



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

Depredación, competencia y supervivencia de *Anolis nebulosus* (Squamata: polychrotidae) en una población insular y una continental en un ambiente estacional.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

HÉCTOR HUGO SILICEO CANTERO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA. UNAM

DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS. UNAM

MÉXICO, D.F. ENERO, 2015.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 16 de junio de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **SILICEO CANTERO HÉCTOR HUGO** con número de cuenta **96288919** con la tesis titulada: **“DEPREDACIÓN, COMPETENCIA Y SUPERVIVENCIA DE *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) EN UNA POBLACIÓN INSULAR Y UNA CONTINENTAL EN UN AMBIENTE ESTACIONAL”**, realizada bajo la dirección del **DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO**:

Presidente:	DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA
Vocal:	DR. GUSTAVO CASAS ANDREU
Secretario:	DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente:	DR. MANUEL FERIA ORTÍZ
Suplente	DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F. a 19 de noviembre de 2014.

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, UNAM.

A CONACyT por el apoyo económico recibido.

Al Dr. Andrés García Aguayo por el apoyo brindado durante toda mi formación en el posgrado.

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por su apoyo y comentarios.

Al Dr. J. Jaime Zúñiga Vega por el tiempo dedicado y su valiosa aportación al presente trabajo.

Agradecimientos a título personal

A Andrés García Aguayo, quien me dio su confianza a lo largo de estos años y me guió hacia el feliz término de mis estudios de doctorado.

A Jaime Zúñiga, quien dedico su valioso tiempo e influyo fuertemente en el trabajo de investigación, incrementando así la importancia de este trabajo.

A Katherine Renton, por su enorme apoyo en la publicación de este trabajo.

A mi familia, mi padre Héctor Javier, mi madre Ángela y mi hermana Irlanda Judith, por su apoyo incondicional.

A Citlalli Espinal Cortés por todo su apoyo y amor, pilar en mi vida.

A la familia Siliceo, a la familia Cantero, a la familia Espinal Cortés.

A todos mis amigos sin excepción.

A todas y cada una de las personas que han pasado dejando huella en mí.

Dedicatoria

...Para Citlalli Espinal Cortés

Índice	1
Índice de figuras y cuadros	3
Resumen	5
Abstract	7
Introducción general	9
Estructura de la tesis	16
Área y especie de estudio	17
Bibliografía	18
Capítulo 1. Competencia, depredación y supervivencia de <i>Anolis nebulosus</i>	
Introducción	22
Métodos	24
Análisis de datos	27
Resultados	29
Discusión	36
Bibliografía	39

Capítulo 3. La morfología como resultado de las interacciones ecológicas

Introducción -----	46
Métodos -----	48
Resultados -----	51
Discusión -----	55
Bibliografía -----	58
Consideraciones finales -----	62
Apéndice Artículo: Differences in growth rate, body condition, habitat use and food availability between island and mainland lizard populations of <i>Anolis nebulosus</i> in Jalisco, Mexico-----	65

Índice de Figuras y Cuadros

Capítulo 1

Figura 1. Análisis de correspondencias entre los grupos (machos y hembras, insulares y continentales) y los diferentes comportamientos (sin interacción, despliegue–sin respuesta, despliegue–despliegue, despliegue+ataque–despliegue, ataque–sin respuesta y ataque–ataque) -----	31
Figura 2. Densidad de lagartijas <i>Anolis</i> por hectárea en la isla (gris) y en el continente (negro) de octubre del 2010 a agosto del 2012 -----	34
Figura 3. Densidad de especies de lagartijas que son posibles competidoras de <i>A. nebulosus</i> en el continente (abajo) y en la isla (arriba) -----	35
Cuadro 1. Selección de modelo para contrastar diferentes hipótesis sobre la supervivencia entre <i>Anolis</i> insulares y continentales -----	29
Cuadro 2. Tasa de depredación, tasas de interacción inter e intraespecífica y tasas de agresión inter e intraespecífica, en la Isla San Agustín y la Estación de Biología de Chamela -----	30
Cuadro 3.- Porcentaje de tipo de comportamiento de hembras y machos en la interacción de <i>Anolis</i> insulares y continentales -----	32
Cuadro 4. Porcentaje de daño caudal en ambas poblaciones -----	33

Capítulo 3

Figura 1. Gráfico de dispersión de los ocho diferentes morfos en las funciones discriminantes 1 y 2. Donde (M) se refiere a los machos, (H) a las hembras, (C) al continente, (I) a la isla, (Gde) al morfo grande y (Pqñ) al morfo pequeño -----52

Figura 2. Gráfica de dispersión de las coordenadas de los factores 1 y 2 de los seis ecomorfos caribeños y las lagartijas *A. nebulosus* de ambas poblaciones -----54

Figura 3. Gráficas de dispersión entre la función 1 del PCA de las variables del uso del hábitat y la función 1 (a) y 2 (b) del PCA de la morfología -----55

Cuadro 1. Correlación entre variables morfológicas y variables del uso del hábitat -----53

Resumen

Las islas y los continentes representan ambientes que difieren ampliamente en la riqueza de especies que ahí habita y por *ende* en la intensidad de las interacciones que ahí se da. En el presente estudio, reportamos los resultados de dos años de trabajo y experimentos realizados en dos poblaciones de lagartijas *Anolis nebulosus*, una insular y una continental, en la región de Chamela, Jalisco, México. Los tópicos del trabajo son la depredación, la competencia interespecífica y la competencia intraespecífica, y sus efectos sobre la ecología y la biología de ambas poblaciones.

El trabajo de campo fue llevado a cabo de octubre de 2010 a septiembre de 2012. En cada sitio trazamos tres cuadrantes, donde medimos la densidad de lagartijas de la especie *A. nebulosus*, la densidad de otras especies de lagartijas con quienes comparte su hábitat y al mismo tiempo compete, la supervivencia de la especie en cuestión, la frecuencia de autotomía caudal, el uso que hacen del hábitat, su condición corporal, su tasa de crecimiento y su morfología. El experimento de campo consistió en el uso de video-cámaras para obtener datos de tasa de depredación, de interacción inter e intraespecífica, y de agresión inter e intraespecífica. En los experimentos de laboratorio medimos la agresividad inter e intrapoblacional en las lagartijas *A. nebulosus* de la isla y del continente.

Nuestros resultados sugieren que los procesos que afectan la ecología y biología en ambas poblaciones difieren en intensidad. En la isla la competencia intraespecífica predomina

ampliamente sobre la depredación y la competencia interespecífica, mientras que en el continente sucede todo lo contrario.

Los procesos ecológicos a los que está sujeta la población insular contrastan con los de la población continental. De esta manera, las lagartijas *A. nebulosus* insulares se encuentran bajo menor presión por depredación, menor presión por competencia interespecífica y mayor presión por competencia intraespecífica, además de mayor densidad poblacional. Asimismo, los individuos insulares presentan mejor condición corporal y mayor tasa de crecimiento, sin embargo, la supervivencia en ambos sitios no difirió estadísticamente. Finalmente, el uso que hacen del hábitat y la morfología en ambas poblaciones difiere.

Abstract

Species richness and ecological interactions differ widely between islands and the mainland. In this study, we reported results from two years of field work and some experiments with two *Anolis nebulosus* populations at the Chamela region in Jalisco, Mexico, one insular and one at the mainland. The topics of the work are predation interspecific competition and intraspecific competition, and its effects on the ecology and biology of both populations.

The field work was made from October 2010 to September 2012. At each site we draw three quadrants, where we measured density of *A. nebulosus* and another lizard species that share the habitat and compete at the same time with *A. nebulosus* lizard, we measured survivorship, frequency of tail damage, habitat use, body condition, growth rate and morphology of this species. The field experiment consisted in the use of video cameras to obtain data on the rate of predation, inter and intraspecific interaction rate, and inter and intraspecific aggression rate. In the laboratory experiments measured aggressiveness inter and intra-population in both sites.

Our results suggest that the processes that affect the ecology and biology in both populations differ in intensity. On the island intraspecific competition widely prevails over predation and interspecific competition, while on the mainland opposite happens.

The ecological process between populations differs. In this way, insular *A. nebulosus* are under less pressure by predation, lower pressure by interspecific competition and increased pressure by intraspecific competition, in addition to greater population density.

Also, the island individuals have better body condition and greater growth rate, however survival in both sites not differ statistically. Finally, the use of the habitat and morphology in both populations differ.

Introducción general

Los atributos de las poblaciones se encuentran potencialmente afectados por diversos factores entre los que se encuentran la heterogeneidad espacial, el tiempo, la estabilidad climática, la productividad, y las interacciones como la competencia y la depredación (Menge & Sutherland, 1976; Goodwin *et al.*, 2005). Estas dos interacciones han sido ampliamente estudiadas a pesar de las dificultades que implica su medición (Slobodkin, 1974; Schoener, 1979; Hawlena & Pérez-Mellado, 2009). Así, se ha generado gran cantidad de información sobre los efectos que tienen estas interacciones en los individuos, las poblaciones y las comunidades. Sin embargo, a pesar del conocimiento generado, la importancia de la competencia y la depredación en los patrones evolutivos y ecológicos de las comunidades sigue en debate (Barnes, 2003; Losos & Pringle, 2011) y aún más, si se toman en cuenta la comparación entre ambientes continentales y ambientes insulares.

Cuestiones básicas sobre competencia y depredación.

Partiendo de un sistema de dos especies (A y B), la competencia puede explicarse como la interacción entre la especie A y la especie B, en la cual, ambas especies se perjudican mutuamente, mientras que la depredación puede explicarse como la interacción entre la especie A (depredador) y la especie B (presa), en la cual, la primera especie es beneficiada y la segunda es perjudicada (De la Lata, 2003).

Debido a la gran importancia de la competencia y de la depredación en la estructuración de poblaciones y comunidades, su estudio y comprensión se ha vuelto una práctica común

en el mundo de la ciencia. A principios del siglo XX ambas interacciones ecológicas fueron explicadas mediante modelos matemáticos por Alfred Lotka y Vito Volterra (Smith & Smith, 1990).

El modelo de Lotka-Volterra para competencia, explica el efecto depresor de una especie sobre otra y se expresa como la proporción de individuos de una especie que sustituye a individuos de una segunda especie, representándose de la siguiente manera:

$$dn_1/N_1 dt = r_1 ((K_1 - N_1 - \alpha N_2)/K_1)$$

$$dn_2/N_2 dt = r_2 ((K_2 - N_2 - \beta N_1)/K_2)$$

Donde N_1 representa la densidad de la especie 1, K_1 es la capacidad de carga ambiental de la especie 1, r_1 es la tasa intrínseca de crecimiento de la especie 1, y α es el coeficiente de competencia de la especie 1 (esta se refiere a una constante de proporción que define la cantidad de K_1 usada por cada individuo de la especie 2). Para la segunda fórmula el 2 se refiere a la especie 2 y β es el coeficiente de competencia de la especie 2.

El modelo de Lotka-Volterra para depredación explica el efecto de la tasa de encuentro de los depredadores sobre el cambio en el número de presas, tomando en cuenta la tasa de crecimiento de las presas, y se expresa de la siguiente manera:

$$dM/dt = rM - aMC$$

$$dC/dt = bMC - mC$$

Donde, M es la abundancia de la presa, r es la tasa de crecimiento de la presa, a es el coeficiente de depredación, C es la abundancia del depredador, m es la tasa de mortalidad del depredador, y b es la tasa de producción de depredadores por presa consumida.

Ambos modelos trabajan bajo supuestos limitantes, constituyendo una simplificación manifiesta de la realidad. Algunos de los supuestos son: 1) modelo de competencia: asume que todos los valores de interacción de la matriz son positivos o 0, además asume que la población de una especie puede incrementarse en ausencia de la otra hasta llegar a su capacidad de carga; 2) modelo presa-depredador: la especie depredadora se alimenta únicamente de la especie presa, la especie presa se alimenta de un recurso abundante dentro del hábitat, los parámetros de edad y sexo no cuentan (poblaciones homogéneas), las características son las mismas en todo del hábitat, ambas especies presentan la misma probabilidad de interacción, la población de presas se incrementa sin límite en ausencia del depredador, la población del depredador no puede subsistir sin la presencia de la presa.

Por su parte, se dice que la competencia intraespecífica es una interacción denso dependiente, es decir, que los recursos se hacen limitantes conforme la población se incrementa y la tasa de crecimiento *per capita* declina, y se puede representar mediante una ecuación logística (Calsbeek & Smith, 2007).

Importancia de la competencia y la depredación.

El potencial que la competencia posee para cambiar los patrones de distribución, abundancia y las características de las especies competidoras, ha despertado el interés en

esta interacción (Goldberg & Bartton, 1992). Sin embargo, la intensidad de la competencia está ampliamente influenciada por el traslape del nicho de las diferentes especies (Lister, 1976) y por la cantidad del recurso disponible (Petren & Case, 1998).

Ya que la competencia afecta negativamente a las especies que participan de ella, el éxito de supervivencia de una especie puede depender de evitar competir con otras especies. Por ello, en lo que serían estrategias para la disminución del traslape de nicho, las especies pueden disminuir las probabilidades de encuentro con otras especies competidoras, modificando su horario de actividad o el uso del hábitat, sin embargo, esto puede conducir a encontrarse en condiciones sub-óptimas, afectando negativamente su forrajeo, fecundidad, crecimiento, almacenamiento de energía, densidad y estructura de edades (Jones & Bermuta, 1998). Asimismo, la modificación de los hábitos, como el cambio en la dieta, puede conllevar la disminución de la competencia pero al mismo tiempo puede conducir a adaptaciones morfológicas, especializándose en el uso de diferentes recursos y de esta manera maximizar las probabilidades de éxito (Colli *et al.*, 1997). Esto se desprende del principio de exclusión por competencia (Gause, 1932), el cual menciona que bajo factores ecológicos constantes, dos especies no pueden coexistir si se encuentran compitiendo por los mismos recursos, ya que un competidor siempre dominará al otro, llevándolo a la extinción, a modificarse evolutivamente, o desplazándolo de su nicho, resultando en una estructuración de las poblaciones y las comunidades. Hablando exclusivamente de la competencia intraespecífica, esta puede incrementar la variación ecológica y genética (Goldberg & Landa, 1991).

En cuanto a la depredación, esta juega un papel crucial en la regulación de la densidad de los competidores dominantes, manteniendo su población por debajo de la capacidad de carga, y participa en la especiación, ya que divide la distribución de las poblaciones, las cuales deben especializarse en las diferentes condiciones (Menge & Sutherland, 1976). También, modifica el comportamiento de las especies, limitando su actividad y acceso a los recursos disponibles, entre ellos el alimento (Lister & García, 1992; Nonacs & Calabi, 1992), influyendo negativamente en las condiciones corporales de los individuos (Rands & Cuthill, 2001). Finalmente, así como la competencia, la depredación afecta la actividad y los hábitos de sus presas, lo cual las conduce a realizar un uso sub-óptimo de los recursos, o a modificaciones morfológicas para maximizar la explotación de los recursos (Schoener *et al.*, 2002).

Competencia y depredación en ambientes insulares.

La intensidad en la competencia y depredación para una especie no sólo varía a lo largo del tiempo, sino que también puede variar dependiendo del sitio, debido a las características particulares del mismo (Meiri *et al.*, 2004). Un ejemplo de ello son los ambientes insulares, donde las condiciones de aislamiento, distancia a las poblaciones originales y características estructurales suelen afectar la diversidad en dichos sitios y con ello la intensidad de la competencia y la depredación (Petren & Case, 1998; Meiri *et al.*, 2004). Estos ambientes suelen representar, para una especie animal, la disminución en la diversidad de recursos como resultado de las características anteriormente expuestas. Dicha disminución en la disponibilidad de recursos puede conducir a una especie animal a modificar su alimentación (Vitt, 2004), modificar el uso que hacen del hábitat y a disminuir

su talla corporal (Meiri *et al.*, 2004). Asimismo, las características de los ambientes insulares conducen a una disminución en la diversidad de competidores y depredadores, lo que puede acarrear un incremento de la densidad poblacional, modificación en el uso del hábitat y al aumento de la talla corporal de los individuos de la población (Meiri *et al.*, 2004).

Competencia y depredación en lagartijas.

En lagartijas, diversos estudios han abordado y ampliado el conocimiento que se tiene sobre el efecto de interacciones como la competencia y la depredación en este grupo de animales (Gerber & Echternacht, 200; Schoener *et al.*, 2002; Lailvaux *et al.*, 2004; Calsbeek & Smith, 2007).

La depredación y la competencia influyen ampliamente en el comportamiento de las lagartijas, ya que las conduce a modificar sus hábitos de alimentación, comportamiento social, uso del hábitat y actividad (Lister & Garcia, 1992; Macrini *et al.*, 2003). También, los atributos de los individuos se ven afectados y en consecuencia toda su dinámica poblacional. Primeramente, tanto la competencia como la depredación pueden causar daño físico o la muerte de los individuos (Pafilis *et al.*, 2009). La disminución de la competencia interespecífica puede conducir al aumento de la densidad poblacional (Calsbeek & Cox, 2010) y con ello al aumento de la competencia intraespecífica (Petren & Case, 1998), además, obliga a los individuos de las diferentes especies a optimizar el uso que hacen del hábitat (Kolbe *et al.*, 2008; Losos, 1994). La limitación o exclusión del acceso a los recursos derivada de ambas interacciones, afecta negativamente su condición

corporal, tasa de crecimiento (Harmoen *et al.*, 2007; Schoener *et al.*, 2002), talla, y el tamaño y número de puestas (Schoener *et al.*, 2002).

