



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

Uso del recurso espacio entre hembras y machos de dos especies arborícolas, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* que viven en simpatria en selva caducifolia de las costas del Pacífico, Jalisco, México

# T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

DIEGO ELIHÚ RIVERA ROSAS

DIRECTOR(A) DE TESIS: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2020



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

Uso del recurso espacio entre hembras y machos de dos especies arborícolas, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* que viven en simpatria en selva caducifolia de las costas del Pacífico, Jalisco, México

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

DIEGO ELIHÚ RIVERA ROSAS

DIRECTOR(A) DE TESIS: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2020

## **Reconocimientos**

Antes que nada, es importante reconocer a la Licenciatura en Ecología y a mi escuela, la ENES Morelia, por todo el por haberme brindado tantas oportunidades y enriquecerme en conocimiento de tantas maneras distintas. Ya fuera mediante clases, trabajo en laboratorio o en campo, la escuela y sus grandes maestros me otorgaron un conocimiento enorme y de muy alto nivel, el cual usaré para consolidarme como un científico a su nivel.

A mi tutor de tesis, el Dr. Aurelio, por haberme guiado en la elaboración de este trabajo de titulación, confiando en mí con sus datos y por haberme brindado el apoyo para desarrollarme profesionalmente y tener la esperanza de trabajar con él como colegas después.

Asimismo, quiero reconocer el trabajo de mis sinodales, el Dr. Rodrigo Macip Ríos, el Dr. Juan Luis Peña Mondragón, el Dr. Saúl López Alcaide y el Maestro Luis Fernando Alvarado Ramos, por el valioso tiempo prestado para la lectura y atención a este trabajo escrito, así como sus importantes correcciones para hacer de este trabajo la mejor versión posible de sí misma.

## Agradecimientos

De manera especial, debo agradecer a mi mamá, por ser la primera en apoyarme no solo en este proyecto, sino en cualquier otro. Por haberme dado las alas para ir hacia un estado nuevo, una carrera nueva, una vida completamente nueva. Por siempre haber estado para escucharme cuando lo necesitaba, regañarme cuando era necesario y motivarme siempre a dar más, formándome así como una persona libre y dispuesta a explorar lo que el mundo y su naturaleza tiene por mostrar, siendo quizá la primera en notar mi potencial en este campo e impulsarlo.

Debo agradecer también en demasía a mi papá, por su incesable apoyo sin importar la situación en la que me encontrara. Por estar dispuesto a escuchar, entender y ayudar a que me desarrollara no solo como ecólogo sino también como persona, y por siempre poder confiar en él para que me presuma aun con mi vergüenza, siempre recordaré tus muy amables y orgullosas palabras cuando hablas acerca de lo que hago y cómo lo hago, aun cuando nuestras carreras sean tan distintas.

Mucho de esto no sería posible sin mi abuelita, quien desde pequeño ha cuidado de mí, aconsejado y consentido sin importar la edad. Por tus deliciosas comidas, tus buenas palabras y las risas que siempre logras que saquemos cuando menos lo esperamos, has logrado convertirme en un hombre de verdad, y no puedo esperar para regresarte algo de todo lo que me has dado.

Asimismo, agradezco infinitamente a mi hermano menor, que con sus palabras y acciones me hacía sentir orgulloso de lo que soy y de lo que puedo enseñar. Ojalá algún día yo me convierta en fuerza para que pueda seguir avanzando en su camino, tal como él lo fue para mí en tiempos buenos y malos, escuchándome siempre que lo necesitaba, y siendo un apoyo fundamental no solo en la escritura de este trabajo, sino en mi vida en sí.

A mis abuelos paternos y mis tíos, por ser grandes guías y ejemplos que me han apoyado en todo sin importar qué, siempre dándome un espacio físico o mental para relajarme con ellos y poder contar mis aventuras e historias, con ellos siempre detrás para animarme o impulsarme cuando sea que lo necesitara.

A todos ustedes, mediante este trabajo quiero demostrarles cuánto he crecido gracias a su esfuerzo, esperando enorgullecerlos tanto como a mí me da orgullo ser su hijo, sobrino, nieto y hermano.

Por supuesto, no puedo olvidar a los compañeros y amigos que me acompañaron en el camino, siendo juntos la primera generación de Ecología, que se mantuvo y me gustaría pensar se mantendrá unida sin importar qué. Gracias a su apoyo, al trabajo en equipo, a las numerosas investigaciones juntos, a sus observaciones y correcciones por volverme no solo un mejor estudiante, también un mejor amigo y persona. Ansío vernos triunfar y algún día escribir juntos, representando a nuestra carrera y cumpliendo nuestros sueños personales.

# Índice

Resumen.....	6
Introducción.....	8
Justificación.....	13
Objetivos.....	15
Hipótesis.....	16
Antecedentes.....	17
Metodología.....	25
Muestreo de individuos-28	
Diseño estadístico-29	
Resultados .....	34
Discusión.....	50
Conclusiones.....	59
Literatura citada .....	60

## Resumen

En este estudio se analizó cómo la competencia dirige la elección del microhábitat en las especies de *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* en la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala mediante sus efectos en el recurso espacio. El objetivo general de este estudio fue examinar la repartición de nichos basada en la altura de la percha entre machos y hembras de las dos especies arborícolas, por lo que como objetivos particulares se buscó evaluar el grado de competencia entre los cuatro grupos de interés, analizar la variación en el número de individuos a lo largo de los tres años evaluados y la altura a la que se encontraron perchando; determinar si las variables de peso, edad y longitud hocico cloaca son influyentes en la altura a la que los individuos perchan y conocer si existe una hora del día que diferencie la altura a la que perchan. Se espera que en el caso de *U. bicarinatus*, los machos estén a una menor altura de la percha que las hembras, y que los individuos de *A. nebulosus* perchan más bajo, mientras que se espera que todos los individuos con menores medidas morfológicas perchan a alturas más bajas. Se espera también que la dominancia de *A. nebulosus* decrezca durante la temporada de lluvias. Para esto, se utilizaron datos de captura y recaptura recolectados de 1988 a 1992 por el Dr. Aurelio Ramírez Bautista, usados para la elaboración de múltiples análisis estadísticos. En total se registraron 693 individuos de *A. nebulosus* y 204 de *U. bicarinatus*. Se encontró que de manera general los machos perchan a mayores alturas que las hembras, aunque también existe un alto solapamiento de nicho en los cuatro grupos de interés. Además, se determinó que ni la temporada del año ni el género y especie son determinantes sobre la hora en la que perchan, y no se encontraron relaciones directas entre las variables morfológicas y la edad con la altura de la percha en ninguno de los casos analizados. Las pocas diferencias en la altura de la percha encontradas por competencia interespecífica e intraespecífica son atribuidas a distintos factores, como las interacciones con posibles depredadores y la escasa diferencia en éxito reproductivo debido a la altura de percha, factores morfológicos no considerados, así como la dieta de los individuos, y el ambiente tan único y altamente variable en ciertos periodos en el que se encuentran.

## Abstract

In this study, it was analyzed how competition directs the microhabitat selection in the species *Anolis nebulosus* and *Urosaurus bicarinatus* in the Biosphere Reserve Chamela Cuixmala by its effects in the space resource. The general objective of this study was to examine the distribution of niches based on the perch height between males and females of the two arboreal species, which is why as specific objectives it was sought to evaluate the degree of competition between the 4 groups of interest, analyze the variation in the number of individuals along the three evaluated years and the height at which they were found perching; determine if the variables of weight, age and snout-vent length are influential in the height at which the individuals perch and know if there is a specific hour that differentiates the height at which they perch. It is expected that in the case of *U. bicarinatus*, the males will be at a lower perch height than their female counterparts, and that the individuals of *A. nebulosus* perch lower, while it is expected that all individuals with lower morphological measurements will perch at lower heights. It is also expected that the dominance of *A. nebulosus* will decrease during the rain season. For this, capture-recapture data collected from 1988 to 1992 by Dr. Aurelio Ramírez Bautista were used for the elaboration of multiple statistical analysis. In total, 693 *A. nebulosus* and 204 *U. bicarinatus* individuals were registered. It was found that in a general manner, the males perch at higher heights than females, although there exists a wide niche overlap in the four groups of interests. Moreover, it was determined that neither the season of the year or the gender and species are important over the hour at which the individuals perch, and no direct relations were found between morphological variables and age with the perch height in none of the analyzed cases. The few differences in perch height found by intraspecific and interspecific competition are attributed to different factors, such as the interactions with possible predators and the small difference in reproductive success due to perch height, as well as morphological factors not considered in this study, the diet that the individuals have and the unique and highly variable environment in certain periods where these two species are found.



## 1. Introducción

Las interacciones en la naturaleza son esenciales en la vida que tienen todos los grupos biológicos que habitan la tierra (Hooper *et al.*, 2005). En todos los ecosistemas existen comunidades de plantas y animales que se encuentran en interacción para beneficio o déficit de los mismos (Wootton & Emmerson, 2005). En éstos, todos los individuos de las especies vegetales y animales están en constante intercambio de materia y energía dentro de una comunidad, lo que se conoce como interacciones ecológicas (Wootton & Emmerson, 2005). Aun cuando existan organismos aislados de otras especies por alguna barrera, mientras estén con miembros de su misma especie, es inevitable que haya interacciones, también conocidas como interacciones intraespecíficas (Chesson, 2000). Cuando un individuo de una especie interactúa con otro de una especie diferente se le conoce como una interacción interespecífica (Tilman, 1982). En los diferentes tipos de ecosistemas, las comunidades de diferentes grupos biológicos están en constante interacción por cualquier tipo de recurso (espacio, alimento) que ambos usan (Tilman, 1982).

Las interacciones conocidas en la naturaleza se basan en el efecto que ambos individuos o poblaciones involucradas tienen sobre el otro, pudiendo ser positivo, negativo o neutro (Hooper *et al.*, 2005). Estos efectos entre los interactuantes dan paso a los diferentes tipos de interacciones, como la competencia, depredación, mutualismo, comensalismo, amensalismo, simbiosis, parasitismo y protooperación (Mougi & Kondoh, 2012).

Previamente, la competencia solía ser el principal eje de investigación en ecología de comunidades, buscando explicar la estructuración de todas las comunidades basada únicamente en esta interacción negativa entre dos o más especies (Wiens, 1977). Aun así, ésta sigue siendo una fuerza importante en el establecimiento de nichos de todas las especies (Chesson, 2000). La competencia regula a las poblaciones, impidiendo que éstas lleguen a un crecimiento exponencial, lo que no es saludable para la misma especie y tampoco para las otras especies dentro de la comunidad, donde es importante la dinámica de la

competencia, pero, de forma regulada para mantener una población en equilibrio. Una población crece por la disponibilidad de los recursos del ambiente, pero también por la ausencia de sus competidores (Edwards & Edwards, 2011).

El principio de exclusión competitiva postula que dos especies que compiten por el mismo recurso limitado no podrán coexistir, pues una de éstas tendrá una ventaja y desplazará a la otra hasta eventualmente llevarla a su extinción local (Gause, 2003). Esta competencia puede manifestarse sobre los distintos recursos disponibles para los seres vivos, pudiendo ir desde alimento, espacio (refugio), hasta hembras o machos disponibles (durante la actividad reproductiva), ya que, un recurso puede denominarse cualquier cosa consumida por un organismo para mantener sus funciones de vida y crecer hasta reproducirse (Tilman, 1982). Sin embargo, un recurso no siempre tiene que ser consumido, también puede ser ocupado. El espacio es un recurso vital, particularmente para individuos sésiles. Townsend *et al.* (2009) define un recurso como aquello que un organismo puede tomar y como resultado se vuelve indisponible para otros organismos. Es común ver los efectos de la interacción de la competencia en distintos grupos biológicos debido a que la ecología de una comunidad es dinámica (Vitt y Caldwell, 2014). Aun así, la evolución ha favorecido a las especies que pueden crecer a pesar de condiciones de competencia constante, haciendo por ejemplo que en el caso de las plantas, los juveniles puedan tener una mayor tolerancia al estrés o un crecimiento más rápido, aunque tengan un menor rendimiento en su etapa adulta (Zhang *et al.*, 2015).

En el caso del reino animal, el ejemplo clásico de competencia y su efecto en las comunidades biológicas fue postulado por Connell (1961), quien comparó a las especies de percebes *Balanus balanoides* y *Chthamalus montagui*. Ambas especies habitan en la zona intermareal de un acantilado en el mar y comparten el recurso del espacio. Connell (1961) encontró que *B. balanoides* es un mejor competidor por sus duros caparazones y su crecimiento más rápido. Sin embargo, *C. montagui* es capaz de sobrevivir tanto en la zona con constante oleaje, como en la parte seca del acantilado debido a su capacidad de resistencia a la

desección. De esta manera, ambas especies logran coexistir compartiendo el recurso limitado del espacio, aunque si no fuera por la competencia con la otra especie, *C. montagui* sería capaz de colonizar todo ese espacio. Con este ejemplo, aun cuando pueda parecer que un mejor competidor desplazará a otro de menor capacidad competitiva, hasta finalmente extinguirlo, se demuestra también que una coexistencia relativamente estable es capaz de existir en la naturaleza. Es posible y común que la especie menos favorecida competitivamente pueda tener un cambio evolutivo o de comportamiento hacia un nicho ecológico diferente o uno desocupado, llevándolos a poder coexistir en espacios similares con base a recursos distintos o en ocasiones, con base a los mismos, pero ocupando hábitats distintos, ya sea física o temporalmente (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Este mecanismo de subsistencia para las especies involucradas es conocido como partición o diferenciación de nicho (Chesson, 2000). Definido como el proceso en el que especies competidoras usan el ambiente de maneras distintas para poder coexistir (Burselem *et al.*, 2005). Este mecanismo se ha observado previamente en distintos grupos biológicos, como es el caso de las especies de lagartijas escamados (Dunham, 1980; Arnold, 1987; Klawinski *et al.*, 1994.).

Los ectotermos dependen de la temperatura del ambiente para realizar sus actividades (Vitt y Caldwell, 2014). Estos incluyen a todos los escamados o lagartijas actuales, teniendo alrededor de 5000 especies (Pyron *et al.*, 2013). Numerosos estudios han buscado entender cómo es que las especies compiten por los recursos limitados en su ambiente, particularmente en especies de lagartijas del género *Anolis* (Badillo-Saldaña *et al.*, 2019; Barquero & Arguedas, 2009; Elstrott & Irschick, 2004). Se ha propuesto que las lagartijas de este género representan buenos modelos para plantear hipótesis ecológicas y evolutivas, debido a su alta radiación adaptativa en diferentes ecomorfos, mecanismos para resolver los problemas de competencia interespecífica, lo que se ha probado más en especies de islas que de continente (Losos, 1994; Pianka & Vitt, 2003). Gracias a su rápida radiación, existen varias especies similares a lo largo de islas y continente en América. Sin embargo, para que éstas puedan coexistir aún con sus amplias similitudes, tanto morfológicas como ecológicas, la repartición del recurso

es distinta para evitar interacciones negativas, habiendo algunas especies que dependen de esto para su supervivencia dentro de su nicho (Losos 2011).

De acuerdo a Pianka (1973), las comunidades de lagartijas han sido profundamente moldeadas por la alta diversidad de especies con las que llegan a competir o las depredan. Asimismo, presenta cuatro estructuras comunes en cuanto a comunidades de lagartijas: comunidades diversas ya sea por una variedad de recursos disponibles o debido a un menor uso del rango de recursos disponibles, teniendo así más nichos; o bien pueden haber comunidades que aunque tengan los mismos recursos y patrones de utilización de cada especie, difieren en cuanto al uso del nicho, habiendo así un mayor solapamiento de nicho. Finalmente, también es posible que una comunidad no tenga el rango máximo de especies que pueden soportar y las especies varían por cuántos recursos disponibles son usados en realidad. Además, este estudio presenta tres factores clave en la determinación del nicho de las lagartijas, dividiendo los recursos disponibles de manera espacial, temporal o trófica para su coexistencia en simpatria.

Históricamente, se ha hipotetizado que del ancestro común del que descienden las lagartijas (*Lepidosauria*), la competencia ha sido determinante en el origen de los distintos clados del orden de los escamados (Evans, 2010) pues se ha sugerido que posterior a la extinción de los dinosaurios, la evolución de escamados de mayor tamaño y capaces de dominar un ambiente se vio restringida por la mejor capacidad competitiva de mamíferos o aves (Promislow *et al.*, 1992)., llevando así a una alta diversificación de los escamados para aprovechar distintos recursos o bien, los mismos de distinta manera. La estructura de las comunidades hoy en día pueden ser el resultado de cambios evolutivos basados en dicha interacción, pues al generar cambios en la dieta de las especies a lo largo de su historia evolutiva para así evitar la constante competencia, ciertos clados se especializaron para explotar nichos terrestres durante el día o noche, mientras que otros como el suborden *Iguania* que incluye a *A. nebulosus* y *U. bicarinatus* se especializaron en microambientes elevados para de ese modo

consumir altas proporciones de hormigas, himenópteros y escarabajos (Vitt *et al.*, 2003), evitando así el consumo de presas de alta energía de otros clados de escamados.

Se sabe que existe dimorfismo sexual generalizado en distintas especies de lagartijas entre el tamaño de machos y hembras, siendo principalmente los machos los que compiten por el acceso al territorio y/o a las hembras (Lailvaux *et al.*, 2004; Badillo-Saldaña *et al.*, 2019). Aunque no existe una relación directa para todos los animales entre el tamaño de los individuos y su capacidad por competir con otras especies, resulta un posible indicador de la capacidad competitiva al tomar en cuenta la competencia intraespecífica.

*Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* son dos especies que pueden compartir el hábitat (selva seca caducifolia) y microhábitat (árbol), sin embargo, hasta el momento, se sabe poco de forma en que se reparten este recurso o si alguno de los ejes de determinación de comunidades según Pianka (1973) influye en que estos individuos sean encontrados en simpatría en la comunidad de Chamela, Cuixmala. Partiendo de la teoría previamente señalada se espera que hembras y machos de ambas especies usen perchas diferentes, y que ambas especies, también lo hagan para poder hacer uso de los árboles que para estas especies representan el mejor recurso (refugio, protección, y recurso alimento; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista & Benabib, 2001). Por otro lado, si el recurso no se usa equitativamente (buen reparto) se deduce que se notará en la diferencia en el número de individuos de cada especie en cada árbol y su cercanía el uno con el otro. Como consecuencia, se asume que causaría un mayor gasto del recurso energético por la defensa constante, debido a la territorialidad, así como una posible reducción en el tamaño poblacional de las especies involucradas, puesto que los procesos reproductivos se ven afectados bajo la presión denso-dependiente.

## 2. Justificación

La investigación de este tema en particular se basó en el interés por entender cómo es que poblaciones de especies de lagartijas que coexisten en un mismo ambiente interactúan entre ellas para aprovechar y usar los recursos de la mejor forma entre las especies dentro del ecosistema. Mientras que la mayoría de los trabajos que buscan discutir la competencia en lagartijas se basan en la experimentación, la tesis que aquí se presenta puede proveer un enfoque de la competencia desde un estudio de campo para complementar lo ya descrito o bien, refutar lo previamente propuesto y buscar un nuevo enfoque. Aunque existe un vasto trabajo realizado en *A. nebulosus* (Siliceo-Cantero *et al.*, 2017; Ramírez-Bautista, 1995; Hernández-Salinas *et al.*, 2016; Siliceo-Cantero & García, 2015), la mayoría de estos estudios se enfocan en aquellas poblaciones en islas, mientras que para *U. bicarinatus* existe poca información respecto de cómo se relacionan con otras especies, por lo que, este trabajo provee conocimiento nuevo y más profundo sobre las interacciones más comunes en selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco.

Aunque los factores bióticos y abióticos de un ecosistema pueden interactuar para formar el nicho espacial de una especie, los estudios que realmente demuestran los efectos de ambos en una escala local son raros (Lopez-Darias *et al.*, 2012), por lo que, el planteamiento ecológico con este modelo de especies en esta tesis provee un punto de vista innovador y detallado sobre la competencia, cómo ésta puede afectar la repartición de un recurso y si dicha repartición cambia por circunstancias abióticas, siendo estas en escalas pequeñas (la hora del día) y escalas más altas (la estación del año), ambas afectando la temperatura del ambiente en el que las especies de este estudio se encuentran. Asimismo, este trabajo puede ser la base para estudios futuros sobre interacciones intra e interespecíficas en vertebrados terrestres, ya que, a la fecha, pocos estudios se han realizado en este contexto. Tomando en cuenta los distintos eventos (naturales y antrópicos) de cambio (disturbio) en la región de Chamela, es probable que estas interacciones cambien adaptándose a su nuevo

ecosistema modificado, siendo así, es posible comparar cómo es que eran hace 20 años cuando la zona se encontraba en un estado más conservado y previa a disturbios y perturbaciones naturales con estudios más actuales en la zona.

### **3. Objetivos**

#### **3.1 Objetivo General**

Analizar la repartición espacial y temporal de nichos basada en el tamaño de la percha entre machos y hembras de dos especies arborícolas, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* que viven en simpatría dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala.

#### **3.2 Objetivos específicos**

1.-Evaluar el grado de coexistencia o competencia entre machos y hembras de dos especies de lagartijas arborícolas, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* y determinar si el grado de coexistencia o competencia es una consecuencia de la altura del árbol.

2.-Analizar la variación en la abundancia relativa de cada especie y evaluar una correlación con la temporada del año, así como determinar el papel que la temporada del año juega en la altura de la percha a la que se encuentran las lagartijas de cada especie y sexo.

3.-Analizar si las variables morfológicas, como peso y longitud hocico-cloaca se relacionan con la altura de la percha.

4.-Analizar si existe una hora en particular en la que hembras y machos de ambas especies dividen el recurso espacio, y si esta varía según la temporada del año.

5.-Comparar la abundancia real y la estimada de las poblaciones de ambas especies, buscando determinar si existe dominancia de una sobre la otra.

6. Determinar si existen diferencias significativas entre la altura de la percha de los individuos en diferentes estadios de edad para ambas especies.



#### 4. Hipótesis

Debido al principio de exclusión competitiva y al hábitat que comparten *U. bicarinatus* y *A. nebulosus*, se espera que los individuos de ambas especies eviten la competencia mediante la separación de uno de los ejes de competencia en los que se pueden sobrelapar, ya sea a nivel espacial, temporal o dieta. De este modo, se espera que existan diferencias en la altura o tiempo a la que ambas especies son encontradas perchando.

Al comparar la competencia intraespecífica, se espera que para *U. bicarinatus*, los machos se encuentren a una menor altura de la percha en comparación de las hembras de su misma especie, asegurando un territorio seguro y con acceso fácil a los recursos para que las hembras se acerquen y copulen, mientras que para *A. nebulosus* se espera un resultado similar, aunque no por un margen grande. Al considerar la competencia interespecífica, debido a la aparente mejor capacidad competitiva de *A. nebulosus* estimada por su presencia más abundante y a lo largo de todas las temporadas en un análisis preliminar de los datos, se infiere que esta especie podrá controlar espacios más bajos del árbol que *U. bicarinatus* y que, comúnmente no se encontrarán a ambas especies en el mismo nicho espacio-temporal, es decir, no se espera encontrarles en un mismo lugar u hora.

Asimismo, se espera que los individuos en partes más bajas del árbol, independientemente del sexo o especie, tengan una mayor categoría de tamaño (ya sea en peso o longitud hocico-cloaca) que sus conespecíficos en lugares más altos donde el recurso espacio es de menor calidad. Esto debido a la capacidad competitiva que les confiere un mayor tamaño, pudiendo desplazar más fácilmente a posibles competidores.

Finalmente, se anticipa que debido a la reproducción en distintas épocas del año en ambas especies, *A. nebulosus* será más visible en estratos menores del árbol durante julio a octubre de todos los años, cuando *U. bicarinatus* está en época de reproducción, aumentando su densidad poblacional en los siguientes meses

## 5. Antecedentes

En *Anolis nebulosus* se ha visto que los machos y hembras se reparten el recurso espacio, ocupando los machos perchas más altas que las hembras (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001), así también con las diferentes clases de tallas (cría, juveniles y adultos), revelando cambios ontogénicos en el uso de la percha (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001). Al mecanismo que surge por las diferencias en éxito reproductivo causadas por la competencia para acceso a parejas reproductivas puede describirse como un ejemplo de repartición de nicho (Andersson, 1994). En el caso de las lagartijas, se ha puesto extensivo esfuerzo en poder entender cómo es que éstas se relacionan entre sí, particularmente con los ornamentos o escamas de colores que ciertas especies, como las del género *Anolis*, así como la agresión y territorialidad desplegada por los individuos (Badillo-Saldaña *et al.*, 2019).

Se ha estudiado como la proporción de sexos puede afectar la intensidad de la selección sexual, encontrando que la variación en dicha proporción no resulta significativamente afectada por esto y la importancia de buscar alternativas con las que determina la competencia intraespecífica (Muralidhar & Johnson, 2017). Por otro lado, ya que la competencia es un eje principal para el establecimiento de comunidades de lagartijas en un ambiente continental, como lo es el área de estudio, así como también en su evolución, es que en este estudio se busca examinar cómo compiten por los recursos disponibles los machos y las hembras de *A. nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus*, dos especies arborícolas de géneros diferentes que viven en simpatría, haciendo usos del mismo recurso espacio.

Los patrones de competencia entre reptiles arborícolas de diferentes especies en simpatría han demostrado ser altos, como fue demostrado por Klawinski *et al.* (1994), quienes analizaron a dos especies de geckos arborícolas que suelen estar en alopatría, pero que forzaron a convivir en simpatría, observando así una diferencia en el uso de recursos evidenciada por el cambio en

la dieta de una de las especies, especulando así que la competencia fue el factor determinante para que una de las especies excluyera a la otra en la naturaleza.

Continuando el estudio de las diferencias entre lagartijas, Pounds (1988) estudió los distintos ecomorfos en especies del género *Anolis* con distintos microhábitats, descubriendo así que las tallas morfológicas se asociaban fuertemente al comportamiento locomotor de los individuos y a la especialidad del microhábitat. De este modo, concluyó que la habilidad de explotar ambientes estructurales depende no solo del tamaño del cuerpo sino también del tamaño de este. Kamath & Losos (2017) continuaron estudiando ecomorfos una vez más de *Anolis* encontrando que en un solo árbol pueden coexistir varias especies con tallas y estructuras morfológicas diferentes, que les permiten ocupar la base, tronco, brazos y rama o copa de los árboles, repartiendo el espacio para evitar la competencia entre las diferentes especies, debido a los efectos negativos en las especies que participan en dicha interacción. Dichos efectos pueden presentar una menor disponibilidad de otros recursos en base al espacio, como pueden ser parejas o alimento, así como el riesgo a ser atacado o desplazado debido a la gran territorialidad que se puede dar en las lagartijas (Cox *et al.*, 2003). Así, estos estudios revelan una diferenciación mayor de atributos morfológicos que les permiten aprovechar distintos recursos entre mayor sea el parentesco filogenético de las especies de lagartijas involucradas en comparación a lagartijas de un linaje distinto.

Sin embargo, Huey & Pianka (1977) analizaron a dos grupos de lagartijas, un grupo de 2 especies de hábitos semiarborícolas con poca simpatría en los ambientes en los que se encontraban y el otro de hábitos terrestres con una simpatría más amplia. Tras examinar sus tamaños y dietas, los autores pudieron especular que la gran similitud de nichos entre las especies semiarborícolas da lugar a una fuerte competencia interespecífica que a su vez lleva a poca simpatría, demostrando así que si bien las especies cercanamente relacionadas pueden desarrollar estructuras morfológicas o hábitos diferentes para explotar de manera distinta alrededor de los 3 ejes planteados por Pianka (1973), también es posible

que dichas especies aún mantengan mucho en común, llevando a la exclusión competitiva de una de ellas.

Un estudio previo enfocado en una de las especies, realizado por Siliceo-Cantero *et al.* (2017) buscó determinar cómo varía la intensidad de la competencia interespecífica como intraespecífica en una población de isla y una de continente; su estudio determinó la densidad de *A. nebulosus* y otras especies de lagartijas en un sitio de isla y otro en continente, apoyándose además en grabaciones de video para determinar las tasas de encuentros y agresión inter e intraespecífica. Mediante el proceso de captura y recaptura lograron estimar tanto la densidad como las tasas de supervivencia de los individuos, demostrando que la competencia interespecífica juega un papel más importante en *A. nebulosus*, cuando están en una isla, mientras que la competencia intraespecífica sustituye a la interespecífica como dominante al estar en territorio continental. Sin embargo, aunque se buscó el realizar más comparaciones entre sexos, los autores reconocen que utilizando únicamente una población de cada sitio y con un tamaño de muestra menor de lo deseado. No detectaron variación por el sexo de las lagartijas. Comparándose con poblaciones isleñas, las poblaciones que habitan en el continente están continuamente bajo más presión de depredación. Buscando saber cómo responde *A. nebulosus* a los cambios estacionales, tanto en isla como en continente.

Siliceo-Cantero & García (2015) demostraron que los machos y hembras del continente disminuyeron la altura a la cual perchan durante la estación lluviosa. Se presume que esta disminución de la percha en las hembras les permite dividir los recursos con los machos y, consecuentemente, evitar o reducir la competencia con ellos, aunque también resulta probable que al disminuir la altura a la cual perchan eviten la competencia con lagartijas arborícolas de mayor tamaño que perchan a mayores alturas. Asimismo, Ramírez-Bautista (1995) encontró que en la época de reproducción de *A. nebulosus*, las hembras adultas usan perchas más bajas que la de los machos.

Uno de los expertos en el estudio de la radiación del género *Anolis*, la evolución de sus distintos ecomorfos y cómo estos se reparten el espacio, es Jonathan Losos, quien ha estudiado la especialización de las especies en el uso del hábitat. Debido a los distintos morfos que cada especie presenta, siendo diferentes, principalmente en el largo de sus patas y tamaño de sus almohadillas (cojinetes) son capaces de vivir en espacios verticales distintos a lo largo de un árbol para evitar la competencia por recursos (Losos, 2011). Este autor encontró que los *Anolis* de Puerto Rico y otras islas del Caribe con patas más largas suelen vivir cerca de la base del árbol para alimentarse rápidamente de presas en el suelo u hojarasca, mientras que lagartijas con almohadillas más grandes suelen encontrarse en las copas de los árboles, usando su adaptación para mantenerse constantemente en este ambiente (Losos, 2011). Por otro lado, en el estudio realizado por López-Darías *et al.* (2012), el efecto de factores bióticos (depredación y competencia) y abióticos (temperatura, humedad, velocidad del viento y lluvia) fue medido contra el nicho espacial de *A. sagrei*, donde a través de técnicas de captura y recaptura se midió la altura de la percha a la que se encontraban y se correlacionó con la presencia de una especie de lagartija que actúa como un común depredador en distintos sitios, donde existían también sitios en los que no se encontraron depredadores, considerándose así los sitios control. Asimismo, se hicieron mediciones de variables ambientales para comprender la presencia de *A. sagrei* en su altura de percha. Sin embargo, los resultados fueron consistentes, sin importar qué tan favorables fueran dichas condiciones ambientales para mantenerse en el suelo (humedad, temperatura y lluvia principalmente). Los individuos de *A. sagrei* no aprovechaban el recurso espacio del suelo si el depredador estaba presente. De este planteamiento se detalla la alta plasticidad de comportamiento de la especie de estudio para ajustar su espacio favoreciendo las condiciones bióticas que se lo impedían a las condiciones abióticas que podría aprovechar.

Rummel & Roughgarden (1985) compararon la altura a la que *A. bimaculatus* y *A. watsi* perchaban en ambientes experimentales con solo una de las dos especies y con ambas al mismo tiempo. Los resultados mostraron una

marcada diferencia en el tamaño de la percha que estas especies usaron, esto se relacionó a la diferencia en la longitud hocico-cloaca entre ambas, siendo la primera casi del doble en talla que su competidor. Además, se encontró que la presencia de *A. bimaculatus* causaba que *A. wattsi* perchara en posiciones con microclimas más cálidos y que estuviese activa en distintos momentos del día, mientras que ocurría lo mismo cuando *A. wattsi* era introducida, aunque en un menor grado, causando así una partición de nicho asimétrica (no igual), en la que el efecto de *A. bimaculatus* era más fuerte que el de *A. wattsi*. De manera general, se ha encontrado una estrecha relación negativamente proporcional en la que la competencia interespecífica incrementa a medida que la cantidad de partición de nicho disminuye, es decir, conforme los individuos simpátricos compartan un mismo nicho en cuanto a espacio y recursos, existirá una mayor competencia entre especies (Pacala & Roughgarden, 1985).

Buscando comprender cómo cambiaba la composición de reptiles y anfibios también en la región de Chamela, Jalisco dependiendo de la estación del año y la estructura de la vegetación, García & Cabrera-Reyes (2008) muestrearon tres sitios durante los bimestres de abril-mayo y agosto-septiembre (picos de épocas de seca y lluvia, respectivamente). Con estos datos, registraron fluctuaciones estacionales y espaciales, mostrando un recambio, particularmente con las especies de anfibios del lugar. En este estudio se registró la abundancia relativa de las especies encontradas, *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*, las cuales alcanzaron los lugares 6 y 17 de un total de 34 especies encontradas. Aún más importante, en el muestreo combinado empleado por este estudio a lo largo de un año, *A. nebulosus* se registró todo el año, en la época de secas y lluvias, mientras que *U. bicarinatus* solamente se encontró en época de lluvias. Si bien el muestreo no fue tan extensivo como para analizar si esto fue una constante a lo largo del tiempo resulta posible observar una vista previa a la distribución temporal de las especies de este estudio en el mismo lugar.

Por otro lado, García (2008) también buscó determinar patrones estacionales en la actividad diaria y uso de hábitat para las especies de interés de

este estudio, así como *Sceloporus melanorhinus* y *Sceloporus utiformis* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Las observaciones se realizaron durante la temporada de lluvias de 1985 y la de secas en 1986 usando transectos para la recolección de individuos, encontrando *A. nebulosus* 276 veces y a *U. bicarinatus* únicamente 42. Con estos datos se encontró una relación estadísticamente significativa en patrones de actividad diaria entre las especies de interés, con *A. nebulosus* siendo más activa durante la mañana y por las tardes (actividad bimodal), ocupando perchas tanto bajas como altas en proporciones similares durante el día, mientras que *U. bicarinatus* fue vista activa únicamente durante las mañanas, perchando en lugares altos de los árboles y en raras ocasiones en la hojarasca del suelo. El autor sugiere una partición de nicho entre la comunidad de lagartijas de Chamela, analizando únicamente la competencia interespecífica, pero esta información representa valiosos antecedentes sobre la interacción que ambas especies presentan y cómo parecen evitar la interacción entre sí mediante mecanismos temporales y espaciales.

