



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DE LA ACTIVIDAD DIURNA Y ANUAL DE
Sceloporus utiformis, *Sceloporus melanorhinus*, *Anolis nebulosus* Y
Urosaurus bicarinatus (Iguanidae, Reptilia)
DE CHAMELA, JALISCO.

TESIS PROFESIONAL

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

Presenta:

ANDRES GARCIA AGUAYO



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

MEXICO, D. F.

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Estudio de la actividad diurna y anual de *Sceloporus utiformis*, *Sceloporus melanorhinus*,
Anolis nebulosus y *Urosaurus bicarinatus* (Iguanidae, Reptilia) de Chamela, Jalisco

realizado por Andrés García Aguayo

con número de cuenta 7825549-2, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario M. en C. Zeferino Uribe Peña

Propietario Dr. Gustavo Casas Andreu

Propietario Biól. Oscar Sánchez Herrera

Suplente Dr. Juan Nuñez Farfán

Suplente Dr. Gerardo Ceballos González

Consejo Departamental de Biología

A MIS PADRES

GRACIAS POR TODO

AGRADECIMIENTOS

Con gran satisfacción deseo agradecer a todas aquellas personas que de alguna u otra manera intervinieron en la elaboración del presente trabajo. En primer lugar a mis padres, que me han apoyado en todo incondicionalmente y a mi "pequeña docena" de hermanos y hermanas, de los que siempre he recibido comprensión y apoyo. A todos y cada uno de ellos, un fuerte y agradecido abrazo.

A mi esposa Francisca, por la paciencia y amor de estos años, y a mis hijas Martha y Andrea, por quitarles algo del tiempo que debería estar con ellas, mientras preparaba éste manuscrito.

Mi especial agradecimiento al M. en C. Zeferino Uribe Peña, por la oportunidad de desarrollar el presente trabajo, su apoyo como director de tesis y de amigo, así como el haberme permitido conocer la selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, ecosistema que no he abandonado desde entonces.

Asimismo, agradezco al M. en C. Alfredo Pérez Jiménez, jefe de la Estación de Biología Chamela, en los años que realice el presente estudio, por todas las facilidades otorgadas durante mi estancia en dicha Institución.

Al Dr. Gustavo Casas Andreu y al personal de la colección de herpetología del Instituto de Biología, por su apoyo y amistad.

Al comité revisor compuesto por el M. en C. Zeferino Uribe, Dr. Gustavo Casas, Biól. Oscar Sánchez, Dr. Juan Nuffez, Dr. Gerardo Ceballos y Biól. Luis Cervantes, por la revisión y sugerencias al manuscrito final, que lo mejoraron considerablemente, así mismo por su participación como jurado.

A todo el personal y amigos que conocí en la Estación de Biología y que me permitieron realizar una agradable estancia, con buena comida y algunos buenos chistes. En especial a las Sras. Eva Robles y Elena Santana, Francisco Flores, Manuel Verduzco, Marcelino García, Felipe Noguera, Alicia Rodríguez, Ricardo y Guadalupe Ayala, Rosa Usela, "Los pajarólogos", Steve Bullock, Arturo Solís, Emily Lott y Thom Atkinson.

Un reconocimiento al Dr. Gerardo Ceballos González, por su apoyo incondicional durante el largo tiempo que ha transcurrido desde que inicié éste trabajo, ayuda que me ha permitido continuar en la región, estudiando lagartijas y otros bichos más.

A mis cuates, Cuauhtémoc Chávez por su amistad y apoyo estadístico, Raúl Martínez, Marciano Valtierra, Laura Márquez, David Valenzuela, Alejandro Espinosa, Alvaro Miranda, Guadalupe Tellez, Ruben Sánchez, Humberto Berlanga, Guadalupe Gutierrez y Bradford Lister, con gratitud por su amistad de siempre.

A la Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. por permitirme tomar algo de tiempo de mis actividades para terminar y presentar este manuscrito.

CONTENIDO

INTRODUCCION	4
OBJETIVOS	6
ANTECEDENTES	6
AREA DE ESTUDIO	11
METODOS	14
RESULTADOS	17
Aspectos poblacionales	17
Actividad	25
Temperatura y registro de especies	31
Hábitat de las especies	37
Indices de solapamiento	42
Uso del hábitat a lo largo del día	44
DISCUSION	46
Aspectos poblacionales	46
Ciclos de actividad	48
Temperatura ambiental y ciclos de actividad	50
Uso del hábitat	51
El tiempo como un recurso	52
Complementaridad espacio-tiempo	53
CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	57

**ESTUDIO DE LA ACTIVIDAD DIURNA Y ANUAL DE *Sceloporus utiformis*,
Sceloporus melanorhinus, *Anolis nebulosus* Y *Urosaurus bicarinatus* (Iguanidae, Reptilia)
DE CHAMELA, JALISCO.**

INTRODUCCION

Se define como comunidad, al grupo de especies que coexisten en el espacio y el tiempo (Krebs 1978, Begon et al. 1990). Varios factores han sido propuestos como determinantes del número de especies presentes en una comunidad, entre los que resaltan la competencia, la repartición de recursos, la depredación y la estacionalidad (Pianka 1973, 1980, Schoener 1974a, 1974b, 1974c, 1982, Wiens 1977, Lister 1980, 1981, Lewin 1983, Connell 1984, Simberloff 1984, Strong 1984, Wolda 1988, Lister & García 1992).

Parte importante de éstas teorías, ha sido el concepto de nicho definido por Hutchinson (1957), el cual ha permitido el análisis más detallado de las comunidades. Este concepto está relacionado con la teoría del reparto de recursos entre especies simpátricas, la cual se propone como una alternativa evolutiva que ha permitido la coexistencia de las especies, reduciendo la competencia interespecífica (Schoener 1974b, Pianka 1973, 1974, 1975, 1986). En ésta teoría, se incluyen al hábitat, tipo de alimento y tiempo de actividad, como los principales recursos alrededor de los cuales se organizan las especies de una comunidad (Pianka 1973, 1974, 1975, Schoener 1974b). Bajo este marco teórico, se considera que un recurso será importante si se identifica su uso diferencial por parte de las especies de una comunidad (Schoener 1974b), permitiendo así su coexistencia.

En varios estudios de comunidades de fauna, la importancia de los recursos, dentro de la teoría de la repartición, se ha categorizado en orden descendente de la siguiente manera: alimento, hábitat y tiempo (Schoener 1974b). Sin embargo, la importancia de un recurso puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y las características de la comunidad en estudio

(Pianka 1973, 1975, 1986). Este ha sido el caso del tiempo, que en algunos estudios de lagartijas ha sido importante, ya que se han encontrado diferencias significativas en los ciclos de actividad de las especies (Barbault 1977, Gallina et. al. 1985), mientras que en otros no (Sampedro et. al. 1979, Barbault & Maury 1981, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

El ciclo de actividad de una especie, es el período en el cual los individuos de la población realizan todas las actividades fundamentales de subsistencia; ciertamente es un mecanismo encaminado a la obtención y aprovechamiento de la energía para crecer y reproducirse. Los ciclos de actividad diaria pueden considerarse de dos tipos: diurno, para aquellas especies cuyos individuos realizan sus actividades durante el día, y nocturno, para las que están activas de noche. Los patrones diarios de actividad de las especies estarán influenciados por factores bióticos y abióticos, por lo que dichos patrones pueden variar, mensual o estacionalmente, debido a la interacción entre la especie y su ambiente (Pianka 1973, Heatwole 1976, Maury 1981, Lister & García 1992); esto es de suma importancia en el estudio de las especies en ambientes con una fuerte estacionalidad en la disponibilidad de los recursos.

La región de Chamela, en la costa de Jalisco, está dominada por la selva baja caducifolia, ecosistema caracterizado por cambios profundos en su fisonomía general y en la disponibilidad de recursos, debidos a la marcada estacionalidad en la precipitación, con un período de lluvias de 4 meses y una prolongada sequía de 8 meses (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Ceballos 1990, Lister & García 1992).

En ésta región se han registrado más de 428 especies de vertebrados, miles de artrópodos y por lo menos 1,100 especies de plantas vasculares, cifras que le confieren una riqueza florística y faunística considerable (Casas-Andreu 1982, Lott 1985, Lott et al. 1987, Morón 1988, Arizmendi et al. 1991, Ceballos & Miranda 1993, García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994). Por lo

que respecta al grupo de las lagartijas, en la región existen 22 especies, las cuales presentan una amplia variedad de formas de vida (Casas-Andreu 1982, García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994). Tal riqueza faunística y la estacionalidad del área de Chamela, hacen interesante la posibilidad de estudiar los factores que estructuran la comunidad de lacertilios presente en ésta región, en la cual, éste grupo ha sido poco estudiado.

El estudiar los ciclos de actividad de algunas de las especies de lagartijas, proporcionará información útil acerca de los mecanismos de coexistencia local de este grupo, permitiendo valorar la importancia del tiempo como un recurso dentro de la estructuración de dicha comunidad.

Resultados que podrían ser considerados para otros grupos de vertebrados.

OBJETIVOS

Los objetivos del presente estudio son los siguientes:

- 1) Determinar los patrones diarios de actividad y su fluctuación estacional, para cuatro especies de lagartijas en una selva baja caducifolia.
- 2) Investigar la relación de la temperatura con los patrones de actividad.
- 3) Determinar la importancia de los patrones diarios de actividad en la estructuración de una parte de la comunidad de lacertilios.

ANTECEDENTES

Los ciclos de actividad de los reptiles han sido poco estudiados. Este tema comenzó a ser tocado colateralmente en algunos trabajos de principios de siglo (Brimley 1925, Conant 1938), y no es sino hasta años recientes, en que se describen los patrones de actividad de las poblaciones de algunas especies (Henderson 1974, Ruby 1977, Vitt & Ohmart 1977a, 1977b, Borcea 1978, Edroma & Scali 1973, Simbotwe 1983, Cooper et al. 1985), e inclusive se hacen comparaciones de los ciclos de actividad de varios grupos, donde se incluyen algunas especies de gecos, teídos,

polychuidos, phrynosomátidos e iguánidos (Pianka 1969b, 1973, Pianka & Pianka 1976, Saint-Girons & Charlotte 1976, Barbault 1973, Barbault 1977, Huey & Pianka 1977, Fitch & von Achen 1977, Sampedro et al. 1979, Barbault & Maury 1981, Maury 1981, Creusere & Whitford 1982, Gallina et al 1985, Rummel & Roughgarden 1985, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

La actividad diaria de las especies se divide principalmente en diurna y nocturna, cuyos patrones pueden ser de tipo unimodal, con actividad continua a lo largo del día pero con un pico de máxima actividad, o ser de tipo bimodal con dos picos de actividad durante el día.

Entre las especies con actividad diaria de tipo unimodal, tenemos a escíncidos como *Mabuya maculilabris*, teídos como *Cnemidophorus communis*, *C. lineatissimus*, *C. tigris*, *C. scalaris*, eublefáridos como *Coleonyx variegatus* y *Eublepharis kuroiwae*, y especies como *Urosaurus ornatus*, *Lacerta vivipara*, *Eremias grammica*, *Phrynosoma cornutum*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Anolis bimaculatus*, *A. nebulosus*, *A. watsi* y *Sceloporus undulatus* (Jenssen 1970, Pianka 1973, Barbault 1973, 1977, Barbault & Maury 1981, Maury 1981, Congdon et al. 1982, Cooper et al. 1985, Gallina et al. 1985, Rummel & Roughgarden 1985, Tanaka & Nishihira 1987, Van Dame et al. 1987, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

Los ejemplos de especies con actividad diaria de tipo bimodal, incluyen escíncidos como *Mabuya buettneri*, *Panapsis nimbaensis*, phrynosomatidos como *Uma exsul*, *Uta stansburiana*, *Leiocephalus macropus*, *L. raviceps*, *Sceloporus magister*, *Phrynosoma cornutum* y *Phrynosoma modestum*, otras especies como, *Gymnodactylus rusowii*, *Agama sanguinolenta*, *Phrynocephalus interscapularis*, y (Barbault 1973, Sampedro et al. 1979, Creusere & Whitford 1982, Gallina et al. 1985). Existen otras especies como *Cnemidophorus tigris* y *Callisaurus draconoides*, y algunas

del género *Ctenotus*, que presentan un ciclo de actividad unimodal o bimodal dependiendo de las condiciones climáticas presentes (Pianka 1969b, Vitt & Ohmart 1977a, 1977b).

Existen especies cuya actividad se restringe a una época del año, durante la cual se alimentan y se reproducen. Tal es el caso de especies como *Heloderma horridum*, los machos de *Cnemidophorus communis* y *Ameiva undulata*, y algunos escíncidos como *Scincella laterale* y *Eumeces fasciatus* (Fitch & von Achen 1977, Beck & Low 1991, Casas-Andreu & Gurrola 1993, García & Ceballos, 1994). Estos casos son una excepción, ya que la mayoría de las especies presentan actividad a lo largo del año.

Se han hecho algunas generalizaciones con respecto a los ciclos diarios de actividad de las lagartijas y las características ambientales de su hábitat. Así por ejemplo, en las zonas templadas los ciclos diarios de actividad tienden hacia la unimodalidad, mientras que en las regiones cálidas son de tipo bimodal, debido entre otros factores a la temperatura. (Tinkle 1967, Pianka 1969b, Pianka 1973, Huey et. al. 1977, Cooper et al. 1985).

Son varios los factores que influyen en los patrones diarios de actividad de las especies, incluyéndose entre otros, a la temperatura, estacionalidad en la disponibilidad de recursos y algunas diferencias intraspecíficas ligadas al sexo del individuo. Las lagartijas, al ser organismos ectotérmicos, requieren de una temperatura mínima para realizar sus actividades locomotoras, por lo que los patrones diarios de actividad dependerán de las condiciones de temperatura del ambiental (Ruibal 1961, Pianka 1969b, 1973, Heatwole 1970, Jenssen 1970, Schoener 1970, Pianka & Parker 1972, Spellerberg 1973, Bruce & Dunham 1976, Barbault et. al. 1978, Huey et. al. 1977, Vitt & Ohmart 1977a, Maury 1981, Congdon et. al. 1982, Casas-Andreu & Gurrola 1993). La estacionalidad en la disponibilidad de los recursos puede provocar cambios en los niveles de actividad, principalmente durante los eventos reproductivos que implican un mayor

despliegue de actividad social y búsqueda de alimento (Flemming & Hooker 1975, Tanaka & Nishihira 1987, Lister y García 1992,). Existe variación intraespecífica de los ciclos diarios de actividad, debido al sexo y edad de los individuos. Los machos y hembras de una especie muestran diferencias en los patrones diarios de actividad debido a su comportamiento social (Cooper et. al. 1975, Simon & Middendorf 1976, Fitch & Achen 1977), lo cual es más marcado durante la época de reproducción (Flemming y Hooker 1975, Lister y García 1992).

El concepto del nicho, definido a principios de siglo (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Gause, 1934) y redefinido posteriormente (Hutchinson, 1957), ha adquirido gran importancia en la teoría de comunidades. Hutchinson define al nicho de un individuo o especie, como su ubicación a lo largo de cada una de las distintas dimensiones donde se ordenan las variables ambientales.

El nicho de una especie puede sufrir expansiones o contracciones (cambios en la amplitud del nicho), ocasionados por diversos factores como son la competencia, depredación, estacionalidad y disponibilidad de recursos (Pianka, 1986, Lister, 1976a, 1976b). El considerar estos cambios es importante, ya que la amplitud de los nichos de las especies y el grado de solapamiento de los mismos, influyen en el número de especies coexistentes en una comunidad (Pianka, 1986, Begon et. al. 1990).

El concepto del nicho es muy importante en la teoría de la repartición de recursos entre especies simpátricas, la cual se postula como una estrategia encaminada a reducir la competencia interespecífica (Schoener, 1974b, Pianka, 1973, 1974, 1975, 1986). En dicha teoría, el concepto de nicho ha sido definido como el rango de utilización de un recurso por parte de una especie (Schoener 1974b, Pianka 1986).

La teoría del reparto de los recursos, trata de explicar los límites que la competencia interespecífica impone al uso de los recursos para aquellas especies coexistentes (Schoener,

1974b). La principal idea de esta teoría, establece que las especies e individuos de una comunidad utilizan de manera diferencial los recursos, como un mecanismo que reduce la competencia inter e intraespecífica, permitiendo su coexistencia.