La presión por depredación y por competencia puede tener efectos a lo largo del tiempo en los individuos, los cuales pueden sufrir modificaciones morfológicas (Pinto *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2009), debido a que los individuos adaptan su morfología para poder hacer un uso óptimo de los recursos (Losos *et al.*, 1994), un ejemplo claro son los ecomorfos caribeños (diferentes especies con forma y uso del hábitat similar), quienes se reparten en el hábitat y se especializan en él. La forma de los individuos puede hacerlos más aptos competitivamente (Verwaijen *et al.*, 2002), debido a que una cabeza de mayor tamaño les provee de mayor fuerza de mordida, además, puede promover la modificación de la dieta (Lailvaux *et al.*, 2004; Verwaijen *et al.*, 2002), o bien, el incremento en el tamaño de las extremidades puede incrementar sus habilidades de locomoción (Irschick & Losos, 1998).

Es importante mencionar que la intensidad de estas interacciones fluctúa a lo largo del tiempo (Losos & Pringle, 2011), y al mismo tiempo, dicha intensidad depende de varios factores, como las densidades poblacionales y los hábitos de las especies (Smith, 1981; Waide & Reagan, 1983; Lister & García, 1992).

La intensidad de ambas interacciones también fluctúa dependiendo del sitio, por ejemplo, se ha registrado que en ambientes insulares, la intensidad de las interacciones interespecíficas disminuyen, debido a que un área reducida soporta menor número de especies (Thomas *et al.*, 2009), y la intensidad de las interacciones intraespecíficas puede llegar a aumentar (Schoener *et al.*, 2002). Para los ambientes insulares los elementos que

son cruciales para la intensidad con que ocurren estas interacciones, son la distancia al continente, el tamaño del área y la estructura vegetal, las cuales influyen directamente en la riqueza de especies y los recursos del hábitat (Wright *et al.*, 1984). Sin embargo, son pocos los estudios que han comparado estas interacciones entre islas y continentes, y sus efectos sobre sus poblaciones (Wright *et al.*, 1984; Irschick *et al.*, 1997; Pinto *et al.*, 2008; Schaad & Poe, 2010).

Ya que son pocos los estudios que comparan la ecología de poblaciones insulares y continentales de la misma especie, en nuestro trabajo aprovechamos la oportunidad que nos brinda la existencia de dos poblaciones de lagartijas *A. nebulosus*, una insular y una continental, las cuales se encuentran separadas por 0.45km de superficie oceánica. Dicho estudio tiene por objeto contestar dos grandes preguntas: ¿Cuál es el papel de interacciones como la depredación y la competencia sobre ambas poblaciones de lagartijas *A. nebulosus*? y ¿De qué manera afectan la depredación y la competencia a ambas poblaciones de lagartijas?

El presente trabajo se dividió en tres capítulos:

El primer capítulo aborda el estado de las interacciones ecológicas como la depredación, la competencia interespecífica y la competencia intraespecífica en la isla y en el continente, y sus posibles efectos en la densidad poblacional, agresividad, daño caudal y supervivencia.

El segundo capítulo aborda el efecto de dichas interacciones en atributos de los individuos a mediano plazo como son: la condición corporal y la tasa de crecimiento, y se registra el

estado de los recursos alimenticios disponibles para ambas poblaciones de lagartijas *Anolis*. Este segundo capítulo fue el que se registró como artículo de requisito, por lo que se anexa de forma íntegra.

El tercer capítulo aborda el efecto de dichas interacciones en los atributos de los individuos de ambas poblaciones a largo plazo, hablando específicamente de su morfología.

Área y especie de estudio

El estudio se llevó a cabo de octubre de 2010 a septiembre de 2012, dentro de los terrenos de la estación de biología de Chamela (19°29'48.49"N, 105°02'25.75"W), la cual se encuentra dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (13,142 ha), y en la Isla San Agustín (19°32'04.56"N, 105°05'18.13"W; 3.3 ha), la cual pertenece al Santuario de Islas de la Bahía de Chamela. En la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala se han reportado 70 especies de mamíferos, 270 de aves, 19 de anfibios y 68 de reptiles, incluyendo a la lagartija *A. nebulosus* (Arizmendi *et al.*, 1991; García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994; Ceballos & Miranda, 2000). En el Santuario de Islas de la Bahía de Chamela sólo se han reportado 9 especies de aves y 5 de reptiles entre los que se incluye la lagartija *A. nebulosus* (CONANP, 2008). Ambos sitios están caracterizados por una fuerte estacionalidad en la precipitación, la cual se concentra de Julio a Octubre, con una larga estación seca que puede durar hasta 8 meses. El promedio anual de precipitación es de 749 mm y la temperatura promedio anual es de 24.9°C (Bullock, 1986). El bosque tropical caducifolio es el principal tipo de vegetación en ambos sitios y se caracteriza por perder

sus hojas durante la estación seca. Los árboles en la isla San Agustín son de menor tamaño que los encontrados en el bosque del continente.

En este trabajo usamos como modelo de estudio a la especie *Anolis nebulosus*, que pertenece a un género ampliamente estudiado, particularmente en la zona del caribe. El género cuenta aproximadamente con 361 especies que se distribuyen desde Carolina del norte, USA, hasta la parte norte de Sudamérica (Losos, 2009). El género *Anolis* ha sido modelo de estudio sobre diversos tópicos biológicos y ecológicos (Losos, 2009). *Anolis nebulosus* es una pequeña lagartija arborícola. Los machos promedian 42 mm longitud hocico cloaca (LHC) y 1.7g de peso corporal, mientras que las hembras promedia 36 mm LHC y 1.0g de peso corporal. Es una especie endémica de México y se distribuye del Este de Sonora sobre la vertiente del pacífico hasta el Sur de Guerrero y en la cuenca del Balsas (García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994).

Bibliografía

Arizmendi C., Berlanga H., Márquez L., Navarizo L. & Ornelas F. 1991. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco, Instituto de Biología (Serie Cuadernos No. 4), Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B* 36: 297-316.

Calsbeek, R. & Smith, T. B. 2007. Probing the adaptive landscape using experimental islands: density-dependent natural selection on lizard body size. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 61: 1052–61.

Ceballos G. & Miranda A. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la Costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. - Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.

Colli, G. R., Péres, A.K. Jr. & Zatz, M. G. Foraging Mode and Reproductive Seasonality in Tropical lizards. *Journal of Herpetology* 31: 490-499.

CONANP. 2008. Programa de conservación y manejo. Santuario Islas de la Bahía de Chamela. 149 pags.

De la Llata, M. D. 2003. Ecología y Medio Ambiente. Ed. Progreso. México, D.F. pags. 82-83.

García, A. & Ceballos, G. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. (Edición en inglés y español). Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. e Instituto de Biología (UNAM), México.

Gause, G. F. 1932. Mixed population of two species of yeast. *Experimental studies on the struggle for existence* 389-402

Gerber, G. P. & Echternacht, a. C. 2000. Evidence for asymmetrical intraguild predation between native and introduced *Anolis* lizards. *Oecologia* 124: 599–607.

Haelena, D. & Pérez-Mellado, V. 2009. Change your diet or die: Predator-Induced shifts in insectivorous lizard feeding ecology. *Oecologia* 161: 411-419.

Irschick, D. J., Vitt, L. J., Zani, P. A. & Losos, J. B. 1997. A Comparison of Evolutionary Radiations in Mainland and Caribbean *Anolis* Lizards. *Ecology* 78: 2191–2203.

Jones, M. E. & Barmuta, L. A. 1998. Diet Overlap and Relative Abundance of Sympatric Dasyurid Carnivores. A Hypothesis of competition. *Journal of Animal Ecology* 67: 410-421.

Lailvaux, S. P., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyers, J. J. & Irschick, D. J. 2004. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings, Biological Sciences/The Royal Society* 271: 2501–2508.

Lister, B. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I. Ecological consequences of reduced competition. *Evolution*, 30: 659-676.

Lister, B. C. & Garcia, A. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717–733.

Losos, J. B. 2009. Lizards in an evolutionary tree. Ecology and adaptive radiation of anoles. (U. of C. Press, Ed.) (1st ed., p. 507).

Macrini, T. E., Irschick, D. J. & Losos, J. B. 2003. Ecomorphological Differences in Toepad Characteristics between Mainland and Island Anoles. *Journal of Herpetology* 37: 52–58.

Meiri, S., Dayan, T. & Simberloff, D. 2004. Body Size of Carnivores: Little Support for the Island Rule. *The American Naturalist* 163: 269-279.

Petren, K. & Case, T. 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 11739-11744.

Pinto, G., Mahler, D. L., Harmon, L. J. & Losos, J. B. 2008. Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. *Proceeding,. Biological Sciences / The Royal Society* 275: 2749–57.

Ramírez-Bautista A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 23. Instituto de Biología, UNAM. México DF.

Schaad, E. W. & Poe, S. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 852–859.

Schoener, T. W. 1979. Inferring the properties of predation and other injury-producing agents from injury frequencies. *Ecology* 60: 1110-1115.

Schoener, T. W., Spiller, D. A, & Losos, J. B. 2002. Predation on a Common *Anolis* Lizard : Can the Food-Web Effects of a Devastating Predator Be Reversed? *Ecological Monographs* 72: 383–407.

Slobodkin, L. B. 1974. Prudent predation does not require group selection. *The American Naturalist* 108: 665-678.

Smith, D. C. 1981. Competitive interactions of the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*) and the tree lizard (*Urosaurus ornatus*). *Ecology* 62: 679-687.

Smith, R. L. & Smith, T. M. Ecología. Addison Wesley. 4a ed. Cap 15-16.

Vitt, L. J. 2004. Shifting Paradigms: Herbivory and Body Size in Lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 48: 16713-16714.

Waide, R. B. & Reagan, D. P. 1983. Competition between West Indian anoles and birds. *The American Naturalist* 121: 133-138.

Wright, S. J., Kimsey, R. & Campbell, C. J. 1984. Mortality Rates of Insular *Anolis* Lizards : A Systematic Effect of Island Area? *The American Naturalist* 123: 134–142.

Capítulo 1

Competencia, depredación y supervivencia de *Anolis nebulosus*.

Introducción

Las islas y continentes son ambientes que pueden diferir ampliamente en la riqueza de especies y, consecuentemente, en la intensidad de las interacciones que ahí ocurren (Irschick *et al.*, 1997; Van Damme, 1999; Palkovacs, 2003; Pafilis *et al.*, 2009). Por ejemplo, para las lagartijas del género *Anolis*, las islas representan ambientes con menor riqueza de especies que compitan con ellas o las depreden, resultando, generalmente, en el incremento de su densidad poblacional, por lo que la probabilidad de encuentro intraespecífico y, consecuentemente, la competencia intraespecífica aumentan (Calsbeek & Cox, 2010).

Así, la depredación, la competencia interespecífica y la competencia intraespecífica juegan un papel muy importante en la estructuración de las comunidades de lagartijas (Pacala & Roughgarden, 1982; Kolbe *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2009). Su supervivencia (Civantos & Forsman, 2000), densidad (Schoener *et al.*, 2002), crecimiento (Clobert *et al.*, 2000), forrajeo (Kolbe *et al.*, 2008), termorregulación, comportamiento y uso del hábitat (Paterson, 1999) están influenciadas en gran medida por estas interacciones, las cuales fluctúan a lo largo del tiempo dependiendo de las condiciones bióticas y abióticas de los sitios (Calsbeek & Cox, 2010; Losos & Pringle, 2011).

En lagartijas, diversos trabajos han medido estas interacciones a partir de diferentes métodos. La tasa de depredación ha sido medida a partir de la tasa de mortalidad (Wilson,

1991), de la frecuencia de autotomía caudal (Clobert *et al.*, 2000), de la supervivencia tras la introducción de un depredador potencial (Schoener *et al.*, 2002), o bien, midiendo la densidad poblacional en presencia o ausencia de depredadores potenciales (Campbell *et al.*, 2012). La competencia interespecífica se ha medido a partir de la exclusión o inclusión de competidores (Lister, 1976; Langkilde *et al.*, 2005; Losos, 2008), o de la modificación de los recursos que las rodean (Petren & Case, 1998). La competencia intraespecífica se ha medido a partir de experimentos de agresión en laboratorio (Raia *et al.*, 2010), de daño caudal (Pafilis *et al.*, 2009) y de supuestas consecuencias en atributos de las especies como la morfología, talla y uso de recursos (Thomas *et al.*, 2009; Cote & Clobert, 2010).

En este grupo de animales, se han usado video-cámaras en el estudio de las interacciones antes mencionadas, particularmente contribuyendo al conocimiento de su comportamiento ante depredadores potenciales (Downes, 2001; Downes & Shine, 2001), sin embargo, han sido también empleadas en el estudio de su desplazamiento (Steinberg *et al.*, 1993; Irschick & Losos, 1998; Mcelroy *et al.*, 2007; Gillis *et al.*, 2009; Cox & Calsbeek, 2010), comportamiento (Monasterio *et al.*, 2010; Raia *et al.*, 2010), y reproducción (Moreira & Birkhead, 2004).

En nuestro trabajo usamos video-cámaras para obtener y contrastar las tasas de depredación, de encuentro y agresión inter e intraespecífica entre dos poblaciones de lagartijas *Anolis nebulosus*, las cuales se encuentran separadas por tan sólo 0.45km de superficie oceánica en la costa de Jalisco, México. Además, usamos datos de supervivencia, de densidad poblacional, de frecuencia de daño caudal y de experimentos de agresión en laboratorio para dar mayor certeza a nuestros resultados.

Métodos

Para medir la tasa de depredación, encuentro inter e intraespecífico, de agresión inter e intraespecífica, e identificar a los posibles depredadores de la lagartija *A. nebulosus*, fijamos tres individuos adultos por día a tres diferentes alturas en la percha (20 cm, 150 cm y 200 cm), tres días, cada dos meses, durante dos años. Para fijar cada lagartija, usamos un hilo de 15 cm de largo, el cual amarramos a la altura de la pelvis del individuo por un extremo, y a una tachuela por el otro extremo, y fijamos dicha tachuela a las diferentes alturas ya mencionadas. Los individuos fueron video-grabados por un lapso de 4hr en promedio con una videocámara del tipo SONY Handycam DCR-SX43®. Cada lagartija fue liberada al finalizar la video-grabación, cada individuo se usó sólo una vez. Posteriormente, revisamos los videos y tomamos datos del momento y tipo de evento, clasificándolos en cinco categorías: a) depredación, evento en el cual la lagartija *Anolis* es atacada y devorada; b) encuentro interespecífico, evento en el cual un individuo de una especie diferente aparece y la lagartija *Anolis* se mueve en la percha para evitar contacto físico; c) encuentro intraespecífico, evento en el cual aparece otra lagartija *Anolis* pero no hay contacto físico; d) agresión interespecífica, evento en el cual aparece un individuo de otra especie y ataca a la lagartija *Anolis*; y d) agresión intraespecífica, evento en el cual otra lagartija *Anolis* aparece y hay agresión física entre ambas.

Medimos la agresividad de las lagartijas *A. nebulosus* de ambas poblaciones, realizando para ello tres experimentos. En el primero, capturamos 10 machos en la isla y 10 en el continente, a estos individuos los catalogamos como intrusos y los colocamos dentro de sacos herpetológicos. Llevamos a los intrusos al campo dentro de los sacos herpetológicos

y los presentamos a individuos residentes (lagartijas dentro de su territorio) con características físicas muy similares a las de los intrusos, los fijamos, con la misma técnica utilizada en las grabaciones de video, a la percha usada por el residente, intentando perturbar lo menos posible su comportamiento. Video-grabamos el encuentro durante 10 minutos, usando para ello las videocámaras ya mencionadas. Catalogamos el comportamiento del residente dentro de la clasificación de comportamiento propuestas por Stamps (1977): a) sin interacción, b) despliegue, c) despliegue+ataque, d) ataque, y e) huida. En el segundo experimento, capturamos 60 lagartijas *Anolis*, 30 en la isla y 30 en el continente. Medimos el comportamiento agresivo intra-poblacional y lo clasificamos en 6 categorías, apoyándonos en la clasificación propuesta por Stamps (1977): a) sin interacción, b) despliegue–sin respuesta, c) despliegue+ataque–despliegue+ataque, d) ataque–ataque, e) despliegue–despliegue, y f) ataque–sin respuesta; para realizar este experimento, colocamos tres individuos (sólo machos o sólo hembras) de la misma población durante 15 minutos en un recipiente de plástico transparente de 30 cm de ancho por 40 cm de largo por 25 cm de alto; al final del experimento, obtuvimos 7 encuentros entre machos continentales, 3 entre hembras continentales, 4 entre machos insulares, y 3 entre hembras insulares. En el tercer experimento medimos la agresividad interpoblacional. Clasificamos el comportamiento agresivo para hembras y para machos, apoyándonos en las categorías propuestas por Stamps (1977); a) despliegue insular–sin respuesta, b) despliegue continental–sin respuesta, c) sin interacción, d) despliegue insular–escape continental, e) despliegue continental–escape insular, f) ataque insular–escape continental, g) ataque continental–escape insular, h) despliegue insular–

despliegue insular, i) despliegue insular–despliegue continental, j) ataque insular–despliegue insular, k) ataque continental–despliegue insular, l) ataque insular–ataque insular, m) ataque continental–ataque continental, y n) ataque insular–ataque continental. Usamos los mismos 60 individuos capturados, después de dos días de finalizar el segundo experimento. Colocamos dos individuos de la isla y dos del continente en el recipiente de plástico ya mencionado durante 20 minutos, en total se obtuvieron 10 eventos entre machos y 4 entre hembras.

