado de Losos (2009).

MacArthur y Wilson, 1967; Carlquist, 1974; Schluter, 1988; Harmon y Gibson, 2006). Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado cómo la depredación sobre *Anolis* en una escala geográfica y filogenética amplia influye en la diversidad morfológica observada y si existen diferencias entre ambientes insulares y continentales.

En este estudio se responde a la pregunta sobre cuál es el efecto de las presiones potenciales de depredación sobre la variación morfológica existente entre las especies del clado *Anolis* usando un enfoque macroecológico. Este es el primer estudio que evalúa las relaciones depredación-morfología en un clado completo y tan diverso como son los *Anolis*. Con este estudio se aporta a la comprensión de los patrones geográficos

de biodiversidad funcional de estas lagartijas, al postulado clásico de biogeografía de islas sobre diferencias entre depredación continental e insular y al papel de la depredación como promotora de la diversificación morfológica a grandes escalas espaciales.

Métodos

Área de estudio

Se analizaron las presiones potenciales de depredación para las distribuciones geográficas de 378 especies de *Anolis*, por lo que se trabajó a escala macroecológica y el área de estudio fue la distribución geográfica total del clado. Las lagartijas *Anolis* se distribuyen desde el norte de Sudamérica,

pasan por Centroamérica y llegan hasta el norte de México y el sudeste de Estados Unidos (Fig. 1). Además se encuentran en las Islas Caribe y algunas islas del Océano Pacífico (Losos, 2009). Habitan en una amplia gama de climas (Velasco *et al.*, 2016), microhábitats (desde el suelo del bosque hasta el dosel; Phillips *et al.*, 2019) y elevaciones (0-3,750 msnm; Losos, 2009; Méndez-Galeano *et al.*, 2020).

Bases de datos

Los *Anolis* son depredados principalmente por aves y serpientes (Losos, 2009). Sin embargo, se ha registrado una amplia variedad de vertebrados e invertebrados que también los consumen, como otros reptiles (e.g., lagartos; Schoener *et al.*, 1982), mamíferos (e.g., mangostas; Henderson, 1992, murciélagos; Jones *et al.*, 2020, monos; Mitchell, 1989), anfibios (e.g., ranas; Leal y Thomas, 1992), artrópodos (e.g., arañas; Reyes-Olivares *et al.*, 2020, cangrejos; Herrón *et al.*, 2011) e incluso se ha reportado depredación por otras especies de *Anolis* y canibalismo en algunas especies (Gerber, 1999; Losos, 2009). Debido a la falta de datos específicos sobre la distribución geográfica y dietas de la mayoría de invertebrados depredadores potenciales, en este estudio solo se analizaron los tres grupos de depredadores vertebrados terrestres de *Anolis*: aves, mamíferos y reptiles no aviares (que por simplicidad serán denominados como “reptiles” en la continuación de este texto; Losos, 2009). Para determinar el número de depredadores potenciales (DP) de los tres grupos que se codistribuyen con cada especie de *Anolis*, se emplearon mapas de distribución de *Anolis* (Velasco *et al.*, 2020), aves (obtenidos de BirdLife International), mamíferos (obtenidos de IUCN Red List) y reptiles (Gumbs *et al.*, 2020).

Se identificaron las especies de aves, mamíferos, y reptiles cuya distribución se superpone con la distribución de cada especie de *Anolis* (i.e., especies codistribuidas) empleando una cuadrícula con celdas de 0.5 x 0.5 grados de extensión (lat-long;

aprox. 3.000 km² en el ecuador; Kanazawa, 2008) usando el software QGIS (QGIS Development Team, 2020). Se determinó la dieta (i.e., consumo/no consumo de reptiles) de las especies de aves y mamíferos codistribuidas a partir de los datos disponibles de Wilman *et al.* (2014). Las dietas de las especies ausentes en esta base de datos se asignaron según lo reportado en la literatura a través de una búsqueda sistemática en diferentes bases de datos (e.g., Google Scholar, Web of Science). Se tomaron como DP de *Anolis* todas aquellas especies codistribuidas que registraron reptiles en su alimentación. Al no existir una base de datos de dietas para la mayoría de especies de reptiles como la empleada para aves y mamíferos, se compilaron todas las especies de reptiles codistribuidas y, a partir de una búsqueda exhaustiva de literatura en diferentes bases de datos, se asignó a cada especie un valor binario si se reportaban (1) o no se reportaban (0) otros reptiles en su alimentación. Si la dieta de alguna especie no estaba registrada en literatura, se asignó según la dieta de las especies más cercanamente relacionadas que presentaran este dato.

Para cada especie *i-ésima* de *Anolis* se calculó un valor de presión potencial de depredación (Potential Predation Pressure, PPP), usando la siguiente formula:

$$PPP_i = \frac{PPSi}{Si}$$

siendo el término **PPS_i** (*Potential Predatory Species*) el número de especies depredadoras potenciales codistribuidas con la especie *i-ésima* de *Anolis*, y el término **Si** el total de especies codistribuidas con la especie *i-ésima* de *Anolis*. Es decir, la **PPP** es una aplicación operativa del concepto de campo de diversidad como una medida del grado de codistribución de una especie de *Anolis* con sus potenciales predadores. La **PPP** tiene valores entre cero (i.e., ningún depredador potencial se codistribuye con una especie de *Anolis* en

particular) y uno (i.e., todas las especies codistribuidas son depredadoras potenciales). El PPP se estimó para aves (PPPAves), mamíferos (PPPMam), reptiles (PPPRept) y para estos tres grupos en conjunto (PPPTot).

Para comprender mejor de qué forma las especies depredadoras potenciales (DP) encontradas podían incidir en la variación de las variables morfológicas de *Anolis* estudiadas y entender la ecología detrás de los resultados de los modelos estadísticos, se extrajo de la base de datos de Wilman *et al.* (2014) para cada DP, su grupo taxonómico a nivel de familia, para las aves depredadoras potenciales (AvesDP) su categoría de dieta (i.e., plantas y semillas, frutas y néctar, invertebrados, vertebrados y carroña, omnívoro) y su porcentaje de forrajeo en diferentes estratos de bosque y hábitats (i.e., debajo de las superficies del agua, sobre el suelo, por debajo de 2 m en sotobosque, 2 m hacia arriba y bajo el dosel, en el dosel, aire), y para los mamíferos depredadores potenciales (MamDP) su categoría de estrato de forrajeo (i.e., marino, nivel del suelo, acuático, escansorial, arbóreo, aéreo). Posteriormente se determinaron los porcentajes de estas variables para todas las especies distribuidas en islas y en continente.

Se emplearon cuatro rasgos morfológicos obtenidos de la base de datos de Poe y Anderson (2019) para los análisis morfológicos. Se usaron las variables de tamaño corporal (*snout to vent length*, SVL), uno de los rasgos más influyentes de la ecología y fisiología de los organismos y de *Anolis* en particular (Peters, 1983; Poe y Anderson, 2019), transformada con el logaritmo en base 10 (SVL (\log_{10}); Velasco *et al.*, 2020b); longitud de la cabeza (*head length*; HDL), la cual se considera que podría estar relacionada con la estrechez de las superficies empleadas para la locomoción (Losos, 2009) o con la dieta de las especies (Verwajen, *et al.*, 2002); y longitud del fémur (*femur length*; FML) y longitud del IV dedo pedal (*toe length*; TOL), correlacionadas

con el uso de microhábitats (Irschick, 2002). Como las variables de HDL, FML y TOL se correlacionan fuertemente con el tamaño corporal, se tomaron en proporción a la SVL sin transformar al dividir las por este valor (Poe y Anderson, 2019). A pesar de que muchos autores usan residuales de regresiones lineales de tamaño corporal para escalar medidas (Packard y Boardman, 1988), se optó por simplemente dividir el valor de la variable morfológica por el SVL al igual que en el estudio de Poe y Anderson (2019) pues los resultados de la división están casi completamente relacionados con los residuos de tamaño corporal (Poe y Latella, 2018).

El clima juega un papel fundamental en la distribución geográfica de las especies y, por ende, en la composición de los ensamblajes a grandes escalas (Olalla-Tárraga, 2014). Debido a esto, se emplearon cuatro variables bioclimáticas clásicas que podrían estar influenciando indirectamente la relación depredación-morfología, del conjunto de capas climáticas globales WorldClim (V 2.0; Fick y Hijmans, 2017; bio 1: temperatura media anual, TMA; bio 4: estacionalidad de la temperatura, ET; bio 12: precipitación anual, PA; bio 15: estacionalidad de la precipitación, EP) a una resolución espacial de 2.5 minutos (aprox. 20.25 km² en el Ecuador; Kanazawa, 2008). Estas capas climáticas se encuentran en formato ráster, por lo que son modelos de datos basados en una matriz de celdas donde cada celda almacena información de una variable específica (Pucha-Cofrep *et al.*, 2017). Estas variables climáticas se emplearon como variables independientes junto con las variables de PPP en los modelos lineales de efectos mixtos que se implementaron posteriormente. Se ha evaluado el efecto de las variables climáticas sobre los gradientes geográficos de tamaño corporal (Velasco *et al.*, 2020b), pero no sobre las demás variables morfológicas de este estudio y tampoco el efecto de su interacción con variables de depredación sobre la variación morfológica de los *Anolis*. También se

usó una variable de región de la especie (i.e., insular o continental) obtenida de Velasco *et al.* (2019) como variable aleatoria en los modelos mencionados. Esto con el fin de evitar el efecto de la pseudo-replicación (i.e., la falla en reconocer la falta de independencia estadística en la base de datos; Jamil *et al.*, 2013) que podría generarse al no hacer la diferenciación entre ambos grupos (i.e., islas vs continente), pues como variable aleatoria puede tener pendientes e interceptos individuales para cada región (Gelman y Hill, 2006; Bolker, 2015).

Análisis de datos

Enfoque de ensamble

Se realizó un enfoque de ensamble (*Assemblage-based approach*; Olalla-Tárraga *et al.*, 2010), en el que se tomó a cada celda de 0.5 x 0.5 grados de extensión como unidad de análisis muestral. Con este enfoque se pueden explorar los patrones geográficos combinando las presencias o ausencias de las especies en cada celda con las variables de interés. La PPP de cada celda se tomó como la mediana (M_e) de las PPP de todas las especies que ocurren en dicha celda y de esta misma forma se asignaron valores por celda para cada variable morfológica (Velasco *et al.*, 2020a). Se empleó la mediana como medida de tendencia central pues no se distorsiona en presencia de valores atípicos (Petrie y Sabin, 2009). La principal ventaja de este enfoque es que permite la evaluación directa de la estructura ambiental subyacente (i.e., PPP y variables bioclimáticas) a los patrones geográficos de variables morfológicas a grandes escalas espaciales, generando una percepción multidimensional (Ruggiero y Hawkins, 2006; Olalla-Tárraga *et al.*, 2010). Para evaluar si existen diferencias significativas de PPP y morfología entre celdas insulares y continentales se empleó la prueba U de Mann-Whitney, prueba no paramétrica usada para constatar la diferencia entre las medianas de dos muestras independientes (MacFarland y Yates, 2016).

A cada una de las cuatro variables morfológicas (SVL (\log_{10}), HDL/SVL, FML/SVL, TOL/SVL) se le ajustaron 14 modelos lineales de efectos mixtos (LMM) por lo que se evaluó un total de 56 modelos para este enfoque. Los LMM son una extensión de los modelos lineales simples para incorporar efectos fijos (i.e., parámetros que no varían) y aleatorios (i.e., parámetros que varían) como variables independientes (Gałeczki y Burzykowski, 2013). Los efectos aleatorios permiten tener en cuenta la no independencia entre las observaciones estadísticas lo cual evita la pseudo-replicación, reduce los errores tipo I (falso positivo; Hawkins *et al.*, 2017), y permiten tener un mejor ajuste a los datos (Gałeczki y Burzykowski, 2013; Jamil *et al.*, 2013). En este enfoque era probable la existencia de una relación entre la morfología de los ensambles y su pertenencia a islas o al continente debido a variables propias de cada región no incorporadas en este estudio, por lo que para corregir esta posible no-independencia se consideró la región como un efecto aleatorio. Asimismo, como era posible que las celdas más cercanas entre sí tuvieran ensambles de *Anolis* con morfología más parecida, se empleó la posición de las celdas como efecto aleatorio para corregir el efecto de la cercanía geográfica.

Los 14 modelos por cada variable morfológica se configuraron de la siguiente manera: se ajustaron dos modelos solo con las variables climáticas (TMA, ET, PA, EP) como efectos fijos y como efectos aleatorios en uno se incluyó la región y en otro tanto la región como la posición de las celdas. Estos modelos no incluyeron ninguna variable de PPP con el fin de comparar su ajuste a los datos versus el de los modelos con PPP. Los siguientes 12 modelos constaron de tres modelos por variable de PPP (PPPTot, PPPAves, PPPMam, PPPRept): 1) un modelo con la PPP y las variables climáticas como efectos fijos y la región como efecto aleatorio, 2) un modelo igual al anterior pero adicionando como efecto fijo las interacciones de ET y EP cada una con

la PPP, y 3) un modelo igual al anterior pero adicionando a las celdas como efecto aleatorio. Se agregaron interacciones de la PPP con variables climáticas de estacionalidad que han mostrado estar relacionadas con la riqueza de vertebrados terrestres a grandes escalas en estudios previos (Klopfer, 1959; Hurlbert y Haskell, 2003; Gouveia *et al.*, 2013) y podrían afectar los patrones de distribución y riqueza de los depredadores evaluados y asimismo el efecto de la PPP sobre las variables morfológicas. Para los LMMs se empleó la función lmer del paquete lme4 (Bates, 2015) del software R (V 3.6.3; R Core Team, 2014).

Enfoque de especies cruzado

Para complementar al enfoque de ensamble y evitar la pseudo-replicación de datos que ocurre de forma natural y tiende a inflar el error tipo I, se realizó un enfoque de especies cruzado (*Cross-species-based approach*; Olalla-Tárraga *et al.*, 2010) en el que se tomó como unidad de análisis a cada especie de *Anolis*. Para cada especie se usó el valor medio de cada variable morfológica a estudiar obtenido de Poe y Anderson (2019). También para cada especie se obtuvo un único valor de cada variable ambiental a partir del cálculo de la mediana (Petrie y Sabin, 2009) de los valores de dicha variable según los rásters de variables bioclimáticas en registros puntuales de cada especie obtenidos de Velasco *et al.* (2020a) (Olalla-Tárraga *et al.*, 2010; Velasco *et al.*, 2020a). Igual que en el enfoque de ensamble, se empleó la prueba U de Mann-Whitney para evaluar si existen diferencias significativas de PPP y morfología entre especies insulares y continentales.

En este enfoque se ajustaron 14 modelos Lineales Generalizados Mixtos Filogenéticos (PGLMM; Ives y Helmus, 2011) para cada una de las cuatro variables morfológicas (SVL (\log_{10}), HDL/SVL, FML/SVL, TOL/SVL), también teniendo un total de 56 modelos evaluados. Es probable que especies de *Anolis* filogenéticamente más cercanas

tengan una morfología más similar. Para corregir el efecto de la cercanía filogenética sobre la morfología de *Anolis* y así evitar la pseudo-replicación, se emplearon PGLMMs los cuales permiten la inclusión de las relaciones filogenéticas como un efecto aleatorio (Ives y Helmus, 2011). Para esto se empleó la filogenia más reciente y completa de *Anolis* (Anexo 2) de Poe *et al.* (2017). También se empleó a la región como efecto aleatorio por las razones expuestas en el enfoque de ensamble. Las variables de los modelos fueron las mismas que los del enfoque de ensamble, pero en vez de adicionar como efecto aleatorio a la ubicación de las celdas, se adicionó la variable de relaciones filogenéticas. Para los PGLMMs se empleó la función pglmm del paquete de R *phyr* (Li *et al.*, 2020) del software R (V 3.6.3; R Core Team, 2014).

En ambos enfoques se seleccionaron como mejores modelos para cada variable morfológica aquellos con el valor de AIC más bajo (i.e., criterio que indica la pérdida de información esperada del modelo; Wagenmakers y Farrell, 2004;) y el peso de Akaike (ω AIC) más alto (i.e., análogo a la probabilidad de que dicho modelo sea el mejor modelo de aproximación; Symonds y Moussalli, 2011). Para valorar la importancia relativa de cada variable independiente dentro de los mejores modelos seleccionados, se calcularon sus coeficientes estandarizados (o coeficientes beta; β), que son los pesos relativos de cada variable en la determinación del valor de la variable dependiente, asumiendo que las otras variables independientes se mantienen constantes. Se recomienda su uso cuando se quiere comparar la fuerza relativa de los procesos en modelos con múltiples predictores pues, a diferencia de los coeficientes sin estandarizar que dependen de la unidad de medida de las variables, los coeficientes estandarizados ponen todos los coeficientes en una escala común (Grace *et al.*, 2018).

Resultados

Depredadores potenciales y Presiones potenciales de depredación

Se identificaron 8,460 especies (3,812 aves, 1,489 mamíferos y 3,159 reptiles) codistribuidas con las 378 especies de *Anolis*. En el continente se identificaron 7,586 especies (3,589 aves, 1,419 mamíferos, 2,578 reptiles) y en islas 2,720 especies (1,184 aves, 657 mamíferos, 879 reptiles). De todas las especies codistribuidas, clasificaron como depredadoras potenciales (DP) 2,126 especies (351 aves, 97 mamíferos, y 1,678 reptiles). En el continente se identificaron 1,804 DP (314 aves, 94 mamíferos, 1,396 reptiles) y en islas se identificaron 700 DP (195 aves, 46 mamíferos, 459 reptiles).

Para aves se encontró que la proporción de rapaces (i.e., Accipitridae, Cathartidae, Falconidae, Sagittariidae, Strigidae, Tytonidae) es el doble en islas (12.58 %) que en continente (5.85 %). Para las aves que clasificaron como depredadoras potenciales (AvesDP), la familia más abundante para continente e islas en conjunto fue Accipitridae (52 spp; 14.81 %), igual que para continente (50 spp; 15.92 %) e islas (36 spp; 18.46 %) individualmente. Para mamíferos depredadores potenciales (MamDP), la familia más abundante para continente e islas en conjunto fue Soricidae (33 spp; 34.02 %) al igual que para continente (33 spp; 35.11 %) pero diferente para islas, cuya familia más abundante fue Didelphidae (19 spp; 41.30 %). Para reptiles depredadores potenciales (ReptDP) tomando a continente e islas como grupo, la mayoría de las especies fueron serpientes (1,210; 72.12 %) al igual que para continente (1,133 spp; 81.16 %), siendo Colubridae la familia más representativa en ambos casos (Continente e islas: 977 spp; 58.22 %; Continente: 915 spp; 65.54 %), pero para islas la mayoría de ReptDP fueron lagartos (213 spp; 53.59 %), y la familia más representativa fue Dactyloidae (189 spp; 41.18 %).

En cuanto a las categorías de dieta de AvesDP, se encontró que las AvesDP en continente e islas como conjunto son principalmente invertebradívoras (154 spp; 43.87 %), igual que para continente (135 spp; 42.99 %) pero para islas la categoría más representativa es consumidores de vertebrados y carroña (73 spp; 37.43 %). Para las zonas de forrajeo de aves y mamíferos se encontró que para AvesDP de continente e islas en conjunto, la zona de forrajeo con mayor porcentaje de uso promedio fue el suelo (40.03 %), igual que para AvesDP continentales (42.11 %) e insulares (35.64 %). Para MamDP, predominan las especies que forrajean en el suelo (68.04 %), igual que para MamDP continentales (67.02 %) e insulares (50,00 %).