Sin embargo, se ha puesto atención a la competencia intraespecífica y en cómo ésta cambia por los factores abióticos y bióticos en el ecosistema, con poca comprensión del rol de dicha competencia en el uso del hábitat entre especies de lagartijas. Un estudio reciente de Delaney & Warner (2017) buscó conocer cómo es que el hábitat óptimo de *Anolis sagrei* varía según los estadios de edad en una población mediante la experimentación en árboles artificiales. En éste encontraron que la altura de la percha que los jóvenes usaban descendía cuando no había adultos presentes, pero, este efecto se aceleraba cuando al menos un macho adulto estaba presente, incrementándose al haber un mayor número de machos adultos. Usando la longitud hocico-cloaca como un aproximado de la edad, además, se detalla un antecedente sobre cómo los machos más grandes en talla desplazan a aquellos de menor tamaño a alturas más bajas del árbol.

En el caso de la competencia intraespecífica, continuamente se ha demostrado la existencia del dimorfismo sexual en múltiples especies de *Anolis*,

pudiendo evolucionar debido a distintos elementos. Darwin (1859) identificó tres tipos de presiones selectivas que pueden influenciar el grado de dimorfismo sexual en una especie: aquellas que resultan de la competencia intersexual por el sexo opuesto, aquellas que nacen de las diferencias en los roles reproductivos de cada sexo y aquellas que vienen de adaptaciones independientes que los machos y hembras pueden tener en relación a “sus diferencias en los hábitos de la vida”, lo que hoy en día podría categorizarse como el nicho que cada sexo ocupa.

Barragán-Contreras & Calderón-Espinosa (2013) caracterizaron la dieta de *Anolis ventrimaculatus* en Colombia, una especie con conocido dimorfismo sexual. Gracias a este estudio en campo, se supo que los machos perchaban en lugares más altos del árbol, mientras que las hembras en lugares más bajos; esto se le atribuyó a la dieta que ambos consumían, que, aunque es extremadamente similar (individuos de las clases Orthoptera e Hymenoptera), se encontraron diferencias en el porcentaje de presas consumidas, siendo los machos quienes solían consumir presas de un mayor tamaño. Se sugiere que estas diferencias en el tamaño de las presas y el porcentaje consumido de éstas, está ligado al uso del microhábitat, es decir, la altura a la que machos y hembras perchaban en un árbol, logrando así evitar una competencia directa por el mismo recurso, aun cuando se trata de las mismas presas consumidas. Esta conclusión se ve reforzada por el estudio realizado por Schoener (1967), en el que estudiando a *Anolis conspersus*, encontró que los machos adultos ocupaban alturas de percha significativamente más altas que las hembras, consumiendo un menor número de presas, aunque de un mayor tamaño, encontrando así una relación directa entre la longitud promedio de la presa y el depredador, siendo las hembras quienes se quedaban en alturas de percha más bajas y consumían más cantidad de presas, aunque estas siendo de menor tamaño. Gracias a que no existe la especialización de presas en esta especie, logran dividir el recurso espacio en base al recurso alimento, resultando en un sistema efectivo cuando la especie no se encuentra en simpatria con un competidor cercano.



Por otro lado, uno de los pocos estudios que ha buscado evaluar la variación ecomorfológica, tanto en hembras y machos de dos especies de lagartijas simpátricas, Žagar *et al.* (2017) examinaron la variación intra e interespecífica de la morfología funcional y el desempeño de los organismos en *Iberolacerta horvathi* y *Podarcis muralis* en un área con un potencial para la competencia. Mediante la examinación de características morfológicas específicas como la fuerza de la mordida y longitud de las patas que a su vez confieren una mayor velocidad para escalar, encontraron una variación significativa, tanto entre sexos como entre especies. Sin embargo, aunque la competencia interespecífica puede ser señalada como la principal variable, por la que, la morfología es distinta entre especies, una teniendo una mayor fuerza de mordida especializándose en consumir presas más duras y la otra estando en partes más bajas del árbol y consumiendo presas más suaves, lo mismo no puede ser dicho para la competencia intraespecífica; en el caso de las hembras, se encuentra que tienen troncos más largos que impactan negativamente en la velocidad a la que pueden escalar, aunque influyen positivamente el esfuerzo reproductivo. Con este estudio se demuestra que, aunque la competencia resulta importante en la evolución de la morfología en especies simpátricas y con una morfología similar, aun es relevante considerar factores externos a la morfología, como resulta ser la reproducción.

Con base a estos antecedentes y, aunque no existe muchos estudios sobre la competencia intraespecífica en las especies de interés de este estudio, de manera general, se puede demostrar que la competencia es prevalente entre *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*, siendo un mecanismo que determina su distribución espacial con relación a la de sus competidores, mientras que esta ubicación es variable y depende de la estación del año, cambiando así la temperatura del ambiente y microambiente. Debido a estas diferencias de nicho causadas por factores bióticos como abióticos, este trabajo proveerá una unión y comparación del efecto de ambos sobre la comunidad de lagartijas en Chamela, Cuixmala.

## 6. Métodos

### 6.1. Modelo de estudio

*Anolis nebulosus* o abaniquillo pequeño del Pacífico es una especie de lagartija endémica de México, se distribuye desde Sinaloa hasta el norte de Yucatán, encontrándose también en Jalisco y en la Cuenca del Balsas (Mata-Silva *et al.*, 2015). Esta especie puede habitar en la selva baja caducifolia, selva mediana perennifolia y la vegetación riparia; es de hábitos diurnos y arborícolas con una dieta insectívora (García & Ceballos, 1994). Su tamaño suele ser pequeño, teniendo una longitud hocico-cloaca promedio de 43 mm para los machos y 36 mm para las hembras, presenta una cola larga y un peso promedio de 1.7 g y 1.6 para machos y hembras, respectivamente (Siliceo-Cantero & García, 2014). Su reproducción es cíclica, con la mayoría de los huevos producidos de julio a octubre. El cortejo y la territorialidad de los machos comenzando desde marzo a julio (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997). A lo largo del año presenta múltiples puestas de un único huevo por evento (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997).

Por otro lado, *U. bicarinatus* es también una lagartija endémica de México. Su distribución se extiende desde el Pacífico en Michoacán hasta el centro de Guerrero y en la cuenca del Río Balsas del norte al sur del estado de Puebla (Smith & Taylor, 1966). Es una lagartija de hábitos diurnos y arborícolas con una dieta insectívora. Además, habitan en selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia y vegetación riparia (García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista & Vitt, 1997). Los machos y las hembras de *U. bicarinatus* no presentan dimorfismo sexual en la talla según la LHC (Ramírez-Bautista & Vitt, 1998), teniendo un promedio de 45 mm de longitud hocico-cloaca para machos y hembras. Siendo también su reproducción cíclica. La producción de huevos comienza en mayo, siendo finalmente depositados de junio a agosto con la reproducción de las hembras culminando en septiembre, mientras que los machos comienzan con despliegues de cortejo y territorialidad en abril (Ramírez-Bautista & Vitt, 1998). Es importante mencionar que ambas especies son de vida corta, viviendo por cerca de un año antes de morir posterior a la temporada reproductiva

con *U. bicarinatus* teniendo una maduración temprana, múltiples y pequeñas puestas de huevo (de dos a tres puestas de 4 a 6 huevos cada una), baja expectativa de vida y una rápida tasa de crecimiento (Stearns, 1992).

## 6.2. Sitio de estudio

Los datos fueron obtenidos en la Reserva de Biosfera Chamela Jalisco, en la Estación de Biología "Chamela" (EBCH), a lo largo de la carretera federal entre Chamela y el pueblo de Careyes a una distancia de 2 kilómetros de la costa del Océano Pacífico.

La reserva se encuentra ubicada al sur del estado de Jalisco, la que fue fundada en 1993 por decreto presidencial. Esta reserva comprende 13,142 hectáreas. Tiene una elevación menor a los 150 metros, el suelo tiene un pH promedio neutral y suele haber un bajo contenido de materia orgánica (Bullock, 1986). El objetivo principal de la estación es la protección de los ecosistemas frágiles y muy fragmentados de la región de la costa central de Jalisco. Asimismo, una cuarta parte de la reserva le fue entregada a la Universidad Nacional Autónoma de México, una pequeña porción le pertenece a la Universidad de Guadalajara y el resto le pertenece a la Fundación Ecológica de Cuixmala (Castillo *et al.*, 2007). Debido a esto, es una de las pocas reservas consideradas como áreas protegidas privadas del país, pues la mayor parte de ésta le pertenece a un propietario privado (Castillo *et al.*, 2007).

Esta estación protege alrededor de 1,200 especies registradas de flora, siendo cerca de la mitad de éstas endémicas a México y un 10% endémicas de la región. En cuanto a la fauna, se tienen registradas 422 especies de vertebrados, divididos en 72 especies de mamíferos, 270 de aves, 68 de reptiles, 19 de anfibios y 14 de peces (Ramírez-Bautista, 1994; Ceballos *et al.*, 1999). Sin embargo, es también frecuentemente presionada por factores antrópicos y naturales. A pesar de que no existen comunidades dentro de la reserva, en su zona aledaña existen ejidos que se especializan principalmente en ganadería y agricultura de temporal,

aunque ha habido reportes de caza de algunas especies animales y recolección de leña y plantas por los lugareños (Ceballos *et al.*, 1999). Además, existe un desarrollo turístico notable principalmente a lo largo de la costa, con varias compañías turísticas trabajando en la región para impulsar dicha actividad (Noguera, 1994). Aunque la infraestructura turística está concentrada en Puerto Vallarta, hay varios proyectos de inversión propuestos para desarrollar en la zona de influencia de la reserva y se considera que éstos no son compatibles con los objetivos de conservación establecidos por la reserva (Ceballos & García, 2010). De manera natural, los huracanes pueden impactar de maneras importantes el ecosistema. Recientemente el huracán Patricia llegó a la costa de Jalisco, ocasionando que una gran cantidad de árboles grandes fueran derribados o trozados en su tronco principal, mientras el viento ocasionó que árboles pequeños y una gran masa de bejucos fueran arrancados y dispersados por la reserva, transformando al bosque de uno de alta vegetación a uno principalmente compuesto de vegetación muerta y plantas pioneras.

La Estación de Biología “Chamela” ha sido el estudio de múltiples trabajos enfocados en su flora y fauna debido a las singulares características que se presentan en la región, principalmente el inusual ciclo de vida de los individuos dentro de ella. El clima de Chamela es considerado como tropical, teniendo sequía de noviembre a junio, siendo interrumpida ocasionalmente por lluvias en su mayoría fuertes de diciembre a enero. El promedio de días con lluvia es de 52, teniendo una precipitación promedio por año de 731 mm y su temperatura promedio anual oscila entre los 22.1 °C ([ibiologia.unam.mx](http://ibiologia.unam.mx)).

La Reserva cuenta con ocho tipos diferentes de vegetación, siendo el más importante el bosque tropical seco que domina la estación, mientras que el resto de la reserva protege una playa, selva baja caducifolia, vegetación riparia y una serie de ambientes húmedos, como lagos permanentes, manglares, bosques de manzanilla y pastizal de caña (Ceballos, 2000). Como es común en los bosques tropicales secos, existe poca cobertura por el dosel, lo que a su vez permite una mayor entrada de luz que a su vez ocasiona un denso sotobosque. Además, al

haber una amplia disponibilidad de recursos únicamente en 3 o 4 meses al año, se evita que la vegetación alcance tamaños muy altos, generalmente midiendo entre 8 a 12 metros de altura (Dirzo *et al.*, 2011).

Un aspecto destacado de esta reserva es la manera en la que interactúan las estaciones del año con el ecosistema, pues siendo la mayor parte bosque tropical seco, estas estaciones son bastante definidas creando una marcada dualidad cuando hay precipitación y cuando no (Ceballos, 2000). Debido a esta estacionalidad, se espera que los individuos que habitan los ecosistemas de la Reserva de Chamela-Cuixmala estén en un constante estado de cambio, ya sea en la estructura de la vegetación como en los patrones espaciotemporales de las comunidades, pudiendo observarse en su composición, diversidad, riqueza, y abundancia relativa (García & Cabrera-Reyes, 2008). Esto debido a los cambios temporales en la disponibilidad de recursos (espacio y alimento), temperatura, agua y fotoperiodo, causando que las especies animales y vegetales sean forzadas a sincronizar aspectos de su biología y ecología, como la reproducción, crecimiento, actividad diaria y anual y la distribución espacial de cada especie (Lister & García, 1992).

### **6.3. Muestreo de individuos**

Para la elaboración de este proyecto de tesis se usaron datos recolectados por el Dr. Aurelio Ramírez Bautista. Estos datos fueron recolectados en la región de Chamela, Jalisco durante cuatro años, en el periodo comprendido de 1988 a 1992. El muestreo se realizó en un periodo de 10 días de cada mes durante estos años en la Estación de Biología “Chamela”, a lo largo del camino federal entre Chamela y el pueblo de Careyes (19°31'31.8"N, 105°03'44.5'O) a dos kilómetros de la Costa del Pacífico. Los muestreos se realizaron a lo largo del camino que va de la carretera federal a los edificios de la estación. En este transecto se contabilizó el número de árboles (158) que se encontraron distribuidos a lo largo de esta área, que fue de 1 km de largo por 10 de ancho (Ramírez-Bautista, 1995; Hernández-Salinas *et al.*, 2019).

Los muestreos se realizaron a partir de las 07:00 am hasta las 19:00 pm del mismo día. Las lagartijas se buscaron en las ramas, troncos o alrededor de los árboles, una vez localizadas, se les colectó directamente con las manos (Ramírez-Bautista, 1995). Tan pronto fue visto un ejemplar, este se colectó para tomar la siguiente información: sexo, longitud hocico-cloaca o LHC (mm), peso (con balanza de resorte  $\pm 0.1$  gr.), hora del día, condiciones del día, fecha, altura de la percha en que fue encontrado, así también se les tomó la temperatura cloacal, microambiental y ambiental con un termómetro de lectura instantánea (Ramírez-Bautista, 1995). Más tarde, se marcó al organismo bajo el método de ectomización de falanges (Tinkle *et al*, 1970), una vez hecho esto, el organismo se regresó al árbol encontrado, el que también se marcó con el número que le correspondió para identificar el movimiento de éstos (Ramírez-Bautista, 1995).

Para el registro de la altura de la percha, se consideró el punto en que se encontró al individuo, siendo la base del árbol el punto de referencia; ésta se midió con una cinta métrica graduada en mm (flexómetro). El sexo de ambas especies se determinó mediante la presencia o ausencia de papada (abanico gular), bien desarrollado en los machos, pero conspicuo en las hembras. Esta estructura la exhiben los machos mediante despliegues para defender el territorio contra los invasores o bien para atraer a las hembras durante la actividad reproductiva de *A. nebulosus* (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997). Así también, los machos de *U. bicarinatus* presentan en la región gular colores llamativos, mientras que, en las hembras, éste es difuso (Ramírez-Bautista & Vitt, 1998). Para este trabajo, con excepción del cálculo de la abundancia, se usaron solamente los datos de los individuos capturados una sola ocasión, evitando así las pseudoréplicas (Hurlbert, 1984).

#### **6.4. Análisis estadístico**

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (R Core Team, 2013). Se determinó la normalidad de los datos usando un análisis Lilliefors (Lilliefors, 1967), una modificación más sencilla de la prueba Kolmogorov-Smirnoff.

Esto se hizo debido a que el tamaño de las muestras de datos es grande, disminuyendo la potencia de una prueba de Shapiro-Wilk.

Sin embargo, aún si los datos resultan ser no-normales, debido al tamaño de la muestra en este estudio, es posible usar modelos paramétricos sin causar problemas mayores (Ghasemi & Zahediasl, 2012) y sin que se afecte la tasa de falsos positivos debido a la robustez de una prueba paramétrica como el análisis de varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés) aún ante la no-normalidad (Lix *et al.*, 1996). Asimismo, buscando evitar errores estadísticos, se realizó una prueba de homogeneidad de varianzas o homocedasticidad en los datos disponibles, comparando la variable clave de altura de la percha en base en las especies analizadas en este estudio. Este análisis se realizó con la prueba Fligner-Kileen, pues es la mejor opción cuando se busca comparar la homocedasticidad de datos no normales. La prueba reveló un valor de p de 0.07, por lo que la varianza de ambas especies respecto a esta variable se considera homogénea y se puede proceder con análisis paramétricos.

Además, únicamente se tomó la información de los árboles en los que se encontraron organismos de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*. Se realizó una ANOVA de dos vías para comparar la longitud hocico cloaca de los cuatro grupos determinados, utilizando el sexo y la especie como factores, tomando en cuenta únicamente a los considerados como adultos, siendo estos los machos y hembras de ambas especies. Aunque el análisis ANOVA es útil para conocer si existen diferencias en las medias entre grupos, detectando posibles diferencias significativas entre los tratamientos a comparar, no explica entre qué grupos se dan estas diferencias; así que, para esto, se aplicó también una prueba post-hoc que detecta cuáles de los tratamientos comparados difieren significativamente entre sí (Zar, 2010). En este caso, se utilizó una prueba post-hoc de Tukey, la cual indica las diferencias entre todos los grupos considerados. De esta manera se determinó si existen diferencias significativas en el tamaño de los cuatro grupos tomados en cuenta para este estudio y correlacionar dichas diferencias a relaciones encontradas, si es que las hay.