Para medir la supervivencia de las lagartijas *Anolis* en la isla y en el continente, trazamos tres cuadrantes de 20m x 20m en cada sitio. Visitamos cada cuadrante tres días, cada dos meses, de Octubre de 2010 a Septiembre de 2012, resultando 30 visitas para cada cuadrante. Recorrimos cada cuadrante en tres horarios diferentes de manera intercalada, de 9:00 a 10:30, de 10:30 a 12:00 y de 12:00 a 13:30 horas, así, en total dedicamos 45hrs a cada cuadrante. Durante los recorridos capturamos todas las lagartijas *A. nebulosus* observadas, identificamos su sexo mediante la presencia (machos) o ausencia (hembras) del pliegue gular, y usamos la técnica de marcaje y recaptura mediante ectomización de falanges para obtener la probabilidad de supervivencia y la densidad poblacional en la isla y en el continente, también registramos la presencia o ausencia de la cola con el fin de medir la frecuencia de daño caudal en ambas poblaciones, la cual se ha usado como indicador de depredación (Cooper & Wilson, 2008) y de competencia intraespecífica (Pafilis *et al.*, 2009). Asimismo, para obtener la densidad de posibles competidores interespecíficos de *A. nebulosus*, registramos todas las lagartijas observadas durante los recorridos (sin importar la especie).

Análisis de datos

Para obtener las tasas de depredación, de encuentro inter e intraespecífico y de agresión inter e intraespecífica, dividimos el número de eventos observados de cada categoría por video-grabación entre el tiempo de duración de cada video, y lo promediamos por sitio. Para obtener soporte estadístico en la comparación entre sitios, realizamos un re-muestreo mediante un análisis bootstrap 95% CI con 1000 replicaciones para cada tipo de interacción, usando las tasas obtenidas de las diferentes interacciones por video-grabación.

Para contrastar los datos de comportamiento agresivo en campo entre ambas poblaciones usamos un análisis χ^2 para dos muestras independientes, debido a que nuestros datos fueron categóricos. Para los datos de agresión intrapoblacional obtenidos en el laboratorio usamos una tabla de contingencia con análisis χ^2 y un análisis de correspondencia, con la finalidad de ver si hay relación entre el grupo de individuos (machos y hembras de la isla y el continente) y las diferentes categorías de comportamiento. Mientras que para los datos de agresión interpoblacional usamos una χ^2 para una muestra en hembras y una en machos, con la finalidad de ver si la frecuencia de las categorías de comportamiento se ajusta a una distribución teórica.

Para medir la densidad de lagartijas *Anolis*, dividimos el número de individuos observados entre el área total de los cuadrantes (1200m^2) y multiplicamos el resultado por 10,000 para reportar los resultados en individuos por hectárea. Realizamos un ajuste de la densidad poblacional, multiplicando el número de individuos por hectárea por la

probabilidad de captura (p), la cual es obtenida con el software MARK a partir de los datos de marcaje y recaptura (el procedimiento se describe más abajo). Para contrastar la densidad poblacional de *A. nebulosus* entre sitios, usamos un análisis *t*-student para dos muestras independientes. Para contrastar el daño caudal entre poblaciones realizamos un análisis χ^2 , además reportamos el porcentaje de daño caudal para cada población y sexo.

Obtuvimos la densidad de las otras especies registradas usando el mismo método empleado para la densidad poblacional de las lagartijas *Anolis*, sin embargo, para ajustar los datos usamos la probabilidad de encuentro obtenida con el software PRESENCE®, basada en un sistema binario donde 0 representa la ausencia y 1 la presencia de la especie en cada muestreo, en este caso, para cada visita (cada dos meses) a lo largo de dos años, p es la probabilidad de captura entre dos eventos divididos por un lapso de tiempo.

Calculamos la tasa de supervivencia para adultos hembra y macho en la isla, y adultos el continente (sin diferenciar el sexo, debido a la cantidad de datos) mediante el promedio de máxima verosimilitud, usando para ello el software MARK®. Este software calcula dos parámetros: tasa de supervivencia (ϕ) y probabilidad de captura (p), a partir de historias de encuentro de cada uno de los individuos marcados. Para contrastar la tasa de supervivencia de las lagartijas *Anolis* entre la isla y el continente, examinamos diferentes modelos que nos permitieran observar la variación en ϕ y p con el objetivo de seleccionar el modelo que mejor soporte nuestros datos de marcaje y recaptura (Cuadro 1). Para ambos parámetros examinamos el efecto del sitio (isla y continente) y del tiempo (mes), además, para la isla examinamos el efecto del sexo (macho y hembra). Los pocos datos obtenidos en el continente no permitieron realizar el análisis por sexo.

Nos apoyamos en el criterio de información Akaike (AICc) para escoger el modelo más parsimonioso, es decir, el que mejor explica la variación en los datos, usando la menor cantidad de parámetros, el modelo con menor AICc es el que mejor se ajusta a los datos. También nos apoyamos en el $\Delta AICc$, cuyo valor mayor a dos indica una diferencia real en el ajuste a los datos entre dos modelos. Y en el peso o soporte del modelo AICc(W).

Cuadro 1. Selección de modelo para contrastar diferentes hipótesis sobre la supervivencia entre *Anolis* insulares y continentales

Modelo	AICc	delta AICc	AICc Weight	Parámetros
Phi (t*isla) p (t*isla)	981.06	0	0.995	19
Phi (sitio) p (t)	994.25	13.19	0.0013	11
Phi (. *Sitio y sexo) p (t)	994.64	13.58	0.0011	12
Phi (.) p (t*sitio)	994.68	13.62	0.0011	19
Phi (sitio) p (t*sitio)	996.51	15.45	0.0004	20
Phi (. *Sitio y sexo) p (t*sitio)	996.9	15.84	0.0003	21

Una vez encontrado el modelo que mejor se ajustó a los datos, obtuvimos el valor de supervivencia estimado para cada sitio, así como el intervalo de confianza, para ello modelamos los promedios mediante el software MARK®.

Resultados

Depredación e interacciones inter e intraespecíficas

Video-grabamos un total de 111 lagartijas *Anolis* en 519.61hrs, 68 continentales en 342.99hrs y 43 insulares en 176.62hrs. En el continente las interacciones interespecíficas fueron alrededor de tres veces mayores que en la isla, pero las interacciones intraespecíficas fueron 5 veces mayores en la isla que en el continente (Cuadro 2).

Cuadro 2. Tasa de depredación, tasas de interacción inter e intraespecífica y tasas de agresión inter e intraespecífica, en la Isla San Agustín y la Estación de Biología de Chamela.

La tasa se reporta por día.

	Depredación/d	Inter/d	InterAgres/d	Intra/d	IntraAgres/d
Continente	0.17854624	11.5	1.2	0.58	0.45
Isla	0	3.94	0.5	2.66	1.67

La diferencia en la tasa de depredación entre el continente y la isla fue de 0.0074 (95% Bootstrap CI: -0.0117 - 0.0102), la diferencia en la tasa de encuentro interespecífico entre ambos sitios fue de 0.3696 (95% Bootstrap CI: -0.7022 - 0.9295), la diferencia en la tasa de encuentro intraespecífico entre sitios fue de -0.08652 (95% Bootstrap CI: -0.0574 - 0.06471), la diferencia en la tasa de agresión interespecífica entre sitios fue de 0.0725 (95% Bootstrap CI: -0.1725 - 0.2236) y la diferencia en la tasa de agresión intraespecífica fue de -0.0532 (95% Bootstrap CI: -0.0381 - 0.0418).

Agresión

La agresividad de las lagartijas en campo no mostró diferencia entre sitios ($\chi^2=2.276$, $df=3$, $p=0.517$), la frecuencia de encuentros sin interacción en la isla fue de 4.8%, de despliegue de abanico gular 33.3% y de ataque 12.7%, mientras que en el continente fueron de 3.2 %, 31.7% y 11.1% respectivamente, además el 3.2% de las veces huyó el residente.

En el laboratorio, las interacciones intrapoblacionales mostraron asociación entre las variables y las poblaciones ($\chi^2=16.840$, $df=15$, $p=0.329$). Las hembras de ambos sitios interactuaron menos que los machos, los machos insulares interactuaron más agresivamente que los continentales (Figura 1).

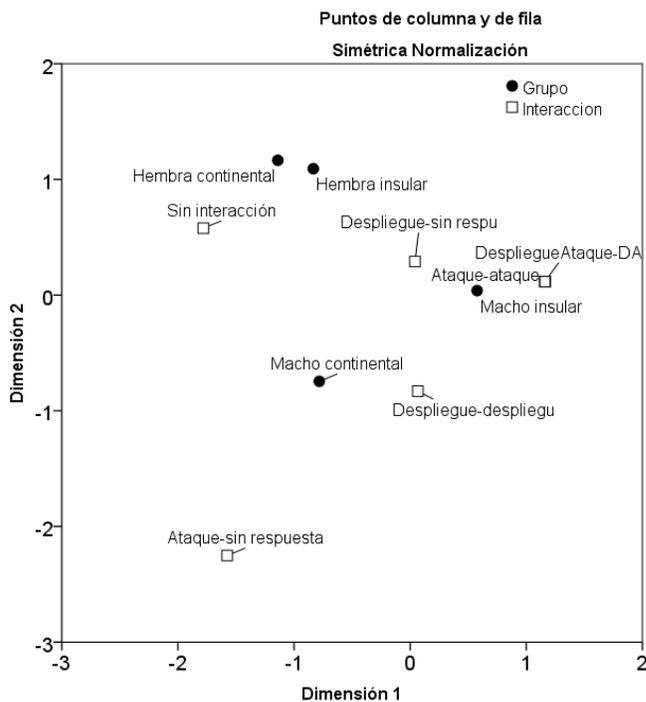


Figura 1. Análisis de correspondencias entre los grupos (machos y hembras, insulares y continentales) y los diferentes comportamientos (sin interacción, despliegue–sin respuesta, despliegue–despliegue, despliegue+ataque–despliegue, ataque–sin respuesta y ataque–ataque).

Las interacciones interpoblacionales en hembras se ajustaron a una distribución uniforme ($\chi^2=1.222$, $df=3$, $p=0.748$), mientras que entre machos difirieron de una distribución uniforme ($\chi^2=60.426$, $df=8$, $p<0.001$). Las hembras insulares y continentales realizaron pocos despliegues agresivos, mientras que entre machos insulares y continentales, los primeros realizaron más despliegues agresivos que los continentales (Cuadro 3).

Cuadro 3.- Porcentaje de tipo de comportamiento de hembras y machos en la interacción de *Anolis* insulares y continentales.

Interacción	Porcentaje
Hembra	
Despliegue insular – sin respuesta	33.33
Despliegue continental – sin respuesta	33.33
Ataque continental – escape insular	11.11
Sin interacción	22.22
Macho	
Despliegue insular – sin respuesta	40.43
Despliegue continental – sin respuesta	25.53
Sin interacción	2.13
Despliegue insular – escape continental	4.25
Ataque insular – escape continental	2.13
Despliegue insular – despliegue insular	12.77
Despliegue insular – despliegue continental	4.25

Ataque insular –despliegue insular	6.38
Ataque insular – ataque insular	2.13

Daño caudal

La frecuencia de lagartijas *Anolis* con daño caudal difirió de una distribución uniforme ($\chi^2=22.332$, $df=5$, $p<0.001$). El porcentaje de individuos insulares adultos que presentaron daño caudal fue menor al registrado por los individuos continentales, sin embargo, los individuos juveniles insulares presentaron mayor frecuencia de daño caudal que los continentales. En ambas poblaciones las hembras presentaron mayor daño caudal que los machos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Porcentaje de daño caudal en ambas poblaciones

	Individuos	Cola dañada	%
Total	592	40	6.76
Total Isla	487	28	5.75
Machos insulares	202	7	3.47
Hembras insulares	169	16	9.47
Juveniles insulares	116	5	4.31
Total Continente	105	12	11.43

Machos continentales	45	4	8.89
Hembras continentales	28	7	25
Juveniles continentales	32	1	3.13

Densidades poblacionales

La densidad poblacional de la lagartija *A. nebulosus* fue significativamente diferente entre sitios ($t=2.54$, $df=18$, $p=0.021$), siendo en promedio mayor en la isla que en el continente (26.52 vs 5.25). En la isla, registramos la densidad más alta durante diciembre de 2010, y en el continente durante abril de 2011 (Fig. 2).

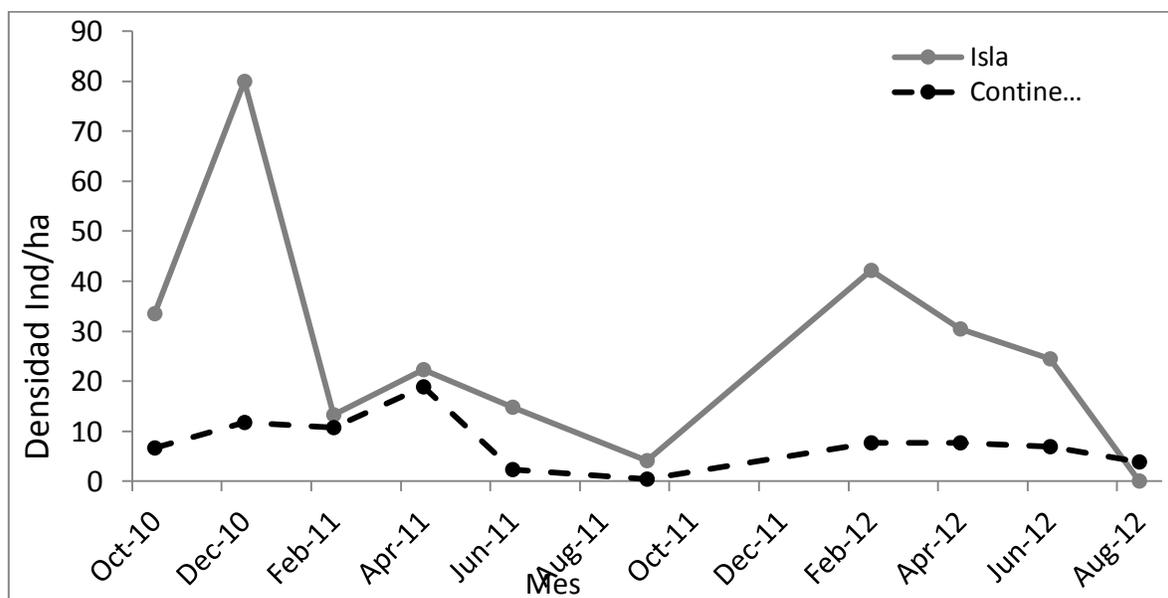


Figura 2. Densidad de lagartijas *Anolis* por hectárea en la isla (gris) y en el continente (negro) de octubre del 2010 a agosto del 2012.

Las especies de lagartijas registradas en el continente fueron: *Sceloporus utiformis*, *Sceloporus melanorhinus*, *Aspidoscelis communis*, *Aspidoscelis lineattissimus* y *Urosaurus*

bicarinatus (Fig. 3A), mientras que en la isla sólo registramos *A. lineattissimus* y *U. bicarinatus* (Fig. 3B). La densidad de *U. bicarinatus* difirió entre sitios ($t=2.981$, $df=18$, $p=0.008$) pero no la densidad de *A. lineattissimus* ($t=0.902$, $df=18$, $p=0.379$), la densidad de ambas especies fue mayor en la isla (28.9 vs 19.35 y 13.2 vs 2, en isla y continente respectivamente). En el continente registramos las mayores densidades durante la estación seca (febrero, marzo y abril), lo mismo ocurrió en la isla (abril y mayo). En el continente la lagartija que presentó mayor densidad fue *A. lineattissimus* (72.8 ind/ha) seguido por *S. utiformis* (36.8 ind/ha), *U. bicarinatus* (6.8 ind/ha), *S. melanorhinus* (5.3 ind/ha) y *A. communis* (4.5 ind/ha). En la isla, la población de la lagartijas *A. lineattissimus* fue más densa (57.8 ind/ha) que la de *U. bicarinatus* (34.2 ind/ha) (Fig 3).

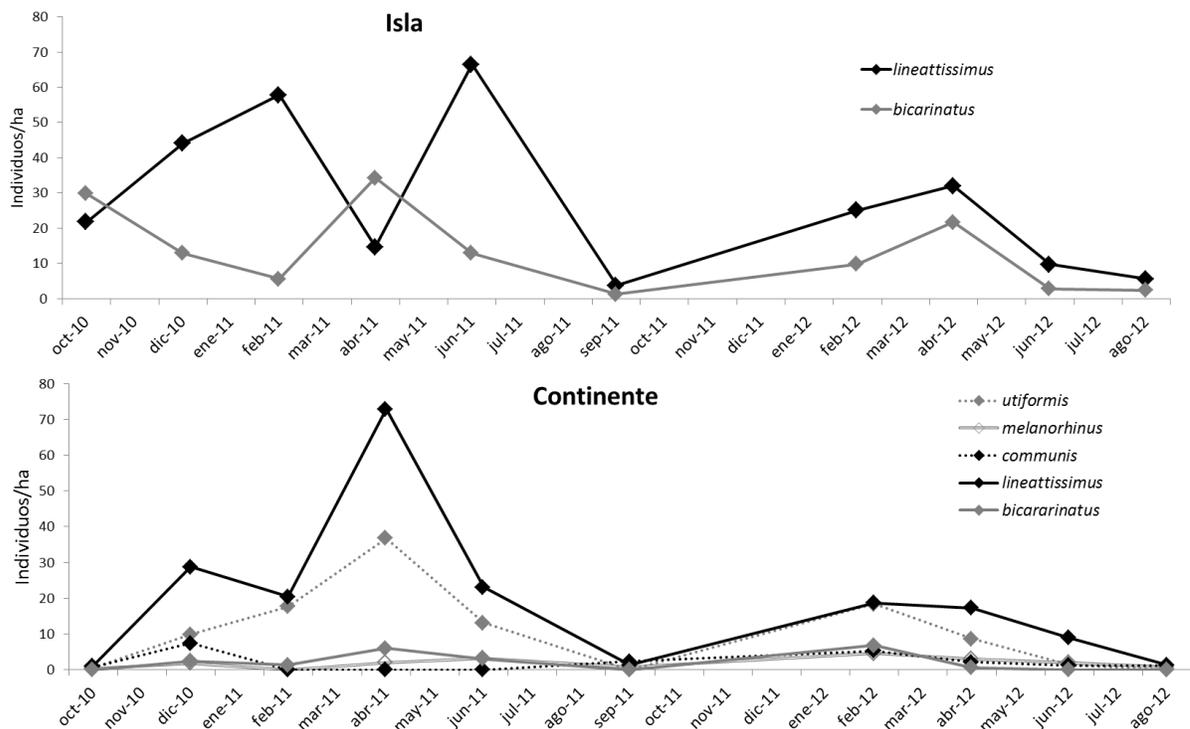


Figura 3. Densidad de especies de lagartijas que son posibles competidoras de *A. nebulosus* en el continente (abajo) y en la isla (arriba).

