



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**ESTRUCTURA DEL NICHU ECOLÓGICO DE LAS ESPECIES DEL GRUPO *Anolis*
subocularis (SQUAMATA:POLYCHROTIDAE)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

RAMÓN EDUARDO MARTÍNEZ GRIMALDO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Andrés García Aguayo
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Martínez Meyer
Instituto de Biología, UNAM

Dr. José Jaime Zúñiga Vega
Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, D.F. Junio, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de Septiembre de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **MARTÍNEZ GRIMALDO RAMÓN EDUARDO** con número de cuenta **99215954** con la tesis titulada **“ESTRUCTURA DEL NICHOS ECOLÓGICO DE LAS ESPECIES DEL GRUPO *Anolis subocularis* (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE)”**, realizada bajo la dirección del **DR. ANDRES GARCIA AGUAYO:**

Presidente: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA
Vocal: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Secretario: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente: DR. MANUEL FERIA ORTÍZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de mayo de 2013.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios de Maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca que me permitió realizar mis estudios de posgrado con el registro (CVU/Becario): 344320/239935

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por otorgarme la Beca Tesis de Posgrado 2011 con el registro 12BTM0451.

Al Dr. Andrés García Aguayo por dirigir, orientar, criticar y colaborar con mi proyecto de tesis y por haber contribuido enormemente a mi formación académica en el campo de conocimiento de la ecología herpetofaunística durante mis estudios de posgrado.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer por ser parte del comité tutorial y por sus contribuciones, críticas y motivación académica que orientaron correctamente la realización de esta tesis en el área teórica práctica de los nichos ecológicos y su modelaje espacial.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por ser parte del comité tutorial y por sus contribuciones, críticas y motivación académica que orientaron correctamente la realización de esta tesis en el campo de conocimiento de la ecología poblacional.



AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi *alma máter*.

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por permitirme realizar mis estudios de Maestría en el campo de conocimiento que me encanta: La Ecología.

Agradezco al Instituto de Biología por asignarme un *Nicho* para el conocimiento de la ecología herpetofaunística.

Principalmente agradezco a mi director de tesis Andrés García Aguayo, por haber aceptado trabajar conmigo con este proyecto de tesis que yo propuse, por compartirme sus conocimientos de herpetología y otras áreas del conocimiento de la biología y, especialmente agradezco todo su apoyo incondicional para poder lograr la realización de este trabajo. Espero que está no sea la última vez que trabajemos juntos.

De igual forma, agradezco a cada uno de los miembros de mi comité tutorial quienes a lo largo de mis estudios de posgrado y en cada reunión tutorial que realizábamos, enriquecieron de manera muy significativa la estructura de mi proyecto de tesis de maestría:



Agradezco al Dr. Enrique Martínez Meyer por brindarme su amistad y compartir sus conocimientos sobre nichos ecológicos y su modelaje espacial, por criticar, contribuir, orientar y motivar este proyecto de tesis de maestría.

Agradezco al Dr. Jaime Zúñiga por brindarme su amistad y compartir sus conocimientos sobre ecología poblacional, por criticar, contribuir, orientar y motivar este proyecto de tesis de maestría.

Además, agradezco a cada uno de mis sinodales de examen de grado por sus críticas, consejos y sugerencias sobre su área de conocimiento que realizaron a este escrito de tesis enriqueciéndola de manera muy significativa:

Agradezco al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca por orientarme correctamente sobre el conocimiento de la sistemática de los *Anolis* de México.

Agradezco al Dr. Gustavo Casas Andreu por brindarme un espacio para realizar un breve seminario sobre mi tema de investigación y así ser criticado por él y sus pupilos.

Agradezco al Dr. Fausto Méndez de la Cruz por brindarme su amistad, por criticar mi trabajo de tesis no sólo durante la evaluación de este examen de grado, sino por hacerlo en varias ocasiones a lo largo de mis estudios de posgrado y en cada salida a congresos en los que coincidíamos.



Agradezco al Dr. Manuel Feria por su amistad, por haber sido mi asesor durante mis estudios de licenciatura y por las críticas que realizó a esta tesis.

También agradezco a todos los profesores que he tenido a lo largo de mis estudios de posgrado en las asignaturas de Sistemas de Información Geográfica y Modelaje Espacial, de Introducción a la Informática de la Biodiversidad, de Ecología de Poblaciones, de Ecología y Conservación del Bosque Tropical Caducifolio y de Ecología de Vertebrados del Bosque Tropical Caducifolio, cuyos conocimientos en cada una de estas áreas enriquecieron enormemente mi formación académica.

Agradezco a cada una de las familias y personas que conocí durante mis viajes de campo a la Costa del Pacífico Sur Mexicano y el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca, México. Debo de reconocer que sin ellas mi trabajo de tesis no se hubiera completado. A cada sitio que visite (Pochutla, Tehuantepec, San Dionisio del Mar y Tehuantepec) conocí gente que me adoptó como parte de su familia, que me brindó su amistad, sus experiencias de vida y me acompañaron a zonas bien conservadas de Selva Baja Caducifolia en donde, con su ayuda, pude tomar los datos ecológicos que presento en esta tesis. A todos ellos: ¡Gracias! ¡Nos volveremos a ver!



Agradezco a cada uno de los investigadores internacionales especialistas en la ecología y el estudio de los *Anolis*, quienes por vía correo electrónico compartieron un poco de su conocimiento y además me brindaron consejos y referencias para poder realizar mi proyecto de tesis. Particularmente agradezco a Jonathan Losos por obsequiarme su libro *Lizards in a Evolutionary Tree*.

Agradezco a cada uno de mis compañeros de cursos y del posgrado que conocí por brindarme su amistad y realizar críticas a mi proyecto de tesis.

Agradezco de forma muy particular a los alumnos del Dr. Fausto Méndez de la Cruz.

Agradezco a mi familia por su apoyo durante toda mi formación profesional.

Agradezco a aquellas personas que quizás no mencione pero que de alguna forma contribuyeron a mi formación profesional compartiendo críticas y consejos.

Agradezco que finalmente logre estudiar en el campus universitario siempre anhelado.

Agradezco a las lagartijas del género *Anolis*, fuente del conocimiento ecológico y evolutivo, quienes nos dan una amplia diversidad de temas de estudio, gracias a ellos hoy en día existimos los *Anolologist*.



Y ¿por qué no? nuevamente agradezco a aquellos grandes personajes de la biología: Aristóteles, Lamarck, Darwin, Linneo, Pasteur, Mendel, Oparin, Crick, Herrera, Beltrán, Rzedowski, Hutchinson, Levin, McArthur, Pianka, Wilson, Williams, Fitch, Schoener, Losos y una infinidad de investigadores que no cité pero que gracias a sus trabajos han sido fuente de inspiración para mi y gracias a ellos existe esta hermosa ciencia: la Biología.



DEDICATORIA

A mi familia:

A mis señoritas fuentes de inspiración y motivación

Nohemí Rebeca, por su comprensión y paciencia;
Ariadne Sofía, porque tus sonrisas son mi inspiración
Yarazet Zunashi, tu picardía me sorprende y me
mantiene alegre.

A mis papás

Sin el apoyo de mi padre, quizás no alcanzo esta meta.
Los desvelos de mi madre a la hora de las tareas ahora ven sus
frutos.

A mis hermanos Héctor y Rosita compañeros de travesuras.

Al resto de mi familia, a quienes desde que fui niño, se asombraron por mi
decisión de llegar a ser biólogo, y ahora que pienso en dedicarme a la
investigación, espero ganar su respeto y admiración.

A todos mis amigos.

En especial a la memoria de mi mejor amigo Iván† quien me enseñara
muchas cosas de la vida; y de igual forma a la memoria de Felipe†
con quién tenía muy buenas charlas intelectuales.

A todos ustedes:

LES DEDICO ESTA TESIS



“LA ECOLOGÍA ES LA HISTORIA NATURAL CIENTÍFICA”

CHARLES ELTON

“LA ASTRONOMÍA ES UNA CIENCIA MUY RESPETADA, INCLUSO ANTES QUE LA ECOLOGÍA, SIN EMBARGO TANTO COPERNICO COMO GALILEO NUNCA TRABAJARON CON UNA ESTRELLA”

ROBERTH MACARTHUR

"... YO CREO QUE EXISTE —Y LO SIENTO DENTRO DE MÍ— UN INSTINTO DE LA VERDAD O EL CONOCIMIENTO O EL DESCUBRIMIENTO, DE ALGO DE LA MISMA NATURALEZA QUE EL INSTINTO DE LA VIRTUD, Y EL HECHO DE QUE TENGAMOS ESE INSTINTO ES RAZÓN SUFICIENTE PARA REALIZAR LAS INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS AUNQUE NO SE DERIVEN DE ELLAS ALGÚN RESULTADO PRÁCTICO"

CHARLES DARWIN



ÍNDICE

RESUMEN	6
ABSTRACT	7
INTRODUCCIÓN DE LA TESIS	8
FUNDAMENTOS TEÓRICOS	10
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	32
HIPÓTESIS.....	35
OBJETIVOS.....	36
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES QUE CONFORMAN AL GRUPO <i>Anolis subocularis</i>	37
ÁREA DE ESTUDIO.....	41
MÉTODOS	46
RESULTADOS	65
DISCUSIÓN.....	102
LITERATURA CITADA	111
ANEXOS.....	144

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

FIGURAS

Figura 1. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal.....	15
Figura 2. Diversos niveles de solapamiento de nicho posibles.	18
Figura 3. Diagrama donde se muestra el proceso delo Modelado de Nicho Ecológico	32
Figura 4. Abanico gular extendido de <i>Anolis isthmicus</i> de Tehuantepec, Oaxaca.	43
Figura 5. Abanico gular extendido de <i>Anolis subocularis</i>	43
Figura 6. Abanico gular extendido de <i>Anolis sp.</i> , población de Zanatepec, Oaxaca.....	44
Figura 7. Extensión geográfica de la ecoregión Selvas Bajas del Pacífico Sur.....	46
Figura 8. Variables morfométricas.	66
Figura 9. Distribución potencial de <i>Anolis subocularis</i>	70
Figura 10. Distribución potencial de <i>Anolis isthmicus</i>	71
Figura 11. Distribución potencial de <i>Anolis sp</i>	72
Figura 12. Distribución potencial de <i>Anolis unilobatus</i>	73
Figura 13. Distribución sobrepuesta de las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i>	75
Figura 14. Distribución de las lagartijas con respecto a.la altura y el diámetro de la percha.....	79
Figura 15. Relación entre Tc -Ts y Tc –Ta de <i>Anolis subocularis</i>	84
Figura 16. Relación entre Tc -Ts y Tc –Ta de <i>Anolis isthmicus</i>	85

Figura 17. Relación entre $T_c - T_s$ y $T_c - T_a$ de <i>Anolis sp.</i>	85
Figura 18. Distribución de las temperaturas corporales en la parte superior y de las temperaturas operativas en la parte inferior para las especies del grupo <i>A. subocularis</i>	86
Figura 19. Relación entre $T_c - T_s$ y $T_c - T_a$ de <i>Anolis unilobatus</i>	88
Figura 20. Distribución de las temperaturas corporales y de las temperaturas operativas para <i>A. unilobatus</i>	89
Figura 21. Relación entre la Temperatura corporal y las temperaturas ambientales de las tres poblaciones estudiadas de <i>A. unilobulatus</i>	90
Figura 22. Distribución de las temperaturas corporales y de las temperaturas operativas para las poblaciones de <i>A.unilobatus</i>	91
Figura 23. Morfoespacio de las poblaciones del grupo <i>A. subocularis</i>	98
Figura 24. Morfoespacio de las poblaciones de <i>A. unilobatus</i>	98
Figura 25. Identificación de desplazamiento de caracteres mediante el análisis de varianza del índice morfológico para las poblaciones en simpatría y alopatría de <i>A. unilobatus</i> y del grupo <i>A. subocularis</i>	102
Figura 26. Abanico gular extendido de <i>Anolis unilobatus</i>	155
Figura 27. Esquema de los hemipenes del grupo <i>A. sericeus</i>	156

TABLAS

Tabla 1. Principales variables macroambientales y su porcentaje de contribución para cada uno de los modelos de distribución potencial generados por Maxent para cada especie de <i>Anolis</i>	68
Tabla 2. Características ecológicas y geográficas del modelado de nicho del grupo <i>Anolis subocularis</i>	69
Tabla 3. Solapamientos de los modelos de nicho de las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i>	76
Tabla 4. Pruebas de equivalencia y similitud para los índices <i>I</i> y <i>D</i> de solapamiento de nicho de las tres especies que conforman al grupo <i>A. subocularis</i> y <i>A. unilobatus</i>	77
Tabla 5. Porcentaje de observaciones del microhábitat ocupado por las especies del grupo <i>A. subocularis</i> y <i>A. unilobatus</i>	79
Tabla 6. Promedio y valores de amplitud de nicho para la altura y diámetro de la percha de cada especie estudiada.	79
Tabla 7. Solapamientos de nicho para el eje de altura de la percha de las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i>	81
Tabla 8. Solapamientos de de nicho para el eje DAP de las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i>	81
Tabla 9. Caracterización del eje térmico del nicho ecológico de las tres especies que conforman al grupo <i>A. subocularis</i> y <i>A. unilobatus</i>	83
Tabla 10. Caracterización del eje térmico del nicho ecológico de las tres poblaciones muestreadas de <i>A. unilobatus</i>	87

Tabla 11. Solapamientos de nicho para el eje térmico de las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i> .	92
Tabla 12. Significancia estadística para los solapamientos de nicho para las especies del grupo <i>Anolis subocularis</i> .	93
Tabla 13. Comparaciones geográficas entre los solapamientos de nicho.	93
Tabla 14. Medias de las variables ecomorfométricas evaluadas para las especies del grupo <i>A. subocularis</i> .	94
Tabla 15. Medias de las variables ecomorfométricas evaluadas para las especies del grupo <i>A. subocularis</i> (Continuación Tabla 14).	95
Tabla 16. Medias de las variables ecomorfométricas evaluadas para las poblaciones <i>A. unilobatus</i> .	96
Tabla 17. Los primeros cuatro componentes y las cuatro primeras funciones discriminantes con sus eigenvalores y el porcentaje de explicación de varianza correspondiente, para las poblaciones del grupo <i>A. subocularis</i> y las poblaciones de <i>A. unilobatus</i> .	97
Tabla 18. Porcentaje de clasificación y predicción en base de las funciones del análisis de discriminantes para las poblaciones de <i>A. unilobatus</i> y del grupo <i>A. subocularis</i> .	99
Tabla 19. Correlación canónicas entre las variables morfológicas y ecológicas de las poblaciones del grupo <i>A. subocularis</i> y a las poblaciones de <i>A. unilobatus</i> .	100
Tabla 20. Porcentaje de índice morfológico y características del microhábitat para las poblaciones en simpatría y alopatría de <i>A. unilobatus</i> y del grupo <i>A. subocularis</i> .	100
Tabla 21. Prueba pareada de Tukey hsd para las poblaciones del ANOVA del índice morfológico para las poblaciones en alopatría y simpatría de <i>A. unilobatus</i> y del grupo <i>A. subocularis</i> .	101

RESUMEN

El nicho ecológico de las especies es determinado, en parte, por su historia filogenética. El género *Anolis*, con más de 400 especies distribuidas únicamente en mesoamérica, destaca por presentar una alta diversidad ecológica. El grupo fenético *Anolis subocularis* es un grupo endémico de México conformado por tres especies que habitan en las selvas bajas caducifolias de la costa del pacífico sur mexicano (SBCPS). Estas tres lagartijas presentan una distribución contigua y, además, morfológicamente son muy similares entre sí, por lo que su identificación resulta ser complicada, y todas, además, se encuentran en simpatria con *Anolis unilobatus* del grupo *A. sericeus*. Debido a que no existen estudios ecológicos donde se comparen sus nichos, en el presente estudio se cuantificaron y compararon los nichos ecológicos de las especies que conforman al grupo *A. subocularis* en escalas regional y local, con la finalidad de poner a prueba la hipótesis nula del conservacionismo del nicho que menciona que “las especies emparentadas taxonómicamente en regiones contiguas ocupan nichos ecológicos equivalentes, in embargo, en simpatria modificará algunos de los ejes para evitar la competencia”. En escala regional se compararon modelos de nicho ecológico realizados por el algoritmo Maxent y, en escala local, a poblaciones individuales de cada especie, in situ, se compararon tres ejes del nicho que son funcionales y significativos para la supervivencia de estas lagartijas arborícolas. Posteriormente se compararon con el nicho ecológico de la especie simpátrica *A. unilobatus*. Adicionalmente se realizó una caracterización ecomorfológica a cada especie y se exploró un posible desplazamiento de caracteres que explicaría la coexistencia de las especies. Los resultados obtenidos, en escala regional, sugieren una divergencia de sus nichos. Mientras que, en los resultados obtenidos en escala local, se reporta un moderado grado de similitud en la utilización de los recursos espacio-ambientales dentro de las SBCPS. La ecomorfología no quedó definida, se sugiere caracterizar otras especies que ocupen hábitats diferentes. Se sugiere un posible desplazamiento de caracteres para las especies en simpatria, sin embargo, no queda claro si los ejes de nicho evaluados en el estudio son en los que se evade la competencia o son otros que no fueron considerados.

PALABRAS CLAVE: Nicho ecológico, *Anolis*, modelación de la distribución potencial, conservadurismo, divergencia, ejes del nicho *in situ*, desplazamiento de caracteres, ecomorfometría.

ABSTRACT

The ecological niche of the species is determined by their phylogenetic history. The lizard genus *Anolis*, with more than 400 species distributed only in Mesoamerica, is notable for its high ecological diversity. The *Anolis subocularis* phenetic group is endemic to Mexico; this group include three species inhabiting the Mexican ecoregion known as Southern Pacific Dry Forests. The identification of these species is complicated since their geographic distribution is contiguous and their morphology is similar. They are also found in sympatry with *Anolis unilobatus* from the *A. sericeus* group. Because there are no studies that compare their ecological niches, in this work I quantified and compared its ecological niches at regional and local scales, to test the niche conservatism null hypothesis that states that "taxonomically related species occupy contiguous regions equivalent ecological niches, in yet sympatric modify some of the areas to avoid competition". In the regional scale I compared ecological niche models using the Maxent algorithm whereas at the local scale, I compared three niche axes from individual populations of each species, *in situ*, (these axis are functional and meaningful to the survival of these arboreal lizards) and compared these with the ecological niche of the sympatric *A. unilobatus*. Additionally their ecomorphological features were characterized and to explored for possible character displacement as an explanation of the coexistence of species. The results obtained, on a regional scale suggest a divergence of their niches, while in the results of local suggest a moderate degree of similarity in the use of resources and environmental space within Southern Pacific dry forests. The ecomorphology was inconclusive, therefore I suggested to characterize other species that occupy different habitats. Results suggest a potential for character displacement in sympatric species, however, it is unclear whether the niche axes evaluated in this work were involved in competition avoidance or others need to be alsoconsidered.

KEYWORDS: Ecological niche, *Anolis*, potential distribution modeling, conservatism, divergence, niche axes *in situ*, character displacement, ecomorphology.



INTRODUCCIÓN DE LA TESIS

En el curso de la evolución los organismos han experimentado sucesivas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas. Cuando los organismos enfrentan nuevas presiones selectivas, ya sea porque migren y colonicen nuevas áreas o debido a cambios en su ambiente, tienen que evolucionar hacia nuevas características y estrategias de vida con el fin de adaptarse a las nuevas condiciones y seguir persistiendo en el medio. Aspectos tales como el patrón reproductor, la modalidad alimentaria y termorregulatoria de los reptiles, por ejemplo, representan estrategias de vida a ambientes particulares (Dunham *et. al.*, 1988). Estos ambientes, no sólo están formados por procesos puramente físicos y sustancias inorgánicas como las fluctuaciones diarias de temperatura y las concentraciones de oxígeno y dióxido de carbono, sino también, por otros organismos, plantas y animales, que se le encuentran directamente relacionados con los organismos (como alimentos, árboles usados como perchas, depredadores y competidores).

Comprender estas interacciones es uno de los propósitos básicos en la ecología, las cuales, determinan la distribución y abundancia de los organismos (Krebs, 1978). Una medida de escala espacio-temporal que refleja los requisitos ambientales particulares de cada especie es el concepto de Nicho Ecológico. De acuerdo con MacArthur (1972) el Nicho ecológico de una especie consiste en todas las condiciones ambientales y los recursos necesarios para la existencia de su población, en otras palabras, el nicho hace referencia a todas las maneras distintas en las que la especie se adapta a un ambiente determinado (Pianka, 2000), por tanto, el nicho implícitamente incluye el espacio ocupado por un organismo (hábitat), su papel funcional en la comunidad (*eg*: su posición trófica) y su posición en los gradientes ambientales (*eg*: temperatura; *sensu* Odum, 1972).

Una aproximación para la comprensión del nicho de alguna especie en particular, dentro de las comunidades y/o ecosistemas, es recoger y divulgar detalladamente su papel ecológico y datos de su historia natural, para así con ellos proporcionar fundamentos para diseñar estudios comparativos y experimentales. Sin embargo, tales datos son escasos para la mayoría de las especies de reptiles en el mundo (Greene, 1986).

Por otro lado, el conocimiento de la ecología de lagartijas tropicales es pobre en comparación al de las especies templadas, empero existen los suficientes datos para revelar una gran diversidad de hábitos ecológicos y de características, que sean comparables a la diversidad taxonómica de formas tórridas. Por tanto, es urgente conocer y entender los patrones y los procesos de las poblaciones y de las comunidades de las lagartijas antes de que las zonas tropicales sean alteradas irremediablemente por la sociedad moderna (Ballinger *et al.*, 1995).

Debido a que existe un gran número de especies en las áreas tropicales del mundo se requiere un considerable trabajo para obtener información que ayude a comprender mejor el papel de estas especies dentro de sus ecosistemas. Por ello, el siguiente trabajo tiene como objetivo proporcionar información acerca del nicho ecológico de las especies de lagartijas del grupo *Anolis subocularis*, en escala regional y en escala local, particularmente sobre su ecología térmica y el uso de su microhábitat, la cual, será la base para estudios posteriores encaminados a comprender con más detalle el nicho ecológico de éstas y otras lagartijas habitantes de las Selvas Secas del Pacífico Sur de México.

FUNDAMENTOS TEÓRICOS

EL CONCEPTO DEL NICHO ECOLÓGICO

El concepto de Nicho es la base central de las teorías ecológicas y evolutivas. De acuerdo al Elsevier's dictionary of herpetological and related terminology (Wareham, 2005), el nicho ecológico se define como “el estado o papel funcional que es cubierto por un organismo en una comunidad en particular”. El diccionario también menciona que “el nicho de un organismo es determinado por el alimento que come, las tolerancias de la temperatura, los enemigos, etc., y que de ninguna manera dos especies pueden coexistir en el mismo nicho por que existirá competencia entre ellas y una substituirá a la otra por selección natural”.

Históricamente, la palabra fue introducida en ecología desde principios del siglo XX (Gaffney, 1975; Hutchinson, 1978). Sin embargo, fue Joseph Grinnell (1914; 1917; 1924; 1928) quien conceptúa primero el término como “la unidad de distribución última, en cuyo seno cada especie es mantenida por sus limitaciones estructurales e instintivas... no pudiendo dos especies del mismo territorio general ocupar por mucho tiempo idénticamente el mismo nicho ecológico”. Posteriormente Charles Elton (1927) define el nicho de un animal como “su lugar en el ambiente biótico, sus relaciones con el alimento y los enemigos... el status de un organismo en su comunidad”. Y así diversos autores siguieron conceptualizando el término (Dice, 1952; Clarke, 1954), hasta que finalmente G. Evelyn Hutchinson (1944; 1957) formaliza el concepto.

Hutchinson (1957) trata el concepto de nicho mediante la teoría de conjuntos y, desde 1944, le da una formalización matemático-geométrica, definiéndolo como un hipervolumen de n -dimensiones, en donde n es igual a la suma total de los factores ambientales bióticos y

abióticos que actúan sobre el organismo. Cada uno de éstos factores representan “ejes” del hipervolumen. De este modo, el modelo tiene tantas dimensiones cuantos parámetros ambientales existan y cada punto del modelo representa una combinación de parámetros que es única. En este hipervolumen, todas las variables importantes para la vida de un organismo deben hallarse incluidas y todas deben ser independientes entre sí. [Hutchinson \(1957\)](#) también hizo la distinción valiosa entre el nicho fundamental y el nicho efectivo.

El nicho fundamental es el “hipervolumen abstractamente habitado”, cuando la especie no está limitada por competencia interespecífica. Por otro lado, el conjunto real de condiciones en las que un organismo existe (un hipervolumen que siempre es menor o igual a nicho fundamental) se denomina nicho efectivo. Por tanto, el nicho fundamental es un nicho hipotético en el que el organismo no se encuentra en alguna relación con otras especies, mientras que el nicho efectivo sí toma en cuenta estas distintas fuerzas de presión selectiva que limitan la supervivencia de la especie. De esta forma, al estudiar los nichos ecológicos a una escala regional podemos nombrar al nicho fundamental como nicho Grineliano, en el que no hay una interacción entre nichos y toma importancia para conocer la distribución geográfica de las especies; y a una escala local el nicho efectivo puede ser nombrado como nicho Eltoniano en el cual las interacciones bióticas y uso de los recursos limitaran la presencia de la especie ([Soberón 2007](#)).

De acuerdo con lo anterior, el concepto de nicho ecológico tiene gran importancia dentro del contexto de la competencia interespecífica ([Hutchinson, 1978](#); [Pianka, 2000](#)), lo que ha generado que, desde finales de los años 60’s se desarrollara una abundante literatura en lo que hoy se conoce como “la teoría del nicho” (eg: [MacArthur & Levins 1967](#); [Levins, 1968](#); [MacArthur 1968](#); [May & MacArthur 1972](#); [Vandermeer, 1972](#)). De este modo, la

idea del nicho efectivo como el nicho ocupado en presencia de competidores prevalece hasta nuestros días (Vazquez, 2005).

DELIMITACIÓN DE LA DIMENSIONALIDAD DEL NICHOS

Aunque el modelo de nicho ecológico de un hipervolumen de n -dimensiones es conceptualmente muy poderoso, es demasiado abstracto para ser aplicado en el mundo real (Pianka, 2000). Si quisiéramos construir éste hipervolumen, necesitaríamos conocer esencialmente todo sobre el organismo implicado, empero, incluso los nichos efectivos de la mayoría de los organismos tienen tantos ejes que desafían la cuantificación. Es de esta manera que MacArthur (1968) menciona que debido a que la descripción del nicho ecológico de una especie incluye un número infinito de características biológicas y de parámetros físicos, los nichos efectivos de especies similares asociadas juntas en el mismo hábitat, podrán compararse con precisión sólo si se incluyen aquellas variables funcionales y significativas para la supervivencia de estas especies (*eg*: su posición trófica; Figura. 1).

La mayor parte de la teoría de los nichos está desarrollada en términos de una única dimensión (May & MacArthur, 1972; May, 1974; May, 1975), sin embargo, en el mundo real los seres vivos raramente son definidos por un único eje. Hutchinson (1978) menciona que, por lo común, los nichos se estudian en un espacio de dos o tres dimensiones. Por consiguiente, diversos autores (Odum 1972; Dajoz, 2001; Pianka & Vitt, 2006) mencionan que, por cuestiones prácticas, el nicho ecológico de un organismo, se puede medir en función de los siguientes ejes: 1) donde vive (*nicho espacial*); 2) de su coacción con otras especies (*nicho trófico*); y del cómo utiliza, reacciona y transforma su medio físico, químico o biótico (*nicho multidimensional en función de un gradiente*).

En el caso de las lagartijas, el estudio de sus nichos principalmente puede realizarse en función de un solo eje, el nicho térmico (Pianka & Vitt, 2006), pues en términos ecológicos, la principal característica que define a los reptiles se centra en su mecanismo de regulación de la temperatura. Todas las funciones fisiológicas de estos organismos dependen de la temperatura. Los reptiles son considerados como vertebrados ectotermos, es decir, requieren de fuentes externas de calor para elevar su temperatura corporal (a diferencia de los endotermos, que obtienen el calor de su propio metabolismo: aves y mamíferos) y mantenerla dentro de los intervalos adecuados con el fin de que puedan realizar de manera eficiente sus actividades fisiológicas. Así tenemos que, a temperaturas ambientales relativamente bajas, la velocidad de los procesos fisiológicos en los reptiles disminuye, ocurriendo lo contrario a temperaturas ambientales altas (Cowles, 1940). Además, Pianka & Vitt (2006) mencionan que otros ejes del nicho de gran importancia en las lagartijas son el nicho trófico, el nicho espacial y el nicho temporal, entre otros.

Sin embargo, cual sea el eje del nicho a evaluar, cuantificarlo no resulta sencillo. Tan sólo, el nicho fundamental no es posible su medición en campo, pues como se ha mencionado, en la naturaleza existe una alta variabilidad abiótica que puede oscilar estacionalmente, así como la existencia de interacciones bióticas que al final resultan en lo que ya se definió como el nicho efectivo.

Entonces, para poder conocer el nicho fundamental de cada eje, los ecólogos han sometido a los organismos a gradientes ambientales controlados y, de esta forma, han logrado conocer cuáles son los límites máximos y mínimos tolerables por las mismas (eg: Watson, 1980). Tan sólo, para conocer éstos límites en el nicho térmico de las lagartijas, Cowles (1940), Cowles & Bogert (1944) y Bogert (1949; 1959), las someten a diferentes

temperaturas, descubriendo que el mínimo letal se da ligeramente por debajo de los cero grados centígrados y el máximo entre los cuarenta y cinco y cincuenta grados (*eg.* Corn, 1971; Prieto & Whitford, 1971; Gvoždik & Castilla, 2001). Desde entonces se comenzó a desarrollar diversas investigaciones sobre la ecología térmica de las lagartijas (Ruibal, 1961; Brattstrom, 1965; Ballinger *et al.*, 1970; Huey & Webster, 1976; Hertz *et al.*, 1979; Huey, 1974; Huey & Slatkin, 1976; Pough, 1980; Huey, 1982; Gatten, 1985; Stevenson, 1985; Wheeler, 1986; Huey & Bennett, 1987; Bakken, 1989; Hertz, 1992; Adolph & Porter, 1993; Hertz *et al.*, 1993; Tosini *et al.*, 1995; Bauwens *et al.*, 1996; Diaz, 1997; Vitt & Sartorius, 1999; Díaz & Cabezas Días, 2004; Pérez-Alvarez, 2005; Bulté & Blouin-Demers 2006; Diaz *et al.*, 2006; Lu *et al.*, 2006).

Posteriormente, una vez que se hayan elegido algún ó algunos ejes del nicho, por especie que se tenga, el nicho efectivo puede ser cuantificado en campo mediante alguna de las diversas medidas del tamaño de nicho que se han propuesto (Colwell & Futuyma, 1971; Feinsenger *et al.*, 1981; Smith, 1982; Krebs, 1999).

MEDIDAS DEL NICHOS EFECTIVO

Krebs (1999) menciona que el análisis de la dinámica de las comunidades depende, en parte, de la forma en cómo se mide la utilización de los recursos por parte de los organismos. Una forma de analizar esta dinámica es mediante la medición del tamaño de los ejes que conforman el hipervolumen del nicho efectivo de una población, y posteriormente comparar éste nicho con el nicho de otra población que habita en la misma

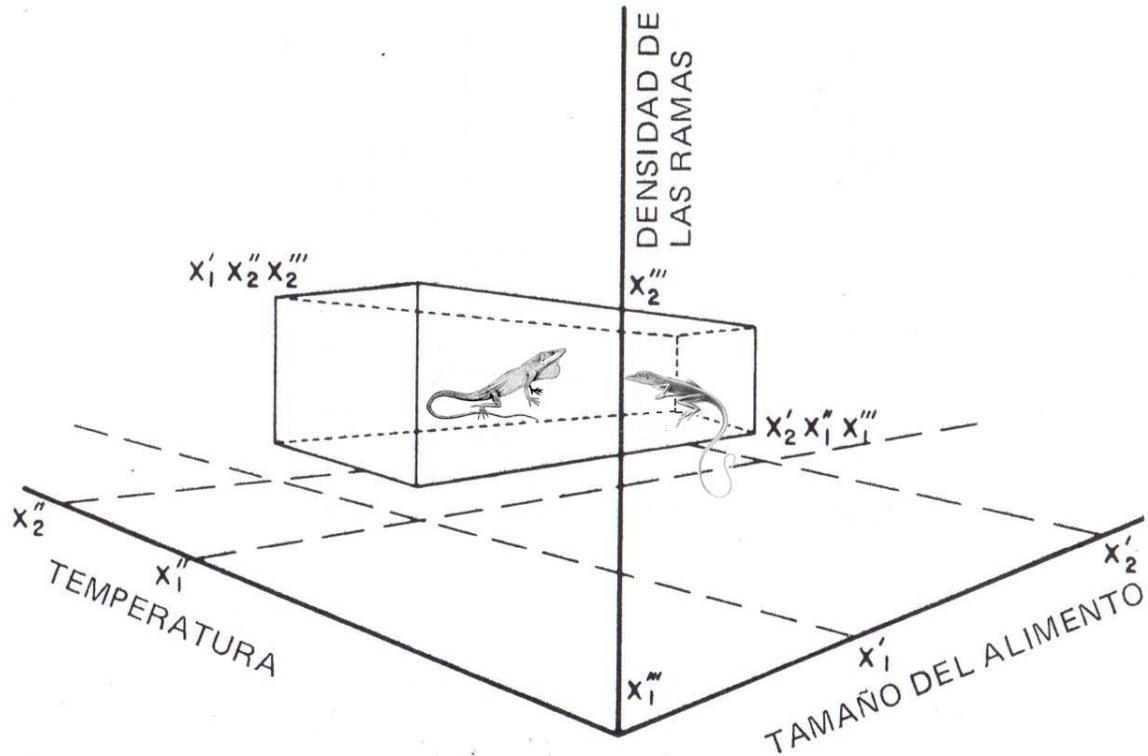


Figura 1. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal. Un nicho fundamental tridimensional ortogonal. La variable x' define el tamaño del alimento, en este caso, para la ardilla, el tamaño de varias semillas o frutos, en especial bellotas; la variable x'' define la tolerancia a la temperatura; y la variable x''' se refiere a alguna medida de la densidad de las ramas, entre determinados diámetros, por unidad de volumen de espacio específico del árbol que habita. Por lo tanto, podemos limitar el estudio del nicho ecológico para esta especie con estas tres variables que resultan ser funcionales y significativas para su supervivencia. (Modificado de Hutchinson, 1978)

comunidad, ya que, según diversos trabajos teóricos (eg: Klopfer & MacArthur, 1960, 1961; MacArthur, 1972; Pielou, 1972; Roughgarden, 1974), la amplitud y el solapamiento de nichos son dos determinantes de la diversidad de especies y de la estructura de una comunidad.

La amplitud del nicho puede concebirse como la extensión del hipervolumen que representa al nicho efectivo de un organismo. La amplitud puede ser medida observando la

distribución de organismos dentro de un sistema de estados de cada recurso a evaluar. La medición del uso de recursos, por parte de una población, nos da una idea de alguna característica del nicho que se está evaluando. Al final, los análisis sobre la amplitud de los nichos deben de realizarse de manera comparativa con otros, pues sólo podemos decir que una especie presenta un nicho que es más estrecho o más amplio que el de otra especie. Organismos muy especializados, normalmente, presentan amplitudes estrechas con respecto a uno o más ejes del nicho. Por tanto, en general puede decirse que las especies especialistas son relativamente raras, mientras que las especies generalistas son más abundantes.

El solapamiento de nichos hace referencia cuando dos especies utilizan los mismos recursos (Pianka, 2000). El solapamiento se refiere a la parte incluida del hipervolumen de una especie dentro del hipervolumen de otra especie. Puede existir un solapamiento completo cuando dos especies presentan nichos idénticos, por el contrario, no existe solapamiento si los dos nichos son completamente diferentes. En la mayoría de trabajos que tratan el solapamiento es común que encuentren que los nichos se solapan sólo parcialmente, siendo algunos recursos los compartidos y otros usados exclusivamente por cada una de las especies estudiadas.

Como pionero, Hutchinson (1957) propone cuantificar el nicho mediante la teoría de conjuntos, formula que el hipervolumen N_1 representa el nicho fundamental de una especie S_1 . Además definió al nicho efectivo de una especie S_1 en presencia de otra especie S_2 como $N_1 - N_2$ (la porción del hipervolumen de S_1 que queda por fuera del hipervolumen de S_2) más la porción de ambos nichos fundamentales en su intersección ($N_1 \cdot N_2$) en la que S_1 sea capaz de sobrevivir y reproducirse. De esta manera Hutchinson (1957) trata el

solapamiento de nichos de una manera sencilla. El solapamiento de nichos puede ser completo cuando las dos **S** presentan **N** idénticos; por otro lado, no existe solapamiento si los dos **N** son disjuntos por completo. Sin embargo, por lo común, los nichos se solapan sólo parcialmente, siendo sólo algunos recursos compartidos y otros usados exclusivamente por cada una de las **S**. En la Figura 2 se muestra cada uno de los casos posibles relaciones entre dos nichos.

Carnes & Slade (1982) mencionan que el concepto de hipervolumen de n -dimensiones de Hutchinson (1957) invita al uso de técnicas estadísticas multivariadas, pues, la incorporación de éstas técnicas como herramientas analíticas han acercado a los ecólogos a la cuantificación del nicho ecológico (Green, 1971; Rotenberry & Wiens, 1980). Tan sólo, los datos básicos para el análisis de la amplitud y solapamiento de nichos son tratados por medio de una matriz de recursos (Colwell & Futuyma, 1971). Es a partir que de una matriz de m por n , que indica la cantidad de cada uno de los m estados de los recursos utilizados por cada una de las n especies diferentes, se puede conocer la amplitud del nicho de cada recurso que cada especie presente en una comunidad utiliza (Colwell & Futuyma, 1971); posteriormente, a partir de esa matriz se puede obtener una matriz de similitud ecológica de n por n , para conocer el solapamiento existente por pares de especies del total en cuestión (Lawlor 1980a, b; Pianka, 1986).

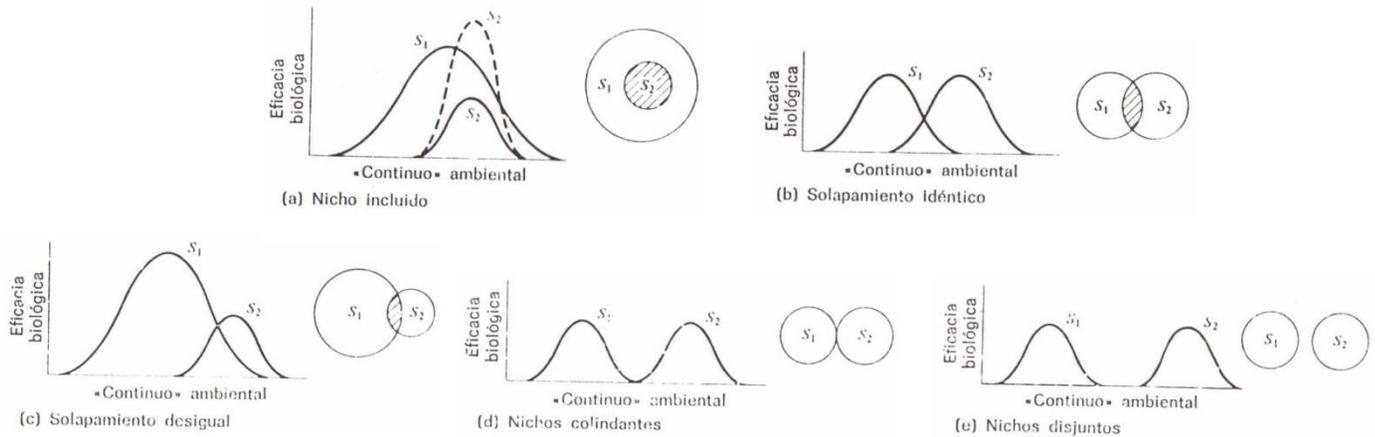


Figura 2. Diversos niveles de solapamiento de nicho posibles. Diversos niveles de solapamiento de nicho posibles, con los modelos de densidad de eficacia biológica a la izquierda y los modelos de la teoría de conjuntos a la derecha. (a) Un nicho incluido en el otro. El nicho de la especie S_2 está enteramente contenido dentro del de la especie S_1 . La competencia presenta dos resultados posibles: (1) si S_2 es superior (línea punteada), continua existiendo y S_1 reduce su utilización de recursos compartidos; (2) si S_1 es superior (líneas sólidas), S_2 queda excluida y S_1 usa el gradiente de recursos entero. (b) Nichos solapados de idéntica amplitud. La competencia es igual y opuesta. (c) Nichos solapados de distinta amplitud. La competencia no es igual ni opuesta, dado que S_2 comparte más espacio del nicho de S_1 . (d) Nichos colindantes. No es posible la competencia directa, empero esta relación de nichos puede ser el resultado de la competencia existente en el pasado y ser indicadora de la evitación de la competencia. (e) Nichos disjuntos. La competencia no puede tener lugar y ni siquiera es implícita en este caso.

De acuerdo con [Smith \(1982\)](#), la cuantificación y el análisis del nicho pueden ser evaluadas dependiendo si los datos de los ejes del nicho son continuos o son discretos. Cuando los datos ecológicos de una especie son discretos a cada eje del nicho se considerara de forma independiente, y la amplitud del nicho se determinara por medio de índices que indiquen el número de estados del recurso usados (intervalo) y la frecuencia relativa con que cada uno se utiliza ([Feinsenger et al., 1981](#); [Smith, 1982](#)).

Uno de los primeros trabajos en cuantificar la amplitud del nicho fue realizado por [Maguire \(1967\)](#), él exitosamente utiliza “índices de versatilidad” para estimar el tamaño y la forma de los nichos de veinte especies de protozoarios y propone usar “análisis de discriminantes”

para asignar valores de importancia relativa a cada eje evaluado. Sin embargo, los índices más utilizados para cuantificar la amplitud del nicho son el de Levin, el de Shannon-Wiener y el de Smith (Colwell & Futuyma, 1971; Feinsenger *et al.*, 1981; Smith, 1982; Krebs, 1999).

