

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Cambios en la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de lagartijas en bosques con diferentes grados de perturbación, en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

 $T \hspace{1cm} E \hspace{1cm} S \hspace{1cm} I \hspace{1cm} S$

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

IVÁN ROMERO GARCÍA



DIRECTOR DE TESIS: DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ

CIUDAD UNIVERSITARIA CD. MX., 2021





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.

1.- Datos del alumno

Apellido paterno Romero
Apellido materno García
Nombre(s) Iván

Teléfono 5546238256

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera Biología Número de cuenta 312280691

2.- Datos del tutor

Grado Dr.
Nombre(s) Omar
Apellido paterno Hernández
Apellido materno Ordóñez

3.- Datos del sinodal 1

Grado Dra.

Nombre(s) Leticia Margarita

Apellido paterno Ochoa Apellido materno Ochoa

4.- Datos del sinodal 2

Grado Dr.

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

Luis Daniel
Ávila
Cabadilla

5.-Datos sinodal 3

Grado Dr.

Nombre(s) Víctor Hugo Apellido paterno Jiménez Apellido materno Arcos

6.- Datos sinodal 4

Grado M. en C.
Nombre(s) Jorge Armín
Apellido paterno Escalante
Apellido materno Pasos

7.- Datos del trabajo escrito

Título Cambios en la diversidad taxonómica y

funcional de la comunidad de lagartijas en bosques con diferentes grados de perturbación, en la Salva Lagardora, Chianga Mávica.

en la Selva Lacandona, Chiapas, México

Número de páginas 63pp Año 2021

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, la Facultad de Ciencias, el Instituto de Biología y a la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles por ser las instituciones donde me formé profesionalmente, y que me brindaron nuevos conocimientos, herramientas y experiencias que me ayudaron a lo largo de mi desarrollo académico y personal.

A la UNAM por aportar financiamiento para la realización de este proyecto a través del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), DGAPA-UNAM (proyecto IN227210), de igual manera a la Scott Neotropical Found (Cleveland _Metroparks Zoo-2012), y a Idea Wild por aportar equipo necesario para realizar el trabajo en campo.

A mi tutor el Dr. Omar Hernández Ordóñez, quien no sólo fungió como mi asesor a lo largo de la realización de este proyecto, también me brindó apoyo personal cuando presenté complicaciones fuera del ámbito académico. Por su amistad, paciencia y amabilidad todos estos años que llevamos de conocernos, y también por aceptarme como alumno de tesis. Agradezco sus enseñanzas y experiencias, académicas y personales, las cuales me ayudarán a lo largo de mi desarrollo académico y como individuo.

Al Dr. J. Nicolás Urbina Cardona por ayudar en la selección de los análisis estadísticos utilizados en este trabajo y aportar valiosos comentarios que permitieron el desarrollo de este proyecto, ya que sin su ayuda este proyecto habría presentado mayores complicaciones. Y que con su experiencia en el campo de la Diversidad Funcional me ayudó a aclarar mis dudas acerca de este tema.

A la Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa, el Dr. Victor Hugo Jiménez Arcos, el Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla y al M. en C. Jorge Armín Escalante Pasos por revisar este escrito y por las aportaciones que mejoraron este trabajo. Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, quien me permitió trabajar con individuos depositados dentro de la CNAR y brindarme un espacio de trabajo dentro de la misma.

A la población del Marqués de Comillas quienes permitieron la realización de este trabajo en su comunidad.

DEDICATORIA

A mi familia. A mi mamá María Eugenia García Becerril por todo el amor y el apoyo que me ha dado, que aunque a veces me pregunte por qué estudié Biología en lugar de Medicina, ha respetado las decisiones que he tomado, te amo mamá. A mi papá José Romero Ramírez por el apoyo que me brindó a lo largo de mis estudios y mi formación. A mi hermano José quien igual me ha ayudado a lo largo de la carrera y quien ha procurado que termine mi formación como biólogo y por ser una de las personas que siempre me sorprenden sus capacidades. A mi hermana Monste quien a pesar de nuestras diferencias sepa que me preocupo por su bienestar. Y en especial a mi hermana Maru "a secas", quien siempre ha sido un ejemplo de persona y ha influenciado mi formación como persona, que sin ella no sería la persona que soy ahora, y que aunque muchos nos comparen en la Facultad y me pregunten por qué no soy igual de fiestero que tú, que sepan que estoy orgulloso de ser tu hermano, de verdad gracias por guiarme a ser una persona más tolerante y respetuosa (evitar que me hiciera un machito). Y a mis sobrinas Mariamne y Giselle, a quienes quiero muchísimo y espero poderles compartir mi pasión por la Biología y no aburrirlas.