Enfoques de ensamble y de especies cruzado

Depredación

Tanto las PPP parciales (PPPaves, PPPmam, PPPrept) como la PPPTot se diferenciaron significativamente entre islas y continente usando tanto el enfoque de ensamble como el enfoque de especies cruzado (Fig. 2). Se encontró que las PPP fueron significativamente mayores en continente en comparación con las islas por parte de los mamíferos (e. ensamble: $U = 218,005$, $p < 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 2,574.5$, $p < 0.001$) y de los reptiles (e. ensamble: $U = 442,210$, $p = 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 3,266.5$, $p < 0.001$), mientras que las PPP en islas fueron significativamente mayores que en continente por parte de las aves (e. ensamble: $U = 967,407$, $p < 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 2,5125$, $p < 0.001$), y direccionó las PPP de los tres grupos en conjunto a ser también mayores en islas (e. ensamble: $U = 850,019$, $p < 2.2e^{-16}$; e. spp. cruzado: $U = 15,760$, $p = 0.039$).

Se encontró un gradiente geográfico de la PPPaves, con altos índices de depredación potencial en los ensambles desde los Andes ecuatorianos pasando por las costas pacífica y atlántica colombianas hasta el sudeste de Estados Unidos, y

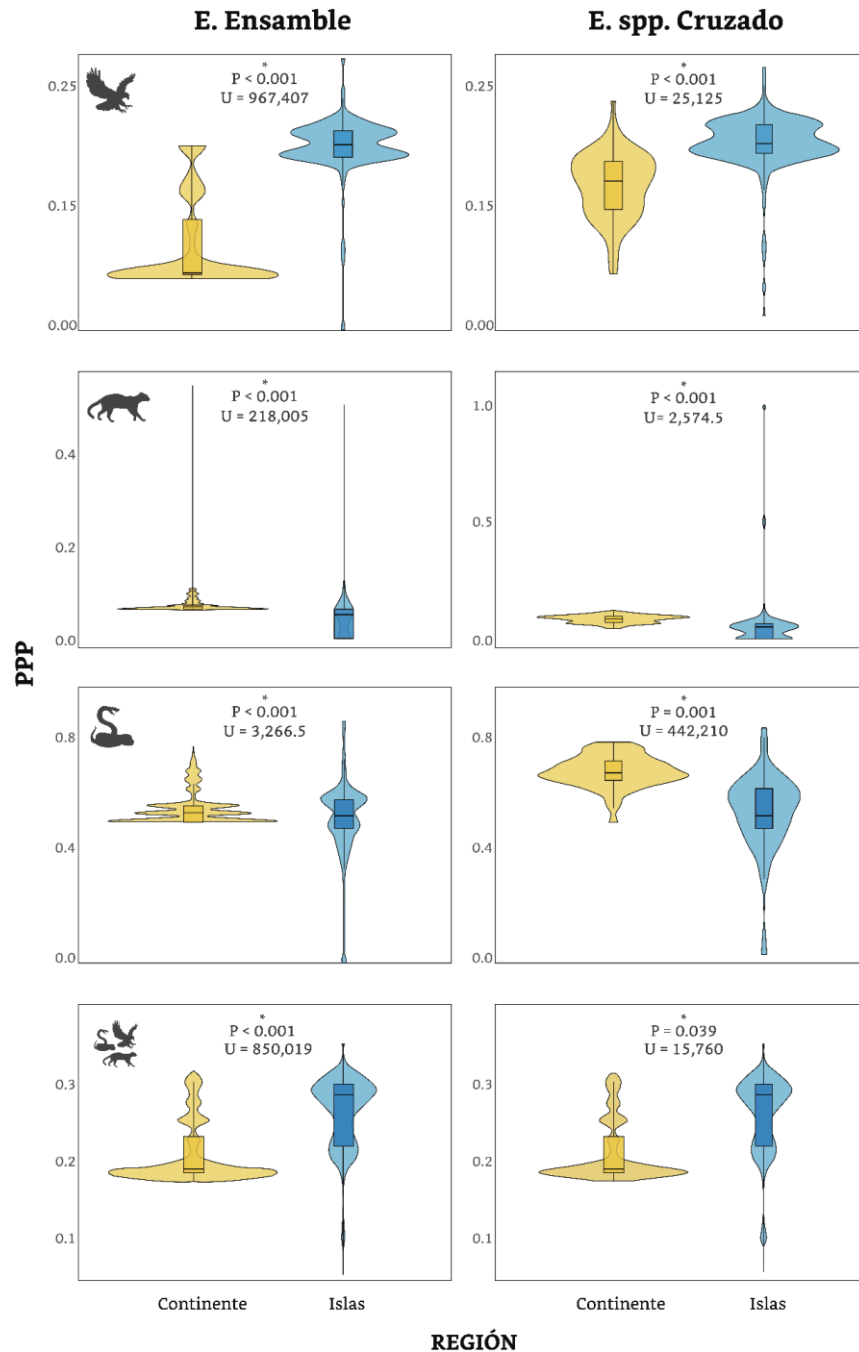


Figura 2. Comparación de presiones potenciales de depredación (PPP) ejercidas por aves, mamíferos, reptiles y total, entre islas y continente para los enfoques de ensamble (E. Ensemble) y de especies cruzado (E. spp. Cruzado). Se indican los valores U (i.e., el estadístico de la prueba U de Mann-Whitney; Aragón-Salgado, 2016) y P (i.e., probabilidad de obtener dicho resultado suponiendo que la hipótesis nula de medianas poblacionales iguales es cierta; Goodman, 2008). Los asteriscos indican que las diferencias entre regiones fueron significativas (valor $p < 0.05$).

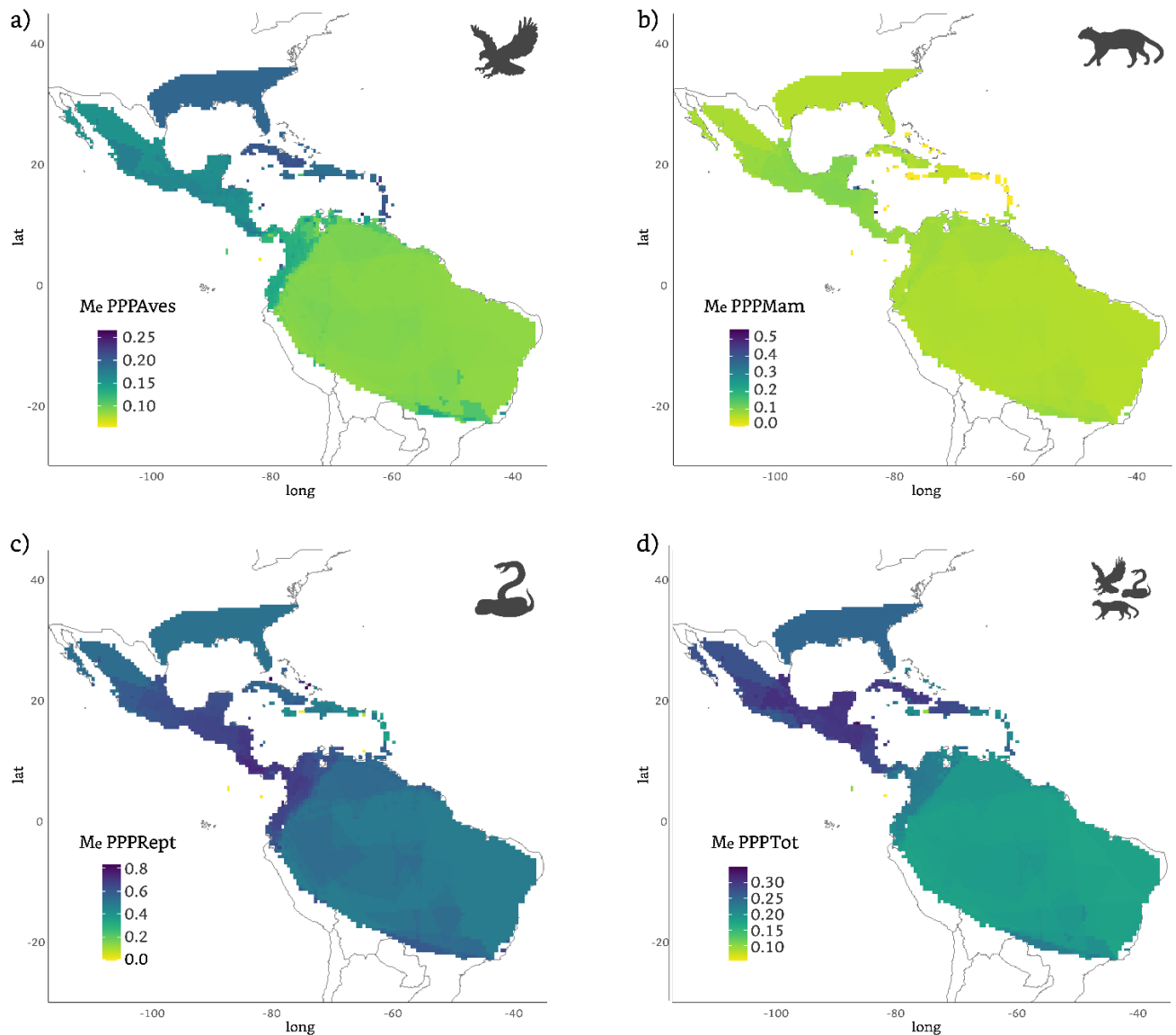


Figura 3. Gradientes geográficos de las presiones potenciales de depredación (PPP) ejercidas por a) aves (PPPAves), b) mamíferos (PPPMam), c) reptiles (PPPRept), y d) los tres grupos en conjunto (PPPTot). Colores más oscuros indican valores mayores de la mediana (M_e) de la variable de PPP en el ensamble (celda).

teniendo valores máximos en las Islas Caribe (Fig. 3). La PPPRept mostró valores más altos en el Pacífico y los Andes colombianos, pasando por Centroamérica hasta el sur de México, con valores máximos en los ensambles de Costa Rica y Panamá. La PPPTot exhibió valores más altos en la costa este de Centroamérica y las Islas Caribe, con valores máximos en Guatemala, el sur de México, Cuba y La

Española. Para la PPPMam no se observó un gradiente geográfico claro.

Morfología

Las cuatro variables morfológicas examinadas (i.e., tamaño corporal, SVL (\log_{10}); largo relativo de la cabeza, HDL/SVL; largo relativo de fémur, FML/SVL; y largo relativo del IV dedo pedal,

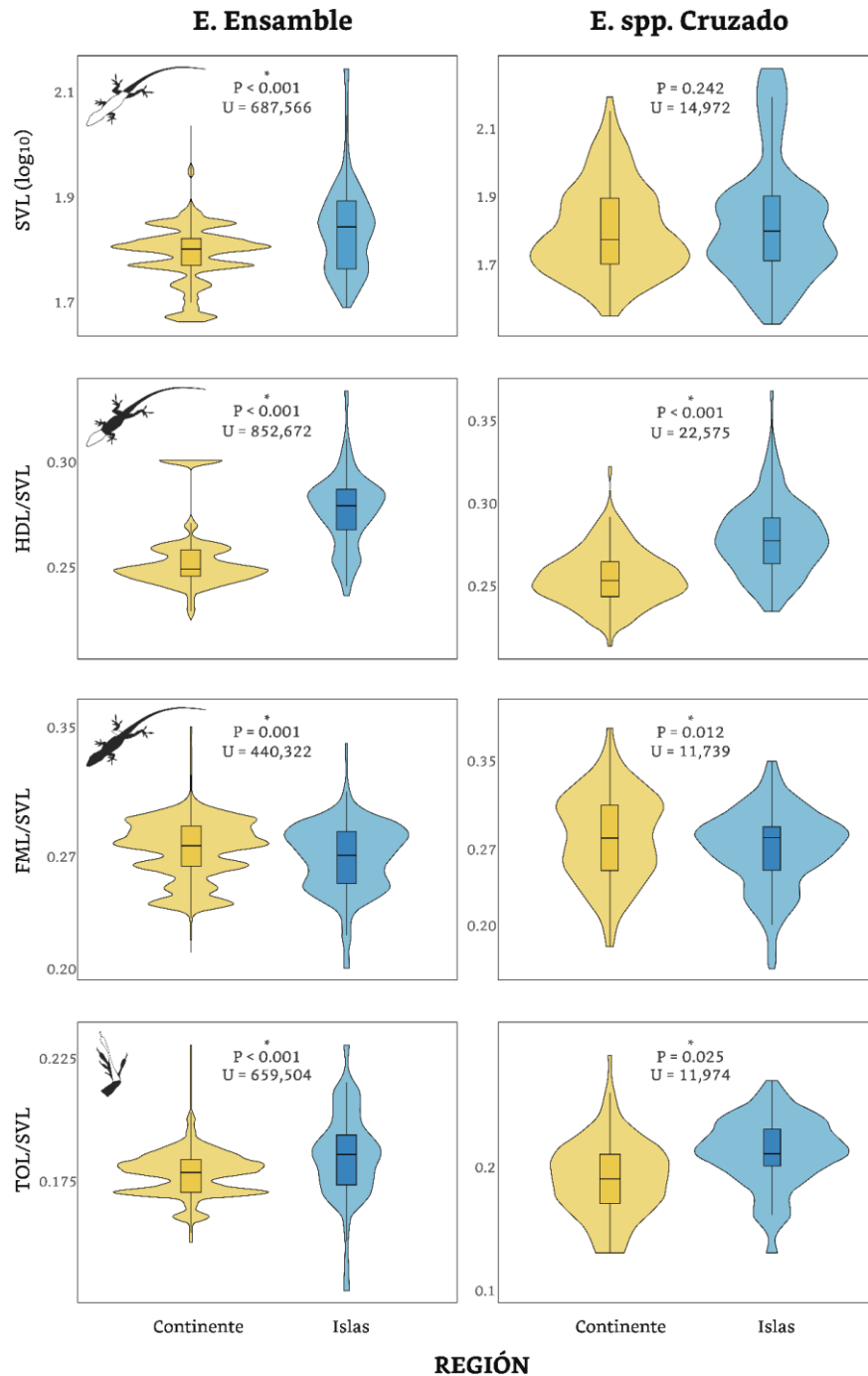


Figura 4. Comparación de las variables morfológicas (SVL (log₁₀): tamaño corporal; HDL/SVL: largo relativo de la cabeza; FML/SVL: largo relativo del fémur; TOL/SVL: largo relativo del IV dedo pedal), entre islas y continente para los enfoques de ensamble (E. Ensemble) y de especies cruzado (E. spp. Cruzado). Se indican los valores U (i.e., el estadístico de la prueba U de Mann-Whitney; Aragón-Salgado, 2016) y P (i.e., probabilidad de obtener dicho resultado suponiendo que la hipótesis nula de medianas poblacionales iguales es cierta; Goodman, 2008). Los asteriscos indican que las diferencias entre regiones fueron significativas (valor p < 0.05).

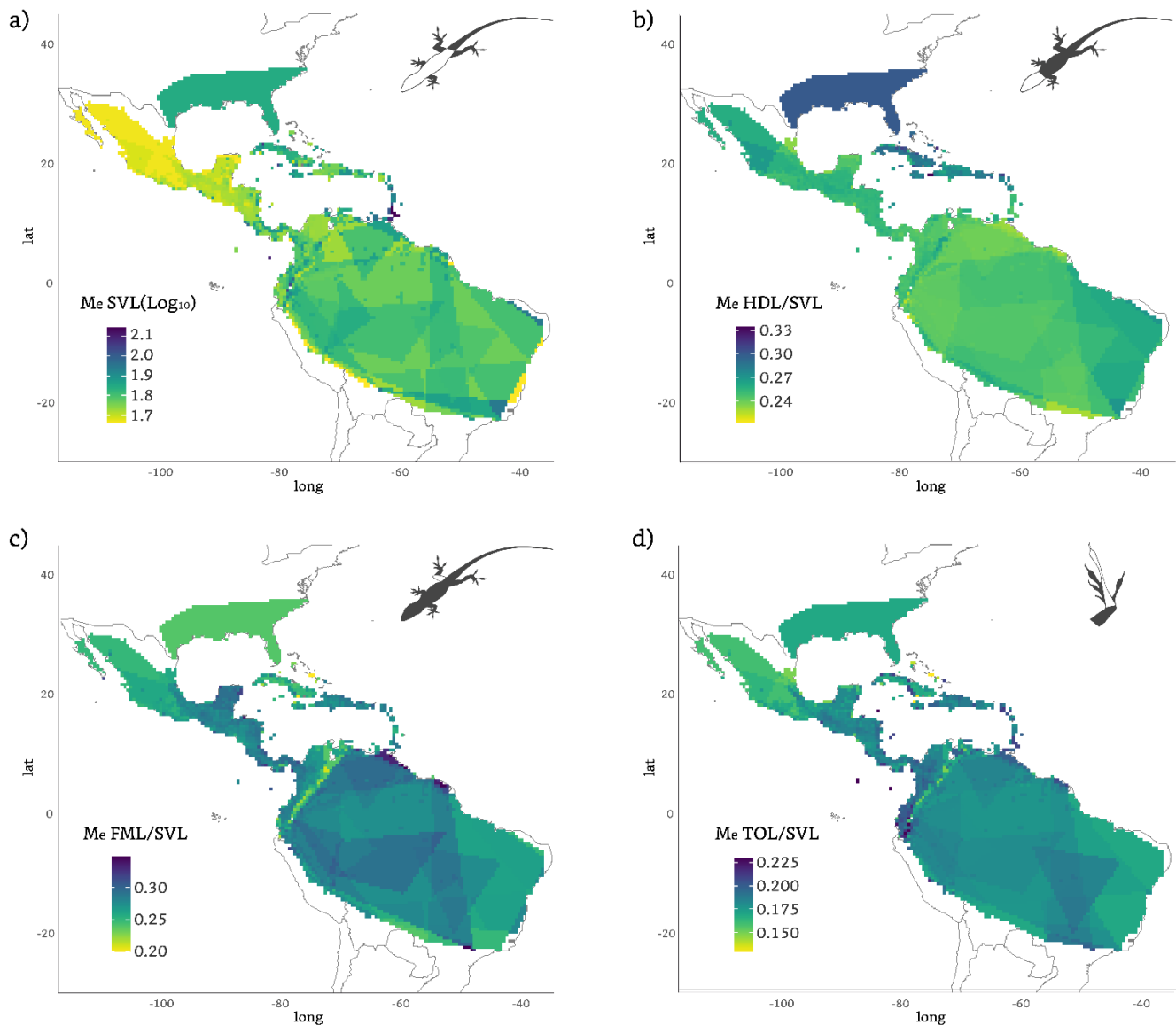


Figura 5. Gradientes geográficos de las variables morfológicas de *Anolis* analizadas, siendo a) tamaño corporal (SVL (\log_{10}), b) largo relativo de cabeza (HDL/SVL), c) largo relativo de fémur (FML/SVL) y d) largo relativo de IV dedo pedal (TOL/SVL). Colores más oscuros indican valores mayores de la mediana (M_e) de la variable morfológica en el ensamble (celda).