Por otro lado, para determinar si existió un solapamiento en cuanto al nicho determinado, únicamente por la altura a la que los individuos se perchan, se usó la regla de Sturges para la creación de 11 categorías con una amplitud de 0.8 cada una. Esta regla es un criterio utilizado para determinar cuántas clases o intervalos son necesarios para representar gráficamente un conjunto de datos estadísticos. Basándose en el número de observaciones en una muestra, la ecuación  $k=1+3.332*\log_{10}(N)$ , donde N es el número de observaciones, revela el número de clases para usar en el análisis posterior. Teniendo así el número de clases, para conocer el intervalo de cada clase, se usa la ecuación  $\alpha= (\text{Límite Superior}-\text{Límite Inferior}) /k$ , donde se toma el valor más alto y el más bajo de la serie de datos de la que se quieren crear categorías y tras restarse, se dividen entre el número de clases previamente calculado.

Con ello, se creó una categorización, comenzando de 0 a 0.8 como el primer intervalo, teniendo un total de 11 intervalos, avanzando 0.8 m de altura del árbol en cada uno de los intervalos. Una vez teniendo estos datos y para conocer si existe o no solapamiento de la altura a la que se perchan los individuos machos y hembras de cada especie y entre especies, se realizó un análisis de solapamiento de nicho con el paquete EcoSimR (Gotelli *et al.*, 2015). Este paquete crea un modelo nulo basándose en una matriz de frecuencia relativa de individuos encontrados en cada categoría de altura de la percha, creando finalmente una matriz simulada de cómo se deberían comportar los grupos analizados según el azar (en este caso machos y hembras de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*). Así, el análisis revela si el solapamiento promedio calculado entre los grupos, es mayor o menor de lo que se esperaría si las especies usaran categorías de recursos (altura de la percha) de manera independiente una de otra. Entre mayor sea el número reportado de 0 a 1, se considera que existe un mayor solapamiento de nicho, basándose en el método de solapamiento de nicho simpátrico de Pianka (1974).

Asimismo, para determinar la posible existencia de dominancia por parte de alguna especie y/o sexo a lo largo del año y si esta varía según la temporada y otros factores relacionados a ella como la precipitación promedio por mes, se



realizó una relación entre el número de individuos observados por mes, dividiendo y considerando a la temporada de secas de noviembre a junio, mientras que la temporada de lluvias fue considerada de julio a octubre. Además, la precipitación promedio durante cada mes del tiempo de muestreo se obtuvo de los datos meteorológicos de la estación meteorológica de la estación de Chamela, Instituto de Biología ([www.ibiologia.unam.mx/ebchamela](http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela)) y fue añadida en la relación para demostrar los cambios en el número de individuos observado de acuerdo a la precipitación promedio por mes.

Se hizo uso de una correlación de Pearson para poder comparar la altura de la percha de cada especie, separada tanto en machos como en hembras, a lo largo de los meses durante el periodo de cuatro años. De esta manera, se explica cómo es que se da un cambio en la variable de respuesta de acuerdo únicamente a la temporalidad a gran escala, y si esta se mantiene constante en todos los años en los que se llevó a cabo el muestreo. Además, para reconocer la variación en el uso del hábitat debido al tamaño del cuerpo medido en este caso como la LHC, se determinó la relación entre la altura promedio de percha y longitud hocico cloaca y peso, utilizando gráficas de correlación. Estas correlaciones se realizaron para las dos especies en general y para cada sexo de ambas especies de manera independiente, así como un modelo para todas las lagartijas de manera general. Posteriormente, se calculó la correlación que existe entre dichas variables usando la función `cor` en R (R Core Team, 2013).

Por otro lado, para determinar si el factor de actividad durante el día (hora a la que se encontraban perchando) influye en la diferenciación de nicho por competencia entre ambas especies, y si este factor cambiaba dependiendo de la estación del año, se realizó una ANOVA de dos vías, tomando como factores la especie y sexo de los individuos, así como la temporada del año en la que fueron observados. Para complementar este análisis, se elaboró una gráfica de caja usando la función `ggplot` en R, creando así un gráfico de cómo ocupan las distintas horas del día cada categoría de lagartija (por especie y sexo). Además, para saber si los meses de los distintos años de estudio presentan relaciones

entre sí, buscando comprender si estos se agrupan por temporada del año o por estar dentro de un mismo año, se tomaron los datos de captura y recaptura, elaborando así una matriz de presencia-ausencia con cada individuo identificado y considerando cada mes como un evento de muestreo, teniendo así un total de 36 eventos, marcando con un número 1 si el individuo estaba presente en un mes y como un 0 si no fue encontrado en dicho mes. Con esta matriz se procedió a utilizar el método de cálculo de disimilitud de Jaccard en R (R Core Team, 2013), posteriormente conociendo la disimilitud entre los meses basado en los individuos que están o no presentes en cada mes, se elaboró un dendograma que muestra la separación de cada mes basado en la presencia o ausencia de todos los individuos.

Para determinar si existe competencia intraespecífica basada en la edad de los individuos de ambas especies, se categorizó a los individuos en tres estadios de edad (cría, juvenil y adulto) según los resultados de Ramírez-Bautista (1995, 1998). Tras ello, se realizó un análisis ANOVA de dos vías considerando como factores al sexo de los individuos y a la categoría de edad, buscando explicar si esto jugaba un papel importante en la altura de la percha que escogían. Posteriormente, se realizó una prueba de post-hoc de Tukey para conocer dónde se encontraban las diferencias. Además, se realizaron gráficos de caja para representar de mejor manera la altura de la percha que crías, juveniles y adultos de ambas especies eligen sin importar su sexo.

Finalmente, para poder conocer la abundancia estimada de ambas especies, se utilizó la matriz de presencia-ausencia elaborada previamente. Una vez teniendo esta matriz, se utilizó el programa MARK (Colorado State University, 2003), introduciendo los datos y utilizando el modelo POPAN incluido en el software, pues este modelo permite conocer la estimación poblacional de cada una de las especies, y siendo una variación del modelo Jolly-Seber (Schwarz & Arnason, 1996) permite estimar el tamaño poblacional mediante cálculos usando la supervivencia aparente, probabilidad de captura y la probabilidad de entrada a la población.

## 7. Resultados

Se registró un total de 897 observaciones de individuos, de los cuales, 696 fueron de *A. nebulosus* y 204 de *U. bicarinatus*. De estos registros, 405 observaciones correspondieron a machos de *A. nebulosus*, mientras que 291 fueron hembras. En el caso de *U. bicarinatus*, se observaron 118 machos y 86 hembras.

Para la prueba de normalidad de Lilliefors ejecutada en las variables numéricas de peso, longitud hocico-cloaca y altura de la percha, se obtuvieron valores significativos ( $p < 0.05$ ) para todos los casos. Debido a esto, se rechaza la hipótesis nula de que los datos se comportan de manera normal.

### 7.1. Altura de la percha

Se encontró que la mayoría de los individuos, tanto de *A. nebulosus*, como de *U. bicarinatus* suelen perchar en alturas bajas del árbol, con tan solo el 73.55% de todos los individuos concentrados en las primeras tres categorías de altura generadas, siendo éstas las que van de 0 a 2.11 metros (Tabla 1 & Fig. 1).

Se encontró que, en ambas especies los machos percharon a alturas más altas que las hembras. En el caso de *A. nebulosus* y tomando en cuenta a los individuos de ambas temporadas, el promedio de altura de la percha de los machos fue de  $1.76\text{m} \pm 0.07\text{ m}$  y de  $1.42 \pm 0.08\text{ m}$  (Tabla 1), mientras que para *U. bicarinatus* el promedio fue de  $1.92 \pm 0.11\text{ m}$  para los machos y de  $1.83 \pm 0.12\text{ m}$  para las hembras (Tabla 2). Además, se encontró que las diferencias en la altura de la percha entre los cuatro grupos analizados son significativas (ANOVA,  $F_{3, 473}=6.08$ ,  $p=0.0004$ ). Estas diferencias fueron atribuidas a la altura a la que perchan machos y hembras de *A. nebulosus* (Tukey HSD,  $p=0.0052$ ) y la diferencia de altura de la percha entre hembras de *A. nebulosus* y machos de *U. bicarinatus* (Tukey HSD,  $p=0.0006$ ), mientras que las interacciones restantes entre grupos no resultaron significativas (Tabla 3).

Tabla 1.- Altura de la percha (m) de machos y hembras de *Anolis nebulosus* durante las dos temporadas en el estudio y de manera general (1988 a 1991 combinado). Promedio seguido por  $\pm$  el error estándar, intervalo y tamaño de muestra.

		Secas	Lluvias	Ambas temporadas
Machos	Todas las clases de edad	1.64 $\pm$ 0.08 (0-7; n=235)	1.95 $\pm$ 0.11 (0-7; n=135)	1.76 $\pm$ 0.07 (0-7; n=370)
	Crías	0.85 $\pm$ 0.22 (0-2; n=8)	1.71 $\pm$ 0.15 (0-5; n=26)	1.51 $\pm$ 0.20 (0-5; n= 34)
	Juveniles	1.30 $\pm$ 0.19 (0-5; n=38)	1.36 $\pm$ 0.24 (0-3.5; n=20)	1.33 $\pm$ 0.16 (0-5; n= 58)
	Adultos	1.74 $\pm$ 0.09 (0-7; n=189)	2.15 $\pm$ 0.23 (0-7; n=89)	1.88 $\pm$ 0.08 (0-7; n= 278)
Hembras	Todas las clases de edad	1.37 $\pm$ 0.09 (0-9; n=207)	1.55 $\pm$ 0.16 (0-7; n= 84)	1.42 $\pm$ 0.08 (0-9; n= 291)
	Crías	1.33 $\pm$ 0.35 (0-3; n=12)	1.72 $\pm$ 0.36 (0-4; n=13)	1.53 $\pm$ 0.25 (0-4; n=25)
	Juveniles	1.43 $\pm$ 0.12 (0-6; n=121)	1.53 $\pm$ 0.27 (0-5; n=24)	1.45 $\pm$ 0.11 (0-6; n=145)
	Adultos	1.27 $\pm$ 0.17 (0-9; n=74)	1.51 $\pm$ 0.24 (0-7; n=47)	1.36 $\pm$ 0.14 (0-9; n=121)

Tabla 2.- Altura de la percha (m) de machos y hembras de *Urosaurus bicarinatus* durante las dos temporadas en el estudio (1988 a 1991 combinado). Promedio seguido por  $\pm$  el error estándar, intervalo y tamaño de muestra.

		Secas	Lluvias	Ambas temporadas
Machos	Todas las clases de edad	1.66 $\pm$ 0.14 (0-3; n=51)	2.11 $\pm$ 0.15 (0.1-6; n=67)	1.92 $\pm$ 0.11 (0-7; n=118)
	Crías	2 $\pm$ 0 (0.3-2; n=11)	1.86 $\pm$ 0.13 (0.4-4; n=41)	1.73 $\pm$ 0.12 (0.3-4; n=52)
	Juveniles	3 $\pm$ 0.97 (0.5-3; n=12)	0.9 $\pm$ 0.1 (0.7-1; n=3)	1.31 $\pm$ 0.19 (0.5-3; n=15)
	Adultos	0.96 $\pm$ 0.43 (0-5; n=28)	2.70 $\pm$ 0.33 (0.1-6; n=23)	2.29 $\pm$ 0.20 (0-6; n=51)
Hembras	Todas las clases de edad	1.66 $\pm$ 0.18 (0.1-4; n=28)	1.91 $\pm$ 0.15 (0.1-5; n=58)	1.83 $\pm$ 0.12 (0.1-5; n= 86)
	Crías	1.47 $\pm$ 0.33 (0.6-3; n=7)	2.10 $\pm$ 0.22 (0.1-5; n=30)	1.98 $\pm$ 0.20 (0.1-5; n=37)
	Juveniles	1.52 $\pm$ 0.22 (0.1-3; n=12)	1.74 $\pm$ 0.30 (0.4-3; n=10)	1.62 $\pm$ 0.18 (0.1-3; n=22)
	Adultos	2 $\pm$ 0.41 (0.5-4; n=9)	1.7 $\pm$ 0.38 (0.1-4; n=18)	1.80 $\pm$ 0.23 (0.1-4; n=27)

Tabla 3.- Resultados de la prueba de Tukey para las diferencias existentes para la altura de percha entre los 4 grupos de especie y género considerados para el análisis.

Comparación entre grupos	Diferencia	Límite inferior	Límite superior	p-value ajustado
Machos <i>A. nebulosus</i> -Hembras <i>A. nebulosus</i>	0.5147	0.1154	0.914	0.0052
Hembras <i>U. bicarinatus</i> -Hembras <i>A. nebulosus</i>	0.4363	-0.3439	1.2166	0.4739
Machos <i>U. bicarinatus</i> -Hembras <i>A. nebulosus</i>	0.9265	0.9265	1.5386	0.0006
Hembras <i>U. bicarinatus</i> -Machos <i>A. nebulosus</i>	-0.0781	-0.0784	0.6606	0.9928
Machos <i>U. bicarinatus</i> -Machos <i>A. nebulosus</i>	0.4177	0.4117	0.9702	0.2289
Machos <i>U. bicarinatus</i> -Hembras <i>U. bicarinatus</i>	0.4901	0.4901	1.362	0.4698

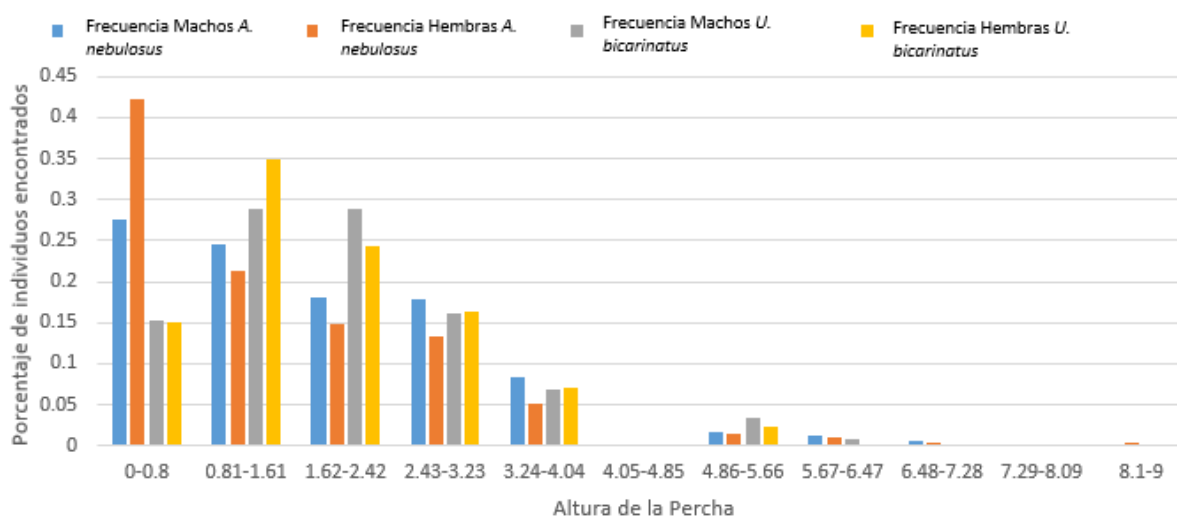


Figura 1.- Histograma del Porcentaje de Individuos encontrados por categoría de altura de percha (m) para machos y hembras de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*.

## 7.2. Sobrelape de nicho por altura de la percha

El sobrelape de nicho basado en la altura de la percha se encontró en los cuatro grupos analizados (ambos géneros de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*), así como basado en la matriz de frecuencias absolutas (Tabla 4) y posteriormente relativas, estos resultados mostraron una alta coincidencia en los datos observados en campo, con un índice promedio de sobrelape de 0.8998, según el método de Pianka, mientras que para la matriz simulada en el modelo nulo, el sobrelape fue únicamente de 0.3904 (Fig. 2). Esto indica un alto sobrelape de nicho entre los grupos, negando la hipótesis de que una alta especialización de cada uno de estos grupos a una altura de la percha en particular, a la que se pueda evitar la competencia con alguna de las otras combinaciones de géneros y especies.

Tabla 4.- Frecuencia absoluta de observaciones por altura de la percha para ambos sexos y especies. Los intervalos y amplitud de estos fueron determinados mediante la regla de Sturges.