Al clan smasher Diann, Chech, Chepe, Milo, Erick y Abelardo, quienes han sido mis compañeros en este largo camino de la Biología, espero seguir aprendiendo de ustedes. Han sido un ejemplo e inspiración, los quiero mucho. A mis compañeros de laboratorio Daniel, Miguel, Asela y Mijal. Mijal gracias por evitar que me durmiera en el laboratorio. A Tania "La T" Zamudio por ayudarme en todo este caos que es el proceso de titulación en contingencia. A mi pandilla Marcos, Alvar, Javo, Uhthoff, a quienes aprecio bastante y con los que he vivido muchos de los momentos que recordaré el resto de mi vida. A Diego Santiago Jiménez mi compañero de la preparatoria quien siempre sigue esforzándose y sé que llegará a ser uno de los mejores profesores que tendrá la Facultad de Medicina. A Ariel Castellanos Méndez, quien siempre me apoyó psicológicamente y anduvo soportando mis problemas emocionales, eres un gran amigo champ y te quiero un montón. A videogamedunkey y a Jerma985 por el entretenimiento en esos días difíciles. Y a Super Smash Bros. MELEE.

Una especial dedicatoria a Miguel Alcubierre Méndez "Alcu", me hubiera gustado que me vieras en mi examen de titulación, te extraño mucho cawn, recordaré con mucho afecto todas las aventuras que vivimos con el resto de la pandilla.

ÍNDICE

I. Resumen	1
II. Introducción	3
2.1 Bosques tropicales perennifolios y sucesión secundaria	3
2.2 DIVERSIDAD EN ECOLOGÍA DE COMUNIDADES Y SUS DIMENSIONES	4
III. JUSTIFICACIÓN	7
IV. Antecedentes	8
4.1 DIVERSIDAD TAX ONÓMICA DE LAGARTIJAS EN LA SELVA LACANDONA	8
4.2 DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LAGARTIJAS	9
V. Objetivos	13
5.1 General	13
5.2 Particulares	13
VI. HIPÓTESIS	14
VII. Predicciones	14
VIII. MÉTODO	14
8.1 ÁREA DE ESTUDIO	14
8.2 DISEÑO DEL MUESTREO	15
8.3 EFECTIVIDAD DEL MUESTRO	17
8.4 DIVERSIDAD TAX ONÓMICA	19
8.5 DIVERSID AD FUNCIONAL	20
8.5.1 Selección de rasgos funcionales	20
8.5.2 Identificación de grupos funcionales	20
8.5.3 MÉTRICAS DE DIVERSIDAD FUNCIONAL	20
8.6 COMPARACIÓN DE LAS MÉTRICAS DE DT Y DF ENTRE LAS DIFERENTES CATEGORÍAS DE BOSQUE	25
8.8 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE Y GRUPOS FUNCIONALES.	25
IX. RESULTADOS	26
9.1 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE LAGARTIJAS DE LA SELVA LACANDONA	26
9.2 COMPARACIÓN DE LAS MÉTRICAS DE DT Y DF ENTRE LAS DIFERENTES CATEGORÍAS DE BOSQUE	27
9.3 ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y GRUPOS FUNCIONALES DE LA COMUNIDAD	33
X. Discusión	38
10.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL	38
10.2 ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y GRUPOS FUNCIONALES DE LA COMUNIDAD	41
XI. CONCLUSIONES	43
XII. A FUTURO	44
XIII. Referencias	46
XIV. MATERIAL SUPLEMENTARIO	55

Índice de Tablas

Tabla 1 . Características de los sitios: Edad (años). Área (ha). Altitud (msnm). Topografía: valle (v); colina pequeña (c). Cuerpo de agua: estanque (es); río permanente (rp); río temporal (rt).
Temperatura (°C). Humedad (Hum). Porcentaje del área del suelo cubierto por herbáceas y
gramíneas (Herb). Porcentaje del suelo cubierto por hojarasca (Hojarasca). Número de palmeras (Palm). Número de helechos (Helechos). Número de plántulas (Plánulas). Número de plantas con tallos leñosos con altura >50 cm pero con un diámetro a la altura del pecho (DAP) <3.0 cm (Arb1). Número de plantas leñosas con un DAP entre $3.1-30$ cm (Arb2). Número de plantas leñosas con un DAP >30 cm (Arb3). Número de plantas de la familia Araceae y heliconias. BSJ: bosque secundario joven. BSI: bosque secundario intermedio. FB: fragment de bosque. BC:
bosque conservado
Tabla 2. Valores de la cobertura de muestreo (C. hat) y las métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional obtenidas por sitio. BSJ: Bosque secundario joven. BSI: Bosque secundario intermedio, FB: Fragmento de bosque, BC: bosque continuo
Tabla 3. Resultados del PERMANOVA aplicado al número de individuos, la Diversidad Taxonómica (${}^{0}D$, ${}^{1}D$, ${}^{2}D$), composición y estructura (EyC), y a la Diversidad Funcional (FRic, FEve, FDiv, FDis) de la comunidad de lagartijas de la selva Lacandona. El modelo incluye cuatro grados de perturbación (BSJ, BSI, FB, y BC); sitios de muestreo por cada categoría (BSJ: 6, BSI: 7, FB: 6, y BC: 4); topografía (valle o colina); cuerpo de agua (estanque, río temporal, río permanente). Los valores corresponden a Pseudo-F. $^{\rm ns}$ no significativo. $^{\rm *p}$ < 0.05. $^{\rm **p}$ < 0.01. $^{\rm ***p}$ < 0.001.
Tabla 4. Correlaciones entre las métricas de Diversidad estimadas. A) Considerando todos los sitios de todas las categorías de bosque. B) y C) Para cada categoría de bosque. Se marcan en negritas los valores que fueron mayores a 0.5 o menores a -0.5. Los valores de la porción inferior izquierda corresponden a los valores de los BSJ y los FB, mientras que los valores de la porción superior derecha correspondan a los BSI y los BC
Tabla 5. Resultados de la prueba SIMPER en la cual se muestran las 11 especies que
contribuyeron mayormente al porcentaje de disimilitud entre los grados de perturbación. Los números a la derecha de los nombres de las especies representan su porcentaje de contribución a la disimilitud entre los grados de perturbación, en negritas se encuentran los tres valores que aportaron más esta disimilitud. Entre paréntesis se encuentran los porcentajes de disimilitud entre las categorías de perturbación