TOL/SVL) presentaron diferencias significativas entre islas y continente usando el enfoque de ensamble (Fig. 4). Asimismo, al usar el enfoque de especies cruzado, todas las variables mostraron diferencias significativas excepto la de tamaño corporal (Fig. 4). El tamaño corporal fue

significativamente mayor en islas con el enfoque de ensamble pero estadísticamente no diferenciable entre ambas regiones con el enfoque de especies cruzado (e. ensamble: $U = 687,566$, $p < 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 14,972$, $p = 0.242$). Tanto el largo relativo de la cabeza (HDL; e. ensamble: $U =$

852,672, $p < 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 22,575$, $p < 0.001$) como el largo relativo del IV dedo pedal (TOL; e. ensamble: $U = 659,504$, $p < 0.001$; e. spp. cruzado: $U = 11,974$, $p = 0.025$) fueron significativamente mayores en islas con ambos enfoques, mientras que el largo relativo del fémur (FML) resultó significativamente mayor en continente también con ambos enfoques (e. ensamble: $U = 440,322$, $p = 0.001$; e. spp. cruzados: $U = 11,739$, $p = 0.012$). No se encontró un gradiente geográfico claro para el tamaño corporal (Fig. 5). Sin embargo, los ensambles con menores valores se concentraron principalmente en la mitad de América, especialmente en el norte de México. Se evidenció que el tamaño de cabeza presenta valores mayores en los ensambles de las Islas Caribe y del sudeste de Estados Unidos, con valores máximos en las islas de Cuba y La Española. El tamaño del fémur evidenció valores mayores en la costa atlántica de Venezuela y Guyana Francesa, y valores menores en los Andes de Ecuador, Colombia y Venezuela. No se encontró un gradiente geográfico claro del tamaño del IV dedo pedal, pero ensambles de los Andes ecuatorianos presentan los mayores valores.

Modelos estadísticos

Enfoque de ensamble

A través del enfoque de ensamble, se detectó una mayor señal del efecto de la depredación potencial sobre la morfología de los *Anolis*. Todos los mejores modelos seleccionados (i.e., con el valor AIC más bajo y el peso Akaike más alto) consideraron una asociación entre las variables morfológicas y alguna variable de PPP (Anexo 3).

Para el tamaño corporal, el modelo que mejor se ajustó a los datos incluye como efectos fijos la PPPTot, las variables climáticas, y las interacciones de la ET y la EP con la PPPTot (AIC = -19,793.49; ω AIC = 1.0; Anexo 3). En este modelo, la PPPTot tuvo un efecto estandarizado negativo ($\beta = -0.50$, B

\pm EE: -0.488 ± 0.057 , $t = 8.416$; Fig. 6) y su coeficiente indica que por el incremento de una unidad en la desviación estándar (DE) de la PPPTot, la DE del tamaño corporal en los ensambles disminuye en 0.5. Esto significa que la PPPTot está direccionando los ensambles de *Anolis* a tamaños corporales menores (Fig. 7).

Para el largo relativo de cabeza, el modelo que mejor se ajustó a los datos contiene como efectos fijos la PPPAves, las variables climáticas, y las interacciones de la ET y la EP con la PPP (AIC = -38,939.05; ω AIC = 1.0; Anexo 3). La PPPAves tuvo un efecto estandarizado positivo para este modelo ($\beta = 0.28$, B \pm EE: 0.138 ± 0.057 , $t = 8.416$; Fig. 6) y su coeficiente indica que la PPPAves estaría direccionando los ensambles de *Anolis* a tener cabezas más largas (Fig. 7), con un incremento de 0.28 de DE en el valor de HDL cada una unidad de DE de PPPAves. En este modelo, el efecto fijo que más aportó fue la interacción entre PPPAves y la ET ($\beta = 0.41$; Fig. 6), lo que significa que la magnitud de la relación positiva entre HDL y PPPAves depende del valor de ET del ensamble.

Para el largo relativo del fémur, el modelo que mejor se ajustó a los datos contiene como efectos fijos la PPPMam, las variables climáticas, y las interacciones de la ET y la EP con la PPP (AIC = -33161.62; ω AIC = 1.0; Anexo 3). La PPPMam tuvo un efecto estandarizado positivo ($\beta = 0.15$, B \pm EE: -0.2192 ± 0.005 , $t = 54.954$; Fig. 6) que indica que en los ensambles hay un aumento de 0.15 en la DE del largo del fémur por cada incremento de 1 unidad en la DE de la PPPMam. Esto sugiere que la PPPMam direcciona levemente los ensambles de *Anolis* a especies de patas más largas (Fig. 7). La interacción entre PPPMam y la ET ($\beta = 0.26$; Fig. 6) aportó más al modelo que esta variable sin interacción. Esto significa que la magnitud de la relación positiva entre FML y PPPMam depende del valor de ET del ensamble.

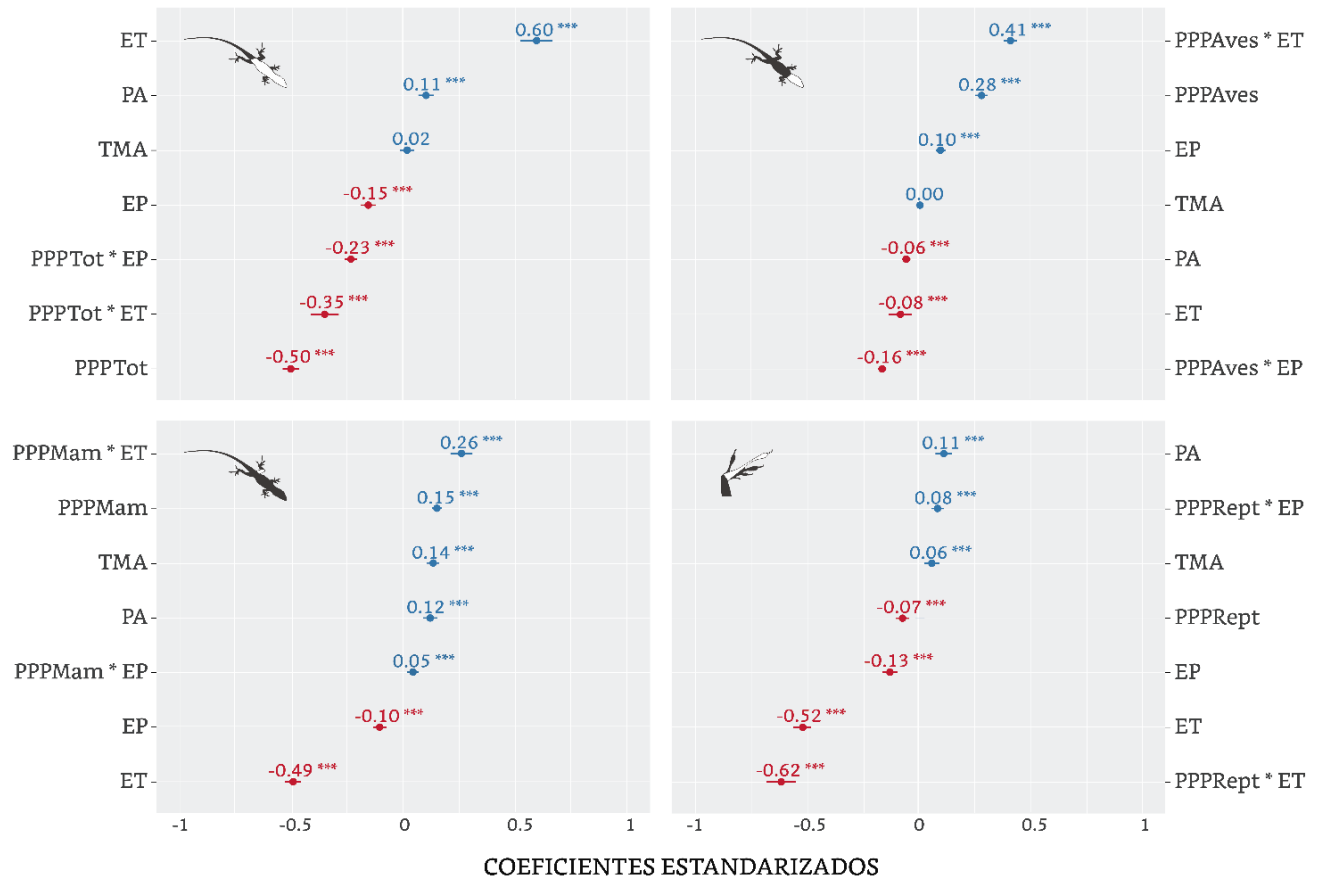


Figura 6. Coeficientes estandarizados (o coeficientes beta; β) y sus barras de error para los efectos fijos de los LMM que mejor describen cada variable morfológica en el enfoque de ensamble. Los asteriscos indican que la barra de error del efecto no incluye el cero y que puede considerarse un efecto fuerte. PPPTot: presión potencial de depredación total; PPPAves: presión potencial de depredación de aves; PPPMam: presión potencial de depredación de mamíferos; PPPRept: presión potencial de depredación de reptiles; TMA: temperatura media anual; ET: estacionalidad de la temperatura; PA: precipitación anual; EP: estacionalidad de la precipitación.

Para el largo relativo del IV dedo pedal, el modelo que mejor se ajustó a los datos contiene como efectos fijos la PPPRept, las variables climáticas, y las interacciones de la ET y la EP con la PPP (AIC = -38231.23; ω AIC = 1.0; Anexo 3). La PPPRept tuvo un efecto estandarizado negativo pequeño ($\beta = -0.07$, $B \pm EE$: 0.041 ± 0.006 , $t = 6.986$; Fig. 6), lo cual indica que en los ensambles hay una disminución de 0.7 en la DE del largo del IV dedo pedal por cada incremento en una unidad en la DE de la PPPRept, sugiriendo que la PPPRept está

direccionando levemente los ensambles de *Anolis* hacia dedos más cortos (Fig. 7). El efecto fijo que más aportó al modelo fue la interacción entre PPPRept y la ET ($\beta = -0.62$; Fig. 6). Esto significa que la magnitud de la relación negativa entre TOL y PPPRept depende del valor de ET que tenga el ensamble.

Todos los modelos seleccionados incluyeron los efectos aleatorios de región y celda pues su inclusión disminuyó considerablemente los valores de AIC (Anexo 3), lo que significa que generaron un

mejor ajuste de los datos. Para ninguno de los modelos seleccionados hubo variación considerable entre los interceptos de las regiones ni entre los interceptos de las celdas (en el orden de mención de cada modelo seleccionado: $S^2_{(región)} = 0.003$, $S^2_{(celda)} = 0.001$; $S^2_{(región)} = 0.024$, $S^2_{(celda)} = 0.029$; $S^2_{(región)} =$

0.015 , $S^2_{(celda)} = 0.022$; $S^2_{(región)} = 0.021$, $S^2_{(celda)} = 0.022$). Es decir, no hubo efecto considerable de la cercanía entre las celdas ni de la pertenencia de la celda a una u otra región (isla o continente) en la variación de las variables morfológicas.

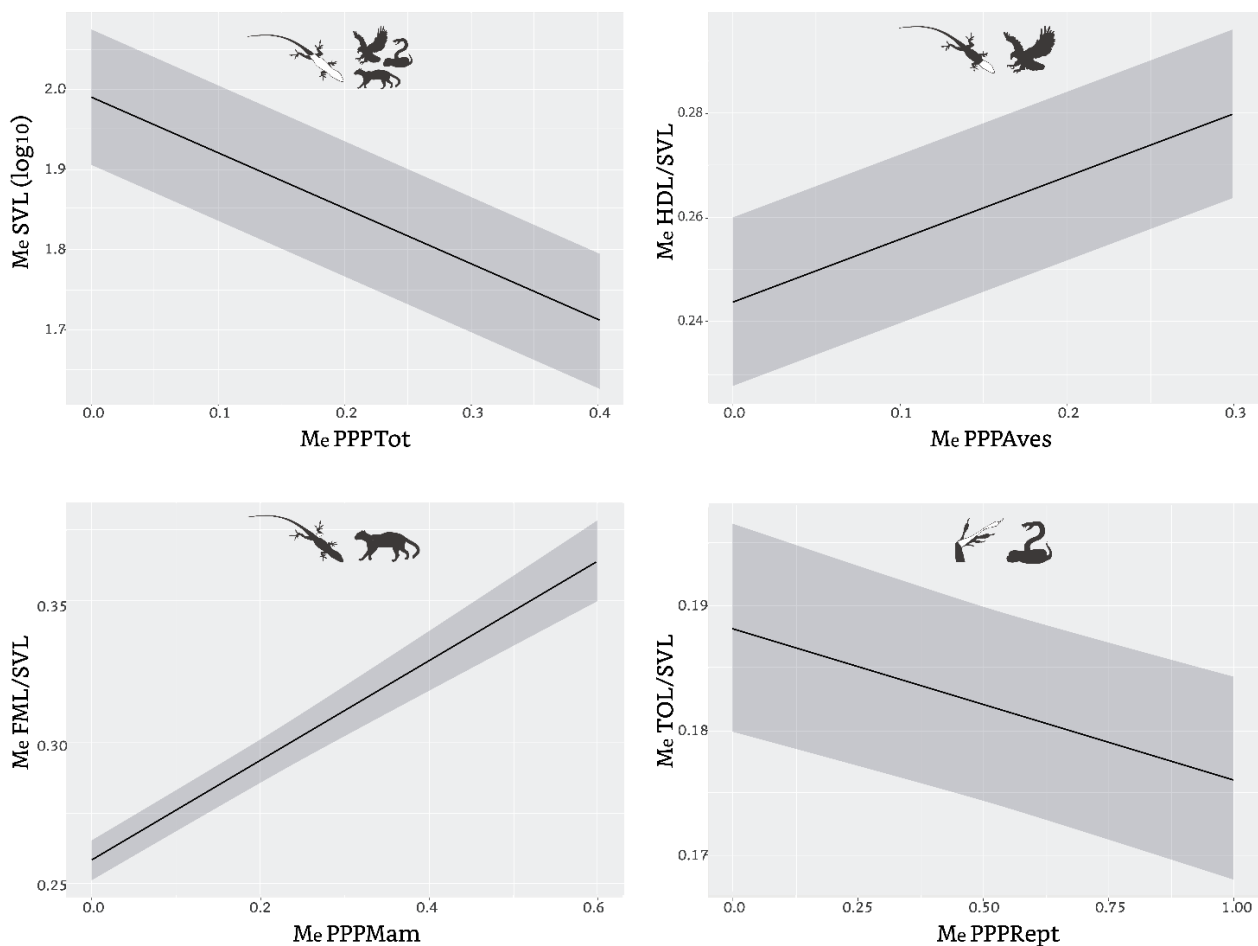


Figura 7. Efectos marginales de las presiones potenciales de depredación (PPP) de los modelos lineales de efectos mixtos (LMM) que mejor describen cada variable morfológica en el enfoque de ensamble. Los gráficos muestran los valores de respuesta predichos para la mediana (M_e) de las variables morfológicas (SVL (\log_{10}): tamaño corporal; HDL/SVL: largo relativo de la cabeza; FML/SVL: largo relativo del fémur; TOL/SVL: largo relativo del IV dedo pedal) en los ensambles según la M_e de las PPPs (PPPAves: presión potencial de depredación de aves; PPPMam: presión potencial de depredación de mamíferos; PPPRept: presión potencial de depredación de reptiles; PPPTot: presión potencial de depredación total).

Enfoque de especies cruzado

Al usar el enfoque de especies cruzado no se encontró una señal clara del efecto de la depredación potencial sobre la morfología de los *Anolis*. Todos los mejores modelos encontrados para cada variable morfológica (i.e., con el valor AIC más bajo y el peso Akaike más alto; Anexo 4) incluyeron como efectos fijos solo a las variables climáticas (TMA, ET, PA, EP) dejando por fuera a las variables de PPP. Es decir, no se encontró efecto de la depredación potencial sobre ninguna de las cuatro variables morfológicas evaluándose a nivel de especie. Asimismo, los efectos estandarizados (β) de las variables climáticas en los mejores modelos son en su mayoría marginales pues sus intervalos de credibilidad (IC, 95 %; intervalos dentro de los cuales los valores de cada efecto caen con una

probabilidad del 95 %; Yong-Sheng, 2008) incluyen al cero (Bird, 2002; Fig. 8), y todos los efectos estandarizados de las variables climáticas se acercaron a cero (< 0.1) indicando que el clima tuvo poca relevancia como predictor de las variables morfológicas de *Anolis* en este enfoque (Fig. 8). Todos los mejores modelos incluyeron como efectos aleatorios a la región y a las relaciones filogenéticas, pero no se evidenció en ninguno variación considerable entre los interceptos de los grupos (modelo para SVL (\log_{10}): $S^2_{(región)} < 0.001$, $S^2_{(ef. filogen)} = 0.007$; modelo para HDL/SVL: $S^2_{(región)} = 0.005$, $S^2_{(ef. filogen)} = 0.026$; modelo para FML/SVL: $S^2_{(región)} < 0.001$; $S^2_{(ef. filogen)} = 0.001$; modelo para TOL/SVL: $S^2_{(región)} < 0.001$; $S^2_{(ef. filogen)} = 0.074$).

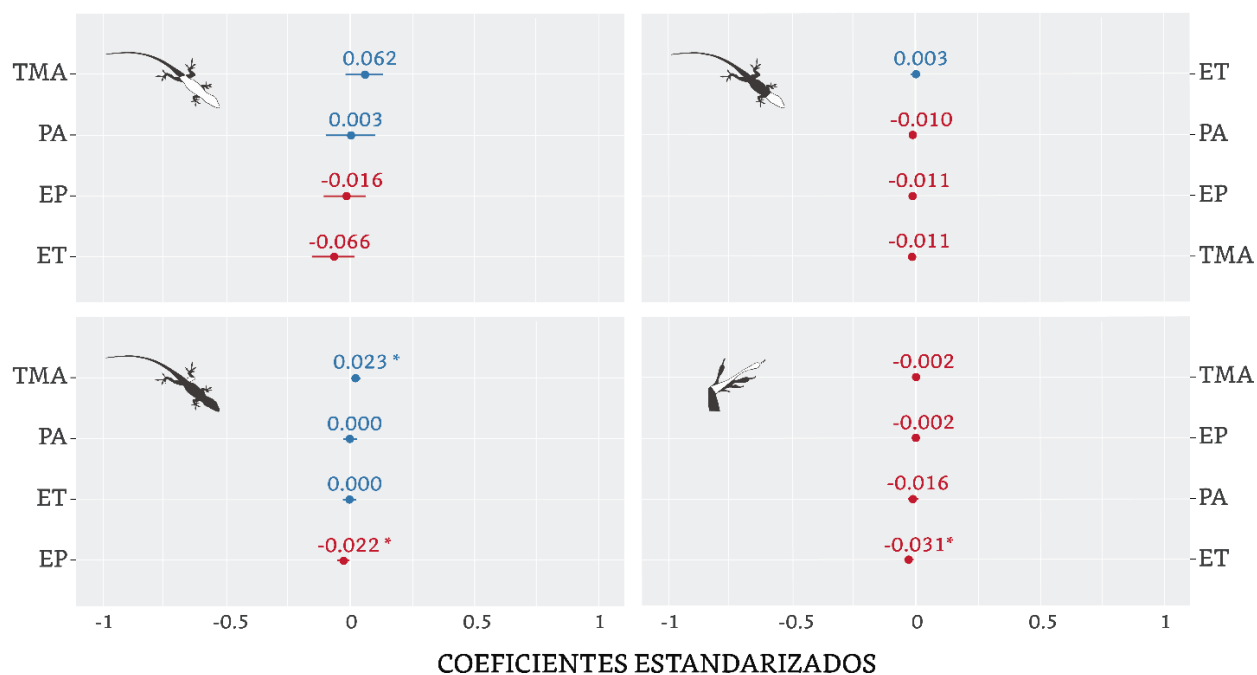


Figura 8. Coeficientes estandarizados (o coeficientes beta; β) y sus intervalos de credibilidad (IC, 95%) para los efectos fijos de los PGLMM que mejor describen cada variable morfológica en el enfoque de especies cruzado. Los asteriscos indican que el IC del efecto no traslapa a cero y que puede considerarse un efecto fuerte. TMA: temperatura media anual; ET: estacionalidad de la temperatura; PA: precipitación anual; EP: estacionalidad de la precipitación.