Esta teoría, ha despertado el interés de varios autores, por lo que actualmente existe una abundante literatura acerca del análisis de las comunidades dentro de éste contexto (Rand 1964, Schoener 1968, 1970, 1974a, 1974b, 1974c, Schoener & Gorman 1968, Kiestler et al. 1975, Lister 1976a, 1980, 1981, Rose 1976, Simon & Middendorf 1976, Pianka 1969a, 1969b, 1973, 1974, 1975, 1985, Huey & Pianka 1977, Barbault 1977, Barbault et al. 1978, Sampedro et al. 1979, 1981, Barbault & Maury 1981, Creusere & Whitford 1982, Floyd & Jenssen 1983, Reinert 1984, Salzburg 1984, Gallina et. al. 1985, Rummel & Roughgarden 1985, Gutierrez & Sánchez 1986, Goto et. al. 1989, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

Los recursos manejados con mayor frecuencia, debido a que explican de mejor manera la organización de una comunidad, son el hábitat, el tipo de alimento y el tiempo (Pianka, 1973, 1974, 1975; Schoener 1974b). Se considera que la importancia de un recurso en la estructuración de la comunidad, radica en el hecho de que permite la coexistencia de las especies que lo comparten. Para algunos autores (Schoener 1974b), el tipo de hábitat es considerado como el más importante, seguido del tipo de alimento y el tiempo de actividad; sin embargo, éste orden no siempre es constante, y la jerarquización de los recursos puede variar según las condiciones ambientales y el tipo de especies que constituyan la comunidad (Pianka, 1974, 1975, 1976, 1985).

Algunos autores reportan la existencia de una complementaridad de nichos entre las especies (Schoener 1968, Schoener & Gorman 1968, Pianka 1969b, 1973, Schoener 1974b, 1974c, Sampedro et. al. 1979, 1981, Lister 1981), esto es, que aquellas especies que utilizan el

mismo recurso, difieren considerablemente en el uso de otro, resultando en una menor competencia interespecífica, permitiendo la coexistencia.

La importancia del recurso tiempo en la estructuración de las comunidades, ha creado algunas controversias. Para algunos, la separación temporal constituye una estrategia que reduce el efecto del solapamiento de otras variables del nicho entre las especies simpátricas (McArthur & Levins 1967, Levins 1968, Case & Gilpin 1974), por ejemplo, para Lewis y Taylor (1964) y Schoener (1974b), la asincronía entre depredadores disminuye el solapamiento en el tipo de alimento, al enfrentarlos a presas que están activas a distintas horas del día.

Sin embargo, otros autores cuestionan la importancia del tiempo en la estructuración de las comunidades (Huey & Pianka, 1983), sosteniendo que el solapamiento alimenticio puede darse aún entre especies asincrónicas, ya que el mismo tipo de presa puede ser comido a cualquier hora, por lo que la competencia interespecífica no se reduce.

AREA DE ESTUDIO

Ubicación

El presente trabajo, se llevó a cabo dentro de la "Estación de Investigación, Experimentación y Difusión, Chamela", del Instituto de Biología, UNAM. El área está ubicada al suroeste de la costa de Jalisco, a la altura del kilómetro 59 de la carretera federal número 200, que corre entre Barra de Navidad y Puerto Vallarta, en el Municipio de La Huerta, Jalisco. (Figura 1). La estación tiene una superficie de 2,300 ha., con coordenadas en el punto medio de 19° 30' de latitud N y 105° 03' de longitud W (Bullock, 1988). Las características físicas del área de estudio han sido bien documentadas en diversos trabajos (Bullock 1986, Ceballos & Miranda 1986, 1993, García & Ceballos, 1994); a continuación se proporciona una breve descripción de aquellas.



Figura 1. Ubicación del área de estudio.

Topografía

El relieve de la región está dominado por lomeríos con algunos barrancos y pequeños valles; la altitud de los cerros varía entre 0 y 350 msnm.

Hidrografía

Al noreste de la Estación, y con sentido de E - W corre el Arroyo Chamela, el cuál junto con sus afluentes (El Colorado, El Coastecomate y El Zarco) constituyen el principal drenaje del área de estudio.

Clima

El clima de la región es el más seco de los climas cálido-húmedos (García 1973). La temperatura promedio anual es de 24.9°C. La precipitación anual promedio es de 748 mm, con una marcada época de lluvias (julio a noviembre), durante la cual cae el 80% del total de la precipitación. Las lluvias fuertes son pocas (10 en promedio anualmente) y se deben principalmente a la actividad ciclónica, constituyendo el 53.3% de la media anual. Existen algunas lluvias aisladas en los meses de diciembre y enero. La longitud del fotoperíodo varía en un intervalo de 136.5 minutos.

Vegetación

La diversidad florística de la región excede a la de otras selvas neotropicales de mayor precipitación pluvial (Lott et. al. 1987). Básicamente, existen dos tipos de vegetación, la selva baja caducifolia y la selva mediana subperennifolia (Lott 1985). La selva baja caducifolia se localiza principalmente en los lomeríos y se caracteriza por árboles con altura promedio de 15 m que pierden sus hojas durante la sequía; además, abundan los bejucos. La selva mediana subperennifolia se distribuye principalmente en los pequeños valles, arroyos y terrenos de pendiente ligera. Es un tipo de vegetación más exuberante, el estrato arbóreo tiene una altura de 15

a 25 m y sólo una porción de éstas especies (50 - 75%) pierden sus hojas durante el período seco (García & Ceballos 1994).

Fauna

Hay varios trabajos que indican una riqueza faunística alta en la región. Se han registrado 85 especies de anfibios y reptiles (Casas 1982, García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994), 72 de mamíferos (Ceballos & Miranda 1986, 1993) y 271 de aves (Ariznendi et. al. 1991, García y Ceballos 1995). El número de especies de artrópodos es también considerable (Morón 1988).

La composición de los lacertilios de la región está constituida por 10 familias, 17 géneros y 22 especies (Casas 1982, García & Ceballos 1994, Ramírez-Bautista 1994). Un porcentaje considerable de éstos es de hábitos terrestres y arborícolas, en su mayoría son diurnos (19 especies), carnívoros (21 especies) y ovíparos (20 especies).

La marcada estacionalidad ambiental, característica del área de estudio, se manifiesta a través de los cambios en su fisonomía, la fenología y en la disponibilidad de recursos de ésta selva, lo que junto con la riqueza florística y faunística que sustenta, hacen de ésta, un ecosistema complejo e interesante de estudiar.

MÉTODOS

Para la elaboración del presente estudio, se trabajó con cuatro especies de lagartijas pertenecientes a dos Familias y tres géneros; *Anolis nebulosus* (Polychridae), *Sceloporus melanorhinus*, *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* (Plrynosomatidae). Estas especies difieren en su tamaño; así, *Anolis nebulosus* presenta una longitud máxima hocico-cloaca (lhc) de 43 mm, mientras que *Urosaurus bicarinatus* alcanza los 45 mm, *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis* son especies más grandes (lhc = 96 mm y 70 mm respectivamente). La

descripción de estas especies y algunos aspectos de su biología pueden consultarse en Casas-Andreu (1982), García & Ceballos (1994) y Ramírez-Bautista (1994).

El estudio corresponde a un año de trabajo de campo, y abarcó de mayo de 1985 a mayo de 1986. Para el registro general de los datos, se utilizaron doce transectos de acuerdo a lo propuesto en la literatura (Cox 1976, Brower & Zar 1979, Colinvaux 1980, Smith 1980). Las dimensiones de los transectos fueron de 200 x 3 m, todos ubicados en selva baja caducifolia. La utilización de transectos para la determinación de los patrones diarios de actividad, por medio del registro visual de individuos, ha sido una técnica ampliamente utilizada para este grupo de vertebrados (Barbault 1973, 1977, Simon y Middendorf 1976, Barbault y Maury 1981, Maury 1981, Tanaka y Nashira 1987, Casas y Gurrola 1993). Este método, considera que el número de individuos registrados por hora a lo largo del día, será el reflejo de las fluctuaciones en los niveles de actividad de los individuos, manteniéndose una relación estrecha entre actividad y detectabilidad, por lo que pueden establecerse los patrones diarios de actividad con base en tales observaciones. La relación actividad y detectabilidad se ha observado anteriormente (Andrews 1979, Rose 1981, Lister 1992, Lister y García 1992).

La revisión de los transectos se organizó de tal manera que al finalizar cada bimestre, cada uno fuera recorrido doce veces en visitas de una hora, desde las 07:00 a las 19:00 hrs del día. Durante cada recorrido, se registró la temperatura ambiental, la especie observada, su sexo y edad relativa (cría, juvenil, adulto, de acuerdo al tamaño), hábitat en que se encontró y la hora de registro. El hábitat se dividió en tres categorías muy generales que fueron: la hojarasca, las perchas bajas (hasta 1.5 m de altura) y las perchas altas (más de 1.5 m).

Para el análisis de los ciclos de actividad diaria de las especies, se elaboraron histogramas con base en la frecuencia de presencia de individuos con respecto a la hora del día, a partir de los

datos registrados durante todo el año por especie (Barbault, 1977; Barbault, et. al., 1978 y Maury, 1981). Para identificar los cambios estacionales en los ciclos diarios de actividad, se procedió a elaborar histogramas, agrupando los datos registrados bimestralmente para la época de secas (enero-abril), de lluvias (mayo-agosto) y de transición lluvias-secas (septiembre-diciembre). Lo anterior se estableció con base en los meses en los que ocurrió precipitación y en el período de sequía durante el año de estudio.

También se analizó la estructura por edades y sexos, y el uso del hábitat de cada especie, así como la temperatura ambiental a la que se observaron con mayor frecuencia cada una de las especies. Se elaboraron esquemas para ilustrar los ciclos de actividad para cada uno de los sexos en cada especie a partir de los registros logrados en el año

Análisis estadístico

Para el análisis de las abundancias de las especies y las diferencias intra e interespecíficas, se realizó una prueba de varianza de una vía por rangos (prueba de Kruskal-Wallis, *KW*). Esto se realizó a causa de que los datos no tenían una distribución normal.

Para el análisis del patrón general de actividad diaria por especie, se utilizó la prueba de Kolmogorov - Smirnov (*KSS*) para datos discretos, que compara la distribución de dos muestras independientes (Siegel 1982, Zar 1984).

Para conocer el grado de solapamiento de los ciclos de actividad y hábitat utilizado por las especies, se recurrió al índice de solapamiento propuesto por Barbault (1977), Barbault et. al. (1978), Maury (1981) y Pianka (1986), el cual se obtiene mediante la siguiente fórmula :

$$R = \text{Sum } p_{ij} p_{ik} / \text{Raiz cuadrada de } (\text{Sum } p_{ij}^2 \text{ Sum } p_{ik}^2)$$

donde p_{ij} y p_{ik} , son las proporciones del intervalo de tiempo "i" utilizadas respectivamente por las especies "j" y "k".

Para el resto de los análisis, se elaboraron tablas de contingencia de G, debido a que en algunos casos los valores de las celdas eran menores de 5, requisito en las tablas de X^2 .

RESULTADOS

Base de datos

Durante todo el año, se completó un total de 792 horas de recorrido en los transectos, durante las cuales se registraron 815 individuos, correspondiendo 425 a *Sceloporus utiformis* (52%), 276 a *Anolis nebulosus* (34% del total), 72 a *Sceloporus melanorhinus* (9%), y 42 a *Urosaurus bicarinatus* (5%).

Aspectos poblacionales

Dominancia de las especies

El número de individuos registrados por especie, durante todos los recorridos, presentó diferencias significativas ($KW = 35.3501$, g.l. 3, $p < 0.0001$). Ya que el tiempo de búsqueda (792 horas) fué el mismo para todas las especies, el número de individuos registrados por especie, bimestral y anualmente, puede indicar el grado de dominancia de las especies estudiadas. Así, las especies más comunes fueron *Sceloporus utiformis* (promedio = 5.90 indiv. / transecto) y *Anolis nebulosus* (promedio = 3.83 indiv./transecto), mientras que *Sceloporus melanorhinus* (promedio = 1.0 indiv./transecto) y *Urosaurus bicarinatus* (promedio = 0.58 indiv./transecto) fueron más

escasas. Esta proporción de dominancia de las especies, se mantiene a través de los bimestres del año, exceptuando los meses de julio a octubre, donde se registra una notoria disminución del número promedio de individuos observados de las especies dominantes y una similitud de los promedios entre las cuatro especies (Figura 2). Se encontraron diferencias significativas en el número promedio de individuos observados por bimestre en *Anolis nebulosus* ($KW = 14.2627$, g.l. 5, $p < 0.05$) y en *Sceloporus utiformis* ($KW = 19.978$, g.l. 5, $p < 0.05$), registrándose un número máximo de individuos en el bimestre noviembre-diciembre, y un mínimo durante julio y agosto (Figura 2).

Debido a que a las dimensiones de los transectos fueron de 3 x 200 m, la superficie muestreada fue de 600 m², por lo que se podrían inferir las densidades para cada una de las especies, a partir del número promedio de individuos observados por especie. De esta manera, la densidad de *Sceloporus utiformis* sería 98.3 ind/ha (5.9 ind/600m² x 10,000m²/ha), en *Anolis nebulosus* sería 63.8 ind/ha, en *Sceloporus melanorhinus* 16.7 ind/ha y en *Urosaurus bicarinatus* 9.7 ind/ha.

Estructura por edades y sexos

En general, la dominancia de las categorías de edad, a lo largo del año para todas las especies fue, adultos, juveniles y crías. Sólo se encontraron diferencias significativas en el número de individuos de estas categorías por bimestre en *Anolis nebulosus* ($X^2 = 76.40$, gl = 10, $p < 0.001$) y en *Sceloporus utiformis* ($X^2 = 426.60$, gl = 10, $p < 0.001$).