Levins (1968) propone la utilización del recíproco del índice de diversidad de Simpson y además propone utilizar el de Shannon-Wiener. Al primero hoy se le conoce como índice de Levin. Ambos índices estiman la amplitud del nicho midiendo la uniformidad de la distribución de individuos entre los estados del recurso evaluado. Sin embargo, ambas medidas han sido criticadas debido a que éstas no consideran la disponibilidad del recurso, dándole el mismo peso a los recursos abundantes y a los escasos (Colwell & Futuyma, 1971; Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Feisinger *et al.*, 1981), por lo que han sugerido diversas modificaciones para evitar este detalle (Schoener, 1974 a; Colwell & Futuyma, 1971; Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Feisinger *et al.*, 1981). Krebs (1999) menciona que las modificaciones más empleadas son la estandarización del índice de Shannon-Wiener (Colwell & Futuyma, 1971), el cual da un mayor peso a los recursos escasos y, la estandarización del índice de Levins (Hurlbert, 1978) que da mayor peso a los recursos abundantes. Por su parte, el índice de Smith (1982), es similar al propuesto por Hurlbert (1978), sólo que éste permite tomar en cuenta la disponibilidad del recurso.

Por otro lado, cuando los datos ecológicos de una especie son continuos los métodos estadísticos multivariados son aplicados para reducir un sistema grande de variables correlacionadas en un sistema más pequeño de factores independientes (Smith, 1982). Los análisis de discriminantes han resultado útiles cuando se está interesado en determinar y caracterizar los factores de una especie de forma separada (Green 1971, 1974; Dueser &

Shugart 1978, 1979). Cuando parece ser que las diferencias maximizadas no son importantes se emplea el análisis de componentes principales (Johnson 1977; Rotenberry & Wiens 1980). Las estimaciones de la amplitud del nicho entonces se basan en un sistema de reducción de variables. Por ejemplo, Dueser y Shugart (1979) sugieren el usar de la variabilidad de las distancias de los puntos de muestra del origen del espacio discriminante como una medida; mientras que M' Closkey (1976) sugiere la desviación estándar de las cuentas discriminantes como medida útil de amplitud; y Rotenberry & Wiens (1980) estiman la amplitud como la diversidad a lo largo del eje de uno de los componentes principales. Hutchinson (1978) menciona que el uso de éstas técnicas multivariadas debe de aplicarse con cuidado y con reflexión, pues al parecer se puede presentar dificultad intelectual a la hora de evaluar el significado de las dimensiones finales.

Para la cuantificación del solapamiento de nichos también se han propuesto diversas formas de calcularlo (Horn, 1966; MacArthur & Levins, 1967; Levins, 1968; Schoener, 1968; Colwell & Futuyma, 1971; MacArthur, 1972; Pielou, 1972; Vandermeer, 1972; Pianka 1969, 1973; Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Abrams, 1980; Linton *et al.*, 1981; Loreau, 1990; Manly, 1990; Leibold, 1995). La forma más común de medirlo es por medio de índices de semejanza (Krebs, 1999; Dajoz, 2001). Petraitis (1979) menciona que éstos índices se obtienen de cuatro distintas formas de medir el solapamiento: por medidas de distancia (*eg*: Levins, 1968; Schoener 1968), por índices de asociación (*eg*: Cody, 1974), por coeficientes de correlación (*eg*: MacArthur & Levins, 1967; Levins, 1968; Pianka, 1973) y por medidas de información (*eg*: Horn, 1966).

Horn (1966) desarrolla unas de las primeras medidas para cuantificar el solapamiento de nichos y propone utilizar dos índices obtenidos a través de probabilidades. Horn (1966),

aunque menciona que para medir el solapamiento se puede utilizar el índice de similitud de [Morisita \(1959\)](#), propone utilizar una simplificación de éste, así como un índice nuevo, el índice de Horn.

Aunque el índice de [Morisita \(1959\)](#) fue formulado en un principio para contabilizar individuos, es posible su utilización como medida de solapamiento si lo que se contabiliza son las proporciones de recursos utilizados entre dos especies, [Horn \(1966\)](#) menciona que la simplificación de éste índice es útil si estamos interesados en conocer el solapamiento en la explotación de cada una de las diversas categorías del recurso evaluado. Por otro lado, el índice de [Horn \(1966\)](#) está basado en la teoría de la información, y éste es de utilidad si lo que se desea conocer es el traslapo total del recurso.

Una de las medidas de solapamiento mayormente empleadas es la propuesta por [MacArthur & Levins \(1967\)](#), el índice de solapamiento de MacArthur y Levins, éste índice se encuentra relacionado estrechamente con los coeficientes de competencia interespecífica. Sin embargo sus resultados no resultan simétricos entre las especies en cuestión. En otras palabras, estiman que tanto la extensión de un nicho esta solapando a otro nicho. Por ejemplo, si una especie S_1 se especializa en un subconjunto de algún recurso explotado por una especie generalista S_2 , entonces existe un solapamiento total desde el punto de vista de la especie S_1 , más sin embargo, el solapamiento es parcial desde el punto de vista de la especie S_2 . Éste problema de la simetría en el índice de [MacArthur y Levins \(1967\)](#) es resuelto por [Pianka \(1973\)](#).

[Pianka \(1973\)](#) propone un índice de solapamiento simétrico que es formulado a partir de una simple modificación al índice de MacArthur y Levins. El índice de [Pianka \(1973\)](#)

indica la proporción usada de los recursos por parte de dos especies. En otras palabras, el solapamiento entre una especie S_1 con una S_2 es idéntico al solapamiento de la especie S_2 con la S_1 . Éste índice es ampliamente utilizado para comparar comunidades de lagartijas (Fuentes, 1976; Barbault & Maury, 1981; Pianka, 1986; Macíp-Ríos & Muñoz-Alonso, 2008; Santoyo-Brito & Lemos-Espinal, 2010).

Krebs (1999) menciona que el índice de Pianka (1973) es muy similar a la simplificación del índice de Morisita (Horn, 1966) y, en resultados obtenidos de la aplicación de éstos índices a poblaciones hipotéticas, Linton *et al.* (1981) demuestran que la simplificación del índice de Morisita resulta ser más preciso que el índice de Pianka.

Schoener (1968, 1970) propone cuantificar el solapamiento mediante una simple medida de proporción de los recursos utilizados por ambas especies en cuestión, en lugar de los propuestos por Horn (1966). El índice de Schoener, como lo denomina Hulbert (1978), es una adaptación de la medida de porcentaje de similitud propuesto en principio por Renkonen (1938), y de hecho Krebs (1999) menciona que dicho índice debería ser denominado como índice de Renkonen o simplemente “porcentaje de solapamiento”.

El índice de Schoener es una medida que no es sensible a la manera en que se subdividen los recursos y resulta ser la medida más simple de interpretar, pues únicamente representa el área real de intersección existente entre los nichos de dos especies. Hulbert (1978) menciona que es, quizás, debido a su simplicidad que seguido se “re-inventa”. Por su parte, Abrams (1980) recomienda ésta medida cómo la mejor que hay de solapamiento de nichos.

Aunque las medidas arriba mencionadas son las mayormente empleadas en los trabajos ecológicos donde se mide el solapamiento de nicho, se han publicado otros trabajos donde realizan una evaluación a estas medidas propuestas y a su vez proponen nuevas mediciones (Colwell & Futuyma, 1971; Pielou, 1972; Cody, 1974; Hurlbert, 1978; Petraitis, 1979; Abrams, 1980; Smith & Zaret, 1982). Por ejemplo, Pielou (1972) propone un método de estandarización cuando las medidas se ven afectadas por las abundancias relativas de las especies y/o de los hábitats; Hurlbert (1978) propone un nuevo índice el cual da importancia a la variación de la abundancia de algún estado del recurso evaluado; y por su parte Petraitis (1979) propone usar proporciones a través de probabilidades.

A pesar de que las medidas más utilizadas son la simplificación de Morisita (Horn, 1966) y el índice de Schoener (1968, 1970), Pianka (1974) menciona que no hay ninguna medida de solapamiento de nicho que sea mejor que la otra, pues básicamente todas dan el mismo resultado general. Sin embargo, diversos estudios (Ricklefs & Lau, 1980; Linton *et al.*, 1981; Smith & Zaret, 1982) han evaluado la efectividad de las medidas de solapamiento y su sensibilidad con respecto al tamaño de muestra, al aplicarlas a poblaciones artificiales, demostrando que las medidas de solapamiento se ven fuertemente afectadas por el tamaño de muestra pues con forme éste aumenta se produce cierto sesgo. En su trabajo Smith & Zaret (1982) demuestran que el índice de Schoener y la Simplificación de Morisita tienden a producir mayor sesgo conforme el tamaño de la muestra aumenta, y por el contrario, el índice de Horn y el de Morisita son los que menor se ven afectados, siendo éste último el que ellos recomiendan pues su sesgo es ligeramente mayor a cero.

Mueller & Altenberg (1985) mencionan que se requiere determinar los intervalos de confianza para la medida de solapamiento empleada, se pueden aplicar técnicas de

inferencia estadística de remuestreo que calculen estos límites de confianza ya sea usando subconjuntos aleatorios a partir de datos disponibles (jackknife), por sorteos al azar del remplazo de un juego de puntos de los datos (el bootstrapping), ó encontrando una función asintótica a partir de los estimadores no lineales (el método delta).

Finalmente, para validar si es que existe alguna significancia de los solapamientos, que reflejen la similitud de los nichos compartidos en ausencia de una posible competencia, se ha propuesto compararlos contra modelos nulos (Sale, 1974; Inger & Collwell, 1977; Lawlor b 1980; Haefner 1988; Winemiller & Pianka, 1990). Sale (1974) e Inger & Colwell (1977) son los primeros en realizar pruebas con modelos nulos. La técnica de Sale (1974) resulta prometedora para la identificación y la interpretación de la estructura de las asociaciones complejas de comunidades pues implica la construcción de diversas pseudocomunidades aleatorias nulas que se basan en prototipos reales. Este enfoque, “bootstrap”, para el análisis de las comunidades ha sido muy empleado en diversos estudios (Caswell 1976; Inger & Colwell 1977; Lawlor, 1980b; Ricklefs & Travis, 1980, Ricklefs et al., 1981; Pianka, 1986). Por su parte Inger & Colwell (1977) mediante el análisis del vecino más cercano logran tratar como una unidad operacional una compleja red de todos los miembros de una comunidad. Posteriormente sería Lawlor (1980) quién desarrollaría “cuatro algoritmos de selección aleatoria” (RA’s) que son función de la cantidad de utilización de los datos originales conservados en el modelo nulo, y serian posteriormente analizados sistemáticamente por Haefner (1988) y Winemiller & Pianka (1990).

DINÁMICA DEL NICHOS EFECTIVO: REFLEJO DE LA EXCLUSIÓN COMPETITIVA Y DEL DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES.

El concepto de nicho ecológico ha sido desarrollado a lo largo de varias décadas, sin embargo, es dentro del contexto de la competencia interespecífica donde ha tenido gran importancia el concepto. De hecho, [Pianka \(2000\)](#) menciona que al nicho fundamental a veces se le denomina “nicho precompetitivo”, mientras que el nicho efectivo es el “nicho poscompetitivo”.

Fue gracias al trabajo de [Gause \(1934\)](#), cuyo principal interés era la competencia interespecífica, que se impulsó el desarrollo del concepto de nicho ([Hutchinson, 1957](#)). El principio de exclusión competitiva de Gause expone que dos especies con nichos idénticos no pueden coexistir, pues entre ellos habrá competencia por los recursos, y la especie que resulte ser un competidor más eficaz excluirá por completo a la otra.

De esta forma, retomando el planteamiento de conjuntos, cuando dos nichos se encuentran solapados ($N_1 \cdot N_2$), [Hutchinson \(1957\)](#), supone que donde se da la intersección el ambiente está plenamente saturado y que el solapamiento no puede tolerarse por ningún periodo de tiempo; por consiguiente, en las partes solapadas de dos nichos cualesquiera debe producirse la exclusión competitiva ([Gause, 1934](#); [Hardin, 1960](#)), la cual, por definición, impedirá la coexistencia de especies con requerimientos ecológicos similares y el desplazamiento de caracteres ([Brown & Wilson, 1956](#)) lo que tendería a hacer que las especies parecidas divergieran morfológica y funcionalmente al coexistir. De acuerdo con [Hutchinson \(1959\)](#), ambos mecanismos determinarían la composición de especies dentro de una comunidad. Así, pues, la competencia entre especies puede dar lugar a ajustes de equilibrio ecológico entre dos especies o en caso de que sea grave puede provocar que la

población de una especie reemplaza a la otra ó, la obligue a modificar (desplazar) su nicho efectivo. [Abrams \(1980\)](#) menciona que si se quiere comprender bien los diversos niveles de solapamiento de nicho es necesario comprender primero éstos dos procesos.

De esta manera, la relación nicho-competencia se ve fuertemente fundamentada, de hecho, los índices de solapamiento de [MacArthur & Levins \(1967\)](#) y el de [Pianka \(1973\)](#) se fundamentan en las ecuaciones de competencia de [Lotka-Volterra \(MacArthur, 1968\)](#). Sin embargo, a pesar de que se han realizado una infinidad de modelos teóricos sobre la competencia (*eg*: [Lotka, 1925](#); [Volterra, 1926](#); [Gause, 1934](#); [Hardin, 1960](#); [MacArthur 1968, 1972](#); [Schoener 1974 b](#); [Lawlor 1980 a, b](#) ; [Tilman, 1982](#); [Chase & Leibold, 2003](#)), no es muy recomendable utilizarla como una explicación que fundamente el solapamiento, pues la competencia es muy difícil de medir en estudios de campo y por tanto toda vía no se comprende plenamente ([Pianka, 2000](#); [Zuñiga-Vega comunicación personal](#)). De hecho, varios ecólogos ([Hurlbert, 1978](#); [Abrams, 1980](#); [Holt, 1987](#)) han propuesto que el índice de [MacArthur & Levins](#) sea utilizado como coeficiente de competencia (α), dado que el solapamiento es más fácil de medir.

Aunque gran parte de la teoría de nichos se fundamenta en la competencia interespecífica ([MacArthur & Levins 1967](#); [Levins, 1968](#); [MacArthur 1968](#); [May & MacArthur 1972](#); [Vandermeer, 1972](#); [Hutchinson, 1978](#)), [Pianka \(2000\)](#) menciona que una limitación importante de éste planteamiento es que en la naturaleza a menudo los nichos se solapan y sin embargo la exclusión competitiva no tiene lugar. Los ejes del nicho incluso pueden estar completamente solapados y no existir competencia alguna, pues el recurso en cuestión puede ser muy abundante que las especies pueden compartirlo sin afectarse la una a la otra.

De igual forma, aunque los recursos sean poco abundantes, el solapamiento completo de un eje del nicho no necesariamente indicara que exista competencia entre las especies. Un solapamiento de hábitats, por ejemplo, puede indicar que los competidores se han diversificado de otras maneras para explotar los recursos sin interactuar con sus pares.

Una hipótesis del solapamiento de nichos sostiene que el máximo solapamiento de nichos tolerables debe de disminuir al aumentar la intensidad de la competencia (Pianka, 1972). El máximo solapamiento (1.0) existirá siempre y cuando la demanda de recursos por los pares de especies sea mínima (0). Si los recursos disminuyen y la demanda aumenta, el solapamiento tendera a disminuir, y la presión competitiva orillara a una de las especies en cuestión a excluirse. Empero, incluso el solapamiento puede no llegar a ser cero, lo que indicaría que la competencia no necesariamente provoco la exclusión de una de las especies, sino más bien, su nicho se ha desplazado y, puede que éste, esté relacionado con un cociente de divergencia de caracteres. Entonces, la coexistencia existente entre los pares de especies que explotan un mismo eje del nicho puede ser explicado por medio del desplazamiento de caracteres.

El concepto de desplazamiento de caracteres ya era conocido por Darwin (1859) quien usaba el término divergencia de caracteres. Brown & Wilson (1956) explican que “las especies estrechamente emparentadas tienen campos de actividad que en parte se recubren. En las partes de los campos donde se da una sola especie, las poblaciones de ésta son similares a las demás especies y podrá inclusive resultar difícil distinguirlas de éstas. En el área de sobreposición, en cambio, donde las dos especies se dan juntas, las poblaciones son más divergentes y más fáciles de distinguir, esto es: se ‘desplazan’ una a otra en uno o

varios caracteres. Los caracteres en cuestión podrán ser morfológicos, de comportamiento y fisiológicos, y se supone que tienen fundamento genético.”

El desplazamiento de caracteres, por tanto, es un proceso por el cual un carácter morfológico, de comportamiento o fisiológico cambia en una especie bajo la influencia de presiones de selección debidas a la presencia de una o varias especies similares en el mismo hábitat, y se supone que este cambio tiene fundamento genético (Brown & Wilson, 1956). Esto supone que, dentro de los límites del nicho fundamental, se encuentra colección de rasgos heredables de la especie que se ven reflejados en su plasticidad fenotípica, y a su vez se ven influenciados por la selección natural. Por tanto, los fenotipos medios de cada especie tendrán un valor selectivo inferior al de los fenotipos extremos y serán eliminados poco a poco. En todo rigor el desplazamiento de caracteres debe acompañarse por modificaciones genéticas de una de las especies o de todas las similares a la vez (Grant, 1972). Losos (2000) menciona que el desplazamiento de caracteres dependerá de los ejes del nicho ecológico que hayan constituido la base de la acción competitiva original.

Éste fenómeno ha sido ampliamente documentado en los famosos pinzones de Darwin, de las Islas Galápagos (Grant, 1972, 1994; Grant & Grant, 2006), así como en otras especies de aves (Bock, 1970; Fjeldsa 1983; Tiedmann y Schodde 1989; Gehlbach 2003), de mamíferos (Malmquist 1985; Dayan *et al.*, 1989; Yom-Tov 1993; Kieser 1995; Arita 1997), de anfibios (Irschick & Schaeffer 1997; Maret & Collins 1997; Adams & Rohlf 2000; Jaeger *et al.*, 2002; Pfennig & Murphy 2000, 2002, 2003) y de lagartijas (Galagher *et al.*, 1986; Losos, 1990, 1992, 1994; Radtkey *et al.*, 1997; Vitt *et al.*, 2000; Melville 2002; Glor *et al.*, 2003; Macrini *et al.*, 2003); en todos esos estudios se demuestra que cuando dos

especies similares son alopátricas, sus fenotipos son más o menos iguales, en cambio, donde son simpátricas se da una diferencia fenotípica llamativa.

De esta forma se ha observado una correlación morfológica con el nicho ecológico (Collette, 1961; Williams, 1972; Arnold, 1983; Losos, 1990), dando origen a lo que se conoce como teoría ecomorfológica.

La teoría ecomorfológica plantea que hay hábitats específicos que pueden promover adaptaciones morfológicas (y etológicas) únicas entre las especies que los ocupan (Williams, 1972). De esta forma, esas adaptaciones permitirían que especies relacionadas que se encuentran en simpatría puedan coexistir sin que compitan por un recurso (Collette, 1961; Williams, 1972, 1983; Losos, 1990).

Así, puede pensarse que el nicho efectivo es dinámico, empero siempre limitado por el nicho fundamental que muy probablemente se ha mantenido en tiempo evolutivo.

EVOLUCIÓN Y CONSERVADURISMO DEL NICHO FUNDAMENTAL

Pianka (2000) menciona que los cambios temporales de los nichos pueden considerarse en dos niveles: a escala del tiempo ecológico y a escala del tiempo evolutivo. Por tanto, puede pensarse que el nicho efectivo es un subconjunto siempre cambiante del nicho fundamental. La tendencia de las especies a mantener aspectos de su nicho fundamental a lo largo del tiempo evolutivo se ha denominado conservadurismo del nicho (Peterson *et al.*, 1999).

Darwin (1859) fue uno de los primeros en notar que especies del mismo género tienden a ser ecológicamente similares. De acuerdo a lo anterior, se puede decir que, los nichos

ecológicos, como propiedad de las especies, divergen o se mantienen de un ancestro ecológico común (Wiens, 2004). Wiens & Graham (2005) mencionan que inclusive muchos aspectos del nicho fundamental pueden mantenerse a lo largo del tiempo evolutivo. De esta forma, para lagartijas por ejemplo, diversos autores (Bogert, 1949a y b; Hirth, 1964; Corn, 1971) han sugerido que los límites letales térmicos equivalen a los límites del nicho fundamental en su eje térmico, por lo que temperaturas similares reflejan una gran relación filogenética, justo como lo descrito por Bogert (1979), quien atribuye como rasgo primitivo el hecho de que las lagartijas del género *Sceloporus*, que se distribuyen en diversos hábitats de América, mantengan su temperatura corporal media relativamente parecida entre ellas ($34^{\circ} \pm 2.5$).

De cierta forma, Dobzhansky *et al.* (1977) ya habían generado ésta idea, pues mencionan que “el hipervolumen de un género incluye los hipervolumenes de todas las especies que lo constituyen, y así sucesivamente en jerarquía taxonómica”. Sin embargo, son Harvey & Pagel (1991) quienes utilizan por primera vez el término de conservadurismo del nicho, empero son Holt & Gaines (1992) y Peterson *et al.* (1999) quienes lo popularizan.

En su trabajo, Peterson *et al.* (1999) emplean un modelo predictivo para la distribución de las especies (un modelo del nicho fundamental) para mostrar que existe una similitud de los nichos climáticos fundamentales de especies pares hermanas alopátricas de aves, mariposas, y mamíferos, que se encuentran separadas a ambos lados del Istmo de Tehuantepec; desde entonces, se han realizado muchos trabajos, que con la ayuda de éstos modelos predictivos, han discutido el conservadurismo del nicho aplicado a diversos taxones (eg: Halanych *et al.*, 1999; Knouft *et al.*, 2006; Raxworthy *et al.*, 2003; Martínez-Meyer *et al.*, 2004).

La aplicación de las ideas de conservadurismo del nicho resultan aplicables en la biogeografía, pues de ésta forma se refuerza la idea de la especiación por alopatría (Wiens 2004; Wiens & Graham, 2005), pues las especies tenderán a adaptarse a nichos efectivos que se encuentren dentro de los límites de su nicho fundamental.

EL NICHOS A ESCALA REGIONAL. PREDICCIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LAS ESPECIES BASADOS EN LOS MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO.

El nicho ecológico, entre otros, es uno de los factores que influyen en la distribución actual de las especies, a su vez, éste puede definirse en función de las adaptaciones de los organismos a las condiciones ambientales actuales dentro de escalas espaciales locales o globales. Recientemente han aparecido algunos modelos heurísticos que explícitamente se refieren al nicho, como “el modelo de predicción de la distribución potencial basados en el concepto de nicho” (Peterson 2001, 2003; Peterson & Vieglais 2001), se tratan de modelos que relacionan la presencia de las especies con las características ambientales de una región. Los modelos se fundamentan en el concepto de nicho fundamental, el cual, hace referencia a los límites de tolerancia de las especies bajo las condiciones climáticas actuales, de esta forma, el nicho determinara en gran medida la distribución geográfica de las mismas.

Como se observa en la Figura 3, básicamente, lo que se hace con estos modelos es (1) tomar la distribución conocida de un taxon como un indicador de las condiciones que le permiten mantener una población viable en el tiempo (nicho fundamental); (2) alimentar algún algoritmo o modelo estadístico más o menos complejo que establezca una serie de reglas para determinar el grado de aptitud de los sitios (o clasificarlos como aptos o no

aptos) a partir de variables climáticas independientes tales como temperatura, precipitación y topografía; y (3) proyectar esa información espacialmente.

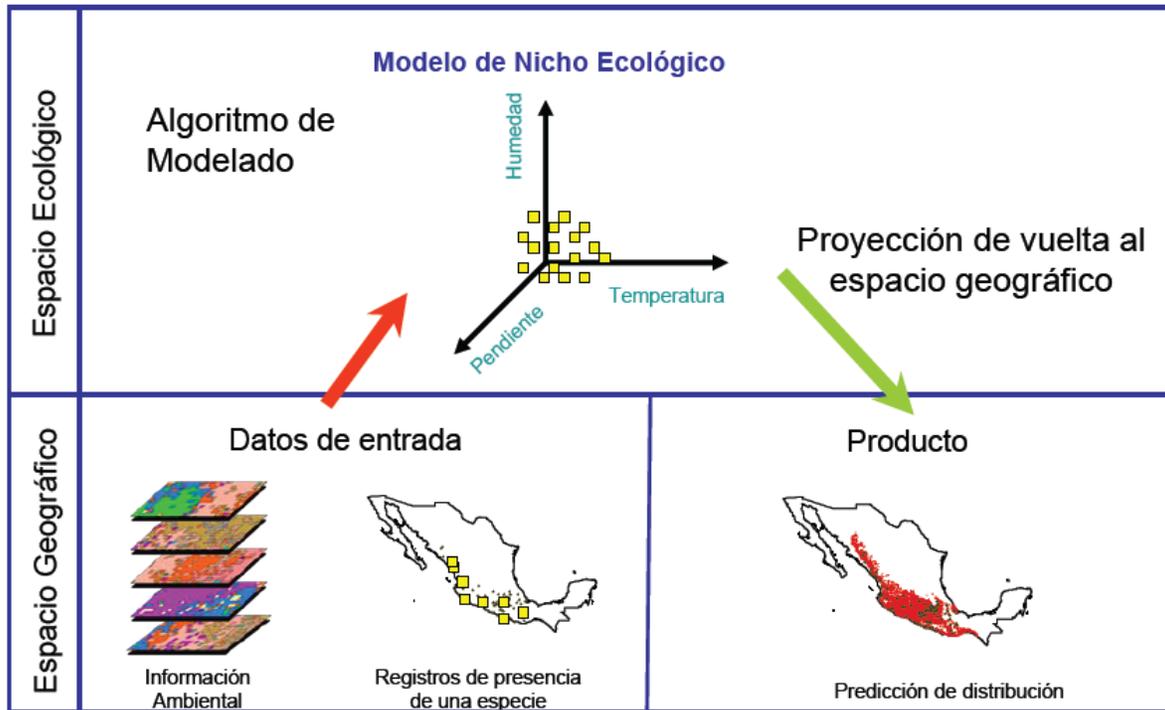


Figura 3. Diagrama donde se muestra el proceso delo Modelado de Nicho Ecológico (Modificado de Martínez-Meyer, 2005)

Inicialmente se emplearon diversos métodos matemáticos y estadísticos para simular la distribución espacial de los organismos (eg: modelos lineales generalizados; Austin *et al.*, 1984, 1990; clasificaciones Bayesianas; Stockwell, 1993; o redes neuronales; Fitzgerald & Lees, 1992). Guisan & Zimmermann (2000) realizan una revisión de la formulación, calibración y evaluación de diversos métodos que se han empleado en la predicción espacial de las especies; posteriormente, las proyecciones generadas por estos métodos se han integrado al desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica (Peterson, 2001), de esta forma, potencializando su aplicación; y recientemente, se han programado diversos

algoritmos computacionales que proyectan la distribución potencial de las especies (*eg*: BIOCLIM; Busby, 1986, 1991; DOMAIN; Carpenter *et al.*, 1993; GARP; Stockwell & Noble, 1992, Stockwell & Peters, 1999; MAXENT; Phillips *et al.*, 2004, 2006).

Los algoritmos son modelos que mediante distintos métodos desarrollan relaciones entre los valores climáticos y datos de presencia y/o ausencia de las especies. La elección de los algoritmos a emplear para realizar predicción potencial de la distribución geográfica depende de los objetivos planteados y de los datos con los que se cuente. Así mismo, las predicciones que da cada uno están sujetas a elevados niveles de incertidumbre (Guisan & Theurillat, 2005). Sin embargo, los mapas resultantes del algoritmo elegido serán la expresión geográfica del nicho fundamental climático.

Entre los algoritmos más usados tenemos a BIOCLIM (Busby, 1986, 1991), el cual mediante un algoritmo de “envoltura climática”, trata de encontrar la media y la desviación para cada variable asociada a un punto de colecta, para después poder identificar áreas con clima similares éstos sitios de ocurrencia de la especie en cuestión. Por su parte, el algoritmo DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993) utiliza un procedimiento de dominio para calcular la estadística de distancia Gower (1971) entre cada celda de una gradilla y cada punto de colecta, usando los valores de cada una de las variables climáticas presentes en la celda.

Uno de los algoritmos donde que han generado excelentes resultados (Peterson & Cohon, 1999; Peterson, 2001) es GARP (Stockweel & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999), el cual es un algoritmo iterativo basado en reglas genéticas, el cual busca correlaciones entre las presencias y ausencias de la especie con las variables ambientales. La predicción

resultante representa las condiciones ambientales en donde la especie sería capaz de mantener sus poblaciones.

Maxent (Philips *et al.*, 2004, 2006) es un algoritmo basado en la máxima entropía. El concepto básico de entropía en teoría de la información tiene mucho que ver con la incertidumbre que existe en cualquier experimento o distribución aleatoria. Se dice que un sistema alcanza su máxima entropía cuando se acerca al equilibrio (la mayor probabilidad). Así, de ésta forma, Maxent comienza ajustando los datos de presencia de las especies a partir de una distribución uniforme sin mínimos locales, que va modificando hasta una distribución de Máxima Entropía. La restricción esencial del modelo es que el valor esperado de cada distribución de probabilidad final se debe de ajustar a los promedios empíricos de las variables ambientales. El algoritmo resulta muy útil cuando se tiene poca información sobre la distribución de la especie en cuestión (quizás debido a un sesgo de muestreo). Al final, la predicción de Maxent nos da la probabilidad de que las condiciones, en las que se puede desarrollar las especies, se encuentran presentes dentro de la región geográfica de búsqueda. Actualmente Maxent ha resultado ser el de mayor aceptación en la sociedad científica.

Sin embargo, aunque los modelos de nicho fundamental climático dan resultados geográficos precisos, a la hora de interpretar los resultados se debe considerar que éstos no toman en cuenta las restricciones históricas, las barreras geográficas o las interacciones bióticas (Soberón & Peterson, 2005).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El género *Anolis* (Squamata: Polychrotidae), con aproximadamente 400 especies, es el clado de lagartijas más rico en especies y que únicamente se distribuyen en el continente americano (Losos, 2009). Los *Anolis* exhiben una amplia variación ecológica y morfológica (Williams, 1983; Losos et al., 1998) por lo que han sido extensamente utilizadas en estudios de ecología, etología y evolución (Nicholson, 2002; Poe, 2004; Losos, 2009).

Al parecer es la competencia interespecífica la que parece haber jugado un papel importante en la evolución y radiación adaptativa de este género (Schluter & McPhail, 1993; Losos et al., 1998, 2006; Schluter, 2000; Glor et al., 2004; Ackerly et al., 2006; Butler et al., 2007; Losos, 2009; Algar et al., 2012). Particularmente, estudios realizados a especies simpátricas con una alta afinidad filogenética en las Antillas son los que han contribuido sustancialmente al conocimiento de su evolución y ecología (Oliver, 1948; Collette, 1961; Ruibal, 1961; Rand, 1964, 1967; Schoener, 1968, 1970; E. E. Williams, 1969; Jenssen, 1973; Losos, 1994).

Por su parte, los *Anolis* continentales exhiben una amplia variedad ecológica que resulta ser, incluso, más compleja que la de las especies insulares (Pounds, 1988; Irschick et al., 1997). Y a pesar de algunos estudios que se han realizado a especies simpátricas (Schoener, 1970; Losos, 1994; Losos, 1990b), el estudio de su ecología resulta ser muy complejo (Henderson & Fitch, 1975), por lo que suelen ser más frecuentes los estudios ecológicos de especies individuales (Sexton, 1967, 1972; Jenssen, 1970; Andrews, 1971; Jackson, 1973).

Para México, a pesar de que hasta el momento se han descrito aproximadamente unas 60 especies de *Anolis* (Flores-Villela, 1993; Smith & Smith, 1993; Liner, 2007; Liner, 2008), el estudio de su ecología resulta ser pobre (*A. barkeri*: Birt *et al.*, 2001. *A. nebulosus*: Jenssen, 1970; Ramírez-Bautista & Benabib, 2001; *A. sericeus*: Henderson & Fitch, 1975; Heras-Lara & Villarreal, 2000. *A. uniformis*: Heras-Lara & Villarreal, 2000).

De acuerdo con Lieb (1981), Savage & Guyer (1989) y Lieb (2001) la afinidad filogenética de las especies de *Anolis* mexicanos se encuentran distribuidos en quince grupos fenéticos, cinco de los cuales resultan ser endémicos (comunicación personal con Manríquez-Morán y Nieto-Montes de Oca).

Uno de esos grupos endémicos es el grupo fenético *Anolis subocularis* (Lieb, 1981; Savage & Guyer, 1989; Nieto-Montes de Oca, 1994; Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001; Nieto-Montes de Oca, 2001; Nicholson, 2002; Poe, 2004; y Nieto-Montes de Oca comunicación personal), el cual está formado por *A. isthmicus* [= *A. bouleangerianus*] (Fitch, 1978; Feria-Ortiz, 2001), *A. subocularis* (Davis, 1954) y una especie aun sin nombre aparentemente muy similar a *A. isthmicus* de Zanatepec, Oaxaca (Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001; Nieto, 2001 y Nieto comunicación personal) a la que erróneamente Fitch *et al.* (1976) se refieren a ella como *A. cuprinus* (ver descripción del grupo más adelante).

De acuerdo a lo reportado en literatura (Davis, 1954; Liner & Dundee, 1969; Henderson & Fitch, 1975; Fitch *et al.*, 1976; Echelle *et al.*, 1978; Fitch, 1978; Fitch & Hillis, 1984; Saldaña de la Riva & Pérez-Ramos, 1987; Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001), las tres especies que conforman al grupo *A. subocularis* tienen distribuciones contiguas presentando un hábitat común: la selva baja caducifolia de la Costa del Pacífico Mexicano, que a su vez se

encuentran dentro de la Ecoregión Selvas bajas del pacífico sur o “*Southern Pacific dry forests*” (de acuerdo a la clasificación del Fondo Mundial para la Naturaleza WWF por sus siglas en inglés, 2008).

En lo que respecta a la ecología del grupo *A. subocularis*, se pueden encontrar algunos trabajos en literatura en donde se presenta diferentes observaciones de su comportamiento (Henderson & Fitch, 1975; Fitch *et al.*, 1976), su patrón de actividad (Martínez-Grimaldo, 2009), su microhábitat (Henderson & Fitch, 1975; Fitch *et al.*, 1976; Fitch, 1978; Fitch & Hillis, 1984; Martínez-Grimaldo, 2009), su temperatura corporal (Henderson & Fitch, 1975; Fitch *et al.*, 1976; Fitch, 1978; Martínez-Grimaldo, 2009) e inclusive datos reproductores (Fitch *et al.*, 1976; Martínez-Grimaldo, 2009); además de estudios sobre sus morfologías en los que miden el peso (Fitch *et al.*, 1976; Martínez-Grimaldo, 2009), la talla (Fitch *et al.*, 1976; Echelle *et al.*, 1978; Fitch, 1978; Fitch & Hillis, 1984; Feria-Ortiz, 2001; Martínez-Grimaldo, 2009), el dimorfismo (Fitch *et al.*, 1976; Fitch & Hillis, 1984; Martínez-Grimaldo, 2009) y el tamaño y color del abanico gular (Fitch *et al.*, 1976; Echelle *et al.*, 1978; Fitch & Hillis, 1984); y estudios sobre su relación interespecífica con otros *Anolis* (Henderson & Fitch, 1975; Fitch *et al.*, 1976).

Todo lo anterior sobre las especies del grupo *Anolis subocularis* podría demostrar lo mencionado por Wiens & Graham (2005): “las especies que ocupan nichos ecológicos equivalentes suelen estar estrechamente emparentadas taxonómicamente en regiones que son contiguas”. Sin embargo, a pesar de que muestran características ecológicas muy similares no se ha reportado hasta el momento su simpatría, quizás esto se deba al principio de exclusión competitiva (Gause, 1934), pues cuanto más similares son las especies, su superposición geográfica o de hábitat tenderá a ser nulo o mínimo, esto es debido a que su

coexistencia tiende a ser vulnerable porque la competencia actúa minimizando la amplitud y superposición de sus nichos ecológicos.

Por otro lado, lo que describen [Fitch *et al.* \(1976\)](#) y [Fitch \(1978\)](#), de cierta forma podrían demostrar un conservadurismo del nicho (“el nicho de las especies, es en parte, determinado por su historia filogenética”; [Wiens & Graham 2005](#)), pues señalan que su temperatura corporal es muy similar además que *A. isthmicus*, *A. subocularis* y la población de Zanatepec son especies similares en cuanto al patrón de coloración, tamaño y apariencia, así como la coloración de su abanico gular (rojo-naranja); sin embargo aclaran que *A. subocularis* se encuentra en una variedad mayor de hábitats, a diferencia de *A. isthmicus* y la población de Zanatepec que presentan el mismo tipo de hábitat (selvas bajas en cañadas al pie de las montañas; [Lieb, 1981](#)). Asimismo, [Fitch \(1978\)](#) menciona que *A. subocularis* es probablemente la especie más relacionada con *A. isthmicus*.

Además, [Fitch \(1978\)](#) al comparar ejemplares de *A. subocularis* de la región de la costa sureste de Guerrero y del suroeste de Oaxaca con ejemplares de Tierra Colorada, Guerrero, describe un posible desplazamiento de caracteres; pues él notó que los ejemplares de Tierra Colorada eran más esbeltos, de piernas más largas y con escamas más pequeñas, sugiriendo la posibilidad de que los ejemplares del sureste de Guerrero y del suroeste de Oaxaca perteneciesen a una subespecie o incluso a una especie distinta a *A. subocularis*.

Lo anterior parece ser el reflejo de una divergencia funcional entre especies de un mismo grupo fenético que puede que coexistan en un mismo hábitat.

Bajo el problema planteado arriba, el presente trabajo tiene como principal meta predecir a escala regional, bajo el concepto de nicho ecológico, las áreas geográficas donde se distribuye cada una de las especies del grupo fenético *Anolis subocularis* e identificar zonas de una posible coexistencia entre las especies que conforman al grupo; y en estas zonas de superposición, las especies emparentadas deberán presentar características ecológicas restrictivas (nicho efectivo) que determinaran la forma en que cada una utiliza los recursos para poder coexistir en simpatria en la Ecoregión Selvas bajas del pacífico sur.

HIPÓTESIS

Las especies emparentadas filogenéticamente tienen nichos ecológicos similares. Sin embargo, cuando coexisten deben modificar algunos de los ejes para evitar la competencia.

OBJETIVOS

GENERAL

Conocer las características ambientales que definen al nicho ecológico fundamental y efectivo de las tres especies emparentadas de *Anolis* y determinar si en coexistencia modifican algunos de los ejes para evadir la competencia.

PARTICULARES

- Generar mapas de distribución potencial para cada una de las tres especies que conforman al grupo *A. subocularis*.
- Predecir localidades donde puedan coexistir las especies del grupo *A. subocularis*.
- Verificar en campo la coexistencia de las lagartijas
- Medir y comparar, en poblaciones alopátricas, la amplitud de los ejes del nicho más significativos para cada especie que conforma al grupo
- Medir el solapamiento de los ejes del nicho más significativos entre pares de especies simpátricas que conforman al grupo.
- Describir la ecomorfometría de cada especie y explorar posibles desplazamientos de caracteres.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES QUE CONFORMAN AL GRUPO

Anolis subocularis.

El grupo fenético *Anolis subocularis* es uno de los cinco grupos endémicos de México. Este grupo se encuentra conformado por tres especies de talla mediana: *A. isthmicus* (Fitch, 1978), *A. subocularis* (Davis, 1954) y *A. sp.* (Feria-Ortiz, 2001; Nieto, en proceso), que se distribuyen contiguamente a lo largo de la ecoregión SBPS.

Taxonómicamente, el grupo *A. subocularis*, cuando fue propuesto estaba conformado por *A. cuprinus*, *A. isthmicus* y *A. subocularis* (Lieb, 1981), sin embargo revisiones taxonómicas hemerográficas (Fitch *et al.*, 1976; Feria-Ortiz, 2001), morfológicas (Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001; Nieto-Montes de Oca, 2001) y moleculares (Nieto-Montes de Oca, 2001 y comunicación personal) demostraron que *A. cuprinus* no pertenece a éste grupo, sino únicamente *A. isthmicus* (que se encuentra en Tehuantepec; Fitch, 1978), *A. subocularis* (que se ha descrito desde Tierra Colorada, Guerrero hasta Pochutla, Oaxaca; Davis, 1954; Fitch, 1978) y *A. sp.* (una población descrita para Zanatepec, Oaxaca; Fitch *et al.*, 1976; Fitch, 1978; Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001; Nieto-Montes de Oca, comunicación personal). La posible inclusión de *A. cuprinus* se debió a una mala descripción realizada de ejemplares de Zanatepec, Oaxaca (Feria-Ortiz, 2001), pues además de los caracteres morfológicos distintivos que lo hacen miembro del grupo *A. schiedii* (Nieto-Montes de Oca, 2001), *A. cuprinus* se encuentra distribuido a mayores altitudes (Smith, 1964; Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001; Nieto-Montes de Oca, 2001).

Los machos de las tres lagartijas presentan un abanico gular de talla grande (Williams *et al.*, 1995), que se extiende desde la parte media de la boca hasta el extremo inferior del esternón; su coloración va de una tonalidad roja a anaranjada (Figuras.4, 5 y 6).

Las tres especies del grupo presentan escamas ventrales y dorsales quilladas; las escamas dorsales son ligeramente más grandes que las ventrales y disminuyen gradualmente de tamaño hacia los costados, hasta igualar el tamaño de las escamas laterales. Las escamas dorsales de la cabeza son quilladas ligeramente rugosas. Presentan dos hileras de escamas entre los semicírculos supraorbitales; el disco supraocular, en este grupo, se encuentra compuesto por una serie de tres escamas supraoculares ensanchadas que se encuentran rodeadas por una línea de escamas que las separan de los semicírculos supraorbitales; los semicírculos supraorbitales se encuentran separados de la escama interparietal por una o dos escamas (Davis, 1954; Fitch, 1978; Feria-Ortiz, 2001; Lieb, 2001). *A. subocularis* presenta una abertura del oído casi tan grande como la escama interparietal (Davis, 1954).

La cabeza de las tres especies presentan cinco filas de escamas loreales. *A. subocularis* presenta una extensión de la fila inferior de las escamas loreales, que separan total o parcialmente a las escamas suboculares de las supralabiales (Davis, 1954; Fitch, 1978; Saldaña de la Riva & Perez-Ramos, 1987; Feria-Ortiz, 2001), mientras que *A. isthmicus* no presenta esta extensión o llega a ser parcial (Feria-Ortiz, 2001) y *A. sp¹* no llega a presentarla (Figura. 7; Feria-Ortiz, 2001).

¹¹ Para fines prácticos y de diferenciación en este trabajo se utilizará *A. sp.* para referirse a la población de Zanatepec.



Figura 4. Abanico gular extendido de *Anolis isthmicus* de Tehuantepec, Oaxaca.