Discusión

A pesar de que la depredación y su efecto sobre la variación morfológica en presas ha sido un fenómeno ampliamente estudiado en ecología, esta interacción biológica nunca había sido evaluada en una escala macroecológica para un clado completo de especies. En este estudio se constató que los patrones geográficos de la depredación tienen efecto sobre los patrones geográficos de la morfología de las presas, y además se encontró evidencia que apoya un postulado clásico de la biogeografía de islas sobre depredación insular y una excepción a esta hipótesis. A continuación se discutirá por separado cómo pueden relacionarse los resultados de esta tesis con lo que plantea la biogeografía de islas y con las historias de vida tanto de *Anolis* como de los depredadores potenciales.

Depredación en islas versus en continente

En islas la tasa de inmigración es relativamente menor y por lo tanto es esperado que los ecosistemas insulares contengan menos especies que los continentales (MacArthur y Wilson, 1967). En este sentido, se afirma también que en islas los linajes probablemente sufren de una depredación menor al cohabitar con una menor cantidad de depredadores naturales que en el continente (Carlquist, 1965; MacArthur y Wilson, 1967; Carlquist, 1974; Schluter, 1988; Harmon y Gibson, 2006). La diferencia en depredación entre islas y continentes puede generar que también haya diferencias en algunos comportamientos anti-depredatorios (e.g., tiempo de uso de refugios, tiempo de espera antes de huida, etc.) entre ambas regiones (Losos y Herrel, 2010) y esto ha sido soportado por estudios donde se ha encontrado por ejemplo que especies de *Anolis* continentales son significativamente menos activas que especies caribeñas (Losos, 1990b; Losos y Herrel, 2010). Además, se sabe que los depredadores tienen un gran impacto en la supervivencia de *Anolis*

continentales e insulares (Schoener, *et al.*, 2005) y el tiempo medio de supervivencia en algunas especies como por ejemplo *Anolis nebulosus* es significativamente mayor en islas que en continente (Siliceo-Cantero *et al.*, 2016). Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de menor proporción de depredadores en islas para mamíferos y reptiles depredadores potenciales de *Anolis*, pues se encontró que las PPP continentales son significativamente mayores que las PPP insulares para estos grupos con dos enfoques metodológicos.

Sin embargo, en aves se evidencia el fenómeno contrario pues en islas existe mayor presión potencial de depredación de aves que en el continente también para ambos enfoques. Se sugiere que esto está relacionado con otro resultado de esta tesis que muestra que en islas hay el doble de proporción de aves rapaces que en continente. En islas es frecuente que la diversidad de las aves rapaces sea alta al compararla con otros grupos taxonómicos porque estas especies suelen tener buenas habilidades de vuelo, lo cual genera que las grandes masas de agua no representen barreras geográficas absolutas y esto les permita llegar a islas oceánicas lejos del continente (Newton, 1979; Donazar *et al.*, 2005). Además a diferencia de otros grupos taxonómicos, las aves rapaces en general no están limitadas por estrictos requisitos ecológicos, lo que permite su relativamente fácil establecimiento en islas (Rodríguez-Estrella *et al.*, 1998). En este sentido, se propone que la mayor proporción de rapaces en islas puede estar generando un mayor valor de PPPAves en los ecosistemas insulares, por lo que para este grupo de vertebrados se estaría cumpliendo el fenómeno opuesto a lo planteado en la hipótesis de depredación diferencial entre islas y continente de la biogeografía de islas.

Menos depredación permite crecer más

En general, existe una relación positiva entre el tamaño corporal y la fecundidad, por lo que si hay

altas probabilidades de sobrevivir el tiempo suficiente para crecer a tamaños grandes, habrá una recompensa en términos de descendencia (Kozłowski, 1991; Palkovacks, 2003). Según esto, se cree que el tamaño corporal dependerá de la tasa extrínseca de mortalidad (Palkovacks, 2003) y que la depredación es un factor que mantiene pequeños a los organismos (Blanckenhorn, 2000). Los resultados de este estudio apoyan dicha hipótesis, pues la depredación de los tres grupos evaluados está direccionando la media de los ensambles a tamaños corporales menores. Además coincide con el resultado de tamaños corporales de *Anolis* significativamente mayores en islas, coincidiendo con la hipótesis de que hay tasas más bajas de depredación en islas.

Este resultado puede explicarse debido a que en lugares con altas tasas de depredación, el riesgo de morir antes de reproducirse es alto y puede no superar las ganancias potenciales en descendencia de reproducirse a un tamaño mayor, por lo que es probable que la inversión en crecimiento no dé frutos y convenga reproducirse rápido a tamaños corporales pequeños (Palkovacks, 2003). Asimismo, lugares con alta depredación demandan comportamientos anti-depredatorios (e.g., uso de refugio, menor tiempo de forrajeo, etc.) que comprometen la adquisición y mantención de reservas energéticas necesarias para crecer (Lima, 1986; Houston *et al.*, 1993; Persson y Eklov, 1995; Pérez-Trist *et al.*, 2004). Por otra parte, en lugares con poca depredación, organismos que retrasen la madurez y se reproduzcan a un tamaño mayor tendrán mayor aptitud por lo que se tenderá al gigantismo (Blanckenhorn, 2000; Palkovacks, 2003). Los resultados de este estudio también concuerdan con estudios intraespecíficos y locales como el de Siliceo-Cantero *et al.* (2016) en *A. nebulosus*, donde se encontró que individuos de la isla de San Agustín-México fueron significativamente más grandes que individuos de bosques continentales cercanos. También coinciden

con Li *et al.* (2011) quienes encontraron que la depredación reducida en islas es la principal fuerza que promueve el gigantismo corporal de ranas *Fejervarya limnocharis* insulares.

Cabezas más largas pueden indicar ubicación en estratos más altos

En islas, la variación en el largo de la cabeza está correlacionada con el uso de hábitat: ecomorfos que emplean superficies anchas (i.e., el suelo o troncos) tienen cabezas cortas, anchas y altas, mientras que ecomorfos que habitan superficies delgadas (i.e., ramas de árboles o arbustos) presentan cabezas largas, delgadas y bajas pues estas características se cree que ayudan a mantener el equilibrio y a moverse a través de este entorno irregular (Losos, 2009). En este estudio, efectivamente las especies con las cabezas relativamente más largas corresponden principalmente a especies insulares de ecomorfos de tronco-dosel (Anexo 5), las cuales se encuentran típicamente desde el nivel de los ojos hasta la parte superior del dosel y presentan una forma corporal delgada con cola larga y hocico alargado (Losos, 2009). Los resultados de este estudio demuestran que la depredación potencial por parte de aves está direccionando los ensambles de *Anolis* a tener cabezas más largas, lo cual coincide con el resultado que en islas las cabezas fueron significativamente más largas y que además en islas hay significativamente una mayor proporción de aves depredadoras potenciales.

Esto podría explicarse debido a que para las aves depredadoras potenciales insulares en general, se encontró que la zona de forrajeo con el mayor porcentaje de uso es el suelo, y concuerda con que la mayoría de las aves depredadoras potenciales encontradas en islas fueron de la familia Accipitridae, rapaces diurnos cuyo método más común de caza es la caza de perchas, posándose en estratos altos y capturando animales sobre el suelo (Snyder, 2001; Grzimek *et al.*, 2003). En este sentido, se propone que en lugares con mayor

proporción de aves depredadoras se está ejerciendo una selección (mortalidad) contra los *Anolis* de suelo y favoreciendo a los ubicados en estratos vegetales más altos, por lo que especies con cabezas más largas tendrán mayor ventaja y naturalmente tendrán mayor proporción que en lugares con pocas aves depredadoras.

Patas más largas son ventajosas para escapar de depredadores en suelo

Algunos estudios muestran evidencia que cuanto más tiempo pase una lagartija en superficies anchas y planas como el suelo y menos en áreas vegetadas, mayor será la longitud relativa de sus extremidades posteriores (Losos, 1990a; Irschick *et al.*, 1997; Schoener *et al.*, 2002). Esto concuerda con estudios que evidencian que las especies de lagartijas de patas más largas son más veloces en el suelo, tanto a nivel individual como entre especies (Losos, 1990a; Garland y Losos, 1994; Bauwens *et al.*, 1995; Bonine y Garland, 1999; Irschick y Jayne, 1999; Kohlsdorf *et al.*, 2001; Schoener *et al.*, 2002; Losos, 2009). En un estudio realizado por Schoener *et al.* (2002) se introdujeron artificialmente poblaciones de *Anolis sagrei* a un conjunto de islas pobres en especies, y a algunas de estas islas se les introdujo además poblaciones de un depredador natural, el lagarto de cola rizada del norte (*Leiocephalus carinatus*). Después de solo dos años se encontró que las poblaciones de *Anolis* en las islas con estos depredadores presentaban patas traseras significativamente más largas que en islas sin depredación.

Schoener *et al.* (2002) afirman que esto se debe a la selección en contra de individuos de patas cortas y por ende lentos, ya que el depredador *L. carinatus* rara vez se encuentra lejos del suelo y debe atrapar casi todas sus presas allí. Los resultados de este estudio sugieren que la depredación por parte de mamíferos está direccionando los ensambles de *Anolis* a poseer mayor longitud de fémur. Esto coincide con la hipótesis de Schoener *et al.* (2002)

pues además, la mayoría de los mamíferos depredadores potenciales encontrados en este estudio fueron topos y musarañas (Soricidae), los cuales también atrapan sus presas en el suelo (Wilman *et al.*, 2014), y en general la mayoría de los mamíferos depredadores potenciales encontrados para *Anolis* fueron forrajeadores de suelo. En este sentido, es posible pensar que los mamíferos podrían estar generando presiones de selección hacia lagartos con patas más largas y por ende más rápidos.

Dedos más cortos aportan más estabilidad en ramas pequeñas

En este estudio se encontró que casi el 73% de las especies de reptiles depredadores potenciales de *Anolis* fueron serpientes. Varias serpientes depredadoras de *Anolis* y de otras lagartijas han sido registradas cazándolos mientras éstos duermen (Chandler y Tolson, 1990, Yorks *et al.*, 2003). Por la noche, los *Anolis* se encuentran dormidos en vegetación estrecha (i.e., hojas o extremos de ramas), y se cree que este comportamiento 1) puede impedir que muchos depredadores trepen, especialmente especies de gran tamaño (Chandler y Tolson, 1990), 2) aumenta el tiempo de búsqueda de los depredadores que se acercan desde la misma planta (Singhal *et al.*, 2007), y 3) permite que cualquier depredador potencial que se acerque serpenteando haga que estructura vibre y alerte al lagarto a tiempo para escapar saltando al vacío, funcionando como un “sistema de alarma temprana” que minimiza el riesgo de depredación (Anderson, 1998; Losos, 2009; Mohanty *et al.*, 2016), por lo que las perchas nocturnas tienden a ser más estrechas y menos estables que las perchas diurnas (Singhal *et al.*, 2007).

Pernoctar en perchas estrechas e inestables genera fuertes demandas biomecánicas hacia estos lagartos (Losos, 2009), por lo que patas más

cortas serán más ventajosas al aportar mayor estabilidad traducida en una menor probabilidad de caída (Losos y Sinervo, 1989; Losos *et al.*, 1997; Losos, 2009). Según esto, autores creen que el uso de perchas estrechas para dormir podría ser un precursor de la evolución de extremidades cortas en *Anolis* (Mohanty *et al.*, 2021). Los resultados de esta tesis sugieren que la depredación de reptiles puede estar direccionando levemente los ensambles de *Anolis* a poseer dedos más cortos, por lo que una posible explicación radica en que las presiones de depredación altas por parte de reptiles pueden estar ejerciendo una presión de selección en contra de *Anolis* con dedos largos e inestables en ramas delgadas, los cuales deben pernoctar en superficies anchas y que no vibran tanto cuando se aproxima un depredador favoreciendo a las especies de *Anolis* con dedos más cortos.

La importancia de la estructura ambiental subyacente para la detección y comprensión de correlaciones a grandes escalas espaciales está evidenciada en que para el enfoque de ensamble se observó una señal clara del efecto de la depredación sobre la variación morfológica de *Anolis* y esto no se encontró en el enfoque de especies cruzado. El enfoque de ensamble permite evidenciar patrones geográficos de una variable de interés a través de su rasterización generando un análisis multidimensional al superponer gradientes de variables con otros. Esto al fin y al cabo es más cercano a lo que ocurre en la realidad a grandes escalas espaciales, comparado con tomar valores únicos por especie en sus rangos individuales sin darle la suficiente relevancia a su interacción con otras especies.

En este estudio se realizó por primera vez un análisis de campo de diversidad con depredación potencial y se obtuvo la primera base de datos de presiones potenciales de depredación (PPP) para

378 especies de lagartijas *Anolis*. Asimismo, se evaluó por primera vez el efecto de la depredación potencial sobre la variación morfológica a través de enfoques macroecológicos, analizando un clado completo y tan diverso como *Anolis*, y teniendo en cuenta la mayor cantidad posible de depredadores potenciales. Con este estudio se apoyó uno de los postulados clásicos de la biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967) al mostrar a través de dos enfoques diferentes que hay menor presión potencial de depredación por parte de mamíferos y de reptiles en islas, y se presentó evidencia de una excepción a la regla para aves depredadoras al haber mayor presión potencial de depredación en islas que en el continente.

Con esta tesis se aportó a la comprensión del papel de la depredación en la selección de características en presas. Los resultados demuestran también que los ensambles de *Anolis* no solo están siendo direccionados por la depredación potencial, sino que cada variable morfológica evaluada está siendo influenciada por un grupo de depredadores distinto cuyo método de caza puede generar presiones de selección diferentes hacia características específicas de las presas. En este sentido, este estudio justifica la consideración de variables de depredación potencial para futuros análisis de ensamble. Igualmente, este estudio puede ser el primer paso hacia la predicción de efectos futuros en los ensambles de *Anolis* o de otros clados por cambios en las extensiones de distribución de especies, debido a modificaciones a grandes escalas espaciales relacionadas por ejemplo con la crisis climática, los cambios en los usos del suelo, la fragmentación y pérdida de ecosistemas o la introducción de especies alóctonas (Spence y Tingley, 2020).

Conclusiones

En conclusión, los resultados de esta tesis revelan que las presiones potenciales de depredación de las lagartijas *Anolis* son diferentes entre islas y el continente americano, siendo menor en islas por parte de mamíferos y reptiles depredadores, pero mayor por parte de aves depredadoras. Se encontró evidencia de que la depredación es un factor que modula la composición morfológica de los ensambles de *Anolis* tanto en islas como en el continente, pero no la variación morfológica de *Anolis* a nivel de especie. Se muestra también que la historia de vida de los depredadores puede generar selecciones diferentes sobre la morfología de las presas. Finalmente, los resultados del estudio sugieren que modificaciones en la distribución de los depredadores pueden alterar directamente los ensambles de estas lagartijas.

Limitaciones y recomendaciones

Hay que recordar que la PPP, como su nombre lo indica, es una medida potencial que no necesariamente se traduce en una mayor tasa de depredación (Losos, 2009), puesto que no se está midiendo directamente este comportamiento sobre los *Anolis*. Sin embargo, obtener la suficiente información de depredación directa para estudios macroecológicos es costoso en términos de tiempo y dinero, y con este estudio fue posible evidenciar patrones generales a gran escala espacial y filogenética y proveer evidencia de apoyo a hipótesis derivadas de estudios experimentales a escala local. Se recomienda para futuras investigaciones adicionar información sobre la abundancia de depredadores y la proporción de *Anolis* en la dieta de cada depredador con el fin de complementar los datos de presencia-ausencia usados aquí. Se sugiere

además adicionar otras variables morfológicas relevantes en la ecología de *Anolis* (e.g., longitud de la cola, número de lamelas, dimorfismo sexual), separar las variables morfológicas por sexo para cada especie con el fin de averiguar si hay diferencia en los efectos entre machos y hembras, fraccionar las variables de depredación en grupos más específicos (e.g., PPP de aves rapaces, PPP de serpientes, etc.) e incluir otras variables ambientales (e.g., altitud, tipo de vegetación).

Asimismo, los datos disponibles sobre las composiciones de dieta, la zona de forrajeo, y los patrones de actividad diaria de reptiles neotropicales son bastante escasos y por lo general, inferidos de pocas especies observadas en campo (Bernarde y Abe, 2006; Sawaya *et al.*, 2008; Torello-Viera y Marques, 2017). Lo anterior generó que no fuera posible analizar dichas variables por cada especie de reptil depredadora potencial como se realizó con aves y mamíferos, sino teniendo en cuenta generalidades de las familias y reportes específicos en literatura. En este sentido se recomienda para futuras investigaciones en depredación potencial con reptiles adicionar esta información por género o especie tan pronto esté disponible. Se recomienda también hacer estudios de variación morfológica a lo largo de la distribución geográfica de cada especie y relacionarla con la variación en depredación potencial complementando los mapas utilizados con bases de datos más detalladas (e.g., GBIF, e-Bird) que funcionen mejor para escalas más locales y permitan estimar abundancias relativas.

Otro aspecto para resaltar radica en que no todas las especies de *Anolis* son exclusivamente insulares o continentales, pues puede que su distribución abarque ambas regiones. Sin embargo, en este trabajo por simplicidad se

empleó una categorización empleada en otros estudios basada en la región que predomina en la distribución de la especie. Igualmente, no todas las islas tendrán las mismas condiciones de aislamiento geográfico pues se dependerá de diversos factores que influyen a sus comunidades (i.e., distancia al continente, tamaño, origen, edad, etc.; MacArthur y Wilson, 1967), por lo que se sugiere tomar en cuenta dichas variables en futuros estudios. También hay que considerar que las islas, al ser espacios más pequeños, pueden ser mejor estudiadas en cuanto a presencia y distribución de especies, a comparación con el continente que posee zonas donde se asume la presencia de determinadas especies pero sin certeza absoluta por ausencia de registros, lo cual podría ser un potencial sesgo que infle valores de PPP. Esto podría resolverse delimitando polígonos de igual área en islas, zonas continentales relativamente bien estudiadas en cuanto a composición de especies (i.e., áreas urbanas y periurbanas, zonas protegidas), y zonas continentales menos estudiadas y evaluar la existencia de patrones respecto a PPPs. Sin embargo, en este estudio al estar usando los mismos mapas fraccionados entre islas y continente se estaría balanceando dicho sesgo.