En *Anolis nebulosus*, las crías aparecen durante los meses de septiembre a diciembre, mientras que los juveniles si bien están presentes casi todo el año, son más comunes de enero a abril. Los adultos dominan de mayo a octubre (Figura 3A). En *Sceloporus melanorhinus*, las crías

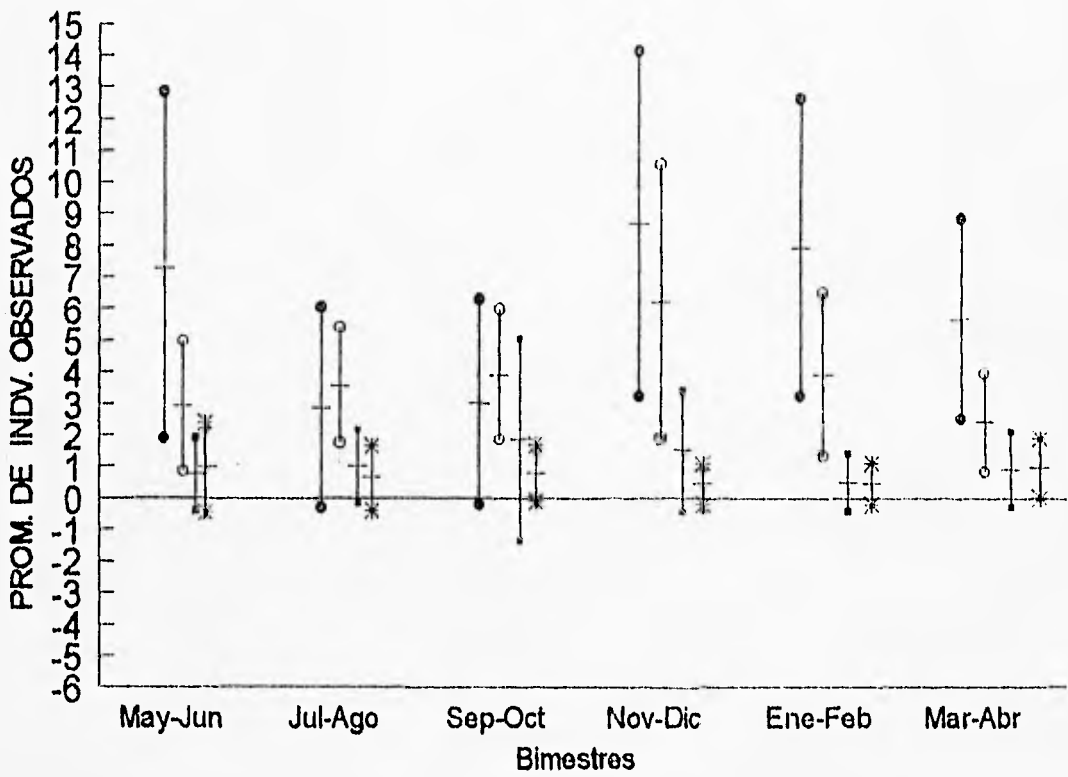


Figura 2. Promedio bimestral y S^2 , del número de individuos observados en los transectos a lo largo del año para *Anolis nebulosus* (circulo blanco), *Sceloporus melanocephalus* (estrellas), *Sceloporus utiformis* (circulos negros) y *Urosaurus bicarinatus* (cuadros negros)

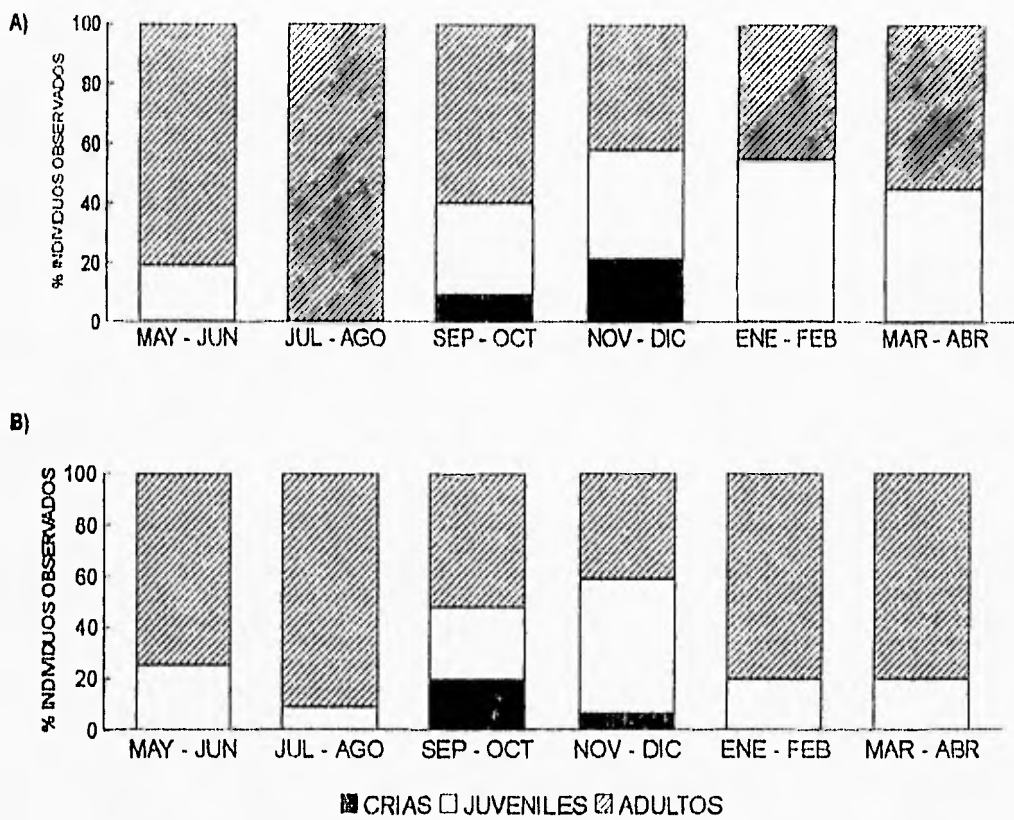


Figura 3. Cambios bimestrales en la proporción de edades en *Anolis nebulosus* (A) y en *Sceloporus melanorhinus* (B).

aparecen de septiembre a diciembre; los juveniles se presentan todo el año, dominando en el bimestre noviembre - diciembre, mientras que los adultos presentes todo el año, dominan de enero a agosto (Figura 3B). Para *Sceloporus utiformis*, la dominancia de cada categoría de edad es bastante marcada en ciertos meses del año. Las crías aparecen y dominan de noviembre a diciembre; los juveniles presentes todo el año, dominan de enero a abril, mientras que los adultos son más comunes de mayo a octubre, aunque se presentan todo el año (Figura 4A). En *Urosaurus bicarinatus*, los adultos dominaron prácticamente todo el año. El registro de crías no fue posible, encontrándose algunos juveniles en enero y febrero (Figura 4B).

En todas las especies y durante todo el año, el registro de machos fue mayor que el de las hembras. Las variaciones bimestrales registradas en el número de machos y hembras fueron significativas en *Anolis nebulosus* ($X^2 = 13.03$, $gl = 5$, $p < 0.05$), *Sceloporus melanorhinus* ($X^2 = 19.20$, $gl = 5$, $p < 0.05$) y *Sceloporus utiformis* ($X^2 = 14.05$, $gl = 5$, $p < 0.05$).

En *Anolis nebulosus*, el promedio anual de la proporción macho:hembra fue de 2.1:1 (Figura 5A). En *Sceloporus melanorhinus*, los machos dominaron durante el primer semestre del año, mientras que las hembras fueron más comunes el resto del año (Figura 5B); el promedio anual de la proporción de sexos fue de 1.7:1. En el caso de *Sceloporus utiformis*, la proporción de sexos fue alrededor de 1:1 en los meses de enero a agosto, mientras que los machos dominaron ligeramente entre septiembre y octubre, y las hembras entre noviembre y diciembre. La proporción anual promedio fue de 1.7:1 (Figura 6A). Por último en *Urosaurus bicarinatus*, el registro de machos fue más frecuente todo el año, a excepción de los bimestres mayo-junio y noviembre-diciembre donde la proporción fue alrededor de 1:1 (Figura 6B). El promedio anual de la proporción de sexos fue de 2.5:1.

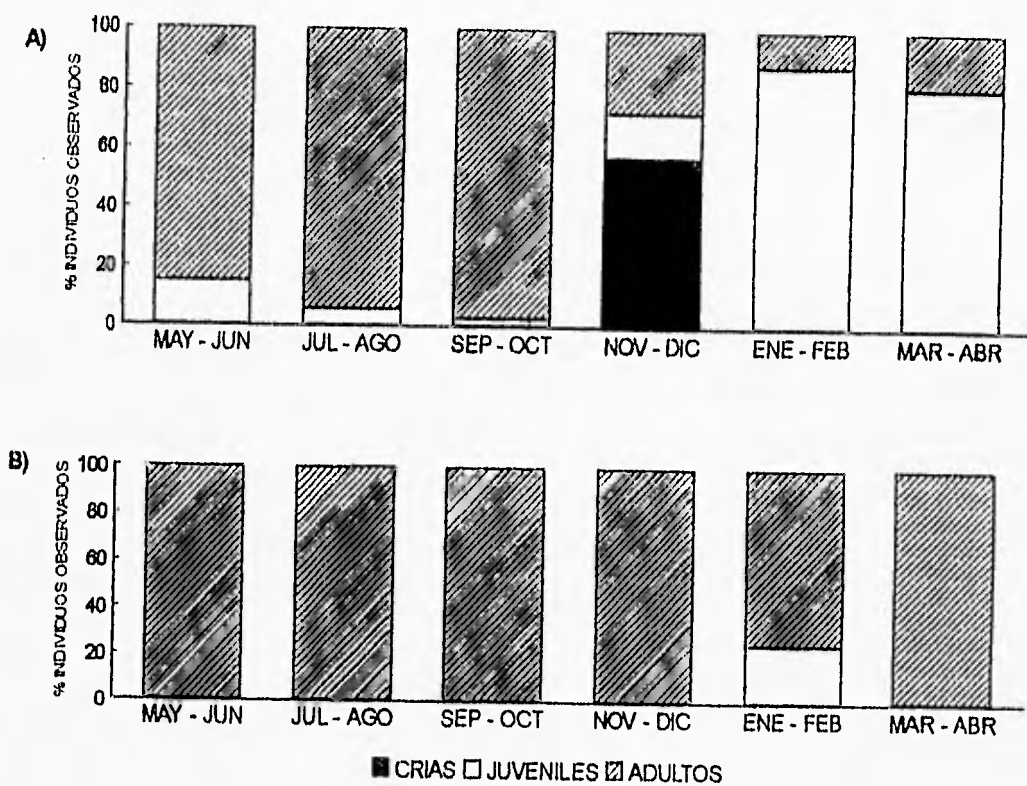


Figura 4. Cambios bimestrales en la proporción de edades en *Sceloporus utiformis* (A) y en *Urosaurus bicarinalis* (B).

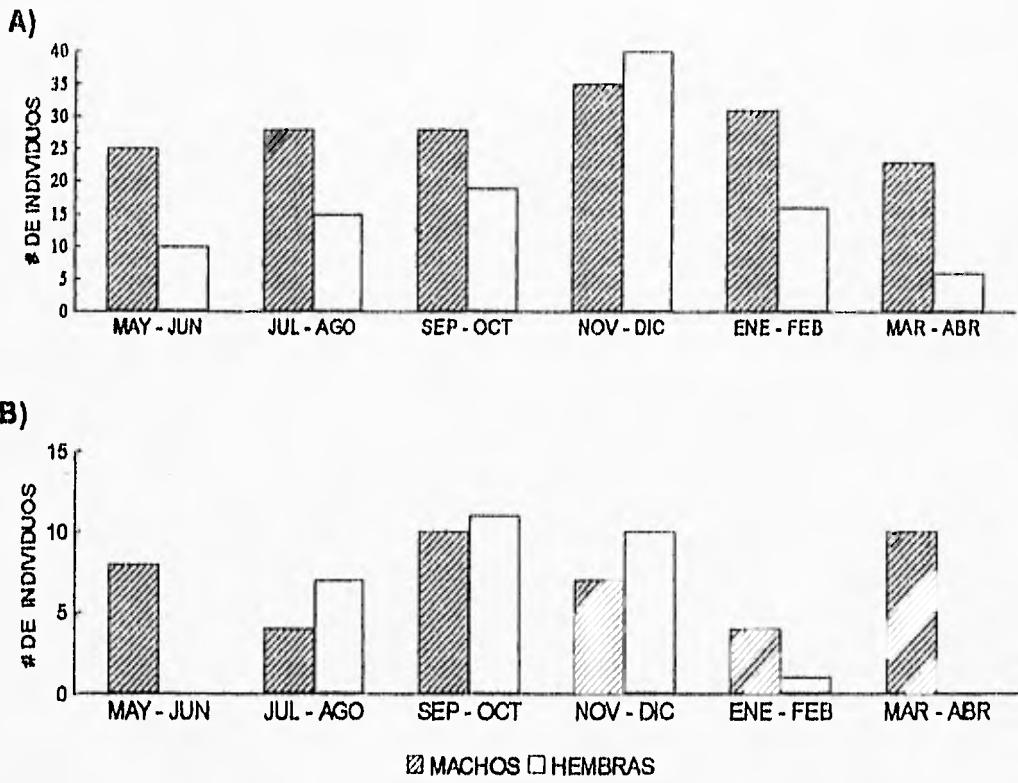


Figura 5. Número de individuos machos y hembras observados bimestralmente en *Anolis nebulosus* (A) y en *Sceloporus melanorhinus* (B).

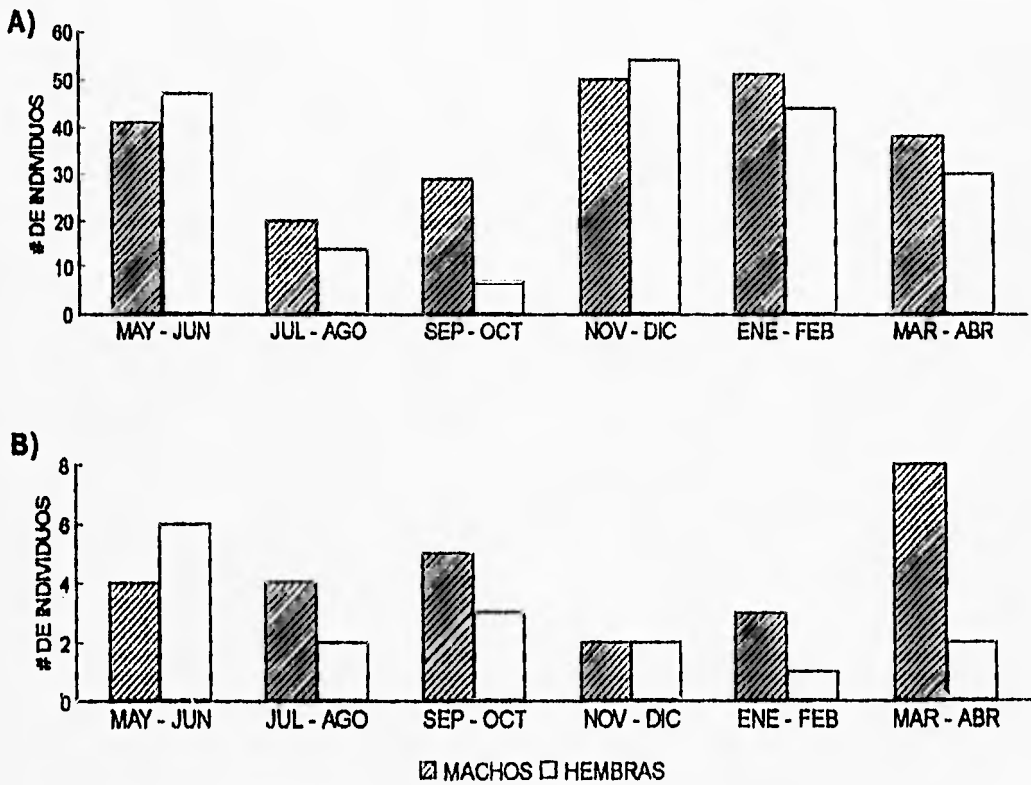


Figura 6. Número de individuos machos y hembras observados bimestralmente en *Sceloporus uniformis* (A) y en *Urosaurus bicarinatus* (B).

Actividad

Los ciclos diarios de actividad fueron en general de tendencia unimodal en tres especies y bimodal sólo en una. El análisis estadístico de los patrones diarios de actividad mostró diferencias significativas entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis* ($KS = 0.14$, $p = 0.0026$), y entre *A. nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* ($KS = 0.25$, $p = 0.0187$).

Anolis nebulosus presentó un patrón de actividad de tendencia bimodal hacia las primeras y últimas horas del día, disminuyendo su actividad hacia el mediodía (Figura 7A), mientras que el patrón diario de actividad de *Sceloporus melanorhinus* fué de tipo unimodal, con un ligero pico de actividad hacia el mediodía (Figura 7B). En el caso de *Sceloporus utiformis*, el ciclo de actividad fué de tendencia unimodal, con un marcado pico de actividad al mediodía (Figura 7C). El ciclo de actividad de *Urosaurus bicarinatus* también fué de tendencia unimodal, con mayor actividad por la mañana y el medio día, disminuyendo considerablemente por la tarde (Figura 7D).