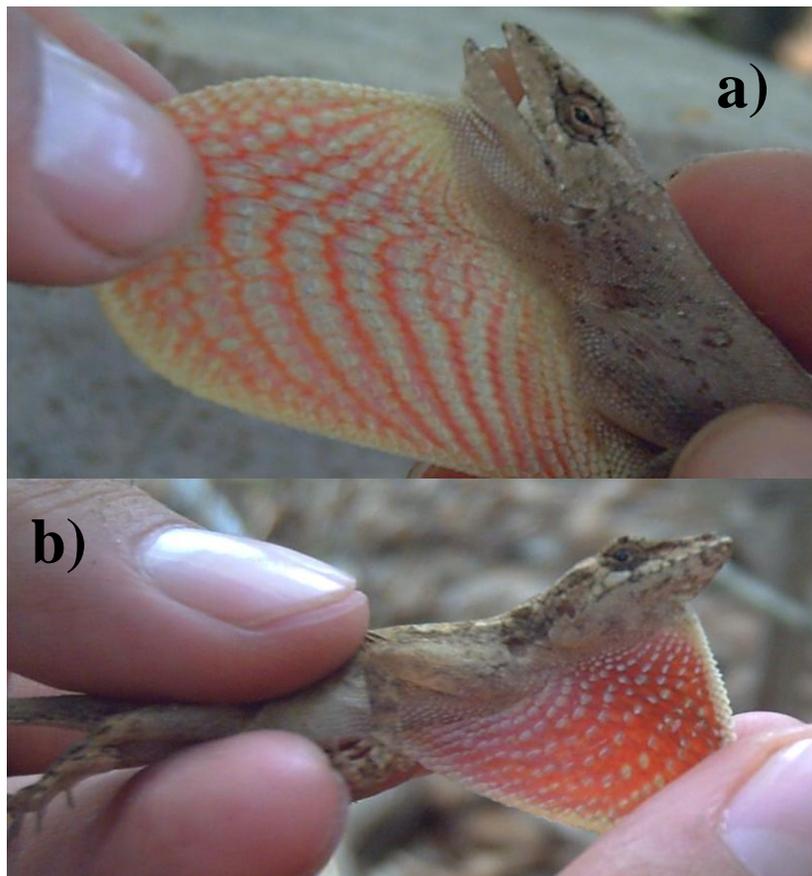


Figura 5. Abanico gular extendido de *Anolis subocularis* (a) Tierra Colorada, Guerrero; (b) Pochutla, Oaxaca.



Figura 6. Abanico gular extendido de *Anolis sp.*, población de Zanatepec, Oaxaca.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó dentro del área comprendida para la ecoregión “**Selvas bajas del pacífico sur**”.

Una ecoregión, de acuerdo al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF; por sus siglas en inglés), se define como un área extensa de tierra o agua que contiene un conjunto geográficamente distintivo de comunidades naturales que comparten la gran mayoría de sus especies y dinámicas ecológicas, comparten condiciones medioambientales similares e interactúan ecológicamente de manera determinante para su subsistencia a largo plazo. Por tanto, una ecoregión es un área geográfica relativamente grande que se distingue por el carácter único de su morfología, geología, clima, suelos, hidrología, flora y fauna. En total la WWF nombra 867 ecoregiones terrestres a nivel mundial (Olson *et al.*, 2001), de las cuales 46 corresponden a México.

La ecoregión “Selvas bajas del pacífico sur” (WWF, 2011) es una región semiárida que se encuentra ubicada en la ladera sudeste de la Sierra Madre del Sur, que se extiende al sur de Michoacán por toda la costa pacífico guerrerense y oaxaqueña hasta los límites del estado de Chiapas (Figura. 8). Comprende un área aproximada de 42000km². Su altitud oscila entre los cero y los 1400 metros sobre el nivel del mar (msnm).

De acuerdo a la clasificación climática de Köppen (García, 1988), el clima es de tipo Aw (cálido-subhúmedo), el cual se caracterizan por presentar una temperatura promedio anual superior a los 20°C y una precipitación anual de 1200 mm como máxima, que generalmente se concentra en la estación lluviosa que va de mayo a octubre. Además, la Ecoregión

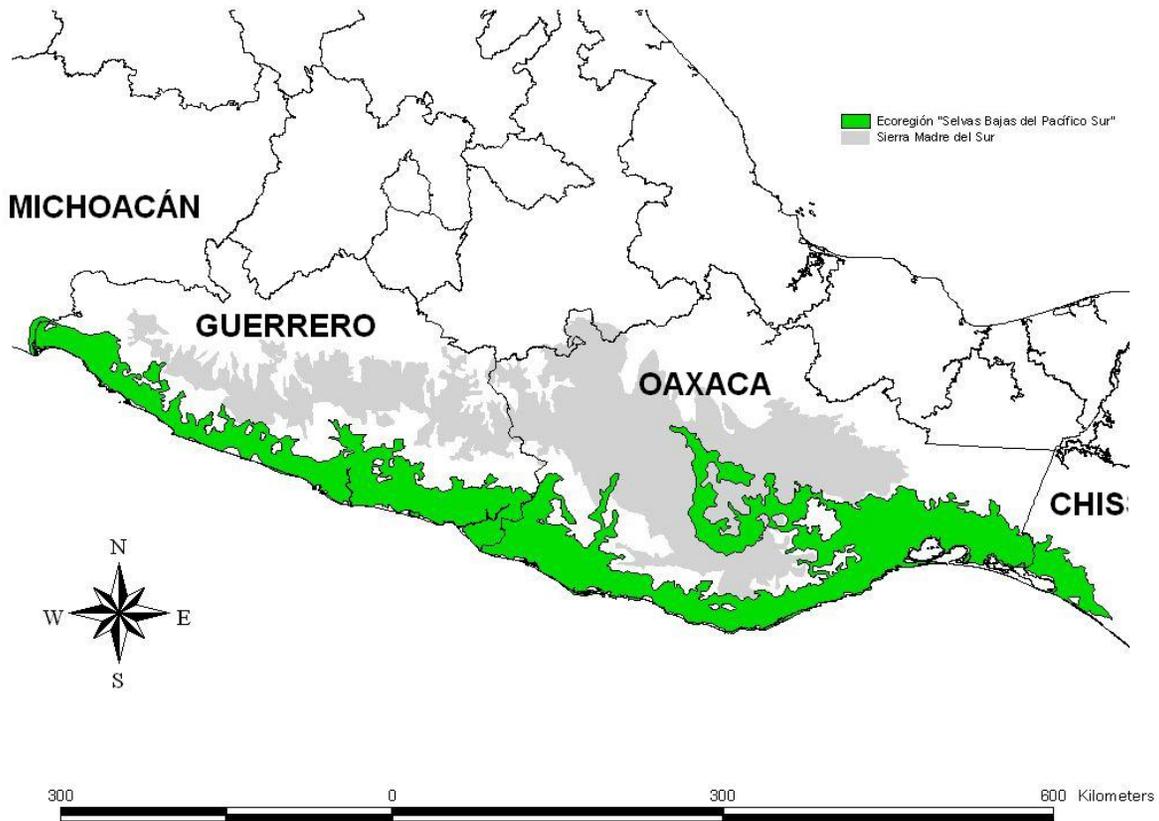


Figura 7. Extensión geográfica de la ecoregión Selvas Bajas del Pacífico Sur.

presenta una larga estación de secas que es responsable de la naturaleza caducifolia de la vegetación y que pueda durar de 7 a 8 meses (Trejo, 1998; 1999; 2005). Esta temporalidad de las precipitaciones es uno de los factores dominantes en los patrones temporales de la actividad biológica tales como el crecimiento y la reproducción, los cuales se sincronizan con la disponibilidad de agua (Murphy & Lugo, 1986).

La vegetación predominante es selva baja caducifolia (Miranda & Hernández-X, 1963) conocida también como bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), bosque tropical deciduo (Leopold, 1950), bosque tropical estacionalmente seco (Gentry, 1982) y,

recientemente, como bosque tropical seco estacional (“seasonally dry tropical forest”; Bullock et al., 1995). La selva baja caducifolia (SBC) es el ecosistema tropical de mayor extensión a nivel mundial (42%; Murphy & Lugo, 1986), y en México representa aproximadamente el 60% de la vegetación tropical (Trejo y Dirzo, 2000), distribuyéndose principalmente a lo largo de la vertiente del Pacífico, donde se extiende desde el sur de Sonora y suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, continuándose hacia Centroamérica (Rzedowski, 1978).

La SBC tiene la característica de que las plantas son de afinidad neotropical, y sus árboles tienen alturas menores a 15 metros con troncos cortos, robustos y torcidos, que se ramifican a poca distancia del suelo y en épocas de estiaje tiran sus hojas (Rzedowski, 1978). El estrato arbustivo es muy denso, de tal manera que en algunos sitios forman una maraña que dificulta y en ocasiones impide el paso. El estrato herbáceo sólo es denso en la temporada lluviosa y llega casi a desaparecer en la época de sequía (Trejo, 2005). Dentro de la ecoregión, la vegetación crece sobre todo en los suelos bajos, bien-drenados y derivados de roca caliza. En la parte más cercana a las faldas de la sierra Madre del Sur, en donde la vegetación se asienta en laderas de cerros con pendientes de fuertes a moderadas, los suelos, derivados de rocas ígneas, llegan a ser más someros, por lo que es frecuente observar afloramientos de grandes rocas, de ésta forma esa condición contribuye a la heterogeneidad ambiental en la que se desarrolla la SBC, ya que se promueven diferentes microhábitats con diferencias en insolación, exposición, pendiente y acumulación de suelo.

Florísticamente, en la ecoregión las familias representativas son Leguminosae, Cactaceae, Compositae, Malpighiaceae, Rubiaceae, Fagaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae y Anacardiaceae (estas tres últimas familias destacan por sus cortezas brillantes y exfoliantes;

Rzedowski, 1978; Dirzo, 1994), de las cuales las especies dominantes incluyen a *Lysiloma divaricatum*, *Bursera excelsa* y *Bursera fagaroides*, que se pueden encontrar asociadas con *Ceiba aesculifolia*, *Comocladia enleriana*, y *Trichilia americana*. Para el estado de Michoacán, las especies más comunes son *Ficus mexicana*, *F. padifolia*, *Brosimum alicastrum*, *Licania arborea*, *Sideroxylon capiri* and *Enterolobium cyclocarpum*. Para los estados de Guerrero y Oaxaca, la composición de la selva se transforma y las especies dominantes son *Brosimum alicastrum*, *Bumelia persimilis*, *Godmania aesculifolia*, *Manilkara zapota*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Licania arborea*, *Tabebuia palmeri*, *Bombax palmeri*, *Bombax ellipticum* and *Plumeria rubra*. Los taxa herbáceos y epífitos son raros y escasos. En la parte entre los estados de Chiapas y Oaxaca, la precipitación aumenta hasta los 1600 mm, y las especies dominantes son *Alvaradoa amorphoides*, *Bucida macrostachya*, *Haematoxylon brasiletto*, *Coccoloba floribunda*, *Bursera simaruba*, *Bursera bipinnata*, *Prosopis juliflora* (SAG, 1968).

La fauna característica incluye *Leptonycteris curasoae yerbabuenae*, *Noctilio leporinus*, *Nasua narica*, *Pappogeomys bulleri*, *Tayassu tajacu*, *Habia rubica*, *Callipepla douglasii*, *Iguana iguana*, *Ctenosaura similis* y *Heloderma horridum* (WWF, 2008).

En general, se ha reconocido que las SBC es un legado biótico (Pineda-García *et al.*, 2007) pues la mayoría de especies que habitan este tipo de vegetación son de distribución restringida (Ceballos y García, 1995; Rzedowski, 1991). Particularmente en las SBC del pacífico sur mexicano se presentan una alta concentración de endemismos (sobre todo a nivel de especie; Lorence y García-Mendoza, 1989; Stotz *et al.*, 1996; González-García y Gómez de Silva, 2003; García, 2006), de los cuales son reconocidos los endemismos de la

región istmeña, quienes han sido relacionados con los límites norte-sur de las regiones biogeográficas neotropical y neártica (Lorence y García-Mendoza, 1989).

Para esta región se han reconocido un gran número de plantas endémicas, que principalmente se encuentran en Oaxaca, de los géneros *Acacia*, *Ipomoea* y *Euphorbia* (Rzedowki, 1991, Torres-Colín, 1988). Las mariposas de la familia Papilionidae también tienen un centro importante de endemismos en esta región, con 11 especies endémicas (Llorente-Bousquets & Luis-Martínez, 1993). También esta región posee la diversidad más grande de escorpiones en México, que incluyen al gran *Centruroides centruroides*. Además, se han registrado 311 especies de arañas, haciéndola la región más rica en aracnofauna de todo México (Robles-Gil *et al.*, 1993). Con respecto a los reptiles, la ecoregión se encuentra en segundo lugar de endemismos (después del Eje Volcánico Transmexicano; Flores-Villela, 1988).

A pesar de la importancia biológica de esta ecoregión, su estado de conservación es crítico, pues durante varios siglos, las selvas bajas del Pacífico mexicano se han explotado y se han alterado seriamente. La extensión agrícola (sobre todo para las plantaciones de la fruta y de café), al igual que la ganadería extensiva y la extracción de leña, ha substituido extensiones extensas del bosque. Esto ha afectado a la biodiversidad nativa de forma directa con la destrucción del hábitat, e indirectamente con pérdida de la erosión y del suelo (Challenger, 1998).

MÉTODOS

ESCALA REGIONAL

Registros de las especies. Las localidades conocidas que se emplearon para la generación del modelo, correspondieron a los registros históricos disponibles para las tres especies. Los registros que se utilizaron se obtuvieron a partir de una búsqueda exhaustiva en bases de datos de diversas colecciones herpetológicas y en la literatura. Los registros no estuvieron georreferenciados, se les asignó georreferenciación mediante el método de punto-radio propuesto por [Wieczorek \(2001\)](#), el cual se fundamenta en un área de incertidumbre circular generada a partir de un punto geográfico de referencia citado en el registro de colecta. Se eliminaron aquellos registros duplicados debido a que un solo registro representa la presencia de la especie. Todos los registros obtenidos fueron estandarizados a coordenadas geográficas decimales “x” (longitud) y “y” (latitud).

Parámetros macroambientales. De acuerdo a los criterios de [Wittaker *et al.* \(2001\)](#), [Willis & Wittaker \(2002\)](#), [Pearson & Dawson \(2003\)](#) y [Trivedi *et al.* \(2008\)](#), para el área de estudio (la ecoregión de SBPSM), los parámetros macroambientales que se emplearon fueron de dos tipos: climáticos y topográficos. Los climáticos se obtuvieron de la base de datos WorldClim versión 1.4 (<http://www.worldclim.org/>), que consta de 19 variables bioclimáticas que se derivan de temperaturas mensuales y valores de precipitaciones ([Hijmans *et al.*, 2005](#)). Los topográficos consistieron en cuatro variables derivadas de la base de datos de elevación del proyecto HYDRO1K (http://eros.usgs.gov/#/Find_Data/Products_and_Data_Available/gtopo30/hydro) desarrollado por US Geological Survey's (2000). Todas las variables (Anexo I) se trabajaron en formato GRID con una proyección de coordenadas geográficas decimales (Datum WGS84) a una

resolución espacial de 30 segundos de arco (1 celda $\approx 1 \text{ km}^2$), y fueron delimitadas a los límites geográficos del área de estudio.

Modelación de la distribución potencial. Los registros de las tres especies y las 14 variables macroambientales fueron utilizadas para predecir la distribución de cada una de las especies de estudio con base en el Modelado de Nicho Ecológico (MNE; Peterson, 2001, 2003; Peterson & Vieglais, 2001). El algoritmo empleado fue Maxent versión 3.3.3e (Philips *et al.*, 2004, 2006). Los resultados del modelaje de cada una de las especies se dieron en escala logarítmica. La escala logarítmica da una estimación entre 0 y 1 de la probabilidad de presencia. El valor de la presencia mínima del modelado (MTP por sus siglas en inglés), en cada uno de los mapas predictivos resultantes del MNE, fueron utilizados para crear mapas de distribución binarios, de presencia (1) y ausencia (0) de las especies (Liu *et al.*, 2005). Las celdas con valores iguales o mayores al MPT fueron considerados como presencia de la especie y los valores por debajo de éste valor fueron considerados como probables ausencias.

Para evaluar la calidad de los modelos se emplearon los valores del área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) del diagrama de curva operada del receptor (ROC por sus siglas en inglés). Los valores de AUC representan un índice de conveniencia del hábitat que va de 0 (inadecuado) a 1 (altamente conveniente), de tal manera que los modelos con valores de mayores al 0.75 se consideran altamente válidos (Elith, 2002). A cada modelaje se le aplicó el criterio de seleccionar aleatoriamente una muestra del 25% de los registros para probar con AUC la validez del modelo. De acuerdo a la clasificación propuesta por Swets (1988), los valores de AUC de prueba que van de 0.5 a 0.7 indican que existe poca discriminación con respecto a una correcta predicción, mientras los valores que van de 0.7 a

0.9 indican que existe una discriminación razonable y los valores de 0.9 a 1.0 indican que existe muy buena discriminación.

Adicionalmente se realizó el método de estimador *jackknife* para conocer la importancia de los parámetros macroambientales para cada MNE; y a cada distribución potencial se le calculó el área en kilómetros cuadrados y los valores de amplitud de nicho (B_A y J') propuestos por [Levins \(1968\)](#).

Comparación entre MNE. Los mapas binarios generados para cada una de las especies de estudio se superpusieron para identificar zonas de simpatria dentro del área de estudio. A estas zonas de simpatria se les calculó el área geográfica correspondiente en kilómetros cuadrados y se cuantificó el solapamiento de nicho entre pares de especies con base en el índice D de Schoener ([Schoener, 1968](#)) y a la modificación estadística I de la distancia Hellinger ([Warren et al., 2008](#)). Ambos índices varían entre cero y uno, y se considera un solapamiento biológicamente significativo cuando el valor excede a 0.6 ([Krebs, 1999](#)).

Para la comparación ecológica entre dos especies se utilizó el software ENMTools versión 1.3 ([Warren et al., 2010](#)) para aplicar las pruebas de hipótesis propuestas por [Warren et al. \(2008\)](#) para poner a prueba patrones de evolución del nicho. La primer prueba aplicada fue la de equivalencia de nichos ([Graham et al., 2004](#)), la cual sostiene cómo hipótesis nula de que “los nichos de dos especies son idénticos”. La prueba de equivalencia consiste en comparar los valores calculados de los índices I y D con una distribución aleatoria de éstos mismos índices ($F_{(I)}$ y $F_{(D)}$) para 100 pseudoreplicas de MNE generadas con Maxent 3.3.3e, con la finalidad de encontrar “que los nichos de dos especies no son estadísticamente diferentes”.

La segunda prueba aplicada fue la de similitud (Peterson *et al.*, 1999; Martínez-Meyer & Peterson, 2006), cuya hipótesis nula sostiene que “la distribución de una especie no aporta información para predecir la distribución de otra”. La prueba usa cada una de las 100 pseudoréplicas de MNE generadas con Maxent 3.3.3e para determinar si dos especies son más o menos similares que lo esperado basado en las diferencias de los datos ambientales del “background” para cada especie (Warren *et al.*, 2008). Cada *background* se refiere al espacio dentro del área de estudio de un MNE en donde no se ha predicho a la otra especie. De ésta forma la prueba compara los valores calculados de los índices *I* y *D* contra la distribución aleatoria de éstos mismos índices del MNE de la primer especie con la segunda especie ($F_{a(I)}$ y $F_{a(D)}$) dentro del *background* “a” de la primer especie y viceversa ($F_{b(I)}$ y $F_{b(D)}$; los mismos índices dentro del *background* “b” de la segunda especie;), con la finalidad de saber “si una especie tolera o no las mismas condiciones ecológicas de la otra”.

MNE de *A. unilobatus* y su comparación con los del grupo *A. subocularis*. Las especies del grupo *A. subocularis* se encuentran en simpatria con otra especie del género *Anolis*, *A. unilobulatus* del grupo *A. sericeus* (Anexo II). Por lo que de igual forma, siguiendo la metodología anteriormente citada, se modeló el nicho ecológico para esta especie y se realizaron los análisis comparativos correspondientes (*I* y *D*) con las especies del grupo *A. subocularis*.

ESCALA LOCAL

Determinación de los ejes dejes del nicho donde puede existir exclusión competitiva.

Debido a que en la comparación de las predicciones que se realizaron con los MDE están basadas en escalas macroambientales, las características del nicho en una escala del microhábitat no son tomadas en cuenta, por tanto, se decidió evaluar *in situ* ejes

significativos del nicho efectivo de una población representativa de cada especie estudiada, con la finalidad de identificar diferencias significativas entre sus nichos.

Para poder medir los nichos ecológicos *in situ* se realizaron salidas mensuales a aquellas localidades en donde con base en los MDE se identificaron poblaciones individuales de cada especie del grupo *A. subocularis*.

El área de muestreo, dentro de la ecoregión de estudio, se limitó a la región istmeña que comprende los distritos políticos de Pochutla, Tehuantepec y Juchitán de Oaxaca.

Para garantizar un correcto muestreo poblacional de cada especie, las localidades elegidas fueron las localidades tipo y las mismas visitadas por [Fitch \(1978\)](#). Para *A. subocularis* el muestreo se realizó en la localidad El Vigía, Pochutla. Para *A. isthmicus* se muestrearon las faldas del cerro Giengola, dentro de los límites de las comunidades Las Tejas y Paso Alicia, Tehuantepec. Y para *A. sp.* el muestreo se realizó a faldas de los Chimalapas en la comunidad El Boquete, Zanatepec. Adicionalmente se muestreó El Cerro Tolistoque en Juchitán, la comunidad de San Dionisio del Mar y el Cerro Tortuga en San Fernando con la intención de explorar que especies se encontraban habitando éstos lugares (cabe mencionar que para estas tres últimas localidades en ninguna colección herpetológica cuentan con registros para *Anolis*).

De igual forma, para las poblaciones de *A. unilobatus*, que se encuentran en simpatría con las especies del grupo *A. subocularis*, el muestreo se realizó en las mismas localidades antes mencionadas.

Los ejes del nicho evaluados, que son funcionalmente significativas para la supervivencia de lagartijas, fueron: 1) el nicho espacial en función del uso del microhábitat por cada una de las tres especies; y 2) el nicho multidimensional térmico en función de su ecología térmica. A cada individuo, *in situ*, se le registraron datos que ayudaron a determinar el uso del hábitat y la ecología térmica de cada especie.

El muestreo de los individuos de cada población y de las variables que ayudaron a determinar cada aspecto ecológico del nicho efectivo, se realizó a lo largo de un transecto aleatorio de longitud variable. Se realizó un muestreo intensivo de 7 horas/hombre en un horario de 6am a 13pm, que es equivalente al horario de actividad matutino reportado para *A. subocularis* (de 7am a 14pm; [Martínez-Grimaldo, 2009](#)).

La forma en que se determinó cada eje del nicho ecológico, por cada población de las especies de *Anolis*, se describe a continuación:

- 1) El **uso del hábitat**, definido como la forma en que un animal utiliza sus recursos dentro del hábitat, fue determinado con base en las características del microhábitat que ocuparon las lagartijas justo en el momento en el que fueron observadas. Se registró el tipo de sustrato que ocuparon (roca, perchas o suelo). Para el caso de perchas (árboles o arbustos), se tomaron medidas de la altura a la que se encontraba cada individuo colectado así como el diámetro de la percha a la altura del pecho (*DAP*).

Para evitar que la lagartija sea nuevamente registrada durante el muestreo se le aplicó ventralmente una marca temporal con tinta indeleble, la cual ayudó a identificar si ya fue registrada. Esta marca no afecta la supervivencia de la especie, ya que al colocarse de

forma ventral, ésta no destaca en el ambiente por tanto se evita la depredación que pudiese causar una marca llamativa; además esta marca no permanecerá de forma indeterminada en los individuos pues en la ecdisis, cada lagartija mudara la piel que ha sido marcada, por lo que no causa daños posteriores.

Durante cada muestreo mensual se procuró dañar lo menor posible la estructura del microhábitat, para que en muestreos posteriores no se tengan que identificar nuevos microhábitats.

- 2) En términos ecológicos, la principal variable ambiental que influye sobre las lagartijas es la **temperatura**. Al ser organismos ectotermos, la multidimensionalidad de ésta variable se puede determinar por múltiples vías (fisiológicas, metabólicas o de comportamiento; Magnuson *et al.*, 1979).

Para este trabajo la amplitud del nicho térmico se obtuvo por medio de la caracterización del comportamiento termorregulador y su multidimensionalidad fue aprovechada evaluando la termorregulación de cada población con respecto a la calidad térmica de su microhábitat. Para ello, además de las características del microhábitat donde se encontró cada lagartija, se registró la temperatura corporal (T_c), la temperatura ambiental (del aire (T_a) y del sustrato (T_s) donde se encontró) y la temperatura ambiental operativa (T_o) para cada localidad de muestreo, las cuales determinaron la oferta térmica del ambiente. Toda lagartija que tuvo un esfuerzo de captura mayor a dos minutos fue despreciada del muestreo.

Mediante un análisis de regresión lineal simple entre la T_c con la T_a ($T_c - T_a$), con la T_s ($T_c - T_s$) y con la T_o ($T_c - T_o$), se evaluó la tendencia termorreguladora de cada especie con base en el criterio de Huey & Slatkin (1976), en el cual una pendiente cercana a cero sugiere que el animal realiza una termorregulación activa y, por el contrario, valores de pendiente cercanos a uno sugiere que es termoconformista.

Por otro lado, con respecto a la forma de obtención de calor por parte de las lagartijas, si la correlación (R^2) entre $T_c - T_a$ es mayor al comparar con la correlación $T_c - T_s$, se asume que hay una tendencia hacia la heliotermita ó, si ocurrió lo contrario en la correlación, la tendencia es la tigmotermita (Woolrich-Piña et al., 2006).

Con base en el procedimiento propuesto por Hertz et al. (1993) se evaluó la calidad térmica del hábitat (d_0) y la precisión termorreguladora de las lagartijas (d_c). Estos índices se calcularon de la siguiente manera:

$$d_0 = T_{sel} - T_o$$

$$d_c = T_{sel} - T_c$$

En donde T_{sel} se refiere a la temperatura corporal preferida por las lagartijas, la cual se determinó por medio de un gradiente térmico en laboratorio. Magnuson et al (1970) mencionan que esta medida puede ser utilizada para conocer la amplitud térmica que un ectotermo encuentra disponible en la naturaleza.

Si los valores de d_c son cercanos a cero se sugiere que existe una alta precisión termorreguladora, contrariamente, si los valores son altos se sugiere que el organismo no

esta termorregulando eficientemente. Por otra parte, si los valores de d_0 son cercanos a cero se puede concluir que el hábitat donde vive la lagartija es ideal, pues le permite a ésta alcanzar su temperatura preferida, por el contrario, si el valor es alto se concluye que el hábitat no es de buena calidad térmica y la lagartija tendría que esforzarse demasiado para alcanzar la temperatura preferida.

Posteriormente se calculó el índice de efectividad (E_T) del desempeño termorregulador de las lagartijas según Hertz *et al.* (1993) y la eficiencia termorreguladora (Δd) según Blouin-Demers & Weatherhead (2001).

El índice de efectividad de Hertz *et al.* (1993) se calculó de la siguiente forma:

$$E_T = 1 - (d_c / d_0)$$

Hertz *et al.* (1993) mencionan que cuando el índice tiene valores cercanos a uno, las lagartijas regulan su temperatura efectiva y exitosamente. Por el contrario, si los valores son cercanos a cero indican que no termorregulan eficientemente.

La eficiencia termorreguladora de Blouin-Demers & Weatherhead (2001) se calculó de la siguiente forma:

$$\Delta d = d_0 - d_c$$

Si la diferencia entre la calidad térmica y la precisión termorreguladora de la lagartija es cero, la lagartija es completamente termoconformista. Por el contrario, si es diferente de

zero indica que tantos grados de temperatura se aleja del termoconformismo. [Blouin-Demers & Weatherhead \(2002\)](#) explican que la diferencia es negativa cuando los animales utilizan hábitats favorables térmicamente menores que su disponibilidad y positiva cuando los animales termorregulan hasta cierto punto.

Evaluación de los ejes del nicho. De acuerdo con [Pianka \(2000\)](#), las medidas de amplitud del nicho representan el nicho fundamental de un organismo. A su vez, cuantitativamente, éstas medidas indican si éstos organismos son especialistas o generalistas con respecto al uso de los recursos disponibles en su hábitat ([Krebs, 1999](#)). Por tanto, de acuerdo a lo anterior, la amplitud de cada eje se cuantifico mediante dos índices de amplitud de nicho propuestas por [Levins \(1968\)](#): el índice de Levins que, da un mayor peso a los recursos abundantes y, mediante la medida de uniformidad de Shannon-Wiener, que da un mayor peso a los recursos escasos ([Colwell & Futuyma, 1971](#)).

Primeramente, los datos medidos de cada eje se registraron en una matriz de recursos m por n ([Colwell & Futuyma, 1971](#)), la cual indica la cantidad de cada uno de los m estados de los recursos utilizados por cada una de las n especies diferentes que componen a la comunidad. Para el caso del microhábitat se dividió en 25 estados la altura de la percha, cada uno de 10cm de alto, de igual manera se dividió el DAP en 18 estados con diferencias entre ellos de 10cm de diámetro. Para el caso del eje térmico, se evaluó con base en la db de cada lagartija, quedando estratificada en 5 estados. Una vez elaborada cada matriz se procedió a calcular cada índice de la siguiente manera:

El índice de Levins (1968)

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_j^2}$$

donde B es la medida de la amplitud del nicho de Levins, P_j es la proporción de individuos que se encuentran en el estado de recurso j . Éste índice mide la uniformidad de la distribución de individuos entre los estados del recurso evaluado. Cuando el valor de B es alto sugiere que la especie evaluada tiene una alta plasticidad de utilización de los recursos presentes. Por el contrario, si el valor de B es pequeño, la especie tiende a hacia la especialización en la utilización de uno o algunos recursos disponibles. Lo anterior resulta toda vía más evidente si se aplica una estandarización al índice de Levins para que la amplitud del nicho sea expresada en términos porcentuales (de cero a uno). [Hulbert \(1978\)](#) propone dividir el índice entre el número total de estados de recurso:

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

Si los valores obtenidos por la estandarización del índice son cercanos a cero se considera que las lagartijas son especialistas, y por el contrario, si los valores son cercanos a uno son generalistas.

La medida de uniformidad de Shannon-Wiener ([Levins, 1968](#)):

$$J'_{(H)} = \frac{\sum_{j=1}^n p_j - \log p_j}{\log n}$$



donde $J'_{(H)}$ es la medida de la amplitud del nicho, p_j es la proporción de individuos que se encuentran en el estado de recurso j y n el total de estados del recurso. Si los valores obtenidos son cercanos a cero se considera que las lagartijas son especialistas, y por el contrario, si los valores son cercanos a uno son generalistas.

Finalmente, a cada eje del nicho evaluado se realizó un análisis de **solapamiento de nicho** a cada población evaluada, mediante el ajuste simétrico del índice de **MacArthur & Levin** (1967; modificado por Pianka, 1973) y el índice de **Schoener** (1968, 1970):

El índice de **Pianka** (1973)

$$O_{ij} = \sqrt{M_{jk} M_{kj}}$$

donde

O_{ij} : se refiere a la medida de solapamiento del eje del nicho i entre la especie j y la especie k

M_{jk} : se refiere al índice de MacArthur y Levin de la especie k sobre la especie j

M_{kj} : se refiere al índice de MacArthur y Levin de la especie j sobre la especie k

A su vez

$$M_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum p_{ij}^2}$$

donde

p_{ij} : es la proporción del recurso i utilizado por la especie j

p_{ik} : es la proporción del recurso i utilizado por la especie k

El índice de Schoener (1968, 1970)

$$D_{jk} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |p_{ij} - p_{ik}|$$

donde D_{jk} es la medida del índice de Schoener entre la especie j y la especie k ; p_{ij} es la proporción del recurso i que es usada por la especie j ; p_{ik} es la proporción del recurso i que es usada por la especie k .

Ambos índices varían entre cero y uno, y se considera un solapamiento biológicamente significativo cuando el valor excede a 0.6 (Krebs, 1999). Si existiera un solapamiento completo (= 1), entonces, por exclusión competitiva, la especie j excluiría a la especie k en el eje del nicho (i) evaluado.

Los resultados de cada uno de estos índices se representan en una matriz de similitud ecológica n por n (Lawlor, 1980) para cada eje evaluado, donde se observa el grado en el que los recursos son compartidos entre cada par de especies. Las medidas dadas por los índices son simétricos, en otras palabras, el solapamiento $p_{ij}-p_{ik}$ es igual al solapamiento de $p_{ik}-p_{ij}$, por lo tanto, en una matriz de similitud ecológica, los valores por encima de la diagonal son los valores de O_{jk} y los valores inferiores a la diagonal principal son los de D_{jk} . Para determinar la significancia estadística de cada uno de los solapamientos de nicho se compararon contra las medias de distribuciones nulas de mil pseudoreplicas generadas dentro de los límites de las matrices de recursos m por n , de acuerdo a los criterios RA3 de Lawlor (1980) y Winemiller & Pianka (1990). Si el solapamiento observado resulta ser mayor que la media de la distribución aleatoria resulta ser que los nichos son muy similares, por el contrario, si resulta ser menor, los nichos no suelen estar compartidos.

Asimismo, con la finalidad de corroborar la existencia de diferencias significativas en alguno de los ejes evaluados debido a la competencia interespecífica se realizó una prueba no paramétrica entre los resultados de los traslapes de nicho de poblaciones individuales contra las poblaciones que viven en coexistencia.

ECOMORFOMETRÍA Y DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES

Se realizó una caracterización ecomorfológica a diferentes poblaciones simpátricas y alopátricas de las especies que conforman al grupo *A. subocularis* y a poblaciones de *A. unilobatus*.

Las poblaciones evaluados del grupo *A. subocularis*, fueron las mismas a las que se les realizó el estudio ecológico (*A. subocularis* de Pochutla, *A. isthmicus* de Tehuantepec, *A. sp.* de Zanatepec y una población no identificada de Sierra Tolistoque²), y adicionalmente se midió una población de ejemplares del Museo de Zoología FES Zaragoza (*A. subocularis* de Tierra Colorada, Guerrero). De igual forma, para las poblaciones de *A. unilobatus*, se eligieron las correspondientes a las localidades aquí estudiadas (Población de Tehuantepec, Población de Zanatepec y "Población de San Dionisio del Mar).

La caracterización ecomorfológica se llevó a cabo con la ayuda de un vernier de ± 0.01 mm de precisión. Se midieron los siguientes caracteres morfológicos (en milímetros; Figura 8) que han sido previamente identificados como indicadores de la especialización del uso de su hábitat por distintos autores (Williams, 1983; Pounds; 1988; Losos, 1990; Losos, 1992b;

² Debido a que la localidad se encuentra muy cercana a las poblaciones de *A. isthmicus* a esta población de Sierra Tolistoque se le nombró *A. cf. Isthmicus*.

Beuttell & Losos, 1999; Zani, 2000; Macrini et al., 2003; Harmon et al., 2005; Velasco & Herrel, 2007; Herrel et al., 2011):

1. Longitud hocico-cloaca (*LHC*): Medida de la longitud corporal que va desde la punta del hocico hasta donde se encuentra la cloaca.
2. Ancho máximo del cuerpo (*AC*).
3. Longitud axila-ingle (*LAI*): La distancia lateral corporal que se da entre la extremidad anterior y la posterior.
4. Ancho de la cabeza (*ACz*): Medida donde se aprecia la anchura máxima de la cabeza.
5. Largo de la cabeza (*LCz*): Medida que va desde la punta del hocico hasta el margen posterior de la abertura auditiva.
6. Longitud del húmero (*LHu*).
7. Longitud del antebrazo (*LAB*).
8. Longitud del fémur (*LFe*).
9. Longitud de la tibia (*LTi*).
10. Longitud del cuarto dedo de la extremidad posterior (*LDP4*).
11. Número de laminillas subdigitales ensanchadas del cuarto del cuarto dedo de la extremidad posterior (*LED*).
12. Número de laminillas subdigitales no ensanchadas del cuarto dedo de la extremidad posterior (*LDD*).

13. La raíz cúbica del peso corporal (CP en gramos).
14. Índice de heterogeneidad de forma y tamaño (Shp ; Mosimann, 1970, Butler & Losos, 2002) es igual a la media geométrica de las principales variables corporales que definen la forma de la lagartija:

$$Shp = \left(\prod LHC, AC, LAI, ACz, LCz, LHu, LAb, LFe, LTi, CP \right)^{1/10}$$

Se les aplicó $\log 10$ a todas las variables para asumir los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. La influencia alométrica del tamaño corporal fue eliminada realizando un ajuste de la relación inversa que existe entre cada variable con el índice de heterogeneidad de forma y tamaño:

$$Aj_{(var)} = \log \frac{var}{Shp}$$

en donde var es cada una de las 13 variables morfométricas.

Se realizó un análisis de componentes principales a los ajustes de los caracteres morfométricos con la finalidad de sintetizar la información para explorar la variación morfológica entre las especies estudiadas. Se utilizó un análisis de discriminantes para confirmar la identificación de agrupaciones ecomorfológicas para cada una de las poblaciones evaluadas.

Para conocer la relación que existe entre la morfometría y los tres ejes del nicho evaluados se realizó un análisis de correlación canónica.

Para cada población el PCA que explicó su mayor varianza fue considerado índice morfológico (Pfennig *et al.* 2006, 2007). Variaciones de éste índice entre poblaciones alopátricas y simpátricas pueden explicar un posible desplazamiento de caracteres (Pfennig *et al.* 2006, 2007), por lo que, finalmente para conocer si éste índice difiere entre poblaciones y situación geográfica se realizó un análisis de varianza.

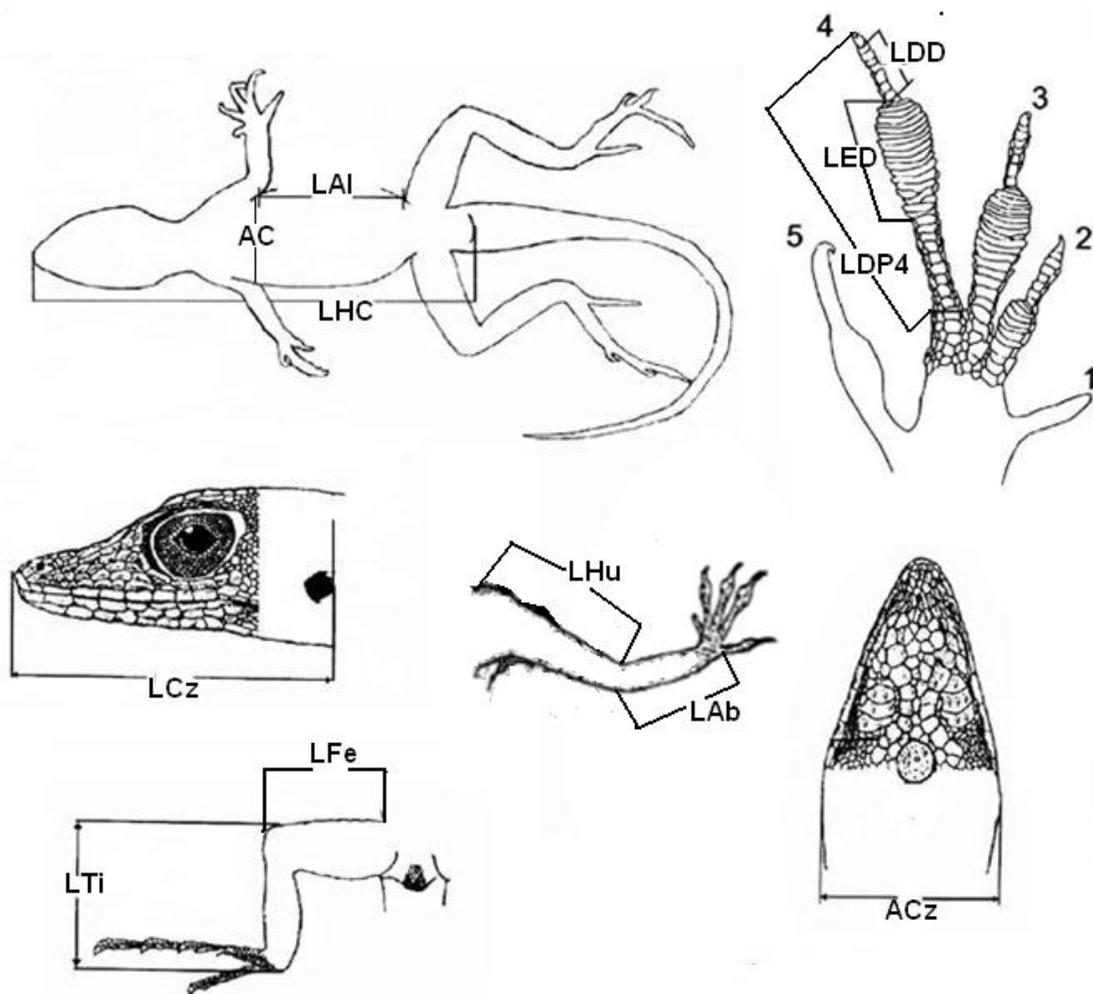


Figura 8. Variables morfométricas.

RESULTADOS

MODELACIÓN DE LA DISTRIBUCIÓN Y PREDICCIÓN DE LOCALIDADES DE COEXISTENCIA

Grupo *Anolis subocularis*. La distribución potencial generada por el MNE para cada especie del grupo *Anolis subocularis* se muestra en las Figuras 10, 11 y 12. Basados en el análisis ROC, todos los MNE generados fueron altamente significativos (todos con $AUC > 0.9$). Para *A. subocularis*, con base en el criterio de Swets (1988), los registros de prueba (25%) indican una discriminación razonable ($AUC > 0.7$); mientras que los registros de prueba (25%) para *A. isthmicus* y *A. subocularis* indican una muy buena discriminación ($AUC > 0.9$).

Para *A. subocularis* las variables macroambientales que contribuyeron más al modelo (Tabla 1) fueron la Isotermalidad (42.6%), el modelo de elevación digital (17.6%) y la dirección de la pendiente (10.6%). Para *A. isthmicus* fueron el intervalo medio mensual de temperatura diurna (58.9%), la temporalidad de la temperatura (25.4%) y la precipitación de la temporada más caliente (5.3%). Para *A. sp.* fueron la precipitación de la temporada más caliente (25.2%), el intervalo medio mensual de temperatura diurna (23%) y la temporalidad de la precipitación (21.4%).