Referencias bibliográficas

- Althoff, D. M., Segraves, K. A., y Johnson, M. T. (2014). Testing for coevolutionary diversification: linking pattern with process. *Trends in Ecology y Evolucion*, 29(2), 82-89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.11.003>
- Anderson, J. R. (1998). Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: Awakening to their significance. *American Journal of Primatology*, 46(1), 63-75. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1998\)46:1%3C63::AID-AJP5%3E3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:1%3C63::AID-AJP5%3E3.0.CO;2-T)
- Aragón-Salgado, L. G. (2016). Introducción a la estadística no paramétrica. En L. G. Aragón-Salgado (Ed.) *Estadística en el área de las ciencias sociales y administrativas* (Pp. 517-582). México: Alfaomega.
- Arita, H. T., Christen, J. A., Rodríguez, P., y Soberón, J. (2008). Species diversity and distribution in presence-absence matrices: Mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist*, 172(4), 519-532. <https://doi.org/10.1086/590954>
- Barnagaud, J. Y., Daniel Kissling, W., Sandel, B., Eiserhardt, W. L., Şekercioğlu, Ç. H., Enquist, B. J., Tsirogiannis, C., Jens-Christian Svenningy Svenning, J. C. (2014). Ecological traits influence the phylogenetic structure of bird species co-occurrences worldwide. *Ecology letters*, 17(7), 811-820. <https://doi.org/10.1111/ele.12285>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., y Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauwens, D., Garland Jr, T., Castilla, A. M., y Van Damme, R. (1995). Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49(5), 848-863. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02321.x>
- Benkman, C. W., Parchman, T. L., Favis, A., y Siepielski, A. M. (2003). Reciprocal selection causes a coevolutionary arms race between crossbills and lodgepole pine. *The American Naturalist*, 162(2), 182-194. <https://doi.org/10.1086/376580>
- Benton, M. J. (2009). The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and

- abiotic factors through time. *Science*, 323(5915), 728-732.
<https://doi.org/10.1126/science.1157719>
- Bernarde, P. S., y Abe, A. S. (2006). A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, southwestern Amazon, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 1(2), 102-113.
[https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2006\)1\[102:ASCAED\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2006)1[102:ASCAED]2.0.CO;2)
- Beuttell, K., y Losos, J. B. (1999). Ecological morphology of Caribbean anoles. *Herpetological Monographs*, 13, 1-28.
<https://doi.org/10.2307/1467059>
- Bhattacharjee, N., y Goswami, G. (2017). A Mathematical Model to Study Stability of Biological Interaction: Competition. *International Journal of Mathematics Trends and Technology (IJMTT)*, 47(3), 215-219.
<https://doi.org/10.14445/22315373/IJMTT-V47P528>
- Bird, K. D. (2002). Confidence intervals for effect sizes in analysis of variance. *Educational and Psychological Measurement*, 62(2), 197-226.
<https://doi.org/10.1177%2F0013164402062002001>
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The evolution of body size: what keeps organisms small?. *The quarterly review of biology*, 75(4), 385-407.
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/393620>
- Bolker, B. M. (2015). Linear and generalized linear mixed models. En G. A. Fox, S. Negrete-Yankelevich, y V. J Sosa (Eds.). *Ecological statistics: contemporary theory and application* (Pp. 309-333). Nueva York, USA: Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199672547.003.0014>
- Bonine, K. E., y Garland Jr, T. (1999). Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology*, 248(2), 255-265.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01201.x>
- Borregaard, M. K., y Rahbek, C. (2010). Dispersion fields, diversity fields and null models: Uniting range sizes and species richness. *Ecography*, 33(2), 402-407.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06323.x>
- Brodie Jr, E. D., Ridenhour, B. J., y Brodie III, E. D. (2002). The evolutionary response of predators to dangerous prey: hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts. *Evolution*, 56(10), 2067-2082.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00132.x>
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Carlquist, S. (1974). *Island biology*. Nueva York, USA: Columbia University Press.
- Carlquist, S. J. (1965). *Island life; a natural history of the islands of the world*. Nueva York, USA: Natural History Press.
- Case, T. J. (1978). A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology*, 59(1), 1-18.
<https://doi.org/10.2307/1936628>
- Chandler, C. R., y Tolson, P. J. (1990). Habitat use by a boid snake, *Epicrates monensis*, and its anoline prey, *Anolis cristatellus*. *Journal of Herpetology*, 24(2), 151-157.
<https://doi.org/10.2307/1564222>
- Colwell, R. K. (2009). Biodiversity: Concepts, Patterns, and Measurement. In Levin, S. (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology* (pp. 257-263). New Jersey, USA: Princeton University Press.
<https://doi.org/10.1515/9781400833023.257>

- Corro E.J., Dáttilo W., Villalobos F. (2020). A Macroecological Perspective on Antagonistic Interactions Through the Lens of Ecological Networks. En Santiago-Alarcon D., Marzal A. (Eds.) *Avian Malaria and Related Parasites in the Tropics*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_9
- Dáttilo, W., y Vasconcelos, H. L. (2019). Macroecological patterns and correlates of ant-tree interaction networks in Neotropical savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 28(9), 1283-1294. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5950306>
- Davies, J.T., Meiri, S., Barraclough, T.G., Gittleman, J.L. (2007). Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology letters*, 10(2), 146-152. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01005.x>
- Díaz, M., Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., Grim, T., Ibáñez-Álamo, J. D., Jokimäki, J., Markó, G., y Tryjanowski, P. (2013). The Geography of Fear: A Latitudinal Gradient in Anti-Predator Escape Distances of Birds across Europe. *PLoS ONE*, 8(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064634>
- Donázar, J. A., Gangoso, L., Forero, M. G., y Juste, J. (2005). Presence, richness and extinction of birds of prey in the Mediterranean and Macaronesian islands. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1701-1713. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01294.x>
- Early, R., y Keith, S. A. (2019). Geographically variable biotic interactions and implications for species ranges. *Global Ecology and Biogeography*, 28(1), 42-53. <https://doi.org/10.1111/geb.12861>
- Fick, S.E., and Hijmans, R.J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gaston, K. J. (2003). The structure and dynamics of geographic ranges. Nueva Yorks, USA: Oxford University Press.
- Gałecki, A., y Burzykowski, T. (2013). Linear Mixed-Effects Models Using R: A Step-by-Step Approach. Nueva York, USA: Springer Texts in Statistics. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3900-4>
- Garland Jr, T., y Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. En P.C. Wainwright y S. Reilly (Eds.). *Ecological morphology: integrative organismal biology* (Pp. 240-302). Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Gelman, A., y Hill, J. (2006). Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. Cambridge, Inglaterra: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790942>
- Gerber, G. P. (1999). A review of intraguild predation and cannibalism in *Anolis*. *Anolis Newslett*, 5, 28-39.
- Gomulkiewicz, R., Drown, D. M., Dybdahl, M. F., Godsoe, W., Nuismer, S. L., Pepin, K. M., Ridenhur, B. J., Smith, C. I., y Yoder, J. B. (2007). Dos and don'ts of testing the geographic mosaic theory of coevolution. *Heredity*, 98(5), 249-258. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800949>
- Goodman, S. (2008). A Dirty Dozen: Twelve P-Value Misconceptions. *Seminars in Hematology*, 45(3), 135-140. <https://doi.org/10.1053/j.seminhematol.2008.04.003>
- Gouveia SF, Hortal, J, Cassemiro FAS, Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF. 2013. Nonstationary effects of productivity, seasonality, and historical climate changes on global amphibian diversity.

- Ecography 36:104–113.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07553.x>
- Grace, J. B., Johnson, D. J., Lefcheck, J. S., y Byrnes, J. E. (2018). Quantifying relative importance: computing standardized effects in models with binary outcomes. *Ecosphere*, 9(6), e02283. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2283>
- Grzimek, B., Schlager, N., Olenndorf, D., y American Zoo and Aquarium Association. (2003). Hawks and Eagles (Accipitridae). En D. G. Kleiman, V. Geist, & M. C McDade (Eds.). *Grzimek's animal life encyclopedia*, Vol. 8 (pp. 317-328). Detroit, USA: Gale.
- Gumbs, R., Gray, C. L., Böhm, M., Hoffmann, M., Grenyer, R., Jetz, W., Meiri, S., Roll, U., Owen, N. R., y Rosindell, J. (2020). Global priorities for conservation of reptilian phylogenetic diversity in the face of human impacts. *Nature Communications*, 11(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16410-6>
- Harmon, L. J., Andreazzi, C. S., Débarre, F., Drury, J., Goldberg, E. E., Martins, A. B., Melián, C. J., Narwni, A., Nuismer, S. L., Pennell, M., W., Seehausen, O., Silvestro, D., Weber, M., Matthews, B., Rudman, S. M. (2019). Detecting the macroevolutionary signal of species interactions. *Journal of evolutionary biology*, 32(8), 769-782. <https://doi.org/10.1111/jeb.13477>
- Harmon, L., y Gibson, R. (2006). Multivariate phenotypic evolution among island and mainland populations of the ornate day gecko, *Phelsuma ornata*. *Evolution*, 60(12), 2622-2632. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01894.x>
- Hawkins, B. A., Leroy, B., Rodríguez, M. Á., Singer, A., Vilela, B., Villalobos, F., Wang, X., y Zelený, D. (2017). Structural bias in aggregated species-level variables driven by repeated species co-occurrences: a pervasive problem in community and assemblage data. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1199-1211. <https://doi.org/10.1111/jbi.12953>
- Hembry, D. H., y Weber, M. G. (2020). Ecological interactions and macroevolution: a new field with old roots. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51(1), 215-243. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-121505>
- Hembry, D. H., Yoder, J. B., y Goodman, K. R. (2014). Coevolution and the diversification of life. *The American Naturalist*, 184(4), 425-438. <http://www.jstor.org/stable/10.1086/677928?origin=JSTOR-pdf>
- Henderson, R. W. (1992). Consequences of predator introductions and habitat destruction on amphibians and reptiles in the post-Columbus West Indies. *Caribbean journal of science*, 28(1-2), 1-10.
- Herrera, C. M., Castellanos, M. C., y Medrano, M. (2006). Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. *Ecology and evolution of flowers*, 278-294. <http://hdl.handle.net/10261/38724>
- Herrón, P. A., López Victoria, M., y Botello, J. C. (2011). Notes on the ecology of the lizards from Malpelo island, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 40, 70-89. <https://aquadocs.org/handle/1834/4417>
- Houston, A. I., McNamara, J. M., y Hutchinson, J. M. C. (1993). General Results concerning the Trade-Off between Gaining Energy and Avoiding Predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 341(1298), 375–397. <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>
- Hurlbert, A. H., y Haskell, J. P. (2003). The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American*

- Naturalist, 161(1), 83-97.
<https://doi.org/10.1086/345459>
- Hutchinson, G. E. (1965). *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. New Haven, USA: Yale University Press.
- Irschick, D. J. (2002). Evolutionary approaches for studying functional morphology: examples from studies of performance capacity. *Integrative and Comparative Biology*, 42(2), 278-290.
<https://doi.org/10.1093/icb/42.2.278>
- Irschick, D. J., y Jayne, B. C. (1999). Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *Journal of Experimental Biology*, 202(9), 1047-1065.
<https://doi.org/10.1242/jeb.202.9.1047>
- Ives, A. R., y Helmus, M. R. (2011). Generalized linear mixed models for phylogenetic analyses of community structure. *Ecological Monographs*, 81(3), 511-525.
<https://doi.org/10.1890/10-1264.1>
- Jablonski, D. (2008). Biotic interactions and macroevolution: Extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution*, 62(4), 715-739.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00317.x>
- Jamil, T., Ozinga, W. A., Kleyer, M., y ter Braak, C. J. (2013). Selecting traits that explain species-environment relationships: a generalized linear mixed model approach. *Journal of Vegetation Science*, 24(6), 988-1000.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.12036.x>
- Jones, P. L., Divoll, T. J., Dixon, M. M., Aparicio, D., Cohen, G., Mueller, U. G., Ryan, M. j., y Page, R. A. (2020). Sensory ecology of the frog-eating bat, *Trachops cirrhosus*, from DNA metabarcoding and behavior. *Behavioral Ecology*, 31(6), 1420-1428.
<https://doi.org/10.1093/beheco/araa100>
- Kanazawa, S. (2008). Temperature and evolutionary novelty as forces behind the evolution of general intelligence. *Intelligence*, 36(2), 99-108.
<https://doi.org/10.1016/j.intell.2007.04.001>
- Klopfer, P. H. (1959). Environmental determinants of faunal diversity. *The American Naturalist*, 93: 337-342.
- Kohlsdorf, T., Garland Jr, T., y Navas, C. A. (2001). Limb and tail lengths in relation to substrate usage in *Tropidurus* lizards. *Journal of morphology*, 248(2), 151-164.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1026>
- Kozłowski, J. (1991). Optimal energy allocation models-an alternative to the concepts of reproductive effort and cost of reproduction. *Acta GEcologica*, 12(1), 1-33.
- Leal, M., y Thomas, R. (1992). *Eleutherodactylus coqui* (Puerto Rican coquí). *Prey. Herpetological Review*, 23, 79-80.
- Li, D., Dinnage, R., Nell, L. A., Helmus, M. R., y Ives, A. R. (2020). phyr: an R package for phylogenetic species-distribution modelling in ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(11), 1455-1463.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13471>
- Lima, S. L. (1986). Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 67(2), 377-385.
<https://doi.org/10.2307/1938580>
- Losos, J. B. (1990a). Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, 60(3), 369-388.
<https://doi.org/10.2307/1943062>
- Losos, J. B. (2009). *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. California, USA: University of California Press.

- <http://www.jstor.org/stable/10.1525/j.ctt1pnj59>
- Losos, J. B., Irschick, D. J., y Schoener, T. W. (1994). Adaptation and constraint in the evolution of specialization of Bahamian *Anolis* lizards. *Evolution*, 48(6), 1786-1798. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb02214.x>
- Losos, J. B., Schoener, T. W., y Spiller, D. A. (2004). Predator-induced behaviour shifts and natural selection in field-experimental lizard populations. *Nature*, 432(7016), 505-508. <https://doi.org/10.1038/nature03039>
- Losos, J. B., y Herrel, A. (2010). Future research on differences in patterns of evolutionary diversification in island and mainland anoles. *Anolis Newsletter*, 5(19), 108-114.
- Losos, J. B., y Queiroz, K. D. (1997). Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61(4), 459-483. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01802.x>
- Losos, J. B., y Sinervo, B. (1989). The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *Journal of Experimental Biology*, 145(1), 23-30. <https://doi.org/10.1242/jeb.145.1.23>
- Losos, J.B. (1990b). The evolution of form and function: morphology and locomotor performance ability in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution*, 44(5), 1189-1203. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb05225.x>
- Louthan, A. M., Doak, D. F., y Angert, A. L. (2015). Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology y Evolution*, 30(12), 780-792. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.011>
- MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- MacFarland, T. W., y Yates, J. M. (2016). *Introduction to nonparametric statistics for the biological sciences using R*. Cham, Suiza: Springer.
- Mahler, D. L., Revell, L. J., Glor, R. E., y Losos, J. B. (2010). Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution*, 64(9), 2731-2745. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01026.x>
- Martínez-Freiría, F., Santos, X., Pleguezuelos, J. M., Lizana, M., y Brito, J. C. (2009). Geographical patterns of morphological variation and environmental correlates in contact zones: A multi-scale approach using two Mediterranean vipers (Serpentes). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(4), 357-367. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00506.x>
- Méndez-Galeano, M. A., Paternina-Cruz, R. F., y Calderón-Espinosa, M. L. (2020). The highest kingdom of *Anolis*: Thermal biology of the Andean lizard *Anolis heterodermus* (Squamata: Dactyloidae) over an elevational gradient in the Eastern Cordillera of Colombia. *Journal of Thermal Biology*, 89, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.102498>
- Mitchell BJ (1989) Resources, Group Behavior, and Infant Development in White-faced Capuchin Monkeys, *Cebus capucinus*. En: *Zoology*. University of California, Berkeley, Berkeley.
- Mohanty, N. P., Harikrishnan, S., y Vasudevan, K. (2016). Watch out where you sleep: nocturnal sleeping behaviour of Bay Island lizards. *PeerJ*, 4, e1856. <https://doi.org/10.7717/peerj.1856>

- Mohanty, N. P., Wagener, C., Herrel, A., y Thaker, M. (2021). The Ecology of Sleep in Reptiles. *EcoEvoRxiv*.
<https://doi.org/10.32942/osf.io/nwa7y>
- Morand, S., y Krasnov, B. R. (Eds.). (2010). The biogeography of host-parasite interactions. Nueva York, USA: Oxford University Press.
- Newton, I. (1979). Population Ecology of Raptors. Berkhamsted, Inglaterra: T. & A.D. Poyser.
- Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C., y Savage, J. M. (2012). It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3477(1), 1-108.
- Olalla-Tárraga, M. Á. (2014). Macroecología: una disciplina de investigación en auge. *Ecosistemas*, 23(1), 1-3.
<https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.01>
- Olalla-Tárraga, M., Bini, L., Diniz-Filho, J., y Rodríguez, M. (2010). Cross-species and assemblage-based approaches to Bergmann's rule and the biogeography of body size in *Plethodon* salamanders of eastern North America. *Ecography*, 33(2), 362-368.
<http://www.jstor.org/stable/20751579>
- Packard, G. C., y Boardman, T. J. (1988). The misuse of ratios, indices, and percentages in ecophysiological research. *Physiological Zoology*, 61(1), 1-9.
<https://doi.org/10.1086/physzool.61.1.30163730>
- Palkovacs, E. P. (2003). Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos*, 103(1), 37-44.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12502.x>
- Pereira, H. M., Ferrier, S., Walters, M., Geller, G. N., Jongman, R. H. G., Scholes, R. J., [24 autores más] y Wegmann, M. (2013). Essential biodiversity variables. *Science*, 339(6117), 277-278.
<https://doi.org/10.1126/science.1229931>
- Pérez-Tris, J., Díaz, J. A., y Tellería, J. L. (2004). Loss of body mass under predation risk: cost of antipredatory behaviour or adaptive fit-for-escape?. *Animal Behaviour*, 67(3), 511-521.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.008>
- Persson, L., y Eklov, P. (1995). Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology*, 76(1), 70-81.
<https://doi.org/10.2307/1938580>
- Peters, P. (1983). Ecological Implication of Body Size. Cambridge, USA: Harvard University Press.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.1330660313>
- Petrie, A., y Sabin, C. (2020). Medical statistics at a glance (4ta ed.). Oxford, Inglaterra: Wiley-Blackwell.
- Pfennig, D. W., y Pfennig, K. S. (2010). Character displacement and the origins of diversity. *The American Naturalist*, 176(S1), S26-S44.
- Schemske, D. W. (2010). Adaptation and The Origin of Species. *The American Naturalist*, 176(S1), S4-S25.
<https://doi.org/doi:10.1086/657060>
- Phillips, J. G., Burton, S. E., Womack, M. M., Pulver, E., y Nicholson, K. E. (2019). Biogeography, systematics, and ecomorphology of Pacific Island anoles. *Diversity*, 11(9), 141.
<https://doi.org/10.3390/d11090141>
- Pinto, G., Mahler, D. L., Harmon, L. J., y Losos, J. B. (2008). Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2749-2757.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0686>
- Poe, S., Goheen, J. R., y Hulebak, E. P. (2007). Convergent exaptation and adaptation in solitary island lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1623), 2231-2237.
<https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2007.0569>

- Poe, S., Nieto-Montes de Oca, A., Torres-Carvajal, O., De Queiroz, K., Velasco, J. A., Truett, B., Gray, L. N., Ryan, M. J., Köhler, G., Ayala-Varela, F., y Latella, I. (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>
- Poe, S., y Anderson, C. G. (2019). The existence and evolution of morphotypes in *Anolis* lizards: Coexistence patterns, not adaptive radiations, distinguish mainland and island faunas. *PeerJ*, 6, 1-19. <https://doi.org/10.7717/peerj.6040>
- Poe, S., y Latella, I. M. (2018). Empirical test of the native–nonnative distinction: Native and nonnative assemblages of *Anolis* lizards are similar in morphology and phylogeny. *Functional ecology*, 32(11), 2553-2561. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13185>
- Pucha-Cofrep, F., Fries, A., Cánovas-García, F., Oñate-Valdivieso, F., González-Jaramillo, V., y Pucha-Cofrep, D. (2017). *Fundamentos de SIG. Aplicaciones con ArcGIS*. Loja, Ecuador: EdiLoja.
- QGIS Development Team. (2020). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Reyes-Olivares, C., Guajardo-Santibáñez, A., Segura, B., Zañartu, N., Penna, M., y Labra, A. (2020). Lizard predation by spiders: A review from the Neotropical and Andean regions. *Ecology and evolution*, 10(20), 10953-10964. <https://doi.org/10.1002/ece3.6801>
- Rodríguez-Estrella, R., Donázar, J., & Hiraldo, F. (1998). Raptors as Indicators of Environmental Change in the Scrub Habitat of Baja California Sur, Mexico. *Conservation Biology*, 12(4), 921-925. Retrieved August 1, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/2387551>
- Rojas, D., Vale, A., Ferrero, V., y Navarro, L. (2012). The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*, 39(11), 1948-1960. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02709.x>
- Ruggiero, A., y Hawkins, B. A. (2006). Mapping macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 15(5), 433-437. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00238.x>
- Sawaya, R. J., Marques, O. A. V., y Martins, M. (2008). Composition and natural history of a Cerrado snake assemblage at Itirapina, São Paulo state, southeastern Brazil. *Biota neotropica*, 8, 127-149. <http://www.biotaneotropica.org.br/v8n2/en/abstract?inventory+bn01308022008>
- Schluter, D. (1988). The evolution of finch communities on islands and continents: Kenya vs. Galapagos. *Ecological Monographs*, 58(4), 229-249. <https://doi.org/10.2307/1942538>
- Schoener, T. W., Losos, J. B., y Spiller, D. A. (2005). Island biogeography of populations: an introduced species transforms survival patterns. *Science*, 310(5755), 1807-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1120165>
- Schoener, T. W., Slade, J. B., y Stinson, C. H. (1982). Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus, *Leiocephalus* of the Bahamas. *Oecologia*, 53(2), 160-169. <https://doi.org/10.1007/bf00545659>
- Schoener, T. W., Spiller, D. A., y Losos, J. B. (2002). Predation on a common *Anolis* lizard: can the food-web effects of a devastating predator be reversed?. *Ecological Monographs*, 72(3), 38. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0383:POACAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0383:POACAL]2.0.CO;2)