Altura de la Percha (m)	Frecuencia Machos <i>Anolis nebulosus</i>	Frecuencia Hembras <i>Anolis nebulosus</i>	Frecuencia Machos <i>Urosaurus bicarinatus</i>	Frecuencia Hembras <i>Urosaurus bicarinatus</i>
0-0.8	102	123	18	13
0.81-1.61	91	62	34	30
1.62-2.42	67	43	34	21
2.43-3.23	66	39	19	14
3.24-4.04	31	15	8	6
4.05-4.85	0	0	0	0
4.86-5.66	6	4	4	2
5.67-6.47	5	3	1	0
6.48-7.28	2	1	0	0
7.29-8.09	0	0	0	0
8.1-9	0	1	0	0

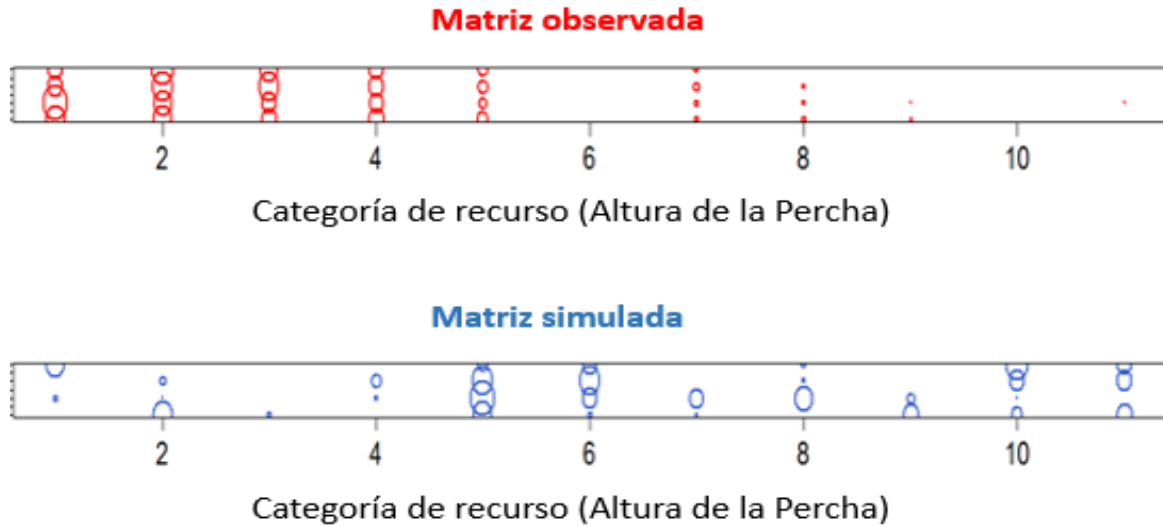


Figura 2.- Sobrelape de nicho basado en el porcentaje de frecuencia que cada uno de los sexos y especies fueron encontrados en las distintas categorías de altura de percha en los árboles (Tabla 4). a) Utilización del recurso de altura de la percha por parte de ambas especies según los datos recolectados. b) Utilización del recurso de la altura de la percha en el modelo nulo tras 1000 simulaciones al azar. Cada círculo indica el uso relativo del recurso, siendo el área de cada uno proporcional al uso. Mientras el eje horizontal, representa las 11 categorías de altura de la percha, el eje vertical representa de abajo hacia arriba a los cuatro grupos (machos y hembras de *A. nebulosus* y machos y hembras de *U. bicarinatus* en ese orden) y el uso que le dan al recurso.

### 7.3. Efecto del tiempo

Los individuos observados y categorizados por especie y sexo fueron graficados según el mes y año de muestreo (Fig. 3), encontrando de manera visual una disminución en la densidad de hembras y machos de ambas especies al llegar la temporada de lluvias, seguida por un aumento en el número de observaciones en la época de secas a lo largo de todos los años. De manera general, es notable un aumento de individuos encontrados relacionados al avance del tiempo en la recolección de los datos, principalmente para *A. nebulosus*, observándose un

aumento en la cantidad de individuos encontrados a lo largo del tiempo, principalmente de 1988 a 1989, y con un menor efecto observable de 1989 a 1990. En contraste, no se observan mayores diferencias entre la cantidad de individuos encontrados de *U. bicarinatus*, notándose un incremento de 1988 a 1989 y uno de menor efecto de 1989 a 1990 (Fig. 3)

En el caso de la hora a la que se encontraron perchando los individuos, buscando conocer si esta variaba de acuerdo a la temporada del año en la que se encuentran, se usó una ANOVA de dos vías, que reveló un valor significativo (ANOVA,  $F_{2, 889}=3.537$   $p=0.0144$ ) para el efecto del sexo y la especie de este estudio; mientras que la temporada del año (secas o lluvias) en la que fueron observadas, parece que no influye en la hora en la que perchán (ANOVA,  $F_{1, 889}=0.317$ ,  $p=0.5735$ ); asimismo la interacción entre estos dos factores, tampoco resultó significativa (ANOVA,  $F_{3, 889}=0.670$ ,  $p=0.5704$  ;Tabla 5). Se observó que el promedio de hora a la que los individuos de *A. nebulosus* fueron encontrados fue mayor ( $13:24\pm 0.36$  hrs) que la de los individuos de *U. bicarinatus* ( $12:49\pm 0.30$  hrs). Así también, se notó un mayor rango de horas ocupadas por *A. nebulosus* que *U. bicarinatus*, los que se encontraron perchando de 10:00 am a las 14:00 hrs (Fig. 4 y Fig. 6).

Al evaluar posibles diferencias significativas en la hora a la que los individuos perchán, y por ende evidencia de que los cuatro grupos de individuos analizados (machos y hembras de *A. nebulosus* y machos y hembras de *U. bicarinatus*) evitan estar a la misma hora, se encontró un resultado significativo únicamente para la interacción de los machos de *U. bicarinatus* tanto con machos como con hembras de *A. nebulosus* (Tukey HSD=0.007 y Tukey HSD=0.035 respectivamente), indicando que la hora es un factor de diferencia entre los individuos. Además, al considerar la altura de la percha promedio de cada especie y sexo según los meses, se encontró un patrón similar en los cuatro grupos, con la altura de la percha incrementando de junio a septiembre, para después descender y mantenerse así hasta el siguiente año. Se observa también que únicamente las hembras de *U. bicarinatus* parecen diferir del resto, pues estas fueron encontradas normalmente al pie del árbol (Fig. 5).



En cuanto a la separación por meses basada en los individuos presentes o ausentes, el dendograma de disimilitud reveló que durante 1988 y 1989 se comparte una mayor similitud entre sí. En la temporada de lluvias de ambos años se nota una ligera agrupación (Fig. 7). Sin embargo, no se encontraron relaciones fuertes entre los grupos de meses, demostrando que existe una mayor relación por la cercanía temporal que por la temporada del año basado en los individuos presentes.

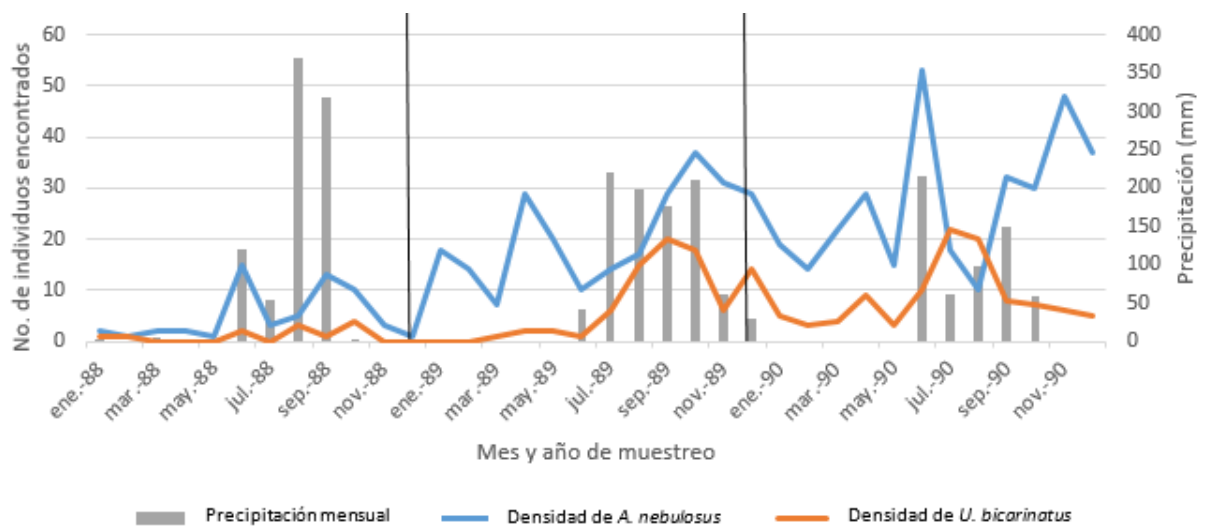


Figura 3.- Abundancia relativa de individuos de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus* a lo largo del tiempo de muestreo y la precipitación mensual abarcando desde Enero de 1988 hasta Diciembre de 1990. Las líneas de color negro representan el final de cada año.

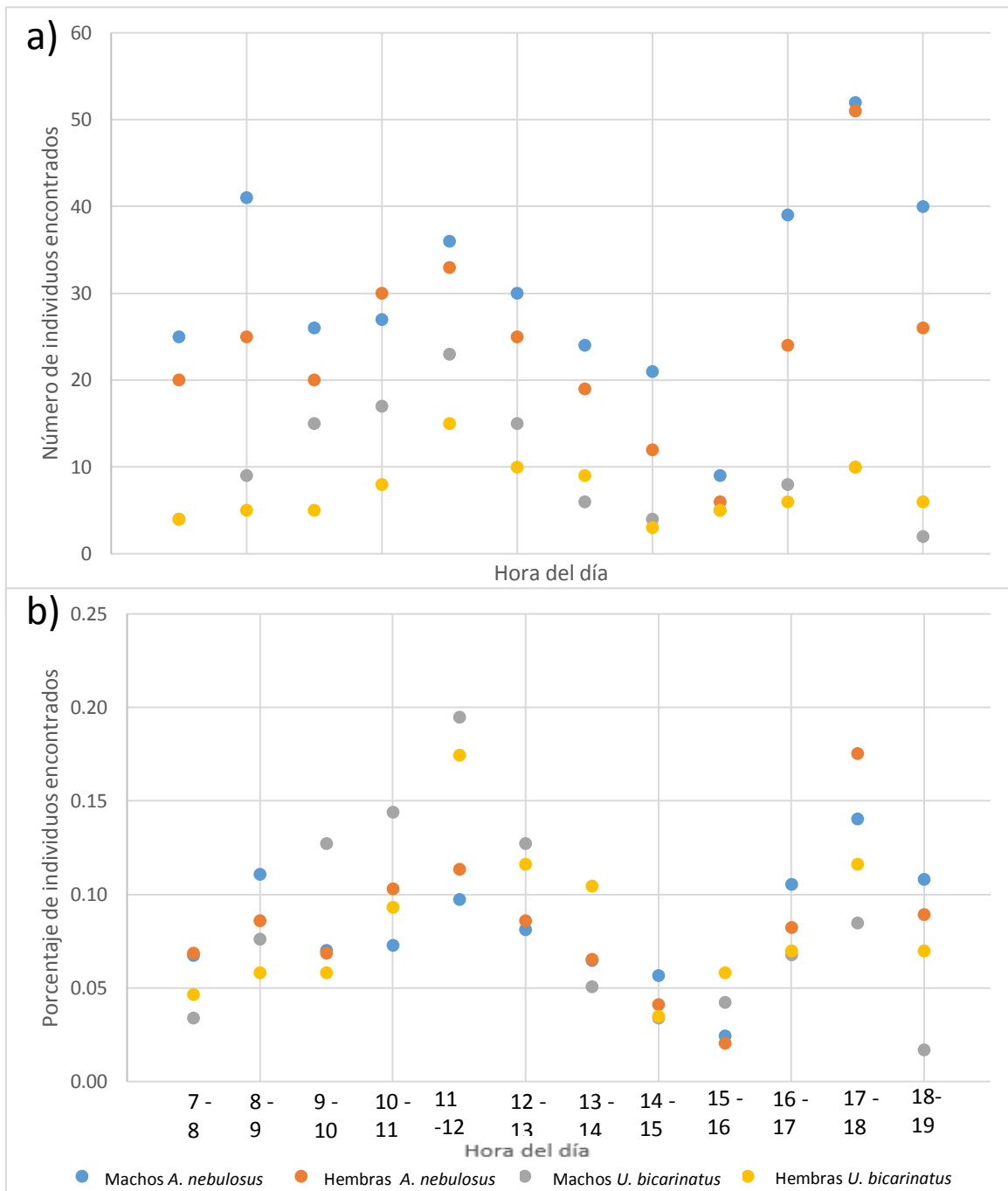


Figura 4.- Número de individuos observados a lo largo de distintas horas del día representados a través de a) valores absolutos y b) porcentaje de individuos encontrados a determinada hora del día. Cada punto representa a los individuos encontrados del comienzo de la hora al final de esta.

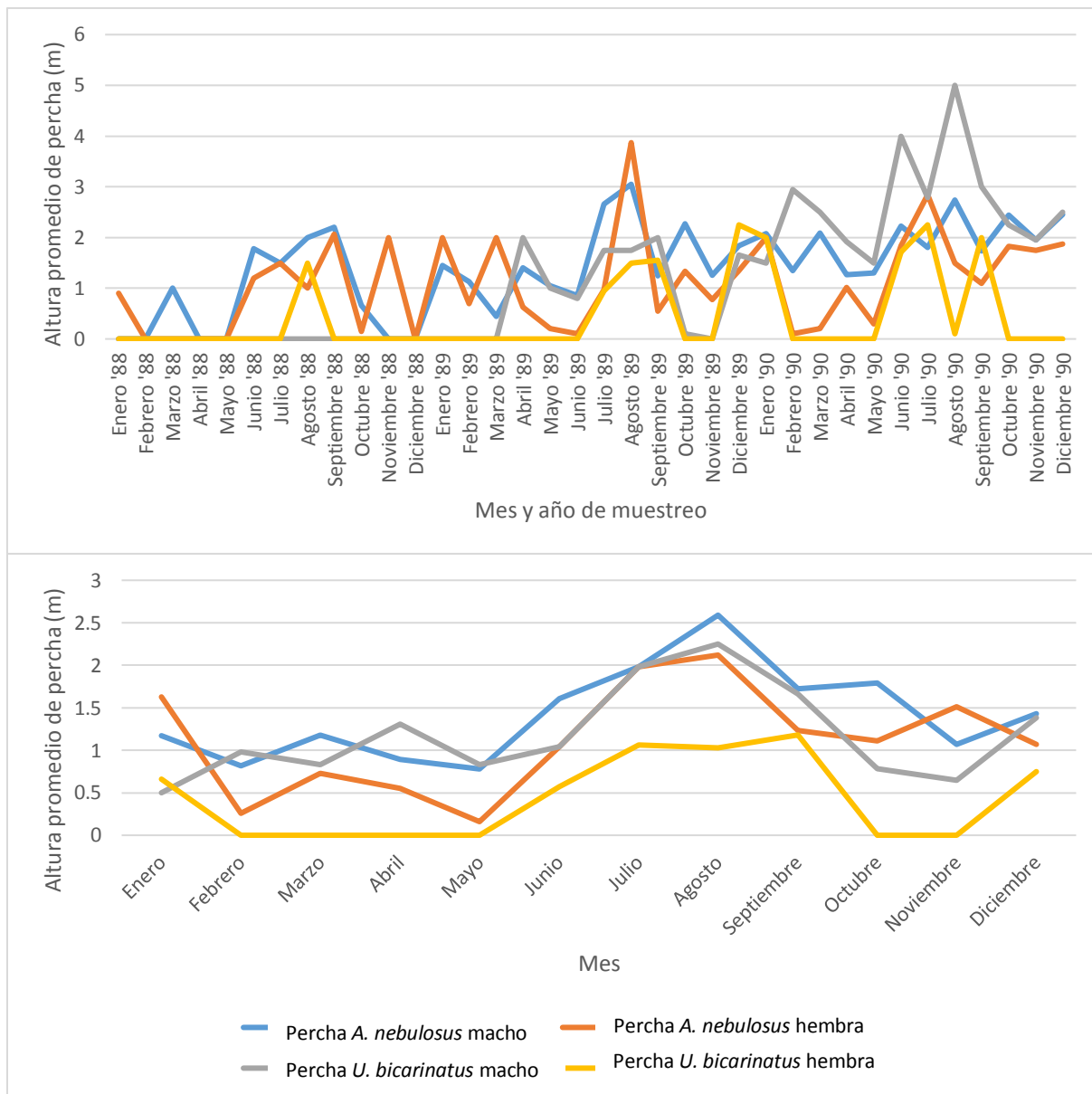


Figura 5.- a) Altura promedio de percha por mes y año de muestreo y b) Promedio de la altura de la percha para cada mes promediando desde 1988 hasta 1990 para machos y hembras de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*.

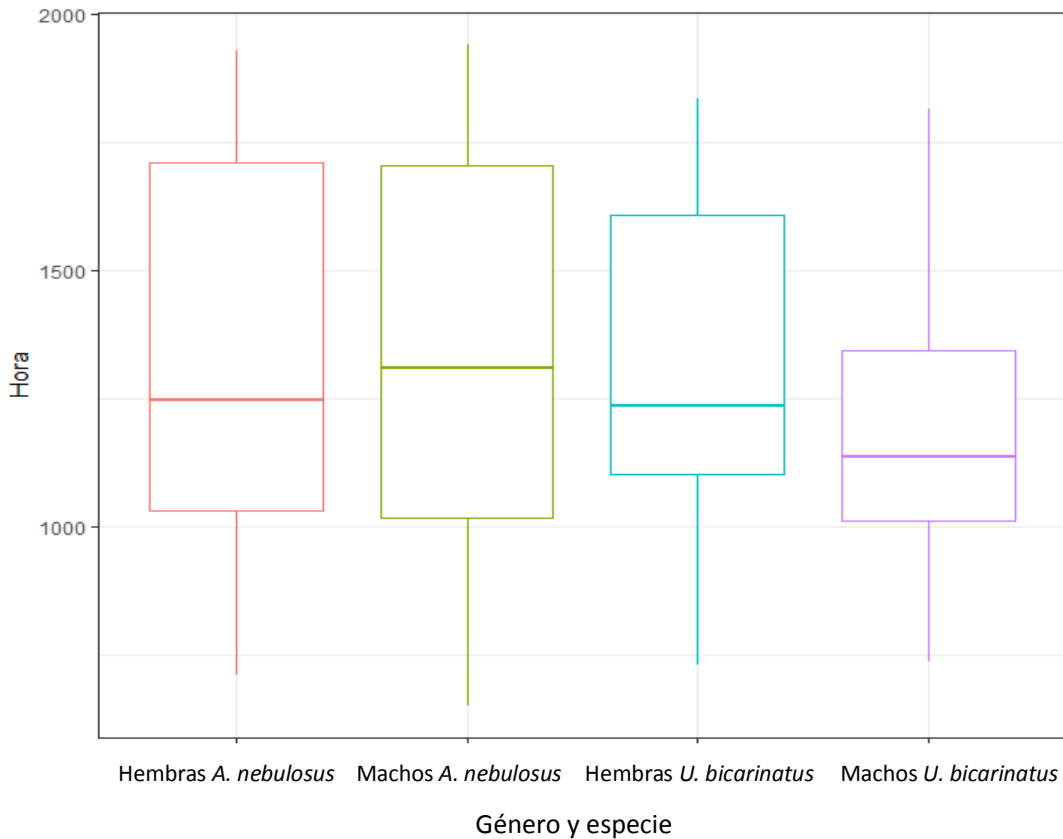


Figura 6.- Diagrama de caja de la utilización del recurso espacio en distintas horas del día (hora de actividad predominante) para hembras y machos adultos de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*.