Existen diferencias en cuanto a la extensión geográfica de cada modelo (Tabla 2). *A. subocularis* es la especie que tiene una mayor cobertura dentro del área de estudio (11525 km²). Potencialmente, se distribuye a lo largo de la costa del pacífico, desde Michoacán (en los límites norte de la ecoregión) hasta la costera Istmeña de Oaxaca (Figura. 10); seguido de *A. isthmicus* que potencialmente se distribuye únicamente dentro de la región Istmeña

Tabla 1. Principales variables macroambientales y su porcentaje de contribución para cada uno de los modelos de distribución potencial generados por Maxent para cada especie de *Anolis*.

Especie	Variable macroambiental	Contribución (%)
<i>A. isthmicus</i>	Intervalo medio mensual de temperatura diurna	58.9
	Temporalidad de la temperatura	25.4
	Precipitación de la temporada más caliente	5.3
<i>A. subocularis</i>	Isotermalidad	42.6
	Modelo de elevación digital	17.6
	Dirección de la pendiente	10.6
<i>A. sp.</i>	Precipitación de la temporada más caliente	25.2
	Intervalo medio mensual de temperatura diurna	23
	Temporalidad de la precipitación	21.4
<i>A. unilobatus</i>	Elevación del terreno	23
	Precipitación del trimestre más frío	22.1
	Precipitación del mes más seco	13.2
	Intervalo de temperatura media diurna	12.9

oaxaqueña (Figura. 11) con una cobertura de 3782km²; y finalmente *A. sp.* presenta una distribución potencial en las faldas de los Chimalapas (Figura. 12) con una cobertura de 1010km².

Por su parte, la evaluación de la amplitud de los nichos (B_A y J') indican que *A. isthmicus* y *A. sp.* son más especialistas que *A. subocularis*, con respecto a su hábitat (Tabla 2).

Tabla 2. Características ecológicas y geográficas del modelado de nicho del grupo *Anolis subocularis*. (B_A : índice de Levins; J' : Shannon-Wiener; %C SPDF: Porcentaje de cobertura geográfica de la ecoregión “Selvas bajas del pacífico sur”).

Especie	Amplitud de Nicho		Extensión geográfica (km ²)	%C SPDF
	B_A	J'		
<i>Subocularis</i>	0.457	0.943	11525	31.63
<i>Isthmicus</i>	0.265	0.908	3782	10.71
<i>sp.</i>	0.271	0.92	1010	2.86
<i>unilobulatus</i>	0.732	0.981	22503	63.72

Anolis unilobatus. La distribución potencial generada por el MNE para *Anolis unilobatus* se muestra en la Figura 13. El análisis ROC muestra que el MNE generado para ésta especie es ligeramente significativo (AUC = 0.878). Los registros de prueba (25%), con base en el criterio de Swets (1988), indican una discriminación razonable (AUC = 0.824).

Las variables macroambientales que contribuyeron más al modelo (Tabla 1) fueron la elevación del terreno (23%), la precipitación del trimestre más frío (22.1%), la precipitación del mes más seco (13.2%), el intervalo de temperatura media diaria (12.9%) y la precipitación anual (11%).

A. unilobatus posee una mayor cobertura geográfica dentro de la ecoregión SBPS sobre cualquier especie del grupo *A. subocularis* (Tabla 2), pues, como se puede observar en la Figura 13, se distribuye en casi dos terceras partes de la ecoregión. La extensión geográfica y la amplitud de nicho se muestran en la Tabla 2. Los valores altos en los índices de amplitud de nicho ($B_A = 0.732$; y $J' = 0.981$) indican que esta especie prácticamente no tiene limitaciones macroambientales que limiten su distribución dentro de la ecoregión.

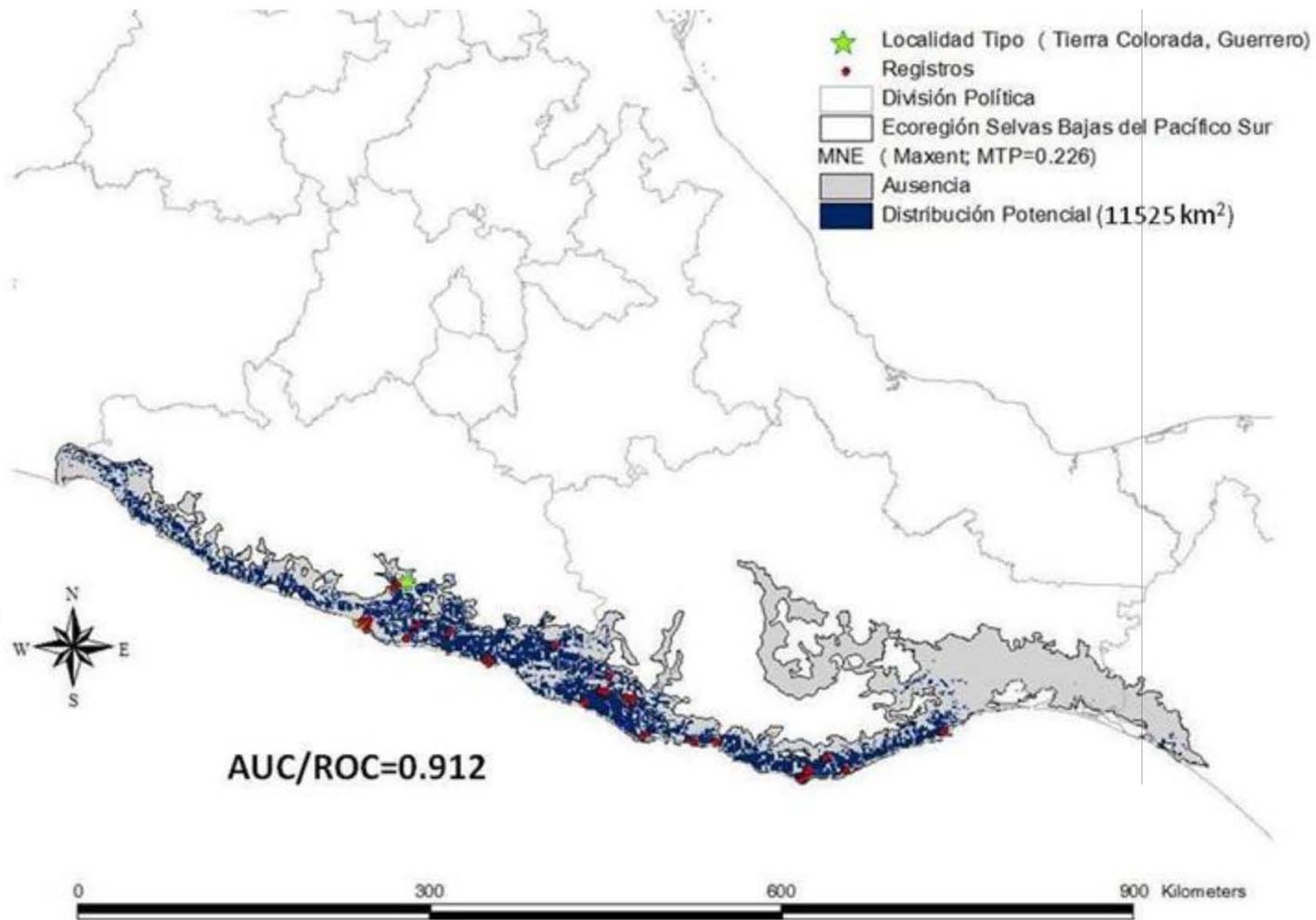


Figura 9. Distribución potencial de *Anolis subocularis*. Dentro de los límites de la ecoregión se puede observar las localidades en donde se ha registrado a la especie (círculos rojos), su localidad tipo (estrella verde) y su distribución binaria generada por Maxent (área azul) equivalente a 11525 km². Los valores predictivos ≥ 0.226 fueron considerados como presencias, mientras que los valores menores a éste valor se consideraron como ausencias. La AUC/ROC = 0.912 indica que el modelo es altamente significativo.

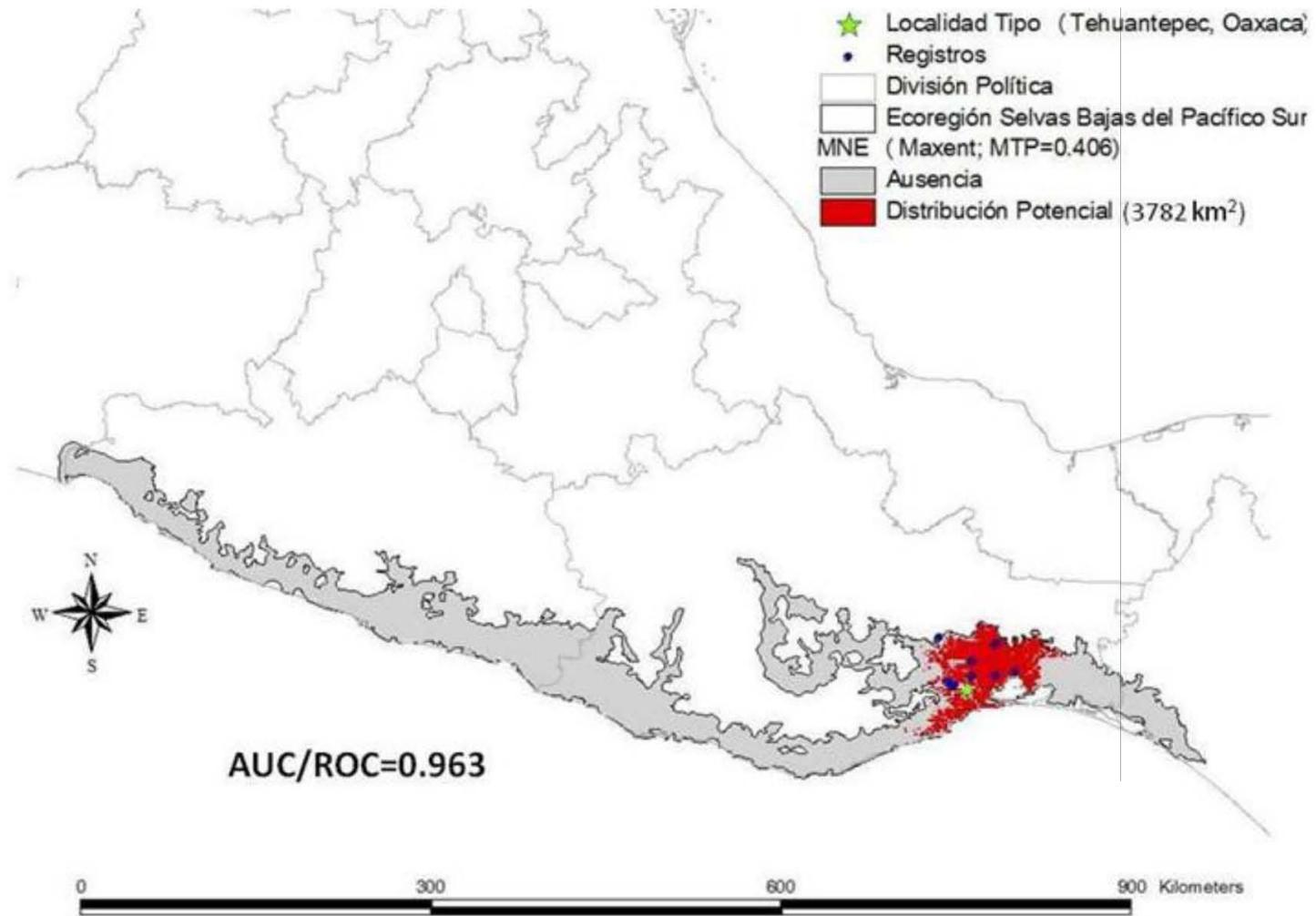


Figura 10. Distribución potencial de *Anolis isthmicus*. Dentro de los límites de la ecoregión se puede observar las localidades en donde se ha registrado a la especie (círculos azules), su localidad tipo (estrella verde) y su distribución binaria generada por Maxent (área roja) equivalente a 3782 km². Los valores predictivos ≥ 0.406 fueron considerados como presencias, mientras que los valores menores a éste valor se consideraron como ausencias. La AUC/ROC = 0.963 indica que el modelo es altamente significativo.

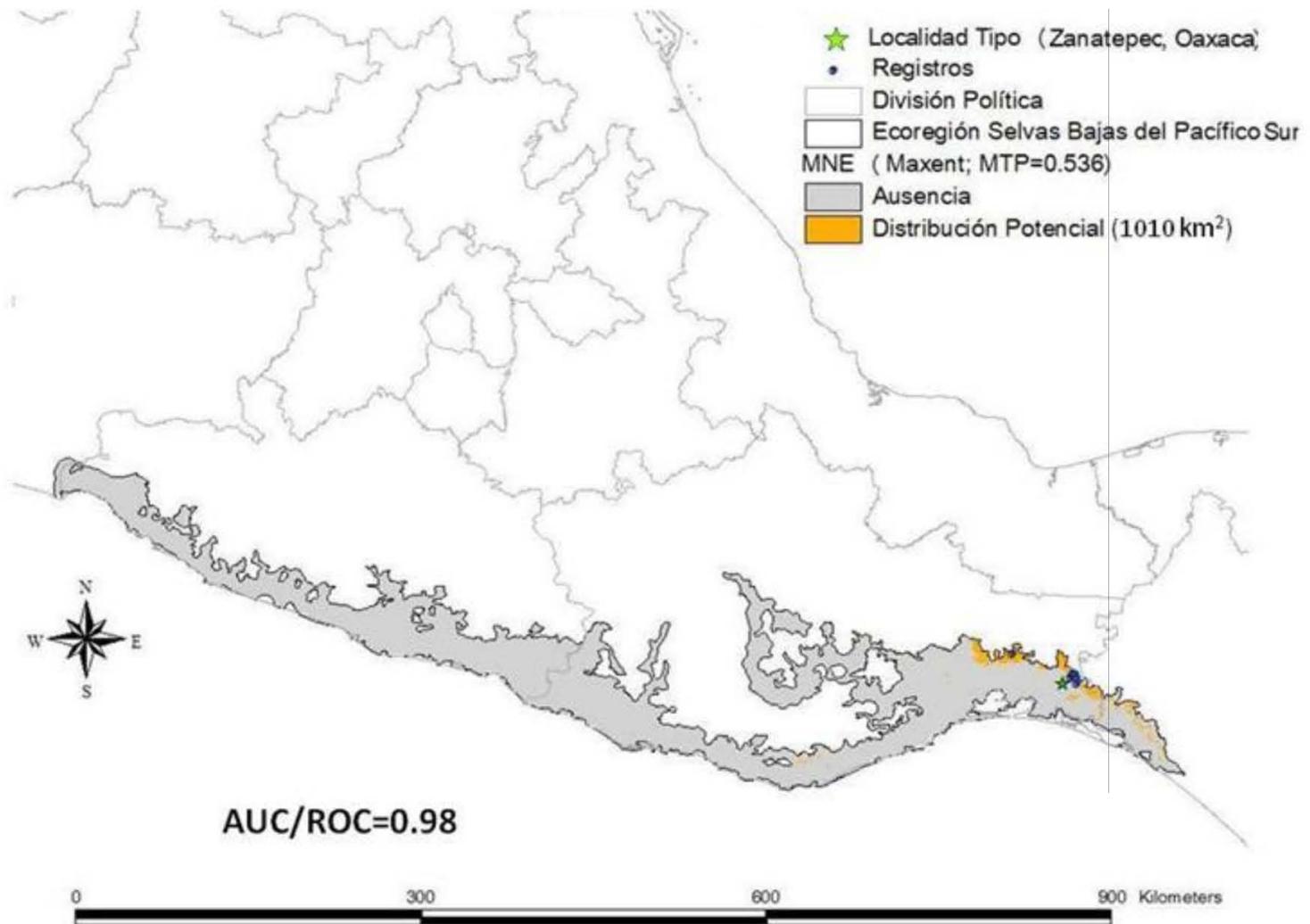


Figura 11. Distribución potencial de *Anolis* sp. Dentro de los límites de la ecoregión se puede observar las localidades en donde se ha registrado a la especie (círculos azules), su localidad tipo (estrella verde) y su distribución binaria generada por Maxent (área anaranjada) equivalente a 1010 km². Los valores predictivos ≥ 0.536 fueron considerados como presencias, mientras que los valores menores a éste valor se consideraron como ausencias. La AUC/ROC = 0.98 indica que el modelo es altamente significativo.

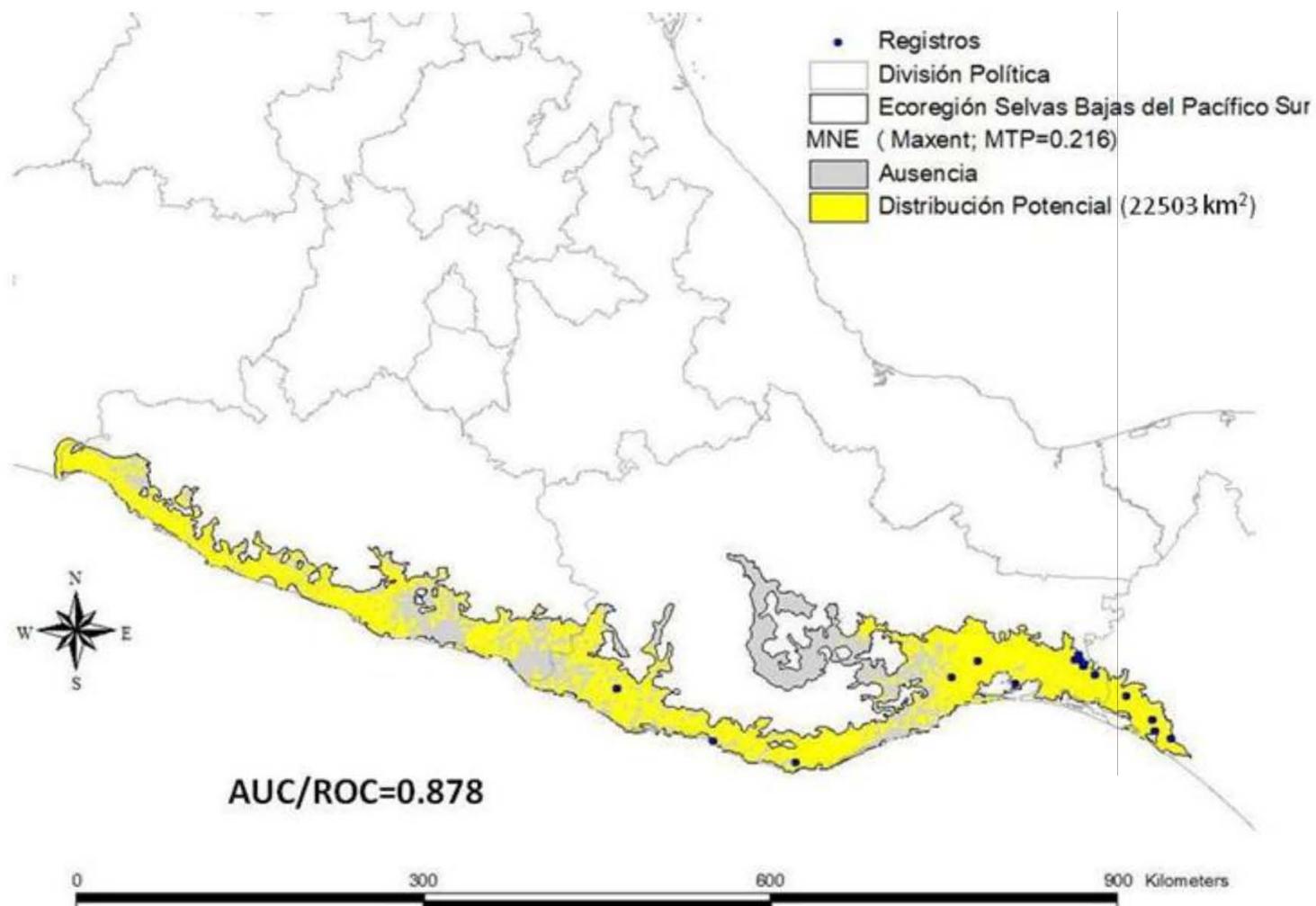


Figura 12. Distribución potencial de *Anolis unilobatus*. Dentro de los límites de la ecoregión se puede observar las localidades en donde se ha registrado a la especie (círculos azules) y su distribución binaria generada por Maxent (área amarilla) equivalente a 22503 km². Los valores predictivos ≥ 0.216 fueron considerados como presencias, mientras que los valores menores a éste valor se consideraron como ausencias. La AUC/ROC = 0.878 indica que el modelo es altamente significativo.

COMPARACIÓN ENTRE MNE

Comparación entre las especies del grupo *A. subocularis*. En la Tabla 3 se muestran los solapamientos de los MNE del grupo *A. subocularis*. El solapamiento (*I* y *D*) de los MNE entre *A. subocularis* con *A. isthmicus* y *A. isthmicus*. es menor que el solapamiento (*I* y *D*) entre *A. isthmicus* y *A. sp.*

La distribución potencial de *A. isthmicus* contiene un 2.94% de la distribución de *A. subocularis* y un 40.2% de la de *A. sp.*; por otro lado la distribución potencial de *A. sp.* contiene un 0.02% de la distribución de *A. subocularis* y un 10.74% de la de *A. isthmicus*; mientras que la distribución de *A. subocularis* contiene un 0.2% de la distribución de *A. sp.* y un 8.96% de la de *A. isthmicus*

Geográficamente, los solapamiento de los modelos de nicho indican las zonas en donde las lagartijas del grupo *Anolis subocularis* podrían encontrarse en simpatría. Ésta simpatría potencial del grupo *A. subocularis* se puede observar en la Figura 14, en donde el área de color verde representa la simpatría entre *A. subocularis* y *A. isthmicus* y el área de color rosa la simpatría entre *A. isthmicus* y *A. sp.*

El área solapada para *A. subocularis* y *A. sp.* con *A. isthmicus* corresponde a una cobertura de 339 km² y 406 km² respectivamente, mientras que el solapamiento entre *A. subocularis* y *A. sp.* corresponde a una cobertura de tan sólo de 2 km², sin embargo, debido a que la distribución de las especies es contigua, no se espera encontrar en simpatría a *A. subocularis* con *A. sp.*

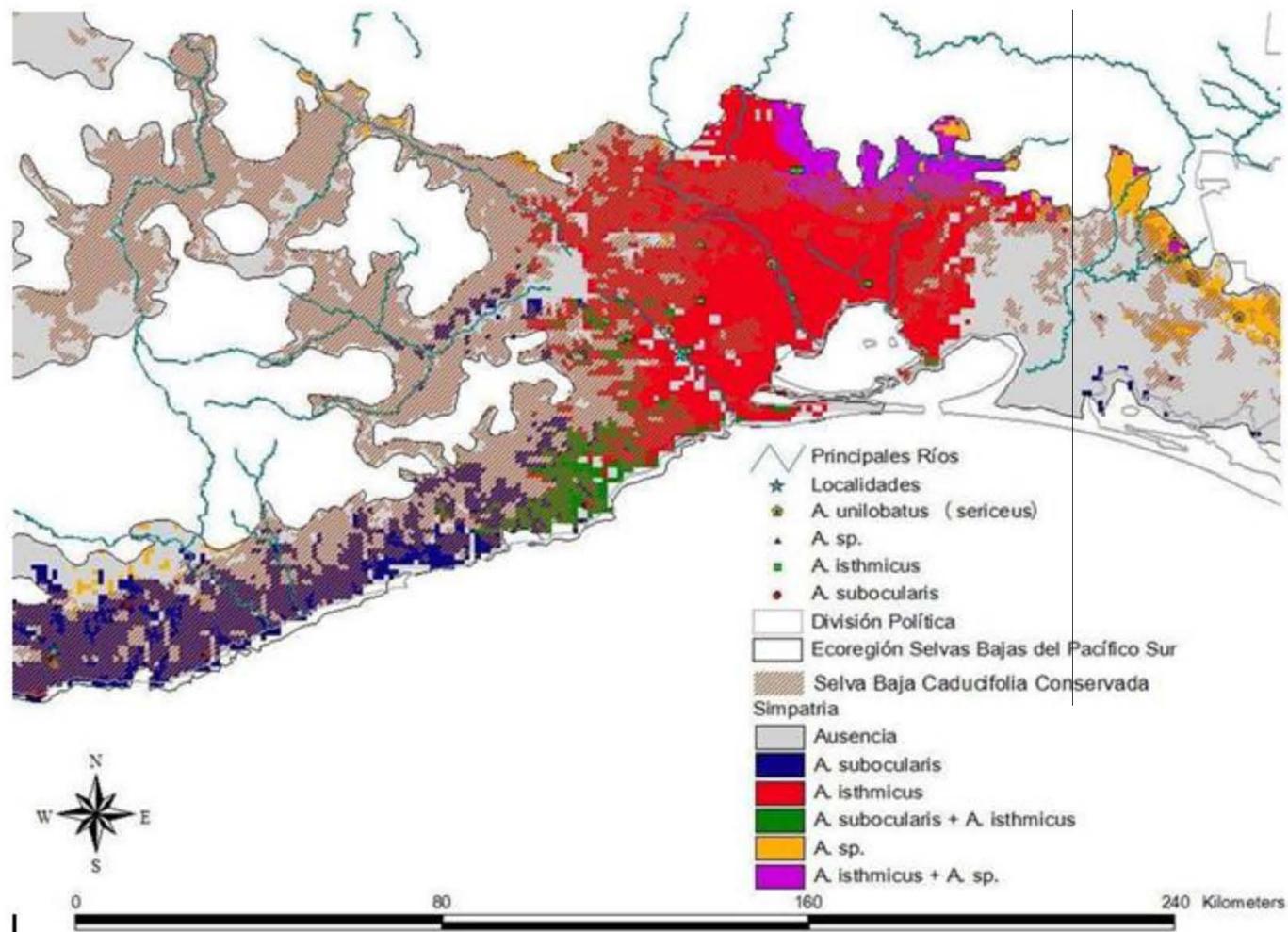


Figura 13. Distribución sobrepuesta de las especies del grupo *Anolis subocularis*. Se muestra una parte de la ecoregión correspondiente a los límites políticos de los distritos de Pochnutla, Telmantepec, Juchitán. Dentro de los límites de la ecoregión se marca la situación actual de la selva baja caducifolia y además se puede observar la distribución contigua de las tres especies que conforman al grupo *Anolis subocularis*. El área de distribución de *A. subocularis* se muestra de color azul, mientras que la de *A. isthmicus* de color rojo y la de *A. sp.* de color anaranjado. Las áreas simpátricas de *A. subocularis* y *A. isthmicus* están representadas de color verde y la simpatria entre *A. isthmicus* y *A. sp.* de color rosa.

Tabla 3. Solapamientos de los modelos de nicho de las especies del grupo *Anolis subocularis*. (*D*: índice de Schoenner; *I*: Distancias de Hellinger).

		<i>Anolis subocularis</i>	<i>Anolis isthmicus</i>	<i>Anolis sp.</i>	<i>Anolis unilobatus</i>	
<i>I</i>	<i>Anolis subocularis</i>	-	0.229	0.214	0.54	<i>D</i>
	<i>Anolis isthmicus</i>	0.491	-	0.514	0.41	
	<i>Anolis sp.</i>	0.479	0.78	-	0.524	
	<i>Anolis unilobatus</i>	0.819	0.74	0.831	-	

Comparación entre *A. unilobatus* y las especies del grupo *A. subocularis*

Los solapamientos de los MNE entre *A. unilobulatus* y las especies del grupo *A. subocularis* indican que los recursos macroambientales son altamente compartidos entre ellas (Tabla 3). Los valores para el índice *D* resultaron ser más bajos (<0.6) que los del índice *I* (>0.7).

La distribución potencial de *A. subocularis*, *A. isthmicus* y *A. sp.* contienen un 73.43% 85.35% y 98.42% de la distribución de *A. unilobulatus*, respectivamente. Mientras que, inversamente, la distribución potencial de *A. unilobulatus* contiene un 37.61% de la distribución de *A. subocularis*, un 14.35% de la de *A. isthmicus* y un 4.42% de la de *A. sp.*

Geográficamente los solapamientos de *A. unilobulatus* con *A. subocularis* (Figura. 15a), con *A. isthmicus* (Figura. 15b) y con *A. sp.* (Figura. 15c) corresponden a una cobertura de 8463km², 3228km² y 994km² respectivamente.

Análisis de equivalencia y similitud ecológica. Los resultados de los análisis de equivalencia y similitud se muestran en la Tabla 4 y el Anexo III. Los análisis de equivalencia realizados entre los MNE del grupo *A. subocularis* rechazan la hipótesis nula, todos los valores observados (*I* y *D*) son más bajos que los esperados por el azar; de igual

Tabla 4. Pruebas de equivalencia y similitud para los índices I y D de solapamiento de nicho de las tres especies que conforman al grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*. La significancia estadística ($P < 0.01$) denota diferencias ecológicas en la prueba de equivalencia y divergencia de los nichos en la prueba de similitud. Los valores no significativos (NS) indican similitud del nicho ecológico. Para el análisis de similitud se indica bajo qué distribución potencial (background) se realizó el análisis. La hipótesis nula del conservadurismo de nicho es rechazada si, en al menos una dirección, el análisis es estadísticamente significativo ($P < 0.01$).

Pares de especies	<i>I</i>				<i>D</i>			
	Solapamiento	Equivalencia	Similitud (Background)		Solapamiento	Equivalencia	Similitud (Background)	
<i>A. subocularis</i> / <i>A. isthmicus</i>	0.491	< 0.01	<i>A. subocularis</i>	<i>A. isthmicus</i>	0.229	< 0.01	<i>A. subocularis</i>	<i>A. isthmicus</i>
			< 0.01	< 0.01			< 0.01	< 0.01
<i>A. subocularis</i> / <i>A. sp.</i>	0.479	< 0.01	<i>A. subocularis</i>	<i>A. sp.</i>	0.214	< 0.01	<i>A. subocularis</i>	<i>A. sp.</i>
			< 0.01	< 0.01			< 0.01	< 0.01
<i>A. isthmicus</i> / <i>A. sp.</i>	0.78	< 0.01	<i>A. isthmicus</i>	<i>A. sp.</i>	0.514	< 0.01	<i>A. isthmicus</i>	<i>A. sp.</i>
			NS	NS			NS	NS
<i>A. unilobatus</i> / <i>A. subocularis</i>	0.819	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. subocularis</i>	0.54	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. subocularis</i>
			< 0.01	< 0.01			< 0.01	< 0.01
<i>A. unilobatus</i> / <i>A. isthmicus</i>	0.74	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. isthmicus</i>	0.41	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. isthmicus</i>
			< 0.01	< 0.01			< 0.01	< 0.01
<i>A. unilobatus</i> / <i>A. sp.</i>	0.831	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. sp.</i>	0.524	< 0.01	<i>A. unilobatus</i>	<i>A. sp.</i>
			NS	< 0.01			NS	< 0.01

forma sucede al compararlos contra el MNE de *A. unilobatus*; por tanto, ecológicamente las tres especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus* son diferentes entre sí.

Los análisis de similitud indican que el nicho de *A. subocularis* ha divergido de los nichos de las otras especies que comprenden al grupo de estudio así como de *A. unilobatus*, por tanto, los valores observados de solapamiento de nicho (*I* y *D*) de los MNE son más bajos que los esperados por el azar. De igual forma, se observa que el nicho de *A. unilobatus* diverge del nicho de *A. isthmicus*. Sin embargo, los resultados obtenidos en el análisis entre *A. isthmicus* y *A. sp.* indican un conservadurismo de nicho entre estas especies, es decir, los valores observados de solapamiento de nicho (*I* y *D*) son mayores que los esperados por el azar; mientras que, en la comparación entre *A. unilobatus* y *A. sp.*, la hipótesis nula para éste análisis se rechaza únicamente basados en la distribución de *A. unilobatus* (únicamente

en ésta dirección, los valores observados de solapamiento de nicho I y D de los MNE son más bajos que los esperados por el azar).

ESTUDIO DE NICHOS ECOLÓGICO IN SITU EN POBLACIONES DE LAS ESPECIES DEL GRUPO *Anolis subocularis* Y DE *Anolis unilobulatus*.

En un esfuerzo total de 126 horas totales de muestreo se registraron datos ecológicos a un total de 178 lagartijas, de las cuales 42 corresponden a *A. subocularis* de Pochutla, 28 a *A. isthmicus* de Tehuantepec, 22 a *A. sp.* de Zanatepec y 65 a *A. unilobatus* (1 de Pochutla; 26 de Zanatepec; 21 de San Dionisio del Mar; 10 de Tehuantepec; 7 de Cerro Tortuga), y las 11 restantes (7 de Sierra Tolistoque; 2 de San Dionisio del Mar; y 2 de Cerro Tortuga) corresponden a *Anolis* aun no identificadas del grupo *A. subocularis*.

CUANTIFICACIÓN DE LOS EJES DEL NICHOS

Uso del microhábitat. Las especies del grupo *Anolis subocularis* se encontraron ocupando tres diferentes sustratos, roca, percha y suelo (ver Tabla 5). Todas las especies del grupo tienen una distribución espacial similar en sus microhábitas (Kruskal–Wallis altura de la percha $H = 0.4994$ $p = 0.779$; DAP $H = 2.4968$ $p = 0.287$). La Figura 16 muestra las dimensiones medias y sus límites del uso del microhábitat registradas en este estudio para las tres especies que conforman al grupo. Los valores de amplitud de los eje del nicho “altura de la percha” y DAP para éstas especies indican cierta especialidad ($B_A < 0.5$) que parece no depender de los recursos escasos ($J'_{(H)} > 0.5$). Los valores de amplitud de nichos se muestran en la Tabla 6.

Tabla 5. Porcentaje de observaciones del microhábitat ocupado por las especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*.

Especie	Hojarasca	Árbol	Roca	<i>n</i>
<i>A. isthmicus</i>	16	68	16	28
<i>A. subocularis</i>	20	80	0	42
<i>A. sp.</i>	0	77	23	22
<i>A. unilobatus</i>	3	97	0	65

Tabla 6. Promedio y valores de amplitud de nicho (B_A y $J'(H)$) para la altura y diámetro de la percha de cada especie estudiada.

	Altura de la Percha			Diámetro de la Percha		
	Promedio	B_A	$J'(H)$	Promedio	B_A	$J'(H)$
<i>subocularis</i>	64.16 ± 11.37	0.24	0.69	35.33 ± 9.96	0.12	0.53
<i>isthmicus</i>	86.11 ± 18.11	0.26	0.68	41.6 ± 8.5	0.3	0.68
<i>sp.</i>	73.64 ± 23.18	0.54	0.82	23.27 ± 8.51	0.29	0.61
<i>unilobatus</i>	113.49 ± 10.45	0.28	0.73	33.83 ± 3.64	0.06	0.53

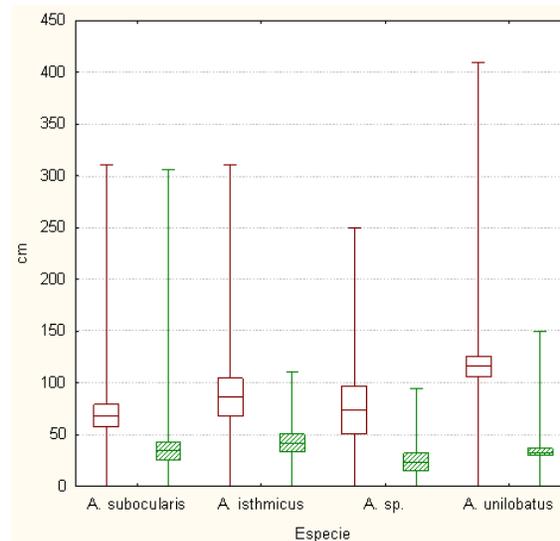


Figura 14. Distribución de las lagartijas con respecto a la altura (□) y el diámetro de la percha (▨) en centímetros. Se muestran los límites mínimo y máximo y las cajas representan las medias con su error estándar.

A. subocularis se encontró únicamente sobre perchas y el suelo (Tabla 5). El promedio de la altura de la percha para ésta especie fue de 64.16 ± 11.37 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.24$ y $J'_{(H)} = 0.69$. El promedio del *DAP* fue de 35.33 ± 9.96 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.12$ y $J'_{(H)} = 0.53$.

A. isthmicus se encontró en tres diferentes sustratos (roca, percha y suelo; Tabla 5). El promedio de la altura de la percha para ésta especie fue de 86.11 ± 18.11 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.26$ y $J'_{(H)} = 0.68$. El promedio del *DAP* fue de 41.6 ± 8.5 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.3$ y $J'_{(H)} = 0.68$.

A. sp. se encontró en dos diferentes sustratos (roca y percha; Tabla 5). El promedio de la altura de la percha para ésta especie fue de 73.64 ± 23.18 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.54$ y $J'_{(H)} = 0.82$. El promedio del *DAP* fue de 23.27 ± 8.51 cm con una su amplitud de nicho de $B_A = 0.29$ y $J'_{(H)} = 0.61$.

Por su parte, *A. unilobatus* sólo se encontró en percha y suelo (Tabla 5). El promedio de la altura de la percha para ésta especie del grupo *A. sericeus* fue de 113.49 ± 10.45 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.28$ y $J'_{(H)} = 0.73$. El promedio del *DAP* fue de 33.83 ± 3.64 cm con una amplitud de nicho de $B_A = 0.06$ y $J'_{(H)} = 0.53$.

Los solapamientos de nicho en general son bajos (Tabla 7 y 8). La mayoría de los solapamientos de la altura de la percha no son significativos, excepto los que se dan entre *A. subocularis* con *A. isthmicus* ($O_{ij} = 0.7454$) y *A. sp.* ($O_{ij} = 0.6689$), y entre *A. isthmicus* con *A. sp.* ($O_{ij} = 0.6648$). Mientras que, para los solapamientos del diámetro de la percha existe mayor significancia pues resultan ser altos para todos los que se dan con

Tabla 7. Solapamientos de nicho para el eje de altura de la percha de las especies del grupo *Anolis subocularis*. (O_{ij} : índice de Pianka; D_{jk} : Índice de Schoener).

		<i>Anolis subocularis</i>	<i>Anolis isthmicus</i>	<i>Anolis sp.</i>	<i>Anolis unilobatus</i>	
D_{jk}	<i>Anolis subocularis</i>	-	0.7454	0.6689	0.5309	O_{ij}
	<i>Anolis isthmicus</i>	0.4693	-	0.6648	0.3546	
	<i>Anolis sp.</i>	0.4722	0.5215	-	0.4681	
	<i>Anolis unilobatus</i>	0.4674	0.3285	0.3793	-	

Tabla 8. Solapamientos de nicho para el eje DAP de las especies del grupo *Anolis subocularis*. (O_{ij} : índice de Pianka; D_{jk} : Índice de Schoener).

		<i>Anolis subocularis</i>	<i>Anolis isthmicus</i>	<i>Anolis sp.</i>	<i>Anolis unilobatus</i>	
D_{jk}	<i>Anolis subocularis</i>	-	0.8122	0.7264	0.7372	O_{ij}
	<i>Anolis isthmicus</i>	0.6015	-	0.5947	0.4727	
	<i>Anolis sp.</i>	0.5195	0.4593	-	0.7335	
	<i>Anolis unilobatus</i>	0.6214	0.4704	0.6629	-	

A. subocularis (*A. isthmicus* $D_{jk} = 0.6015$ y $O_{ij} = 0.8122$; *A. sp.* $O_{ij} = 0.7264$; y *A. unilobatus* $D_{jk} = 0.6214$ y $O_{ij} = 0.7372$), y la que se da entre *A. sp.* y *A. unilobatus* ($D_{jk} = 0.6629$ y $O_{ij} = 0.7335$). Como se puede observar en la Tabla 12, todos los solapamientos observados para ambos ejes son mayores que la media de distribución nula RA3, lo que aparentemente sugiere que los nichos son muy parecidos.

Al parecer, para ambos ejes, no existen diferencias significativas que indiquen que los solapamientos de nicho se vean afectados por competencia interespecífica (Tabla 13).

Ecología térmica. Toda la caracterización termorreguladora evaluada para cada especie se resume en la Tabla 9.

A. subocularis presentó una T_c promedio de 31.6 ± 0.32 °C en campo. Los valores de amplitud de nicho para éste eje ($B_A = 0.07$ y $J'_{(H)} = 0.37$), indican que la lagartija resulta ser altamente especialista. De acuerdo al criterio de Huey & Slatkin (1976), los valores de la pendiente en las regresiones lineares simples de la relación T_c y las T ambientales ($T_c = 19.8 + 0.41T_s$; $T_c = 17.14 + 0.49T_a$; Figura. 17) sugieren que esta lagartija presenta una ligera termorregulación activa. Aunque no queda muy claro si su tendencia termorreguladora es hacia la tigmotermia ($T_c - T_s$: $R^2 = 0.33$, $F_{1,38} = 19.02$, $P < 0.0001$) o hacia la heliotermia ($T_c - T_a$ $R^2 = 0.39$, $F_{1,38} = 25.57$, $P < 0.0001$). Su temperatura corporal promedio preferida es mayor a la que presenta en campo ($T_{sel} = 33.39 \pm 0.14$ °C), y ésta, como se puede observar en las gráficas de la Figura 20b, se encuentra dentro de la distribución de las temperaturas operativas ($F_{(T_o)}$) y las corporales registradas en campo ($F_{(T_c)}$). Por otro lado, de acuerdo al criterio de Hertz *et al.* (1993), su termorregulación es poco eficiente ($E = 0.6$), pues a pesar de que su ambiente es de muy buena calidad ($d_o = 4.64 \pm 0.56$), la lagartija no es muy precisa termorregulando ($d_c = 1.86 \pm 0.31$); además, con base en lo anterior, bajo el criterio de Blouin-Demers & Weatherhead (2001), esta especie se encuentra estresada térmicamente ($\Delta d = 2.8$).

A. isthmicus presentó una T_c promedio de 32.8 ± 0.35 °C en campo. Los valores de amplitud de nicho para éste eje ($B_A = 0.08$ y $J'_{(H)} = 0.25$), indican que la lagartija resulta ser altamente especialista. De acuerdo al criterio de Huey & Slatkin (1976), los valores de la

Tabla 9. Caracterización del eje térmico del nicho ecológico de las tres especies que conforman al grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*. N: Número de la muestra; T_c : Temperatura cloacal; T_{SEL} : Temperatura preferida bajo un gradiente térmico; T_0 : Temperatura operativa; d_c : Precisión termorreguladora; d_0 : Calidad térmica del hábitat; Δd : Eficiencia termorreguladora; E_T : Índice de efectividad del desempeño termorregulador; B_A : Índice de Levins para amplitud del nicho; y $J'_{(H)}$: Índice de Shannon-Wiener para la amplitud del nicho.