El análisis estacional de los patrones diarios de actividad de las especies mediante el uso de tablas de contingencia de G, no encontró diferencias intraespecíficas en los ciclos de actividad en ninguna de las cuatro especies. Al elaborar los ciclos diarios de actividad por especie, para cada estación, se encontró que en *Anolis nebulosus* se conserva el patrón diario de actividad de tipo bimodal a lo largo del año (Figura 8), siendo éste más marcado en los meses de transición sequía - lluvia (Figura 8C). En la época de sequía, la actividad es menor durante las dos primeras horas del día con respecto al resto del año. El patrón diario de actividad *Sceloporus melanorhinus* conserva la tendencia unimodal, con ligeros cambios en los períodos de mayor actividad, por las tardes durante la época de transición (Figura 9C) y hacia el medio día y las mañanas durante la sequía (Figura 9A). En *Sceloporus utiformis*, la actividad se conserva unimodal y sólo se registran ligeros

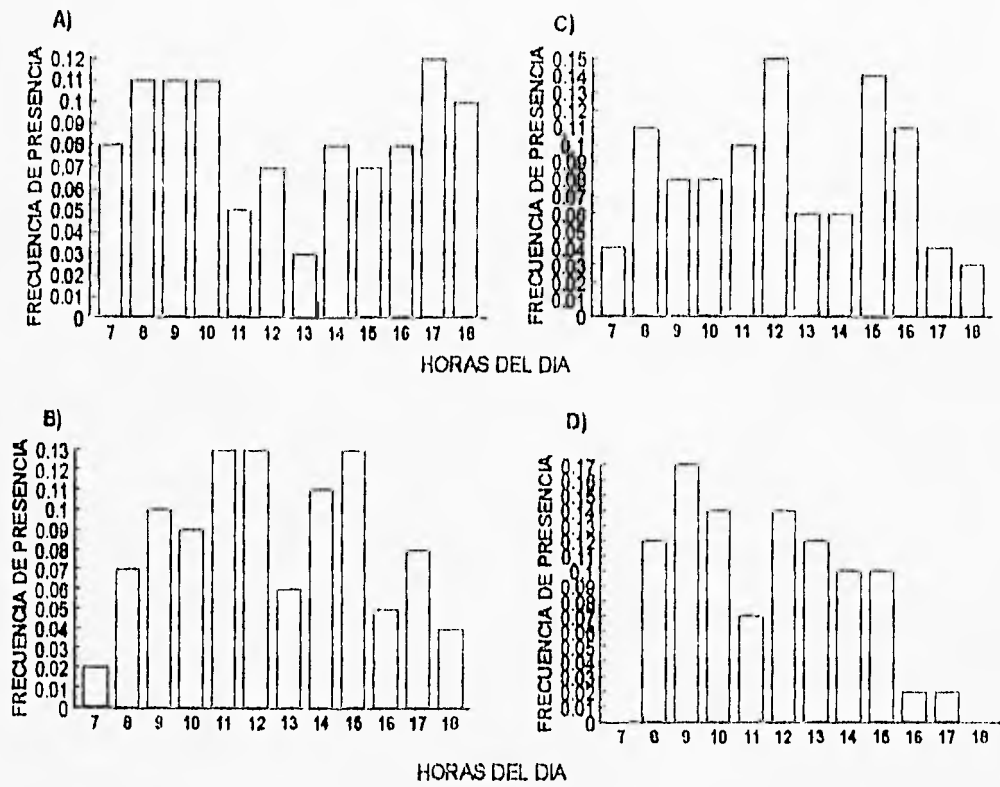


Figura 7. Patrón diario de actividad de *Anolis nebulosus* (A), *Sceloporus melanorhinus* (B), *Sceloporus utiformis* (C) y *Urosaurus bicarinatus* (D).

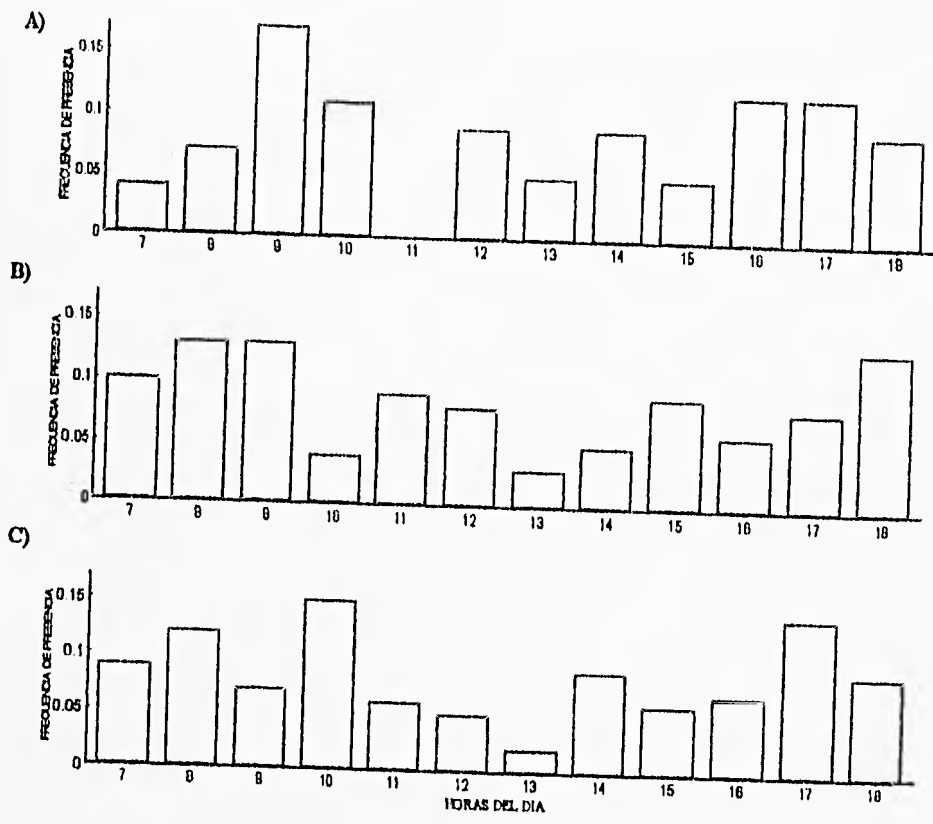


Figura 8. Patrones diarios de actividad de *Anolis nebulosus* durante el período de sequía (A), de lluvias (B) y de transición (C).

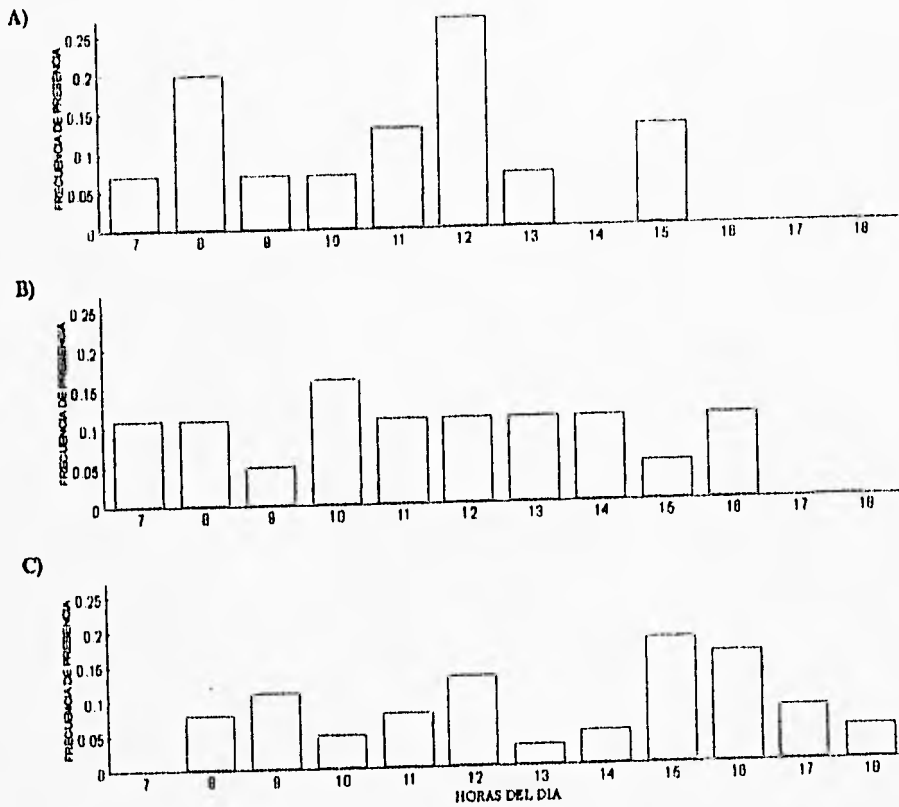


Figura 9. Patrones diarios de actividad de *Sceloporus melanorhinus* durante el periodo seco (A), de lluvias (B) y de transición (C).

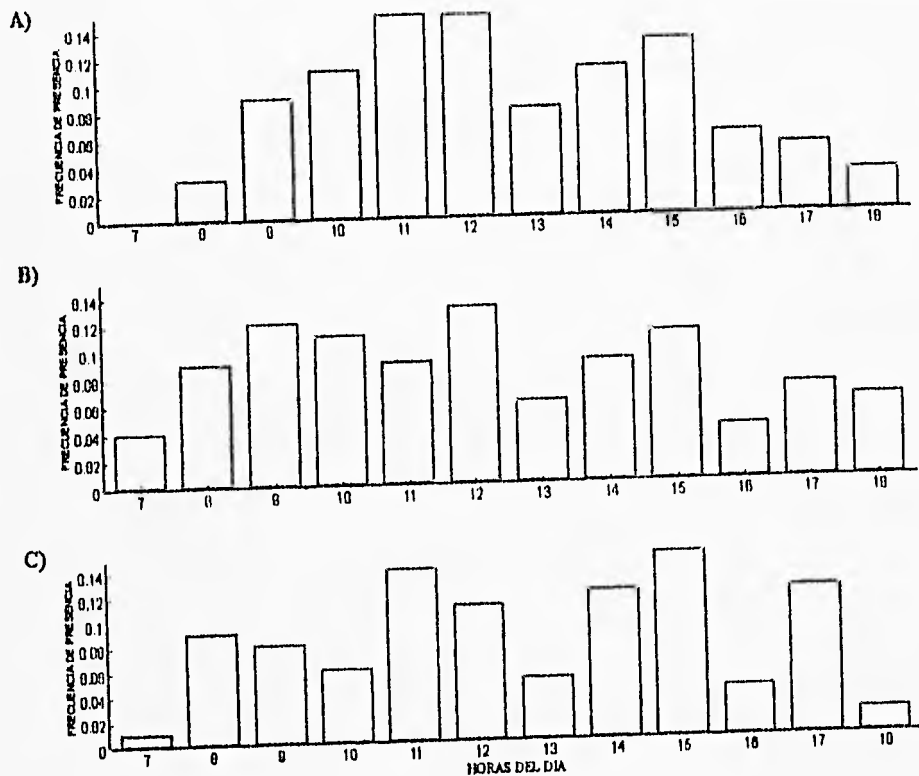


Figura 10. Patrones diarios de actividad de *Sceloporus utiformis* durante el periodo de sequía (A), de lluvias (B) y de transición (C).

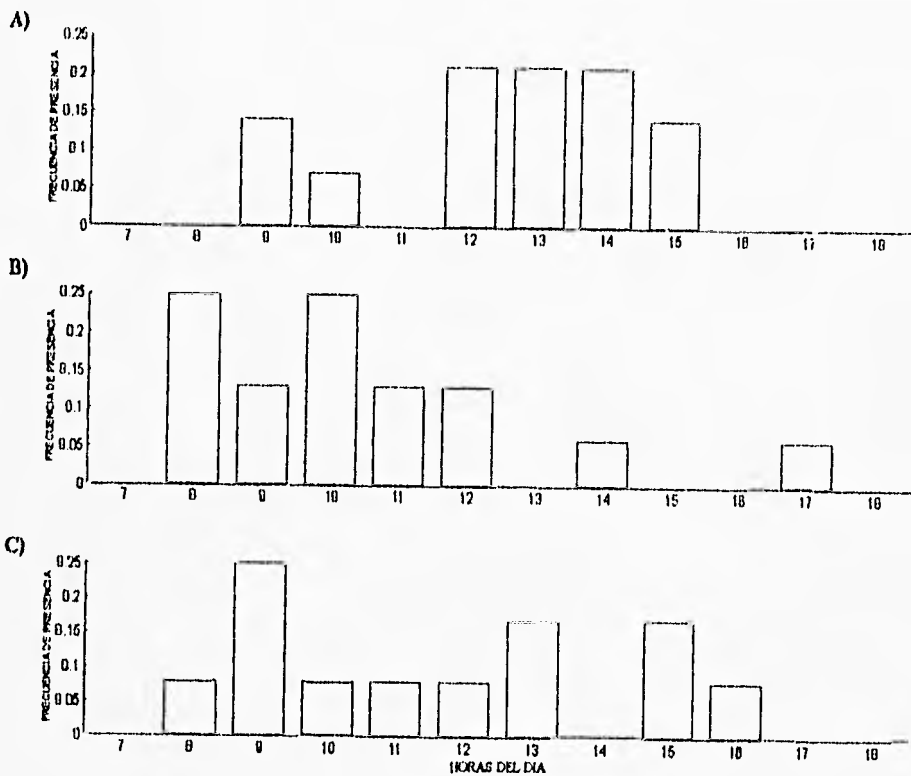


Figura 11. Patrones diarios de actividad de *Urosaurus bicarinatus* durante el periodo de sequía (A), de lluvias (B) y de transición (C).

cambios en la hora de inicio de la actividad diaria, a partir de las 7:00 hrs durante las lluvias (Figura 10B), y una hora después para el resto del año (Figura 10A,C). En *Urosaurus bicarinatus*, el patrón diario de actividad se conservó unimodal (Figura 11), registrándose mayor actividad después del medio día durante la época de transición (Figura 11A), y antes del medio día durante la época de lluvias (Figura 11B).

Al comparar estacionalmente los ciclos diarios de actividad de las especies, sólo se encontraron diferencias significativas entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis* durante la época de transición ($X^2 = 38.31$, g.l. 11, $p < 0.001$) y la época de sequía ($X^2 = 35.96$, g.l. 11, $p < 0.001$).

Ciclos de actividad de las especies por sexo

Para la elaboración de los ciclos diarios de actividad de las especies por sexo, sólo se utilizaron los datos obtenidos a lo largo del año en el caso de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis*. Las otras dos especies no fueron incluidas debido a lo escaso de los datos. En *Anolis nebulosus* el ciclo de actividad de machos y hembras difirió significativamente ($X^2 = 22.05$, g.l. 11, $p < 0.05$), siendo marcadamente más bimodal hacia las primeras y últimas horas en los machos (Figura 12A) que en las hembras, con mayor actividad hacia las horas previas al medio día. Los patrones diarios de actividad de machos y hembras de *Sceloporus utiformis*, son similares, conservando la tendencia unimodal, con mayor actividad hacia el mediodía (Figura 12B).

Temperatura y registro de especies

La temperatura promedio anual por hora, registrada a lo largo del día, mostró fluctuaciones bimestrales. Se observó una mayor variación bimestral en la temperatura ambiental (aproximadamente 10°C) durante las primeras horas del día (7 a 9 hrs), mientras que para el resto

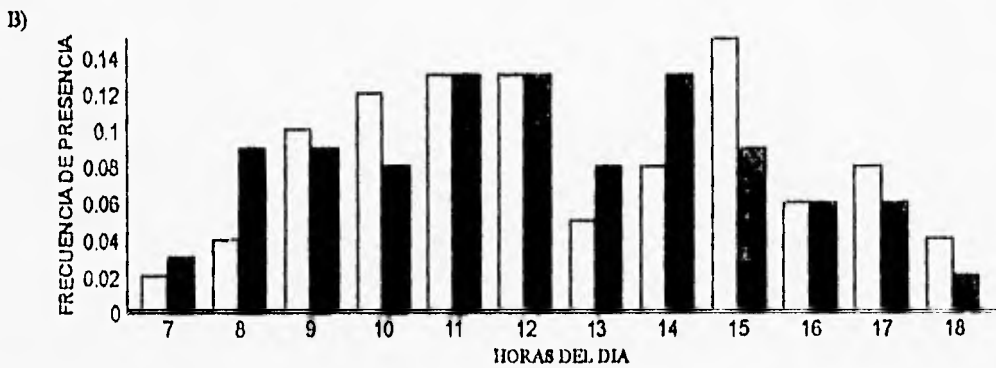
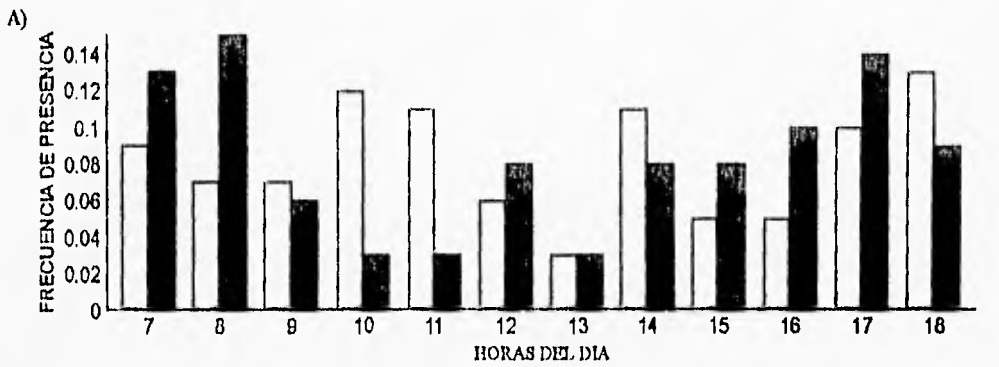


Fig 12. Ciclos de actividad diaria de machos (barras oscuras) y hembras (barras claras) en *Anolis nebulosus* (A) y *Sceloporus uniformis* (B).

del día las variaciones fueron menores. Entre las 12:00 y 15:00 horas se registraron las temperaturas máximas, que oscilaron entre 29 y 33 °C (Figura 13A).