Tabla 5.- Resumen de resultados de la ANOVA de dos vías para el efecto de la temporada del año y la especie y sexo de los individuos, así como la interacción entre ambos factores sobre la hora a la que fueron observados perchando sobre el árbol.

	Suma de cuadrados	FF	P
Especie	1299918	3.537	0.0144
Temporada	38851	0.317	0.5735
Interacción Especie:Temporada	246320	0.670	0.5704

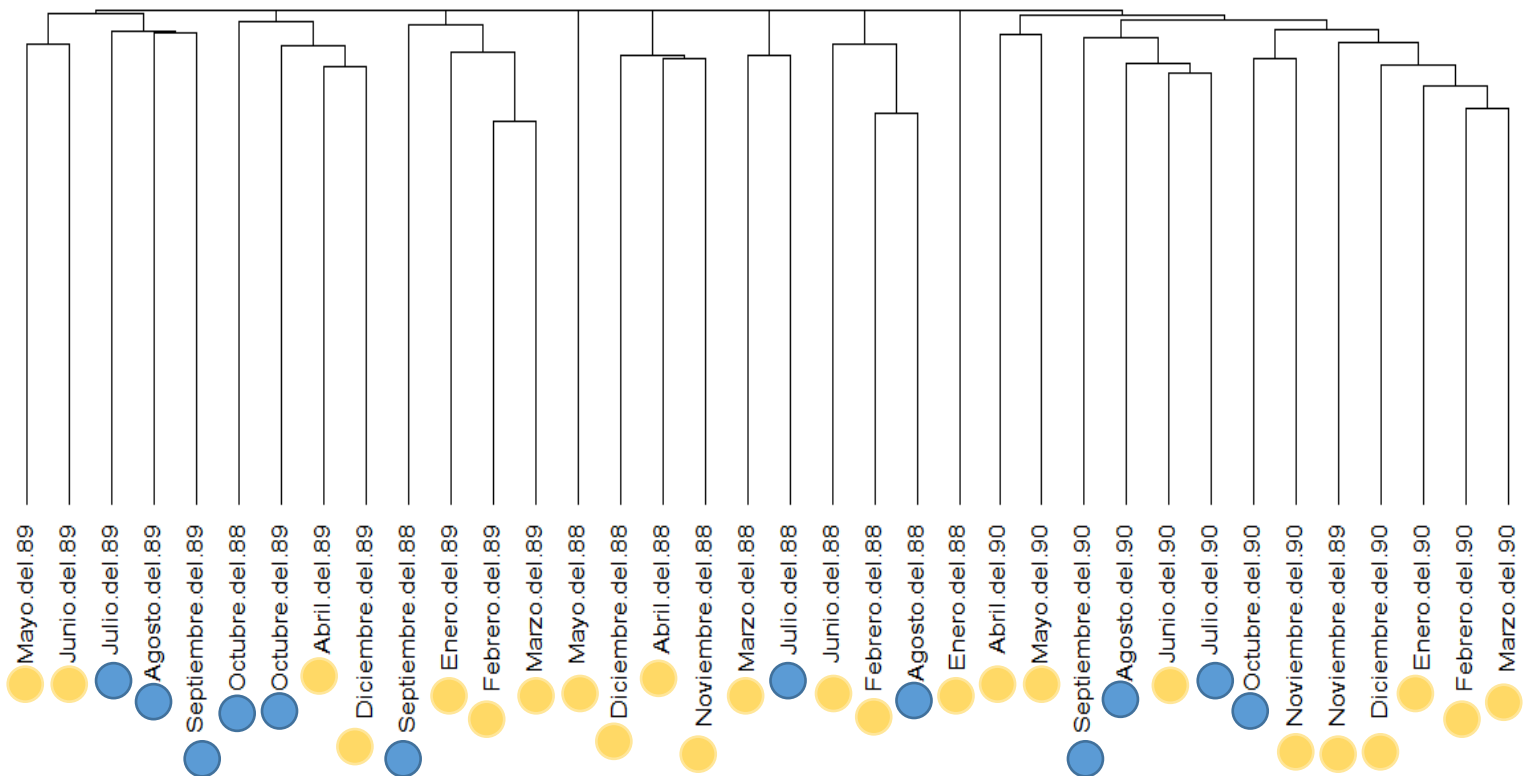


Fig. 7.- Dendrograma de disimilitud de los meses basado en la presencia y ausencia de los individuos de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus* encontrados en cada mes. Los círculos azules representan meses de temporada de lluvia, mientras que los amarillos representan meses de temporada de secas.

#### 7.4. Diferencias en las variables morfológicas y su efecto sobre la altura de percha

Al realizar la comparación de altura de la percha entre los cuatro grupos basada en su longitud hocico cloaca mediante correlaciones, no se encontraron relaciones positivas en machos ( $r^2=0.022$ ,  $p=0.082$ ), ni en hembras ( $r^2=0.002$ ,  $p=0.628$ ) de *A. nebulosus*. En el caso de los individuos de *U. bicarinatus*, únicamente los machos presentaron una relación positiva y significativa ( $r^2=0.089$ ,  $p=0.033$ ), mientras que las hembras presentaron una relación positiva débil y no significativa ( $r^2=0.016$ ,  $p=0.331$ ).

Al desarrollar estas correlaciones tomando en cuenta el peso como la variable independiente y la altura a la que perchan como la dependiente, tampoco se encontraron correlaciones en machos ( $r^2=0.022$ ,  $p=0.079$ ) y hembras ( $r^2=0.0007$ ,  $p=0.801$ ) de *A. nebulosus*. Al hacer esta relación con *U. bicarinatus*, no se encontró ninguna correlación en machos ( $r^2=0.047$ ,  $p=0.125$ ) y en hembras ( $r^2=0.028$ ,  $p=0.202$ ). De este modo, se observa que el tamaño no se relaciona directamente a la altura a la que los individuos perchan, negando que individuos de mayor peso o longitud hocico-cloaca puedan dominar nichos más bajos o altos con la excepción de los machos de *U. bicarinatus* y la relación presentada entre su LHC y la altura de percha.

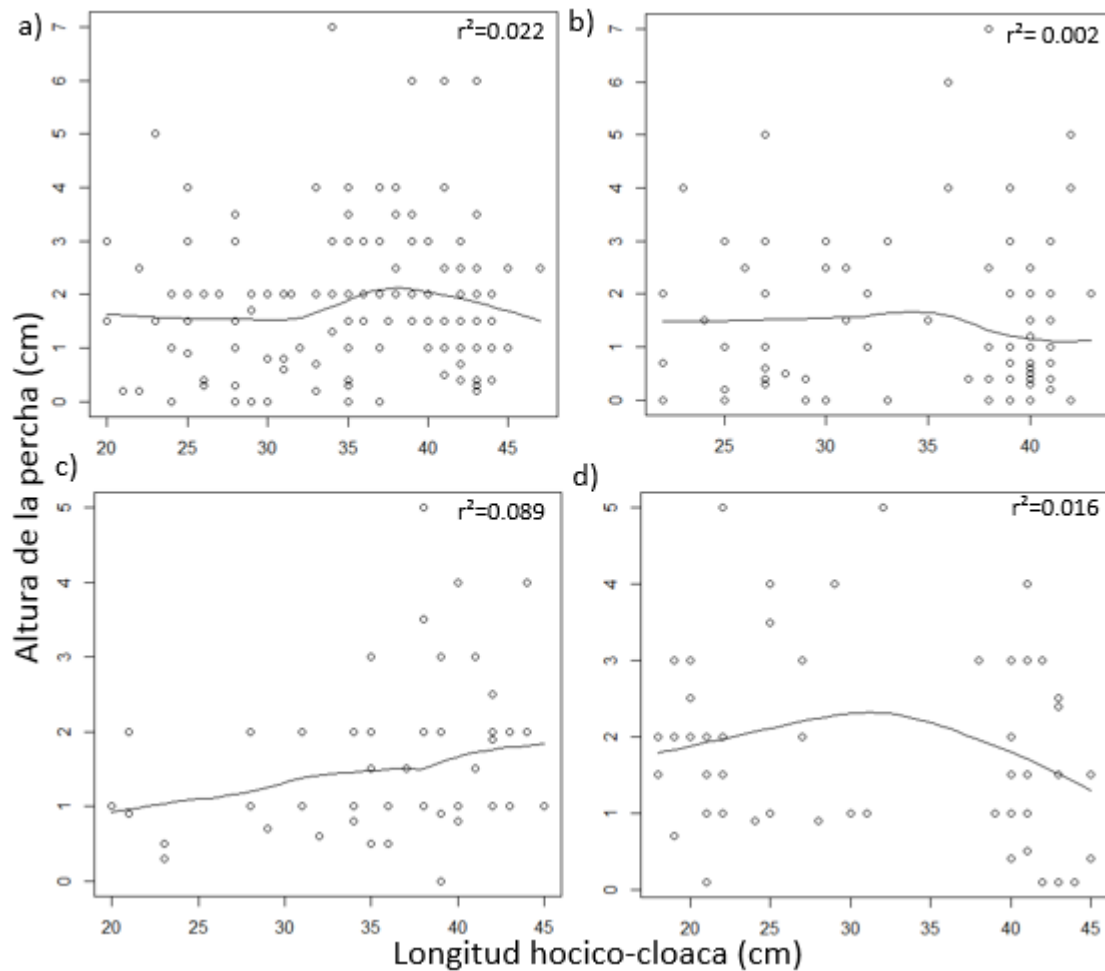


Figura 8.-Gráfica de correlación con línea de tendencia entre la longitud hocico-cloaca de los individuos contra la altura a la que se les encontró perchando respectivamente. a) Machos de *A. nebulosus*, b) Hembras de *A. nebulosus*, c) Machos de *U. bicarinatus*, d) Hembras de *U. bicarinatus*.

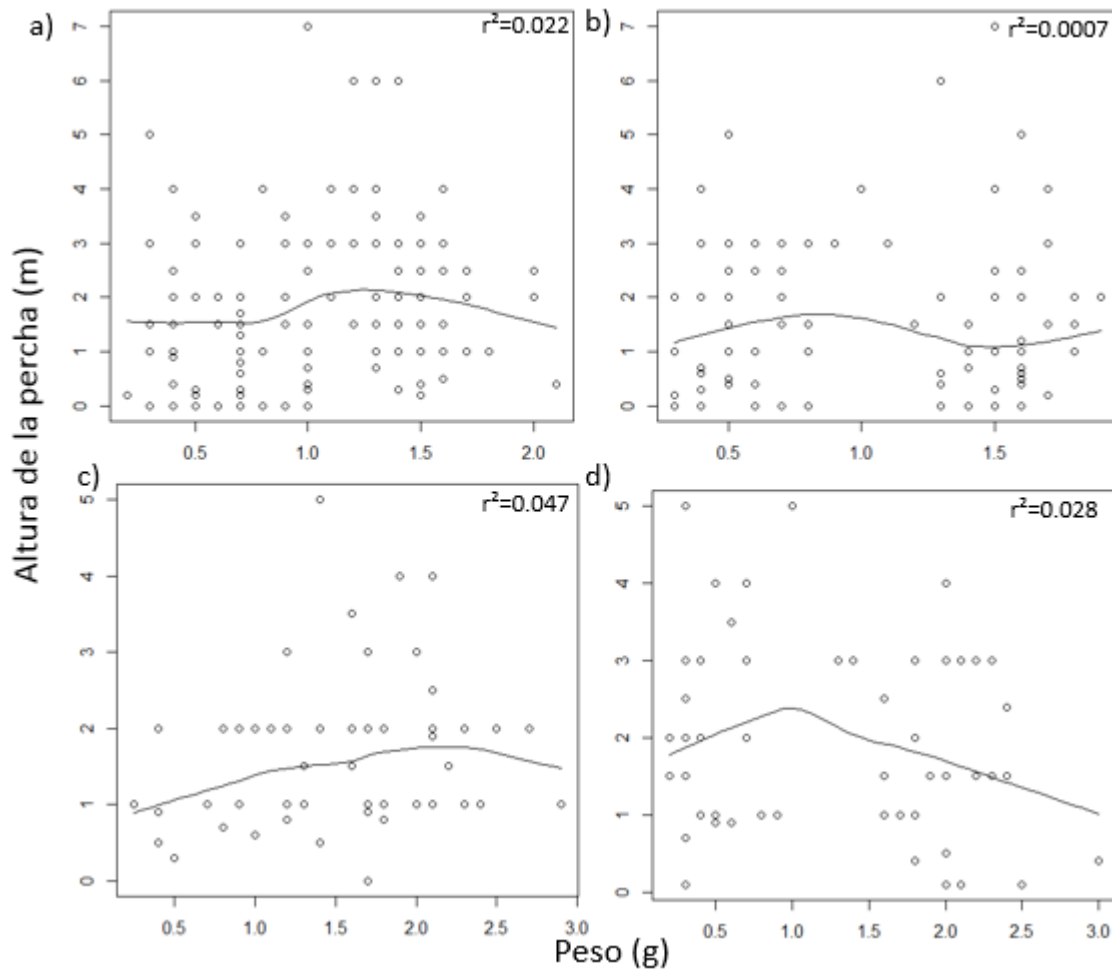


Figura 9.- Gráfica de correlación con línea de tendencia entre el peso de los individuos contra la altura a la que se les encontró perchando respectivamente. a) Machos de *A. nebulosus*, b) Hembras de *A. nebulosus*, c) Machos de *U. bicarinatus*, d) Hembras de *U. bicarinatus*.

## 7.5. Efecto de la edad sobre la altura de la percha

Según el análisis de ANOVA de dos vías, en el caso de *A. nebulosus* existen efectos significativos del sexo sobre la altura a la que se percha (ANOVA,  $F_{2,655}=5.523$ ,  $p=0.0191$ ) y la edad (ANOVA,  $F_{2,655}=5.523$ ,  $p=0.0277$ ), así como sobre la interacción de ambas (ANOVA,  $F_{2,655}=3.352$ ,  $p=0.0356$ ). Para *U. bicarinatus*, únicamente la edad resultó ser significativa (ANOVA,  $F_{2,198}=3.999$ ,  $p=0.0198$ ), sin que el sexo (ANOVA,  $F_{2,198}=0.002$ ,  $p=0.9628$ ) y la interacción de ambos factores (ANOVA,  $F_{2,198}=2.559$ ,  $p=0.0799$ ) fuese significativa. Tras realizar este análisis, la prueba de Tukey reveló que en el caso de los individuos de *A. nebulosus*, la diferencia encontrada entre machos y hembras es significativa (TukeyHSD,  $p=0.0296$ ) para la altura a la que estos perchan. Sin embargo, para *U. bicarinatus* la diferencia entre machos y hembras no es significativa para la altura a la que perchan (TukeyHSD,  $p=0.9634$ ).

En el caso de la edad de los individuos, en ambas especies se determinó que la diferencia presentada entre los adultos y jóvenes es la única relación significativa entre los grupos de edad comparados (TukeyHSD,  $p=0.0234$  y  $p=0.0163$ ) respectivamente para *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*, mientras que la diferencia entre crías y adultos (TukeyHSD,  $p=0.5356$  y  $p=0.2370$ ) y crías y juveniles (TukeyHSD,  $p=0.8567$  y  $p=0.2714$ ) no resulta significativa para ninguna de las dos especies.



Tabla 6.- Abundancia observada por género y estadio de edad para ambas especies durante el periodo de estudio.

Género y estadio de edad	No. de individuos encontrados en el área muestreada
<i>U. bicarinatus</i>	
Crías Machos	52
Crías Hembras	37
Juveniles Machos	15
Juveniles Hembras	22
Adultos Machos	51
Adultos Hembras	27
<i>A. nebulosus</i>	
Crías Machos	34
Crías Hembras	25
Juveniles Machos	58
Juveniles Hembras	145
Adultos Machos	278
Adultos Hembras	121

Tabla 7.- Resultados de la prueba de Tukey para el análisis ANOVA de dos vías del efecto del sexo y las categorías de edad sobre la altura a la que los individuos de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus* perchan.