	N	Termoregulación (°C)								
		T_c	T_{SEL}	T_0	d_c	d_0	Δd	E	B_A	$J'_{(H)}$
<i>A. subocularis</i>	42	31.6 ± 1.9	33.4 ± 1.4	38.8 ± 4.4	4.6 ± 4.4	1.9 ± 1.5	2.8	0.6	0.07	0.37
<i>A. isthmicus</i>	28	32.8 ± 1.5	32.6 ± 1.7	35.5 ± 6.9	5 ± 4	0.8 ± 0.5	4.3	0.85	0.08	0.25
<i>A. sp.</i>	22	29.4 ± 1.7	32.7 ± 2.2	31.1 ± 3.9	3 ± 1.6	1.7 ± 0.3	1.4	0.45	0.33	0.5
<i>A. unilobatus</i>	65	29.8 ± 3.3	32.4 ± 2.5	33.3 ± 5.9	3.8 ± 2.2	3.4 ± 2.8	0.4	0.12	0.12	0.45

pendiente en las regresiones lineares simples de la relación T_c y las T ambientales ($T_c = 22.23 + 0.34T_s$; $T_c = 22.47 + 0.33T_a$; Figura. 18) sugieren que esta lagartija presenta una termorregulación activa. De acuerdo con los valores de correlación entre la T_c y las ambientales (T_s-T_c : $R^2 = 0.5$, $F_{1,17} = 19$, $P < 0.0001$; T_a-T_c : $R^2 = 0.4$, $F_{1,17} = 13$, $P < 0.0001$), su tendencia termorreguladora es hacia la tigmotermia. Su temperatura corporal promedio preferida es ligeramente menor a la que presenta en campo ($T_{sel} = 32.6 \pm 0.28$ °C), y ésta, como se puede observar en las gráficas de la Figura 20a, se encuentra dentro de la distribución de las temperaturas operativas ($F_{(T_0)}$) y las corporales registradas en campo ($F_{(T_c)}$). Por otro lado, de acuerdo al criterio de Hertz *et al.* (1993), su termorregulación es muy eficiente ($E = 0.85$), que destaca por ser una lagartija que es precisa al termorregular ($d_c = 0.75 \pm 0.19$) en un ambiente de muy buena calidad ($d_0 = 5.04 \pm 0.32$); además, con base en lo anterior, bajo el criterio de Blouin-Demers & Weatherhead (2001), esta especie se encuentra altamente estresada térmicamente ($\Delta d = 4.3$).

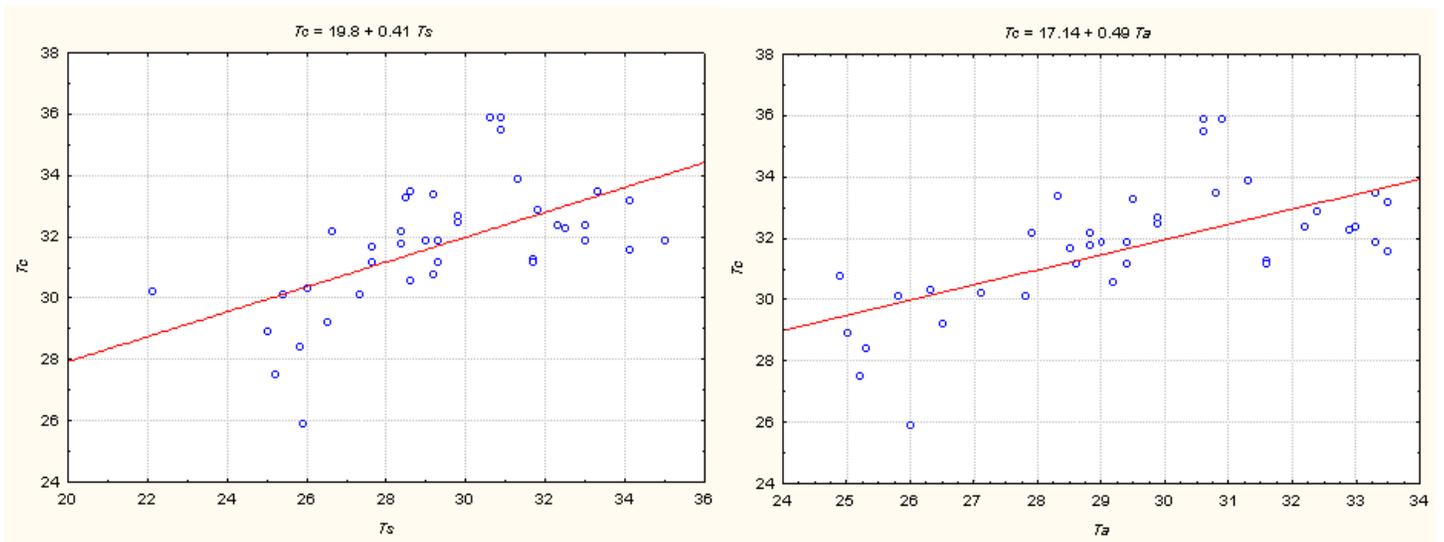


Figura 15. Relación entre T_c - T_s y T_c - T_a de *Anolis subocularis*.

A. sp. presentó una T_c promedio de 29.35 ± 0.52 °C en campo. Los valores de amplitud de nicho para éste eje ($B_A = 0.33$ y $J'_{(H)} = 0.5$), indican que la lagartija resulta ser ligeramente especialista. De acuerdo al criterio de Huey & Slatkin (1976), los valores de la pendiente en las regresiones lineares simples de la relación T_c y las T ambientales ($T_c = 16.4 + 0.48T_s$; $T_c = 17.42 + 0.45T_a$; Figura. 19) sugieren que esta lagartija presenta una ligera termorregulación activa. De acuerdo con los valores de correlación entre la T_c y las ambientales (T_s - T_c : $R^2 = 0.35$, $F_{1,9} = 6.29$, $P < 0.0001$; T_a - T_c : $R^2 = 0.23$, $F_{1,9} = 4.06$, $P < 0.0001$), su tendencia termorreguladora es hacia la tigmotermia. Su temperatura corporal promedio preferida es mayor a la que presenta en campo ($T_{sel} = 32.7 \pm 0.46$ °C), y ésta, como se puede observar en las gráficas de la Figura 20c, se encuentra dentro de la distribución de las temperaturas operativas ($F_{(T_O)}$), empero no de las corporales registradas en campo ($F_{(T_C)}$). Por otro lado, de acuerdo al criterio de Hertz *et al.* (1993), su termorregulación es poco eficiente ($E = 0.45$), pues a pesar de que su ambiente es de buena

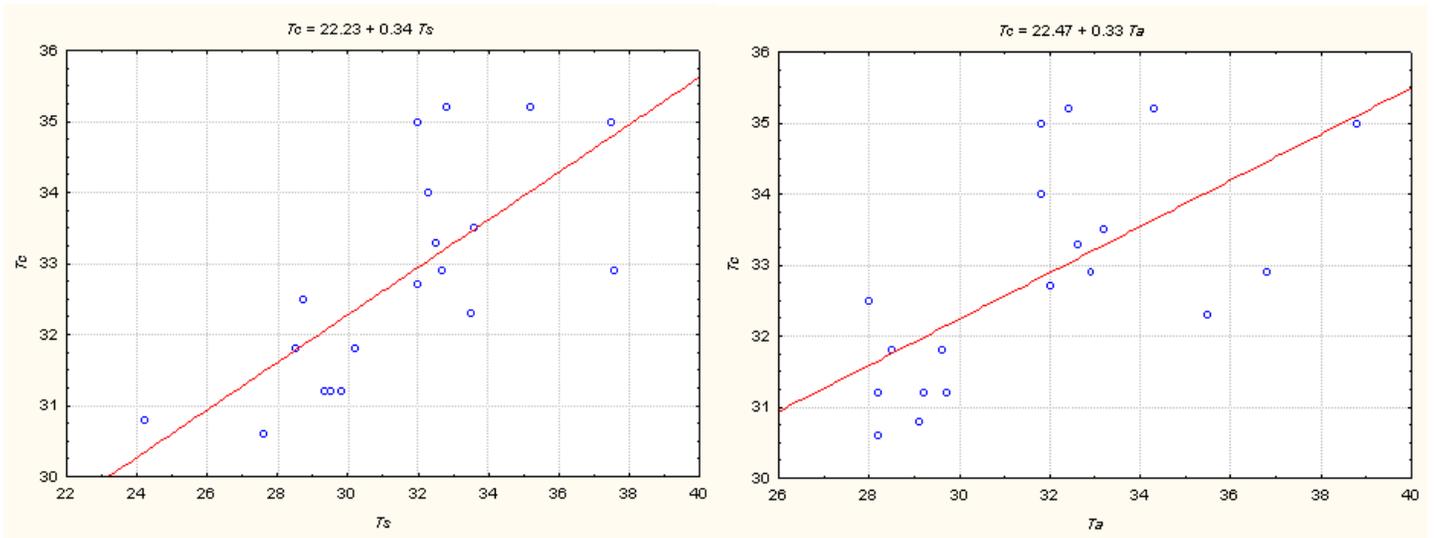


Figura 16. Relación entre $T_c - T_s$ y $T_c - T_a$ de *Anolis isthmicus*.

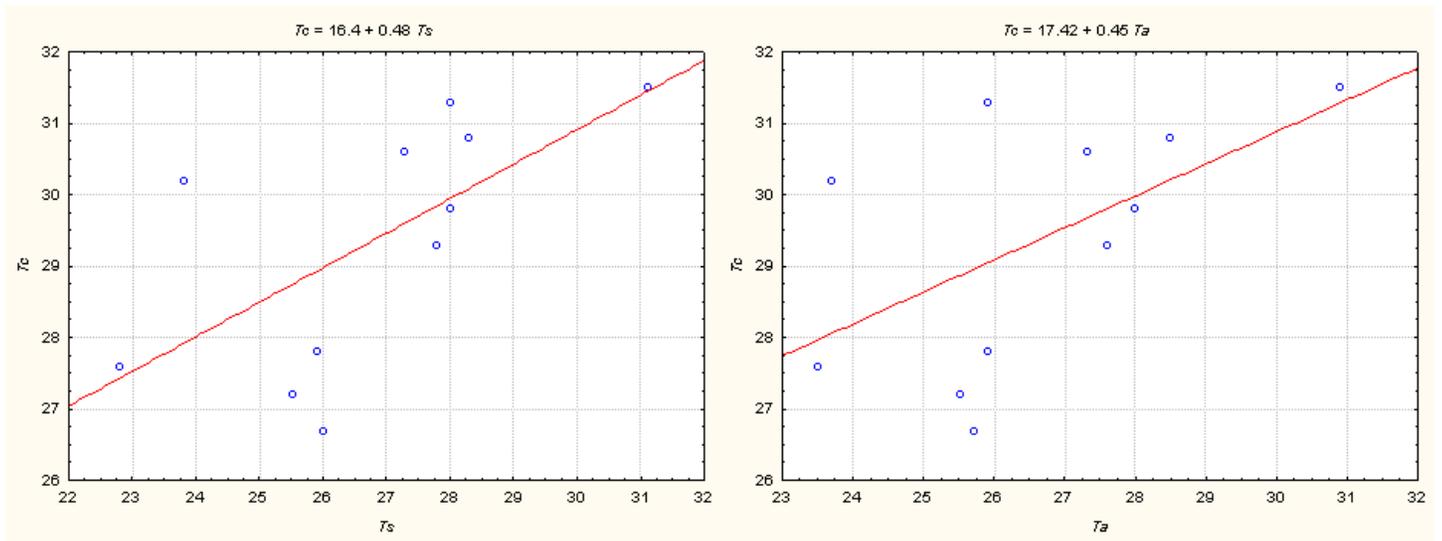


Figura 17. Relación entre $T_c - T_s$ y $T_c - T_a$ de *Anolis sp.*

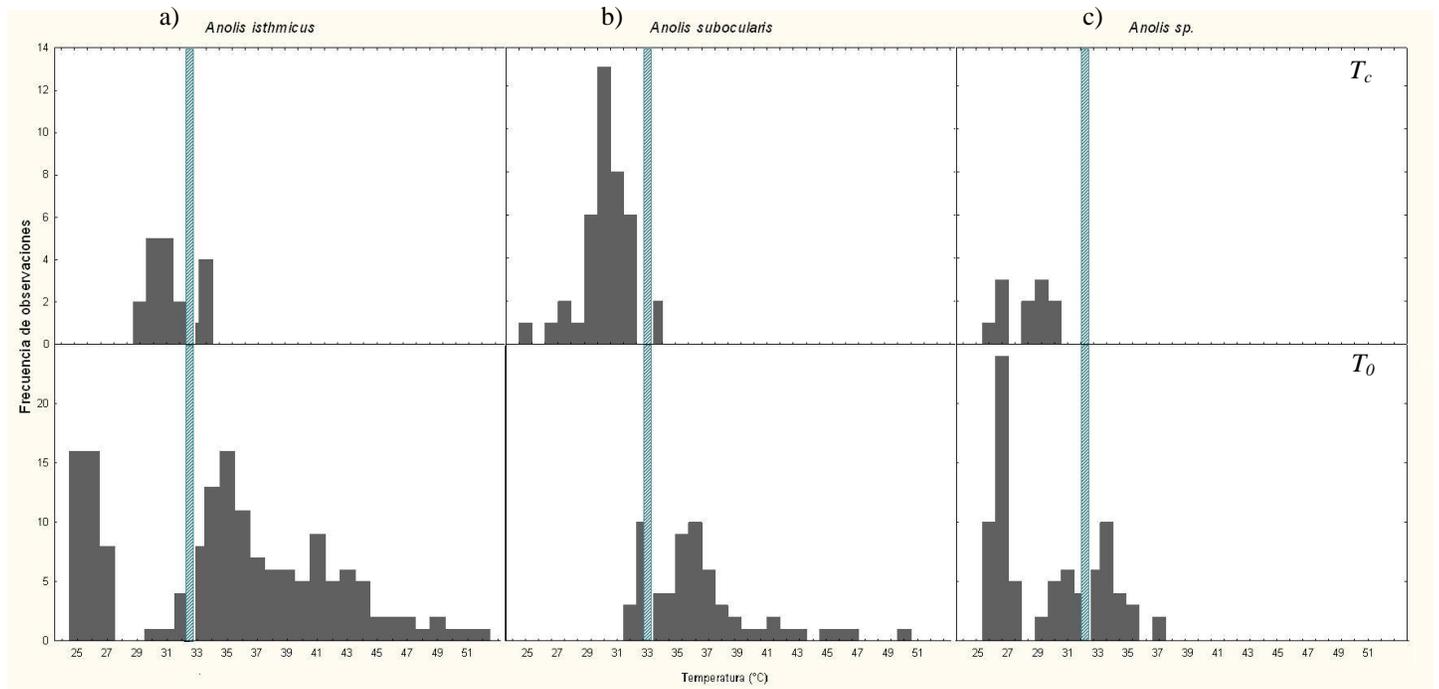


Figura 18. Distribución de las temperaturas corporales (T_c) en la parte superior y de las temperaturas operativas (T_o) en la parte inferior para las especies del grupo *A. subocularis*. La barra sombreada es la temperatura preferida (T_{sel}) por las lagartijas bajo un gradiente térmico.

calidad ($d_o = 3.01 \pm 0.18$) la lagartija no es muy precisa termorregulando ($d_c = 1.66 \pm 0.17$); además, con base en lo anterior, bajo el criterio de Blouin-Demers & Weatherhead (2001), esta especie se encuentra ligeramente estresada térmicamente ($\Delta d = 1.4$).

Los solapamientos de nicho para éste eje son (Tabla 11) significativos. Siendo altos todos para el índice de Pianka ($O_{ij} > 0.7$), y, únicamente, para el solapamiento entre *A. subocularis* con *A. sp.* para el índice Schoener ($D_{jk} > 0.7$). Como se puede observar en la Tabla 12, todos los solapamientos observados para este eje son mayores que la media de distribución nula RA3, lo que aparentemente sugiere que los nichos son muy parecidos.

Tabla 10. Caracterización del eje térmico del nicho ecológico de las tres poblaciones muestreadas de *A. unilobatus*. N: Número de la muestra; T_c : Temperatura cloacal; T_{SEL} : Temperatura preferida bajo un gradiente térmico; T_0 : Temperatura operativa; d_e : Precisión termorreguladora; d_b : Calidad térmica del hábitat; Δd : Eficiencia termorreguladora; E_T : Índice de efectividad del desempeño termorregulador; B_A : Índice de Levins para amplitud del nicho; y $J'_{(H)}$: Índice de Shannon-Wiener para la amplitud del nicho.

Población	N	Termoregulación (°C)								
		T_c	TSEL	T_0	d_e	d_b	d_e-d_b	E	B_A	$J'_{(H)}$
Tehuantepec	8	26.7 ± 0.5	34 ± 0.7	34 ± 1.4	6.12 ± 4	1.63 ± 1.2	4.5	0.74	0.07	0.37
Zanatepec	10	30.1 ± 0.6	31.9 ± 2	31.9 ± 2.2	3.5 ± 1.5	2.24 ± 2.1	1.3	0.94	0.08	0.25
San Dionisio del Mar	10	31.8 ± 0.5	31.5 ± 1.5	31.5 ± 3	1.9 ± 1.4	6.48 ± 2.2	-4.6	0.71	0.33	0.5

Al parecer, para este eje, no existen diferencias significativas que indiquen que los solapamientos de nicho se vean afectados por competencia interespecífica (Tabla 13).

Termorregulación de *A. unilobatus*. Para ésta especie la evaluación del eje térmico se realizó de dos formas. Primeramente como especie en general (Tabla 9) y posteriormente se analizaron de forma independiente cada población muestreada (Tehuantepec, Zanatepec y San Dionisio del Mar; Tabla 10).

Como especie *A. unilobatus* presentó una T_c promedio de 30.5 ± 0.4 °C en campo. Los valores de amplitud de nicho para éste eje ($B_A = 0.12$ y $J'_{(H)} = 0.45$), indican que la lagartija resulta ser ligeramente especialista. De acuerdo al criterio de Huey & Slatkin (1976), los valores de la pendiente en las regresiones lineares simples de la relación T_c y las T ambientales ($T_c = 8.05 + 0.8T_s$; $T_c = 10.56 + 0.7T_a$; Figura. 21) sugieren que esta especie es termoconformista. De acuerdo con los valores de correlación entre la T_c y las ambientales (T_s-T_c : $R^2 = 0.65$, $F_{1,58} = 107.91$, $P < 0.0001$; T_a-T_c : $R^2 = 0.53$, $F_{1,58} = 64.25$, $P < 0.0001$), su tendencia termorreguladora es hacia la tigmotermia. Su temperatura

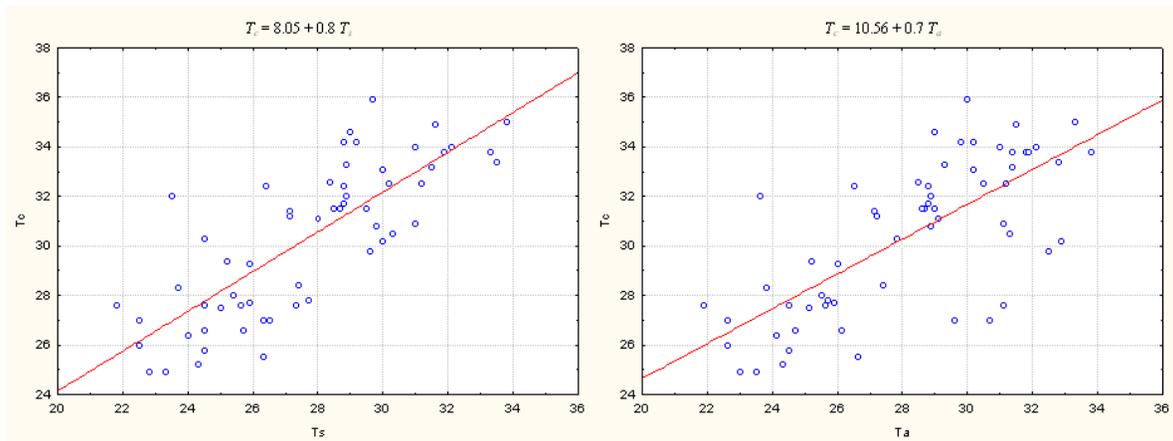


Figura 19. Relación entre T_c - T_s y T_c - T_a de *Anolis unilobatus*.

corporal promedio preferida es mayor a la que presenta en campo ($T_{sel} = 32.4 \pm 0.46$ °C), y ésta, como se puede observar en las gráficas de la Figura 22, se encuentra dentro de la distribución de las temperaturas operativas ($F_{(T_o)}$), empero no de las corporales registradas en campo ($F_{(T_c)}$). Por otro lado, de acuerdo al criterio de [Hertz et al. \(1993\)](#), su termorregulación es mala, no muy eficiente ($E = 0.12$), pues su ambiente que en general encuentra es de mala calidad ($d_o = 3.8 \pm 2.2$), y la lagartija no es muy precisa termorregulando ($d_c = 3.4 \pm 2.8$); además, con base en lo anterior, bajo el criterio de [Blouin-Demers & Weatherhead \(2001\)](#), esta especie no se encuentra estresada térmicamente ($\Delta d = 0.4$).

De forma independiente, la población de Tehuantepec presentó una T_c promedio de 26.7 ± 0.5 °C en campo, mientras que la población de Zanatepec una T_c promedio de 30.1 ± 0.6 °C y la población de San Dionisio del Mar una T_c promedio de 31.8 ± 0.5 °C. De acuerdo

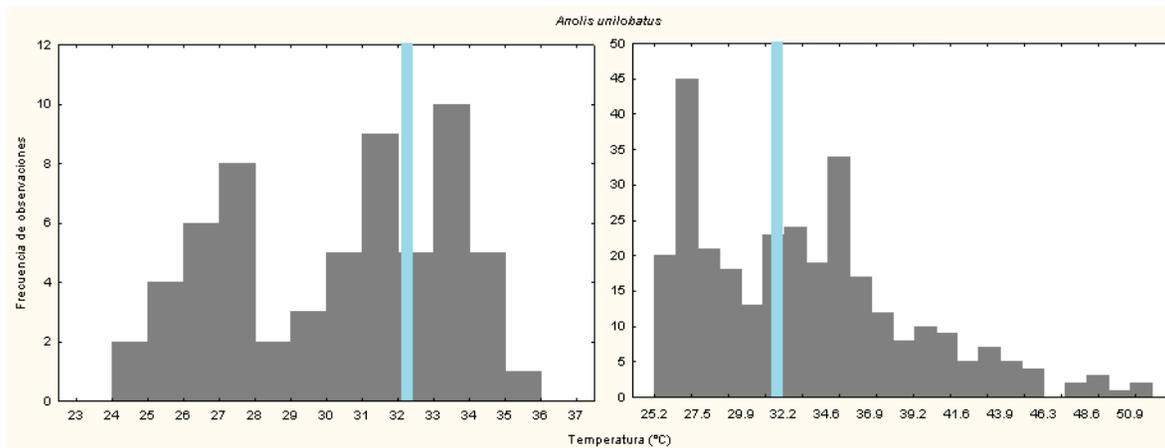


Figura 20. Distribución de las temperaturas corporales (T_c) y de las temperaturas operativas (T_0) para *A. unilobatus*. La barra sombreada es la temperatura preferida (T_{sel}) por la lagartija bajo un gradiente térmico.

al criterio de Huey & Slatkin (1976), para todas las poblaciones los valores de las pendientes en las regresiones lineares simples de la relación T_c y las T ambientales (T_a y T_s ; Figura. 21) sugieren un comportamiento termoconformista. De acuerdo con los valores de correlación entre la T_c y las ambientales las poblaciones de Tehuantepec y San Dionisio del Mar tienen una tendencia termorreguladora hacia la heliotermia (Tehuantepec: T_s-T_c : $R^2 = 0.19$, $F_{1,8} = 1.84$, $P < 0.0001$; T_a-T_c : $R^2 = 0.23$, $F_{1,8} = 2.37$, $P < 0.0001$; San Dionisio del Mar: T_s-T_c : $R^2 = 0.12$, $F_{1,19} = 0.24$, $P < 0.0001$; T_a-T_c : $R^2 = 0.35$, $F_{1,19} = 10.17$, $P < 0.0001$), mientras que para la población de Zanatepec no es muy clara si su tendencia es hacia la tigmotermia o helitermia (T_s-T_c : $R^2 = 0.75$, $F_{1,21} = 61.6$, $P < 0.0001$; T_a-T_c : $R^2 = 0.7$, $F_{1,21} = 49.52$, $P < 0.0001$). Para todas las poblaciones su temperatura corporal promedio preferida (T_{sel} Tehuantepec = 34 ± 0.7 °C ; T_{sel} Zanatepec = 31.9 ± 2 °C ; T_{sel} San Dionisio del Mar = 31.5 ± 1.5 °C ;), como se puede observar en las gráficas de la Figura 21, se encuentra dentro de las distribuciones de las temperaturas operativas ($F_{(T_0)}$) y de las registradas en campo ($F_{(T_c)}$), excepto para la población de San Dionisio del Mar que fue mayor únicamente que las corporales registradas en campo ($F_{(T_c)}$). Por otro lado, de acuerdo

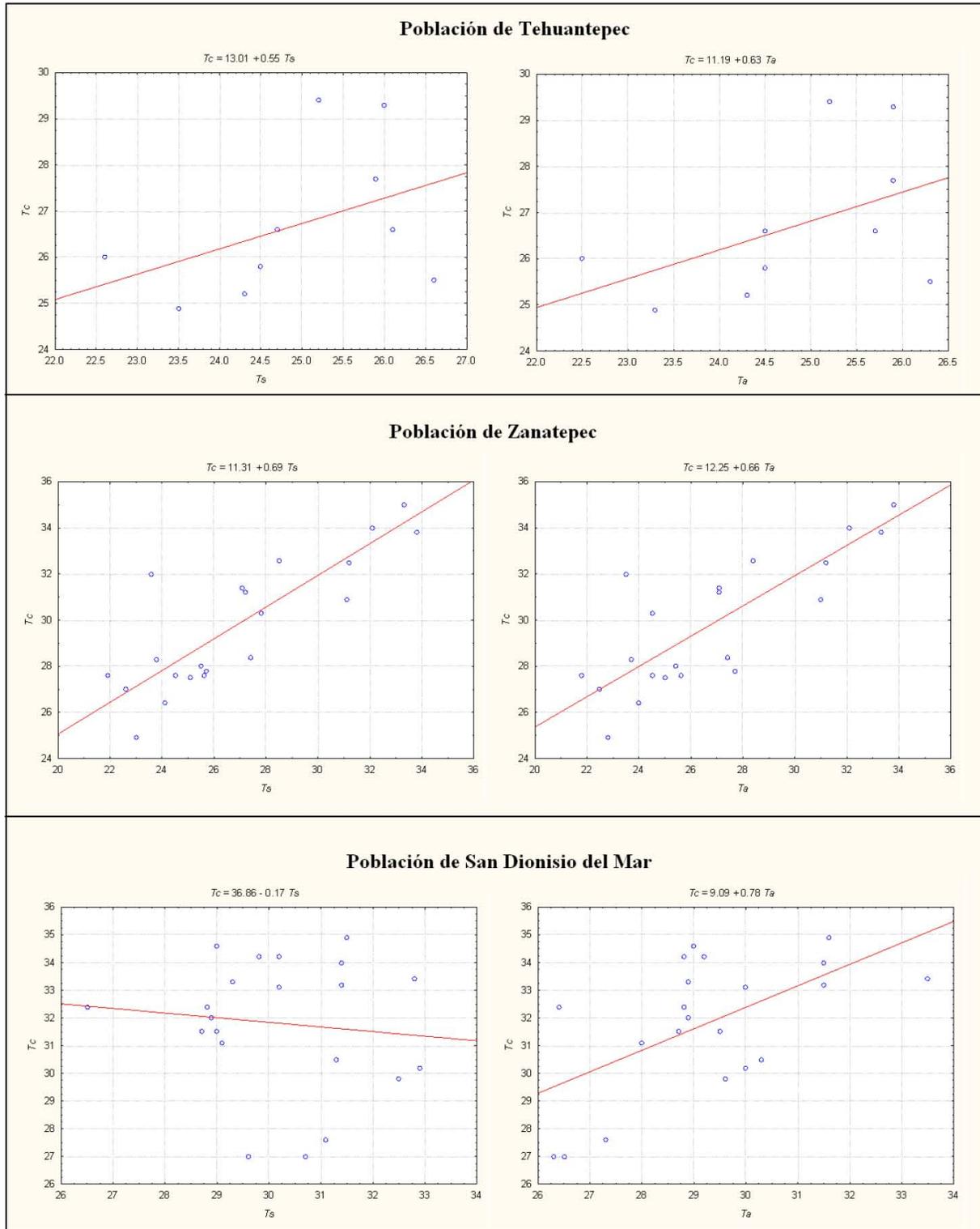


Figura 21. Relación entre la Temperatura corporal (T_c) y las temperaturas ambientales (aire T_a y sustrato T_s) de las tres poblaciones estudiadas de *A. unilobulatus*.

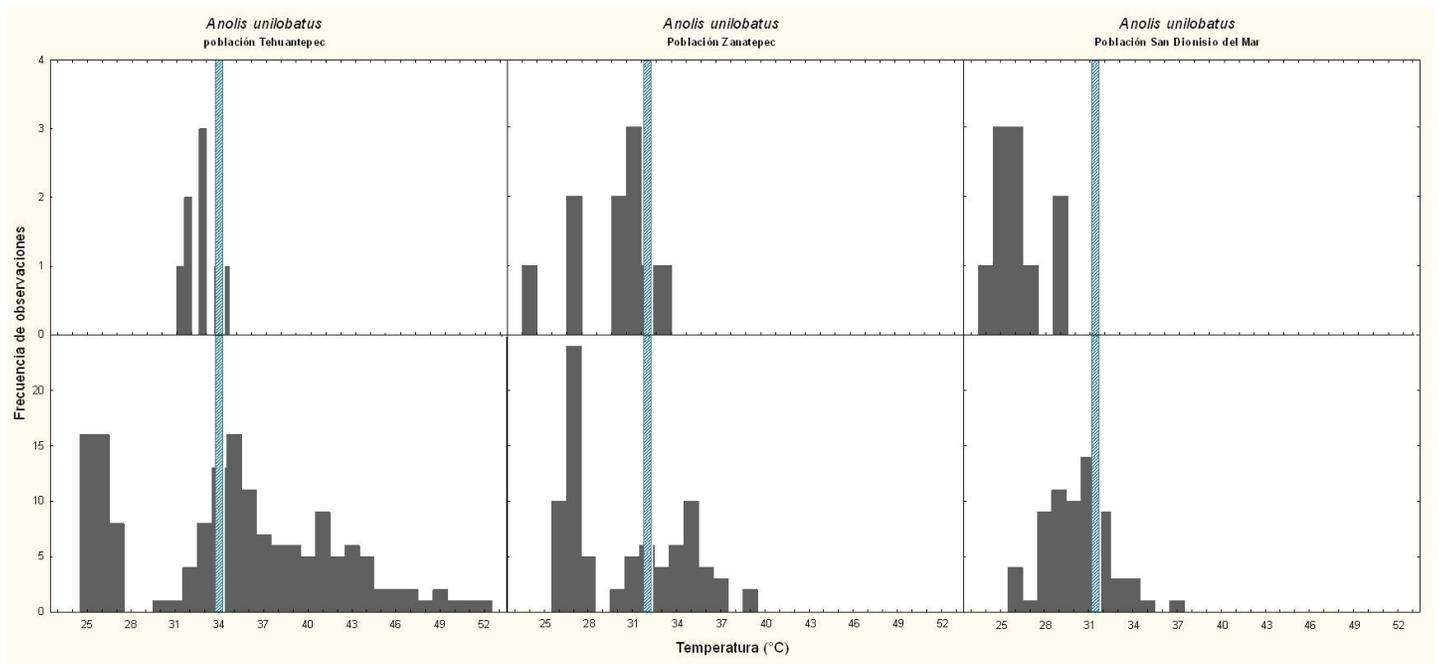


Figura 22. Distribución de las temperaturas corporales (Tc) y de las temperaturas operativas (T0) para las poblaciones de *A.unilobatus*. La barra sombreada es la temperatura preferida (Tsel) por las lagartijas bajo un gradiente térmico.

al criterio de [Hertz *et al.* \(1993\)](#), la termorregulación de las tres poblaciones es muy eficiente ($E > 0.7$); sin embargo, la única población que termorregula mejor es la de Zanatepec, pues lo hace eficientemente a pesar de que es ligeramente mala termorregulando ($d_c = 2.2 \pm 2.1$) en un ambiente malo ($d_0 = 3.5 \pm 1.5$) y, además, con base en el criterio de [Blouin-Demers & Weatherhead \(2001\)](#), no se encuentra estresada térmicamente ($\Delta d = 1.3$), a diferencia de la de Tehuantepec ($d_c = 1.63 \pm 1.2$; $d_0 = 6.12 \pm 4$; $\Delta d = 4.5$) y la de San Dionisio del Mar ($d_c = 6.48 \pm 2.2$; $d_0 = 1.9 \pm 1.4$; $\Delta d = -4.6$).

Como especie, los solapamientos de nicho (Tabla 11) entre *A. unilobatus* y las especies del grupo *A. subocularis* para éste eje son altos para el índice de Pianka ($O_{ij} > 0.7$), y, únicamente,

Tabla 11. Solapamientos de nicho para el eje térmico de las especies del grupo *Anolis subocularis*. (O_{ij} : índice de Pianka; D_{jk} : Índice de Schoener).

		<i>Anolis subocularis</i>	<i>Anolis isthmicus</i>	<i>Anolis sp.</i>	<i>Anolis unilobatus</i>	
D_{jk}	<i>Anolis subocularis</i>	-	0.9116	0.9667	0.8648	O_{ij}
	<i>Anolis isthmicus</i>	0.6667	-	0.8321	0.7002	
	<i>Anolis sp.</i>	0.8333	0.6667	-	0.7683	
	<i>Anolis unilobatus</i>	0.7019	0.4744	0.5385	-	

para el solapamiento con *A. subocularis* en el índice Schoener ($D_{jk} > 0.7$). Los solapamientos observados para este eje son mayores que la media de distribución nula RA3, lo que aparentemente sugiere que los nichos son muy parecidos (Tabla 12).

De igual forma, el análisis no paramétrico (Tabla 13) indica que no hay diferencias significativas del uso del hábitat para los tres ejes del nicho evaluados.

CARACTERIZACIÓN ECOMORFOLÓGICA

En las Tablas 14, 15 y 16 se muestran el promedio de las variables morfométricas para las poblaciones evaluadas. En todas las poblaciones los machos fueron más grandes que las hembras para todas las variables morfométricas excepto en el número de lamelas (Wilk's $\lambda = 0.42$; $F_{1,91} = 10.66$; $P < 0.0001$), y de igual forma todas las poblaciones tuvieron diferentes dimensiones morfométricas entre grupos fenéticos (Wilk's $\lambda = 0.32$; $F_{1,91} = 15.67$; $P < 0.0001$) y entre especies (Wilk's $\lambda = 0.01$; $F_{1,91} = 7.45$; $P < 0.0001$). El análisis de componentes principales muestra similitudes morfométricas para todas las poblaciones (Figuras 23 y 24) con una varianza del 77.76% que se explica con los primeros dos componentes (PC; Tabla17).

Tabla 12. Significancia estadística para los solapamientos de nicho para las especies del grupo *Anolis subocularis*. (O_{ij} : índice de Pianka; D_{jk} : Índice de Schoener; RA3: Distribución nula).

	<i>Anolis subocularis</i>			<i>Anolis isthmicus</i>			<i>Anolis sp.</i>			<i>Anolis unilobatus</i>			
	Observado	> ó <	Media RA3	Observado	> ó <	Media RA3	Observado	> ó <	Media RA3	Observado	> ó <	Media RA3	
Diámetro de la Percha	<i>Anolis subocularis</i>												Altura de la Percha
	O_{ij}			0.7454	>	0.26535	0.6689	>	0.30779	0.5309	>	0.48824	
	D_{jk}			0.4693	>	0.26917	0.4722	>	0.27579	0.4674	>	0.45218	
	<i>Anolis isthmicus</i>												
	O_{ij}	0.8122	>	0.33615			0.6648	>	0.22087	0.3546	>	0.36946	
	D_{jk}	0.6015	>	0.29126			0.5215	>	0.21034	0.3285	>	0.31984	
	<i>Anolis sp.</i>												
	O_{ij}	0.7264	>	0.25983	0.5947	>	0.29356			0.4681	>	0.41085	
	D_{jk}	0.5195	>	0.22235	0.4593	>	0.24811			0.3793	>	0.31431	
	<i>Anolis unilobatus</i>												
	O_{ij}	0.7372	>	0.30503	0.4727	>	0.34383	0.7335	>	0.26285			
	D_{jk}	0.6214	>	0.28119	0.4704	>	0.30865	0.6629	>	0.23212			
Térmico	<i>Anolis subocularis</i>												Térmico
	O_{ij}			0.9116	>	0.41589	0.9667	>	0.46476	0.8648	>	0.66432	
	D_{jk}			0.6667	>	0.29742	0.8333	>	0.41225	0.7019	>	0.55541	
	<i>Anolis isthmicus</i>												
	O_{ij}						0.8321	>	0.31008	0.7002	>	0.48331	
	D_{jk}						0.6667	>	0.26917	0.4744	>	0.33646	
	<i>Anolis sp.</i>												
	O_{ij}									0.7683	>	0.56929	
	D_{jk}									0.5385	>	0.40323	
	<i>Anolis unilobatus</i>												
	O_{ij}												
	D_{jk}												

Tabla 13. Comparaciones geográficas (simpatría y alopatría) entre los solapamientos de nicho O_{ij} (índice de Pianka) y D_{jk} (Índice de Schoener) de cada eje evaluado entre las especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*.

Eje de Nicho	Kruskal-Wallis	P
Altura de la percha		
D_{jk}	2.33	0.13
O_{ij}	0.43	0.51
Diámetro de la Percha		
D_{jk}	2.33	0.13
O_{ij}	0.43	0.51
Temperatura		
D_{jk}	3.86	0.05
O_{ij}	3.14	0.08

Tabla 14. Medias (\pm error estandar) de las variables ecomorfométricas evaluadas para las especies del grupo *A. subocularis*.

Variable Morfométrica	<i>A. subocularis</i> (Pochutla)		<i>A. isthmicus</i> (Tehuantepec)		<i>A. sp.</i> (Zanatepec)	
	Machos (n = 10)	Hembras (n = 13)	Machos (n = 11)	Hembras (n = 8)	Machos (n = 12)	Hembras (n = 4)
LHC	40.29 \pm 1.1	32.58 \pm 0.7	53.35 \pm 1.4	47.17 \pm 0.9	52.34 \pm 2.03	44.5 \pm 1.57
AC	6.63 \pm 0.29	5.8 \pm 0.27	9.06 \pm 0.57	9.02 \pm 0.79	11.27 \pm 0.84	8.89 \pm 0.63
LAI	17.21 \pm 0.59	14.92 \pm 0.49	22.97 \pm 1.1	22.42 \pm 0.53	21.95 \pm 1.1	20.27 \pm 1.69
ACz	7 \pm 0.24	5.91 \pm 0.16	8.56 \pm 0.18	7.92 \pm 0.1	8.67 \pm 0.26	7.08 \pm 0.3
LCz	11.43 \pm 0.38	9.69 \pm 0.22	14.1 \pm 0.39	12.77 \pm 0.25	15.03 \pm 0.5	12.5 \pm 0.28
LHu	7.22 \pm 0.36	6.04 \pm 0.23	11.07 \pm 0.64	9.25 \pm 0.54	10.42 \pm 0.37	8.8 \pm 0.77
LAB	7.97 \pm 0.29	6.47 \pm 0.16	11.15 \pm 0.37	9.31 \pm 0.4	9.59 \pm 0.41	8.75 \pm 0.66
LF_e	10.33 \pm 0.42	8.33 \pm 0.25	14.65 \pm 0.47	12.8 \pm 0.43	14.03 \pm 0.5	12.12 \pm 0.57
LT_i	11.96 \pm 0.49	9.78 \pm 0.16	15.26 \pm 0.41	13.9 \pm 0.33	14.88 \pm 0.5	12.59 \pm 0.92
LDP₄	7.71 \pm 0.29	6.58 \pm 0.12	9.84 \pm 0.27	8.88 \pm 0.2	10.38 \pm 0.44	8.68 \pm 0.47
LED	10.6 \pm 0.37	10.31 \pm 0.68	13.91 \pm 0.68	13.5 \pm 0.76	12.67 \pm 0.41	12 \pm 0.71
LDD	6.9 \pm 0.43	7.31 \pm 0.31	7.27 \pm 0.27	7.88 \pm 0.3	8.75 \pm 0.28	7.5 \pm 0.29
CP	1.13 \pm 0.03	0.95 \pm 0.06	1.46 \pm 0.04	1.28 \pm 0.02	1.49 \pm 0.06	1.33 \pm 0.06
Shp	8.83 \pm 0.25	7.35 \pm 0.12	11.79 \pm 0.32	10.61 \pm 0.22	11.74 \pm 0.39	10.07 \pm 0.45

Como se puede observar en la Tabla 17, los primeros dos componentes explican la morfología de cada población (poco más del 84% de la varianza), pues se observa que el PCI tiene una alta correlación negativa con la mayoría de las variables (LHC, AC, LAI, ACz, LCz, LHu, LAB, LF_e, LT_i, LDP₄, LED, Shp y CP), mientras que el PCII únicamente presenta una alta correlación negativa con el ancho máximo del cuerpo.

Tabla 15. Medias (\pm error estandar) de las variables ecomorfométricas evaluadas para las especies del grupo *A. subocularis* (Continuación Tabla 14).