El rango de temperatura ambiental en el que se registraron los individuos de las cuatro especies a lo largo del año, va de los 11 a los 36 °C. El número de individuos registrados con respecto a la temperatura ambiental presentó una correlación significativa en la totalidad de los registros y en cada una de las especies, a excepción de *Sceloporus melanorhinus* (Cuadro 1). La línea ajustada para el número de individuos observados de todas las especies con respecto a la temperatura, muestra un punto de inflexión a los 29°C, siendo ésta temperatura la que puede considerarse como óptima para las especies en general (Figura 13B).

La distribución del número de individuos registrados por especie, con respecto a la temperatura ambiental, presentó diferencias significativas ($X^2 = 31.59$, $gl = 9$, $p < 0.005$), diferencias principalmente debidas a *Anolis nebulosus*, de acuerdo a la tabla de contingencia. En promedio, la temperatura ambiental a la que se registró un mayor número de individuos fué de 25.96°C ($S^2 = 3.27$) para *Anolis nebulosus*, de 28.86°C ($S^2 = 3.42$) para *Sceloporus melanorhinus* y de 28.76°C ($S^2 = 3.29$) y 29.28°C ($S^2 = 3.62$) para *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* respectivamente.

De acuerdo a las regresiones cuadráticas por especie, la temperatura óptima en *Anolis nebulosus* sería de 27°C (Figura 14A), mientras que para *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis* serían de 31°C (Figura 14B) y de 30°C (Figura 15A) respectivamente. Estos datos entran dentro de los rangos establecidos (incluyendo la varianza) por los valores promedios mencionados anteriormente. Sin embargo, para el caso de *Urosaurus bicarinatus*, la línea ajustada en la regresión cuadrática no muestra punto de inflexión, colocando el óptimo térmico por

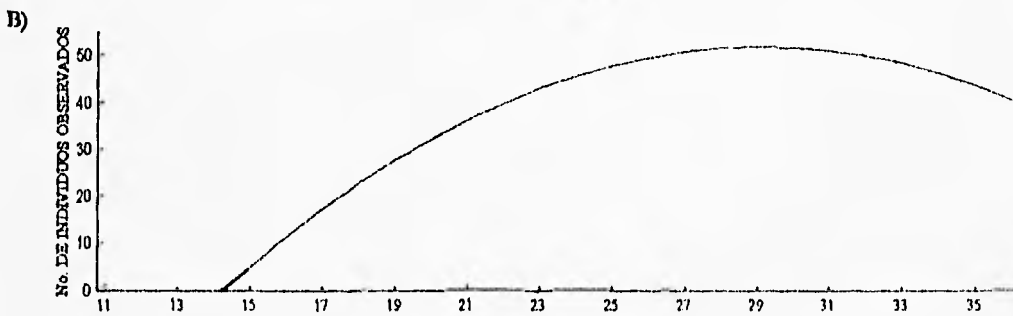
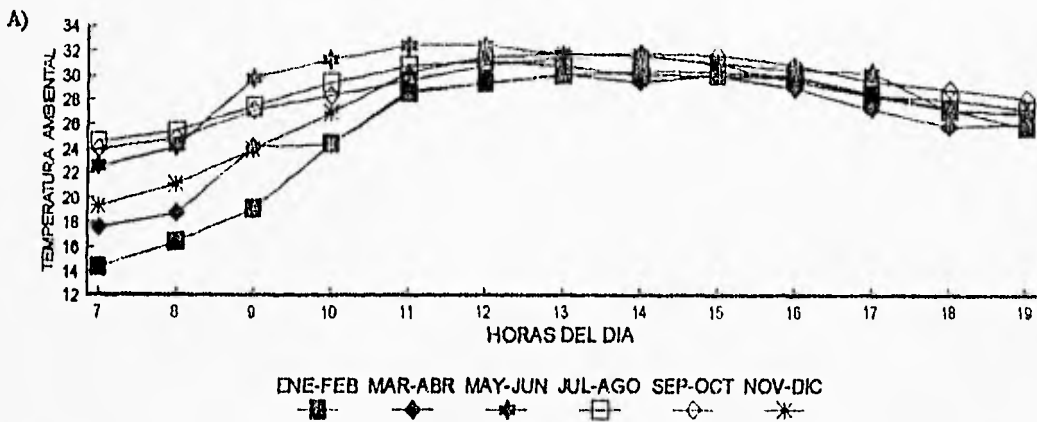


Figura 13. Variación de la temperatura ambiental promedio por hora durante los bimestres del año (A). Línea ajustada de la regresión cuadrática del número total de individuos observados de todas las especies con respecto a la temperatura (B).

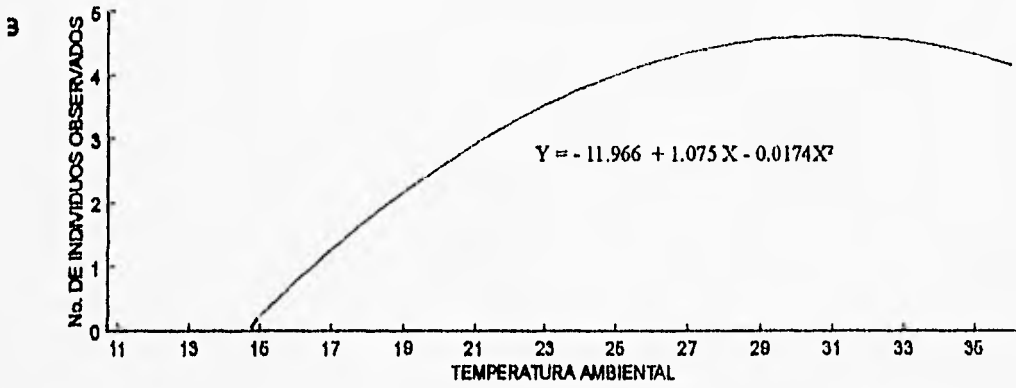
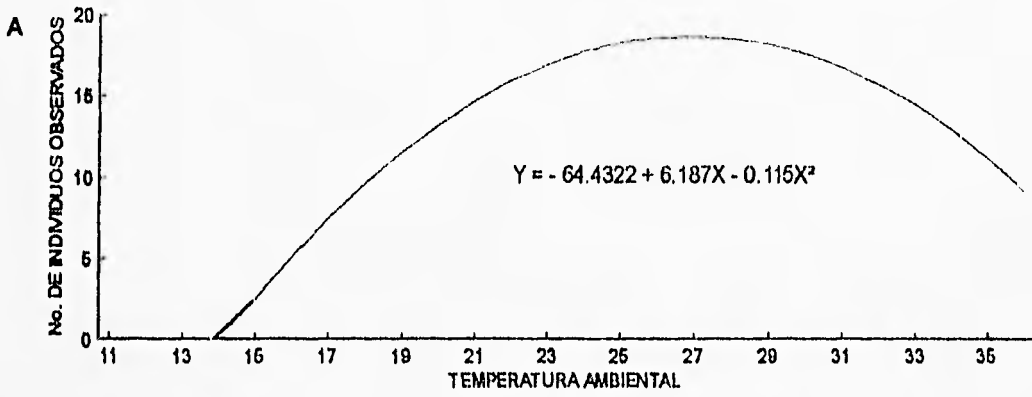


Figura 14. Línea ajustada de la regresión cuadrática del número de individuos observados con respecto a la temperatura en *Anolis nebulosus* (A) y en *Sceloporus melanorhinus* (B).

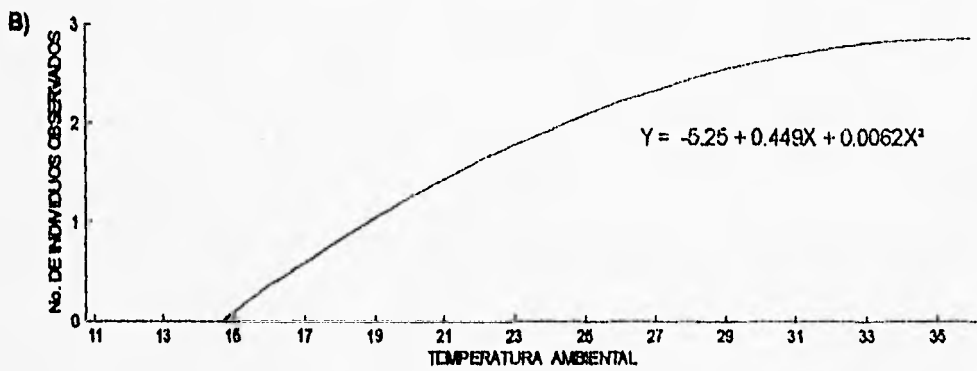
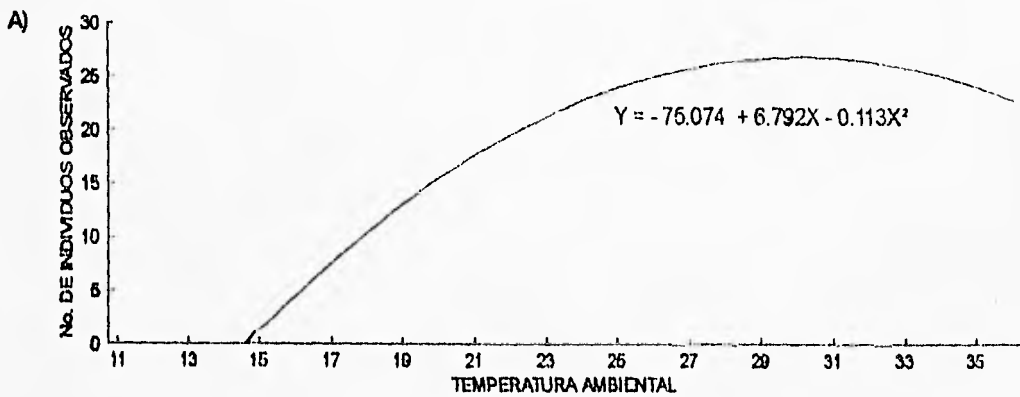


Figura 15. Línea ajustada del número de individuos observados con respecto a la temperatura en *Sceloporus melanorhinus* (A) y en *Urosaurus bicarinatus* (B).

	G.L.	R ²	F	α 2
Todas las especies	2, 23	38.6	7.22	< 0.01
<i>Anolis nebulosus</i>	2, 23	40	7.68	< 0.01
<i>Sceloporus melanorhinus</i>	2, 23	27.3	4.32	> 0.05
<i>Sceloporus utiformis</i>	2, 23	37.8	7	< 0.01
<i>Urosaurus bicarinatus</i>	2, 23	34.1	5.94	< 0.02

Cuadro 1. Resultados de la regresión cuadrática del número de individuos observados con respecto a la temperatura.

arriba de los 36°C (Figura 15B), lo que no concuerda con el valor promedio obtenido para ésta especie (29.28°C).

Sólo en los casos de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis*, se encontraron diferencias significativas bimestrales en la distribución del número de individuos registrados con respecto a la temperatura ambiental ($X^2 = 33.56$, gl = 15, 0.01 $p < 0.005$, y $X^2 = 63.56$, gl = 10, 0.01 $p < 0.005$, respectivamente).

Hábitat de las especies

Con base en los datos obtenidos durante todo el año, se encontraron diferencias significativas en el tipo de hábitat que utilizan los distintos pares de especies (Cuadro 2) a excepción de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus*. El tipo de hábitat utilizado por cada especie en orden ascendente de importancia fué el siguiente (Figura 16): *Anolis nebulosus*, hojarasca (21%), perchas altas (33%) y perchas bajas (46%); *Sceloporus melanorhinus*, hojarasca (12%), perchas altas (38%) y, perchas bajas (50%); *Sceloporus utiformis*, perchas bajas (16%),

Comparación interespecífica	Estadístico (k)	Valor de p
<i>A. nebulosus</i> - <i>S. melanorhinus</i>	0.08	0.94
<i>A. nebulosus</i> - <i>S. utiformis</i>	0.62	0.0000
<i>A. nebulosus</i> - <i>U. bicarinatus</i>	0.42	0.0000
<i>S. melanorhinus</i> - <i>S. utiformis</i>	0.7	0.0000
<i>S. melanorhinus</i> - <i>U. bicarinatus</i>	0.39	0.0007
<i>S. utiformis</i> - <i>U. bicarinatus</i>	0.75	0.0000

Cuadro 2. Resultados de la prueba Kolmogorov-Smirnov para la comparación interespecífica del uso del hábitat a partir de la totalidad de los datos.

perchas altas (1%) y, hojarasca (83%) y; *Urosaurus bicarinatus*, hojarasca (7%), perchas bajas (17%) y, perchas altas (76%).

El análisis estadístico del hábitat utilizado entre las especies a través de las estaciones, encontró diferencias significativas en la mayoría de los casos (Cuadro 3), no así entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* durante las lluvias y la transición, así como entre *A. nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* en la época de sequía.

Con respecto al análisis intraespecífico de los cambios estacionales en el uso del hábitat (Figura 17), se encontraron diferencias significativas en *Sceloporus melanorhinus* ($X^2 = 67.24$, g.l. 4, $p < 0.001$) y *Urosaurus bicarinatus* ($X^2 = 129.63$, g.l. 4, $p < 0.001$). En el caso de *Sceloporus melanorhinus*, se observa un mayor uso de las partes altas de los árboles durante la época de lluvias, siendo más importantes las partes bajas durante la transición y la sequía; en ésta última época se registra un incremento del uso de la hojarasca en comparación al resto del año. *Urosaurus bicarinatus* es una especie que predomina en las partes altas, sin embargo, durante la

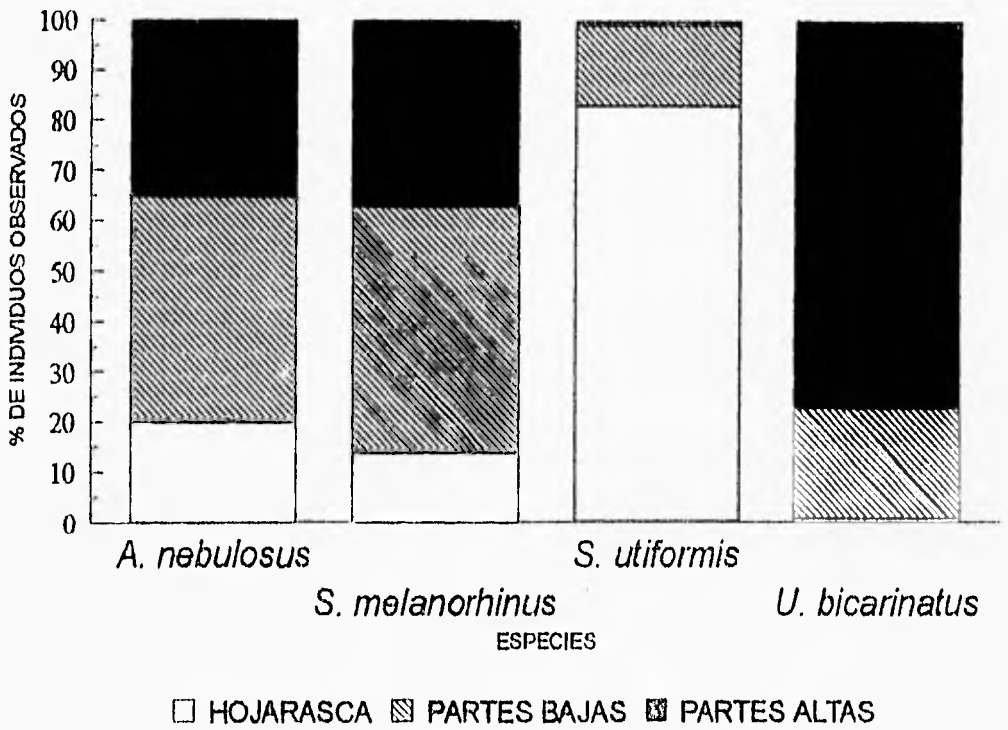


Figura 16. Utilización del hábitat por las especies, con base en la totalidad de los datos obtenidos durante el año.