Supervivencia

El modelo que mejor se ajustó a los datos fue aquel donde la ϕ y la p son constantes para el continente pero varía con el tiempo para la isla [$\phi(t^*isla) p(t^*isla)$], con un $AICc=981.06$, $\Delta AICc=0.0$ y $AICc(W)=0.995$. El estimado de supervivencia para el continente fue de 0.576 con un CI=0.398-0.736, mientras que para la isla fue de 0.537 con un CI=0.335-0.727, por lo que no hubo diferencia significativa en la supervivencia poblacional de *A. nebulosus* entre sitios.

Discusión

El método de video-grabación que utilizamos para la obtención de la tasa de depredación, de encuentro y agresión inter e intraespecífica arrojó resultados coherentes con los resultados de supervivencia, daño caudal, densidad poblacional, y experimentos de agresión. La video-grabación en lagartijas ha sido ampliamente usada en el registro de eventos de depredación (Downes, 2001; Downes & Shine, 2001), sin embargo, en la revisión bibliográfica que realizamos no encontramos estudios donde se obtuvieran tasas de encuentro ni de agresión inter o intraespecífica en lagartijas, sólo algunos trabajos donde se mencionan sin presentar datos (Huey & Slatkin, 1976; Buckley & Roughgarden, 2005; Harmon *et al.*, 2007). Buscando fuera del grupo de las lagartijas encontramos trabajos donde, a partir de videograbaciones, se obtuvieron tasas de depredación en nidos de aves *Vireo atricapillus* (Stake & Cimprich, 2003), tasas de encuentro entre peces y sus presas (Turesson & Brönmark, 2007), y tasas de contacto padres-crías en ciervos *Cervus elaphus* (Creech *et al.*, 2012).

Pensamos que el uso de video-cámaras en la obtención de la tasa de interacciones proporciona mayor certeza a nuestros resultados al contrastar con otros trabajos donde sólo se infieren a partir de la mortalidad, supervivencia y daño caudal (Wright *et al.*, 1984; Clobert *et al.*, 2000; Calsbeek & Cox, 2010). Por ejemplo, usamos la fórmula propuesta por Schoener (1979) para estimar la intensidad de depredación y que posteriormente fue usada por Wright *et al.* (1984) para la determinación de la tasa de depredación en lagartijas *Anolis* insulares; $i = -\ln(S)/(1-l)$, donde i es la intensidad de depredación, S es la fracción de individuos que sobreviven en la población y l es la fracción de individuos en la población con daño caudal; encontramos valores de intensidad de depredación para la isla San Agustín de $i=0.659$ y para el sitio dentro de los terrenos de la estación de biología Chamela de $i=0.622$, los cuales son mayores que las tasas de depredación registradas en nuestro estudio (Tabla 2) y que en el caso de la isla más bien estaría reflejando competencia intraespecífica y no depredación.

Nuestro procedimiento para el cálculo de la tasa de cada una de las interacciones presenta dos debilidades. La primera es temporal, ya que el muestreo sólo abarcó de las 9 a las 15hrs dejando fuera el atardecer, donde se sabe que las lagartijas *Anolis* también son activas (Lister & Garcia, 1992), y la noche, donde serpientes de hábitos nocturnos en la región (García & Ceballos 1994; Ramírez-Bautista 1994) pueden ser potenciales depredadores (Mckinney & Ballinger, 1966; García & Ceballos, 1994; Downes & Shine, 2001; Campbell *et al.*, 2012). La segunda limitante es de movimiento, ya que el amarrar a las lagartijas *Anolis* disminuye su probabilidad de escape ante depredadores, así como la probabilidad de interactuar con otros individuos, sin embargo, también se debe tomar en

cuenta que las lagartijas *Anolis nebulosus* son animales muy sésiles (Lister & Garcia, 1992), por lo que probablemente la limitación en su movilidad no afecte tanto los resultados. El uso de datos de supervivencia, daño caudal, agresividad y densidad poblacional, contribuyeron a dar mayor certeza sobre el papel de estas interacciones.

Nuestros resultados sugieren mayor influencia de las interacciones interespecíficas sobre la población continental y mayor influencia de las intraespecíficas sobre la insular. La tasa de depredación encontrada en la zona continental de nuestro estudio, como sugieren Lister y Garcia (1992), es de las más altas registradas para las lagartijas del género *Anolis*, tanto en otras islas como en otras zonas continentales (Write *et al.*, 1984; McLaughlin & Roughgarden, 1989). El porcentaje de individuos con daño caudal que encontramos en la zona continental puede ser un reflejo de la presión por depredación (Clobert *et al.*, 2000; Pafilis *et al.*, 2009). Asimismo, en el continente registramos mayor tasa de encuentro interespecífico y de agresión interespecífica, lo cual puede deberse a la alta densidad y número de especies que habitan en dicho sitio, tal y como lo sugieren nuestros resultados (Fig 3) y la literatura (ver métodos). Por otro lado, la tasa de encuentro intraespecífico y agresión intraespecífica, así como la frecuencia de individuos con daño caudal en la isla San Agustín, pueden ser resultado de la alta densidad de lagartijas *Anolis nebulosus* registrada en dicho sitio, ya que a mayor densidad se intensifica la competencia por territorios que los provean de sitios de termorregulación (Kolbe *et al.*, 2008), alimento (Losos, 1994) y aún más importante, parejas con fines reproductivos (Lailvaux *et al.*, 2004), dicho fenómeno también es sugerido por (Calsbeek & Cox, 2010; Losos & Pringle, 2011).

Los experimentos que realizamos en laboratorio, donde registramos mayor agresividad en las lagartijas *Anolis* insulares, también sugieren mayor territorialidad por lo que la competencia intraespecífica podría ser mayor en la isla, esto puede darse tras la disminución de la depredación y competencia interespecífica (Petren & Case, 1998), dicha agresividad puede explicar la frecuencia de daño caudal en la isla (Wright, 1984; Pafilis *et al.*, 2009), ya que no registramos eventos de depredación. Así, los procesos que afectan la supervivencia en ambas poblaciones son diferentes, en el continente la supervivencia está afectada por la depredación y por la competencia interespecífica, mientras que en la isla la competencia intraespecífica conduce a la supervivencia a niveles muy similares a los encontrados en el continente. Ello implica gran influencia de la competencia intraespecífica en la población insular.

Bibliografía

Arizmendi C., Berlanga H., Márquez L., Navarizo L. & Ornelas F. 1991. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco, Instituto de Biología (Serie Cuadernos No. 4), Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Buckley L. B. & Roughgarden J. 2005. Lizard habitat partitioning on islands: the interaction of local and landscape scales. *Journal of Biogeography* 32:2113–2121.

Calsbeek R. & Cox R.M. 2010. Experimentally assessing the relative importance of predation and competition as agents of selection. *Nature* 465:613–615.

Campbell E.W., Adams A.Y., Converse S.J., Fritts T.H. & Rodda G.H. 2012. Do predators control prey species abundance? An experimental test with brown treesnakes on Guam. *Ecology* 93:1194–203.

Ceballos G. & Miranda A. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la Costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. - Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.

Civantos E.& Forsman A. 2000. Determinants of survival in juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Oecologia* 124:64–72.

Clobert J., Oppliger A., Sorci G., Ernande B., Swallow J.G. & Garland T. (2000). Trade-offs in phenotypic traits: Endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology* 14:675–684.

CONANP. 2008. Programa de conservación y manejo. Santuario Islas de la Bahía de Chamela. 149 pags.

Cooper W.E.Jr. & Wilson D. 2008. How to stay alive after losing your tail. *Behaviour* 145:1085–1099.

Cote J. & Clobert J. 2010. Risky dispersal : avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology* 91:1485–1493.

Cox R.M. & Calsbeek R. 2010. Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 64:1321–30.

Creech T.G., Cross P.C., Scurlock B.M., Maichak E.J., Rogerson J.D., Henningsen J.C. & Creel S. 2012. Effects of low-density feeding on elk-fetus contact rates on Wyoming feedgrounds. *The Journal of Wildlife Management* 76:877–886.

Downes S. 2001. Trading Heat and Food for Safety : Costs of Predator Avoidance in a Lizard. *Ecology* 82:2870–2881.

Downes S. & Shine R. 2001. Why Does Tail Loss Increase a Lizard's Later Vulnerability to Snake Predators ? *Ecology* 82:1293–1303.

García A. & Ceballos G. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. (Edición en Ingles y Español). Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. e Instituto de Biología (UNAM), México.

Gillis G.B., Bonvini L.A. & Irschick D.J. 2009. Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *The Journal of Experimental Biology* 212:604–9.

Harmon J.L., Harmon L. & Jones G.C. 2007. Competition and community structure in diurnal arboreal geckos (genus *Phelsuma*) in the Indian Ocean. *Oikos* 116:1863–1878.

Huey R.B. & Slatkin M. 1976. Cost and Benefits of Lizards Thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51:363–384.

Irschick D.J., Vitt L.J., Zani P.A. & Losos J.B. 1997. A Comparison of Evolutionary Radiations in Mainland and Caribbean *Anolis* Lizards. *Ecology* 78:2191–2203.

- Irschick D.J. & Losos, J.B. 1998. A Comparative Analysis of the Ecological Significance of Maximal Locomotor Performance in Caribbean *Anolis* Lizards. *Evolution* 52:219–226.
- Kolbe J.J., Colbert P.L. & Smith B.E. 2008. Niche Relationships and Interspecific Interactions in Antigua Lizard Communities. *Copeia* 2008:261–272.
- Lailvaux S.P., Herrel A., Vanhooydonck B., Meyers J.J. & Irschick D.J. 2004. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings: Biological Sciences* 271:2501–8.
- Langkilde T., Lance V.A. & Shine R. 2005. Ecological Consequences of Agonistic Interactions in Lizards. *Ecology* 86:1650–1659.
- Lister B.C. 1976. The Nature of Niche Expansion in West Indian *Anolis* Lizards I: Ecological Consequences of Reduced Competition. *Evolution* 30:659–676.
- Lister B.C. & Garcia A. 1992. Seasonality , predation , and the behavior of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717–733.
- Losos J.B. 1994. Integrative Approaches to Evolutionary Ecology: *Anolis* Lizards as Model Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:467–493.
- Losos J.B. 2008. Detective Work in the West Indies: Integrating Historical and Experimental Approaches to Study Island Lizard Evolution. *BioScience* 57:585-597.
- Losos J.B. & Pringle R.M. 2011. Competition, predation and natural selection in island lizards. *Nature* 475:E1–E1.

Mcelroy E.J., Meyers J.J., Reilly S.M. & Irschick D.J. 2007. Dissecting the effects of behaviour and habitat on the locomotion of a lizard (*Urosaurus ornatus*). *Animal Behaviour* 73:359–365.

Mckinney C.O. & Ballinger R.E. 1966. Snake Predators of Lizards in Western Texas. *The Southwestern Naturalist* 11:410–412.

McLaughlin J.F. & Roughgarden J. 1989. Avian Predation on *Anolis* Lizards in the Northeastern Caribbean: Inter-Island Contrast. *Ecology* 70:617–628.

Monasterio C., Salvador A. & Díaz J.A. 2010. Competition with wall lizards does not explain the alpine confinement of Iberian rock lizards: an experimental approach. *Zoology* 113:275–82.

Moreira P.L. & Birkhead T.R. 2004. Copulatory plug displacement and prolonged copulation in the Iberian rock lizard (*Lacerta monticola*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:290–297.

Pacala S. & Roughgarden J. 1982. Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular anolis lizard communities. *Science* 217:444–6.

Pafilis P., Foufopoulos J., Poulakakis N., Lymberakis P. & Valakos E.D. 2009. Tail Shedding in Island Lizards [Lacertidae, Reptilia]: Decline of Antipredator Defenses in Relaxed Predation Environments. *Evolution* 63:1262–1278.

Pafilis P., Meiri S., Foufopoulos J. & Valakos E. 2009. Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Die Naturwissenschaften* 96:1107–13.

Palkovacs E.P. 2003. Explaining Adaptive Shifts in Body Size on Islands: A Life History Approach. *Oikos* 103:37–44.

Paterson A.V. 1999. Effects of Prey Availability on Perch Height of Female Bark Anoles, *Anolis distichus*. *Herpetologica* 55:242–247.

Petren K. & Case T.J. 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95:11739–44.

Raia P., Guarino F.M., Turano M., Polese G., Rippa D., Carotenuto F. & Fulgione D. 2010. The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMC Evolutionary Biology* 10:289-305.

Ramírez-Bautista A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 23. Instituto de Biología, UNAM. México DF.

Schoener T.W. 1979. Inferring the Properties of Predation and Other Injury-Producing Agents from Injury Frequencies. *Ecology* 60:1110–1115.

Schoener T.W., Spiller D.A. & Losos J.B. 2002. Predation on a Common *Anolis* Lizard: Can the Food-Web Effects of a Devastating Predator Be Reversed? *Ecological Monographs* 72:383–407.

Stake M.M. & Cimprich D.A. 2003. Using Video to Monitor Predation at Black-Capped Vireo Nests. *The Condor* 105:348–357.

Stamps J.A. 1977. The Relationship between Resource Competition, Risk, and Aggression in a Tropical Territorial Lizard. *Ecology* 58:349–358.

Steinberg M.B., Finelli A.L., Gerwien R.W. & John-Alder H. B. 1993. Behavioral Effects of Thyroxine in a Lizard (*Ameiva undulata*: Teiidae). *Physiological Zoology* 66:148–165.

Thomas G.H., Meiri S. & Phillimore A.B. 2009. Body size diversification in anolis: novel environment and island effects. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 63:2017–2030.

Turesson H. & Brönmark C. 2007. Predator-prey encounter rates in freshwater piscivores: effects of prey density and water transparency. *Oecologia* 153:281–90.

Van Damme R. 1999. Evolution of Herbivory in Lacertid Lizards: Effects of Insularity and Body Size. *Journal of Herpetology* 33:663–674.

Wilson B.S. 1991. Latitudinal Variation in Activity Season Mortality Rates of the Lizard *Uta Stansburiana*. *Ecological Monographs* 61:393–414.

Wright S.J., Kimsey R. & Campbell C.J. 1984. Mortality Rates of Insular *Anolis* Lizards: A Systematic Effect of Island Area? *The American Naturalist* 123:134–142.

Capítulo 2

La morfología como resultado de las interacciones ecológicas

Introducción

Las lagartijas del género *Anolis*, se han convertido en uno de los grupos más estudiados, contribuyendo ampliamente al conocimiento de la ecología y evolución animal (Losos, 2009). Evolutivamente, este género de lagartijas ha mostrado gran capacidad de diversificación en las islas caribeñas (Losos & Queiroz, 1997), ya que interacciones ecológicas como la depredación, la competencia interespecífica, la competencia intraespecífica, la disponibilidad de alimento, y la estructura del hábitat, actúan sobre la gran plasticidad observada en lagartijas del género *Anolis*, dictando los límites de su espacio morfológico (Pinto *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2009). Sin embargo, en las islas, estas interacciones ecológicas dependen a su vez de factores como el tamaño del área, distancia al continente, latitud y topología (Wright *et al.*, 1984; Lomolino, 2005; Losos, 2009).

En las lagartijas *Anolis*, la correlación existente entre la morfología y el uso del hábitat ha permitido la clasificación por la similitud en su morfología, dando lugar a los llamados ecomorfos “definidos sobre una base morfológica, de comportamiento social y de forrajeo, y del uso del hábitat” (Losos *et al.*, 1994), independientemente de su cercanía geográfica o filogenética. Así, en las islas caribeñas se han propuesto seis tipos de ecomorfo: tronco-corona, tronco-suelo, arbusto-hierba, gigante-corona, tronco y rama (Losos *et al.*, 1998). Al comparar varias especies de lagartijas *Anolis* continentales con los

ecomorfos caribeños, sólo el 10% podría ser clasificado dentro de alguno de los ecomorfos caribeños, debido, muy probablemente, a la diferencia en las presiones selectivas entre islas y continente (Schaad & Poe, 2010). Así, las diferencias en las presiones selectivas resultan en divergencia evolutiva, por lo tanto, el morfo-espacio ocupado por las lagartijas *Anolis* en la islas difiere del ocupado en el continente (Schaad & Poe, 2010). Grandes tallas, menores dimensiones en el tamaño de las extremidades posteriores, así como patas más desarrolladas en lagartijas *Anolis* insulares, son algunas de las características que marcan diferencia en el morfo-espacio entre individuos insulares y continentales (Pinto *et al.*, 2008). Un ejemplo de esta divergencia se ha observado en la lagartija *Anolis bicarum*, cuyos individuos insulares presentan mayor talla y peso que los continentales (Klütsch *et al.*, 2007). Otro ejemplo ocurre en la lagartija *Anolis sagrei*, la cual, al ser introducida a una isla, desarrolla extremidades de menor longitud que las de la población ancestral (Losos *et al.*, 1997).