Variable Morfométrica	<i>A. subocularis</i> (Tierra Colorada)		<i>A. sp.</i> (Sierra Tolistoque)	
	Machos (n = 17)	Hembras (n = 4)	Machos (n = 3)	Hembras (n = 3)
LHC	49.54 \pm 0.69	42.82 \pm 1.31	52.26 \pm 0.47	40.5 \pm 1.81
AC	6.17 \pm 0.26	6.55 \pm 0.44	8.72 \pm 0.13	8.29 \pm 0.29
LAI	21.27 \pm 0.47	20.8 \pm 0.57	23.45 \pm 0.91	17.05 \pm 0.42
ACz	8.22 \pm 0.15	7.08 \pm 0.2	8.51 \pm 0.08	7.2 \pm 0.36
LCz	14.29 \pm 0.19	12.32 \pm 0.34	13.63 \pm 0.26	11.8 \pm 0.27
LHu	10.44 \pm 0.28	7.92 \pm 0.3	11.62 \pm 0.02	7.99 \pm 1.17
LA_b	9.89 \pm 0.22	7.73 \pm 0.51	10.82 \pm 0.65	8.13 \pm 0.51
LF_e	14.04 \pm 0.35	10.47 \pm 0.2	15.42 \pm 0.68	12.18 \pm 0.85
LT_i	13.83 \pm 0.28	10.92 \pm 0.32	15.49 \pm 1.03	12.89 \pm 1.35
LDP₄	10.01 \pm 0.19	8.3 \pm 0.57	10.04 \pm 0.18	7.71 \pm 0.48
LED	12.12 \pm 0.33	12 \pm 0.41	14.33 \pm 1.45	12 \pm 0.58
LDD	6.76 \pm 0.33	6.25 \pm 0.41	7.33 \pm 0.67	7 \pm 1
CP	1.42 \pm 0.05	1.3 \pm 0.03	1.49 \pm 0.05	1.22 \pm 0.01
Shp	10.76 \pm 0.15	9.25 \pm 0.23	11.87 \pm 0.02	9.47 \pm 0.47

Por otro lado, el PCIII tiene una correlación negativa ligeramente alta con CP, y el PCIV correlación positiva con la LAI con lo cual se interpreta que ambas variables son lo bastante independientes del resto.

La Figura 23 muestra el morfoespacio evaluado para las poblaciones del grupo *A. subocularis* y, a su vez, la Figura 24 lo hace para las poblaciones de *A. unilobatus*, los cuales, prácticamente se definen por el PCI y el PCII debido a su porcentaje de contribución

Tabla 16. Medias (\pm error estandar) de las variables ecomorfométricas evaluadas para las poblaciones *A. unilobatus*.

Variable Morfométrica	<i>A. unilobatus</i>					
	Tehuantepec		Zanatepec		San Dionisio del Mar	
	Machos (n = 7)	Hembras (n = 2)	Machos (n = 9)	Hembras (n = 2)	Machos (n = 10)	Hembras (n = 3)
LHC	46.44 \pm 0.25	42.83 \pm 1.12	46.6 \pm 1.22	35.16 \pm 1.66	45.91 \pm 0.54	42.61 \pm 2.36
AC	7.01 \pm 0.32	6.45 \pm 0.3	7.21 \pm 0.59	5.66 \pm 0.01	6.7 \pm 0.29	5.98 \pm 0.26
LAI	21.97 \pm 0.57	19.54 \pm 1.3	22.02 \pm 0.98	15.81 \pm 0.2	20.85 \pm 0.55	19.94 \pm 0.88
ACz	6.85 \pm 0.13	6.25 \pm 0.04	6.91 \pm 0.16	5.74 \pm 0.06	6.81 \pm 0.1	5.78 \pm 0.2
LCz	13.15 \pm 0.17	12.29 \pm 0.2	12.12 \pm 0.23	9.95 \pm 0.59	12.02 \pm 0.16	10.79 \pm 0.49
LHu	8.16 \pm 0.29	7.6 \pm 0.32	8.05 \pm 0.18	7.03 \pm 0.1	8.01 \pm 0.23	6.74 \pm 0.26
LAB	8.68 \pm 0.14	7.31 \pm 0.47	7.63 \pm 0.36	5.85 \pm 0.41	8.29 \pm 0.22	7.19 \pm 0.63
LF_e	11.82 \pm 0.29	11.6 \pm 0.8	10.93 \pm 0.39	8.03 \pm 1.1	11.01 \pm 0.43	9.23 \pm 0.52
LT_i	12.76 \pm 0.41	11.11 \pm 0.32	11.48 \pm 0.22	8.96 \pm 0.6	11.29 \pm 0.29	10.09 \pm 0.19
LDP₄	7.75 \pm 0.27	8.2 \pm 0.47	8.23 \pm 0.24	5.97 \pm 0.27	7.9 \pm 0.25	7.01 \pm 0.06
LED	11.71 \pm 0.71	10 \pm 1	12.33 \pm 1.35	19 \pm 1	11.3 \pm 0.33	10.67 \pm 0.33
LDD	6.14 \pm 0.4	6.5 \pm 0.5	7.22 \pm 0.36	6 \pm 1	6.4 \pm 0.4	7.3 \pm 0.33
CP	1.24 \pm 0.01	1.16 \pm 0.04	1.36 \pm 0.07	0.92 \pm 0.01	1.22 \pm 0.05	1.23 \pm 0.17
Shp	9.83 \pm 0.1	8.98 \pm 0.09	9.53 \pm 0.25	7.39 \pm 0.31	9.36 \pm 0.13	8.38 \pm 0.33

y a la gran cantidad de variables que agrupan. Tanto para las poblaciones del grupo *A. subocularis* como para las poblaciones de *A. unilobatus*, no se distingue agrupación morfológica alguna con los componentes principales. Por otro lado, las funciones discriminantes únicamente muestran una clara distinción en la separación morfológica para las poblaciones del grupo *A. subocularis*.

Tabla 17. Los primeros cuatro componentes y las cuatro primeras funciones discriminantes con sus eigenvalores y el porcentaje de explicación de varianza correspondiente, para las poblaciones del grupo *A. subocularis* y las poblaciones de *A. unilobatus*. Las casillas marcadas en rojo corresponden a correlaciones estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

Variables	Componentes				Discriminantes			
	PC I	PC II	PC III	PC IV	DI	DII	DIII	DIV
LHC	-0.9506	0.1247	-0.1026	0.1197	-1.5835	1.4520	1.0715	-0.0073
AC	-0.5959	-0.7389	-0.2833	0.0878	-0.2805	0.1771	1.0409	0.1259
LAI	-0.8156	0.2724	-0.2571	0.4021	-0.5388	0.2523	0.2086	0.3127
ACz	-0.9204	-0.1098	0.1158	-0.1669	0.4857	-1.1564	0.3694	0.2122
LCz	-0.9446	-0.0016	0.0375	-0.0018	-0.7883	0.3281	-1.5513	-0.4390
LHu	-0.8944	0.0802	0.2047	0.0850	-	-	-	-
LAB	-0.8960	0.0742	0.2302	-0.0248	-0.1268	-0.4149	0.3803	0.7763
LFe	-0.9324	0.0572	0.1671	-0.0188	-0.1951	0.2512	0.2501	0.7928
LTi	-0.9021	-0.1295	0.1236	-0.1230	0.1229	0.0106	0.2460	0.4371
LDP4	-0.9139	-0.0476	0.0842	-0.0147	0.5053	-0.3667	-0.7111	-0.6460
LED	-1.2571	-0.2082	-0.1194	-0.1164	0.3087	0.3966	0.1770	-0.3308
LDD	-0.2382	-0.3712	-0.1234	-0.1191	0.2009	-0.0870	0.0973	-0.3598
CP	-0.7436	0.2842	-0.4865	-0.3455	-	-	-	-
Shp	-0.9971	-0.0404	-0.0378	0.0063	2.6140	0.0488	-0.9787	-0.8595
Eigenvalores	9.3316	0.7644	0.5550	0.3546	2.5620	2.0980	1.3335	0.4798
Porcentaje de varianza explicado	77.7629	6.3699	4.6246	2.9547	0.3635	0.6611	0.8503	0.9184

El análisis de funciones discriminantes fue significativo para las cuatro primeras funciones (FDI: Wilk's $\lambda = 0.016$, $P < 0.0001$; FDII: Wilk's $\lambda = 0.057$, $P < 0.0001$; FDIII: Wilk's $\lambda = 0.18$, $P < 0.0001$; FDIV: Wilk's $\lambda = 0.41$, $P < 0.0001$). Como se puede observar en la Tabla 17, cada una de estas funciones están dadas principalmente por las variables Shp, LHC, AC y LCz.

Los porcentajes de clasificación entre las poblaciones del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*, según las predicciones del análisis de discriminantes resultan ser altos ($> 50\%$; Tabla 18).

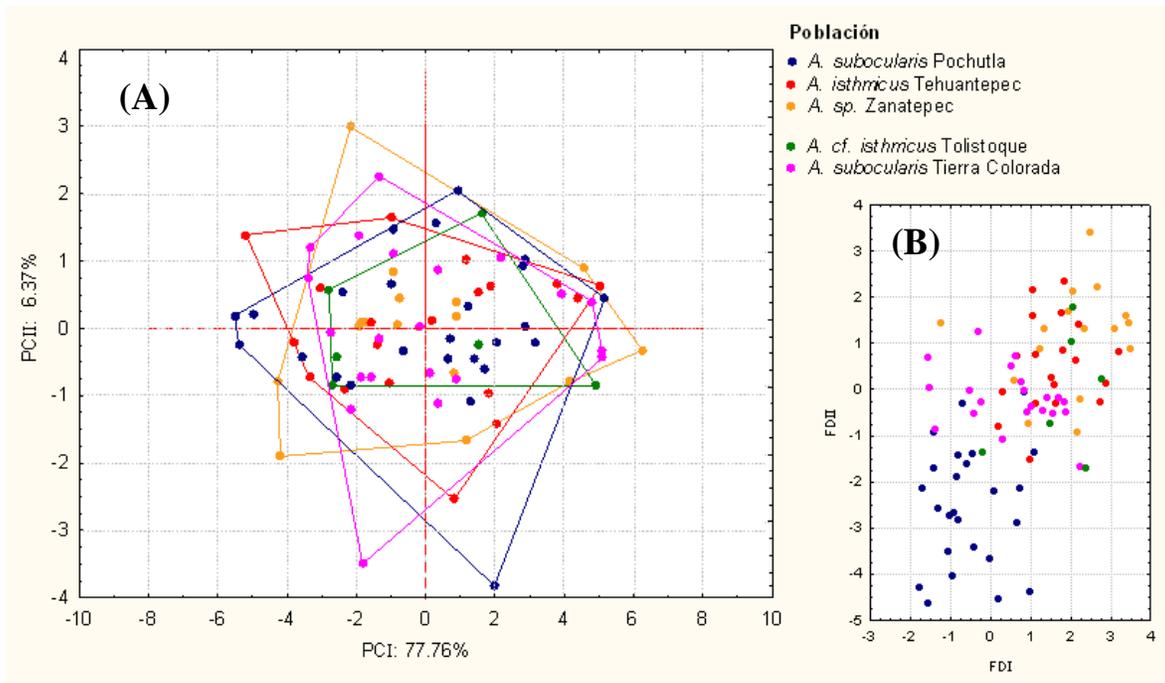


Figura 23. Morfoespacio de las poblaciones del grupo *A. subocularis* de acuerdo al análisis de componentes principales (A) y su agrupación morfológica según las funciones discriminantes (B).

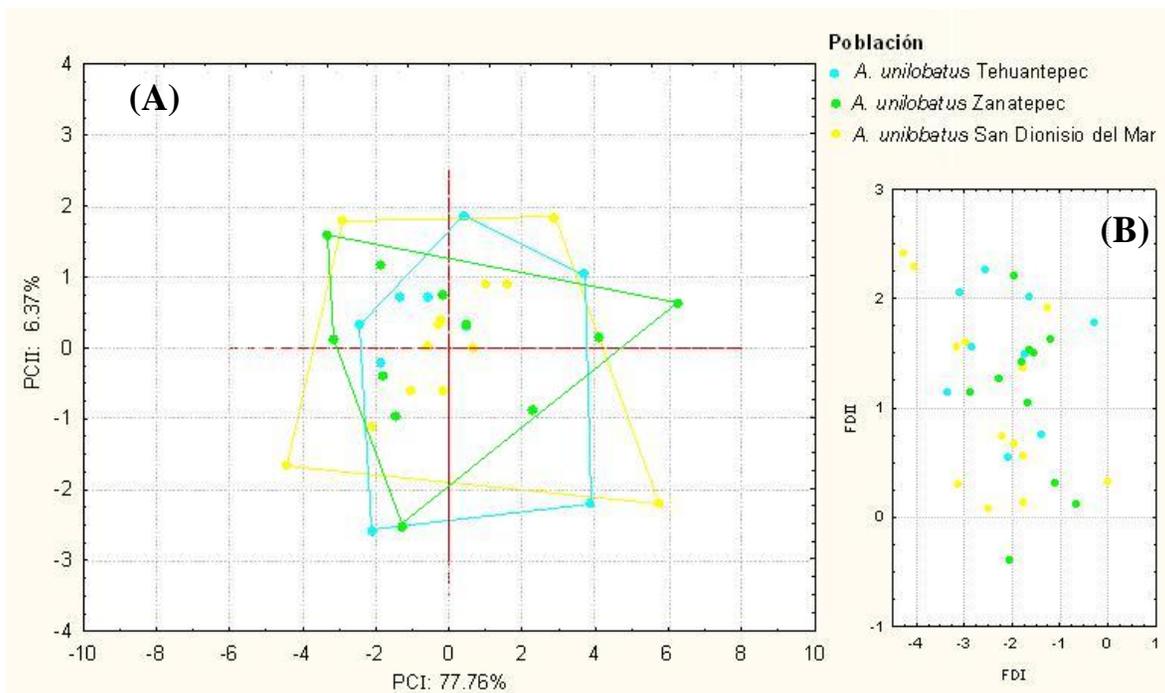


Figura 24. Morfoespacio de las poblaciones de *A. unilobatus* de acuerdo al análisis de componentes principales (A) y su agrupación morfológica según las funciones discriminantes (B).

Tabla 18. Porcentaje de clasificación y predicción en base de las funciones del análisis de discriminantes para las poblaciones de *A. unilobatus* y del grupo *A. subocularis*.

Población	Porcentaje predecido	A. sp. Zanatepec	A. isthmicus Tehuantepec	A. sp. Tolistoque	A. subocularis Pochutla	A. subocularis Tierra Colorada	A. unilobatus San Dionisio del Mar	A. unilobatus Tehuantepec	A. unilobatus Zanatepec
A. sp. Zanatepec	68.75	11	3	0	0	1	0	0	1
A. isthmicus Tehuantepec	78.95	2	15	1	1	0	0	0	0
A. sp. Tolistoque	50.00	0	2	3	1	0	0	0	0
A. subocularis Pochutla	88.00	0	0	0	22	3	0	0	0
A. subocularis Tierra Colorada	90.48	0	0	0	0	19	0	1	1
A. unilobatus San Dionisio del Mar	61.54	0	0	0	0	0	8	1	4
A. unilobatus Tehuantepec	88.89	0	0	0	0	0	1	8	0
A. unilobatus Zanatepec	72.73	0	0	0	0	0	2	1	8

Las correlaciones entre la morfología y los tres ejes del nicho evaluados se muestran en la Tabla 19. La correlación canónica resultó ser alta ($R^2 = 0.9977$), y significativa ($Chi^2_{(42)} = 778.48$; $p < 0.0001$). Mientras que no hay variables morfológicas correlacionadas significativamente para el *DAP*, las variables LHC y LC están altamente correlacionadas con la T_c y la altura de la percha.

EXPLORACIÓN DE DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES

Para el grupo *A. subocularis*, las poblaciones de Tolistoque y Tierra Colorada se encuentran en alopatría, mientras que las poblaciones de Pochutla³, Tehuantepec y Zanatepec se encuentran en simpatría con *A. unilobatus*. Así mismo para *A. unilobatus*, en alopatría, se encontró la población de San Dionisio del Mar. En la Tabla 20 se puede observar esta situación geográfica para cada población de *A. unilobatus* y del grupo *A. subocularis*, así como los respectivos microhábitats frecuentados, el intervalo de la altura de percha que utilizan y el valor de su índice morfológico.

³ Únicamente se encontró un ejemplar de *A. unilobatus* en Pochutla, por lo que no se realizaron análisis estadísticos para esta población.

Tabla 19. Correlación canónicas entre las variables morfológicas y ecológicas de las poblaciones del grupo A. subocularis y a las poblaciones de A. unilobatus. Las casillas marcadas en rojo corresponden a correlaciones estadísticamente significativas ($P < 0.05$).

Variables	Microhábitat			Morfológicas													
	Temperatura	Altura de la Percha	DAP	LHC	AC	LAI	ACz	LCz	LHu	Lab	LFe	LTI	LDP4	LED	LDD	CP	Shp
Temperatura	1.0000	0.9148	0.2376	0.9985	0.9962	-0.0039	-0.0046	0.0000	0.0034	0.0131	0.0034	-0.0015	0.0079	-0.0050	-0.0040	0.0006	0.0024
Altura de la Percha		1.0000	0.5514	0.9120	0.9144	0.0079	-0.1112	-0.0956	-0.0339	0.0135	-0.0172	-0.0318	-0.0802	0.0144	-0.0086	0.0035	-0.0165
DAP			1.0000	0.2272	0.2379	-0.0048	-0.1823	-0.2357	-0.1358	0.0305	-0.0616	-0.0565	-0.1591	0.0647	-0.0067	0.0372	-0.0437
LHC				1.0000	0.9977	0.0037	-0.0015	0.0015	-0.0003	-0.0006	-0.0012	-0.0022	0.0002	-0.0015	-0.0009	0.0012	-0.0007
AC					1.0000	-0.0194	-0.0044	-0.0130	-0.0204	-0.0239	-0.0222	-0.0012	-0.0052	0.0176	0.0160	-0.0163	0.0024
LAI						1.0000	-0.2622	0.0023	-0.1619	-0.1516	-0.2079	-0.2762	-0.0992	-0.1347	-0.0712	0.1566	-0.1928
ACz							1.0000	0.3880	-0.2352	-0.0047	-0.1674	0.2741	0.1961	0.2555	0.2777	-0.1176	-0.4031
LCz								1.0000	-0.1225	-0.1472	-0.1081	-0.0935	0.1980	0.2368	0.1265	-0.0694	-0.4088
LHu									1.0000	0.1411	0.3231	-0.1497	0.0743	-0.1585	-0.3018	-0.2859	0.3875
Lab										1.0000	0.2850	0.0973	-0.0059	-0.2375	-0.2010	-0.2463	0.1156
LFe											1.0000	-0.0142	0.1206	-0.1611	-0.2884	-0.2317	0.3926
LTI												1.0000	-0.0026	-0.0892	0.1054	-0.2278	-0.0964
LDP4													1.0000	-0.1047	0.0520	-0.1306	-0.0427
LED														1.0000	0.3830	-0.0129	-0.3340
LDD															1.0000	0.0544	-0.6144
CP																1.0000	-0.1115
Shp																	1.0000

Tabla 20. Porcentaje de índice morfológico y características del microhábitat para las poblaciones en simpatria y alopatría de A. unilobatus y del grupo A. subocularis.

Especie/Población	Situación geográfica	Microhábitats frecuentados	Altura de la percha (Min-Max)	Índice Morfológico
Grupo A. subocularis				
A. subocularis (Tierra Colorada)	Alopatría	Roca	0 - 200'' cm	74
A. subocularis (Pochutla)	Alopatría	Árbol	0 - 310 cm	77
A. isthmicus (Tehuantepec)	Simpatria	Árbol-Roca	0 - 310 cm	78
A. sp. (Tolistoque)	Alopatría	Árbol	0 - 350 cm	52
A. sp. (Zanataepec)	Simpatria	Árbol-Roca	0 - 250 cm	28
Grupo A. sericeus				
A. unilobatus (Tehuantepec)	Simpatria	Árbol	0 - 160 cm	68
A. unilobatus (Zanatepec)	Simpatria	Árbol	15 - 260 cm	74
A. unilobatus (San Dionisio del Mar)	Alopatría	Árbol	12.5 - 125 cm	74

Tabla 21. Prueba pareada de Tukey hsd para las poblaciones del ANOVA del índice morfométrico para las poblaciones en alopatria y simpatria de *A. unilobatus* y del grupo *A. subocularis*. Casillas marcadas de color rojo indican diferencias significativas $P < 0.01$.

Población	<i>A. sp.</i> Zanatepec	<i>A. isthmicus</i> Tehuantepec	<i>A. subocularis</i> Pochutla	<i>A. subocularis</i> Tierra Colorada	<i>A. unilobatus</i> San Dionisio del Mar	<i>A. unilobatus</i> Tehuantepec	<i>A. unilobatus</i> Zanatepec	<i>A. cf. isthmicus</i> Tolistoque
	M = 0.72218	M = 1.4363	M = -1.062	M = 0.61440	M = -1.085	M = -0.4837	M = -1.515	M = 1.6547
<i>A. sp.</i> Zanatepec								
<i>A. isthmicus</i> Tehuantepec	0.6030							
<i>A. subocularis</i> Pochutla	0.0002	0.0001						
<i>A. subocularis</i> Tierra Colorada	1.0000	0.3285	0.0002					
<i>A. unilobatus</i> San Dionisio del Mar	0.0014	0.0001	1.0000	0.0015				
<i>A. unilobatus</i> Tehuantepec	0.2009	0.0019	0.9001	0.2550	0.9294			
<i>A. unilobatus</i> Zanatepec	0.0002	0.0001	0.9585	0.0002	0.9845	0.4920		
<i>A. cf. isthmicus</i> Tolistoque	0.6927	0.9999	0.0001	0.5192	0.0002	0.0140	0.0001	

En la Figura 25 se pueden observar que existen variaciones significativas del índice morfométrico entre la mayoría de las poblaciones evaluadas (ANOVA, $F_{7,112} = 15.38$, $P < 0.0001$; ver Tabla 21 para consultar prueba pareada de Tukey hsd). Sin embargo, sólo se encontró diferencias significativas entre las poblaciones de *A. subocularis* (Tierra Colorada y Pochutla, $t = -4.64$, $P < 0.0001$), que sugieren la existencia de un desplazamiento de caracteres.

No se encontró evidencia de desplazamiento de caracteres entre la población alopátrica de Tolistoque con la simpátrica de Tehuantepec ($t = -0.73$, $P = 0.47$), ni con la simpátrica de Zanatepec ($t = -1.72$, $P = 0.1$). De igual forma, ninguna de las poblaciones simpátricas de *A. unilobatus* mostró evidencia de desplazamiento de caracteres al ser comparadas con la población alopátrica de San Dionisio del Mar ($t = -1.44$, $P = 0.17$; $t = -1.004$, $P = 0.33$, para Tehuantepec y Zanatepec respectivamente).

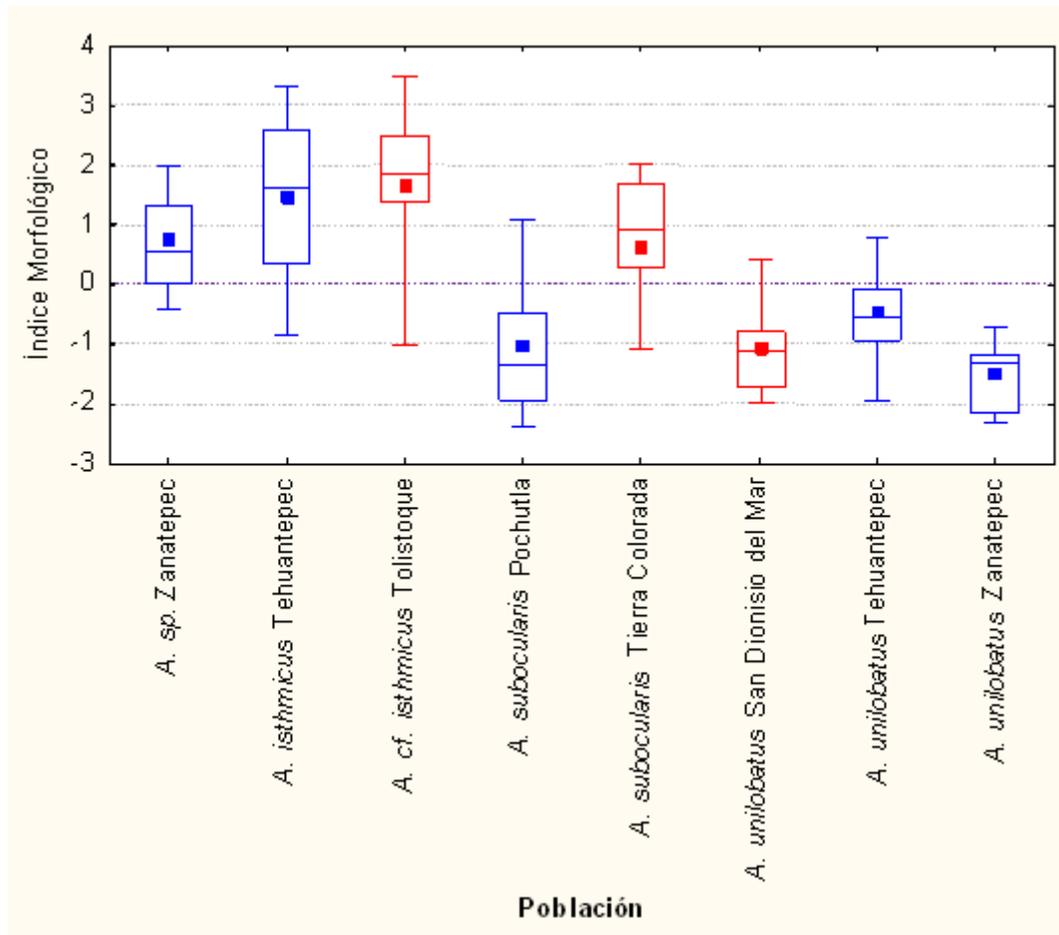


Figura 25. Identificación de desplazamiento de caracteres mediante el análisis de varianza del índice morfológico para las poblaciones en simpatría (azul) y alopatría (rojo) de *A. unilobatus* y del grupo *A. subocularis*. Los cuadrados representan las medias. Los diagramas de caja indican los percentiles en 10, 25, 50, 75 y 90.

DISCUSIÓN

ESTRUCTURA DEL NICHOS

Escala regional. Caracterización MNE del Grupo *Anolis subocularis*. Los resultados obtenidos de MNE para cada especie del Grupo *Anolis subocularis* indican que el nicho Grinneliano (*sensu* Soberón & Peterson, 2005 y Soberón, 2007) de cada especie cuenta con requerimientos climáticos específicos para su supervivencia (ver Tabla 1 de contribuciones). Como se puede observar en la Figura 26, mientras que la distribución potencial de *A. subocularis* se ve limitada principalmente por las variables bioclimáticas bio3 y h_dem⁴, la distribución de *A. isthmicus* se ve limitada por bio2 y bio4 y la de *A. sp.* por bio18 y bio2. Sin embargo, aunque la variable bio2 resulta ser importante para la distribución de *A. isthmicus* y *A. sp.*, es claro que resulta ser mucho más importante para la distribución de *A. isthmicus* y muy probablemente, esta variable sea la explicación de qué la distribución potencial de ésta especie ocupe el 40.2% de la distribución potencial de *A. sp.* Ésta diferencia de las variables que son más importantes para cada MNE se ve reflejada en su amplitud.

De acuerdo al criterio de Hurlbert (1978), los resultados de amplitud de sus nichos (BA < 0.5) sugieren que cada una de las especies del grupo es altamente especialista a los factores ambientales que definen su nicho, lo que explica el hecho de que cada una de las especies no se encuentre en cierta área geográfica. De hecho, Nakazato et al. (2010) mencionan que la amplitud del nicho está altamente relacionada con el área de la distribución potencial, pues si el área es relativamente chica, como es el caso de *A. isthmicus* y *A. sp.*, la amplitud

⁴ Para conocer la variable correspondiente consultar Anexo 1

de sus nichos abarcará un subconjunto menor de variables macroambientales de toda la variación ambiental de la región. Por el contrario, las especies ampliamente distribuidas, como en el caso de *A. subocularis* o *A. unilobatus*, no presentan un conjunto tan restringido de tolerancias macroambientales.

Escala local. Caracterización del uso del microhábitat en tres ejes del nicho. La enseñanza que ha traído el estudio de los MNE es que, la distribución geográfica de cada especie depende de aquellas variables macroambientales que definen su nicho escenopoético (Soberón, 2007; Soberón & Nakamura, 2009), es decir, de la multidimensionalidad que se crea con el conjunto de ciertas variables climáticas, (independientemente de la interacción biológica), donde los organismos encontrarán hábitats con las condiciones ambientales ideales (físicas y químicas), en las que mantendrán su fitness bajo ciertos límites de tolerancia. Sin embargo, a pesar de que en ciertos sitios se encuentren presentes estos intervalos macroambientales, es posible que la especie no se encuentre presente en algunas zonas, pues además cada región geográfica se encuentra definida por subconjuntos multidimensionales microclimáticos los cuales terminan definiendo el papel funcional de la especie en una comunidad (nicho efectivo).

Como todo nicho ecológico, en el microambiente también existe una amplia multidimensionalidad de variables que terminan definiendo si las especies se adaptan o no a un hábitat determinado (Pianka & Vitt, 2006). Empero, Particularmente en las lagartijas, un acercamiento para conocer su nicho efectivo han sido los estudios en donde se documentan y evalúan el cómo usan los recursos que se encuentran en su hábitat se ha realizado principalmente evaluando los ejes tróficos, espaciales y térmicos (eg: Shoener, 1968; Pianka, 1973).

De los ejes de nicho mayormente evaluados en lagartijas, la única variable microambiental escenopoética es la temperatura. Esta variable resulta ser de vital importancia para las lagartijas, pues al ser considerados organismos ectotérmicos (Cowles, 1940), de ella dependerá el *fitness* de estos vertebrados en determinados hábitats (Magnuson *et al.*, 1979). La temperatura, además de regular las funciones fisiológicas y de comportamiento, determina el como utilizan las lagartijas su microhábitat (Losos, 2009), pues, de acuerdo a la estructura del microhábitat, éstas buscaran mediante la termorregulación pasiva o activa (Huey & Slatkin, 1976), los intervalos óptimos que les permitan realizar sus actividades. En los *Anolis*, el conocimiento de su ecología térmica ha sido ampliamente estudiado (Ruibal, 1961; Rand, 1964; Licht, 1968; Rand & Humphrey, 1968; Ballinger *et al.*, 1970; Ruibal & Philibosian, 1970; Campbell, 1971; Corn, 1971; Huey, 1974; Fitch *et al.*, 1976; Huey & Slatkin, 1976; Huey & Webster, 1976; Lister, 1976; Hertz, 1981; Hertz & Huey, 1981; Roughgarden *et al.*, 1981; Huey, 1982, 1983; van Berkum, 1986; Wilson & Echternacht, 1987; van Berkum, 1987; Hertz, 1992a, b; Hertz *et al.*, 1993; Hertz *et al.*, 1994; Vitt *et al.*, 1995; Vitt & Zani, 1996; Jenssen *et al.*, 1996; Rogowitz, 1996; Birt *et al.*, 2001; Ramírez-Bautista & Benabib, 2001; Sifers *et al.*, 2001; Vitt *et al.*, 2001; Vitt *et al.*, 2002; Vitt *et al.*, 2003a y b; Losos *et al.*, 2003; Rogowitz, 2003; Bishop & Echternacht, 2004; Brown & Griffin, 2005; Buckley & Roughgarden, 2005; Nicholson *et al.*, 2005; Vitt & Zani, 2005; Huey *et al.*, 2009; Martínez-Grimaldo, 2009; Kolbe *et al.*, 2012; Hertz *et al.*, 2013), al grado que se ha demostrando que, contrariamente a lo que se pensaba sobre que las lagartijas toman el Sol para regular su temperatura (Cowles & Bogert, 1944), varias especies de *Anolis*, incluso, no toman el Sol ni tampoco tratan de termorregular su temperatura corporal (Ruibal, 1961). Esto es debido a si habitan en ambientes con exposición abierta al sol o en ambientes cerrados a tal exposición con una alta cobertura de

dosel o incluso si se encuentran en ambiente con un alto grado de heterogeneidad ambiental (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1983).

En el presente estudio, las tres especies que conforman al grupo *A. subocularis* habitan en un ambiente con una alta exposición solar, las selvas bajas del pacífico sur, (Olson *et al.*, 2001; WWF, 2011), por lo que cumplen con la hipótesis propuesta por Huey & Slatkin (1976), son lagartijas con termorregulación activa.

Las temperaturas presentes en las selvas bajas del pacífico sur, les brindan su carácter semiárido y semicálido (Trejo, 1999), el cual hace que las especies que las habitan se adapten a estas condiciones (Dirzo & Ceballos, 2010). Particularmente, para las especies del grupo *A. subocularis*, así como para *A. unilobatus*, la calidad térmica del ambiente es mala ($d_0 > 3$), debido a que las temperaturas que este ambiente les brinda (T_0) son superiores que las Temperaturas corporales (T_c), demostrando lo propuesto por varios autores (Bowker & Johnson 1980; Huey 1982; Bowker 1984; Gilchrist 1995; Herczeg *et al.* 2006, 2008), sobre si su termorregulación activa, las lagartijas son especialistas térmicos, es decir, sus amplitudes son relativamente bajas (ver Tabla 9 de caracterización térmica).

Sin embargo, a pesar de su termorregulación activa, la eficiencia térmica (E) varía entre cada especie. La lagartija con la mejor E resultó ser *A. isthmicus*, sin embargo su termorregulación la realiza bajo el mayor estrés térmico ($\Delta d > 4$), mientras que las E y Δd de *A. subocularis* y *A. sp.* resultan ser relativamente bajas. Por otro lado, cuando se trata a *A. unilobatus* como una sola especie, presenta tendencias hacia el termoconformismo, empero cuando cada una de sus poblaciones se analizan de forma individual, todas presentan altas E (> 0.7), empero diferentes Δd (ver Tabla 10).

Estas diferencias en la E registradas en este estudio, parecen estar asociadas a las condiciones fisiográficas de cada localidad muestreada, pues de ellas depende el gradiente térmico al cual las lagartijas tendrán acceso (Angilletta, 2009). Por ejemplo, Torres-Colín & Torres-Colín (2010) mencionan que en Tehuantepec, la región donde habita *A. isthmicus*, se caracteriza por presentar terrenos planos interrumpidos en algunas partes por colinas bajas con pendientes relativamente suaves de terrazas y abanicos aluviales, y en otras partes, como el sitio de muestreo, por pendientes considerables y terrenos quebrados que rodean a las montañas, con afloramientos de rocas en un 83%; así mismo, Trejo (1999) menciona que en el Istmo se encuentran unas de las condiciones más cálidas de las selvas bajas. Esta característica ambiental es la explicación del estrés térmico de *A. isthmicus*, pues las T_0 de ésta localidad fueron las más altas registradas en este estudio ($Max = 54.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una $moda = 34.2\text{ }^{\circ}\text{C}$), siendo superiores a sus temperaturas preferidas (T_{sel}).

Además, desde una perspectiva cualitativa, la estructura del microhábitat era predominantemente rocoso. Las rocas tienden a adquirir y mantener mayores temperaturas en el ambiente que los árboles. Por tanto, en un hábitat donde las rocas predominan, la principal forma de obtención de calor para las lagartijas es por medio de la tigmotermia (Martínez-Grimaldo, 2009).

Por otro lado, la población de *A. unilobatus* de San Dionisio del Mar, en donde el 100% de los individuos se registró en los árboles y su tendencia termorreguladora fue claramente hacia la heliotermia, presenta una evación térmica favorable con respecto a su microhábitat, esto es, presenta un Δd negativa, pues su precisión termorreguladora (d_c) es mucho mayor a su d_0 (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001). De tal forma que, además de las adaptaciones

fisiológicas, de comportamiento y morfológicas, que Angilleta (2009) menciona como reflejo de la precisión termorreguladora, podemos concluir que el uso del eje térmico por parte de las lagartijas depende también del como utilizan su microhábitat.

Los resultados del presente estudio indican que hay una correlación positiva entre la termorregulación y la selección de la altura de la percha (Tabla.correlaciones canónicas). De hecho, en su estudio Huey & Webster (1975) concluyen que la selección de perchas les proporcionan a los *Anolis* su preferencia térmica.

En *Anolis*, numerosos estudios han demostrado la importancia del uso del microhábitat con respecto a los ejes de altura y diámetro de las perchas que habitan (Rand, 1964; Andrews, 1971; Fleming & Hooker, 1975; Henderson & Fitch, 1975; Huey & Webster, 1975; Scott *et al.*, 1976; Moermond, 1979; Talbot, 1979; Lister, 1981; Stamps, 1983; Jenssen *et al.*, 1995, 1998; Ramírez-Bautista & Benabib, 2001; Dial & Roughgarden, 2004; Irschick *et al.*, 2005a, b; Singhal *et al.*, 2007), pues estas dimensiones de la percha resultan ser variables importantes para el fitness de estas lagartijas, ya que la selección de ellas no solo influirá en la termorregulación del organismo (Huey & Webster, 1975), sino además influye en la selección del alimento (Scott *et al.*, 1976), la evasión de la depredación (Scott *et al.*, 1976; Moermond, 1979; Stamps, 1983), en el control de la transpiración (Sexton & Heatwole, 1968), en la delimitación territorial (Fleming & Hooker, 1975; Lister & García, 1992) y en los efectos sobre su actividad reproductiva (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001).

En diversos estudios, se ha observado que existe una correlación de la segregación de los *Anolis* con la estructura de la cobertura vegetal (Rand, 1964; Williams, 1972; Irschick & Losos, 1999; Dial & Roughgarden, 2004), en donde *Anolis* de talla grande suelen

distribuirse en la copa de los árboles, mientras que *Anolis* de menor talla se encuentran en la parte inferior. Sin embargo, para todas las especies evaluadas en este estudio, estos ejes no resultan ser significativos para distinguir el nicho entre cada especie. Seguramente las características estructurales y fenológicas que presenta la SBC son una limitante para que los *Anolis* que las habitan tengan una segregación vertical del microhábitat, empero, se propone estudiar otras especies que habiten este tipo de ecosistemas para ver si cumplen con el mismo patrón encontrado aquí, además de que será interesante compararlos con los que habitan en otros sistemas de vegetación, como por ejemplo en Selva perennifolia.

CARACTERIZACIÓN ECOMORFOLÓGICA

Desde que Collette (1961) describió detalladamente la relación existente entre el microhábitat y la morfología de los *Anolis*, muchos otros autores han contribuido notablemente a ésta área (Rand, 1964; Schoener, 1970; Williams, 1972; Losos, 1992; Losos & de Queiroz, 1997; Losos, 1999; Poe et al. 2011; Losos *et al.*, 2006; Losos, 2009; Glor, 2011; Nicholson *et al.*, 2012). Sin embargo, al igual que otros estudios realizados de ecomorfometría para *Anolis* continentales (Pounds, 1988; Irschick et al., 1997; Losos et al., 2000; Macrini *et al.*, 2003; Nicholson, *et al.* 2005; Velasco & Herrel, 2007; Pinto *et al.*, 2008; Shaad & Poe, 2010; Nicholson *et al.*, 2012), no se pudo definir una ecomorfometría ni para *A. unilobatus*, ni para ninguna especie del grupo *A. subocularis*. Sin embargo, debido, como nos lo ha demostrado la historia evolutiva, seguramente existen ecomorfos para los *Anolis* de México, pues al ser un país con una gama de tipos de vegetación (Miranda-X, 1963; Rzedowski, 1978), se pueden crear generar presiones evolutivas análogas a lo que ocurre en las Islas (MacArthur & EO Wilson, 1967; Simberloff, 1974;

Diamond & May, 1976; Simberloff & Abele, 1976; Grant & Abbott, 1980; Losos, 1992; Kadmon & Pulliam, 1993; Whittaker & Fernández-Palacios; 2006; Glor et al., 2005).

COMPARACIÓN ENTRE MNE DEL GRUPO *Anolis subocularis*

Aunque en ecología, es bien sabido que las especies que están estrechamente emparentadas taxonómicamente suelen ocupar nichos similares en regiones que son contiguas (Odum, 1972), los resultados encontrados en este estudio, en escala climática, entre las especies del grupo *A.subocularis* para la prueba de equivalencia sugieren que sus nichos ecológicos son completamente diferentes, lo que apoya la idea de que los nichos divergen (Wiens 2004; Wiens & Graham, 2005).

Aparentemente lo que quiere decir que las especies suelen conservar su nicho ecológico, pues la especiación sólo está ocurriendo en un contexto geográfico (en alopatria) y no en el contexto ecológico (Peterson *et al.*, 1999). Sin embargo, se ha observado en algunos taxones estrechamente relacionados, en simpatria, sufren una especiación ecológica que se refleja en nichos distintos (Graham *et al.*, 2004).

La cuantificación de las diferencias de nicho entre las especies simpátricas estrechamente relacionadas y en parte es de interés fundamental en la ecología, ya que las diferencias constituyen una base sólida para futuros trabajos experimentales o de observación, y plantear preguntas sobre los fundamentos mecanicistas de gran escala los patrones geográficos. Modelado de nicho ambiental es sin duda una herramienta de gran alcance en los estudios ecológicos y evolutivos, ya que puede abordar las diferencias en escalas geográficas amplias y pueden hacer uso de los conjuntos de datos de gran tamaño, que no

es posible de otro modo en la población estudios biológicos, de comportamiento y mecánicas de los individuos. Los datos presentados en este estudio deben interpretarse a la luz de los estudios posteriores de la filogenia en el género *Anolis* y compararse sus diferencias ecológicas con las de otras especies (eg: otros grupos de México).

DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES

Las especies emparentadas filogénicamente tienden a evadir la competencia mediante el desplazamiento de caracteres (Brown & Wilson, 1956), lo que tendería a hacer que las especies parecidas divergieran morfológica y funcionalmente al coexistir y evolucionen en simpatria.

En el presente estudio se observa un posible desplazamiento de caracteres basados en el índice morfológico para la especie *A. subocularis*. Sin embargo, no queda claro en qué eje del nicho se está evadiendo la competencia puesto que en los aquí estudiados no hay diferencias significativas entre poblaciones. Por lo que se propone, para futuros estudios, evaluar otros ejes del nicho como el trófico.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. 1980. Some Comments on Measuring Niche Overlap Author(s): Peter Abrams
Source: Ecology 61(1): 44-49
- Ackerly, D. D., D. W. Schilck & C. O. Webb. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. Ecology 87(7) Supplement: Phylogenetic Approaches to Community Ecology: S50-S61.
- Adams, D.C. & Rohlf, F.J. 2000. Ecological character displacement in Plethodon: Biomechanical differences found from a geometric morphometric study. P. Natl. Acad. Sci., 97, 4106–4111.
- Adolph, S. & W. Porter. 1993. Temperature activity and lizard life histories. The American Naturalist. 142:273-295.
- Algar, A. C., D. L. Mahler, R. E. Glor & J. B. Losos. 2012. Niche incumbency, dispersal limitation and climate shape geographical distributions in a species-rich island adaptive radiation. Global Ecology and Biogeography 22(4):391–402,
- Andrews, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. Ecology 52:262-270.
- Angilletta, M. J. Jr. 2009. Thermal adaptation. A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press. 291 pp.
- Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. J. Anim. Ecol., 66, 83–97.