	Diferencia	Límite inferior	Límite superior	p-value ajustado
<i>A. nebulosus</i>				
Macho-Hembra	0.3389	0.1274	0.5504	0.0017
Cría-Adulto	-0.1628	-0.6132	0.2875	0.6725
Juvenil-Adulto	-0.1716	-0.4501	0.1067	0.3167
Juvenil-Cría	-0.0088	-0.4864	0.4867	0.9989
<i>U. bicarinatus</i>				
Macho-Hembra	0.0849	-0.2329	0.4027	0.5989
Cría-Adulto	-0.2786	0.695	0.1377	0.2565
Juvenil-Adulto	0.6048	-1.14	-0.0689	0.0225
Juvenil-Cría	-0.3261	-0.8513	0.1989	0.3092

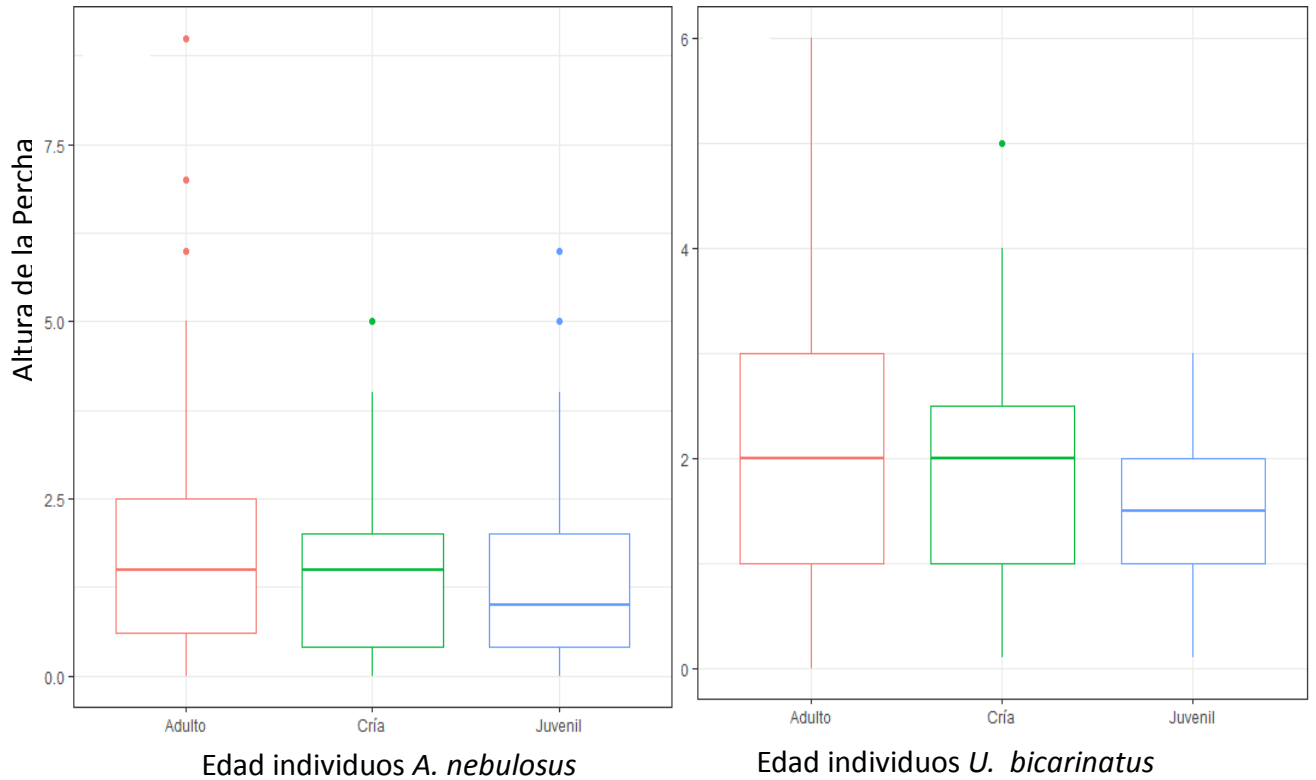


Fig. 10.- Comparación de uso de la altura de la percha según el estadio de edad de a) *A. nebulosus* y b) *U. bicarinatus*.

### 7.6. Abundancia estimada de las especies

De acuerdo con el modelo POPAN, la abundancia estimada de *A. nebulosus* fue de  $9301 \pm 712$  individuos en el área muestreada, mientras que la abundancia estimada de *U. bicarinatus* es de  $2016 \pm 147$ . Esto indica una dominancia de *A. nebulosus* en el ambiente estudiado, reflejada no únicamente en el número real de capturas y recapturas, sino también en el estimado de abundancia de ambas poblaciones.

## 8. Discusión

Los resultados indican que no existe una marcada diferencia del nicho espacial (microhábitat) entre las dos especies de lagartijas y el sexo, distinguiéndose sólo entre hembras y machos de *A. nebulosus* y entre machos de *U. bicarinatus* y hembras de *A. nebulosus*. Esto puede explicarse debido al uso en la altura de la percha descrito por Ramírez-Bautista (1995), Ramírez-Bautista y Benabib (2001). En estos estudios se describe el uso de la percha de las hembras y machos adultos en la época reproductiva de *A. nebulosus*, los autores concluyen que los machos perchan a una mayor altura que las hembras. Esto se interpretó como una estrategia de escape a la depredación, donde los machos se exponen para proteger a la hembra, que al estar más cerca del suelo podrían esconderse mejor entre la maleza y evitar la depredación. Esta estrategia tiene sentido en el contexto biológico, ya que son las hembras en quienes recae gran parte de la supervivencia de la progenie al portar los huevos en oviducto al menos durante una parte del desarrollo de los embriones, asegurando así una mayor supervivencia de la progenie (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997; Ramírez-Bautista & Benabib, 2001). En este contexto, se sabe que, mediante experimentos de laboratorio se ha comprobado que a pesar de que la altura de la percha es variable, tanto en hembras como en machos de *A. sagrei*, la disponibilidad de percha, sin importar la altura a la que esté, no tuvo un efecto significativo en la reproducción de esta especie, cuantificada mediante la producción y masa de huevos y su éxito en ser puestos (Delaney *et al.*, 2016). Si bien la diferencia en alturas no tiene un efecto sobre la generación de nuevas crías en un ambiente controlado, existe también evidencia de la importancia a la que los individuos perchan asociada a factores, como la dieta o la protección de territorios. Esto indica dos estrategias diferentes en el uso de la altura de la percha para especies del género *Anolis* (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001; Delaney *et al.*, 2016).

Los resultados de este estudio en cuanto a la altura de la percha promedio por mes son consistentes con lo descrito por Lister & García (1992). Los autores describen un cambio en el comportamiento, tanto de hembras como de machos de

*A. nebulosus* al llegar la época de lluvias, patrón similar a lo reportado por Ramírez-Bautista & Benabib (2001) para la misma especie. Lister y García (1992) relacionan la altura de la percha con el modo (estrategia) de forrajeo, ésta cambia de acuerdo con la ubicación de los insectos, cambiando de un forrajeo cercano al suelo en esperar a que llegue una presa a uno más activo en el que suben más (altura del árbol) por el tronco para encontrar su alimento.

Por otro lado, se sabe que en especies del género *Urosaurus*, el uso de la altura de la percha podría estar más relacionada con la cantidad y actividad de su presa (alimento). Por ejemplo, Zucker (1986) encontró que *U. ornatus* en condiciones artificiales (experimental), los machos percharon en alturas mayores que las hembras para no competir por el recurso alimento. Sin embargo, el experimento mostró que aun cuando el alimento fuera mayor o menor dentro del espacio del árbol, los machos siempre percharon a una altura promedio de 29 cm más que las hembras durante la temporada reproductiva y de 17 cm más de los 29 previos posterior a dicha temporada. Estos resultados refuerzan la observación acerca de los roles sociales que adoptan los machos y hembras de esta especie, donde los machos aseguran lugares más altos en la percha no por una competencia intraespecífica inexistente, sino por su comportamiento territorial. Además, en este estudio se demostró que, si bien las hembras siempre perchaban más bajo que los machos, estas suben posterior a la temporada reproductiva. Este patrón se presentó con los machos y hembras de *U. bicarinatus* y es posible entender porque las hembras parecen querer evitar el acoso constante por parte de los machos (Fleming & Hooker, 1975). Esta observación también se mostró en un estudio de Rummel & Roughgarden (1985), donde aunque no se provee una explicación al fenómeno, se observa que cuando los machos de *A. bimaculatus* eran forzados a perchar a menores alturas a las que usualmente estaban, las hembras se adaptaban y aún mantenían menores alturas de percha que los machos.

### 8.1. La diferencia en altura de percha según variables morfológicas

Los resultados de este trabajo demostraron que ninguna de las variables morfológicas tomadas en cuenta (peso y longitud hocico-cloaca) son determinantes en la altura a la que la mayoría de las lagartijas de ambas especies perchan, ni en comparación con miembros de su misma especie ni con individuos de la otra en comparación, únicamente siendo los machos de *U. bicarinatus*, quienes mostraban diferencias significativas al comparar sus alturas en la percha dependientes de las variables morfológicas. Este mismo patrón de poca relación entre variables morfológicas y su altura de percha se presentó en individuos de una población de *Psammophilus dorsalis*, donde a pesar de que existe una correlación entre la longitud hocico-cloaca y la altura a la que perchan, ésta solo se presentó en los machos, y fue en la temporada reproductiva (Shanbhang *et al.*, 2006). En otro estudio realizado con *Anolis carolinensis*, se demostró que no hubo discriminación en la altura de la percha por parte de ambos sexos, tomando en consideración la LHC, es decir, la talla no importó en el uso de ésta (Nunez & Jenssen, 1998), sin embargo, si encontraron variación en el ámbito hogareño entre machos y hembras; por lo que, los autores sugieren que, si bien esta especie parece ser generalista en el uso de la altura de la percha, pueden repartirse el recurso espacio mediante una diferencia en el ámbito hogareño, lo que permite a los individuos de esta población de la especie, tener un menor sobrelape espacial.

Si bien, el recurso espacio no parece estar dividido de forma constante, una separación de nicho temporal parecería explicar cómo es que estas especies se mantienen en simpatría, lo que es que concuerda con los resultados obtenidos, pues se encontró que el grupo al que las especies pertenecen resulta un factor determinante sobre la hora a la que perchan, al contrario de la temporada del año (Tabla 5). Este mismo patrón se muestra en los estudios de Arnold (1987), en el que no se encontraron diferencias en las horas de actividad en las comunidades de lagartijas analizadas según la temporada del año.

## 8.2. La repartición del microhábitat para evitar competencia

A pesar de la alta simpatría y el hecho de que las especies analizadas en este estudio comparten el tipo de dieta, el factor importante para la partición de nicho considerado en estos estudios fue el microhábitat que cada especie ocupaba, separándolos de otros individuos. Aun así, las horas del día a las que fueron encontradas coinciden con lo reportado por Heatwole & Verón (1983), en el que las lagartijas prefieren evitar las temperaturas altas registradas a mediodía durante la temporada de secas para poder evitar su deshidratación, por lo tanto, su actividad se reparte entre las horas más frescas del día (mañana-tarde), teniendo así un tipo de actividad bimodal. Un patrón similar se presentó en este estudio, donde hubo un alto solapamiento de nicho, indicando que no existe una marcada diferencia en la altura de la percha que los individuos de ambas especies y sexos usaron a lo largo de los años de seguimiento de éstos. Sin embargo, el eje que parece definir el nicho de estos individuos es el propuesto por Pianka (1973) del tiempo. Así, los individuos reparten el mismo espacio a diferentes horas durante el día, evitando un contacto y competencia directa que puede llevar a la extinción local de la especie inferior por exclusión competitiva.

Resultados similares se presentaron en un estudio por Nunez y Jenssen (1998). Estos resultados sugieren que no existe una segregación o diferenciación de nicho en ambas especies simpátricas según la altura a la que perchan, contrario a lo que se ha demostrado en estudios anteriores (Scheibe, 1987; Vitt & Zani, 1998; Vitt *et al.*, 2000). Sin embargo, también se ha demostrado que a pesar de que se esperaría diferencia de nicho en especies morfológicamente similares y simpátricas, el solapamiento se puede presentar únicamente en ciertas temporadas del año, cuando el alimento es más escaso (Lister, 1981). Además, al dar como resultado que la disimilitud entre los meses es amplia, se demuestra que existe un alto recambio de individuos en el lugar. Es decir, como no se encuentran continuamente a los mismos individuos a lo largo de los meses, existe un alto recambio de individuos de ambas especies en el transecto muestreado, indicando

que los patrones encontrados aquí son constantes a lo largo de las generaciones, y no son ejemplos exclusivos de ciertos individuos en un año determinado. Además, la ligera agrupación de meses con temporada de lluvia sugiere similitud en la identidad de los individuos que en ellos son capturados, señalando la preferencia por ciertas lagartijas de ambas especies a mostrarse en condiciones de lluvia.

En un ambiente como el examinado en este estudio, un bosque tropical seco, las temporadas de lluvias son cortas en comparación a la temporada de secas, causando un decremento en recursos disponibles durante la mayor parte del año. Por lo que es posible que la baja disponibilidad del recurso alimento, aunque no haya solapamiento de nicho alimentario (dieta distinta), pueden forzar a ambas especies a un sobrelape en la percha, como se observó en los resultados de este estudio. Por ejemplo, un estudio de Murcia *et al.* (2016), en un bosque seco mostró que la comunidad de reptiles se distribuye de forma homogénea, además de tener un uso de recursos similares entre especies morfológicamente parecidas de especies del género *Anolis*. Éste y el presente estudio, apoyan la idea de un mayor sobrelape en lagartijas en ambientes de bosque tropical seco.

La abundancia observada y estimada de *A. nebulosus* es alrededor de cuatro veces mayor que aquella de *U. bicarinatus*. Debido a esto, se presume que *A. nebulosus* es la especie dominante de las dos estudiadas en el ecosistema, esto indica a su vez un mayor número de árboles ocupados por esta especie. Habiendo así un mayor número de lagartijas de *A. nebulosus*, es un indicador importante de la relación de ambas especies. Al vivir en simpatría se esperaría que utilicen recursos diferentes para evitar la competencia directa, aunque esto no se ve reflejado en el recurso espacio analizado en este estudio. Además, se esperaría también una diferencia de tallas entre ambas especies, permitiéndoles así tener acceso a recursos distintos o tener otra manera de evitar la competencia, pero una vez más, este estudio demuestra que no existen diferencias significativas en las tallas de ambas especies. Por esto, es posible que, en el momento del

estudio, *A. nebulosus* se encontrara excluyendo competitivamente a *U. bicarinatus*.

### **8.3. El efecto de la edad sobre la elección de altura de percha**

En cuanto a la edad y uso de la percha, de manera general se demostró que en ambas especies, los adultos perchaban a alturas mayores que las crías y juveniles. Sin embargo, aunque puede apreciarse visualmente, no se encontró una relación significativa entre la categoría de edad de cada individuo y la altura a la que se les encontró perchando. Este patrón es similar a lo encontrado por Delaney & Warner (2017) y Barquero & Arguedas (2009) en las especies de *A. sagrei* y *A. polylepis*, respectivamente. En sus trabajos, demostraron mediante experimentación que al introducir juveniles a un ambiente con adultos o adultos a un ambiente con juveniles, la altura de la percha que tenían previamente no cambiaba de manera significativa. Así, se demuestra que sin importar de qué individuos estén en el sistema, percharán usualmente a la misma altura. Los resultados de este estudio fueron consistentes con lo previamente encontrado por Delaney & Warner (2017), tanto para machos como para hembras demostrando que no hay una fuerte diferenciación en la altura a la que perchaban los individuos juveniles y adultos, indicando que la elección de microhábitat en cuanto a la altura de la percha no está fuertemente influenciada por la competencia intraespecífica entre machos y hembras o por clase de edad, ni por la competencia interespecífica. En contraste, Barquero & Arguedas (2009) mostraron una relación no significativa entre las clases de edad y sexo en el uso de la altura a la que todos los individuos perchaban; sin embargo, encontraron valores atípicos al considerar a los juveniles que se encontraban en el proceso de cambiar de piel, los que presentaron alturas de percha mucho mayor que sus conespecíficos juveniles que no estaban pasando por este proceso. Se cree que esto se debe a una coloración distinta al momento de mudar de piel, volviéndose más blancos y vulnerables a ser vistos por un depredador, optando así por su supervivencia al usar tamaños de percha más altos.



#### 8.4. Consideraciones para un futuro estudio

Continuamente se ha mencionado que las conductas de territorialidad y elección del microhábitat de una misma especie de lagartija varía de población en población (Delaney & Warner, 2017; Kamath & Losos, 2017); Siliceo-Cantero *et al.*, 2017). Las explicaciones dadas para comprender las diferencias entre poblaciones han sido por las variaciones en el régimen climático, estructura de la cobertura vegetal, depredación y competencia interespecífica y por disponibilidad de alimento (Pacala & Roughgarden, 1982; Losos *et al.*, 1993; Vitt *et al.*, 2002). A pesar de esto, los estudios coinciden en que pueden existir diversas variables aún no consideradas dentro de una población, como puede ser la pérdida de la cola y su efecto sobre el balance distinto de cada lagartija y con ello su capacidad de perchar a distintas alturas (Gilman & Irschick, 2013).

Uno de los factores influyentes en la elección de la altura de la percha en distintas especies de lagartijas que no es considerada en este estudio, fue el tamaño y forma de ciertas características morfológicas más especializadas, como es el caso de las almohadillas y cojinetes de los pies y las proporciones que existen entre el tamaño de la cabeza, las patas y la cola con el tamaño del cuerpo. En particular, se ha demostrado que las almohadillas han sido una de las partes más importantes en la radiación evolutiva del género *Anolis*, ya que, éstas se han relacionado directamente a la altura a la que los individuos perchan por la capacidad de sostenerse que sus almohadillas (Elstrott & Irschick, 2004). Un estudio más a fondo de Macrini *et al.* (2003), en el que comparó 79 especies del género *Anolis* para demostrar las relaciones entre el tamaño de la almohadilla y el uso del hábitat, encontrando que especies con almohadillas más grandes, suelen perchar en lugares más altos y amplios que aquellas especies con almohadillas más pequeñas. Además, Herrel *et al.*, (2006) demostraron que el tamaño de la cabeza de las lagartijas del género *Anolis* está correlacionado con el ancho de la mandíbula y el tamaño de la presa, permitiéndole así a los individuos consumir presas más grandes y posiblemente evitar competencia con otras especies que se alimentan de presas de un menor tamaño.