En nuestro estudio contrastamos la morfología y el uso del hábitat entre dos poblaciones de lagartijas *Anolis nebulosus*, una continental y una insular, esta última bajo condiciones muy particulares, ya que la isla tiene una extensión de sólo 3.3 ha, se encuentra a 0.45 km de la costa continental, y presenta poca riqueza de especies. Estas condiciones en la isla pueden dar como resultado una ampliación del uso que hacen del hábitat y consecuentemente presentar modificaciones morfológicas para mayor adaptación a su entorno. Además, analizamos el papel morfológico de *A. nebulosus* con respecto a los ecomorfos caribeños.

Métodos

Durante el muestreo se capturaron a mano 125 individuos adultos, 39 continentales y 86 insulares, los cuales fueron agrupados en cuatro categorías diferentes de acuerdo al sexo y el sitio: machos insulares (MI), hembras insulares (HI), machos continentales (MC) y hembras continentales (HC). Para cada individuo capturado identificamos el sexo con la presencia (machos) o ausencia (hembras) del pliegue gular, medimos el peso corporal con una Pesola® de 5g (precisión 0.01g), y varias medidas corporales (ver más adelante) usando un Vernier (precisión 0.01mm), asimismo registramos la altura y el diámetro de la percha en el cual fueron observados. Ya que los individuos fueron marcados, usando la técnica de ectomización de falanges (sólo la primera vez) para medir supervivencia, no fueron medidos más de una vez. En enero de 2014 regresamos a ambos sitios de estudio y capturamos 68 individuos más, 21 MC, 18 HC, 16 MI y 14 HI, tomando medidas corporales, además contamos el número de lamelas bajo la tercera y cuarta falange de dedo IV de la pata trasera derecha, usando para ello un microscopio estereoscópico en laboratorio, dicha medida ha sido ampliamente usada en la asignación a los grupos de ecomorfos caribeños (Losos, 2009). Cada individuo fue liberado en su sitio de captura tras el conteo de lamelas.

Medidas morfológicas

En total, medimos diez variables morfológicas para 49 HI, 66 MI, 29 HC y 42 MC. Las características medidas fueron: longitud hocico-cloaca (LHC) desde la punta de nariz hasta la terminación anterior de la cloaca; longitud de la cola (LC) de la terminación anterior de

la cloaca a la punta de cola; longitud del hocico (LH) de la punta del hocico a la base del cráneo; y ancho mandibular (AM) que es la parte más amplia de la mandíbula. Medimos la longitud del brazo (LB) desde el punto en el que la extremidad entra al cuerpo hasta el fin del ápice del codo; longitud del antebrazo (LA) desde el ápice del codo hasta el centro de la muñeca; longitud de la mano (LM) del centro de la muñeca a la punta del dedo IV de la mano; longitud del fémur (LF) desde la inserción a la pared del cuerpo hasta el ápice de la rodilla; longitud de la tibia (LT) del ápice de la rodilla hasta el centro del tobillo; y la longitud de la pata (LP) del centro del tobillo hasta la punta del dedo IV de la pata. Calculamos la longitud total de la extremidad superior (LES) sumando $LB + LA + LM$, y la longitud de la extremidad inferior (LEI) sumando $LF + LT + LP$. En los análisis subsecuentes usamos la raíz cúbica del PC (CMASS) para cumplir con las asunciones de linealidad del procedimiento estadístico empleado (Butler & Losos, 2002). Las medidas morfológicas han sido comúnmente estudiadas en la ecología y evolución de las lagartijas del género *Anolis* (Losos, 1990; Irschick *et al.*, 2000; Klütsch *et al.*, 2007; Pinto *et al.*, 2008).

Para poder comparar las características morfológicas entre los individuos de ambas poblaciones fue necesario, primeramente, realizar un ajuste de los datos, eliminando el sesgo de la talla, para lo cual empleamos el método de Butler y Losos (2002), mismo que está basado en el método de Mosimann (1970). El método Butler-Losos permite la interpretación de divergencia morfológica, ecología funcional, y adaptaciones evolutivas entre diferentes poblaciones, sin sesgo de la talla. Para aplicar el método Butler-Losos promediamos el logaritmo natural de las variables morfológicas medidas en cada individuo, obteniendo un promedio geométrico de la talla. Entonces, obtuvimos la

diferencia de la media geométrica de la talla y el valor de cada variable transformada a logaritmo natural: $\ln(x_i) - \ln(x)$, donde x_i es la media geométrica del individuo i , y y_i es la variable a la que queremos remover el efecto de la talla en el individuo i .

Realizamos regresiones lineales de las variables morfológicas con respecto a la talla (LHC) para comprobar su linealidad. Las regresiones mostraron la existencia de dos morfos para hembras y dos para machos en ambos sitios, estos fueron nombrados como morfo grande y morfo pequeño. Además realizamos una correlación entre las variables morfológicas con la finalidad de eliminar las que podrían presentar multilinealidad; las variables morfológicas que usamos en el resto de los análisis fueron LH, AM, LBr, LABr, LM, LP, LCol, LFe y CMASS. Posteriormente aplicamos un análisis MANOVA para determinar si las medidas morfo-métricas ajustadas (sin efecto de la talla) difieren entre sitios, sexo y morfo.

Ya que el análisis MANOVA mostró diferencias estadísticamente significativas, aplicamos un análisis canónico discriminante (ACD), usando las variables ajustadas, para calcular la probabilidad de clasificar correctamente cada individuo dentro de su grupo (MIGde, MIPqñ, HIGde, HIPqñ, MCGde, MCPqñ, HCGde y HCPqñ). Además, hicimos una correlación canónica para investigar la relación morfología-uso del hábitat para la especie, es decir, sin dividir por sitio, sexo o morfo.

Para determinar si el morfo-espacio ocupado por las lagartijas *A. nebulosus* de ambos sitios de estudio difieren del morfo-espacio ocupado por los seis ecomorfos caribeños (Losos & Queiroz, 1997), realizamos un análisis de componentes principales (ACP), usando

datos de 33 especies de lagartijas *Anolis* caribeñas proporcionados por Losos y Queiroz. Las medidas empleadas para realizar dicho análisis fueron: la LHC, LES, LEI, LC, CMASS y el número de lamelas. Comparamos los ecomorfos caribeños con las lagartijas *A. nebulosus* insulares y continentales dentro del espacio morfológico definido por los ejes PC1 y PC2.

Para comparar el uso del hábitat entre las lagartijas *A. nebulosus* y los ecomorfos caribeños, realizamos dos análisis de componentes principales para reducir la dimensión de las variables del uso del hábitat, obteniendo un PC1 con nuevas puntuaciones para cada individuo (PC1HU), y reducir la dimensión de las variables morfológicas, obteniendo dos PC's con nuevas puntuaciones para cada individuo (PC1Mf y PC2Mf). Los tres PC's presentaron eigenvalores mayores de 1. Usando las nuevas puntuaciones de cada individuo realizamos dos regresiones lineales usando como variable independiente PC1HU y como variables dependientes PC1Mf y PC2Mf, guardando los residuos no tipificados. Finalmente realizamos un análisis ANOVA Kruskal-Wallis con los residuos no tipificados entre los ecomorfos caribeños y las lagartijas *A. nebulosus*.

Resultados

Las variables que mostraron multilinealidad y que fueron excluidas de los análisis fueron la LHC, la LT, la LES, la LTi y la LEI.

El análisis MANOVA sugirió diferencias significativas en la morfología de las lagartijas *A. nebulosus* entre sitios (Lambda de Wilks, $F = 8.05$, $df = 8$, $P < 0.001$), sexos (Lambda de Wilks, $F = 3.3$, $df = 8$, $P = 0.002$) y morfo (Lambda de Wilks, $F = 437.4$, $df = 8$, $P = 0.001$), además las interacciones sitio-sexo (Lambda de Wilks, $F = 2.6$, $df = 8$, $P = 0.011$), sitio-

morfo (Lambda de Wilks, $F = 3$, $df = 8$, $P = 0.004$) y sexo-morfo (Lambda de Wilks, $F = 2.1$, $df = 8$, $P = 0.035$) también fueron significativas. El análisis discriminante clasificó correctamente el 71% de los casos. El porcentaje de clasificación para cada grupo fue: 82.4% MIGde, 93.3% MIPqñ, 54.8% HIGde, 100% HIPqñ, 40.6% MCGde, 100% MCPqñ, 77% HCGde y 100% HCPqñ. La función 1 (Lambda de Wilks = 0.013, $df = 63$, $P < 0.001$), función 2 (Lambda de Wilks = 0.396, $df = 48$, $P < 0.001$), función 3 (Lambda de Wilks = 0.552, $df = 35$, $P < 0.001$), función 4 (Lambda de Wilks = 0.075, $df = 24$, $P = 0.001$) y función 5 (Lambda de Wilks = 0.864, $df = 15$, $P = 0.04$) resultaron significativas. Las dos primeras funciones explicaron el 97.8% de la variación. Las variables de mayor peso para la función discriminante 1 fueron LH, AM y Labr, y para la función discriminante 2 fueron CMASS, LP y LC (Figura 1).

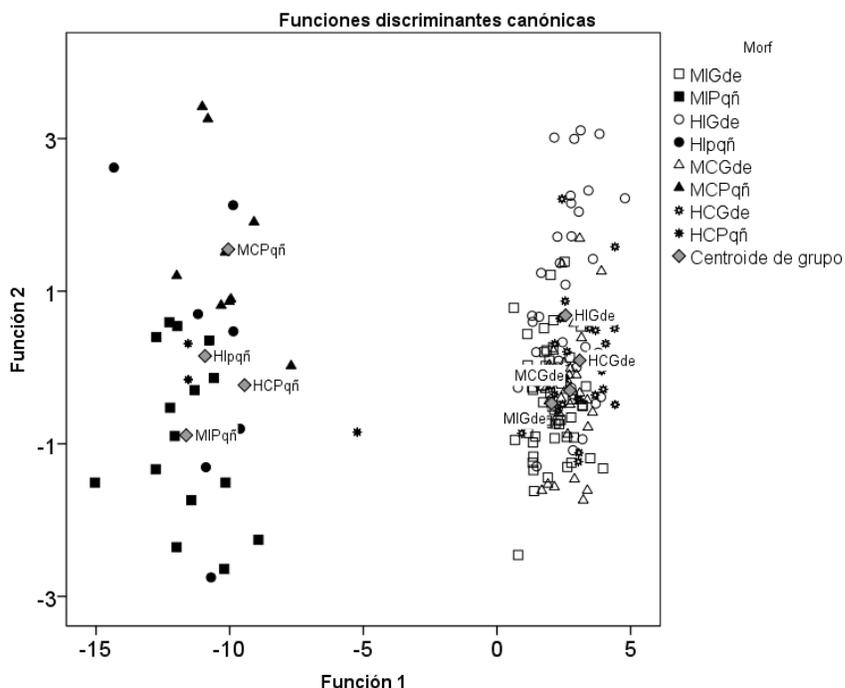


Figura 1. Gráfico de dispersión de los ocho diferentes morfos en las funciones discriminantes 1 y 2. Donde (M) se refiere a los machos, (H) a las hembras, (C) al continente, (I) a la isla, (Gde) al morfo grande y (Pqñ) al morfo pequeño.

La correlación canónica entre las variables morfológicas y las variables de uso del hábitat de las lagartijas *A. nebulosus* resultó significativa ($R^2 = 0.16$, $Ji^2 = 36.03$, $df = 18$, $P = 0.006$).

Sin embargo, los valores de las correlaciones fueron bajas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Correlación entre variables morfológicas y variables del uso del hábitat.

	lnAltura	lnDiámetro
CMASS (peso)	-0.102	-0.059
Long cola	0.173	0.015
Long hocico	0.093	-0.058
Ancho Mandíbula	0.007	-0.051
Long brazo	-0.097	0.008
Long antebrazo	-0.169	0.076
Long mano	0.191	0.038
Long Fémur	-0.103	0.005
Long pata	-0.054	0.069

Los dos primeros factores, cuyo eigen-valor es mayor de 1, explican el 87% de la variación en la morfología de los ecomorfos caribeños, incluyendo ambas poblaciones de lagartijas *A. nebulosus*. El factor 1 mide la LHC (0.95), la LES (0.95), y la LEI (0.90), ya que son las variables con mayor peso en dicha función. El factor 2 mide el PC (-0.90) y la LC (0.89), siendo estas las variables con mayor peso. Las lagartijas *A. nebulosus* difieren ampliamente en el PC1 de los ecomorfos gigante-corona y arbusto hierba, y son más similares a los ecomorfos tronco-suelo y tronco corona. En el PC2, las lagartijas *A. nebulosus* se diferencian ampliamente del resto de los ecomorfos (Figura 2).

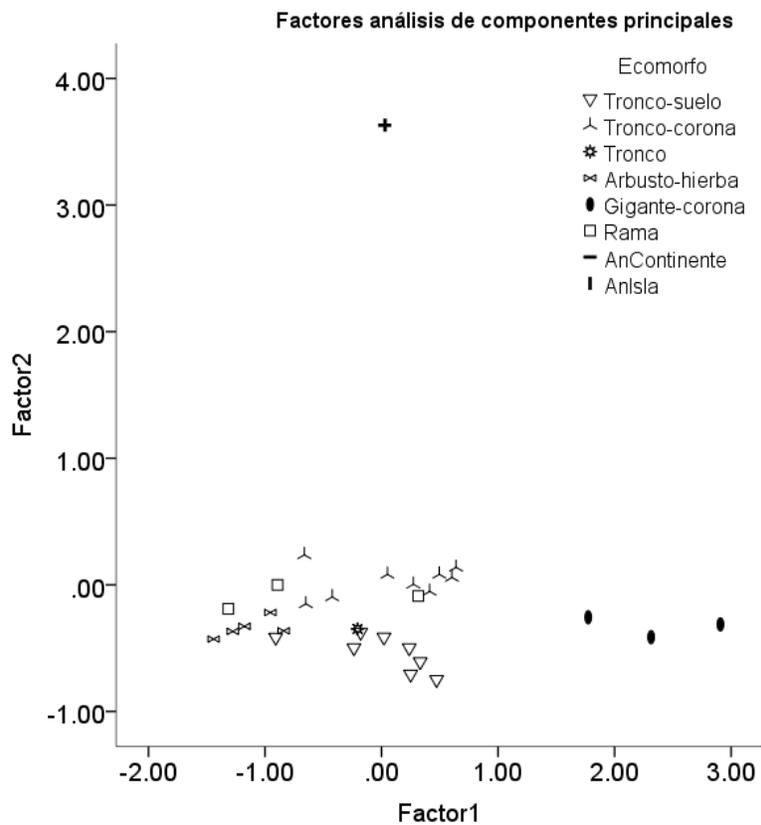


Figura 2. Gráfica de dispersión de las coordenadas de los factores 1 y 2 de los seis ecomorfos caribeños y las lagartijas *A. nebulosus* de ambas poblaciones.

La relación entre la morfología y el uso del hábitat no difirió entre las lagartijas *A. nebulosus* y los ecomorfos caribeños ni en el factor 1 de morfología (Kruskall-Wallis test, $H = 13.59$, $df = 7$, $P = 0.58$), ni en el factor 2 (Kruskall-Wallis test, $z = 2.74$, $df = 7$, $P = 0.16$), este último es donde la diferencia con los ecomorfos caribeños es mayor (Figura 3).

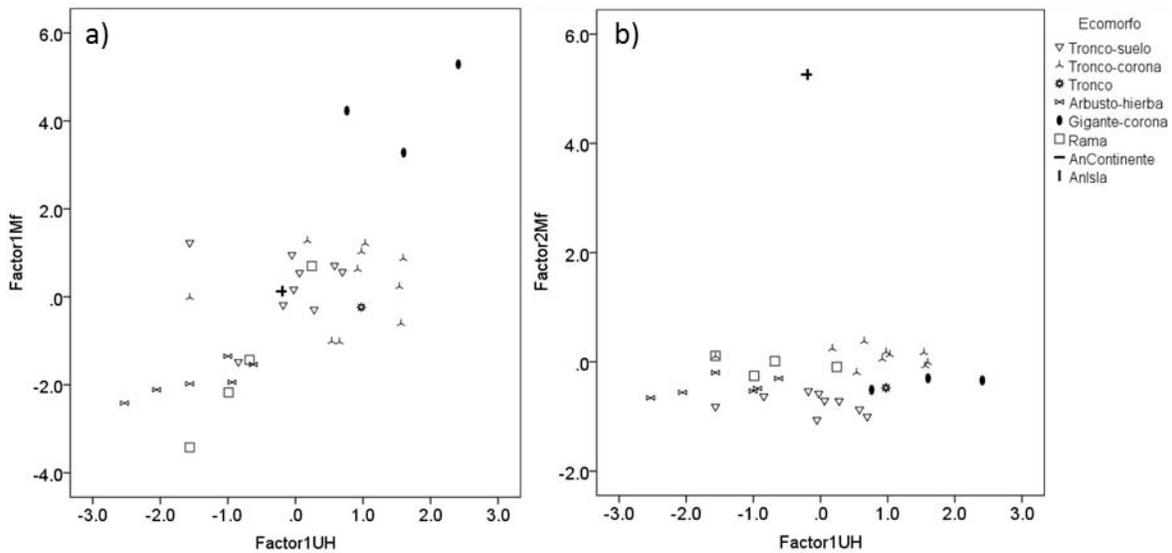


Figura 3. Gráficas de dispersión entre la función 1 del PCA de las variables del uso del hábitat y la función 1 (a) y 2 (b) del PCA de la morfología.