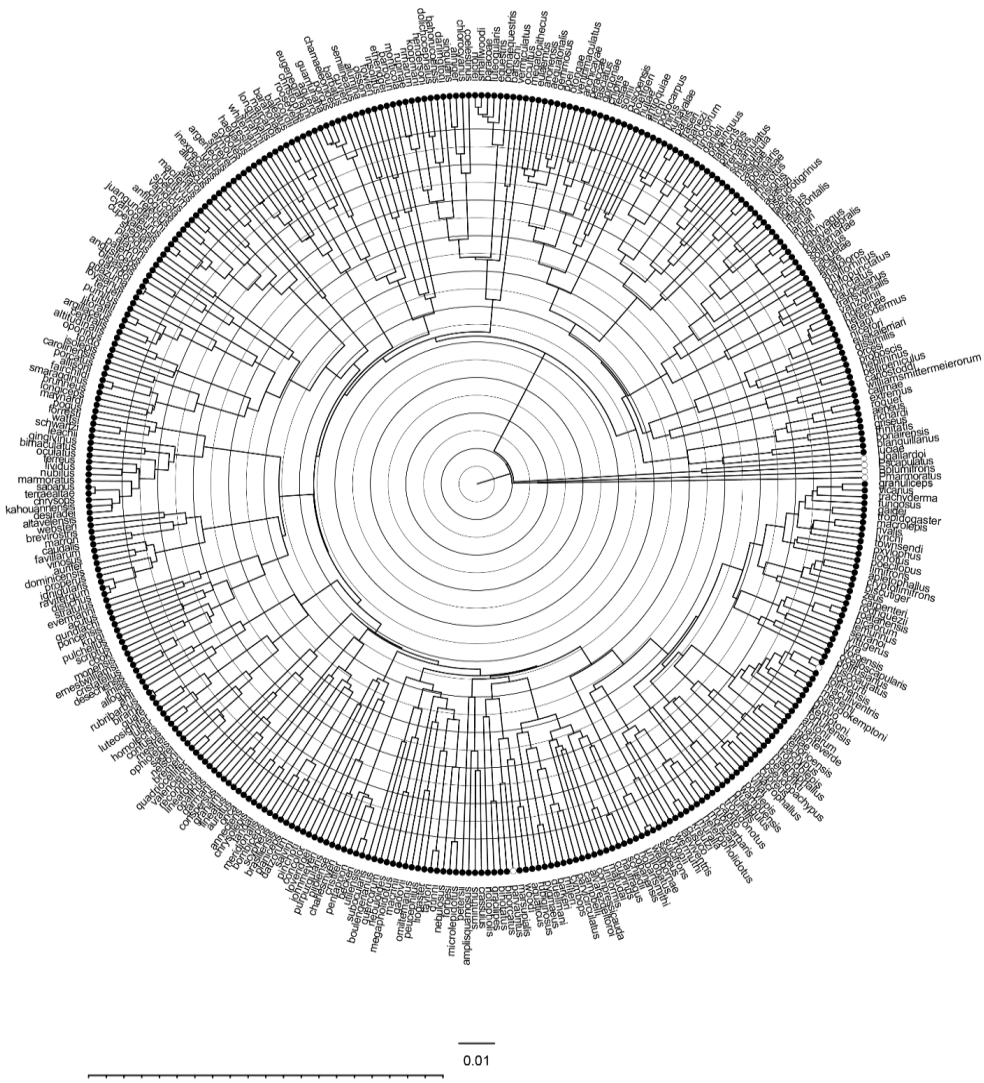
- Scott, S. N., Clegg, S. M., Blomberg, S. P., Kikkawa, J., y Owens, I. P. (2003). Morphological shifts in island-dwelling birds: The roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution*, 57(9), 2147-2156. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00392.x>
- Siliceo-Cantero, H. H., García, A., Reynolds, R. G., Pacheco, G., y Lister, B. C. (2016). Dimorphism and divergence in island and mainland Anoles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(4), 852-872. <https://doi.org/10.1111/bij.12776>
- Singhal, S., Johnson, M. A., y Ladner, J. T. (2007). The behavioral ecology of sleep: natural sleeping site choice in three *Anolis* lizard species. *Behaviour*, 144(9), 1033-1052. <https://www.jstor.org/stable/4536497>
- Slavenko, A., Feldman, A., Allison, A., Bauer, A. M., Böhm, M., Chirio, L., [13 autores más] y Meiri, S. (2019). Global patterns of body size evolution in squamate reptiles are not driven by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 28(4), 471-483. <https://doi.org/10.1111/geb.12868>
- Snyder, H. (2001). Hawks and Allies. En C. Elphick, J. Dunning, D. Sibley (Eds.). *The Sibley Guide to Bird Life y Behavior* (Pp. 212-224). Nueva York, USA: Alfred A. Knopf, Inc.
- Spence, A. R., y Tingley, M. W. (2020). The challenge of novel abiotic conditions for species undergoing climate-induced range shifts. *Ecography*, 43(11), 1571-1590. <https://doi.org/10.1111/ecog.05170>
- Stuart, Y. E., y Losos, J. B. (2013). Ecological character displacement: glass half full or half empty?. *Trends in ecology & evolution*, 28(7), 402-408. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.02.014>
- Symonds, M. R., y Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6>
- Thompson, J. N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Thompson, J. N. (2009). The Coevolving Web of Life (American Society of Naturalists Presidential Address). *The American Naturalist*, 173(2), 125-140. <https://doi.org/10.1086/595752>
- Torello-Viera, N. F., y Marques, O. A. (2017). Daily activity of neotropical dipsadid snakes. *South American Journal of Herpetology*, 12(2), 128-135. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-16-00023.1>
- Tovilla-Sierra, R. D., Herrera-Alsina, L., Bribiesca, R., y Arita, H. T. (2019). The spatial analysis of biological interactions: morphological variation responding to the co-occurrence of competitors and resources. *Journal of Avian Biology*, 50(12), 1-12. <https://doi.org/10.1111/jav.02223>
- Valido, A., Dupont, Y. L., y Olesen, J. M. (2004). Bird-flower interactions in the Macaronesian islands. *Journal of Biogeography*, 31(12), 1945-1953. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01116.x>
- Velasco, J. A., Campillo-García, G., Pinto-Ledezma, J. N., y Flores-Villela, O. (2020a). Spatiotemporal dimensions of a reproductive life history trait in a spiny lizard radiation (Squamata: Phrynosomatidae). *bioRxiv* 2020.06.17.157891 [Preprint]. <https://doi.org/10.1101/2020.06.17.157891>
- Velasco, J. A., Martínez-Meyer, E., Flores-Villela, O., García, A., Algar, A. C., Köhler, G., y Daza, J. M. (2016). Climatic niche attributes and diversification in *Anolis* lizards. *Journal of Biogeography*, 43(1), 134-144. <https://doi.org/10.1111/jbi.12627>

- Velasco, J. A., Poe, S., González-Salazar, C., y Flores-Villela, O. (2019). Solitary ecology as a phenomenon extending beyond insular systems: Exaptive evolution in *Anolis* lizards. *Biology Letters*, 15(5). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0056>
- Velasco, J. A., Villalobos, F., Diniz-Filho, J. A. F., Poe, S., y Flores-Villela, O. (2020b). Macroecology and macroevolution of body size in *Anolis* lizards. *Ecography*, 43(6), 812–822. <https://doi.org/10.1111/ecog.04583>
- Verwaijen, D., Van Damme, R., y Herrel, A. (2002). Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16(6), 842–850. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00696.x>
- Villalobos, F., Olalla-Tárraga, M. Á., Cianciaruso, M. V., Rangel, T. F., y Diniz-Filho, J. A. F. (2017). Global patterns of mammalian co-occurrence: phylogenetic and body size structure within species ranges. *Journal of Biogeography*, 44(1), 136–146. <https://doi.org/10.1111/jbi.12826>
- Villalobos, F., y Arita, H. T. (2010). The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Global Ecology and Biogeography*, 19(2), 200–211. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00503.x>
- Wagenmakers, E. J., y Farrell, S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic bulletin & review*, 11(1), 192–196. <https://doi.org/10.3758/BF03206482>
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M.M., Jetz, W. (2014). EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7), 2027. <http://dx.doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Yong-Sheng, Z. (2008). Bayesian credible interval construction for Poisson statistics. *Chinese Physics C*, 32(5), 363–369. <https://doi.org/10.1088/1674-1137/32/5/007>
- Yorks, D. T., Williamson, K. E., Henderson, R. W., Powell, R., y Parmerlee, J. S. (2003). Foraging behavior in the arboreal boid *Corallus grenadensis*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(3), 167–172. <http://dx.doi.org/10.1076/snfe.38.3.167.28166>
- Zeng, Y., y Wiens, J. J. (2020). Species interactions have predictable impacts on diversification. *Ecology Letters*, 24, 239–248. <https://doi.org/10.1111/ele.13635>

Material Suplementario

Alfonso-Velasco, S. M., Velasco, J. A., Guarnizo, C. E. y Castañeda, M. R. (2021). Influencia de la presión potencial de depredación sobre la morfología de las lagartijas del clado *Anolis* para islas y continente.

Anexo 1. Filogenia molecular para 379 especies de lagartijas *Anolis* basada en un análisis Bayesiano de datos morfológicos y de ADN (Modificada de Poe *et al.*, 2017) empleada en el enfoque de especies cruzado. Poe *et al.* (2017) incluyeron como grupo externo a *Basiliscus plumifrons*, *Polychrus marmoratus*, *Pristidactylus scapulatus*, *Urostrophus gallardoi*. Los círculos negros en las ramas terminales indican las especies a las que se les determinó PPP.



Anexo 2. Lista de las especies de *Anolis* analizadas, su número de especies codistribuidas (Av: aves codistribuidas; AvD: aves depredadoras potenciales codistribuidas; Mam: mamíferos codistribuidos; MamD: mamíferos depredadores potenciales codistribuidos; Rept: reptiles codistribuidos; ReptD: reptiles depredadores potenciales codistribuidos) y sus valores de presión potencial de depredación (PPPAves: presión potencial de depredación de aves; PPPMam: presión potencial de depredación de mamíferos; PPPRept: presión potencial de depredación de reptiles; PPPTot: presión potencial de depredación total).

Especie	Aves	AvesDP	PPPAves	Mam	MamDP	PPPMam	Rept	ReptDP	PPPRept	PPP Tot
<i>acutus</i>	158	31	0.196	5	0	0.000	10	1	0.100	0.185
<i>aeneus</i>	794	128	0.161	230	20	0.087	191	114	0.597	0.216
<i>aequatorialis</i>	902	130	0.144	240	15	0.063	245	159	0.649	0.219
<i>agassizi</i>	19	1	0.053	0	0	0.000	0	0	0.000	0.053
<i>agueroi</i>	256	56	0.219	26	1	0.039	49	32	0.653	0.269
<i>ahli</i>	259	57	0.220	26	1	0.039	59	36	0.610	0.273
<i>alayoni</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	71	44	0.620	0.286
<i>alfaroi</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	62	41	0.661	0.285
<i>aliniger</i>	249	47	0.189	20	1	0.050	121	61	0.504	0.280
<i>allisoni</i>	307	64	0.209	31	1	0.032	107	61	0.570	0.283
<i>allogus</i>	304	64	0.211	32	2	0.063	139	78	0.561	0.303
<i>altae</i>	787	145	0.184	211	20	0.095	246	188	0.764	0.284
<i>altavelensis</i>	211	42	0.199	20	1	0.050	48	25	0.521	0.244
<i>altitudinalis</i>	256	56	0.219	26	1	0.039	50	32	0.640	0.268
<i>alumina</i>	237	48	0.203	20	1	0.050	100	47	0.470	0.269
<i>alutaceus</i>	310	64	0.207	32	2	0.063	144	81	0.563	0.303
<i>alvarezdeltoroi</i>	472	94	0.199	148	14	0.095	112	74	0.661	0.249
<i>amplisquamosus</i>	447	102	0.228	133	15	0.113	129	92	0.713	0.295
<i>anatoloros</i>	675	102	0.151	205	18	0.088	97	64	0.660	0.188
<i>anchicayae</i>	778	120	0.154	208	10	0.048	194	136	0.701	0.225
<i>anfiloquiae</i>	256	56	0.219	27	2	0.074	58	36	0.621	0.276
<i>angusticeps</i>	310	64	0.207	32	2	0.063	151	84	0.556	0.304
<i>annectens</i>	731	108	0.148	210	19	0.091	104	69	0.664	0.188
<i>anoriensis</i>	690	114	0.165	181	12	0.066	155	108	0.697	0.228
<i>antioquiae</i>	862	128	0.149	238	16	0.067	213	148	0.695	0.222

<i>antonii</i>	928	133	0.143	248	14	0.057	221	151	0.683	0.213
<i>apletophallus</i>	730	134	0.184	201	15	0.075	195	143	0.733	0.259
<i>apollinaris</i>	857	125	0.146	241	18	0.075	200	134	0.670	0.213
<i>aquaticus</i>	777	143	0.184	208	20	0.096	236	181	0.767	0.282
<i>argenteolus</i>	547	120	0.219	148	17	0.115	224	144	0.643	0.306
<i>argillaceus</i>	302	64	0.212	31	2	0.065	135	75	0.556	0.301
<i>armouri</i>	228	45	0.197	19	1	0.053	101	51	0.505	0.279
<i>auratus</i>	2594	252	0.097	800	63	0.079	1187	718	0.605	0.226
<i>aurifer</i>	212	42	0.198	19	1	0.053	52	34	0.654	0.272
<i>bahorucoensis</i>	236	48	0.203	20	1	0.050	98	46	0.469	0.268
<i>baleatus</i>	236	47	0.199	20	1	0.050	104	51	0.490	0.275
<i>baracoae</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	66	41	0.621	0.281
<i>barahonae</i>	236	48	0.203	20	1	0.050	92	42	0.457	0.262
<i>barbatus</i>	261	57	0.218	26	1	0.039	50	31	0.620	0.264
<i>barbouri</i>	236	48	0.203	20	1	0.050	114	56	0.491	0.284
<i>barkeri</i>	768	130	0.169	244	24	0.098	318	203	0.638	0.268
<i>bartschi</i>	260	57	0.219	26	1	0.039	49	32	0.653	0.269
<i>beckeri</i>	745	142	0.191	229	26	0.114	337	235	0.697	0.307
<i>bellipeniculus</i>	584	95	0.163	178	15	0.084	129	85	0.659	0.219
<i>benedikti</i>	582	110	0.189	177	17	0.096	166	129	0.777	0.277
<i>bicaorum</i>	79	15	0.190	2	1	0.500	56	33	0.589	0.358
<i>bimaculatus</i>	516	97	0.188	172	13	0.076	93	52	0.559	0.207
<i>binotatus</i>	1007	147	0.146	249	17	0.068	252	160	0.635	0.215
<i>biporcatus</i>	1773	208	0.117	539	48	0.089	982	651	0.663	0.275
<i>birama</i>	242	54	0.223	26	1	0.039	44	28	0.636	0.266
<i>biscutiger</i>	606	112	0.185	171	17	0.099	147	115	0.782	0.264
<i>blanquillanus</i>	90	24	0.267	1	0	0.000	4	0	0.000	0.253
<i>boettgeri</i>	1062	123	0.116	259	22	0.085	202	121	0.599	0.175
<i>bombiceps</i>	1036	130	0.126	319	22	0.069	246	151	0.614	0.189
<i>bonairensis</i>	107	16	0.150	7	0	0.000	27	19	0.704	0.248
<i>boulengerianus</i>	656	116	0.177	172	16	0.093	170	109	0.641	0.242

<i>brasiliensis</i>	907	127	0.140	279	22	0.079	365	208	0.570	0.230
<i>bremeri</i>	273	59	0.216	29	1	0.035	71	41	0.578	0.271
<i>breslini</i>	206	40	0.194	17	0	0.000	34	18	0.529	0.226
<i>brevirostris</i>	252	48	0.191	20	1	0.050	144	73	0.507	0.293
<i>brunneus</i>	185	37	0.200	2	0	0.000	5	4	0.800	0.214
<i>calimae</i>	838	122	0.146	224	10	0.045	195	136	0.697	0.213
<i>campbelli</i>	457	83	0.182	167	16	0.096	132	87	0.659	0.246
<i>capito</i>	1137	178	0.157	340	33	0.097	595	415	0.698	0.302
<i>caquetae</i>	480	91	0.190	168	15	0.089	164	105	0.640	0.260
<i>carlostoddi</i>	614	98	0.160	189	18	0.095	148	94	0.635	0.221
<i>carolinensis</i>	518	102	0.197	143	9	0.063	210	109	0.519	0.253
<i>carpenteri</i>	925	163	0.176	242	22	0.091	302	228	0.755	0.281
<i>casildae</i>	777	143	0.184	191	17	0.089	194	145	0.747	0.263
<i>caudalis</i>	217	43	0.198	17	0	0.000	87	47	0.540	0.280
<i>centralis</i>	250	55	0.220	27	2	0.074	59	37	0.627	0.280
<i>chamaeleonides</i>	309	64	0.207	31	2	0.065	139	79	0.568	0.303
<i>charlesmyeri</i>	808	151	0.187	214	21	0.098	252	191	0.758	0.285
<i>chloris</i>	1165	160	0.137	310	21	0.068	357	240	0.672	0.230
<i>chlorocyanus</i>	252	48	0.191	20	1	0.050	160	74	0.463	0.285
<i>chocorum</i>	1348	177	0.131	348	27	0.078	472	332	0.703	0.247
<i>christophei</i>	241	45	0.187	20	1	0.050	86	46	0.535	0.265
<i>chrysolepis</i>	2257	212	0.094	752	53	0.071	906	492	0.543	0.193
<i>chrysops</i>	143	29	0.203	13	0	0.000	15	6	0.400	0.205
<i>clivicola</i>	257	56	0.218	27	2	0.074	71	45	0.634	0.290
<i>cobanensis</i>	672	126	0.188	203	22	0.108	243	160	0.658	0.276
<i>coelestinus</i>	560	116	0.207	138	16	0.116	259	149	0.575	0.294
<i>compressicauda</i>	712	124	0.174	211	21	0.100	236	155	0.657	0.259
<i>concolor</i>	12	2	0.167	1	0	0.000	6	4	0.667	0.316
<i>confusus</i>	249	56	0.225	26	1	0.039	27	16	0.593	0.242
<i>conspersus</i>	193	35	0.181	5	0	0.000	16	7	0.438	0.196
<i>cooki</i>	251	49	0.195	14	0	0.000	42	17	0.405	0.215