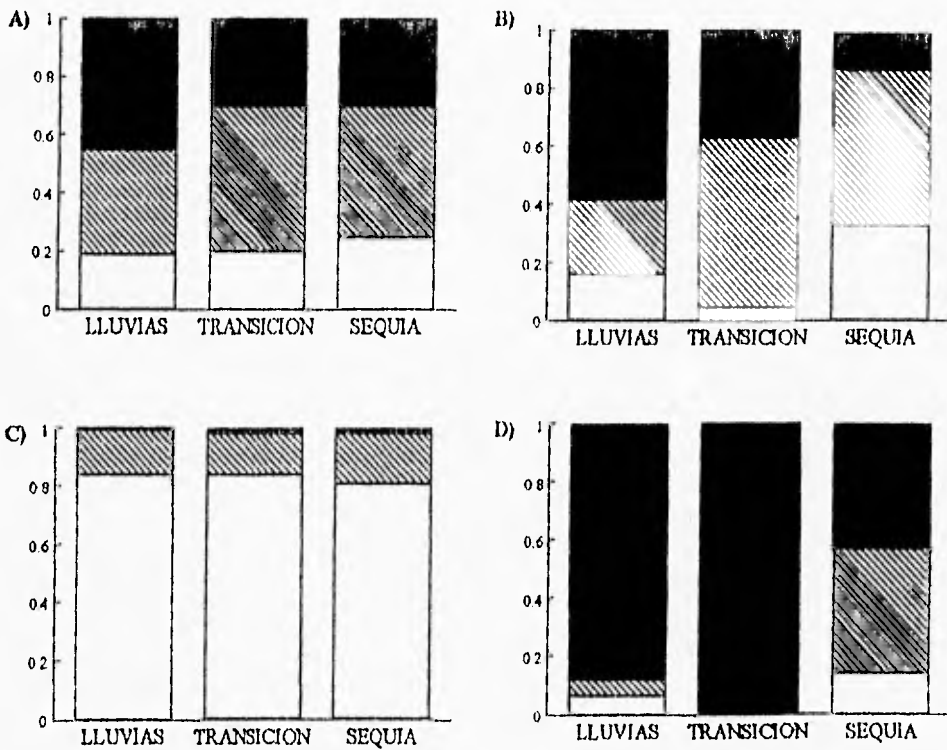


Figura 17. Cambios estacionales en el uso del hábitat, hojarasca (barras blancas), partes bajas (con líneas) y partes altas (barras oscuras) en *Anolis nebulosus* (A), *Sceloporus melanorhinus* (B), *Sceloporus uniformis* (C) y *Urosaurus bicarinatus* (D).

Comparación interespecífica	LLUVIAS		TRANSICION		SECAS	
	X ²	P	X ²	P	X ²	P
<i>A. nebulosus</i> - <i>S. melanorhinus</i>	3.48	>0.05	10.08	<0.05	8.7	>0.05
<i>A. nebulosus</i> - <i>S. utiformis</i>	102.3	<0.05	92.8	<0.05	74.24	<0.05
<i>A. nebulosus</i> - <i>U. bicarinatus</i>	43.96	<0.05	143.73	<0.05	5.18	<0.05
<i>S. melanorhinus</i> - <i>S. utiformis</i>	121.54	<0.05	148.88	<0.05	49.75	<0.05
<i>S. melanorhinus</i> - <i>U. bicarinatus</i>	23.64	<0.05	125.62	<0.05	25.3	<0.05
<i>S. utiformis</i> - <i>U. bicarinatus</i>	189.96	<0.05	264.01	<0.05	109.51	<0.05

Cuadro 3. Valores de X² y P, en el análisis del uso del hábitat entre las especies a través de las estaciones.

ESPEC	ACTIVIDAD							HABITAT				ACTI-HABI			
	ACT	HAB	AC-HA	SEQ	TRAN	LLUV	PROM	SEQ	TRAN	LLUV	PROM	SEQ	TRAN	LLUV	PROM
1 - 2	0.84	0.99	0.83	0.53	0.73	0.73	0.66	0.95	0.97	0.97	0.96	0.5	0.71	0.71	0.64
1 - 3	0.86	0.47	0.4	0.75	0.79	0.89	0.81	0.58	0.46	0.43	0.49	0.44	0.36	0.38	0.39
1 - 4	0.78	0.77	0.6	0.65	0.54	0.66	0.62	0.96	0.49	0.8	0.75	0.62	0.26	0.53	0.47
2 - 3	0.94	0.37	0.35	0.77	0.87	0.85	0.83	0.68	0.23	0.32	0.41	0.52	0.2	0.27	0.33
2 - 4	0.87	0.78	0.68	0.6	0.78	0.76	0.71	0.83	0.54	0.92	0.76	0.5	0.42	0.7	0.54
3 - 4	0.89	0.08	0.07	0.8	0.7	0.79	0.76	0.38	0.03	0.1	0.17	0.3	0.02	0.08	0.13
PROM	0.86	0.58	0.49	0.68	0.74	0.78	0.73	0.73	0.45	0.59	0.59	0.48	0.33	0.44	0.42

Cuadro 4. Índices anuales y estacionales de solapamiento de la actividad, hábitat y actividad-hábitat, de las cuatro especies en estudio (*Anolis nebulosus* = 1, *Sceloporus melanorhinus* = 2, *Sceloporus utiformis* = 3, *Urosaurus bicarinatus* = 4).

época de sequía, utiliza perchas más bajas, e inclusive frecuenta más la hojarasca que en otras épocas. En las otras dos especies, no se observaron cambios importantes en la utilización del hábitat.

Indices de Sobrelapamiento

Actividad

Los índices de sobrelapamiento calculados a partir de los datos anuales presentan valores entre 0.78 y 0.94 (0.86 en promedio), correspondiendo a las comparaciones entre *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus*, y entre *Sceloprus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis* respectivamente (Cuadro 4).

Los valores obtenidos en los cálculos estacionales, variaron entre 0.53 y 0.89 que corresponden respectivamente al sobrelapamiento entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* durante la sequía, y al calculado entre *A. nebulosus* y *Sceloporus utiformis* durante la época de lluvias. En promedio, los ciclos diarios de actividad de las especies se sobrelaparon más durante la época de lluvias (0.78) y menos durante la sequía (0.68). Así mismo, el sobrelapamiento de la actividad fue menor en promedio, a través de las estaciones, entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* (0.66), y mayor entre *S. melanorhinus* y *S. utiformis* (0.83).

Hábitat

Los índices de sobrelapamiento calculados a partir de los datos anuales presentan valores entre 0.08 y 0.99 (0.58 en promedio), correspondiendo a las comparaciones entre *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus*, y entre *Anolis nebulosus* y *Sceloprus melanorhinus* respectivamente (Cuadro 4).

Los valores obtenidos en los cálculos estacionales variaron entre 0.03 y 0.97 que corresponden respectivamente al sobrelapamiento entre *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* durante la transición, y al calculado entre *A. nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* durante las épocas de lluvias y de transición. En promedio, la utilización del hábitat por parte de las

especies, mostró un solapamiento mayor durante época de sequía (0.73), siendo menor durante la transición (0.45). Así mismo, el solapamiento en el uso del hábitat fue menor en promedio, a través de las estaciones, entre *S. utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* (0.17), y mayor entre *S. melanorhinus* y *A. nebulosus* (0.96).

Actividad-Hábitat

Pianka (1986), menciona que una manera de medir el uso multidimensional entre dos especies, es simplemente multiplicar los índices de solapamiento obtenido para el uso de dos dimensiones o recursos. De ésta manera, al multiplicar los índices de solapamiento de los patrones diarios de actividad y del uso del hábitat para cada pareja de especies por bimestre, se obtiene una medida del uso multidimensional tiempo-espacio a lo largo del año.

El producto de los índices de solapamiento de actividad y hábitat calculados a partir de los datos anuales presentan valores entre 0.07 y 0.83 (0.49 en promedio), correspondiendo a las comparaciones entre *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus*, y entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* respectivamente (Cuadro 4).

Los valores obtenidos en los cálculos estacionales variaron entre 0.02 y 0.71, que corresponden respectivamente al producto de los índices de solapamiento de actividad y hábitat entre *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* durante la transición, y al calculado entre *A. nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* durante las épocas de lluvias y de transición. En promedio, el producto de los índices de solapamiento de actividad y de uso del hábitat por parte de las especies, mostró valores más altos durante época de sequía (0.48), siendo menor durante la transición (0.33). Así mismo, el valor de la multiplicación fue menor en promedio, a través de las

estaciones, entre *S. utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* (0.13), y mayor entre *S. melanorhinus* y *A. nebulosus* (0.64).

Uso del hábitat a lo largo del día

Se observó que las especies se encuentran en hábitats diferentes a distintas horas, como lo indican los datos del uso del hábitat a través de las horas del día, elaborados con base en los datos obtenidos durante todo el año (Figura 18). *Anolis nebulosus* se presentó en los tres tipos de hábitat, aunque con una proporción mayor en las partes bajas durante las mañanas, mientras que hacia al atardecer (después de las 15:00 hrs) utiliza más las partes altas. En el caso de *Sceloporus melanorhinus*, ésta especie es más común en las partes bajas y altas de los arboles, cambiando la altura de la percha constantemente y permaneciendo por completo en las partes bajas de los arboles al atardecer. Respecto a *Sceloporus utiformis*, ésta especie ocupó principalmente la hojarasca, aunque se pudo registrar ocasionalmente en las partes bajas y altas de los árboles a diferentes horas del día. *Urosaurus bicarinatus* es una especie que frecuenta preferentemente las partes altas de los árboles durante todo el día, utilizando perchas más bajas e inclusive la hojarasca en las horas después del medio día (de 12:00 a 15:00 hrs).

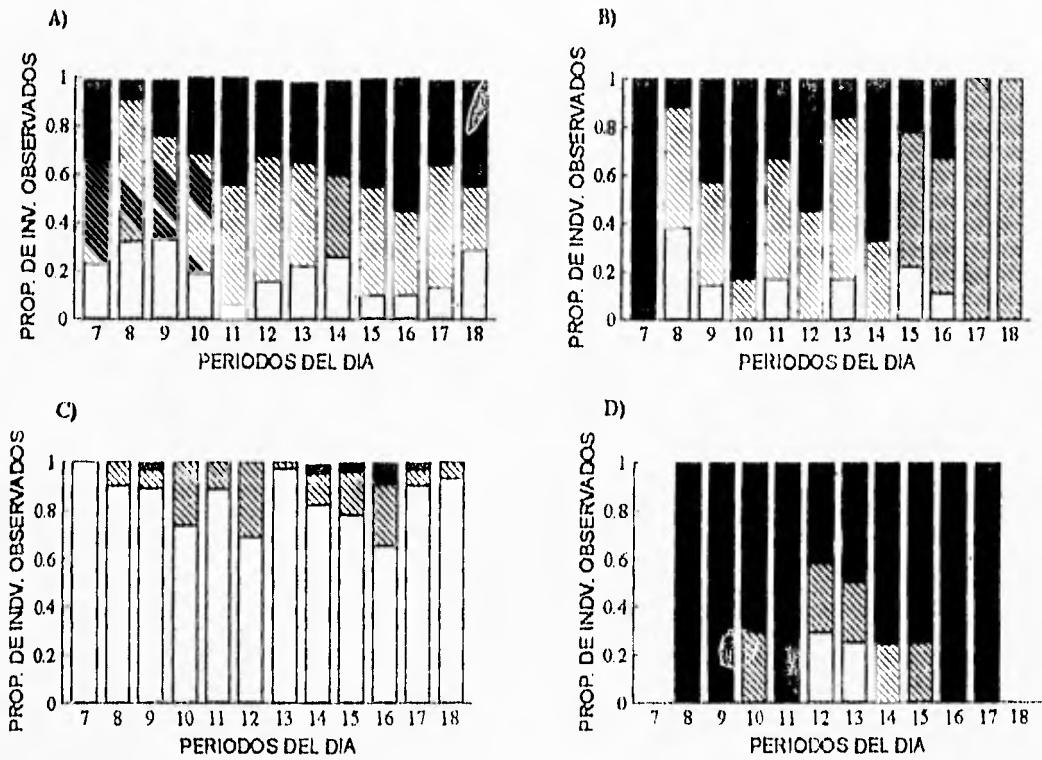


Figura 18. Uso del hábitat a lo largo del día en *Anolis nebulosus* (A), *Sceloporus melanorhinus* (B), *Sceloporus utiformis* (C), y *Urosaurus bicarinatus* (D); hojarasca (barras blancas, partes bajas (con líneas), partes altas (barras oscuras).

DISCUSION

Aspectos poblacionales

Dominancia de las especies

El número de individuos registrados por especie difiere marcadamente. Se registraron 9.9 veces más individuos de *Sceloporus utiformis* que de *Urosaurus bicarinatus*, mientras que en el caso de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* la relación con *U. bicarinatus* fué de un orden 6.6 y 1.7 veces mayor respectivamente. El que las especies presentes en un determinado sitio registren diferencias importantes en sus abundancias relativas, es un fenómeno bien documentado en la naturaleza (Krebs 1978, Eisenberg 1980, Hubbell & Foster 1986, Pianka 1986).

Sólo existe información previa de la densidad en el caso de *Anolis nebulosus* y otras especies del género. En el caso de *A. nebulosus*, Lister y García (1992) reportan una densidad de alrededor de 30 ind/ha para la misma zona de estudio, mientras que se reporta una densidad de 770 ind/ha en una población de bosque de encino en Nayarit (Jenssen 1970). Las densidades reportadas en otras especies del género incluyen a *A. sagrei* con 10,000 ind/ha, *A. distictus* con 4,230 ind/ha, *A. angustipes* con 1,200 ind/ha (Schoener & Schoener 1980) y *A. cupreus* con 1,200 ind/ha (Fleming & Hooker 1975). Por lo anterior, las densidades reportadas en éste estudio pueden considerarse bastante bajas, lo cual puede estar ligado, entre otros factores, a la depredación (Lister & García 1992). En las islas de la bahía de Chamela se ha podido constatar que *A. nebulosus* es por lo menos diez veces más abundante que en la zona de estudio (B. C. Lister & A. García, obs. pers.).

Desafortunadamente, no fue posible encontrar en la literatura referencia alguna acerca de las densidades de las demás especies en estudio, encontrándose solamente el reporte de una densidad de 97 ind/ha en una población de *Sceloporus jarrovi* de un bosque templado (Simon & Middendorf 1976).

Estructura por edades y sexos

A partir de los datos de la estructura por edades para cada especie, se puede situar la reproducción de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* en plena época de lluvias, mientras que en el caso de *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* se situaría hacia finales de dicha estación. Estos resultados no difieren de lo reportado por Casas (1982). Las diferencias tan marcadas en la estructura por edades encontradas en *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis* indican un probable recambio anual de la población, con mayor abundancia de crías al inicio de la estación de secas. El recambio anual de la población de adultos ha sido reportado con anterioridad para *Anolis nebulosus* (Jenssen 1970).

En todas las especies, el registro de machos fué mayor que el de las hembras durante el año. La estructura de sexos registrada mostró diferencias bimestrales significativas en *Anolis nebulosus*, *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis*. El mayor número de machos observados probablemente esté influenciado por el hecho de que en general los machos presentan mayor actividad que las hembras (Fitch & Achen 1977, Lister & García 1992), por lo que son más conspicuos.