Discusión

Nuestros resultados mostraron una diferenciación morfológica entre ambas poblaciones, entre machos y hembras, y entre el morfo grande y el morfo pequeño. El análisis discriminante clasificó correctamente un gran porcentaje de individuos dentro del grupo de pertenencia. La diferenciación morfológica mostrada en las lagartijas *A. nebulosus* seguramente está ligada a la gran plasticidad que se sugiere posee este género de lagartijas (Losos *et al.*, 1997) y a su adaptación a las condiciones físicas y ecológicas de su entorno.

Las pequeñas variaciones en la estructura de la vegetación entre la isla y la zona continental, a pesar de que ambas presentan bosque tropical caducifolio como principal tipo de vegetación y a pesar de encontrarse separadas por tan solo 0.45km, pueden llevar a diferenciar la morfología entre los individuos insulares y los continentales, la relación entre el uso del hábitat y la morfología ha sido registrada en algunas lagartijas de este

género (Irschick *et al.*, 1997; Butler & Losos, 2002; Gillis *et al.*, 2009), relación que a pesar de no ser alta también la registramos en la lagartija *A. nebulosus*. La diferencia entre las poblaciones es una combinación de ambas funciones discriminantes (Figura 1), cuyas variables de mayor peso son LH, AM, LAb, CMASS, LP y LC, las cuales están relacionadas con la agresión, la alimentación y el desplazamiento (Pounds, 1988; Irschick & Losos, 1998; Verwaijen *et al.*, 2002). Las diferentes condiciones en cuanto a depredación, competencia interespecífica y competencia intraespecífica entre la isla y el continente pueden conducir a la estructuración morfológica, ya que por ejemplo, mayor tasa de depredación en el continente puede limitar el tiempo de actividad y frecuencia de movimiento de las lagartijas *A. nebulosus* (Lister & García, 1992), y mayor presión por competencia intraespecífica podría conducir a las lagartijas a modificaciones que las haga más aptas competitivamente o distribuir más ampliamente los recursos alimenticios (Verwaijen *et al.*, 2002).

La diferencia morfológica encontrada entre hembras y machos está mayormente explicada por la función 2, la cual está más relacionada con el desplazamiento. Dicha diferencia puede deberse a los roles desempeñados por cada sexo, la prioridad de los machos es defender su territorio de otros machos para tener mayor acceso a parejas sexuales, mientras que la prioridad de las hembras es la búsqueda de alimento que les permita tener una condición corporal adecuada para la reproducción, incrementando así el tamaño y número de puestas (Andrews, 1971; Stamps, 1982; Kattan, 2007), esta diferenciación entre machos y hembras es un fenómeno ampliamente encontrado en la naturaleza (Butler & Losos, 2002).

La función discriminante 1 separa claramente dos morfos de hembras y dos de machos en ambos sitios, función en la que las variables de mayor peso son las de la forma de la cabeza (Figura 1). Una cabeza de mayor tamaño en machos y hembras podría incrementar sus habilidades competitivas (Comendant *et al.*, 2003; Lailvaux *et al.*, 2004), entre machos puede dar ventajas en enfrentamientos agresivos, ya que se incrementa la fuerza y apertura de la mordida (Lailvaux *et al.*, 2004), mientras que entre hembras podría implicar la ampliación en el tamaño de las presas (Verwaijen *et al.*, 2002), influyendo positivamente en los requerimientos físicos para la reproducción.

La diferencia en el espacio morfológico entre las lagartijas *A. nebulosus* con respecto a los ecomorfos caribeños parece dictada por el PC y la LC, ambas variables fueron las de mayor peso en la función 2 (figura 2) y se ha sugerido que están ampliamente relacionadas con la capacidad de locomoción (Pounds, 1988; Irschick & Losos, 1998). A pesar de no existir diferencia en el uso del hábitat entre las lagartijas *A. nebulosus* y los ecomorfos caribeños, la amplia diferencia en la función 2 sugiere contrastes en la movilidad de las lagartijas *A. nebulosus*, lo cual podría deberse a la ausencia de competidores congéneres en las poblaciones de lagartijas *A. nebulosus* de nuestro estudio, ya que la competencia entre congéneres juega un papel esencial en el uso que hacen del hábitat los ecomorfos caribeños (Jenssen, 1973).

Las alternativas evolutivas que permite el aislamiento de las poblaciones pueden expresarse morfológicamente a partir de la adaptación de los individuos a un entorno y a la plasticidad fenotípica de las especies en cuestión, lo que puede originar a mediano o largo plazo, nuevas especies. Las lagartijas *A. nebulosus* insulares podrían estar bajo este

proceso, primeramente y como se observa en nuestros resultados, diferenciándose morfológicamente de la población continental. Además, características ecológicas como la ausencia de competidores congéneres conducen a las lagartijas *A. nebulosus* a diferenciarse ampliamente de las lagartijas del género *Anolis* que habitan en el caribe.

Bibliografía

Andrews, R. M. 1971. Structural Habitat and Time Budget of a Tropical *Anolis* Lizard. *Ecology*, 52: 262–270.

Butler, M. A. & Losos, J. B. 2010. Multivariate sexual dimorphism , sexual selection , and adaptation in greater antillean *Anolis* lizards. *Ecological Society of America* 72: 541–559.

Comendant, T., Sinervo, B., Svensson, E. I. & Wingfield, J. 2003. Social competition, corticosterone and survival in female lizard morphs. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 948–55.

Gillis, G. B., Bonvini, L. & Irschick, D. J. 2009. Losing stability: tail loss and jumping in the arboreal lizard *Anolis carolinensis*. *The Journal of Experimental Biology*, 212: 604–9. doi:10.1242/jeb.024349

Irschick, D. J. & Losos, J. B. 1998. A Comparative Analysis of the Ecological Significance of Maximal Locomotor Performance in Caribbean *Anolis* Lizards. *Evolution*, 52: 219–226.

Irschick, D. J., Vitt, L. J., Zani, P. A. & Losos, J. B. 1997. A Comparison of Evolutionary Radiations in Mainland and Caribbean *Anolis* Lizards. *Ecology*, 78: 2191–2203.

Jenssen, T. A. 1973. Shift in the Structural Habitat of *Anolis Opalinus* Due to Congeneric Competition. *Ecology*, 54: 863–869.

- Kattan, G. 2007. Sleeping Perch Selection in the Lizard *Anolis ventrimaculatus* Gustavo Kattan. *Biotropica*, 16: 328–329.
- Klütsch, C. F. C., Misof, B., Grosse, W.-R. & Moritz, R. F. a. 2007. Genetic and morphometric differentiation among island populations of two *Norops* lizards (Reptilia: Sauria: Polychrotidae) on independently colonized islands of the Islas de Bahia (Honduras). *Journal of Biogeography*, 34: 1124–1135.
- Lailvaux, S. P. & Irschick, D. J. 2007. The evolution of performance-based male fighting ability in Caribbean *Anolis* lizards. *The American Naturalist*, 170: 573–86.
- Lister, B. C. & Garcia, A. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 61: 717–733.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32: 1683–1699.
- Losos, J. B. 1990. Ecomorphology, Performance Capability, and Scaling of West Indian *Anolis* Lizards : An Evolutionary Analysis. *Ecological Monographs*, 60: 369–388.
- Losos, J. B. 2009. Lizards in an evolutionary tree. Ecology and adaptive radiation of anoles. (U. of C. Press, Ed.) (1st ed., p. 507).
- Losos, J. B., Irschick, D. J. & Schoener, T. W. 1994. Adaptation and Constraint in the Evolution of Specialization of Bahamian *Anolis* Lizards. *Evolution*, 48: 1786–1798.
- Losos, J. B. & Queiroz, K. De. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61: 459–483.

Losos, J., Jackman, T., Larson, a, Queiroz, K. & Rodriguez-Schettino, L. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* (New York, N.Y.), 279: 2115–8.

Losos, J., Warheit, K. I. & Schoener, T. W. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Letters to Nature*, 387: 70–73.

Mosimann, J. E. 1970. Size Allometry : Size and Shape Variables with of the Lognormal Characterizations and Generalized Gamma Distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65: 930–945.

Pinto, G., Mahler, D. L., Harmon, L. J. & Losos, J. B. 2008. Testing the island effect in adaptive radiation: rates and patterns of morphological diversification in Caribbean and mainland *Anolis* lizards. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 275: 2749–57.

Pounds, J. A. 1988. Ecomorphology , Locomotion , and Microhabitat Structure: Patterns in a Tropical Mainland *Anolis* Community. *Ecological Monographs*, 58: 299–320.

Schaad, E. W. & Poe, S. 2010. Patterns of ecomorphological convergence among mainland and island *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101: 852–859.

Stamps, J. A. 1982. The Relationship Between Ontogenetic Habitat Shifts , Competition and Predator Avoidance in a Juvenile Lizard (*Anolis aeneus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 19–33.

Thomas, G. H., Meiri, S. & Phillimore, A. B. 2009. Body size diversification in anolis: novel environment and island effects. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 63: 2017–2030.

Verwaijen, D., Van Damme, R. & Herrel, A. 2002. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16: 842–850.

Wright, S. J., Kimsey, R. & Campbell, C. J. 1984. Mortality Rates of Insular *Anolis* Lizards: A Systematic Effect of Island Area? *The American Naturalist*, 123: 134–142.

Consideraciones finales

El presente trabajo comprendió la medición de la competencia y la depredación, y su influencia en diferentes atributos de las poblaciones, contrastando para ello dos poblaciones de lagartijas *Anolis nebulosus* con características particulares provenientes de un hábitat insular y uno continental. Nuestros resultados sugieren que ambas poblaciones están sujetas a diferentes procesos ecológicos, ya que en el continente los niveles de las interacciones interespecíficas son mayores que en la isla, mientras que en esta última son más altos los niveles de las interacciones intraespecíficas.

El efecto de estas interacciones en cada uno de los sitios se traduce en mayor densidad poblacional, mejor condición corporal y mayor tasa de crecimiento en la isla que en el continente, el uso que hacen del hábitat y la morfología difieren entre sitios, a pesar de encontrar niveles de supervivencia y de disponibilidad de alimento similares entre ambos sitios. Con esto se sugiere que las interacciones interespecíficas afectan más y negativamente a la población continental que las interacciones intraespecíficas a la población insular.

A través del presente trabajo se apoyan hipótesis sobre la importancia de la depredación, competencia inter e intraespecífica en poblaciones insulares, las cuales, mencionan que la depredación y competencia interespecífica disminuyen, y la competencia intraespecífica, siendo esta la interacción que influye mayormente en la ecología y biología de las poblaciones insulares de lagartijas. Al respecto, Podemos abordar el tema particular del artículo de Calsbeek y Cox (), posteriormente refutado por Losos y (), cuyo contenido intenta proponer la importancia de la competencia intraespecífica infiriéndola a partir de

la densidad poblacional, argumento que bien podría ser apoyado en el presente trabajo, sin que ello signifique desacreditar los argumentos propuestos por Losos y (), ya que la particularidad de los sistemas pueden influir ampliamente en las características ecológicas y biológicas de las especies que ahí residen.

Como sucede en el nuestro, los trabajos que se llevan a cabo en la naturaleza difícilmente tienen forma de ser replicados debido al dinamismo de dichos sistemas, ya que su manipulación por el investigador esta fuera de su alcance, es el caso de eventos como los huracanes o, como en nuestro trabajo, de la comparación de dos sistemas. Sistemas que permiten poner a prueba una hipótesis aunque las respuestas o conclusiones no sean completamente definitivas debido al dinamismo ya mencionado. Sin embargo, la acumulación de conocimiento de la ecología en campo permite conocer con mayor éxito y convencimiento generalidades y patrones sobre los procesos que ocurren en la naturaleza.

Sin embargo, nuestro trabajo también aporta gran información al momento de contrastar los resultados contra lo reportado para los ecomorfos caribeños, ya que dichos ecomorfos comparten el hábitat con congéneres y es muy probable que la interacción entre ellos sea la de mayor influencia en las características ecológicas, biológicas y evolutivas de las especies participantes. A diferencia de ello, en nuestro sistema de estudio la carencia de la competencia entre congéneres, nos permitió explorar la importancia de otras interacciones. Sugiriendo que en poblaciones continentales de lagartijas, las interacciones interespecíficas como la competencia y la depredación son las que más influyen en su ecología y biología, mientras que en las poblaciones insulares la competencia

intraespecífica adquiere gran relevancia, siempre tomando en cuenta que pueden cambiar dependiendo de diversos factores entre los que se encuentra, el tamaño del área, la distancia al continente, y la eficiencia de las especies presentes.

Differences in growth rate, body condition, habitat use and food availability between island and mainland lizard populations of *Anolis nebulosus* in Jalisco, Mexico

Héctor Hugo Siliceo-Cantero* and Andrés García†,1

* Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. C. P. 04510

† Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. C. P. 48980

(Received 13 February 2014; revised 2 June 2014; accepted 3 June 2014; first published online 27 June 2014)

Abstract: Lizards of the genus *Anolis* have been widely studied, however, little is known about the effects of environmental seasonality, food availability and geographic isolation on body condition, growth rate and habitat use of lizards. The existence of an insular and a continental population of *Anolis nebulosus* (clouded anole), separated by only 0.47 km, represents an ideal opportunity to address this topic. We compared seasonal fluctuations in food availability (arthropod density) for anoles, as well as body condition, growth rate and habitat use in the two populations. Food availability throughout the year was sampled every 2 mo by trapping arthropods at each site. Lizards were also monitored and measured every 2 mo by surveying three quadrats in each site over 2 y giving a total of 30 visits for each quadrat. Results suggested that composition and density of food supply was similar for the two populations. Nevertheless, food supply responded to seasonality of rainfall, with an increase of 1.5 times during the rainy season. Despite similarity in food availability, insular anoles had body condition that was 5–10 times better, with growth rate twice as fast, and used similar perches. The role of predation, and inter- and intraspecific competition are discussed as possible drivers.

Key Words: competition, environmental seasonality, perch use, predation

INTRODUCTION

Species of the genus *Anolis* (anoles hereafter) are a diverse group (c. 361 species) of Neotropical lizards, which is distributed from northern California, USA, to the northern half of South America and the Caribbean islands (Losos 2009). The great variation in body condition, body size, habitat use, clutch size and number of clutches reported in this group are ecological traits affected by predation, inter- and intraspecific competition and food resource availability (Schoener *et al.* 2002). Body condition and growth rate are negatively affected by high predation rate, intense inter- and intraspecific competition and low food availability because of exclusion from, or limitation of, optimal resources (Harmon *et al.* 2007, Schoener *et al.* 2002). Nevertheless, intraspecific competition can also promote an increase in growth rate and body condition due to the competitive advantages of larger body size (Le Galliard *et al.* 2003, Pafilis *et al.* 2009).

However, the interaction of these factors may differ between insular and continental environments (Palkovacs 2003). It has been suggested that interspecific competition and predation tend to be less intense on islands than on the continent, since the reduced area of islands translates into fewer species that are potential competitors or predators of anole lizards (Thomas *et al.* 2009). The release from predation and interspecific competition tends to increase the intensity of intraspecific competition in insular lizard populations (Schoener *et al.* 2002). The impact of intraspecific competition on insular anoles is unclear, since this could force anole lizards to increase growth rates so as to acquire larger body sizes and be more competitive (Le Galliard *et al.* 2003, Pafilis *et al.* 2009), or alternatively this could lead to decreased body condition and consequently lower growth rates.

In this paper we compare an insular and a continental population of *Anolis nebulosus* (Wiegmann 1834) with contrasting densities (113 and 15 individuals ha⁻¹ respectively, unpubl. data). We aimed to compare growth rate, body condition, perch use and food availability

¹ Corresponding author. Email: chanoc@ib.unam.mx

for the two populations experiencing different levels of competition and predation. We hypothesized that lower species richness on the island (Arizmendi *et al.* 1991, Ceballos & Miranda 2000, CONANP 2008, García & Ceballos 1994) leading to decreased predation and interspecific competition, and increased intraspecific competition, would result in better body condition, faster growth rate and differences in height and diameter of perch use for insular compared with continental anoles.

METHODS

Study site

The insular population was studied at San Agustín Island (19°32'04.63"N, 105°05'18.08"W), which is located at 0.47 km from Pueblo Chamela on the south-western coast of Jalisco, Mexico. This is a tiny island with a total area of approximately 3.3 ha and maximum 280 m length and 230 m width, which probably was disconnected from the mainland between 7000 to 3600 y BP, when sea level increased slowly from -10 m to -2 m with respect to the current sea level (Ramírez-Herrera *et al.* 2004). The continental study population was located at the Chamela Biological Station (19°29'48.61"N, 105°02'25.89"W), of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, located 5.5 km from San Agustín Island.

Both study sites occur in protected areas. San Agustín Island is included within the Santuario de las Islas de Chamela, which protects nine species of bird and five reptiles including *A. nebulosus* (CONANP 2008). The Chamela Biological Station is part of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve comprising an area of 13 142 ha with 70 species of mammal, 270 birds, 19 amphibians and 68 reptiles including *A. nebulosus* (Arizmendi *et al.* 1991, Ceballos & Miranda 2000, García & Ceballos 1994). Both sites are characterized by a strong seasonality in precipitation in which rainfall is concentrated from July to October, with an extended dry season that can last up to 8 mo. Average annual rainfall is 749 mm with mean 24.9°C temperature (Bullock 1986). At both sites, seasonal tropical dry forest is the dominant vegetation, and is characterized by the deciduous nature of trees which drop their leaves in the dry season. However, trees are smaller on the insular site than in the continental forest. Despite the existence of eight islands and four islets in Chamela Bay, anole lizards have not been recorded on any of the other islands (A. García pers. obs.), which also occur further from the mainland, meaning it was not possible to replicate the study on other islands within the bay.