<i>crassulus</i>	822	146	0.178	297	33	0.111	445	298	0.670	0.305
<i>crstatellus</i>	319	60	0.188	22	1	0.046	143	70	0.490	0.271
<i>crstifer</i>	516	94	0.182	153	14	0.092	161	113	0.702	0.266
<i>cryptolimifrons</i>	718	136	0.189	188	19	0.101	207	160	0.773	0.283
<i>cupeyalensis</i>	256	56	0.219	27	2	0.074	68	43	0.632	0.288
<i>cupreus</i>	941	163	0.173	260	26	0.100	361	263	0.729	0.289
<i>cuprinus</i>	666	122	0.183	203	19	0.094	229	149	0.651	0.264
<i>cuscoensis</i>	889	110	0.124	201	16	0.080	138	86	0.623	0.173
<i>cusuco</i>	539	106	0.197	153	17	0.111	135	96	0.711	0.265
<i>cuvieri</i>	252	49	0.194	14	0	0.000	42	17	0.405	0.214
<i>cyanopleurus</i>	270	59	0.219	28	2	0.071	89	53	0.596	0.295
<i>cybotes</i>	253	48	0.190	20	1	0.050	163	75	0.460	0.284
<i>cymbops</i>	562	107	0.190	166	14	0.084	147	92	0.626	0.243
<i>danieli</i>	834	126	0.151	231	16	0.069	217	154	0.710	0.231
<i>darlingtoni</i>	241	45	0.187	19	1	0.053	119	63	0.529	0.288
<i>datzorum</i>	712	133	0.187	181	17	0.094	192	147	0.766	0.274
<i>desechensis</i>	209	42	0.201	14	0	0.000	45	19	0.422	0.228
<i>desiradei</i>	161	31	0.193	13	0	0.000	18	7	0.389	0.198
<i>dissimilis</i>	800	110	0.138	228	21	0.092	150	96	0.640	0.193
<i>distichus</i>	253	48	0.190	20	1	0.050	163	75	0.460	0.284
<i>dolichocephalus</i>	218	43	0.197	19	1	0.053	64	36	0.563	0.266
<i>dollfusianus</i>	686	126	0.184	213	22	0.103	271	178	0.657	0.279
<i>dominicensis</i>	251	47	0.187	20	1	0.050	158	75	0.475	0.287
<i>duellmani</i>	510	108	0.212	149	15	0.101	138	92	0.667	0.270
<i>dunni</i>	725	123	0.170	218	22	0.101	288	175	0.608	0.260
<i>equestris</i>	310	64	0.207	32	2	0.063	146	80	0.548	0.299
<i>ernestwilliamsi</i>	174	32	0.184	5	0	0.000	18	8	0.444	0.203
<i>etheridgei</i>	239	44	0.184	19	1	0.053	72	40	0.556	0.258
<i>eugenegrahami</i>	211	42	0.199	17	0	0.000	50	28	0.560	0.252
<i>eulaemus</i>	880	127	0.144	240	16	0.067	212	149	0.703	0.219
<i>euskalerruari</i>	635	102	0.161	184	13	0.071	93	63	0.677	0.195

<i>evermanni</i>	253	49	0.194	14	0	0.000	44	18	0.409	0.215
<i>extremus</i>	212	41	0.193	15	0	0.000	25	8	0.320	0.194
<i>fairchildi</i>	186	37	0.199	2	0	0.000	6	5	0.833	0.217
<i>fasciatus</i>	1335	170	0.127	302	24	0.080	334	196	0.587	0.198
<i>favillarum</i>	234	47	0.201	20	1	0.050	77	40	0.520	0.266
<i>ferreus</i>	137	30	0.219	8	0	0.000	13	4	0.308	0.215
<i>festae</i>	950	130	0.137	226	15	0.066	234	147	0.628	0.207
<i>fitchi</i>	1111	141	0.127	284	24	0.085	241	146	0.606	0.190
<i>forbesi</i>	300	51	0.170	101	7	0.069	52	33	0.635	0.201
<i>forresti</i>	112	25	0.223	8	0	0.000	12	4	0.333	0.220
<i>fortunensis</i>	681	131	0.192	179	17	0.095	162	125	0.772	0.267
<i>fowleri</i>	221	44	0.199	19	1	0.053	58	33	0.569	0.262
<i>fraseri</i>	1278	167	0.131	318	21	0.066	363	237	0.653	0.217
<i>frenatus</i>	1361	174	0.128	372	32	0.086	470	335	0.713	0.246
<i>fugitivus</i>	252	56	0.222	27	2	0.074	38	26	0.684	0.265
<i>fungosus</i>	734	138	0.188	198	19	0.096	222	172	0.775	0.285
<i>fuscoauratus</i>	2547	225	0.088	875	54	0.062	1140	559	0.490	0.184
<i>gadovii</i>	698	123	0.176	215	19	0.088	237	146	0.616	0.250
<i>gaigei</i>	1013	154	0.152	255	16	0.063	282	194	0.688	0.235
<i>garmani</i>	260	50	0.192	22	0	0.000	42	17	0.405	0.207
<i>garridoi</i>	255	57	0.224	26	1	0.039	49	32	0.653	0.273
<i>gemmosus</i>	851	123	0.145	226	14	0.062	205	139	0.678	0.215
<i>ginaelisae</i>	640	125	0.195	160	14	0.088	128	96	0.750	0.253
<i>gingivinus</i>	125	24	0.192	8	0	0.000	14	4	0.286	0.191
<i>gorgonae</i>	360	75	0.208	126	7	0.056	72	56	0.778	0.247
<i>gracilipes</i>	901	128	0.142	216	15	0.069	214	141	0.659	0.213
<i>grahami</i>	259	50	0.193	22	0	0.000	39	17	0.436	0.209
<i>granuliceps</i>	1148	159	0.139	304	19	0.063	341	226	0.663	0.225
<i>griseus</i>	139	29	0.209	13	0	0.000	17	8	0.471	0.219
<i>gruuo</i>	648	126	0.194	162	14	0.086	138	104	0.754	0.257
<i>guafe</i>	249	56	0.225	26	1	0.039	27	16	0.593	0.242

<i>guamuhaha</i>	255	57	0.224	26	1	0.039	50	33	0.660	0.275
<i>guazuma</i>	255	57	0.224	26	1	0.039	49	32	0.653	0.273
<i>gundlachi</i>	254	49	0.193	14	0	0.000	45	19	0.422	0.217
<i>haetianus</i>	217	42	0.194	19	1	0.053	43	26	0.605	0.247
<i>hendersoni</i>	236	47	0.199	20	1	0.050	128	62	0.484	0.287
<i>heterodermus</i>	1227	160	0.130	331	30	0.091	391	256	0.655	0.229
<i>heterophilidotus</i>	347	62	0.179	136	13	0.096	86	63	0.733	0.243
<i>hobartsmithi</i>	557	108	0.194	162	15	0.093	134	89	0.664	0.249
<i>homolechis</i>	310	64	0.207	32	2	0.063	148	81	0.547	0.300
<i>huilae</i>	1205	157	0.130	316	25	0.079	264	173	0.655	0.199
<i>humilis</i>	902	163	0.181	232	21	0.091	301	223	0.741	0.284
<i>ibanezi</i>	628	128	0.204	158	14	0.089	131	96	0.733	0.260
<i>ignigularis</i>	223	44	0.197	20	1	0.050	53	28	0.528	0.247
<i>imias</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	62	41	0.661	0.285
<i>inderenae</i>	588	76	0.129	193	10	0.052	138	97	0.703	0.199
<i>inexpectatus</i>	252	56	0.222	27	2	0.074	38	26	0.684	0.265
<i>insignis</i>	877	160	0.182	230	21	0.091	293	218	0.744	0.285
<i>insolitus</i>	235	44	0.187	19	1	0.053	63	36	0.571	0.256
<i>intermedius</i>	756	140	0.185	196	17	0.087	216	164	0.759	0.275
<i>isolepis</i>	263	59	0.224	28	2	0.071	104	61	0.587	0.309
<i>jacare</i>	805	116	0.144	243	19	0.078	150	99	0.660	0.195
<i>johnmeyeri</i>	554	108	0.195	154	17	0.110	148	105	0.710	0.269
<i>juangundlanchi</i>	252	59	0.234	27	1	0.037	42	25	0.595	0.265
<i>jubar</i>	256	57	0.223	27	1	0.037	47	29	0.617	0.264
<i>kahouannensis</i>	161	33	0.205	13	0	0.000	18	5	0.278	0.198
<i>kemptoni</i>	1130	183	0.162	371	36	0.097	563	373	0.663	0.287
<i>koopmani</i>	212	42	0.198	19	1	0.053	51	33	0.647	0.270
<i>kreutzi</i>	407	87	0.214	140	16	0.114	120	88	0.733	0.286
<i>krugi</i>	253	49	0.194	14	0	0.000	44	18	0.409	0.215
<i>kunayalae</i>	711	137	0.193	167	14	0.084	164	120	0.732	0.260
<i>laevis</i>	683	96	0.141	192	17	0.089	143	94	0.657	0.203

<i>laeviventris</i>	1148	183	0.159	398	42	0.106	742	492	0.663	0.313
<i>lamari</i>	705	105	0.149	215	19	0.088	135	92	0.682	0.205
<i>latifrons</i>	821	132	0.161	228	15	0.066	220	151	0.686	0.235
<i>leachii</i>	112	25	0.223	8	0	0.000	12	4	0.333	0.220
<i>lemurinus</i>	1199	184	0.154	393	41	0.104	734	489	0.666	0.307
<i>limifrons</i>	1093	175	0.160	306	28	0.092	508	363	0.715	0.297
<i>limon</i>	719	111	0.154	199	13	0.065	192	132	0.688	0.231
<i>lineatopus</i>	261	50	0.192	22	0	0.000	42	17	0.405	0.206
<i>lineatus</i>	109	19	0.174	9	0	0.000	31	19	0.613	0.255
<i>liogaster</i>	500	86	0.172	147	12	0.082	124	75	0.605	0.224
<i>lionotus</i>	953	166	0.174	247	22	0.089	330	247	0.749	0.284
<i>litoralis</i>	258	56	0.217	27	2	0.074	70	42	0.600	0.282
<i>lividus</i>	111	28	0.252	11	0	0.000	14	5	0.357	0.243
<i>longiceps</i>	17	2	0.118	0	0	0.000	3	0	0.000	0.100
<i>longitibialis</i>	228	45	0.197	20	1	0.050	85	42	0.494	0.264
<i>loveridgei</i>	602	117	0.194	167	17	0.102	169	118	0.698	0.269
<i>loysianus</i>	287	61	0.213	31	2	0.065	119	69	0.580	0.302
<i>luciae</i>	173	36	0.208	12	0	0.000	23	8	0.348	0.212
<i>lucius</i>	302	64	0.212	31	2	0.065	96	55	0.573	0.282
<i>luteogularis</i>	272	59	0.217	29	1	0.035	67	38	0.567	0.266
<i>luteosignifer</i>	157	30	0.191	0	0	0.000	13	6	0.462	0.212
<i>lynchi</i>	939	130	0.138	239	14	0.059	223	152	0.682	0.211
<i>lyra</i>	1013	143	0.141	253	14	0.055	262	169	0.645	0.213
<i>macilentus</i>	250	55	0.220	27	2	0.074	59	37	0.627	0.280
<i>macrinii</i>	444	81	0.182	127	11	0.087	112	71	0.634	0.239
<i>macrolepis</i>	877	131	0.149	220	11	0.050	199	143	0.719	0.220
<i>macrophallus</i>	674	125	0.186	198	21	0.106	248	164	0.661	0.277
<i>maculigula</i>	844	130	0.154	218	15	0.069	211	144	0.683	0.227
<i>maculiventris</i>	1239	164	0.132	336	25	0.074	429	276	0.643	0.232
<i>magnaphallus</i>	684	133	0.194	180	17	0.094	183	141	0.771	0.278
<i>marcanoi</i>	225	44	0.196	19	1	0.053	67	35	0.522	0.257

<i>mariarum</i>	785	120	0.153	218	14	0.064	196	138	0.704	0.227
<i>marmoratus</i>	174	37	0.213	15	0	0.000	29	12	0.414	0.225
<i>marron</i>	219	42	0.192	18	0	0.000	72	40	0.556	0.265
<i>marsupialis</i>	682	129	0.189	177	17	0.096	170	132	0.777	0.270
<i>matudai</i>	676	125	0.185	208	21	0.101	246	160	0.650	0.271
<i>maynardi</i>	160	31	0.194	0	0	0.000	15	7	0.467	0.217
<i>medemi</i>	360	75	0.208	126	7	0.056	72	56	0.778	0.247
<i>megalopithecus</i>	678	111	0.164	204	11	0.054	190	135	0.711	0.240
<i>megapholidotus</i>	749	126	0.168	227	22	0.097	328	206	0.628	0.272
<i>menta</i>	588	100	0.170	167	11	0.066	112	71	0.634	0.210
<i>meridionalis</i>	976	132	0.135	290	25	0.086	349	210	0.602	0.227
<i>mestrei</i>	264	57	0.216	27	1	0.037	56	35	0.625	0.268
<i>microlepidotus</i>	647	111	0.172	200	20	0.100	219	128	0.585	0.243
<i>microtus</i>	792	145	0.183	209	20	0.096	249	190	0.763	0.284
<i>milleri</i>	714	119	0.167	215	21	0.098	256	159	0.621	0.252
<i>mirus</i>	619	106	0.171	175	9	0.051	146	105	0.719	0.234
<i>monensis</i>	145	31	0.214	1	0	0.000	15	7	0.467	0.236
<i>monteverde</i>	656	128	0.195	162	14	0.086	170	130	0.765	0.275
<i>monticola</i>	218	43	0.197	19	1	0.053	64	36	0.563	0.266
<i>morazani</i>	455	91	0.200	149	16	0.107	123	91	0.740	0.272
<i>muralla</i>	354	79	0.223	129	16	0.124	104	72	0.692	0.285
<i>nasofrontalis</i>	538	89	0.165	153	16	0.105	118	80	0.678	0.229
<i>naufragus</i>	639	121	0.189	192	17	0.089	194	118	0.608	0.250
<i>neblininus</i>	540	93	0.172	183	17	0.093	174	113	0.649	0.249
<i>nebuloides</i>	578	112	0.194	221	22	0.100	347	227	0.654	0.315
<i>nebulosus</i>	938	148	0.158	424	30	0.071	748	403	0.539	0.275
<i>nelsoni</i>	455	101	0.222	121	15	0.124	122	83	0.680	0.285
<i>nicefori</i>	762	108	0.142	214	17	0.079	141	89	0.631	0.192
<i>noblei</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	91	56	0.615	0.302
<i>notopholis</i>	761	117	0.154	202	10	0.050	184	126	0.685	0.221
<i>nubilus</i>	153	36	0.235	11	0	0.000	22	9	0.409	0.242

<i>occultus</i>	208	42	0.202	14	0	0.000	32	13	0.406	0.217
<i>ocelloscapularis</i>	596	115	0.193	168	18	0.107	172	122	0.709	0.272
<i>oculatus</i>	222	44	0.198	19	1	0.053	59	34	0.576	0.263
<i>oligaspis</i>	195	39	0.200	3	0	0.000	13	9	0.692	0.228
<i>olssoni</i>	253	48	0.190	20	1	0.050	150	74	0.493	0.291
<i>omiltemanus</i>	476	80	0.168	132	11	0.083	105	63	0.600	0.216
<i>onca</i>	825	123	0.149	230	19	0.083	174	102	0.586	0.199
<i>opalinus</i>	258	50	0.194	22	0	0.000	39	17	0.436	0.210
<i>ophiolepis</i>	310	64	0.207	32	2	0.063	142	80	0.563	0.302
<i>oporinus</i>	257	56	0.218	27	2	0.074	66	40	0.606	0.280
<i>orcesi</i>	1034	130	0.126	260	22	0.085	205	130	0.634	0.188
<i>ortonii</i>	2083	190	0.091	706	45	0.064	795	391	0.492	0.175
<i>otongae</i>	730	105	0.144	176	12	0.068	153	109	0.712	0.213
<i>oxylophus</i>	905	159	0.176	239	23	0.096	309	225	0.728	0.280
<i>pachypus</i>	813	153	0.188	215	21	0.098	258	195	0.756	0.287
<i>paravertebralis</i>	516	97	0.188	157	10	0.064	115	73	0.635	0.228
<i>parilis</i>	760	108	0.142	187	13	0.070	151	106	0.702	0.207
<i>parvicirculatus</i>	577	111	0.192	172	17	0.099	161	107	0.665	0.258
<i>paternus</i>	259	57	0.220	26	1	0.039	49	31	0.633	0.267
<i>pentaprion</i>	1467	192	0.131	435	36	0.083	693	484	0.698	0.274
<i>peraccae</i>	918	130	0.142	223	16	0.072	218	145	0.665	0.214
<i>petersii</i>	861	147	0.171	305	33	0.108	482	304	0.631	0.294
<i>peucephilus</i>	408	75	0.184	115	10	0.087	86	57	0.663	0.233
<i>philopunctatus</i>	676	109	0.161	199	17	0.085	194	121	0.624	0.231
<i>phyllorhinus</i>	671	105	0.157	196	17	0.087	217	130	0.599	0.233
<i>pigmaequestris</i>	246	56	0.228	26	1	0.039	22	12	0.546	0.235
<i>pijolense</i>	468	93	0.199	143	15	0.105	125	90	0.720	0.269
<i>pinchoti</i>	58	14	0.241	1	0	0.000	20	9	0.450	0.291
<i>placidus</i>	225	45	0.200	18	1	0.056	74	38	0.514	0.265
<i>planiceps</i>	1136	143	0.126	319	27	0.085	298	166	0.557	0.192
<i>podocarpus</i>	654	67	0.102	145	10	0.069	136	97	0.713	0.186

<i>poecilopus</i>	1104	150	0.136	298	22	0.074	329	230	0.699	0.232
<i>poei</i>	480	86	0.179	141	10	0.071	133	97	0.729	0.256
<i>pogus</i>	128	25	0.195	8	0	0.000	18	7	0.389	0.208
<i>polylepis</i>	800	147	0.184	212	20	0.094	256	196	0.766	0.286
<i>poncensis</i>	223	43	0.193	14	0	0.000	42	17	0.405	0.215
<i>porcatus</i>	353	70	0.198	39	3	0.077	266	143	0.538	0.328
<i>porcus</i>	276	60	0.217	30	2	0.067	118	69	0.585	0.309
<i>princeps</i>	928	131	0.141	236	15	0.064	227	153	0.674	0.215
<i>proboscis</i>	699	99	0.142	181	12	0.066	146	102	0.699	0.208
<i>properus</i>	205	39	0.190	18	1	0.056	28	13	0.464	0.211
<i>propinquus</i>	683	103	0.151	188	9	0.048	144	99	0.688	0.208
<i>pseudokemptoni</i>	640	125	0.195	160	14	0.088	128	96	0.750	0.253
<i>pseudopachypus</i>	697	130	0.187	178	17	0.096	159	123	0.774	0.261
<i>pseudotigrinus</i>	573	93	0.162	156	16	0.103	119	77	0.647	0.219
<i>pulchellus</i>	259	50	0.193	14	0	0.000	49	19	0.388	0.214
<i>pumilus</i>	267	59	0.221	27	1	0.037	57	32	0.561	0.262
<i>punctatus</i>	2316	205	0.089	828	50	0.060	984	480	0.488	0.178
<i>purpurgularis</i>	512	105	0.205	141	16	0.114	142	97	0.683	0.274
<i>pygmaeus</i>	698	123	0.176	217	22	0.101	241	158	0.656	0.262
<i>quadriocellifer</i>	257	57	0.222	26	1	0.039	42	27	0.643	0.262
<i>quaggulus</i>	855	158	0.185	230	21	0.091	294	215	0.731	0.286
<i>quercorum</i>	740	124	0.168	228	21	0.092	314	193	0.615	0.264
<i>ravitergum</i>	211	42	0.199	17	0	0.000	41	25	0.610	0.249
<i>reconditus</i>	249	50	0.201	22	0	0.000	32	16	0.500	0.218
<i>rejectus</i>	257	56	0.218	27	2	0.074	61	39	0.639	0.281
<i>richardi</i>	239	52	0.218	42	3	0.071	59	34	0.576	0.262
<i>ricordii</i>	271	50	0.185	20	1	0.050	160	78	0.488	0.286
<i>rimarum</i>	212	42	0.198	17	0	0.000	57	33	0.579	0.262
<i>rivalis</i>	797	132	0.166	202	12	0.059	190	128	0.674	0.229
<i>roatanensis</i>	80	15	0.188	2	1	0.500	58	33	0.569	0.350
<i>rodriguezii</i>	965	159	0.165	353	38	0.108	629	390	0.620	0.302