Las estructuras morfológicas del tamaño de la cabeza y ancho de la mandíbula son variables importantes a considerar para tener un mejor entendimiento e interpretación en el uso de la altura de la percha en especies de lagartijas; es decir, estructuras morfológicas similares o diferentes entre especies, el grado de competencia por el recurso espacio y alimento, será diferente. Por lo que, en estudios futuros, se recomienda considerar las estructuras antes mencionadas, pero también es importante considerar el comportamiento de las especies que viven en simpatría; siendo así, se puede explorar en otros senderos estos modelos de estudio y establecer patrones de competencia (Losos, 2011). Sin embargo, en este estudio, los resultados sugieren que no hay diferencias en el nicho, basado en el recurso espacio o el tiempo a la que las especies de este estudio lo ocupan, descartando así la idea de competencia interespecífica. Por lo que, el presente estudio aporta información clave sobre cómo se desenvuelven las comunidades de lagartijas en una selva tropical seca de la región de Chamela, Jalisco, así como entender la forma en la que puede funcionar una interacción similar en este tipo de ambiente.

### **8.5. Aportaciones al conocimiento de la ecología de estas especies**

Considerando los resultados presentados en esta tesis, surge información nueva y relevante acerca de la interacción de estas dos especies de hábitos arborícolas, que a pesar de habitar en simpatría y poder coexistir en un mismo árbol, no parece que exista competencia interespecífica entre ellas, lo que puede ser explicado por la diferencia morfológica entre las dos especies, así como diferencias evidentes en la conducta, ya que, los árboles presentan la superficie y la cobertura vegetal adecuada que les permite albergar no sólo a los dos grupos analizados, sino un mayor número de especies, ya que, hubo árboles donde se observaron hasta tres especies de lagartija (*A. nebulosus*, *U. bicarinatus* y *S. melanorhinus*). Asimismo, se recabó información importante de la ecología de *U. bicarinatus* comparada con la de *A. nebulosus*, ya que, esta última ha sido la más estudiada; por lo que, este trabajo muestra la forma en que ambas especies se

reparten el recurso espacio en este tipo de ambiente. Finalmente, al probar que el espacio (microhábitat) no parece ser la variable más importante para determinar cómo es que estas especies logran coexistir sin estar en aparente competencia interespecífica, estudios futuros pueden centrarse en otros factores no tomados en cuenta en este estudio, los que podrían ser la dieta, la frecuencia de encuentros entre especie, el tiempo que se permanece perchando a determinada altura, entre otros. Sin embargo, uno de los factores más fuertes a considerar para que estas y otras especies de la comunidad de lagartijas de esta selva puedan vivir en simpatria de forma saludable, es la conservación del ecosistema, ya que su fragmentación daña dramáticamente la biodiversidad.

## 9. Conclusiones

- Los resultados de este estudio muestran que no se encontró un factor determinante que explique todas las diferencias en las alturas de las perchas de *A. nebulosus* y *U. bicarinatus* hembras y machos.
- Se confirma un sobrelape de nicho entre hembras y machos de ambas especies, habiendo así un alto grado de convivencia entre estos.
- La edad de los individuos no es significativa en la mayoría de los casos, pues tanto crías como adultos fueron encontrados en alturas de percha similares.
- No se encontró una relación fuerte entre la densidad de individuos encontrados de ambas especies con la temporada del año a la que se encuentran, observándose picos de densidad similares en ciertas temporadas. Se determinó también que la temporada del año no es importante en la determinación de la altura de percha.
- Se demostró que las variables morfológicas de las lagartijas no resultan ser particularmente importantes para la altura a la que los individuos perchan, siendo únicamente influyentes sobre los machos de *U. bicarinatus*.
- La hora no resulta ser un factor diferenciador de la mayoría de los individuos, que se encuentran a horas similares. La excepción son los machos de *U. bicarinatus*, que parecen evitar a individuos de *A. nebulosus*.
- *Urosaurus bicarinatus* presenta una población considerablemente menor que la de *A. nebulosus*, indicando que esta especie es la dominante, controlando un mayor número de árboles disponibles, y en éstos, controlando también un mayor número de microambientes.
- Se espera que considerar factores como el largo de la cola y la dieta, y combinar estas variables con las consideradas por este estudio, se tendrá una respuesta robusta a la determinación del nicho de ambas especies.
- Este estudio provee importantes contribuciones a la ecología de ambas especies, y aporta conocimiento acerca de las aproximaciones usadas aquí para continuar explorando las explicaciones de la elección de altura de percha en *A. nebulosus* y *U. bicarinatus*.

## 10. Literatura Citada

Andersson, M. B. (1994). Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, Reino Unido.

Arnold, E. N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *Journal of Zoology*, 1(4), 739-782.

Badillo-Saldaña, L. M., García-Rosales, A., Lara-Tufiño, J. D., & Ramírez Bautista, A. (2019). Morphological evidence of sexual dimorphism in a Continental anole species of southeastern of Mexico. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 20(11). 3347-3351.

Barquero, M. D., & Arguedas, V. P. (2009). Structural habitat use by the Many-scaled Anole, *Anolis polylepsis* (Squamata: Polychrotidae). *Acta Herpetologica*, 4(2), 135-142.

Barragán-Contreras, L. A., & Calderón-Espinosa, M. L. (2013). What do Anolis eat?: evaluation of sexual dimorphism and geographic variation in the diet of *Anolis ventrimaculatus* (Squamata: dactyloidae) in Colombia. *Actualidades Biológicas*, 35(99), 199-208.

Bullock, S. H. (1986). Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology, Series B*, 36(3-4), 297-316.

Burselem, D., Pinard, M., & Hartley, S. (Eds.). (2005). Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

Castillo, A., Pujadas, A., & Schroeder, N. (2007). La reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, México: perspectivas de los pobladores rurales sobre el bosque tropical seco y la conservación de ecosistemas. *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*, 245-254. México.

Ceballos, G., Székely, A., García, A., Rodríguez, P., & Noguera, F. (1999). Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. México DF (México): Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP.

Ceballos, G. (2000) Natural Rhythms Of an Endangered Ecosystem The Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. *Voices of Mexico*, 108-111.

Ceballos, Gerardo, & García, Andrés. (2010). Chamela-Cuixmala, Jalisco y Colima. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica-CONABIO, 441-446. México.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.

Colorado State University. (2003). MARK [Software de Computadora] URL: <http://www.phidot.org/software/mark/downloads/>

Connell, J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42(4), 710-723.

Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57(7), 1653-1669.

Darwin, C. (1896). *The descent of man and selection in relation to sex* (Vol. 1). D. Appleton. Gran Bretaña.

Delaney, D. M., Lovern, M. B., & Warner, D. A. (2016). Does reduced perch availability affect reproduction in the brown anole? An experimental test in the laboratory. *Journal of Herpetology*, 50(2), 227-232.

Delaney, D. M., & Warner, D. A. (2017). Adult male density influences juvenile microhabitat use in a territorial lizard. *Ethology*, 123(2), 157-167.

Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press. México.

Dunham, A. E. (1980). An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological Monographs*, 50(3), 309-330.

Edwards, W. J., & Edwards, C. T. (2011). Population limiting factors. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 1.

Elstrott, J., & Irschick, D. J. (2004). Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83(3), 389-398.

Evans, S. E., & Jones, M. E. (2010). The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. En *New aspects of Mesozoic biodiversity* (pp. 27-44). Springer, Berlin.

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

García A. (1996). Estudio de la actividad diurna y anual de *Sceloporus utiformis*, *Sceloporus melaninorhinus*, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* (Iguanidae, Reptilia) de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura.

García, A. (2008). The use of habitat and time by lizards in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 43(2), 107-115.

García, A., & Cabrera-Reyes, A. (2008). Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta zoológica mexicana*, 24(3), 91-115.

García, A., & Ceballos, G. (1994). Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, AC. México.

Gause, G. F. (2019). *The Struggle for Existence: A Classic of Mathematical Biology and Ecology*. Courier Dover Publications. Moscú, Rusia.

Ghasemi, A., & Zahediasl, S. (2012). Normality tests for statistical analysis: a guide for non-statisticians. *International Journal of Endocrinology and Metabolism*, 10(2), 486.

Gilman, C. A., & Irschick, D. J. (2013). Foils of flexion: the effects of perch compliance on lizard locomotion and perch choice in the wild. *Functional Ecology*, 27(2), 374-381.

Gotelli, Nicholas J., Hart, Edmund M. & Ellison Aaron M. (2015) EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. <http://github.com/gotellilab/EcoSimR> doi:10.5281/zenodo.16522

Heatwole, H., & Veron, J. E. N. (1977). Vital limit and evaporative water loss in lizards (Reptilia, Lacertilia): a critique and new data. *Journal of Herpetology*, 11(3), 341-348.

Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., & Cruz-Elizalde, R. (2016). Variation in feeding habits of the Arboreal Lizard *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from Island and Mainland populations in Mexican Pacific. *Copeia*, 104(4), 831-837.

Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Meiri, S., & Berriozabal-Islas, C. (2019). Ecology of the growth of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) in a seasonal tropical environment in the Chamela region, Jalisco, Mexico. *Ecology and Evolution*, 9(4), 2061-2071.

Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B., & Irschick, D. J. (2006). Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3), 443-454.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. & Schmid, B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3-35.

Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1977). Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya). *Ecology*, 58(1), 119-128.

Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54(2), 187-211.

Instituto Nacional de Ecología (INE). (2000). Chamela-Cuixmala, Reserva de la Biosfera. Disponible on line en: <http://www.inecc.gob.mx/> (Consultada el 23 de Octubre de 2019).

Kamath, A., & Losos, J. B. (2017). Does ecological specialization transcend scale? Habitat partitioning among individuals and species of *Anolis* lizards. *Evolution*, 71(3), 541-549.

Klawinski, P. D., Vaughan, R. K., Saenz, D., & Godwin, W. (1994). Comparison of dietary overlap between allopatric and sympatric geckos. *Journal of Herpetology*, 28(2), 225-230.

Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 153-181.



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 of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1556), 2501-2508.

Lilliefors, H. W. (1967). On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *Journal of the American Statistical Association*, 62(318), 399-402.

Lister, B. C. (1981). Seasonal niche relationships of rain forest anoles. *Ecology*, 62(6), 1548-1560.

Lister, B. C., & García, A. (1992). Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 61(3), 717-733.

Lix, L. M., Keselman, J. C., & Keselman, H. J. (1996). Consequences of assumption violations revisited: A quantitative review of alternatives to the one-way analysis of variance F test. *Review of Educational Research*, 66(4), 579-619.

Lopez-Darias, M., Schoener, T. W., Spiller, D. A., & Losos, J. B. (2012). Predators determine how weather affects the spatial niche of lizard prey: exploring niche dynamics at a fine scale. *Ecology*, 93(12), 2512-2518.

Losos, J. B., Marks, J. C., & Schoener, T. W. (1993). Habitat use and ecological interactions of an introduced and a native species of *Anolis* lizard on Grand Cayman, with a review of the outcomes of anole introductions. *Oecologia*, 95(4), 525-532.

Losos, J. B. (1994). Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 467-493.

Losos, J. B., & Pringle, R. M. (2011). Competition, predation and natural selection in island lizards. *Nature*, 475(7355), E1.

Losos, J. B. (2011). *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles* (Vol. 10). University of California Press. California, EUA.

Macrini, T. E., Irschick, D. J., & Losos, J. B. (2003). Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island anoles. *Journal of Herpetology*, 37(1), 52-58.

Mata-Silva, V., Johnson, J. D., Wilson, L. D., & García-Padilla, E. (2015). The herpetofauna of Oaxaca, Mexico: composition, physiographic distribution, and conservation status. *Mesoamerican Herpetology*, 2(1), 6-62.

Mougi, A., & Kondoh, M. (2012). Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 337(6092), 349-351.

Muralidhar, P., & Johnson, M. A. (2017). Sexual selection and sex ratios in *Anolis* lizards. *Journal of Zoology*, 302(3), 178-183.

Murcia, L. E. R., Cogollo, J. E. C., & Bello, J. A. C. (2016). Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe Colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta Biológica Colombiana*, 21(2), 365-377.

Noguera, F. (1994). "La estación de biología Chamela, Ibañam, como un área natural protegida". En: Memoria de resúmenes. Primer congreso sobre áreas naturales protegidas de México: Pasado, presente y futuro. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, pp. 31-33.

Nunez, S., & Jenssen, T. (1998). Spatial and breeding relationships of the lizard, *Anolis carolinensis*: evidence of intrasexual selection. *Behavior*, 135(7), 981-1003.

Pacala, S., & Roughgarden, J. (1982). Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. *Science*, 217(4558), 444-446.

Pacala, S. W., & Roughgarden, J. (1985). Population experiments with the *Anolis* lizards of St. Maarten and St. Eustatius. *Ecology*, 66(1), 129-141.

Pafilis, P., Meiri, S., Foufopoulos, J., & Valakos, E. (2009). Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften*, 96(9), 1107-1113.

Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71(5), 2141-2145.

Pianka, E. R. & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* (Vol. 5). University of California Press. California, EUA.

Pounds, J. A. (1988). Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: patterns in a tropical mainland *Anolis* community. *Ecological Monographs*, 58(4), 299-320.

Promislow, D., Clobert, J., & Barbault, R. (1992). Life history allometry in mammals and squamate reptiles: taxon-level effects. *Oikos*, 65(2), 285-294.

Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 93.

R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

Ramírez-Bautista, A. (1994). Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México (No. 597.9 R3M3).

Ramírez-Bautista, A. (1995) Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Ramírez-Bautista, A., & Vitt, L. J. (1997). Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica*, 53(4), 423-431.

Ramírez-Bautista, A., & Vitt, L. J. (1998). Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *The Southwestern Naturalist*, 43(3), 381-390.

Ramírez-Bautista, A., & Benabib, M. (2001). Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. *Copeia*, 2001(1), 187-193.

Rummel, J. D., & Roughgarden, J. (1985). Effects of reduced perch-height separation on competition between two *Anolis* lizards. *Ecology*, 66(2), 430-444

Schwarz, C. J., & Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52(3), 860-873.

Scheibe, J. S. (1987). Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology*, 68(5), 1424-1436.

Schoener, T. W. (1967). The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155(3761), 474-477.

Siliceo-Cantero, H. H., & Garcia, A. (2014). Differences in growth rate, body condition, habitat use and food availability between island and mainland lizard populations of *Anolis nebulosus* in Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 30(5), 493-501.

Siliceo-Cantero, H. H., & García, A. (2015). Actividad y uso del hábitat de una población insular y una continental de lagartijas *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) en un ambiente estacional. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 406-411.

Siliceo-Cantero, H. H., Zúñiga-Vega, J. J., Renton, K., & Garcia, A. (2017). Assessing the relative importance of intraspecific and interspecific interactions on the ecology of *Anolis nebulosus* lizards from an island vs. a mainland population. *Herpetological Conservation and Biology*, 12(3), 673-682.

Smith, H. M., & Taylor, E. H. (1966). *Herpetology of Mexico; annotated checklists and keys to the amphibians and reptiles* (Vol. 187). Eric Lundberg. Maryland, EUA.

Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Live Histories*. Oxford University Press, Oxford, EUA.

Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. Princeton, Reino Unido.

Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24(1), 55-74.

Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2009). *Fundamentos em Ecologia*. Artmed Editora. Brasil.

Vitt, L. J., and J. P. Caldwell. 2014. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Cuarta Edición. Elsevier. Ámsterdam, Países Bajos.

Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, Jr, W. E., & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162(1), 44-60.

Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (Eds.). (2014). *Lizard ecology: historical and experimental perspectives* (Vol. 290). Princeton University Press. Princeton, Reino Unido.

Vitt, L. J., & Zani, P. A. (1998). Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 14(1), 63-86.

Vitt, L. J., Sartorius, S. S., Avila-Pires, T. C. S., Esposito, M. C., & Miles, D. B. (2000). Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. *Oecologia*, 122(3), 410-420.

Vitt, L. J., Cristina, T., Avila-Pires, S., Zani, P. A., & Espósito, M. C. (2002). Life in shade: The ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. *Copeia*, 2002(2), 275-286.

Wiens, J. A. On Competition and Variable Environments: Populations may experience "ecological crunches" in variable climates, nullifying the assumptions of competition theory and limiting the usefulness of short-term studies of population patterns. *American Scientist* 65.5 (1977): 590-597.

Wootton, J. T., & Emmerson, M. (2005). Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(36), 419-444.

Žagar, A., Carretero, M. A., Vrezec, A., Drašler, K., & Kaliontzopoulou, A. (2017). Towards a functional understanding of species coexistence: ecomorphological variation in relation to whole-organism performance in two sympatric lizards. *Functional Ecology*, 31(9), 1780-1791.

Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Quinta Edición. N.J, EUA. Prentice-Hall/Pearson.

Zhang, J., Huang, S., & He, F. (2015). Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(13), 4009-4014.

Zucker, N. (1986). Perch height preferences of male and female tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a matter of food competition or social role?. *Journal of Herpetology*, 20(4), 547-553.