Study species

Anolis nebulosus is a small, insectivorous, arboreal lizard, endemic to Mexico, which is distributed from Eastern Sonora along the Pacific slope to Southern Guerrero and the Balsas basin. Average snout-vent length is 42 mm in males and 36 mm in females, while body weight is 1.7 g and 1.6 g respectively (García & Ceballos 1994).

Data collection

At each site we estimated food availability (arthropods) for anoles using nine traps made with squares (25 × 25 cm) of plastic covered with Tanglefoot® to capture arthropods. These traps were set for 48 h, every 2 mo for a year. Arthropods were collected in 70% ethanol for subsequent taxonomic identification to Order level.

At each study site we surveyed three 25 × 25 m (625 m²) quadrats for lizards over three consecutive days, every 2 mo from October 2010 to September 2012, giving a total of 30 visits or 135 survey h for each quadrat over 2 y. Each quadrat was surveyed at different time periods on each of the 3 d: (1) 09h00–10h30; (2) 10h30–12h00; and (3) 12h00–13h30. Each individual encountered during the surveys was hand-captured and weighed with a 5 g pesola® (precision ± 0.3%), and length measurements were taken using a Vernier caliper (precision 0.01 mm). The sex of the individual was determined by presence (male) or absence (female) of dewlap. Perch diameter and height were recorded for each captured individual. Each specimen was marked by toe clipping (only once), and was immediately released at the capture site. To date no adverse effects on reptiles have been reported when using this marking technique (Beausoleil *et al.* 2004, Losos 2009). However, to minimize any potential impact, clipping was done at the tip of the toe free of lamellae.

Body condition (condition or corpulence index) is an estimate of an individual animal's fitness, or coefficient of the relative size of energy stores compared with structural body components (Green 1999). We calculated body condition by the scaled mass-index method (Peig & Green 2009), since this considers the relationship with various body component measures that vary between species and populations. We used the natural logarithm of the weight and body size of each individual in the formula $\hat{M}_i = M_i(L_0/L_i)^{b_{SMA}}$ (Peig & Green 2009), where M_i is the body mass of individual i , L_i is the linear body measurement (logSVL) of individual i , L_0 is a representative value of L in the sample (e.g. the arithmetic mean value), b_{SMA} is the scaling exponent estimated by the SMA (standardized major axis) regression of M on L (logMASS/logSVL) and \hat{M}_i is the predicted body

mass for individual i when the linear body measure is standardized to L_0 . Data were categorized by site (island, mainland) and sexual maturity (adult male, adult female and juvenile). Additionally, given that there is seasonal fluctuation of arthropod resources in dry forest (Lister & García 1992), data were separated into rainy (September, October and December) and dry (February, April and June) seasons.

Mark–recapture data were used to calculate growth rate defined as the increase in body size of an individual divided by the number of days between two consecutive capture events (Schlaepfer 2006). Juveniles were excluded from this analysis due to the limited number of juveniles captured.

Statistical analyses

Average arthropod density was determined at the Order level for each site, every 2 mo. The density of arthropods was standardized as $DA_i = (AM_i - AAY)/SD$ (Longford 2009), modification of: $D = (\mu_1 - \mu_2)/\sigma$, where DA_i is the standard density of arthropods for the month i , AM_i is the number of captured arthropods in the month i , AAY is the average of arthropods throughout the year, and SD is the standard deviation. A repeated-measures ANOVA with Bonferroni test was used to compare arthropod density among sites and capture months.

Body condition data had a normal distribution for 8 of 11 groups (Shapiro–Wilk test, $P > 0.05$). No juveniles were recorded on the island during the dry season; therefore we first conducted statistical analysis with only adults applying three-way ANOVA to compare body condition by site, season and sexual maturity. Second, we used two-way ANOVA for mainland individuals to compare body condition between season and sexual maturity. For the insular population we applied one-way ANOVA to compare body condition between adult males, adult females and juveniles. As no juveniles were recorded on the island in the dry season, the contrast between seasons was conducted only for adults applying two-way ANOVA to compare between seasons and sexes. Finally, we used two-sample t -tests to contrast body condition of juveniles between insular and continental sites during the rainy season.

We tested three equations for growth rate to determine the best fit to the data: linear $Gr = A \times r \times (1 - (AL/A))$, logistic by length $Gr = AL \times r \times (1 - (AL/A))$, and logistic by weight $Gr = (r \times AL/3)((1 - AL^3)/A^3)$; where Gr is the growth rate, A is the asymptotic body length, r is the characteristic parameter for growth and AL is the average length (Dunham 1978). Data were better adjusted to the logistic equation by weight model ($R^2 = 0.228$), than linear ($R^2 = 0.105$) and logistic by length models ($R^2 = 0.217$). Data were not normally distributed (k -s,

$P < 0.05$), therefore we applied Kruskal–Wallis ANOVA to compare between sites and sexes.

Data on perch use were not normally distributed, and this was not improved by natural-logarithm transformation. Therefore, we used a three-way MANOVA, including the height and diameter of the perch to compare between sexes, sites and seasons; as this analysis is robust enough to work with non-normal data (Olson 1974, Stenbacka *et al.* 2010). To detect relationships between biological variables (weight and size) and habitat-use variables (height and diameter), we first conducted a principal components analysis for each group of variables to reduce their dimensionality. Thus, we obtained new scores of PC1 and PC2 for each individual, with eigenvalue > 1 . Finally we conducted an ANCOVA analysis using PC1 as the dependent variable, PC2 as a covariate, and site and sex as factors. All statistical analyses were run in STATISTICA 7[®] and SPSS 17[®].

RESULTS

Food availability

The composition of food items available for both populations of *A. nebulosus* included the following Orders: Diptera, Orthoptera, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera, Heteroptera and Lepidoptera. Food (arthropods) availability did not differ statistically between sites ($F = 2$, $df = 1$, $P = 0.17$), but varied significantly among survey periods of the year ($F = 7.17$, $df = 5$, $P < 0.001$), with a significant interaction of survey period with site ($F = 2.34$, $df = 5$, $P = 0.049$). At both sites, the highest density of arthropods was recorded in June (Bonferroni test, $P < 0.05$). However, on the island, arthropod abundance increased gradually over the dry-season months of December to June, with lowest density in the rainy-season month of September. By comparison, on the mainland arthropod abundance varied little over the dry season from October to April, with a peak in abundance in June and declining again in September (Figure 1).

Body condition

Body condition of adults differed between sites ($F = 141$, $df = 1$, $P < 0.0001$), seasons ($F = 26.4$, $df = 1$, $P < 0.0001$) and sexes ($F = 154$, $df = 1$, $P < 0.0001$). Anole lizards had better body condition on the island than on the mainland for both males and females and in both seasons (Figure 2). Furthermore, body condition was better in the rainy season relative to the dry season for each sex at each site (Figure 2), and at each site females had better body

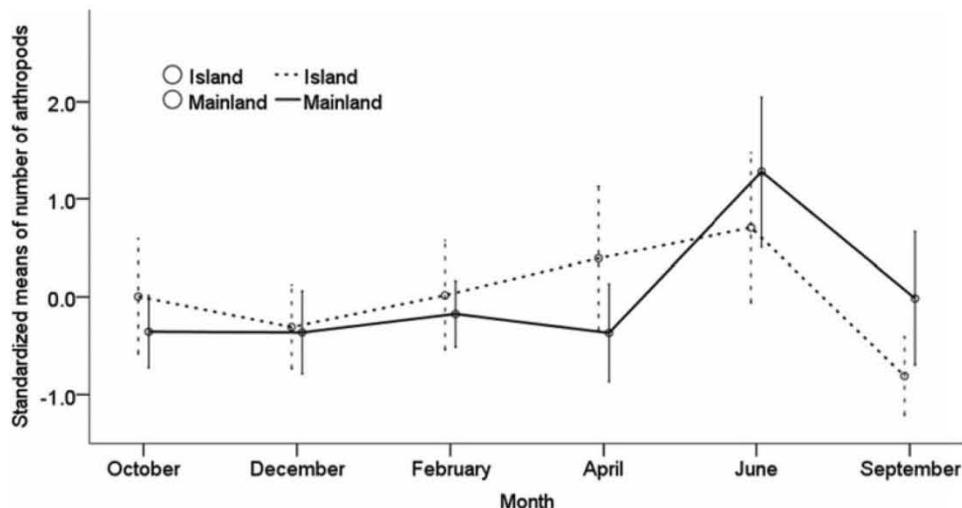


Figure 1. Standardized means with 95% confidence intervals of number of arthropods (food supply to *Anolis nebulosus*) trapped at the Chamela Biological Station on the mainland, and on San Agustín Island, from October 2010 to September 2011.

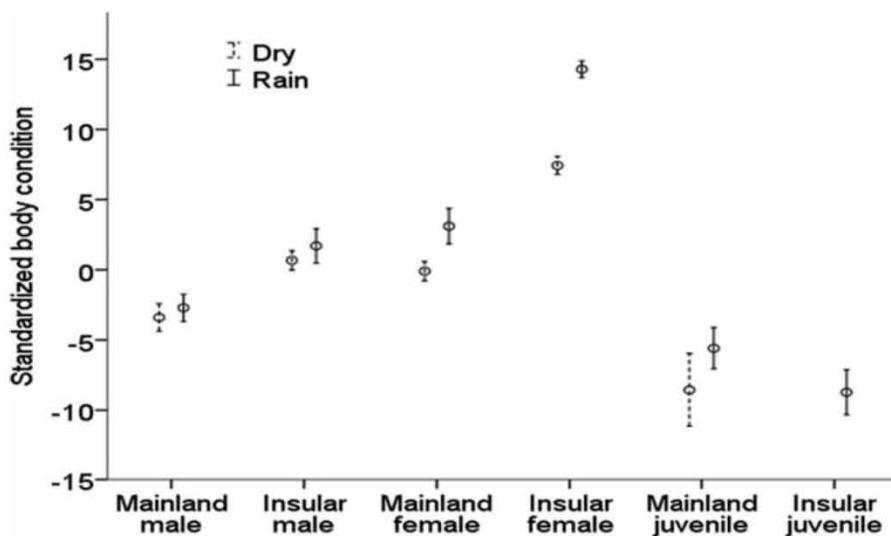


Figure 2. Standardized body condition (mean with 95% confidence intervals) of males, females and juveniles of *Anolis nebulosus* on San Agustín Island and the Chamela Biological Station on the mainland, in the dry and rainy seasons.

condition than males (Figure 2). On the continent, body condition differed significantly by sexual maturity ($F = 62$, $df = 2$, $P < 0.0001$) and between seasons ($F = 14.6$, $df = 1$, $P = 0.0002$), being better during the rainy season, and better for adult females than adult males and juveniles. For the island population, adult female lizards also had significantly better body condition than adult males and juveniles ($F = 258$, $df = 2$, $P < 0.0001$), body condition of adults was significantly better in the rainy season ($F = 9.3$, $df = 1$, $P = 0.002$) and was significantly better in females ($F = 29$, $df = 1$, $P < 0.001$). In contrast to adults, juveniles had better body condition on the mainland than for the island population ($t = 2.5$, $df = 43$, $P = 0.016$; Figure 3).

Growth rates

Growth rates differed between sites ($F = 4.74$, $df = 1$, $P = 0.031$), being higher for insular males ($\dot{x} = 0.012$) and females ($\dot{x} = -0.029$) compared with their continental counterparts (males: $\dot{x} = -0.006$; and females: $\dot{x} = -0.042$, Figure 3). There was no significant difference between sexes within each site ($F = 0.78$, $df = 1$, $P = 0.37$).

Perch use

Island and mainland anoles tended to use perches of similar height and diameter ($F = 2.57$, $df = 2$, $P = 0.077$),

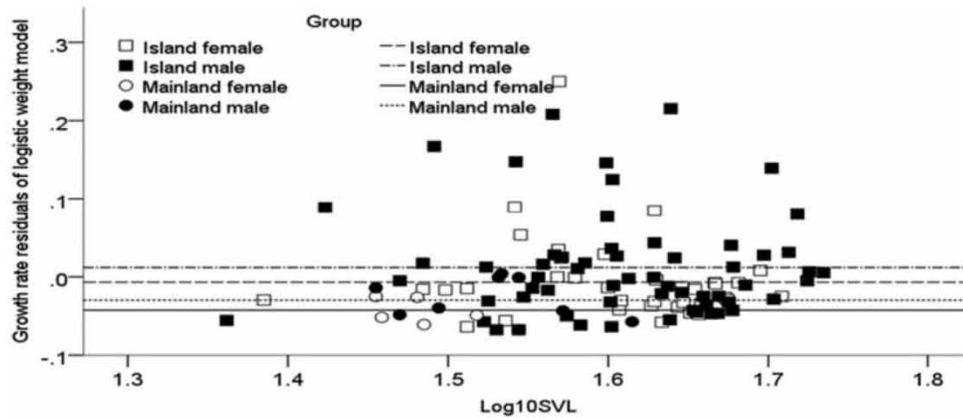


Figure 3. Residual growth rate (logistic weight model scatter plot) of male and female *Anolis nebulosus* on San Agustín Island and the Chamela Biological Station on the mainland. Lines are growth rate means for the Y axis. Log10SVL is the logarithm with base 10 of snout-vent length.

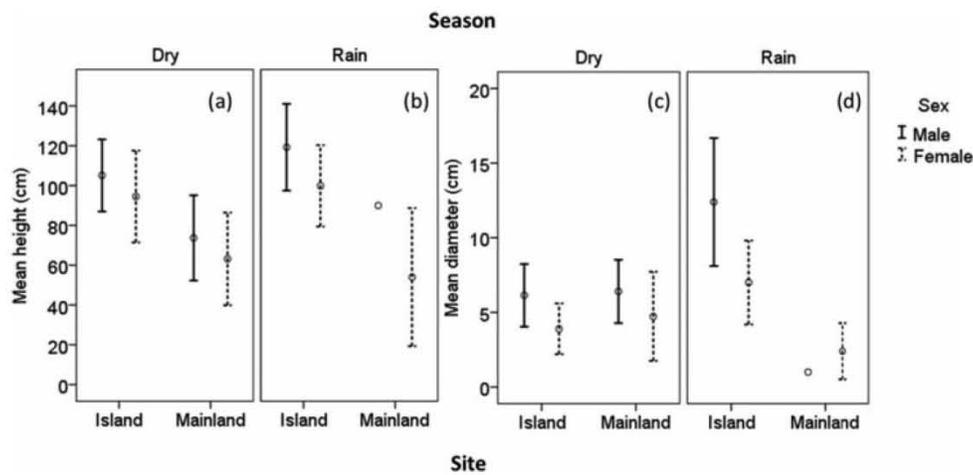


Figure 4. Mean per cent observations with 95% confidence intervals of perch height in dry (a) and rainy (b) seasons, and perch diameter in dry (c) and rainy (d) seasons, for San Agustín island and Chamela mainland populations of *Anolis nebulosus*.

particularly in the dry season (Figure 4). However, the MANOVA analysis of perch use determined a significant effect of the site–season interaction ($F = 4.28$, $df = 2$, $P = 0.014$), where perch use differed between sites in the rainy season (Figure 4). Mean perch diameter used by island and mainland anoles was similar during the dry season; however, in the rainy season, island anoles used perches of greater diameter, whereas mainland anoles used perches of smaller diameter (Figure 4). A similar pattern was found for perch height (Figure 4), though the only significant difference was for perch height of insular males in the rainy season compared with mainland males in the dry season (Tukey $q = 4.53$, $P = 0.004$). Males also tended to use similar perches to females (Figure 4).

The ANCOVA analysis also found no relation between biological variables of anole weight and size (PC1) with habitat use (PC2) of perch height and diameter ($F = 0.116$, $df = 1$, $P = 0.733$).

DISCUSSION

Food availability

Our study found no difference in food resources for anoles between island and mainland sites, with similar density and orders of arthropods at both sites. This does not support the argument that food supply, in terms of density and species richness of arthropods, is a limited resource for insular anoles (Andrews 1976, Van Damme 1999). It has been accepted that species richness and density of arthropods tend to be lower on islands when compared with the mainland (Connor *et al.* 2000, Wheelwright *et al.* 2006). Species richness and density of arthropods may be related to area, i.e. density of Orthoptera, Chilopoda and Tenebrionidae have been positively related with island size (Fattorini 2011), or vegetation cover (Morrison 1998). Therefore, small

islands should have lower arthropod richness than larger islands, or the mainland. However, distance from the mainland is also a determinant for species richness and density on islands (Fattorini 2011), since many arthropod species are terrestrial and have limited dispersion abilities (Fattorini 2011). Hence, the closeness of San Agustín Island to the continental coastline (0.47 km), and the outlet of the Chamela stream which is directly in front of the island, could facilitate migration of several arthropod species from the mainland.

Our results also do not support the idea that greater food availability on islands promotes gigantism in insular anoles (Pafilis *et al.* 2009). Insular anoles can exploit food resources that are usually used by other species on the mainland (Thomas *et al.* 2009). The similarity in Order richness and arthropod density between insular and mainland sites in our study suggests that food availability per se may not be critical for the differences found in body condition, growth rates and perch use between insular and mainland anoles. Nevertheless, a similar level of food resources on the island may allow a higher anole population density due to reduced interspecific competition, which in turn could modify many aspects of the ecology and biology of insular anoles (Buckley & Roughgarden 2005). The absence of interspecific competitors, which usually occurs in insular lizard populations (Buckley & Jetz 2007) may lead to greater access to food resources for insular anoles.