<i>roosevelti</i>	158	33	0.209	4	0	0.000	25	7	0.280	0.214
<i>roquet</i>	165	34	0.206	12	0	0.000	24	9	0.375	0.214
<i>rubiginosus</i>	486	102	0.210	148	14	0.095	135	88	0.652	0.265
<i>rubribarbaris</i>	511	102	0.200	150	17	0.113	127	92	0.724	0.268
<i>rubribarbus</i>	267	59	0.221	29	2	0.069	102	59	0.578	0.302
<i>ruibali</i>	251	56	0.223	26	1	0.039	32	17	0.531	0.240
<i>ruizii</i>	792	112	0.141	231	19	0.082	147	99	0.674	0.197
<i>rupinae</i>	224	43	0.192	19	1	0.053	94	51	0.543	0.282
<i>sabanus</i>	29	3	0.103	0	0	0.000	5	4	0.800	0.206
<i>sagrei</i>	543	114	0.210	106	10	0.094	263	148	0.563	0.298
<i>salvini</i>	928	162	0.175	266	26	0.098	359	254	0.708	0.285
<i>santamartae</i>	620	103	0.166	175	11	0.063	106	68	0.642	0.202
<i>schiedii</i>	737	126	0.171	229	22	0.096	255	166	0.651	0.257
<i>schwartzi</i>	140	27	0.193	10	0	0.000	18	9	0.500	0.214
<i>scriptus</i>	181	36	0.199	1	0	0.000	2	1	0.500	0.201
<i>scypheus</i>	2002	202	0.101	617	47	0.076	662	368	0.556	0.188
<i>semilineatus</i>	251	47	0.187	20	1	0.050	160	74	0.463	0.283
<i>sericeus</i>	1144	183	0.160	423	40	0.095	812	512	0.631	0.309
<i>serranoi</i>	906	157	0.173	263	25	0.095	385	265	0.688	0.288
<i>sheplani</i>	236	47	0.199	20	1	0.050	89	48	0.539	0.278
<i>shrevei</i>	239	45	0.188	19	1	0.053	90	44	0.489	0.259
<i>singularis</i>	236	47	0.199	20	1	0.050	127	62	0.488	0.287
<i>smallwoodi</i>	259	56	0.216	27	2	0.074	82	50	0.610	0.294
<i>smaragdinus</i>	222	44	0.198	6	0	0.000	17	10	0.588	0.220
<i>sminthus</i>	675	113	0.167	227	27	0.119	276	184	0.667	0.275
<i>soinii</i>	789	83	0.105	173	12	0.069	184	123	0.669	0.190
<i>solitarius</i>	599	101	0.169	168	11	0.066	103	68	0.660	0.207
<i>spectrum</i>	270	59	0.219	29	1	0.035	64	38	0.594	0.270
<i>squamulatus</i>	624	106	0.170	178	13	0.073	100	65	0.650	0.204
<i>strahmi</i>	228	45	0.197	20	1	0.050	82	41	0.500	0.264
<i>stratulus</i>	261	50	0.192	14	0	0.000	57	22	0.386	0.217

<i>subocularis</i>	714	124	0.174	202	20	0.099	276	172	0.623	0.265
<i>sulcifrons</i>	931	140	0.150	263	20	0.076	246	163	0.663	0.224
<i>tandai</i>	1014	140	0.138	369	25	0.068	339	188	0.555	0.205
<i>taylori</i>	493	83	0.168	148	14	0.095	163	104	0.638	0.250
<i>tenorioensis</i>	604	125	0.207	164	16	0.098	162	121	0.747	0.282
<i>terraealtae</i>	161	33	0.205	13	0	0.000	22	8	0.364	0.209
<i>terueli</i>	251	57	0.227	25	1	0.040	46	29	0.630	0.270
<i>tetarii</i>	627	99	0.158	182	13	0.071	89	60	0.674	0.192
<i>tigrinus</i>	717	117	0.163	208	18	0.087	142	88	0.620	0.209
<i>toldo</i>	253	56	0.221	27	2	0.074	46	33	0.717	0.279
<i>tolimensis</i>	880	124	0.141	263	21	0.080	234	160	0.684	0.222
<i>townsendi</i>	36	4	0.111	1	0	0.000	1	0	0.000	0.105
<i>trachyderma</i>	1468	158	0.108	426	32	0.075	402	218	0.542	0.178
<i>transversalis</i>	1193	139	0.117	371	25	0.067	319	188	0.589	0.187
<i>trinitatis</i>	188	40	0.213	16	0	0.000	35	16	0.457	0.234
<i>tropidogaster</i>	1366	170	0.125	357	29	0.081	425	289	0.680	0.227
<i>tropidolepis</i>	810	153	0.189	215	21	0.098	252	191	0.758	0.286
<i>tropidonotus</i>	950	164	0.173	339	36	0.106	604	389	0.644	0.311
<i>umbrivagus</i>	510	96	0.188	154	10	0.065	109	70	0.642	0.228
<i>uniformis</i>	915	159	0.174	324	31	0.096	525	336	0.640	0.298
<i>unilobatus</i>	995	164	0.165	311	33	0.106	561	379	0.676	0.309
<i>utilensis</i>	481	90	0.187	222	22	0.099	353	228	0.646	0.322
<i>valencienni</i>	261	50	0.192	22	0	0.000	42	17	0.405	0.206
<i>vanidicus</i>	259	57	0.220	26	1	0.039	59	36	0.610	0.273
<i>vanzolinii</i>	989	122	0.123	242	23	0.095	161	111	0.689	0.184
<i>vaupesianus</i>	534	93	0.174	184	15	0.082	192	121	0.630	0.252
<i>ventrimaculatus</i>	1071	146	0.136	286	21	0.073	314	206	0.656	0.223
<i>vermiculatus</i>	287	61	0.213	32	2	0.063	135	77	0.570	0.308
<i>vescus</i>	261	58	0.222	28	2	0.071	71	46	0.648	0.294
<i>vicarius</i>	656	116	0.177	184	11	0.060	146	103	0.706	0.233
<i>villai</i>	13	1	0.077	1	1	1.000	4	3	0.750	0.278

<i>vinosus</i>	460	81	0.176	234	23	0.098	389	254	0.653	0.331
<i>vittigerus</i>	1157	156	0.135	299	22	0.074	340	237	0.697	0.231
<i>wampuensis</i>	414	98	0.237	119	14	0.118	99	71	0.717	0.290
<i>wattsi</i>	140	27	0.193	10	0	0.000	18	9	0.500	0.214
<i>websteri</i>	239	47	0.197	20	1	0.050	119	58	0.487	0.280
<i>wellbornae</i>	559	102	0.183	231	19	0.082	351	226	0.644	0.304
<i>wermuthi</i>	578	112	0.194	221	22	0.100	347	227	0.654	0.315
<i>whitemani</i>	375	71	0.189	235	23	0.098	470	287	0.611	0.353
<i>williamsmitte- rmeierorum</i>	485	81	0.167	170	16	0.094	143	96	0.671	0.242
<i>woodi</i>	802	150	0.187	215	21	0.098	248	189	0.762	0.285
<i>yoroensis</i>	578	111	0.192	158	17	0.108	181	130	0.718	0.281
<i>zeus</i>	578	112	0.194	221	22	0.100	346	226	0.653	0.314

Anexo 3. Modelos evaluados en el enfoque de ensamble (sobre 5,348 celdas de 0.5° X 0.5°) que relacionan las variables morfológicas (variables dependientes), las PPP de depredación, las variables climáticas y las interacciones de la ET y EP con la PPP (variables independientes), y la región (1|Región) y la ubicación de la celda (1|Celda) (variables aleatorias). SVL (log₁₀): tamaño corporal; HDL/SVL: largo relativo de la cabeza; FML/SVL: largo relativo del fémur; TOL/SVL: largo relativo del IV dedo pedal; PPPTot: presión potencial de depredación total; PPPAves: presión potencial de depredación de aves; PPPMam: presión potencial de depredación de mamíferos; PPPRept: presión potencial de depredación de reptiles; TMA: temperatura media anual; ET: estacionalidad de la temperatura; PA: precipitación anual; EP: estacionalidad de la precipitación. Los mejores modelos (i.e., con los menores valores de AIC y mayores pesos de Akaike, ωAIC) para cada variable morfológica se señalan en negrilla. Los mejores modelos presentaron un ωAIC de 1.00 y los demás modelos un ωAIC de 0.00.

Var. morf	PPP	Modelo	AIC	ΔAIC
Tamaño corporal (SVL (log ₁₀))	NA	SVL (log ₁₀) ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-16,220.21	3,573.28
		SVL (log ₁₀) ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-18,195.03	1,598.46
		SVL (log₁₀) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-19,793.49	0.00
	Tot	SVL (log ₁₀) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-17,690.85	2,102.64
		SVL (log ₁₀) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-18,455.03	1,338.46
		SVL (log₁₀) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-19,793.49	0.00
	Aves	SVL (log ₁₀) ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-16,680.81	3,112.68
		SVL (log ₁₀) ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-18,035.57	1,757.92
		SVL (log ₁₀) ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-19,421.88	371.61
Mam		SVL (log ₁₀) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-16,659.08	3,134.41

		SVL (log ₁₀) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * TMA + (1 Región)	-17,640.95	2,152.54
		SVL (log ₁₀) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * TMA + (1 Región) + (1 Celda)	-18,963.03	830.46
	Rept	SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-16,581.31	3,212.18
		SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-17,599.32	2,194.17
		SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-19,027.43	766.06
Largo relativo de cabeza (HDL/SVL)	NA	HDL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-35,076.80	3,862.25
		HDL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-37,485.89	1,453.16
	Tot	HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-35,133.81	3,805.24
		HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-35,437.90	3,501.15
		HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-37,888.29	1,050.76
	Aves	HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-35,148.19	3,790.86
		HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-36,838.12	2,100.93
		HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-38,939.05	0
	Mam	HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-35,334.87	3,604.18

		HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región)	-36,253.06	2,685.99
		HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-38,444.50	494.55
	Rept	HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-35,266.45	3,672.60
		HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-35,867.25	3,071.80
		HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-37,934.73	1,004.32
Largo relativo de fémur (FML/SVL)	NA	FML ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-30,991.17	2,170.45
		FML ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-32,966.49	195.13
	Tot	FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-31,003.63	2,157.99
		FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-31,004.27	2,157.35
		FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-32,995.53	166.09
	Aves	FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-30,981.42	2,180.20
		FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-30,948.15	2,213.47
		FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-32,924.35	237.27
	Mam	FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-31,089.69	2,071.93
		FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP +	-31,108.86	2,052.76

		(1 Región)		
		FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-33,161.62	0.00
	Rept	FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-30,992.30	2,169.32
		FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-31,003.59	2,158.03
		FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-32,971.75	189.87
Largo relativo del IV dedo pedal (TOL/SVL)	NA	TOL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-36,523.55	1,707.68
		TOL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Celda)	-37,885.20	346.03
	Tot	TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-36,516.51	1,714.72
		TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-36,890.09	1,341.14
		TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-38,064.76	166.47
	Aves	TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-36,560.27	1,670.96
		TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-36,973.71	1,257.52
		TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-38,128.82	102.41
	Mam	TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-36,579.87	1,651.36

	TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región)	-36,715.04	1,516.19
	TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-37,977.11	254.12
Rept	TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-36,629.46	1,601.77
	TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-37,018.86	1,212.37
	TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región) + (1 Celda)	-38,231.23	0.00

Anexo 4. Todos los modelos evaluados en el enfoque de especies cruzado (sobre las 334 especies de *Anolis* que cuentan con datos de las variables morfológicas en Poe *et al.*, 2019) que relacionan las variables morfológicas (variables dependientes), las PPP de depredación, las variables climáticas y las interacciones de la ET y EP con la PPP (variables independientes), y la región (1|Región) y las relaciones filogenéticas entre las especies (1|Ef. Filogen.) (variables aleatorias). SVL (\log_{10}): tamaño corporal; HDL/SVL: largo relativo de la cabeza; FML/SVL: largo relativo del fémur; TOL/SVL: largo relativo del IV dedo pedal; PPPTot: presión potencial de depredación total; PPPAves: presión potencial de depredación de aves; PPPMam: presión potencial de depredación de mamíferos; PPPRept: presión potencial de depredación de reptiles; TMA: temperatura media anual; ET: estacionalidad de la temperatura; PA: precipitación anual; EP: estacionalidad de la precipitación. ω AIC: peso de Akaike del modelo. Los mejores modelos (i.e., con los menores valores de AIC y mayores pesos de Akaike) para cada variable morfológica se señalan en negrilla.

Var. morf	PPP	Modelo	AIC	Δ AIC	ω AIC
Tamaño corporal (SVL (\log_{10}))	NA	SVL (\log_{10}) ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-278.20	311.80	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen.)	-590.00	0.00	0.69
	Tot	SVL (\log_{10}) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-274.60	315.40	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-269.40	320.60	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen.)	-586.70	3.30	0.13
	Aves	SVL (\log_{10}) ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-274.40	315.60	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-268.00	322.00	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ PPPAv + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAv * EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen.)	-585.20	4.80	0.06
	Mam	SVL (\log_{10}) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-274.60	315.40	0.00
		SVL (\log_{10}) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam*EP +	-266.80	323.20	0.00

		(1 Región)				
		SVL (log ₁₀) ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen.)	-584.80	5.20	0.05	
	Rept	SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-275.10	314.90	0.00	
		SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept*EP + (1 Región)	-266.10	323.90	0.00	
		SVL (log ₁₀) ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen.)	-585.30	4.70	0.07	
Largo relativo de cabeza (HDL/SVL)	NA	HDL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,594.30	112.70	0.0	
		HDL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,707.00	0.00	0.87	
	Tot	HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,587.80	119.20	0.00	
		HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-1,572.60	134.40	0.00	
		HDL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,700.00	7.00	0.03	
	Aves	HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,587.00	120.00	0.00	
		HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-1,570.90	136.10	0.00	
		HDL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,700.70	6.30	0.04	
	Mam	HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,589.20	117.80	0.00	
		HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región)	-1,578.80	128.20	0.00	
HDL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP +		-1,698.60	8.40	0.01		

		(1 Región) + (1 Ef. Filogen)			
Largo relativo de fémur (FML/SVL)	Rept	HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,588.10	118.90	0.00
		HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-1,573.00	134.00	0.00
		HDL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,701.20	5.80	0.05
	NA	FML ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,169.10	239.00	0.00
		FML ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,408.10	0.00	0.95
	Tot	FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,166.30	241.80	0.00
		FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot*ET + PPPTot*EP + (1 Región)	-1,159.30	248.80	0.00
		FML ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,400.90	7.20	0.03
	Aves	FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,163.60	244.50	0.00
		FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-1,163.70	244.40	0.00
		FML ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,386.60	21.50	0.00
	Mam	FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,165.70	242.40	0.00
FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam*EP + (1 Región)		-1,170.30	237.80	0.00	
FML ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)		-1,393.70	14.40	0.00	
Rept	FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,162.70	245.40	0.00	

		FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-1,155.20	252.90	0.00
		FML ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,400.80	7.30	0.02
Largo relativo del IV dedo pedal (TOL/SVL)	NA	TOL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,330.60	197.40	0.00
		TOL ~ TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,528.00	0.00	0.91
	Tot	TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,323.80	204.20	0.00
		TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + PPPTot * ET + PPPTot * EP + (1 Región)	-1,310.00	218.00	0.00
		TOL ~ PPPTot + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,521.50	6.50	0.04
	Aves	TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,323.60	204.40	0.00
		TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + PPPAves * ET + PPPAves * EP + (1 Región)	-1,311.20	216.80	0.00
		TOL ~ PPPAves + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,518.80	9.20	0.01
	Mam	TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,325.00	203.00	0.00
		TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + PPPMam * ET + PPPMam * EP + (1 Región)	-1,318.70	203.00	0.00
		TOL ~ PPPMam + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,517.60	10.40	0.00
	Rept	TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región)	-1,400.80	127.20	0.00
		TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + PPPRept * ET + PPPRept * EP + (1 Región)	-1,304.10	223.90	0.00
		TOL ~ PPPRept + TMA + ET + PA + EP + (1 Región) + (1 Ef. Filogen)	-1,521.70	6.30	0.04

Anexo 5. Lista de las 30 especies de *Anolis* analizadas con los mayores valores de HDL/SVL de Poe y Anderson (2019), la región a la que pertenece de Velasco *et al.* (2019), el ecomorfo al que pertenece o al que más se acerca y la fuente de donde se obtuvo esta información.

Especie	HDL/SVL	Región	Ecomorfo	Fuente
<i>porcatus</i>	0.368	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>longiceps</i>	0.335	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>dolichocephalus</i>	0.334	insular	Hierba-Arbusto	(Losos, 2009)
<i>allisoni</i>	0.328	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>maynardi</i>	0.324	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>cobanensis</i>	0.322	continental	-	-
<i>breslini</i>	0.321	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>brunneus</i>	0.319	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>guazuma</i>	0.318	insular	Rama	(Losos, 2009)
<i>altitudinalis</i>	0.316	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>bahorucoensis</i>	0.316	insular	Hierba-Arbusto	(Losos, 2009)
<i>hendersoni</i>	0.314	insular	Hierba-Arbusto	(Losos, 2009)
<i>barbatus</i>	0.313	insular	Gigante de dosel	(Losos, 2009)
<i>armouri</i>	0.311	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>gingivinus</i>	0.311	insular	Tronco-Suelo	(Beuttell y Losos, 1999)
<i>noblei</i>	0.308	insular	Gigante de dosel	(Losos, 2009)
<i>haetianus</i>	0.307	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>roosevelti</i>	0.303	insular	Gigante de dosel	(Poe y Anderson, 2019)
<i>acutus</i>	0.301	insular	Tronco-Dosel	(Losos y Queiroz, 1997)
<i>carolinensis</i>	0.301	continental	Tronco-Suelo	(Losos <i>et al.</i> , 1994)
<i>marcanoi</i>	0.301	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>angusticeps</i>	0.300	insular	Rama	(Losos, 2009)
<i>baracoae</i>	0.299	insular	Gigante de dosel	(Losos, 2009)
<i>cybotes</i>	0.299	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>lineatopus</i>	0.299	insular	Tronco-Suelo	(Losos, 2009)
<i>pulchellus</i>	0.299	insular	Hierba-Arbusto	(Losos, 2009)
<i>proboscis</i>	0.298	continental	Tronco-Dosel	(Nicholson <i>et al.</i> , 2012)
<i>aliniger</i>	0.297	insular	Tronco-Dosel	(Losos, 2009)
<i>chamaeleonides</i>	0.297	insular	Gigante de dosel	(Nicholson <i>et al.</i> , 2012)
<i>leachii</i>	0.297	insular	Tronco-Dosel	(Nicholson <i>et al.</i> , 2012)