- Austin, M. P., R. B. Cunningham & P. M. Fleming. 1984. New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio* 55:11-27
- Austin, M. P., A. O. Nicholls & C. R. Margules. 1990. Measurement of the Realized Qualitative Niche: Environmental Niches of Five Eucalyptus Species. *Ecological Monographs* 60(2): 161-177.
- Ballinger, R. E., K. R. Marion & O. J. Sexton. 1970. Thermal ecology of the lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes on three additional Panamanian anoles. *Ecology* 51:246-254.
- Ballinger, R. E., J. Lemos-Espinal, S. Sanoja-Sarabia & N. R. Coady. 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapan, Veracruz, Mexico *Biotropica* 27:128-132.
- Bakken, G. S. 1989. Arboreal Perch Properties and the Operative Temperature Experienced by Small Animals. *Ecology* 70: 922-930.
- Barbault, R. & M. E. Maury. 1981. Ecological Organization of a Chihuahuan Desert Lizard Community. *Oecologia (Berl)* 51:335-342.
- Bauwens, D., P. E. Hertz & A. M. Castilla. 1996. Thermoregulation in a Lacertid Lizard: The Relative Contributions of Distinct Behavioral Mechanisms. *Ecology* 77:1818-1830.
- Beuttell, K. & J. B. Losos. 1999. Ecological morphology of Caribbean anoles. *Herpetological Monographs* 13: 1-28.

- Birt, R. A., R. Powell & B. D. Greene. 2001. Natural history of *Anolis barkeri*: A semiaquatic lizard from southern México. *Journal of Herpetology* 35:161-166.
- Bishop, D. C. & A. C. Echternacht. 2004. Emergence behavior and movements of winter-aggregated green anoles (*Anolis carolinensis*) and the thermal characteristics of their crevices in tennessee. *Herpetologica* 60(2):168–177.
- Blouin-Demers, G. & P. J. Weatherhead. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82(11):3025-3043.
- Blouin-Demers, G. & P. J. Weatherhead. 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos* 97:59-68.
- Bogert, C. M. 1949a. Thermoregulation and ecritic body temperature in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología* 20: 415-426.
- Bogert, C. M. 1949b. Thermorregulation in reptiles: A factor in evolution. *Evolution* 3:195-211.
- Bogert, C. M. 1959. 1959. How reptiles regulate their body temperature. *Scientific American* 200:105–120.
- Bock, W. J. 1970. Microevolutionary Sequences as a Fundamental Concept in Macroevolutionary Models. *Evolution* 24(4): 704-722
- Bowker, R. G. 1984. Precision of thermoregulation of some African lizards. *Physiological Zoology* 57:401-412.

- Bowker, R. G., and Johnson, O. W. 1980. Thermoregulatory precision in 3 species of whiptail lizards (Lacertilia, Teiidae). *Physiological Zoology* 53:176-185.
- Brattstrom, B. H. 1965. Body Temperatures of Reptiles. *American Midland Naturalist* 13:376-422.
- Brown, W. L. & E. O. Wilson. 1956. Character displacement. *Syst. Zool.* 5: 49-64.
- Brown, R. P. & S. Griffin. 2005. Lower selected body temperatures after food deprivation in the lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Thermal Biology* 30:79–83.
- Buckley, L. B. & J. Roughgarden. 2005. Lizard habitat partitioning on islands. The interaction of local and landscape scales. *Journal of Biogeography* 32:2113-2121.
- Bullock, S. H., H. A. Money & E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bulté, G. & G. Blouin-Demers. 2006. Cautionary notes on the descriptive analysis of performance curves in reptiles. *Journal of Thermal Biology* 31:287-291.
- Butler, M. A. & J. B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in greater antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs* 72(4):541-559.
- Butler, M. A., S. A. Sawyer & J. B. Losos. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447:202-205.
- Busby, J.R. 1986. A biogeographical analysis of *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. in southeastern Australia. *Austral. J. Ecol.* 11: 1–7.

- Busby, J. R. 1991. BIOCLIM – A bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C.R., Austin, M.P. (Eds.), Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO, Melbourne (Chapter 10).
- Campbell, H. W. 1971. Observations on the thermal activity of some tropical lizards of the genus *Anolis* (Iguanidae). Caribbean Journal of Science 11:17-20.
- Carnes, B. A. & N. A. Slade. 1982. Some comments on niche analysis in canonical space. Ecology 63(4): 888-893.
- Carpenter, G., A. N. Gillison & J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants, animals. Biodivers. Conserv. 2: 667–680.
- Caswell, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. Ecological Monographs 46:327-354.
- Ceballos, G. & A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forest in western México. Conservation Biology 9:1349-1353.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO – Instituto de Biología, UNAM – Agrupación Sierra Madre. México.
- Chase, J. M. & M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- Clarke, G. L. 1954. Elements of ecology. Wiley, New York. 534pp.

- Cody, M. L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Collette, B. B. 1961. Correlations between ecology and morphology in anoline lizards from Havana, Cuba and southern Florida. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 125:137-162.
- Colwell, R. K. & D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- Corn, M. J. 1971. Upper thermal limits and thermal preferences for three sympatric species of *Anolis*. *Journal of Herpetology* 5(1/2): 17:21.
- Cowles, R. B. 1940. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperature. *The American Naturalist* 75:542-561.
- Cowles, R. B. & C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of the reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History.* 83:261-296.
- Dajoz, R. 2001. *Tratado de ecología*. Ediciones Multiprensa.
- Darwin, C. R. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Davis, W. B. 1954. Three new anoles from Mexico. *Herpetologica* 10: 1-6.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E. & Yom-Tov, Y. 1989. Inter- and intraspecific character displacement in mustelids. *Ecology*, 70, 1526–1539.

- Dial, R. & J. Roughgarden. 2004. Physical Transport, Heterogeneity, and Interactions Involving Canopy Anoles. Pp. 270-296. in Lowman, M. & B. Rinker (eds.). Forest Canopies, 2nd Ed. Academic Press: New York, NY.
- Díaz, J. A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparacion between two temperate lizards populations. *Functional Ecology* 11:79-89.
- Díaz, J. A. y S. Cabezas-Díaz. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioral mechanism to lizard thermoregulation. *Functional Ecology* 18:867-875.
- Díaz, J. A., P. Iraeta & C. Monasterio. 2006. Seasonality provokes a shift of termal preferentes in a temperate lizard, but altitude does not. *Journal of Thermal Biology* 31:237-242.
- Dice, L. R. 1952. Natural communities. Univ. Michigan, Ann. Arbor. 547pp.
- Dirzo, R. 1994. Diversidad de la Flora de México. CEMEX y Agrupación Sierra Madre. México.
- Dirzo, R. & G. Ceballos. 2010. Las selvas secas de México: un reservorio de biodiversidad y laboratorio viviente. En Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica-Conabio. México. Pag: 532-535.
- Dobzhansky, T., F. J. Ayala, G. L. Stebbins & J. W. Valentine. 1977. Evolution. Freeman, San Francisco, California.

- Dueser, R. D., & H. H. Shugart, Jr. 1978. Microhabitats in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology* 59:89-98.
- Dueser R. D. & H. H. Shugart Jr. 1979. Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. *Ecology* 60:108-118.
- Dunham, A. E., D. B. Miles & D. N. Reznick. 1988. Life histories patterns in squamate reptiles. In: *Biology of reptilian*, Vol. 16, *Ecology: Defense and life history*. Gans, C. R., B. Huey & R. Liss (eds.) New York. Pags:331-386.
- Echelle, A. F., A. A. Echelle & H. S. Fitch. 1978. Inter- and intraespecific allometry in a display organ: The dewlap of *Anolis* (Iguanidae) species. *Copeia* 1978(2): 245-250.
- Elith, 2002. The evaluation strip: A new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models
- Elton, C.1927. *Animal Ecology*. London: Sidgewick & Jackson. 204pp.
- Feinsinger, P., E. E. Spears & R. W. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62(1): 27-32.
- Feria-Ortíz, M. 2001. Revisión taxonómica del grupo de especies *Anolis subocularis* (Squamata: Polychrotidae). Tesis de Posgrado en Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias, División de Estudios de Posgrado, UNAM. México, D.F.
- Fitch, S. H. 1978. Two new anoles (Reptilia: Iguanidae) from Oaxaca with comments on other Mexican species. *Milwaukee Pub. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 20: 1-15.
- Fitch, S. H., A. F. Echelle & A. A. Echelle. 1976. Field observations on rare or little known mainland anoles. *The University of Kansas Science Bulletin* 51(3): 91-128.

- Fitch, H. S. & D. M. Hillis. 1984. The *Anolis dewlap*: Interspecific variability and morphological associations with habitat. *Copeia* 1984(2):315-323.
- Fitzgerald, R. W. & B. G. Lees. 1992. The application of neural networks to the floristic classification of remote sensing and GIS data in complex terrain, in Proceedings of the 17th ISPRS, Washington, DC, 2-14 August, 1992, ASPRS, Bethesda, MD.
- Fjeldsa, J. 1983. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. *Ibis*, 125, 463–481.
- Fleming, T. H. & R. S. Hooker. 1975. *Anolis cupreus*: The Response of a Lizard to Tropical Seasonality. *Ecology* 56(6): 1243-1261.
- Flores-Villela, O. 1988. Riqueza de la Herpetofauna de México. Simposio sobre Diversidad Biológica de México, Oaxtepec, Morelos del 3 al 7 de octubre 1988. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. *Carnegie Mus. Nat. Hist. Special Publ.* 17:1-73.
- Fuentes, E. R. 1976. Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57(1): 3-17.
- Gaffney, P. M. 1975. Roots of the niche concept. *Am. Nat.* 109:490.
- Galagher, Jr., D.S., Dixon, J.R. & Schmidly, D.J. 1986. Geographic variation in the *Kentropyx calcarata* species group (Sauria: Teiidae): a possible example of morphological character displacement. *J. Herpetol.*, 20, 179–189.

- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, México.
- García-Aguayo, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25–46.
- Gatten, R. J. Jr. 1985. Activity Metabolism of Lizards After Thermal Acclimation. *Journal of Thermal Biology* 10:209-215.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Winkins, Baltimore.
- Gehlbach, F.R. 2003. Body size variation and evolutionary ecology of eastern and western screech owls. *Southwest. Nat.*, 48, 70–80.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-14.
- Gilchrist, G. W. 1995. Specialists and generalists in changing environments: Fitness landscapes of thermal sensitivity. *American Naturalist* 146:252-270.
- Glor, R. E., J. J. Kolbe, R. Powell, A. Larson and J. B. Losos. 2003. Phylogenetic analysis of ecological and morphological diversification in Hispaniolan trunk-ground anoles (*Anolis cybotes* group). *Evolution* 57:2383-2397.
- Glor, R. E., M. E. Gifford, A. Larson, J. B. Losos, L. Rodríguez-Schettino, A. R. Chamizo-Lara & T. R. Jackman. 2004. Partial island submergence and speciation in an adaptive radiation: a multilocus analysis of the Cuban green anoles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271:2257–2265.

- González-García, F. y H. Gómez de Silva. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación. In Conservación de aves: experiencias en México, H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita. (eds.). CIPAMEX/CONABIO/NFWF, México, D. F. p. 150-194.
- Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27. 857-71.
- Graham C. H., S. R. Ron, J.C. Santos, C. J. Schneider & C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58(8):1781–1793
- Grant, P. R. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4: 39-68
- Grant, P. R. 1994. Ecological character displacement. *Science* 266(5186): 746-747.
- Grant, P. R. & B. R. Grant. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science* 313: 224-226.
- Green, R. H. 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: Bivalve mollusks of Central Canada. *Ecology* 52(4): 544-556.
- Green, R. H. 1974. Multivariate niche analysis with temporally varying environmental factors. *Ecology* 55(1): 73-83.
- Greene, H. W. 1986. Natural history and evolutionary biology. En: Feder, M. E. & G. V. Lauder (eds.). *Predator-prey Relationships: Perspectives and Approaches from the study of Lower Vertebrates* University of Chicago Press. Pags:99-108.

- Grinnell, J. 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley. Univ. Calif. Publ. Zool. 12: 51-294.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. Am. Natur 51:115-128.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. Ecology 5(3): 225-229.
- Grinnell J. 1928. Presence and absence of animals. Univ. Calif. Chron. 30:429-450.
- Guisan, A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters, (2005) 8: 993–1009.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147–186.
- Gvoždík L. & A. M. Castilla. 2001. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. Journal of Herpetology 35(3): 486-492.
- Haefner, W. J. 1988. Niche shifts in Greater Antillean *Anolis* communities: effects of niche metric and biological resolution on null model tests. Oecologia 77: 107-117.
- Halanych, K. M., J. R. Demboski, B. J. van Vuuren, D. R. Klein & J. A. Cook. 1999. Cytochrome b Phylogeny of North American Hares and Jackrabbits (*Lepus*, Lagomorpha) and the Effects of Saturation in Outgroup Taxa. Molecular Phylogenetics and Evolution 11(2): 213–221.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science 131: 1292-1297.

- Harvey, P. H. & M. R. Pagel. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press.
- Henderson, R. W. & H. S. Fitch. 1975. A comparative study of the structural and climatic habitats of *Anolis sericeus* (Reptilia: Iguanidae) and Its syntopic congeners at four localities in Southern Mexico. *Herpetologica* 31(4): 459-471.
- Heras-Lara, L. & J. L. Villarreal-Benítez., 2000, La historia natural de un ensamblaje de *Anolis* en Los Tuxtlas, Veracruz, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Herczeg, G., Gonda, A., Saarikivi, J., and Merila, J. 2006. Experimental support for the costbenefit model of lizard thermoregulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:405-414.
- Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi, J., Gonda, A., Jantti, M., and Merila, J. 2008. Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: The effects of predation risk and food supply. *Oecologia* 155:1-10.
- Harmon, L. J., J. J. Kolbe, J. M. Cheverud & J. B. Losos. 2005. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution* 59(2): 409-421.
- Herrel, A., M. DaCosta-Cottam, K. Godbeer, T. Sanger & J. B. Losos. 2011. An ecomorphological analysis of native and introduced populations of the endemic lizard *Anolis maynardi* of the Cayman Islands. *Breviora* 522: 1-10.
- Hertz, P. E. 1981. Adaptation to altitude in two West Indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *Journal of Zoology* 195:25-37.

- Hertz, P. E. 1992. Temperature regulation in puerto Rican *Anolis* lizards: A field test using null hypotheses. *Ecology* 73:1405-1417.
- Hertz, P. E. 1992b. Evaluating thermal resource partitioning by sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: a field test using null hypotheses. *Oecologia* 90:127-136.
- Hertz, P. E. & R. B. Huey. 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology* 62: 515-521.
- Hertz P. A., A. Arce-Hernández, J. Ramírez-Vázquez, W. Tirado-Rivera & L. Vázquez-Vives. 1979. Geographic variation of heat sensitivity and water loss rates in the tropical lizard *Anolis gundiachi*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 62:947-953.
- Hertz, P. E., R. B. Huey & R. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*. 142:796-818.
- Hertz, P. E., L. J. Fleishman & C. Armsby. 1994. The influence of light intensity and temperature on microhabitat selection in two *Anolis* lizards. *Functional Ecology* 8:720-729.
- Hertz, P. E., Y. Arima, A. Harrison, R. B. Huey, J. B. Losos & R. E. Glor. 2013. Asynchronous evolution of physiology and morphology in *Anolis* lizards. *Evolution* 2013: 1-13.
- Hijmans R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25: 1965–1978.

- Hirth, H. F. 1964. Temperature preferences of five species of netropical lizards. *Herpetologica* 20: 273-276.
- Holt, R. D. 1987. Population dynamics and evolutionary processes: the manifold roles of habitat selection. *Evol. Ecol.* 1: 331-347.
- Holt, R. D. & M. S. Gaines. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6: 433-447.
- Horn, H. S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *The American Naturalist* 100(914): 419-424
- Huey, R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs. *Science* 184:1001-1003.
- Huey, R. B. 1982a. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pags: 25-91. En: C. Gans & F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London.
- Huey, R. B. 1982b. Natural variation in body temperature and physiological performance in a lizard (*Anolis cristatellus*). Pp. 484-490. in Rhodin, A. G. J. & K. Miyata (eds.). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology: Essays in Honor of Ernest E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University: Cambridge, MA.
- Huey R. B. & A. F. Bennett. 1987. Phylogenetic Studies of Coadaptation: Preferred Temperatures Versus Optimal Performance Temperatures of Lizards. *Evolution* 41:1098-1115.

- Huey, R. B. & M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey, R. B. & T. P. Webster. 1975. Thermal Biology of a Solitary Lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. *Ecology* 56(2): 445-452.
- Huey, R. B. & T. P. Webster. 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *Cristatellus* group on Puerto Rico. *Ecology* 57:985-994.
- Huey, R. B., C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, L. J. Vitt, P. E. Hertz, H. J. Álvarez-Pérez & T. Garland Jr. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B* 276:1939-1948.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1): 67-77.
- Hutchinson, G. E. 1944. Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between Phytoplakton periodicity and chemical changes in lake waters. *Ecology* 25(1): 3-26.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.* 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An introduction to population ecology.* Yale University Press, New Haven, Conn.

- Inger, R. F & R. K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47(3): 229-253.
- Irschick, D.J. and Losos, J. B. 1999. Do lizards avoid habitats in which performance is suboptimal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *Amer. Natur.* 154: 293–305.
- Irschick, D.J. & Schaeffer, H.B. 1997. The polytypic species revisited: morphological differentiation among tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*) (Amphibia: Caudata). *Herpetologica*, 53, 30–49.
- Irschick, D. J., L. J. Vitt, P. A. Zani & J. B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and Caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78:2191-2203.
- Irschick, D. J., B. Vanhooydonck, A. Herrel & J. Meyers. 2005a. Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:211–221.
- Irschick, D. J., E. Carlisle, J. Elstrott, M. Ramos, C. Buckley, B. Vanhooydonck, J. Meyers & A. Herrel. 2005b. A comparison of habitat use, morphology, clinging performance and escape behaviour among two divergent green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:223–234.
- Jackson, J. F. 1973. Notes on the population biology of *Anolis tropidonotus* in a Honduran highland pine forest. *J. Herpetol.* 7:309-311.
- Jaeger, R.G., Prosen, E.D. & Adams, D.C. 2002. Character displacement and aggression in two species of terrestrial salamanders. *Copeia*, 2002, 391–401.

- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). J. Herpetol. 4:1-38.
- Jenssen, T. A. 1973. Shift in the structural habitat of *Anolis opalinus* due to congeneric competition. Ecology 54:863-869.
- Jenssen, T. A., N. Greenberg & K. A. Hovde. 1995. Behavioral profile of free-ranging male lizards, *Anolis carolinensis*, across breeding and post-breeding seasons. Herpetological Monographs 8:41-62.
- Jenssen, T. A., J. D. Congdon, R. U. Fischer, R. Estes, D. Kling, S. Edmands & H. Berna. 1996. Behavioural, Thermal, and Metabolic Characteristics of a Wintering Lizard (*Anolis carolinensis*) from South Carolina. Functional Ecology 10(2):201-209.
- Jenssen, T. A., Hovde, K.A. & Taney, K.G. 1998. Size-related habitat use by nonbreeding *Anolis carolinensis* lizards. Copeia 1998:774-779.
- Johnson. E. A. 1977. A multivariate analysis of niches of plant populations in raised bogs. II. Niche width and overlap. Canadian Journal of Botany 55:1211-1220.
- Kieser, J.A. (1995). Gnathomandibular morphology and character displacement in the bat-eared fox. J. Mammal., 76, 542-550.
- Klopfer, P. H. & R. H. MacArthur. 1960. Niche size and faunal diversity. Amer. Nat. 94: 293-300.
- Klopfer, P. H. & R. H. MacArthur. 1961. On the Causes of Tropical Species Diversity: Niche Overlap. The American Naturalist 95 (883): 223-226.

- Knouft, J. H., J. B. Losos, R. E. Glor & J. J. Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, 87(7) Supplement: S29–S38.
- Köhler, G. & M. Vesely. 2010. A revision of the *Anolis sericeus* complex with the resurrection of *A. wellbornae* and the description of a new species (Squamata: Polychrotidae). *Herpetologica*, 66(2): 207–228.
- Kolbe, J. J., P. S. VanMiddlesworth, N. Losin, N. Dappen & J. B. Losos. 2012. Climatic niche shift predicts thermal trait response in one but not both introductions of the Puerto Rican lizard *Anolis cristatellus* to Miami, Florida, USA. *Ecology and Evolution* 2(7): 1503–1516.
- Krebs, C. J. 1978. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Oxford University Press.
- Krebs C. 1999. *Ecological methodology*, 550 pp. Harper & Row, New York.
- Lawlor, L. R. 1980a. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology* 61: 245-251.
- Lawlor, L. R. 1980b. Structure and stability in natural and randomly-constructed competitive communities. *Amer. Natur.* 116: 394-408.
- Lee, J. C. 1980. Variation and systematics of the *Anolis sericeus* complex (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1980: 310–320.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Leibold, M. A. 1995. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. *Ecology* 76 (5): 1371-1382.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of México. *Ecology* 31:507-518.
- Licht, P. 1968. Response of the Thermal Preferendum and Heat Resistance to Thermal Acclimation under Different Photoperiods in the Lizard *Anolis carolinensis*. *American Midland Naturalist* 79(1):149-158.
- Lieb, C. S. 1981. Biochemical and karyological systematic of the Mexican lizards of the *Anolis gadovi* and *A. nebulosus* species groups (Reptilia: Iguanidae). Ph. D. Dissertation, University of California, Los Angeles.
- Lieb, C. S. 2001. Anole lizards of México: a taxonomic overview. Pp. 53-64 In J. D. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. Centennial Museum, Special Publication No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso.
- Liner E. A. 2007. A checklist of the amphibians and reptiles of México. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science* 80:1-60.
- Liner, E. A., & G. Casas-Andreu. 2008. Nombres estándar en Español en Inglés y nombres científicos de los anfibios y reptiles de México. / Standard Spanish, English and scientific names of amphibians and reptiles of Mexico. Second edition . Society for the Study of Amphibians and Reptiles Herpetological Circular 38.
- Liner. A. E. & H. A. Dundee. 1969. Notes on reptiles and amphibians from Southern Guerrero and Oaxaca, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 14(1):129-134.

- Linton, L. R., R. W. Davies & F. J. Wrona. 1981. Resource Utilization Indices: An Assessment. *Journal of Animal Ecology* 50(1): 283-292.
- Lister, B. C. 1976. The Nature of Niche Expansion in West Indian *Anolis* Lizards II: Evolutionary Components. *Evolution* 30(4):677-692.
- Lister, B. C. & A. García-Aguayo. 1992. Seasonality, Predation, and the Behaviour of a Tropical Mainland Anole. *Journal of Animal Ecology* 61(3):717-733
- Liu, C., Berry, P. M., Dawson, T. P., & Pearson, R. G. (2005). Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, 28, 385–393.
- Llorente-Busquets, J., & A. Luis-Martínez 1993. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea). Pages 149-178 in T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa, editors, *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams Sc Wilkins, Baltimore. (Reprinted 1956 as *Elements of mathematical biology*. Dover, New York. 465 p.).
- Loreau, M. 1990. The Colwell-Futuyma method for measuring niche breadth and overlap: a critique. *Oikos* 58 : 251-253.
- Lorence, D. H. y A. García-Mendoza, 1989. Oaxaca, México. In: Campbell, D. G. y H. D. Hammond (eds.) *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematic, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. New York Botanical Garden. Nueva York. Pp: 253-269.

- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, Performance Capability, and Scaling of West Indian *Anolis* Lizards: An Evolutionary Analysis. *Ecological Monographs* 60(3): 369-388.
- Losos, J. B. 1990b. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 44(3):558-569.
- Losos, J. B. 1992. A critical comparison of the taxon cycle and character displacement models for size evolution of *Anolis* lizards in the Lesser Antilles. *Copeia* 1992: 279-288.
- Losos, J. B. 1992b. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Systematic Biology* 41(4): 403-420.
- Losos, J. B. 1994. Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:467-493.
- Losos, J. B. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS* 97(11): 5693–5695
- Losos, J. B. 2009. *Ecology and adaptive radiation of Anoles*. University of California Press.
- Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz & L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279:2115-2118.
- Losos, J. B., M. Leal, R. E. Glor, K. de Queiroz, P. E. Hertz, L. Rodríguez-Schettino, A. Chamizo-Lara, T. R. Jackman & A. Larson. 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* 424: 542-545.

- Losos, J. B., R. E. Glor, J. J. Kolbe & K. Nicholson. 2006. Adaptation, speciation, and convergence: a hierarchical analysis of adaptive radiation in caribbean anolis lizards. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(1):24-33.
- Lu, H.-L., X. Ji, L.-H. Lin & L. Zhang. 2006. Relatively low upper threshold temperature in lizards from cool habitats. *Journal of Thermal Biology* 31:256-261.
- M'Closkey, R. T. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57:728-739.
- MacArthur, R. H. 1968. The theory of the niche, p. 159-176. In R. C. Lewontin (ed.) *Population ecology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row.
- MacArthur, R. H. & R. Levin. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- MacÍp-Ríos, R. & A. Muñoz-Alonso. 2008. Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Socusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 185-195.
- Macrini, T. E., D. J. Irschick, and J. B. Losos. 2003. Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology* 37:52-58.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder & P. A. Medvick. 1979. Temperature as an Ecological Resource. *Amer. Zool.*, 19: 331-343.

- Maguire, B. Jr. 1967. A partial analysis of the niche. *The American Naturalist* 101(922): 515-526.
- Malmquist, M.G. 1985. Character displacement and biogeography of the pygmy shrew in northern Europe. *Ecology*, 66, 372–377.
- Manly, B. F. J. 1990. On the statistical analysis of niche overlap data. *Can. J. Zool.* 68: 1420-1422.
- Maret, T.J. & Collins, J.P. 1997. Ecological origin of morphological diversity: a study of alternative trophic phenotypes in larval salamanders. *Evolution*, 51, 898–905.
- Martínez-Grimaldo, R. E. 2009. Ecología y reproducción de *Anolis subocularis* (Squamata: Polychrotidae) en una comunidad de selva baja ubicada al sureste de Tierra Colorada, Guerrero. Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza, UNAM.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, W. W. Hargroves. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Plesistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13: 305-314.
- Martínez-Meyer, E. & A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33: 1779–1789.
- May, R. M. 1974. On the Theory of Niche Overlap. *Theoretical Population Biology* 5: 297-332.

- May, R. M. 1975. Some notes on estimating the competition matrix, α_{ij} . Ecology 56(3): 737-741.
- May, R. M. & R. H. MacArthur. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. Proc. Nat. Acad. Sci. 69(5): 1109-1113.
- Melville, J. 2002. Competition and character displacement in two species of scincid lizards. Ecol. Lett., 5, 386–393.
- Miranda, F. & E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 23. C.P. SARH. México.
- Moermond, T. C. 1979. Habitat Constraints on the Behavior, Morphology, and Community Structure of *Anolis* Lizards. Ecology 60(1): 152-164.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu Univ., Series E (Biology) 3:65-80.
- Mosimann, J. E. 1970. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. Journal of the American Statistical Association 65(330): 930-945.
- Mueller, L. D. & L. Altenberg. 1985. Statistical inference on measures of niche overlap. Ecology 66(4): 1204-1210.
- Murphy, P. E. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 67-88.

- Nakazato, T., D. L. Warren & L. C. Moyle. 2010. ECOLOGICAL AND GEOGRAPHIC MODES OF SPECIES DIVERGENCE IN WILD TOMATOES. *American Journal of Botany* 97(4): 680-693.
- Nieto-Montes de Oca, A. 2001. The systematic of *Anolis hobartsmithi* (Squamata: Polychrotidae). Pp. 44-52 In J. D. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.), *Mesoamerican Herpetology: Systematics, Zoogeography, and Conservation*. Centennial Museum, Special Publication No. 1, University of Texas at El Paso, El Paso.
- Nicholson, K. E. 2002. Phylogenetic analysis and a test of the current infrageneric classification of *Norops* (Beta *Anolis*). *Herpetological Monographs* 16:93-120.
- Nicholson, K. L., S. M. Torrence, D. M. Ghioca, J. Bhattacharjee, A. E. Andrei, J. Owen, N. J. A. Radke & G. Perry. 2005. The Influence of Temperature and Humidity on Activity Patterns of the Lizards *Anolis stratulus* and *Ameiva exsul* in the British Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science* 41(4):870-873.
- Odum, E. P. 1972. *Ecología*. McGraw-Hill Interamericana.
- Oliver, J. A. 1948. The anoline lizards of Bimini, Bahamas. *Am. Mus. Novitates* 1383:1-36.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanaya, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao & K. R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth. *BioScience* 51(11): 933-938.

- Pérez-Alvarez, M. 2005. Endotermos vs Ectotermos. El Mito de la Superioridad. *Revista Biología* 19:4-11.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103:599–605.
- Peterson, T. A. 2003. Predicting the geography of species' invasions via Ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology* 78(4): 419-433.
- Peterson, A. T. & K. C. Cohoon. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling* 117:159–164.
- Peterson A T, & D. A. Vieglais. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *BioScience* 51:363–371.
- Peterson AT, Soberón J, Sanchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265–67
- Petraitis, P. S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology* 60(4): 703-710.
- Pfennig, D.W. & Murphy, P.J. 2000. Character displacement in polyphonic tadpoles. *Evolution*, 54, 1738–1749.
- Pfennig, D.W. & Murphy, P.J. 2002. How fluctuating competition and phenotypic plasticity mediate species divergence. *Evolution*, 56, 1217–1228.
- Pfennig, D.W. & Murphy, P.J. 2003. A test of alternative hypotheses for character divergence between coexisting species. *Ecology*, 84(9), 1288–1297.

- Pfennig, D. W. & A. M. Rice. 2007. An experimental test of character displacement's role in promoting postmating isolation between conspecific populations in contrasting competitive environments. *Evolution* 61(10): 2433–2443.
- Pfennig, D. W., A. M. Rice & R. A. Martin. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology* 87(3):769–779.
- Pfennig, D. W., A. M. Rice & R. A. Martin. 2007. Field and experimental evidence for competition's role in phenotypic divergence. *Evolution* 61(2):257–271.
- Phillips, S. J., M. Dudík & R. E. Schapire. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York, pp. 655–662.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259
- Pianka, E. R. 1969. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. *Ecology* 50: 498-502.
- Pianka, E. R. 1972. r and K selection or b and d Selection ? *The American Naturalist* 106(951): 581-588.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.

- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition (desert lizards/resource partitioning/community structure/ species diversity). *Proc. Nat. Acad. Sci.* 71(5): 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards: Analyses of the ecological niche and community structure.* Princenton University Press, New Jersey.
- Pianka, E. R. 2000. *Evolutionary ecology.* Addison Wesley Educational Publishers, Inc. San, Francisco, CA. 6th ed.
- Pianka, E. R. & L. J. Vitt. 2006. *Lizards: Windows to the evolution of diversity.* University of California Press, Ltd. London, England.
- Pielou, E. C. 1972. Niche width and niche overlap: A method for measuring them. *Ecology* 53(4): 687-692.
- Pineda-García, E., L. Arredondo-Amezcuca & G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 129-139.
- Poe, S. 2004. Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs.* 18: 37-89.
- Pough, F. H. 1980. The Advantages of Ectothermy for Tetrapods. *The American Naturalist* 115:92-112.
- Pounds, A. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: Patterns in a tropical mainland *Anolis* community. *Ecological Monographs* 58(4):299-320.

- Prieto, A. A. Jr. & W. G. Whitford. 1971. Physiological responses to temperature in the horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia* 71(3): 498-504.
- Ramírez-Bautista, A. & M. Benabib. 2001. Perch Height of the Arboreal Lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a Tropical Dry Forest of México: Effect of the Reproductive Season. *Copeia* 2001(1): 187-193.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745-752.
- Rand, A. S. 1967. The ecological distribution of the anoline lizards around Kingston, Jamaica. *Breviora* 272:1-18.
- Rand, A. S. & S. S. Humphrey. 1968. Interspecific competition in the tropical rain forest: Ecological distribution among lizards at Belém, Pará. *Proceedings of the United States National Museum* 125:1-17.
- Radtkey, R.R., Fallon, S.M. & Case, T.J. 1997. Character displacement in some *Cnemidphorous* lizards revisited: a phylogenetic analysis. *P. Natl. Acad. Sci.*, 94, 9740–9745.
- Raxworthy, R. J., E. Martinez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta & A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837-841.
- Renkonen, O. 1938 Statistisch-/Skologische Untersuchungen tiber die terrestrische Kfiferwelt der finnischen Bruchmoore. *An Zool Soc Zool-Bot Fenn Vanamo* 6:1-231.

- Ricklefs, R. E. & M. Lau. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo simulations. *Ecology* 61: 1019-1024.
- Ricklefs, R. E. & J. Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97: 321-338.
- Ricklefs, R. E., D. Cochran & E. R. Pianka. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology* 62: 1474-1483.
- Robles-Gil, P., G. Ceballos, y F. Eccardi. 1993. Mexican diversity of fauna. Cemex & Sierra Madre, México.
- Rogowitz, G. L. 1996. Evaluation of thermal acclimation of metabolism in two eurythermal lizards, *Anolis cristatellus* and *A. sagrei*. *J. Therm. Biol.* 21(1):11-14.
- Rogowitz, G. L. 2003. Analysis of Energy Expenditure of *Anolis* Lizards in Relation to Thermal and Structural Niches: Phylogenetically Independent Comparisons. *Journal of Herpetology* 37(1):82-91.
- Rotenberry, J. T. & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: A multivariate analysis. *Ecology* 61(5): 1228-1250.
- Roughgarden, J. 1974. Niche with: Biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *The American Naturalist* 108(962): 429-442.
- Roughgarden, J., W. Porter & D. Heckel. 1981. Resource partitioning of space and its relationship to body temperature in *Anolis* lizard populations. *Oecologia* 50: 256-264.

- Ruibal, R. 1961. Thermal Relations of Five Species of Tropical Lizards. *Evolution* 15:98-111.
- Ruibal, R. & R. Philibosian. 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia* 1974: 349-357.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- SAG. 1968. Región de la Costa del Pacífico del estado de Chiapas y parte de la misma costa del estado de Oaxaca. Secretaría de Agricultura y Ganadería, México.
- Saldaña de la Riva, L. & E. Perez-Ramos. 1987. Herpetofauna del estado de Guerrero, México. Tesis Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sale, P. F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* 17: 245-256.
- Santoyo-Brito, E. & J. A. Lemos-Espinal. 2010. Reparto de recursos de los gremios de lagartijas en el cañón de Chínipas, Chihuahua, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 26(2): 435-450.
- Savage, J. M., & C. Guyer. 1989. Infrageneric classification and species composition of the anole genera, *Anolis*, *Ctenonotus*, *Dactyloa*, *Norops*, and *Semiurus* (Sauria: Iguanidae). *Amphibia-Reptilia* 10:105–116.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, New York. 296 pp.

- Schluter, D. & J. D. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution* 8(6): 197–200.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology* 49(4): 704-726.
- Schoener, T. H. 1970. Size Patterns in West Indian *Anolis* Lizards. II. Correlations with the Sizes of Particular Sympatric Species-Displacement and Convergence. *The American Naturalist* 104(936): 155-174
- Schoener, T. W. 1974 a. Resource partitioning in ecological communities. *Science, New Series* 185(4145): 27-39.
- Schoener, T. W. 1974 b. Some methods for calculating competition coefficients from resource utilization spectra. *American Naturalist* 108:332-340.
- Scott, N. J., D. E. Wilson, C. Jones & R. M. Andrews. 1976. The Choice of Perch Dimensions by Lizards of the Genus *Anolis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 10(2):75-84.
- Sexton, O. J. 1967. Population changes in a tropical lizard *Anolis limifrons* on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Copeia* 1967:219-222.
- Sexton, O. J. & H. Heatwole. 1968. An Experimental Investigation of Habitat Selection and Water Loss in Some Anoline Lizards. *Ecology* 49(4): 762-767.
- Sifers, S. M., M. L. Yeska, Y. M. Ramos, R. Powell & J. S. Parmelee Jr. 2001. *Anolis* lizards restricted to altered edge habitats in a Hispaniolan cloud forest. *Caribbean Journal of Science* 37:55-62.

- Singhal, S., M. A. Johnson & J. T. Ladner. 2007. The behavioral ecology of sleep: Natural sleeping site choice in three *Anolis* lizard species. *Behaviour* 144: 1033-1052.
- Smith, E. P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63(6): 1675-1681.
- Smith, E. P. & T. M. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology* 63(5): 1248-1253.
- Smith, H. M. 1964. A new *Anolis* from Oaxaca, México. *Herpetologica* 20: 31-33.
- Smith, H. M. & R. B. Smith. 1993. Synopsis of herpetofauna of Mexico. Volume III. Source analysis and index for Mexican reptiles. John Johnson. North Bennington, Vermont.
- Soberon, J., T. A. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Soberon, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.*, 10, 1115–1123.
- Soberon, J. & M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *PNAS* 106(2): 19644–19650.
- Stamps, J. A. 1983. The Relationship Between Ontogenetic Habitat Shifts, Competition and Predator Avoidance in a Juvenile Lizard (*Anolis aeneus*). *Behav Ecol Sociobiol* 12:19-33.
- Stevenson, R. D. 1985. Body Size and Limits to the Daily Range of Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist* 125:102-117.

- Stockwell, D. R. B. 1993. LBS: Bayesian learning system for rapid expert system development. *Expert Systems With Applications* 6:137-147.
- Stockwell, D. R. B. & I. R. Noble. 1992. Introduction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computer in Simulation* 33: 385-390.
- Stockwell, D. R. B. & D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems* 13: 143-158.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. 1996. Neotropical birds. Ecology and conservation. The University of Chicago Press, Illinois. 478 p.
- Stuart, L. C. 1955. A brief review of the Guatemalan lizards of the genus *Anolis*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 91:1-31.
- Swets, J. A. 1988. Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. *Science* 240(4857): 1285-1293.
- Talbot, J. J. 1979. Time budget, niche overlap, inter- and intraspecific aggression in *Anolis humilis* and *A. limifrons* from Costa Rica. *Copeia* 1979:472-481.
- Tiedmann, S.C. & Schodde, R. 1989. A test for character displacement among three species of fairy-wrens (Maluridae, Malurus). *Emu*, 89, 79-82.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. Princeton, USA.

- Tosini, G., S. Jones & R. Avery. 1995. Infra-red irradiance and Set Point Temperatures in Behaviourally Thermoregulating Lacertid Lizards. *Journal of Thermal Biology* 20:497-503.
- Torres-Colín, L. 1988. Composición florística y vegetal del cerro Guiengola (cartel). Simposio sobre Diversidad Biológica en México, del 3 al 7 de octubre de 1988, Oaxtepec, Morelos. Resúmenes. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Torres-Colín, L. & R. Torres-Colín. 2010. Cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca. En Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica-Conabio. México. Pag: 532-535.
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Trejo, I. 1999. El Clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas, Boletín, Instituto de Geografía, UNAM, México* 39: 40-52.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la Selva Baja Caducifolia en México. En G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Monografías Tercer Milenio. CONABIO-SEA-Diversitas-CONACYT.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation*. 0: 1-10.
- US Geological Survey's. 2000.

- van Berkum, F. H. 1986. Evolutionary Patterns of the Thermal Sensitivity of Sprint Speed in *Anolis* Lizards. *Evolution*, 40:594-604.
- van Berkum, F. H. 1988. Latitudinal Patterns of the Thermal Sensitivity of Sprint Speed in Lizards. *The American Naturalist* 132(3):327-343.
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:107-132.
- Vazquez, D. P. 2005. Reconsiderando el nicho Hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- Velasco, J. A. & A. Herrel. 2007. Ecomorphology of *Anolis* lizards of the Choco' region in Colombia and comparisons with Greater Antillean ecomorphs. *Biological Journal of the Linnean Society* 92:29-39.
- Vitt, L. J. & P. A. Zani. 1996. Ecology of the South American lizard *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia* 1996:56-68.
- Vitt, L. J. & P. A. Zani. 2005. Ecology And reproduction of *Anolis capito* in rain forest of southeastern Nicaragua. *Journal of Herpetology* 39:36-42.
- Vitt, L. J., P. A. Zani & R. D. Durtsche. 1995. Ecology of the Lizard *Norops oxylophus* (Polychrotidae) in lowland forest of southeastern Nicaragua. *Canadian Journal of Zoology* 73:1918-1927.
- Vitt L. J. & S. S. Sartorius. 1999. HOBOS, Tidbits and Lizard Models : The Utility of Electronic Devices in Field Studies of Ectotherm Thermoregulation. *Functional Ecology* 13:670-674.

- Vitt, L.J., Sartorius, S.S., Avila-Pires, T.C.S., Esposito, M.C. & Miles, D.B. 2000. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia*, 122, 410–420.
- Vitt, L. J., S. S. Sartorius, T. C. S. Avila-Pires & M. C. Espósito. 2001. Life on the leaf litter: The ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. *Copeia* 2001:401-412.
- Vitt, L. J., T. C. S. Avila-Pires, P. A. Zani & M. C. Espósito. 2002. Life in Shade: The Ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with Comparisons to Ecologically Similar Anoles. *Copeia* 2002:275-286.
- Vitt, L. J., T. C. S. Avila-Pires, M. C. Esposito, S. S. Sartorius & P. A. Zani. 2003a. Sharing amazonian rain-forest trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology* 37:276-285.
- Vitt, L. J., T. C. S. Avila-Pires, P. A. Zani, S. S. Sartorius & M. C. Espósito. 2003b. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology* 81:142-156.
- Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi. *Memori della Reale Accademia Nazionale di Lincei* 2: 31-113.
- Wareham, D. C. 2005. Elsevier's dictionary of herpetological and related terminology. Elsevier B. V. Amsterdam, The Netherlands. 596pp.
- Warren, D. L., R. E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62(11): 2868–2883.

- Warren, D. L., Glor, R. E. and Turelli, M. 2009. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607-611 (Version 3.1). <<http://purl.oclc.org/enmtools>>
- Watson, M. A. 1980. Shifts in Patterns of Microhabitat Occupation by Six Closely Related Species of Mosses Along a Complex Altitudinal Gradient. *Oecologia (Berl.)* 47: 46-55
- Wheeler, P. E. 1986. Thermal Acclimation of Metabolism and Preferred Body Temperature in Lizards. *Journal of Thermal Biology* 11:161-166.
- Whittaker, R. H. & S. A. Levin (eds.). 1976. *Niche: theory and application*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pa.
- Wieczorek, J. R., 2001, Georeferencing Calculator <<http://bnhm.berkeley.museum/manis/GC.html>>
- Wieczorek, J. R., Q. Guo & R. J. Hijmans. 2004. The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty. *International Journal of Geographical Information Science* 18(8): 745–767.
- Wiens J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193–97
- Wiens, J. J. & C. H. Graham. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:519–39.
- Williams, E. E. 1969. The ecology of colonization as seen in the zoogeography of anoline lizards on small islands. *Q. Rev. Biol.* 44:345-389.