Availability of arthropod food resources for the clouded anole and other insectivorous species fluctuates seasonally (Lister & García 1992). The density of arthropods at the insular and mainland sites obtained in the present study corroborates the seasonal fluctuation of food resources for the clouded anole (Lister & García 1992). Thus, variables such as body condition, growth rate and habitat use by anoles may also vary seasonally.

Body condition

The better body condition of insular anoles found in our study differs from previous studies that report better body condition in continental anoles (Stamps 1977, Stamps & Tanaka 1981a). The better body condition of anoles at San Agustín Island may be a result of greater access to food resources in the absence of interspecific competitors that exist on the mainland. Species richness at San Agustín Island is lower than at the mainland site of Chamela (CONANP 2008) where higher interspecific competition and predation rates (Siliceo-Cantero & García, pers. obs.) may be responsible for lower body condition in the continental population, as has been reported in other studies (Monasterio *et al.* 2010, Schoener *et al.* 2002).

Females in our study had better body condition than males. Lizard body condition does not always differ

between sexes (Jenssen *et al.* 1995), and is affected by the energy expenditure of individuals at the time of capture. For example, males may experience a decrease in body condition during the reproductive season due to the energy expended while defending territories or in obtaining mates (Ancona *et al.* 2010, Schlaepfer 2006). In females, body condition might decrease after egg-laying because of the energy invested in reproduction (Cox & Calsbeek 2010). Our results agree with findings in *A. polylepis*, where females recorded better body condition than males, possibly due to increased food consumption to allocate energy for egg production (Schlaepfer 2006).

We found relatively lower body condition for juveniles in both populations. In the mainland population, this may be due to the high rates of predation and interspecific competition affecting the opportunities of juveniles to thermoregulate and forage, reducing their activity and consequently their body condition (Herczeg *et al.* 2006). For the insular population, the high density of anoles (Siliceo-Cantero & García, pers. obs) means that juveniles may have to compete with adults under challenging conditions, as has been reported for *Lacerta vivipara* (Cote & Clobert 2010, Le Galliard *et al.* 2003). Furthermore, there may be a possibility of adult–juvenile cannibalism because of the high population density, since cannibalism has been reported for several anole species (Gerber & Echternacht 2000). Insular females have better body condition and probably allocate more resources to produce a higher number of offspring of lower body condition, as has been reported for insular females of *Calotes versicolor* (Shanbhag *et al.* 2000) and *Sceloporus undulatus* (Angilletta *et al.* 2001). Our results suggest that intraspecific interactions present on the island have a greater impact on the body condition of insular juveniles than interspecific interactions on continental juveniles. In our study, body condition in both populations was better in the rainy season and it may be that the increased foliage cover in these months enables lizards to be less conspicuous to predators, increasing the access to food resources.

Growth rates

Despite the fact that several lizard studies, including some *Anolis* species, suggest a positive relation of growth rate with food availability (Griffiths & Christian 1996, Stamps 1977), we found higher growth rate of insular individuals whereas there was no difference in food resource availability between the study sites. Other studies have reported a stronger and indirect influence of water availability on growth rate (Stamps & Tanaka 1981b), because food availability is related positively with the amount of rain or proximity to water bodies (Sabo & Power 2002). Hence, the higher growth rate of insular individuals in our study may be due to a large amount

of wind-driven water reaching the island (Ashmole & Ashmole 1997). A positive relationship between water resources and growth rate has also been observed in the congeneric lizard *A. aeneus* (Stamps & Tanaka 1981b), where the authors suggest that arthropod density is a function of water levels. Another possible explanation for the difference in growth rates may be a result of the differential intensity of ecological interactions such as intra- and interspecific competition, and rates of predation occurring within each population.

The greater species richness found at the continental site makes the continental anole population more susceptible to a higher risk of predation and interspecific competition. Greater predation pressure for mainland individuals puts them in constant stress, forcing them to shorten their activity period (Sorci *et al.* 1996), reducing the time allocated to activities such as foraging and thermoregulation with negative effects on their growth rates (Downes 2001, Lewis 1986). Higher pressure from interspecific competition can negatively affect growth rates of a less competitive species, since resources are monopolized by other more competitive species (Pacala & Roughgarden 1982), which are not necessarily at their optimal growth rate (Melville 2002). Lower lizard species richness and lower predation rates on San Agustín Island could lead to increased population density of *A. nebulosus* and greater intensity of intraspecific competition that may impact their growth rates since resources are density-dependent (Massot *et al.* 1992). However, under conditions of high resource availability, higher growth rates can help females to acquire larger sizes, enabling them to be more successful competitors and to increase their clutch sizes (Angilletta *et al.* 2001, Trivers 1976).

Higher growth rates of insular anoles could be driven by intense intraspecific competition since males of greater size would be better competitors for territories, increasing their access to females and copulation frequency, thereby providing reproductive advantages (Thomas *et al.* 2009, Trivers 1976). In the case of females, a larger size enables greater access to resources and production of larger clutches (Downes 2001, Lewis 1986). The higher growth rates and increased body condition in insular anoles may allow them to acquire greater sizes than mainland anoles, a phenomenon observed in several lizard species (Meiri 2007).

In both populations, average growth rates are higher in males than females, supporting the results found in *Anolis garmani* (Trivers 1976), as well as in other lizard species (Lewis 1986, Schlaepfer 2006). This phenomenon is widely attributed to the territoriality and the social role of males, whereas the lower growth rate in females could be attributed to their higher expenditure of energy in egg production (Lewis 1986, Trivers 1976). Data in this study were not sufficient to determine seasonal changes in growth rate, however, the seasonal fluctuations found

in arthropod density within both insular and mainland habitats could result in seasonal changes in growth rates of anoles, being lower during the dry season (Griffiths & Christian 1996, Lemos-Espinal *et al.* 2003).

Perch use

The perch use found in insular and mainland anoles in our study may be due to factors such as feeding rates, inter- and intraspecific competition and predation (Kolbe *et al.* 2008, Schoener *et al.* 2002). On the continent, lizards such as *Urosaurus bicarinatus* and *Sceloporus melanorhinus* that use higher perches might compete with and force anoles to use lower perches (García *et al.* 2010). Other predators such as larger lizards (e.g. *Aspidoscelis lineattissima*; Siliceo-Cantero & Garcia 2013), snake species (*Oxybelis aeneus*, *Salvadora mexicana*; García & Ceballos 1994) and birds (e.g. *Trogon* spp.; Losos 2009) might limit the range of perch use by the anoles. On San Agustín Island, the lack of potential interspecific competitors and predators (e.g. *S. melanorhinus* lizards, all snake species and several bird species), and the potential increase in intraspecific competition, could lead to increased perch height and range of perch use by male anoles when guarding their territory from intraspecific competitors, while for females this may provide advantages in scanning the territory in search of prey (Kattan 2007). That perch use was similar between island and mainland anoles could be due to environmental conditions.

Drivers in insular populations

Our results demonstrate another possible scenario for the ecology of anole populations in the wild, i.e. not all insular anole populations have limited food availability (Wright *et al.* 1984), and anole populations on islands may present higher growth rates than on the mainland (Andrews 1976). This scenario of release from predation and interspecific competition, with increased intraspecific competition, and an adequate food supply, resulting in increased body condition and growth rate of *A. nebulosus*, could be observed in other lizard species on small islands near to the mainland that have low species richness. The relative influence of drivers such as food availability, predation and competition would depend on the specific conditions found on each island.

A limitation of the present study is the lack of true replication of insular population given that anole lizards are recorded only on one of the eight islands in the Chamela Bay. However, in accordance with Diamond (1986), natural experiments take advantage of naturally occurring differences or perturbations (i.e. natural 'treatments') of two or more ecological systems in

order to make comparisons to test several hypotheses; tests in natural experiments are not as definitive as laboratory or field experiments, since differences between the treatments are usually (1) beyond the scale that can be manipulated by an experimenter (e.g. forest fires, volcanic eruptions, hurricanes, long-term island residence, etc.) and (2) are not replicable since there are always many uncontrolled and unmeasured variables. In the present study, none of the other seven islands in Chamela Bay are inhabited by anole lizards. Furthermore, while there are about 136 islands along the Mexican coastal distribution of *A. nebulosus*, some which could potentially be occupied by this species, these islands have a wider range of sizes from 3.3 to 144 000 ha, with differing environmental and ecological conditions, and varying distances to the continent. Hence, even though our findings come from only one island, this is an important example of ecological differences between island and mainland populations because there are so few such comparisons. Needless to say, many more comparisons will be needed before patterns and generalities emerge that will provide greater insight into the ecology and evolution of tropical anoles and the forces that drive ecological differences.

ACKNOWLEDGEMENTS

To the graduate programme on biological sciences at the Instituto de Biología (IB) from Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and the Estación de Biología Chamela from IB-UNAM. Katherine Renton and Bradford C. Lister made comments and suggestions that improve the manuscript both in its content and the English.

LITERATURE CITED

- ANCONA, S., DRUMMOND, H. & ZALDÍVAR-RAE, J. 2010. Male whiptail lizards adjust energetically costly mate guarding to male-male competition and female reproductive value. *Animal Behaviour* 79:75–82.
- ANDREWS, R. M. 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976:477–482.
- ANGILLETTA, M. J., SEARS, M. W. & WINTERS, R. S. 2001. Seasonal variation in reproductive effort and its effect on offspring size in the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 57:365–375.
- ARIZMENDI, C., BERLANGA, H., MÁRQUEZ, L., NAVARIJO, L. & ORNELAS, F. 1991. *Avifauna de la región de Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología (Serie Cuadernos No. 4). Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. 62 pp.
- ASHMOLE, N. P. & ASHMOLE, M. J. 1997. The land fauna of Ascension Island: new data from caves and lava flows, and a reconstruction of the prehistoric ecosystem. *Journal of Biogeography* 24:549–589.
- BEAUSOLEIL, N. J., MELLOR, D. J. & STAFFORD, K. J. 2004. *Methods for marking New Zealand wildlife: amphibians, reptiles and marine mammals*. Department of Conservation, Wellington. 147 pp.
- BUCKLEY, L. B. & JETZ, W. 2007. Insularity and determinants of lizard population density. *Ecology Letters* 10:481–489.
- BUCKLEY, L. B. & ROUGHGARDEN, J. 2005. Lizard habitat partitioning on islands: the interaction of local and landscape scales. *Journal of Biogeography* 32:2113–2121.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B* 36:297–316.
- CEBALLOS, G. & MIRANDA, A. 2000. *Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. & Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. 502 pp.
- CONANP (COMISIÓN NACIONAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS), 2008. *Programa de conservación y manejo: Santuario Islas de la Bahía de Chamela*. SEMARNAT, Mexico. 149 pp.
- CONNOR, E. F., COURTNEY, A. C. & YODER, J. M. 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81:734–748.
- COTE, J. & CLOBERT, J. 2010. Risky dispersal: avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology* 91:1485–1493.
- COX, R. M. & CALSBEEK, R. 2010. Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution* 64:1321–1330.
- DIAMOND, J. 1986. Overview: laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. Pp. 3–22 in J. Diamond and T. J. Case (Eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, New York, NY.
- DOWNES, S. 2001. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82:2870–2881.
- DUNHAM, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770–778.
- FATTORINI, S. 2011. Influence of island geography, age and landscape on species composition in different animal groups. *Journal of Biogeography* 38:1318–1329.
- GARCÍA, A. & CEBALLOS, G. 1994. *Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México*. (Edición en Inglés y Español). Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. Instituto de Biología (UNAM), Mexico. 184 pp.
- GARCÍA, A., VALTIERRA-AZOTLA, M. & LISTER, B. 2010. Behavioral responses to seasonality by two Sceloporine lizard species from a tropical dry forest. *Animal Biology* 60:97–113.
- GERBER, G. P. & ECHTERNACHT, A. C. 2000. Evidence for asymmetrical intraguild predation between native and introduced *Anolis* lizards. *Oecologia* 124:599–607.
- GREEN, A. J. 1999. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82:1473–1483.
- GRIFFITHS, A. D. & CHRISTIAN, K. A. 1996. Diet and habitat use of frillneck lizards in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 106:39–48.
- HARMON, L. J., HARMON, L. L. & JONES, C. G. 2007. Competition and community structure in diurnal arboreal geckos (genus *Phelsuma*) in the Indian Ocean. *Oikos* 116:1863–1878.

- HERCZEG, G., GONDA, A., SAARIKIVI, J. & MERILÄ, J. 2006. Experimental support for the cost–benefit model of lizard thermoregulation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:405–414.
- JENSSEN, T. A., CONGDON, J. D., FISCHER, R. U., ESTES, R., KLING, D. & EDMANDS, S. 1995. Morphological characteristics of the lizard *Anolis carolinensis* from South Carolina. *Herpetologica* 51:401–411.
- KATTAN, G. 2007. Sleeping perch selection in the lizard *Anolis ventrimaculatus*. *Biotropica* 16:328–329.
- KOLBE, J. J., COLBERT, P. L. & SMITH, B. E. 2008. Niche relationships and interspecific interactions in antiguan lizard communities. *Copeia* 2008:261–272.
- LEGALLIARD, J. F., FERRIÈRE, R. & CLOBERT, J. 2003. Mother-offspring interactions affect natal dispersal in a lizard. *Proceedings: Biological Sciences* 270:1163–1169.
- LEMONS-ESPINAL, J. A., SMITH, G. R. & BALLINGER, R. E. 2003. Variation in growth and morphology of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* 35:240–249.
- LEWIS, A. R. 1986. Body size and growth in two populations of the Puerto Rican ground lizard (Teiidae). *Journal of Herpetology* 20:190–195.
- LISTER, B. C. & GARCÍA, A. 1992. Seasonality, predation and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717–733.
- LONGFORD, N. T. 2009. Efficient estimation of the standardized value. *Journal of Educational and Behavioral Statistics* 34:522–529.
- LOSOS, J. B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. (First edition). University of California Press, Berkeley, CA. 528 pp.
- MASSOT, M., CLOBERT, J., PILORGE, T., LECOMTE, J. & BARBAULT, R. 1992. Density dependence in the common lizard: demographic consequences of a density manipulation. *Ecology* 73:1742–1756.
- MEIRI, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16:702–708.
- MELVILLE, J. 2002. Competition and character displacement in two species of scincid lizards. *Ecology Letters* 5:386–393.
- MONASTERIO, C., SALVADOR, A. & DÍAZ, J. 2010. Competition with wall lizards does not explain the alpine confinement of Iberian rock lizards: an experimental approach. *Zoology* 113:275–282.
- MORRISON, L. W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology* 79:1135–1146.
- OLSON, C. L. 1974. Comparative robustness of six tests in multivariate analysis of variance. *Journal of the American Statistical Association* 69:894–908.
- PACALA, S. & ROUGHGARDEN, J. 1982. Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. *Science* 217:444–446.
- PAFILIS, P., FOUFOPOULOS, J., POULAKAKIS, N., LYMBERAKIS, P. & VALAKOS, E. 2009. Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Die Naturwissenschaften* 96:1107–1113.
- PALKOVACS, E. P. 2003. Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos* 103:37–44.
- PEIG, J. & GREEN, A. J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891.
- RAMÍREZ-HERRERA, M. T., KOSTOGLODOV, V. & URRUTIA-FUCUGAUCHI, J. 2004. Holocene-emerged notches and tectonic uplift along the Jalisco Coast, Southwest Mexico. *Geomorphology* 58:291–304.
- SABO, J. L. & POWER, M. E. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869.
- SHANBHAG, B. A., RADDER, R. S. & SAIDAPUR, S. K. 2000. Maternal size determines clutch mass, whereas breeding timing influences clutch and egg sizes in the tropical lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Copeia* 2000:1062–1067.
- SCHLAEPFER, M. A. 2006. Growth rates and body condition in *Norops polylepis* (Polychrotidae) vary with respect to sex but not mite load. *Biotropica* 38:414–418.
- SCHOENER, T. W., SPILLER, D. A. & LOSOS, J. B. 2002. Predation on a common *Anolis* lizard: can the food-web effects of a devastating predator be reversed? *Ecological Monographs* 72:383–407.
- SILICEO-CANTERO, H. H. & GARCIA, A. 2013. *Anolis nebulosus* (Clouded Anole). Predation. *Herpetological Review* 44:137.
- SORCI, G., CLOBERT, J. & BELICHON, S. 1996. Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 65:781–790.
- STAMPS, J. A. 1977. Moisture and dry season growth rates in *Anolis aeneus*. *Copeia* 1977:415–419.
- STAMPS, J. A. & TANAKA, S. 1981a. The relationship between food and social behavior in juvenile (*Anolis aeneus*) lizards. *Copeia* 1981:422–434.
- STAMPS, J. A. & TANAKA, S. 1981b. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62:33–40.
- STENBACKA, J., HJÄLTÉN, J., HILSZCZANSKI, J. & DYNESIUS, M. 2010. Saproxyllic and non-saproxyllic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecological Applications* 20:2310–2321.
- THOMAS, G. H., MEIRI, S. & PHILLIMORE, A. B. 2009. Body size diversification in *Anolis*: novel environment and island effects. *Evolution* 63:2017–2030.
- TRIVERS, R. L. 1976. Sexual selection and resource-accurring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30:253–269.
- VAN DAMME, R. 1999. Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology* 33:663–674.
- WHEELWRIGHT, N. T., DUKESHIRE, E. E., FONTAINE, J. B., GUTOW, S. H., MOELLER, D. A., SCHUETZ, J. G., SMITH, T. M., RODGERS, S. L. & ZINK, A. G. 2006. Pollinator limitation, autogamy and minimal inbreeding depression in insect-pollinated plants on a boreal island. *American Midland Naturalist* 155:19–38.
- WRIGHT, S. J., KIMSEY, R. & CAMPBELL, C. J. 1984. Mortality rates of insular *Anolis* lizards: a systematic effect of island area? *American Naturalist* 123:134–142.