Ciclos de actividad

Patrones diarios y estacionalidad

Los ciclos de actividad obtenidos a partir de los datos totales del año, difieren significativamente sólo en el caso de los pares formados por *Anolis nebulosus* con *Sceloporus utiformis* y *Urosaurus bicarinatus* respectivamente. Los ciclos de actividad de las especies siguieron en general un patrón de actividad diaria de tipo unimodal a excepción de *Anolis nebulosus* cuyo ciclo tendió más hacia la bimodalidad, lo que concuerda con lo reportado anteriormente para ésta especie (Lister & García 1992). Con respecto *Urosaurus bicarinatus*, la actividad de tipo unimodal ha sido anteriormente registrada en una población estudiada en Michoacán (Zeferino Uribe, datos no publicados) donde la mayor actividad se concentra hacia el medio día. Un patrón similar ha sido reportado para *Urosaurus ornatus* (Congdon et. al. 1982). Con respecto a *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis*, no existe antecedente al respecto, sin embargo, la actividad diaria de tipo unimodal se ha reportado en otras especies del género (Simon & Middendorf 1976, Barbault & Maury 1981, Creusere & Withford 1982, Bruce & Dunham 1988).

La unimodalidad de los ciclos de actividad de éstas especies tropicales, difiere de lo generalmente propuesto por algunos autores, para especies de regiones cálidas. La unimodalidad se considera para ambientes templados mientras que la bimodalidad para ambientes cálidos (Tinkle 1967, Pianka 1973, Huey et. al. 1977, Barbault & Maury 1981, Cooper et. al. 1985). Sin embargo, estas generalizaciones se han hecho con base a estudios en bosques templados y zonas desérticas (Pianka 1970, Tanner & Krogh 1974, Barbault & Maury 1981, Gallina et. al. 1985) por lo que los factores que determinan los ciclos de actividad pueden ser otros o actuar de diferente .

manera en éste sistema tropical. Casas-Andreu y Gurrola (1993) reportan ciclos de actividad de tipo unimodal para dos especies del género *Cnemidophorus* en la zona estudio, mientras que Hirt (1963) y Hillman (1969), han encontrado ciclos unimodales para otras especies tropicales del mismo género.

No se encontraron diferencias estacionales en los ciclos de actividad por especie. Sin embargo, en todas las especies existió un ligero aumento de la actividad hacia las primeras horas del día durante la época de lluvias, lo que puede estar relacionado con la temperatura y el fotoperíodo. En la zona de estudio, existe una gran variación de la temperatura mínima ambiental y el fotoperíodo, con mayores temperaturas y fotoperíodo más prolongado durante la época de lluvias (Bullock 1986, 1988). Lo anterior, probablemente permite la actividad de los individuos un poco más temprano en la estación húmeda que en la seca. Se ha demostrado que la temperatura es importante para el inicio de la actividad en lagartijas (Pianka 1973, Barbault et. al. 1977, Vitt & Omhart 1977a).

En un estudio del comportamiento de *Anolis nebulosus*, se reportan cambios estacionales en los niveles de actividad, debido principalmente a la mayor actividad de tipo social desarrollada por los machos (Lister & García 1992). No se cuenta con información de estudios previos al respecto para las especies restantes.

Ciclos de actividad de los sexos

Sólo se encontraron diferencias significativas en la actividad de los sexos en el caso de *Anolis nebulosus*, presentándose en el ciclo de actividad de los machos una mayor tendencia hacia la bimodalidad, patrón observado anteriormente para en ésta especie sobre todo durante la temporada de reproducción (Lister & García 1992). En *Sceloporus graciosus* y *Sceloporus undulatus* se han reportado mayor actividad en machos que en hembras, también durante la

reproducción. En estos estudios, se observaron los cambios conductuales y los niveles de actividad en los sexos, registrándose cambios en los niveles de actividad sobre todo por parte de los machos. El método empleado en éste estudio, sólo tomó en cuenta la frecuencia de presencia de individuos para determinar el patrón de actividad de las especies y probablemente no haya sido eficaz en detectar los cambios en el nivel de actividad entre los sexos, por ejemplo de las especies de *Sceloporus*, ya que para ello se requería de la observación constante de individuos como se hizo en los estudios mencionados.

Temperatura ambiental y ciclos de actividad

Los datos sugieren la existencia de un rango de preferencia térmica de alrededor de los 26 y 31 °C, en el cual se puede observar con mayor frecuencia las cuatro especies. Las diferencias significativas en el rango de temperatura en el que se observan con mayor frecuencia los individuos de las diferentes especies, se debieron principalmente a *Anolis nebulosus*. Las otras especies tuvieron una participación considerablemente menor en el valor de la X^2 , indicando una mayor similitud entre ellas, en cuanto al rango de temperatura se refiere. El óptimo térmico para *Anolis nebulosus* se ubica en los 27°C, por lo que es probable que la temperatura ambiental alcanzada hacia el mediodía (alrededor de los 30°C) sea el factor que esté influyendo en la disminución de su actividad en tal periodo.

La temperatura máxima promedio es de 30°C, la cual está muy cercana a los óptimos térmicos de *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis* (31°C y 30°C respectivamente), lo cual indica que probablemente las temperaturas al mediodía son las adecuadas, permitiendo que el máximo de su actividad ocurra a dichas horas. En el caso de *Urosaurus bicarinatus* el mayor número de individuos fué visto alrededor de los 29.28°C, sin embargo, ésta especie realiza su mayor

actividad por las mañanas y hacia el medio día, por lo que no resulta tan evidente la interpretación de su actividad en términos de la temperatura como en las demás especies. La importancia de la temperatura en el establecimiento de los ciclos de actividad ha sido reportada anteriormente (Ruibal 1961, Rand 1964, Pianka, 1969b, 1971, 1973, Schoener 1970, Huey & Pianka 1977, Huey et. al. 1977, Vitt & Ohmart 1977a, 1977b, Barbault 1973, 1977, Cooper et. al. 1985, Tanaka & Nishihira 1987, Van Dame et. al. 1987, Bruce & Dunham 1988, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

Los patrones de actividad de las especies no varían estacionalmente. De la misma manera, tampoco se presentan diferencias importantes en la máxima ambiental (Bullock 1986). La única tendencia registrada en los ciclos de actividad de las especies fue hacia un ligero aumento de la actividad en durante las mañanas en la época de lluvias, lo que coincide con las mayores temperaturas mínimas registradas en esa estación con respecto a la de secas (Bullock 1986, 1988). Casas-Andreu & Gurrola (1993) estudiando dos especies de *Cnemidophorus* en esta región tampoco encontraron diferencias estacionales en los ciclos de actividad a pesar de encontrar temperaturas óptimas para el inicio y establecimiento de la actividad. Los trabajos que reportan variaciones estacionales en la actividad de las especies dan como uno de los principales factores el cambio estacional en la temperatura ambiental (Pianka 1969b, 1971, 1973, Huey & Pianka 1977, Huey et. al. 1977, Vitt & Ohmart 1977a, 1977b), estacionalidad no muy marcada en la región de estudio, sobre todo en lo que a la temperatura máxima se refiere (Bullock 1986).

Uso del hábitat

Se registraron diferencias significativas en el uso del hábitat entre las especies en general, diferencias que se mantuvieron dentro del análisis interespecífico de tipo estacional a excepción de las parejas formadas por *Anolis nebulosus* con *Sceloporus melanorhinus* (durante las lluvias y la

transición) y *Urosaurus bicarinatus* (durante la estación de sequía). En el análisis intraespecífico del uso del hábitat a través de las estaciones, sólo se encontraron cambios significativos en *Sceloporus melanorhinus* y *Urosaurus bicarinatus*, cambios que consistieron principalmente en que dichas especies utilizaron con mayor frecuencia las partes bajas de los arboles sobre todo en la época de sequía y de transición. Es probable que debido a que estos cambios en la altura de la percha, *S. melanorhinus* y *U. bicarinatus* se ha asemejen en el uso del hábitat con *A. nebulosus* en dichas estaciones y por ello no existan diferencias; de hecho se presentan los índices de solapamiento del hábitat entre los distintos pares de especies, son mayores en promedio durante la temporada de sequía.

El uso del hábitat reportado para *Anolis nebulosus* concuerda con lo reportado por Jenssen (1970). La diferencia en el uso del hábitat entre especies simpátricas esta bien documentado en otras especies y regiones (Rand 1964, Schoener 1968, 1975, Pianka 1969a, 1973, 1975, 1985, Kiestler et. al. 1975, Rose 1976, Sampedro et. al. 1979, 1981, Moermond 1979, Barbault & Maury 1981, Reinert 1984, Salzburg 1984, Simbotwe 1984, Rummel & Roughgarden 1985, Goto et. al. 1989, Ceballos 1990, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

El tiempo como un recurso

Los valores promedio de los índices calculados para los ciclos de actividad, a partir de los datos por estación, varían entre las parejas. Cabe señalar que en los casos donde se encontraron diferencias significativas en los ciclos de actividad y los valores de los índices de solapamiento fueron menores, siempre estuvo involucrada *A. nebulosus*, lo que sugiere que ésta especie es la más diferenciada del resto de las especies. Lo anterior sugiere que *Anolis nebulosus*, con un ciclo de actividad bimodal, es la especie que utiliza de forma más distinta el recurso tiempo con

respecto a las otras especies, que presentan un ciclo de actividad unimodal. Puede considerarse que de manera parcial, el tiempo resulta importante para separar a *A. nebulosus* de las otras especies, permitiéndose así su coexistencia. El hecho de que de los valores promedio de los índices de solapamiento de actividad entre todas las parejas, sean menores durante la época de sequía y mayores durante época de lluvias, sugiere ciertos ajustes de tipo estacional en los ciclos de actividad de las especies. El no haber encontrado diferencias estacionales intra e interespecíficas a excepción de la comparación de *A. nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* (tanto en lluvias como en el período de transición) sugiere que probablemente los cambios sean a una escala más fina, la cual no pudo ser detectada a este nivel de estudio.

Complementaridad espacio - tiempo

Se observa una correspondencia inversa en los valores de los índices de solapamiento de la actividad y el hábitat de las especies, obteniéndose valores altos en un recurso y bajos en el otro. Esta tendencia se observa en casi la totalidad de las parejas a excepción de aquella formada entre *Sceloporus melanorhinus* y *Urosaurus bicaritanus* cuyos valores (en realidad no muy altos) promedio de los índices a través de las estaciones son de similares tanto en el caso de la actividad y el hábitat. Los índices de solapamiento en el uso del hábitat de las especies son bajos en promedio a excepción entre *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus*, pareja que a su vez registra el valor más bajo en promedio en el solapamiento de la actividad. Por un lado, *Sceloporus utiformis* presenta los valores promedio de solapamiento más bajos en el uso del hábitat con las demás especies, mientras que por otro lado, presenta los valores promedio de solapamiento más altos en su actividad con el resto de las especies. Lo anterior sugiere la existencia de una complementaridad de los nichos a través de las dimensiones de tiempo y hábitat.

Lo cual se confirmó al multiplicar los coeficientes de solapamiento de la actividad y del hábitat como una medida de uso multidimensional del nicho (Pianka 1986), obteniéndose valores bajos tanto para el análisis basado en los datos anuales, como en el basado en los datos por estación. La complementariedad de los nichos ha sido mencionado con anterioridad como un mecanismo que permite la coexistencia de las especies, (Pianka 1969b, 1973, 1975, Schoener 1974b, Barbault et al. 1977, Barbault & Maury 1981, Rummel & Roghigarden 1985, Casas-Andreu & Gurrola 1993).

CONCLUSIONES

Los ciclos de actividad presentaron diferencias significativas interespecíficas sobre todo en aquellas parejas donde se incluyó *Anolis nebulosus*, especie con una marcada tendencia hacia la actividad de tipo bimodal, mientras que el resto de las especies tendieron a la unimodalidad. No se detectaron fluctuaciones estacionales significativas en los ciclos de actividad de las especies, sólo algunas con respecto al inicio del ciclo de actividad, que fue más temprano cuando el fotoperíodo y la temperaturas mínimas fueron mayores (temporada de lluvias). Es muy probable que en un ambiente como el estudiado, las especies desarrollen estrategias conductuales por ejemplo, para enfrentar dicha la estacionalidad ambiental, mismas que se verían reflejadas en diferencias estacionales en el tipo de actividad (de forrajeo, despliegue social, etc.). Sin embargo, tales diferencias no pudieron ser detectadas con el método empleado, el cual sólo permitió conocer los niveles de actividad a un nivel general.

La fuerte correlación de la temperatura ambiental y el registro de los individuos, así como la existencia de un tope térmico y preferencia térmica, junto con la poca variación mensual de la temperatura ambiental, sugieren que la temperatura es uno de los factores responsables para el tipo de actividad exhibido por las especies.

Si bien existen diferencias significativas entre los ciclos de actividad entre algunas parejas de especies, el recurso tiempo no explica por sí sólo la organización de ésta parte de la comunidad de lacertilios. El uso diferencial en el hábitat y el índice de solapamiento espacio-tiempo sugiere una complementaridad en los nichos temporal y espacial entre las especies estudiadas, permitiendo su coexistencia. *Sceloporus utiformis* es la especie que se solapa más en actividad con las demás especies, pero es al mismo tiempo, es la especie que difiere más en tipo de hábitat utilizado. Al analizar el solapamiento actividad - hábitat, los índices son bajos para todas las pares de especies. *Sceloporus utiformis* es una especie terrestre, *Urosaurus bicarinatus* es arborícola pero habita las partes altas de los árboles, mientras que *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus* se solapan en actividad, presentando además un uso similar del hábitat.

La separación de estas dos últimas especies podría lograrse através de diferencias ecológicas relacionadas al tamaño corporal, *A. nebulosus* mide hasta 43 mm de longitud hocico - cloaca, mientras que *Sceloporus melanorhinus* mide 72 mm. Esta diferencia en tamaño puede indicar diferencias en el grosor de la percha utilizada, tamaño de la presa consumida o diferentes requerimientos metabólicos como ha sido señalado por diversos autores en otras especies (Schoener 1968, 1974b, Pianka 1973, Simon 1975, Lister 1976a, 1976b, Rose 1976, Scott et. al. 1976, Barbault et. al 1978).

Otro factor de coexistencia de estas especies son las abundancias relativas tan desiguales a lo largo del año. *Sceloporus utiformis* y *Anolis nebulosus* son, con mucho, más abundantes que *Sceloporus melanorhinus* y *Urosaurus bicarinatus*, lo que puede permitir su coexistencia a pesar de utilizar similarmente el recurso tiempo, o el hábitat en el caso de *Anolis nebulosus* y *Sceloporus melanorhinus*. Las selvas bajas caducifolias como la estudiada, representan sistemas muy

dinámicos con una marcada estacionalidad climática anual y una fuerte variación interanual que produce cambios importantes en la disponibilidad de recursos y en el funcionamiento de la selva (Murphy & Lugo 1986). Estos cambios deben provocar diversas presiones sobre las poblaciones de las especies estudiadas, mismos que se ven reflejados en las diferencias de su abundancia relativa. El papel de la estacionalidad dentro de la organización de la comunidad ha sido señalada anteriormente por varios autores (Wiens 1977, Lister 1980, Wolda 1988, Schoener 1982, Lewin 1983).

Es importante realizar estudios sobre el uso del recurso alimenticio, la depredación en las diferentes especies, y sobre todo de los factores que influyen en los cambios estacionales y anuales en la densidad de estas poblaciones. Debido a la considerable dinámica espacial y temporal presente en la región, la importancia de los diversos factores de estructuración como son la competencia, depredación, estacionalidad y repartición de recursos puede variar año con año, haciendo necesario planear el estudio a largo plazo de estos aspectos, con la finalidad de obtener una idea más precisa de los factores de coexistencia de las especies presentes en ésta comunidad.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R. 1979. The lizard *Corytophanes cristatus*: an extrem sit and wait predator. *Biotropica*, II, 136-139.
- Arizmendi, C, H. Berlanga, L. Márquez, L. Navarizo y F. Ornelas. 1991. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, (Serie Cuadernos No. 4), Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Barbault, R., 1973. Structure et dynamique d' un peuplement de Lézards: les Scincidés de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) Thèse Faculté des Sciences, Paris.
- Barbault, R., 1977. Etude Comparative Des Cycles Journaliers D' Activité Des Lézards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus scalaris*, *Cnemidophorus tigris* Dans le Désert De Mapimi (Mexique). *Bull. Soc. Zool. France* 102: 159-168.
- Barbault, R. and M. E. Maury., 1981. Ecological Organization of a Chihuahuan Desert Lizard Community. *Oecologia (Berl)* 51:335-342.
- Barbault, R., C. Grenot and Z. Uribe. 1978. Le partage des resurces alimnetaires entre les espèces des lezards den désert de Mapimi (Mexique). *La Terre et al Vie* 32: 135 - 150.
- Beck, D. D. and C. H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard *Heloderma horridum* in coastal Mexico. *Journal of Herpetology* 25:395-406.
- Begon, M. Harper, J. and C. Townsend. 1990. *ECOLOGY, Individuals, Populations and Communities*. Second Edition. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, Masss, USA.
- Borcea, M., 1978. Animal activity cicle of *Lacerta agilis cheisonansis* in Moldavia, Romania. *STUD. CERCERT. BIOL.* 30(2): 171 - 176.
- Brimley, C. S., 1925. The Seasonal catch of snakes at Raleigh North Carolina. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 41:100 - 103.
- Brower, J. E. and J. Zar. 1979. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown Co. Iowa No. 32, 149 pp.
- Bruce, W. and A. Dunham., 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69(1):167-176.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geaph. Biocl., Ser B* 36:297-316 pp.

- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Pp 5-17, en *La entomofauna de Chamela, Jalisco, México* (M. A. Morón, ed). *Folia Entomológica Mexicana* No. 77.
- Bullock, S, and A, Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35
- Casas-Andreu, G., 1982. Anfibios y reptiles de la costa suroeste el estado de Jalisco, con aspectos sobre su ecología y biogeografía. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Casas-Andreu, G. y M, A. Gurrola-Hidalgo. 1993 .Aspectos de la ecología comparativa de dos especies del género *Cnemidophorus* en la costa de Jalisco, México.
- Case, T. J., and M. E, Gilpin. 1974. Interference competition and niche theory. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 71:3073-3077
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forests in western Mexico. *Journal of Mammalogy* 71: 263-266.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ceballos, G., y A Miranda. 1993. Los mamíferos de la Costa de Jalisco. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., México.
- Colinvaux, P. 1980. *Introduction to the Ecology*. Limusa: México.
- Conant, R. 1938. On the seasonal occurrence of reptiles in Lucas County, Ohio. *Herpetologica*, 1:137-139.
- Connell, J. H. 1984. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Pp 81-116. en *Ecology and Evolutionary Biology: A round table on research* (Salt, G. W. ed). Chicago Press. USA.
- Congdon, J., L. J. Vitt., R. C. Van Loben Sels, and R. D. Ohmart. 1982. The ecological significance of water flux rates in arboreal lizard of the genus *Urosaurus*. *Physiol. Zool.* 55(3):317-322.
- Cooper, E. W., C. Caffrey, and L. J. Vitt. 1985. Diel activity patterns in the banded gecko, *Coleonyx variegatus*. *Journal of Herpetology*, 19(2):308-311.
- Cox, G. W. 1976. *Laboratory Manual of General Ecology*. Wm. C. Brown Co. Iowa. USA.
- Creusere, F. M. and W. G. Whitford. 1982. Temporal and Spatial Resource Partitioning in a Chihuahuan Desert Lizard Community. Pp 121-127 en *Herpetological Communities : A*

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists League : Fish and Wildlife Service, Wild Life Report 13 (N. J. Scott, ed). Washington, D. C.

Edroma, E. L. and W. Scali. 1973. Observation in the Nile monitor lizard (*Varanus niloticus*) in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.*, 21(3):197-202.

Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. En M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. 1era edición. Sinauer, Sunderland, Mass., pp. 35-55

Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson. Pp 63-68. Ferguson, G., 1971. Observations on the behavior and interactions of two sympatric *Sceloporus* in Utah. *The American Midland Naturalist*, 86(1): 190-196.

Fitch, S. H., and P. L. von Achen. 1977. Spatial relationships and seasonality in the skinks *Eumeces fasciatus* and *Scincella laterale* in northeastern Kansas. *Herpetologica* 33: 303-313.

Flemming, T. H. and R. S. Hooker. 1975. *Anolis cupreus*: A response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56(6):1243-1261.

Floyd, H. B. and T. Jenssen. 1983. Food habits of the jamaican lizard *Anolis opalinus*: resource partitioning and seasonal effects examined. *Copeia* (2):319-331.

Gallina, S., M. E. Maury, K. Rogovin, and D. Semenov. 1985. Comparación de dos comunidades de lagartijas de los desiertos Chihuahuense y de Karakum. *Acta Zoológica Mexicana* (ns) 11:1-15.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

García, A. y G. Ceballos. 1994 *Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. - Instituto de Biología, UNAM. Méx.

García, A. & G. Ceballos. 1995. Reproduction and breeding success of California Least Terns in Jalisco, Mexico. *The Condor*, 97:1084-1087.

Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkins Pp. 19-20.

Goto, M. M. and M. A. Osborne. 1989. Nocturnal microhabitats of two Puerto Rican grass lizards, *Anolis pulchellus* and *Anolis krugi*. *Journal of Herpetology*, 23(1):79-81.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher Auk, 34:427-433.

- Gutiérrez, G. and R. Sánchez. 1986. Repartición de los recursos alimenticios en la comunidad de lacertilios de Calhuacán, Edo. de México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, UNAM. México.
- Heatwole, H. 1970. Thermal ecology of the desert dragon *Amphibolurus inermis*. *Ecol. Monogr.*, 40:425-457.
- Heatwole, H. 1976. *Reptile Ecology*. University of Queensland Press. Queensland:Australia.
- Henderson, R. W. 1974. Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). *Herpetologica*, 30(4):327-332.
- Hillman, P. E. 1969. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia:Teiidae). *Ecology*, 50:476-481.
- Hirt, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. *Ecol. Monogr.*, 33:83-112.
- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1986. Commonness and Rarity in a Neotropical Forest: Implications for Tropical Tree Conservation. En M. E. Soulé (editor), *Conservation Biology*. 2da edición. pp 205-231.
- Huey, R. B. and E. Pianka. 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology*, 58: 119-128.
- Huey, R. B. and E. R. Pianka. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. Pp 281-289 en *Lizard Ecology* (Huey, R., E. Pianka and T. Schoener, eds). Library of Congress Cataloging in Pub. Data, USA.
- Huey, R. B., E. R. Pianka, and J. A. Hoffman. 1977. Seasonal variation in thermoregulation behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology*, 58:1066-1075.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22:415-427.
- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 4(1-2):1-38.
- Kiester, A. R., Gorman, G. C., and D. C. Arroyo. 1975. Habitat selection behavior of three species of *Anolis* lizards. *Ecology*, 56: 220-225.
- Krebs, J. Ch., 1978. *ECOLOGY: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Second Edition. Harper & Row, New York, N.Y.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton, University Press. USA.
- Lewin, R. 1983. Santa Rosalia was a goat?. *Science*, Vol 221:636-639.

- Gutierrez, G. and R. Sánchez. 1986. Repartición de los recursos alimenticios en la comunidad de lacertilios de Cahuacán, Edo. de México. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, UNAM. México.
- Heatwole, H. 1970. Thermal ecology of the desert dragon *Amphibolurus inermis*. Ecol. Monogr., 40:425-457.
- Heatwole, H. 1976. Reptile Ecology. University of Queensland Press. Queensland:Australia.
- Henderson, R. W. 1974. Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). Herpetologica, 30(4):327-332.
- Hillman, P. E. 1969. Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia:Teiidae). Ecology, 50:476-481.
- Hirt, H. F. 1963. The ecology of two lizards on a tropical beach. Ecol. Monogr., 33:83-112.
- Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1986. Commonness and Rarity in a Neotropical Forest: Implications for Tropical Tree Conservation. En M. E. Soulé (editor), Conservation Biology. 2da edición. pp 205-231.
- Huey, R. B. and E. Pianka. 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). Ecology. 58: 119-128.
- Huey, R. B. and E. R. Pianka. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. Pp 281-289 en Lizard Ecology (Huey, R., E. Pianka and T. Schoener, eds). Library of Congress Cataloging in Pub. Data, USA.
- Huey, R. B., E. R. Pianka, and J. A. Hoffman. 1977. Seasonal variation in thermoregulation behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. Ecology, 58:1066-1075.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 22:415-427.
- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria: Iguanidae). Journal of Herpetology 4(1-2):1-38.
- Kiester, A. R., Gorman, G. C., and D. C. Arroyo. 1975. Habitat selection behavior of three species of *Anolis* lizards. Ecology, 56: 220-225.
- Krebs, J. Ch., 1978. ECOLOGY: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Second Edition. Harper & Row, New York, N.Y.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton, University Press. USA.
- Lewin, R. 1983. Santa Rosalia was a goat?. Science, Vol 221:636-639.

- Lewis, T. and L. R. Taylor. 1964. Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 116:393-476.
- Lister, B. C. 1976a. The nature of niche expansion in west Indian *Anolis* lizards I: ecological consequences of reduced competition. *Evolution*, 30(4):659-676.
- Lister, B. C. 1976b. The nature of niche expansion in west Indian *Anolis* lizards II: evolutionary components. *Evolution*, 30(4):677-692.
- Lister, B. 1980. Resource variation in the structure of british bird communities. *Ecology*, 77(7):4185-4187.
- Lister, B. 1981. Seasonal niche relationships of rainforest *Anolis*. *Ecology*, 62(6):1548-1560.
- Lister, B. 1992. Effects of predators on prey behavior and ecology. (in press). *Trends in Ecology*. (ed. J. Menon). Council of Scientific Research Integration, India.
- Lister, B. and A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- Lott, E. 1985. La Estación de Biología Chamela (Serie, listados Florísticos de Mexico No. 3), Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, México.
- Lott, E, S. Bullock and A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19(3):228-235.
- Maury, M. E. 1981. Variability of activity cycles in some species of lizards in the Bolson de Mapimí. Pp 101-118 en *Ecology of the Chihuahuan Desert: Organization of some Vertebrates Communities* (Barbault, R. and G. Halffter, eds) Instituto de Ecología, México 8.
- Mc Arthur, R. H. and R. Levins. 1967. The limiting similarity: convergence and divergence of coexisting species. *Am. Natur.* 101:337-385.
- Moermond, T. C. 1979. Habitat constrains on the behavior, morphology in community structure of *Anolis* lizards. *Ecology*, 60(1):152-164.
- Morón, M. 1988. La Entomofauna de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* No.77
- Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:67-88.
- Pianka, E. R. 1969a. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. *Ecology*, 50(3):498-502.

- Pianka, E. R. 1969b. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology*, 50(6):1012-1030.
- Pianka, E. R. 1970. Comparative autoecology of the lizards *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51:703-720.
- Pianka, E. R. 1971. Lizard species density in the Kalahari desert. *Ecology*, 52:1024-1029.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizards communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 4:53-73.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1(5):2141-2145.
- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. Pp 292-314 en *Ecology and Evolution of Communities*. (M. Cody and J. Diamond, eds). Harvard University Press, USA.
- Pianka, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos*, 35: 194-201.
- Pianka, E. R. 1985. Some intercontinental comparisons of desert lizards. *National Geographic Research*, Vol. 1:490-503.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press. New Jersey, USA.
- Pianka, E. R. and W. S. Parker. 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 1972:493-508.
- Pianka, E. R. and H. D. Pianka. 1976. Comparative ecology of twelve species of nocturnal lizards (Geckoniade) in the western Australian desert. *Copeia* (1):125-142.
- Ramírez-Buatista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología, Univ. Nac. Autón. México, (23): 1-27, ill.(color).
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology*, 45(4):745-752.
- Reinert, H. K. 1984. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology*, 65(2):478-486.
- Rose, B. R. 1976. Habitat and prey selection of *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*. *Ecology*, 57:531-541.
- Rose, B. 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Copeia*, 1981, 332-330.

- Ruby, D. E. 1977. Winter activity of the narrows spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *Herpetologica*, 33(3):322-333.
- Ruibal, R. 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution*, 15(1):98-111.
- Rummel, J. D. and J. Roughgarden. 1985. Effects of reduced perch high separation on competition between two *Anolis* lizards. *Ecology*, 66(2):430-444.
- Saint-Girons, H. and M. Charlotte. 1976. Interspecific relations in activity cycle in *Lacerta viridis* and *Lacerta agilis* (Sauria:Lacertidae). *Vie Milieu Ser. C. Biol. Terr.*, 26(1):115-132.
- Salszburg, M. A. 1984. *Anolis sagrei* and *Anolis cristatellus* in southern Florida: a case study in interspecific competition. *Ecology*, 65(1):14-19.
- Sampedro, A. M., Berovides, V., y O. Torres. 1979. Habitat, alimentación y actividad de dos especies de *Leiocephalus* (Sauria:Iguanidae) en dos localidades de la región sur de Cuba. *Ciencias Biológicas*, 3:129-139.
- Sampedro, A. M., Berovides, V., y L. Rodríguez. 1981. Algunos aspectos ecológicos sobre dos especies cubanas del género *Anolis* (Sauria:Iguanidae). *Ciencias Biológicas*, 7:87-102.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4):704-726.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3):408-418.
- Schoener, T. W. 1974a. Competition and the form of habitat shift. *Theoretical population biology*, 6(3):265-307.
- Schoener, T. W. 1974b. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Schoener, T. W. 1974c. The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 71(10):4169-4172.
- Schoener, T. W. 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. *Ecol. Monogr.* 45(3):233-258.
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70:586-595.
- Schoener, T. W. and G. C. Gorman. 1968. Some niche differences in three Lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology*, 49(5):819-830.
- Schoener, T. W. and A. Schoener. 1980. Densities, sex ratios, and population structure in four

- species of Bahamian *Anolis* lizards. *J. Anim. Ecol.* 49:19-53.
- Simberloff, D. 1984. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. Pp 46-55 en *Ecology and Evolutionary Biology: A round table on research* (Salt, G. W. ed). Chicago Press, USA.
- Simbotwe, M. P. 1983. Comparative ecology of diurnal geckos (*Lygodactylus*) in Kafue flats, Zambia. *Afr. J. Ecol.* 21(3): 143-144.
- Simbotwe, M. P. 1984. Resource partitioning in a woodland reptile community of the Kafue flats, Zambia. *Afr. J. Ecol.* vol. 22:281-287.
- Simon, C. A. and G. A. Middendorf. 1976. Resource partitioning by iguanid lizard: Temporal and microhabitat aspects. *Ecology*, 57(6):1517-1520.
- Smith, R. L. 1980. *Ecology and Field Biology*. Harper & Row. N.Y.
- Siegel, S. 1982. *Estadística No-paramétrica, Aplicada a las Ciencias de la Conducta*. Trillas, México.
- Spellerberg, F. 1973. Critical Minimum Temperatures of Reptiles. Páginas 239-247, en *Effects of Temperature on Ectothermic Organisms*. (W. Wieser ed.). Springer-Verlag Berlin. New York, USA.
- Strong, D. R. 1984. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. Pp 56-80. en *Ecology and Evolutionary Biology: A round table on research* (Salt, G. W. ed). Chicago Press. USA.
- Tanaka, S. and M. Nishihira. 1987. A field study of seasonal daily, and diel activity patterns of *Euphlepharis kuroiwae kuroiwae*. *Herpetologica*, 43(4):482-489.
- Tanner, W. W. and J. E. Krogh. 1974. Variation in activity as seen in four sympatric lizards species of southern Nevada. *Herpetologica*, 30:303-308.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side blotched lizard *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* No. 132:1-182.
- Van Dame, R., D. Bauwens, and R. F. Verheyen. 1987. Thermoregulatory responses to environmental seasonality by the lizard *Lacerta vivipara*. *Herpetologica*, 43(4):405-415.
- Vitt, L. J. and R. D. Ohmart. 1977a. Ecology and reproduction of lower Colorado river lizards: I. *Callisaurus draconoides* (Iguanidae). *Herpetologica*, 33(2):214-222.
- Vitt, L. J. and R. D. Ohmart. 1977b. Ecology and reproduction of lower Colorado river lizards: II. *Cnemidophorus tigris* (Teiidae), with comparisons. *Herpetologica*, 33(2):223-234.

Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65:590-597.

Wolda, H. 1988. Seasonality and the community. Pp 69-95. en *The Organizations of the communities* (Gee, J. H. R. and P. S. Giller, eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey, USA.