- Williams, E. E. 1972. The Origin of Faunas. Evolution of Lizard Congeners in a Complex Island Fauna: A Trial Analysis. *Evolutionary Biology*: 47-89.
- Williams, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. Pages 326-370 in *Lizard Ecology: Studies of a model organism* (R. B. Huey, E. R. Pianka & T. W. Shoener, eds.) Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Williams, E. E., Rand, H., Rand, A. S. y O'Hara, R. J. 1995. A computer approach to the comparison and identification of species in difficult taxonomic groups. *Breviora*, 502:1-47.
- Wilson, M. A. & A. C. Echternacht. 1987. Geographic variation in the critical thermal minimum of the green anole, *Anolis carolinensis* (Sauria: Iguanidae), along a latitudinal gradient. *Comp. Biochem. Physiol.* 87(3):757-760.
- Winemiller, K. O. & E. R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60(1): 27-55.
- World Wildlife Fund (Content Partner); Mark McGinley (Topic Editor). 2008. "Southern Pacific dry forests." In: *Encyclopedia of Earth*. Eds. Cutler J. Cleveland (Washington, D.C.: Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment). [First published in the *Encyclopedia of Earth* March 26, 2007; Last revised July 17, 2008; Retrieved April 15, 2010] <http://www.eoearth.org/article/Southern_Pacific_dry_forests>
- World Wildlife Fund (Lead Author); C Michael Hogan PhD. (Contributing Author); Mark McGinley (Topic Editor). "Southern Pacific dry forests". In: *Encyclopedia of Earth*.

Cutler J. Cleveland Eds. (Washington, D.C.: Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment). [First published in the Encyclopedia of Earth July 17, 2008; Last revised Date March 31, 2011; Retrieved May 9, 2011] <http://www.eoearth.org/article/Southern_Pacific_dry_forests?topic=49597>

Yom-Tov, Y. 1993. Character displacement among the insectivorous bats of the Dead Sea. *J. Zool.*, 230, 347–356.

Zani, P. A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 316.325.



ANEXOS

ANEXO I. VARIABLES BIOCLIMÁTICAS Y TOPOGRÁFICAS EMPLEADAS EN EL MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

Las variables bioclimáticas representan valores anuales, estacionales y factores ambientales limitantes para los seres vivos, que derivan de temperaturas mensuales y valores de precipitaciones dadas en grados Celsius y en milímetros respectivamente. Las variables topográficas derivan de datos del Modelo de elevación digital del Mundo (GTOPO30), los valores de la pendiente están dados en grados (0-90°), al igual que su exposición (0-360°) sólo que en sentido de las manecillas del reloj y su altitud está dada en metros.

Código	Variable	Base de datos
bio1	temperatura media anual	Worldclim
bio2	intervalo de temperatura media diurna (media mensual de (temperatura máxima - temperatura mínima))	Worldclim
bio3	isotermalidad (bio2/bio7)*100	Worldclim
bio4	estacionalidad de temperatura (desvío estándar *100)	Worldclim
bio5	temperatura máxima del mes más cálido	Worldclim
bio6	temperatura mínima del mes más frío	Worldclim
bio7	intervalo de temperatura anual (bio5-bio6)	Worldclim
bio8	temperatura media del trimestre más húmedo	Worldclim
bio9	temperatura media del trimestre más seco	Worldclim
bio10	temperatura media del trimestre más cálido	Worldclim
bio11	temperatura media del trimestre más frío	Worldclim
bio12	precipitación anual	Worldclim
bio13	precipitación del mes más húmedo	Worldclim
bio14	precipitación del mes más seco	Worldclim
bio15	estacionalidad de precipitaciones (coeficiente de variación)	Worldclim
bio16	precipitación del trimestre más húmedo	Worldclim
bio17	precipitación del trimestre más seco	Worldclim
bio18	precipitación del trimestre más cálido	Worldclim
bio19	precipitación del trimestre más frío	Worldclim
h_aspect	exposición de la pendiente	HYDRO1K
h_dem	elevación del terreno (altitud)	HYDRO1K
h_slope	Pendiente	HYDRO1K
h_topoind	índice topográfico compuesto ó índice de humedad	HYDRO1K

ANEXO II. DESCRIPCIÓN *Anolis unilobatus* (KÖHLER & VESELY, 2010).

La especie *Anolis unilobatus* es una lagartija delgada de talla mediana que pertenece al grupo fenético *A. sericeus* (Savage & Guyer, 1989; Lieb, 2001; Nicholson, 2002; Köhler & Vesely, 2010). Este grupo principalmente se reconoce de otros por el patrón de coloración que presenta su abanico gular, el cual va de una tonalidad anaranjada a amarillo con una mancha grande redonda en su parte central de color azul o morada (Figura xx). El grupo se encuentra conformado por tres especies crípticas: *A. sericeus*, *A. unilobatus* y *A. wellbornae* (Köhler & Vesely, 2010), que únicamente difieren en la morfología de sus hemipenes y en el tamaño de su abanico gular (Köhler & Vesely, 2010). Y aunque algunos autores mencionan diferencias en el tamaño de las escamas dorsales y ventrales (Stuart, 1955; Lee, 1980), en general las tres especies presentan escamas ventrales fuertemente quilladas y mucronadas.

Todas las especies del grupo *A. sericeus* tienen las escamas de sus cabezas ligeramente más grandes que las del resto del cuerpo. Las escamas suboculares y las supralabiales están en contacto. Presentan seis filas de escamas loreales y un alargamiento en la escama superciliar anterior. El disco supraocular de este grupo se encuentra compuesto de cinco a siete escamas llamativamente agrandadas. Los semicírculos supraorbitales suelen estar en contacto o separados por una hilera de escamas. La escama interparietal está rodeada de escamas de tamaño moderado y separada de los semicírculos supraoculares por cuatro escamas o menos. El oído es un cuarto de tamaño de la escama interparietal (Figura xx; Köhler & Vesely, 2010).

Köhler & Veseley (2010) mencionan que los hemipenes evertidos de los machos en *A. unilobatus* son unilobulados, mientras que los de *A. sericeus* y *A. wellbornae* son bilobulados (Figura xx). Además el abanico gular de *A. unilobatus* es del doble de tamaño en comparación con el de *A. sericeus*, y las en las hembras suele estar ausente. De acuerdo al criterio de Williams et al. (1995) este abanico gular de talla media pues, en cuanto a su longitud, ligeramente rebasa la zona axilar.

A. unilobatus se encuentra presente en la ecoregión SBPS, pues se distribuye desde el Istmo de Tehuantepec hasta Costa Rica (Köhler & Vesely, 2010).

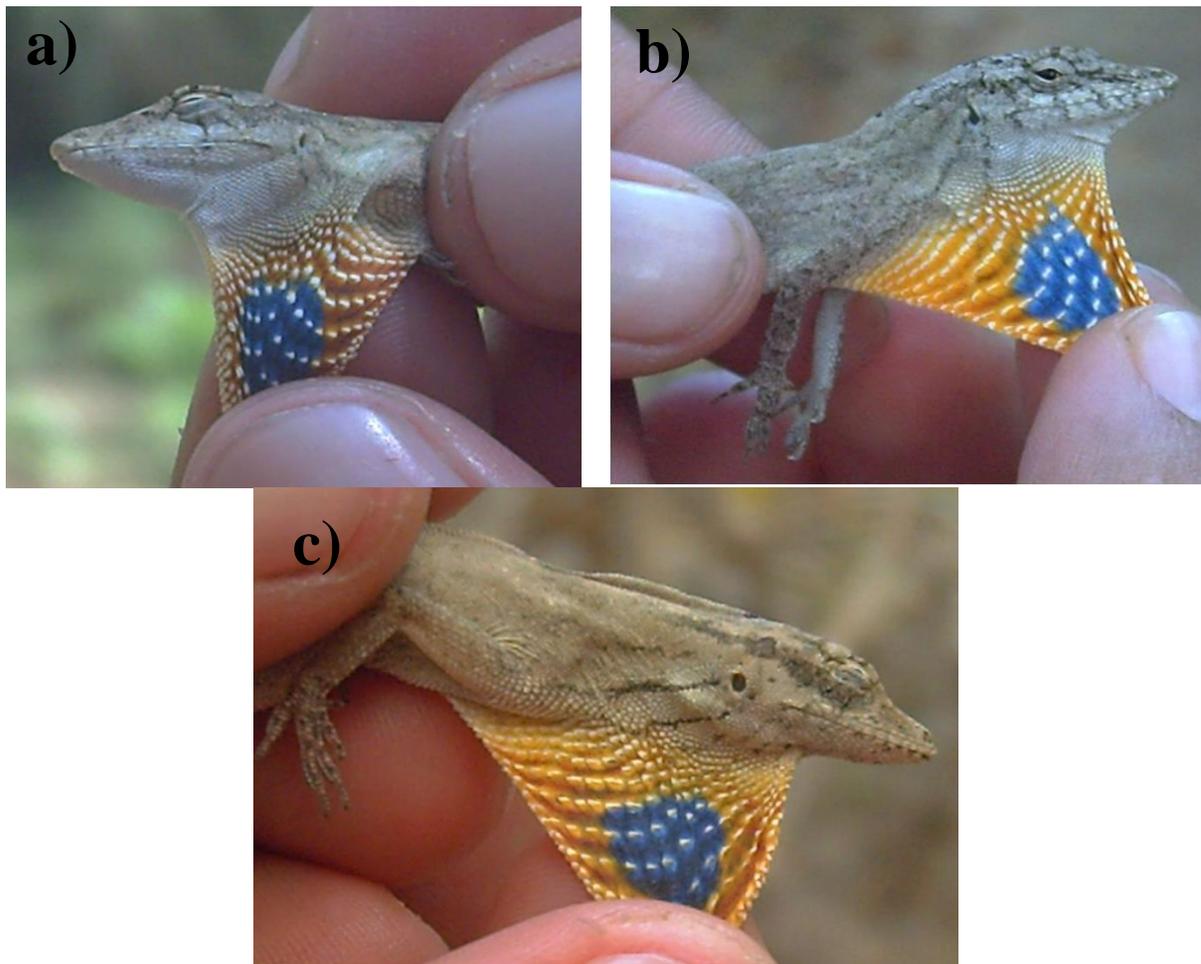


Figura 26. Abanico gular extendido de *Anolis unilobatus*, a) Individuo de Pochutla, Oaxaca; b) Población de Zanatepec, Oaxaca; y c) Población de Tehuantepec, Oaxaca.

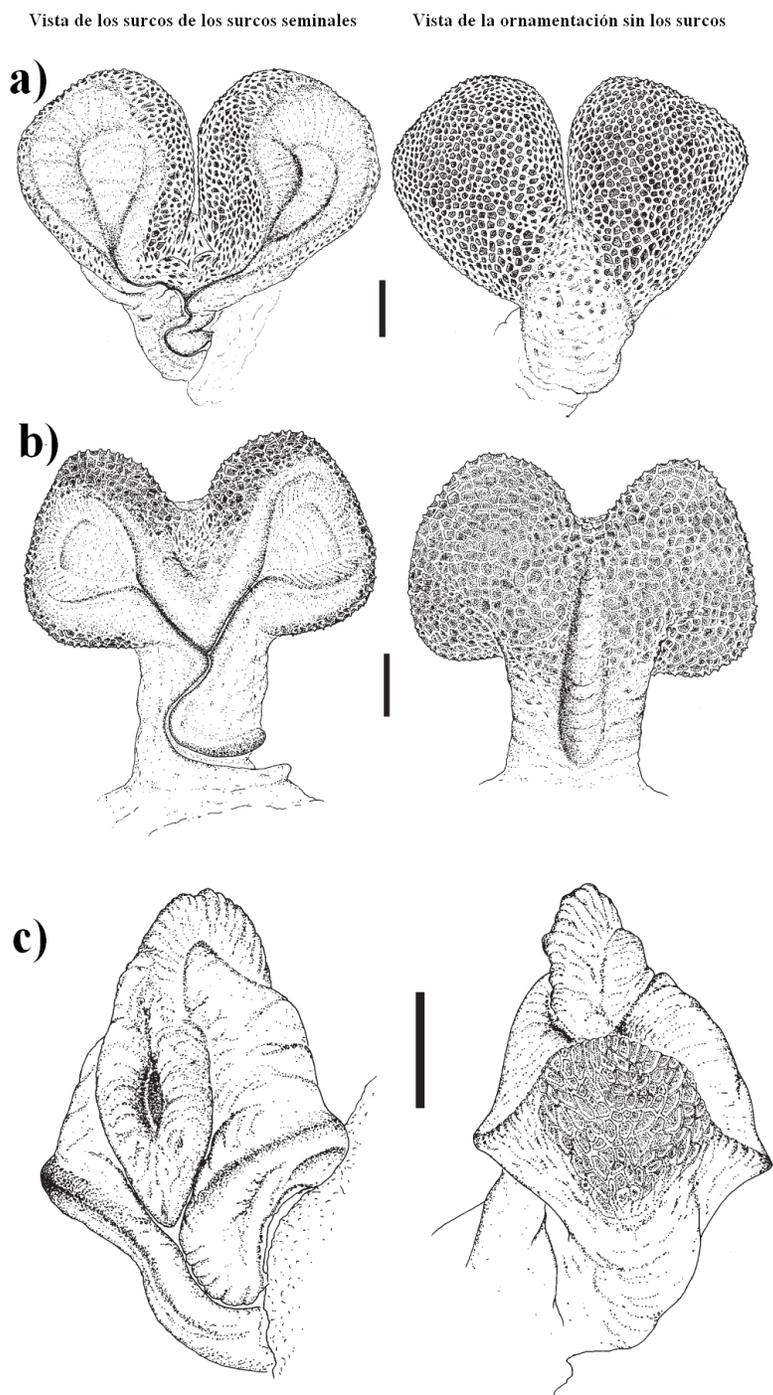


Figura 27. Esquema de los hemipenes del grupo *A. sericeu*. Se muestra una vista de los surcos seminales y otra de la ornamentación sin los surcos. Las barras negras equivalen a una longitud de un milímetro. a) *A. sericeus*; b) *A. wellbornae*; y c) *A. unilobatus* (Modificado de Köhler & Vesely, 2010).

ANEXO III. GRÁFICOS DEL ANÁLISIS DE EQUIVALENCIA Y SIMILITUD ECOLÓGICA.

En esta sección se presentan los resultados gráficos a los análisis de equivalencia y similitud ecológica de los modelos de nicho ecológica (MNE) de las especies del grupo *Anolis subocularis* y además con *A. unilobatus*.

Análisis de equivalencia de nicho. Esta prueba se utiliza para cuestionar si los MNE de dos o más especies son más diferentes que lo esperado en una distribución nula (Warren *et al.*, 2008). Justo como se menciona en la sección de resultados (pag. 76), podemos observar en las Figuras 28, 29, 30 y 31 que todos los valores observados de solapamiento de nicho (*I* y *D*) no se encuentran dentro de la distribución nula, puesto a que son menores, por lo tanto se concluye que las especies no son equivalentes ecológicamente hablando.

Identity test *A. subocularis* – *A. sp.*

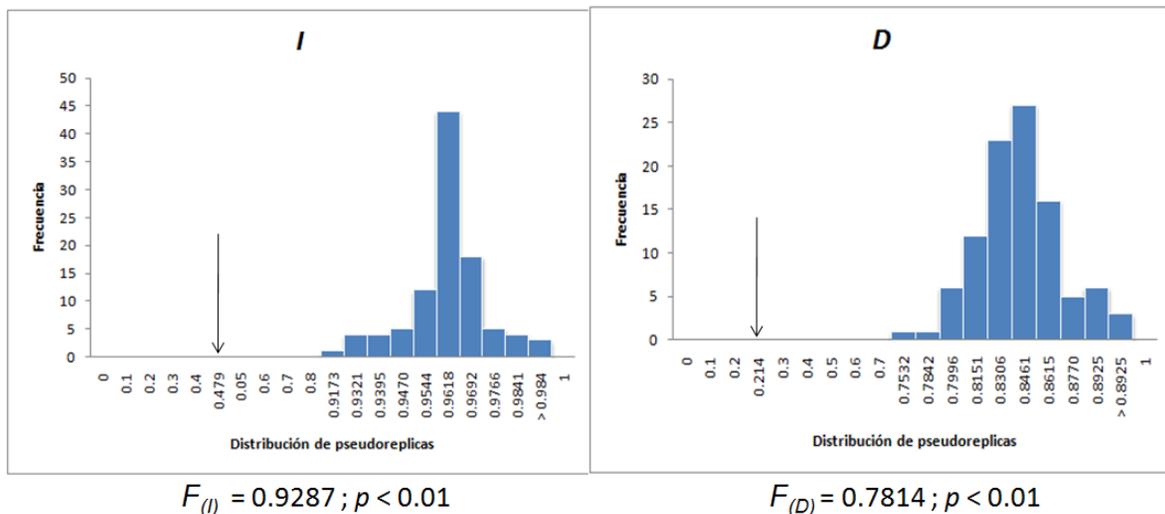
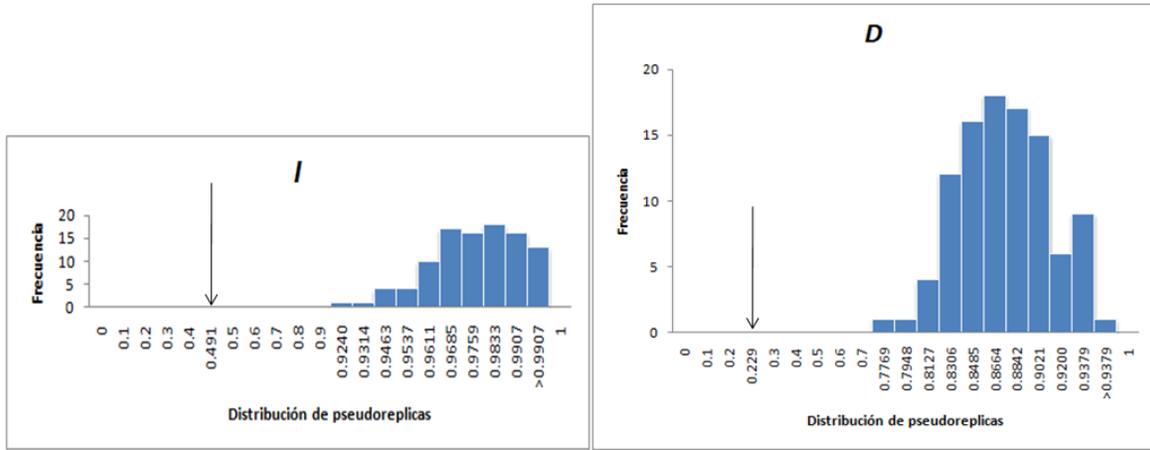


Figura 28. Análisis de Identidad entre *A. subocularis* y *A. sp.* Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Identity test

A. subocularis – *A. isthmicus*



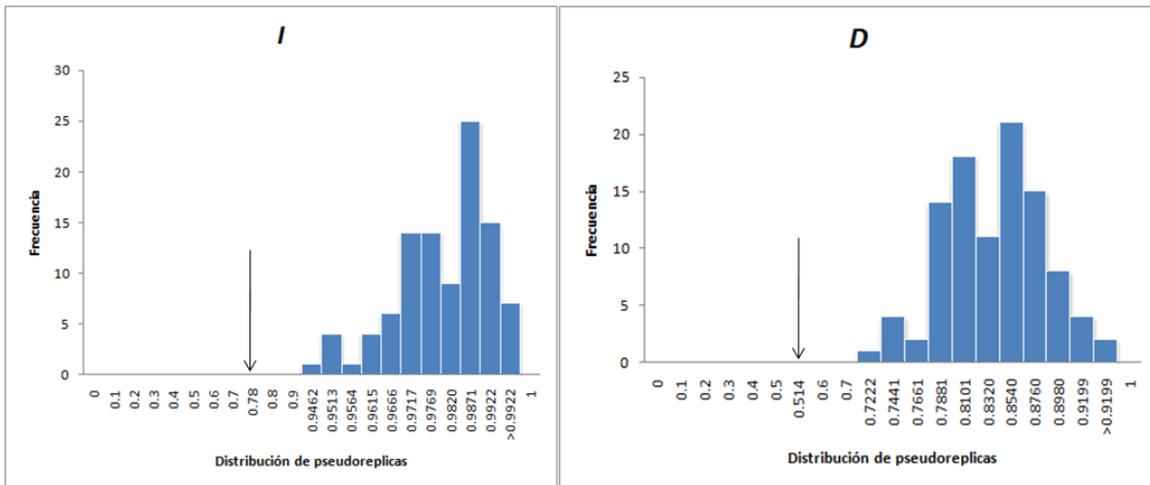
$$F_{(I)} = 0.9242; p < 0.01$$

$$F_{(D)} = 0.778; p < 0.01$$

Figura 29. Análisis de Identidad entre *A. subocularis* y *A. isthmicus*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Identity test

A. sp. – *A. isthmicus*



$$F_{(I)} = 0.9464; p < 0.01$$

$$F_{(D)} = 0.7228; p < 0.01$$

Figura 30. Análisis de Identidad entre *A. sp.* y *A. isthmicus*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Identity test

Grupo *A. subocularis* – *A. unilobulatus*

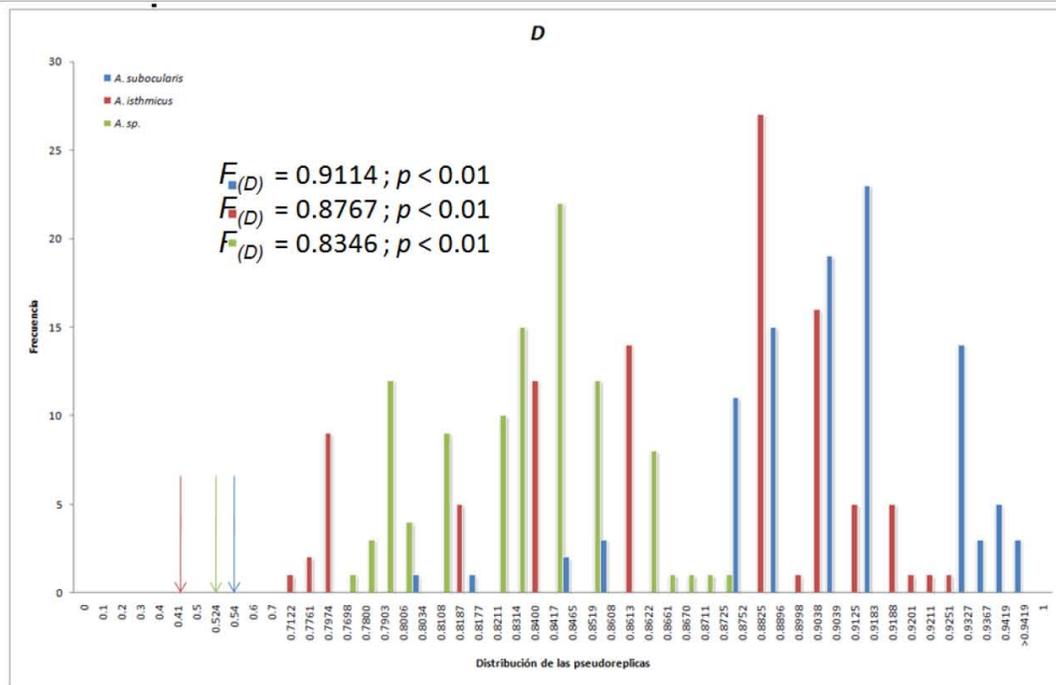
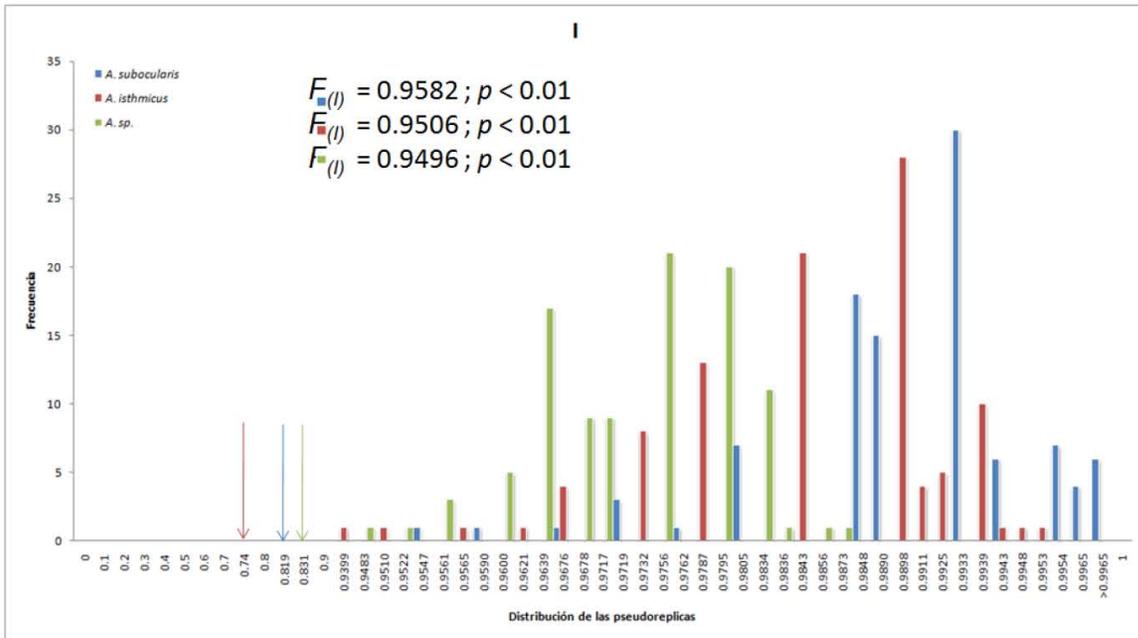


Figura 31. Análisis de Identidad entre las especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Análisis de similitud de nicho. Esta prueba se utiliza para cuestionar si dos especies son más o menos similares ecológicamente hablando que lo esperado bajo una distribución nula basada en las diferencias ambientales que contiene una de las dos áreas de distribución del MNE en donde no se ha predicho la otra especie (*background*; Warren *et al.*, 2008) En esta ocasión, como se puede ver en la Figura 34, los valores observados de los solapamientos de nicho, entre *A. isthmicus* y *A. sp.*, caen dentro de las distribuciones nulas generadas para ambos *backgrounds*. Por lo que se concluye que existe un conservadurismo de nicho ecológico, mientras que *A. subocularis* presenta una divergencia de nicho, pues los valores de solapamiento de nicho que tuvo su MNE con los de *A. isthmicus* y *A. sp.*, son menores que lo esperado bajo distribución nula de sus *backgrounds* (Figuras 32 y 33).

Por otro lado, entre los valores observados de solapamiento de MNE entre las especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobatus* podemos observar, en la Figura 35, que únicamente existe conservadurismo unidireccional entre *A. sp.* y *A. unilobatus* a favor del *background* de *A. unilobatus* (ver Tabla 4). Con lo que podemos concluir que el nicho ecológico de *A. sp.* es un subconjunto del nicho ecológico de *A. unilobatus*.

Background test

A. subocularis – *A. sp.*

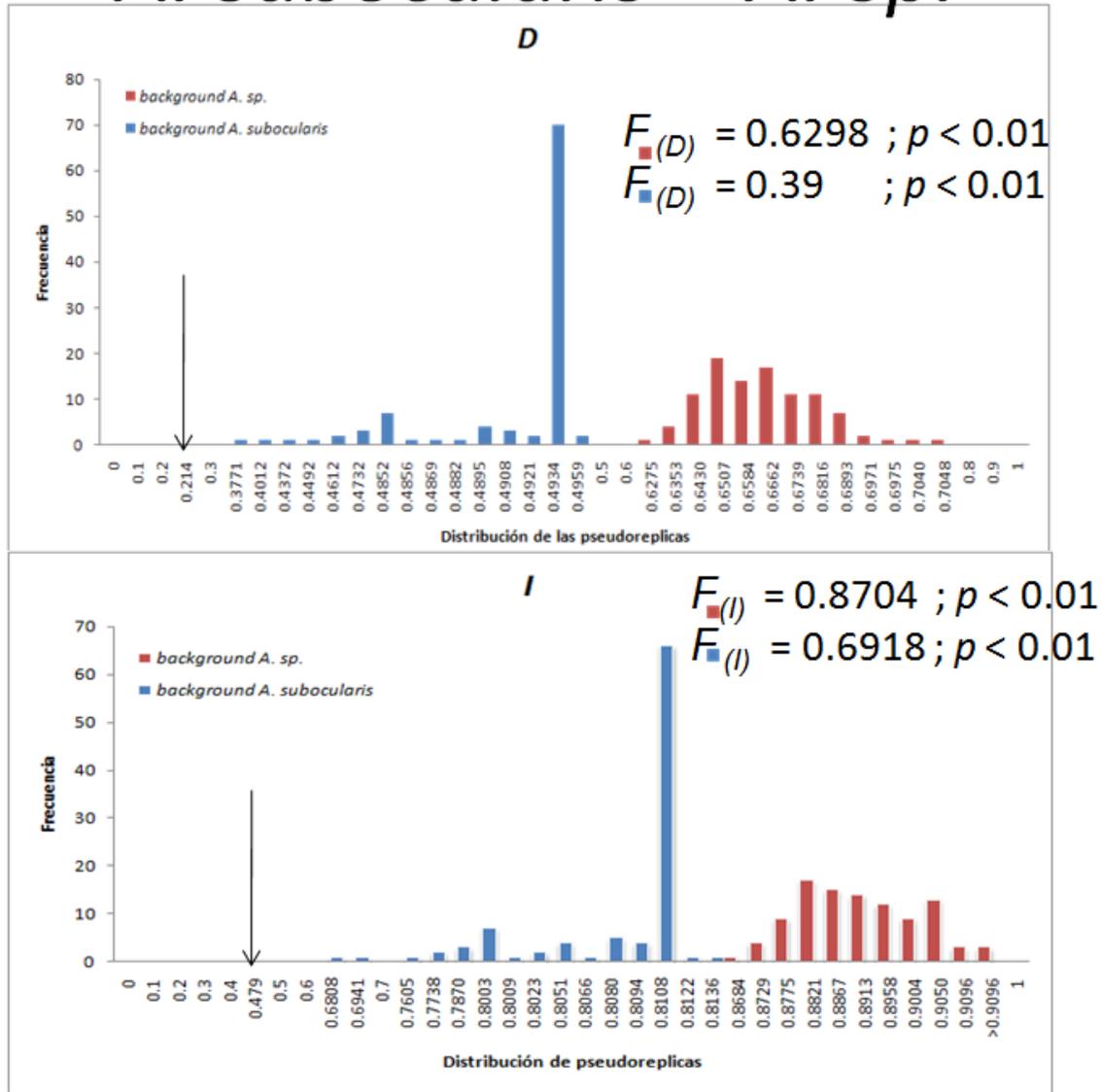


Figura 32. Análisis de Similitud entre *A. subocularis* y *A. sp.* El color de cada distribución corresponde a su *background*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Background test

A. subocularis – *A. isthmicus*

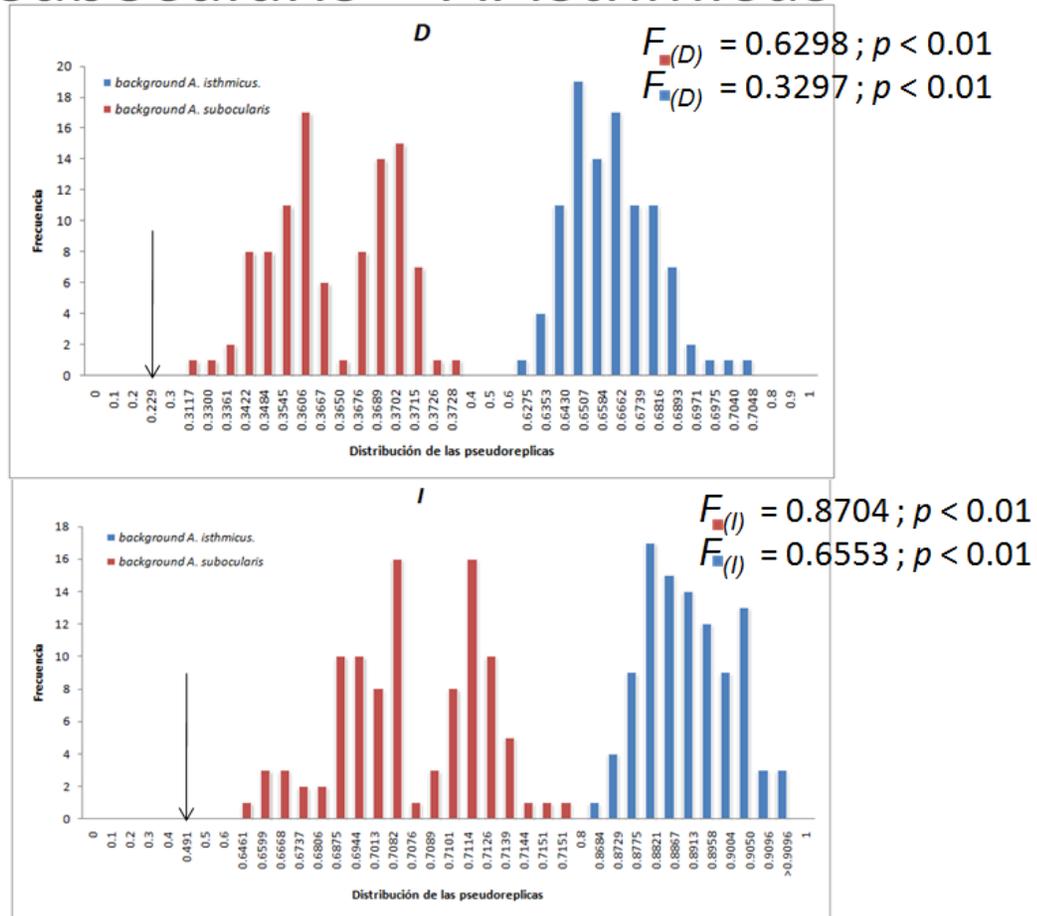


Figura 33. Análisis de Similitud entre *A. subocularis* y *A. isthmicus*. El color de cada distribución corresponde a su *background*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Background test

A. sp. – *A. isthmicus*

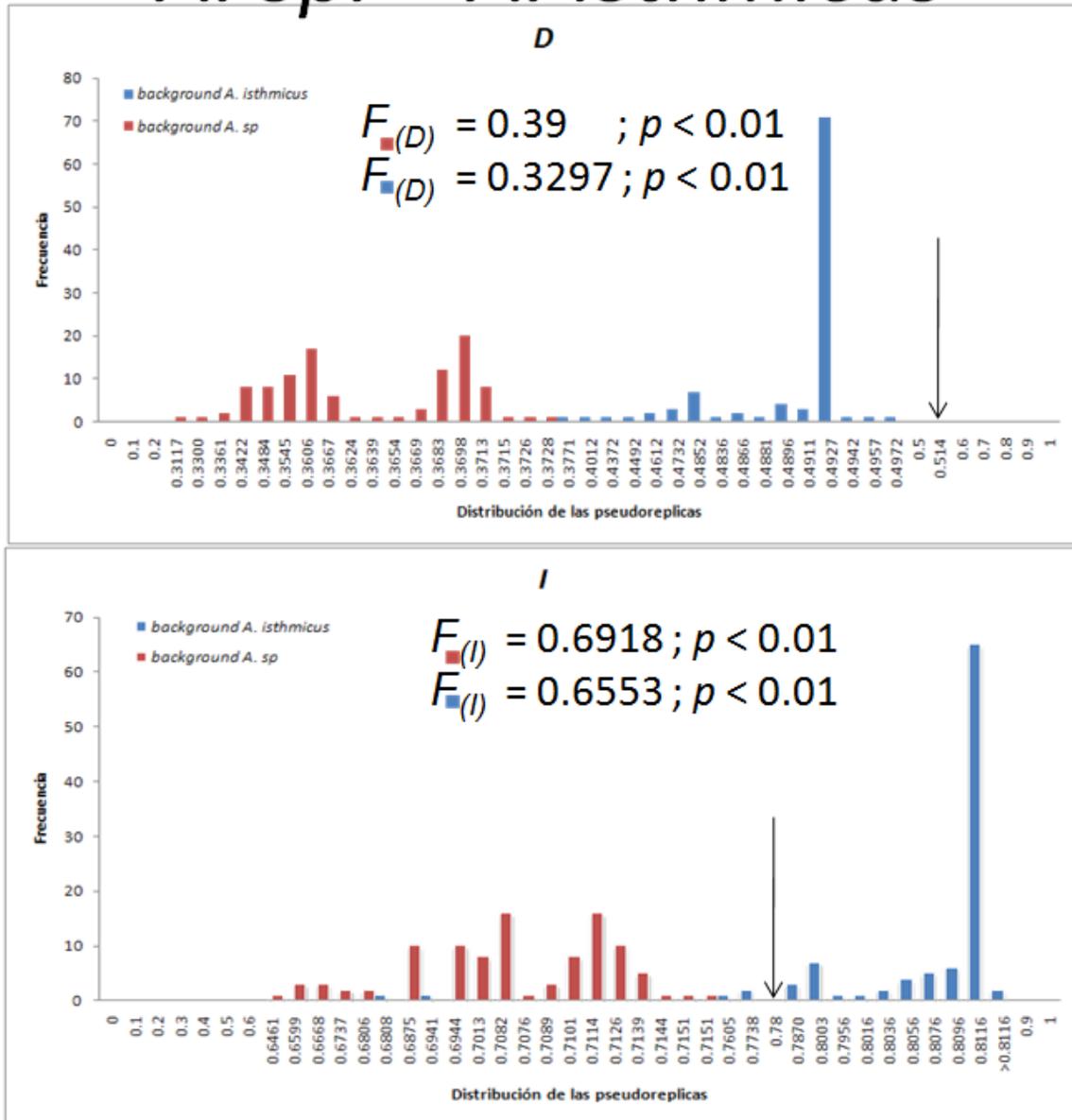


Figura 34. Análisis de Similitud entre *A. sp.* y *A.isthmicus*. El color de cada distribución corresponde a su *background*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.

Background test

Grupo *A. subocularis* – *A. unilobulatus*

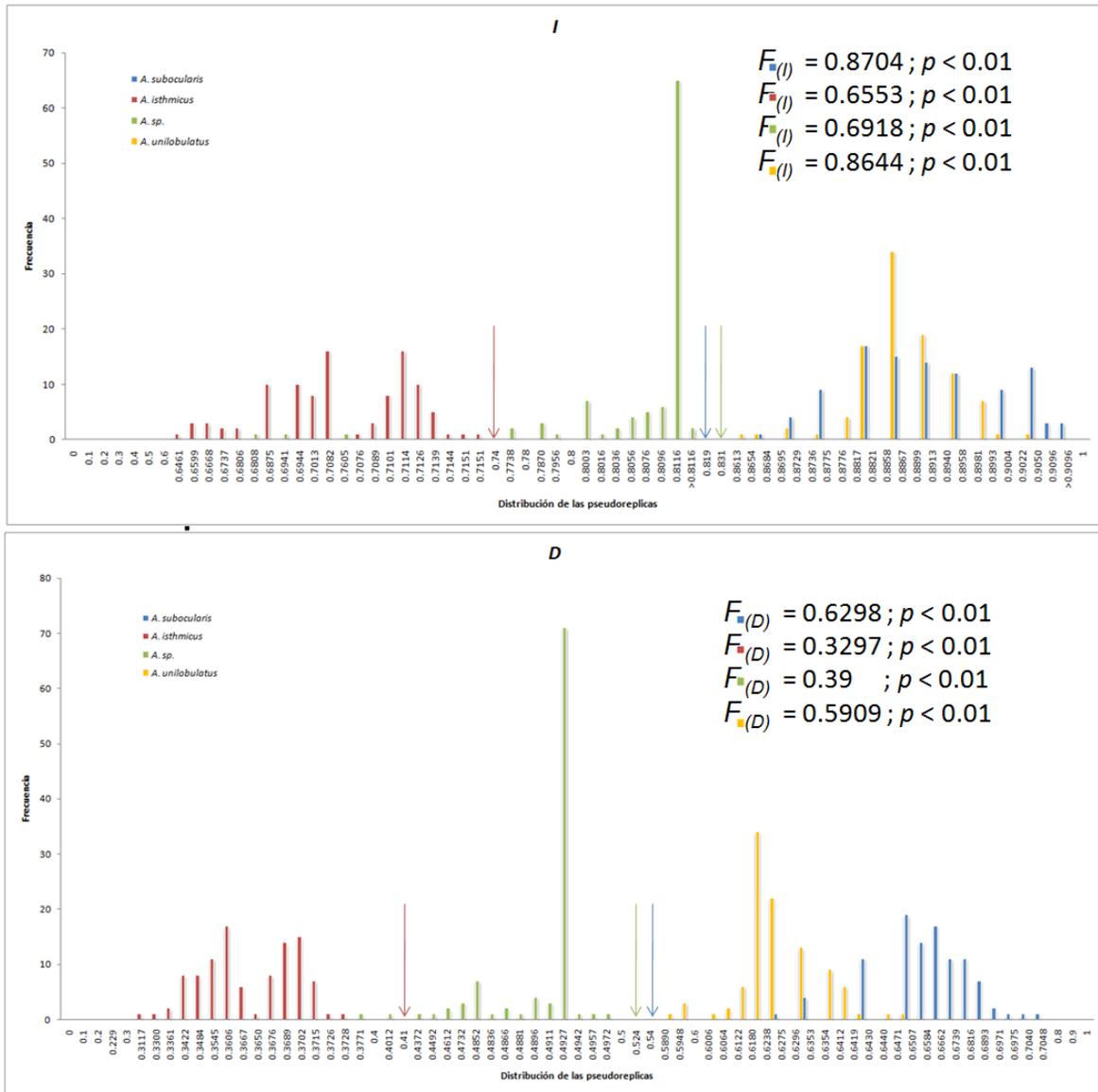


Figura 35. Análisis de Similitud entre las especies del grupo *A. subocularis* y *A. unilobulatus*. El color de cada distribución corresponde a su *background*. Las flechas indican los valores observados en el solapamiento de los modelos de nicho ecológico para los índices *I* y *D*.