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Ubicación geográfica del sitio de estudio	18
Figura 2: Representación gráfica de los distintos índices de Diversidad Fur simplificar las representaciones únicamente se consideran dos rasgos funcionales (u eje) y menos de 10 especies.	no por cada
Figura 3: Métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional estimadas por categoría	•
Figura 4: Composición y estructura de las comunidades de lagartijas en los sitios	
Figura 5: LINKTREE mostrando los grupos funcionales resultantes	37

I. RESUMEN

Las actividades antropogénicas en los bosques tropicales perennifolios han tenido como resultado paisajes en donde fragmentos de bosque remanente ocurren con bosques secundarios en una matriz de campos agropecuarios. Para conocer el verdadero impacto de estos cambios ambientales sobre las comunidades bióticas, se recurre al estudio de la Diversidad en sus diferentes dimensiones (taxonómica, funcional y filogenética). En este trabajo se evaluaron los cambios en Diversidad Taxonómica y Funcional de las comunidades de lagartijas en 23 sitios, clasificados en cuatro categorías, dependiendo de su grado de perturbación y estadio sucesional, en el sureste de la Selva Lacandona, Chiapas. Se identificaron grupos funcionales de acuerdo con 10 rasgos funcionales, se estimaron cuatro métricas de Diversidad taxonómica y cuatro métricas de Diversidad Funcional, y se observaron los cambios en la estructura y composición de los ensambles a lo largo del gradiente. Se registraron 3,537 individuos de lagartijas en 20 especies (nueve familias y 13 géneros). Se encontraron diferencias significativas en todas las métricas de Diversidad estimadas, pero sólo el número de individuos, la riqueza de especies y la riqueza funcional aumentaron con la disminución del grado de perturbación. El resto de las métricas de Diversidad Funcional tendió a valores mayores en bosques secundarios, esto debido a que no hubo una especie dominante, las especies más abundantes tuvieron similar número de individuos, y, por lo tanto, los rasgos funcionales fueron representados equitativamente. Se identificaron siete grupos funcionales determinados principalmente por el tipo de termorregulación, el periodo de actividad y el volumen corporal de las especies. Sólo en los bosques secundarios jóvenes no se encontraron dos grupos funcionales. En general los grupos funcionales tuvieron una mayor representación (número de individuos y número de especies) en los bosques viejos. La estructura y composición de los ensambles de lagartijas cambió a lo largo del gradiente, siendo los bosques secundarios jóvenes la categoría con menor similitud con el resto de las categorías.

Las diferencias encontradas en este trabajo pueden ser explicadas con el aumento de la edad de los bosques, ya que ésta se vincula con el aumento de la heterogeneidad del hábitat y por lo tanto un mayor número de microhábitats disponibles. La disminución de la mayoría de las métricas de Diversidad en los bosques viejos se puede deber a la alta dominancia de *Anolis uniformis* en estas categorías de bosque. En este trabajo se observó una tendencia de los bosques secundarios de edades intermedias a recuperar los valores de las métricas de Diversidad, así

como la estructura y composición de los ensambles de lagartijas con respecto a los fragmentos de bosque, lo que habla de la importancia del mantenimiento de los fragmentos de bosque viejo y bosques secundarios, para el mantenimiento de la Diversidad de lagartijas.

II. Introducción

2.1 BOSQUES TROPICALES PERENNIFOLIOS Y SUCESIÓN SECUNDARIA

Los bosques tropicales perennifolios (BTP) se encuentran en las latitudes entre el trópico de Cáncer y el trópico de Capricornio (Corlett y Primack, 2006), son los ecosistemas terrestres que albergan la mayor biodiversidad del planeta. Se caracterizan por la presencia de diferentes estratos de la vegetación (sotobosque, medio, dosel, emergentes), además abundan las lianas, epífitas, palmas; y hay una baja porción de plantas caducifolias (Rzedowski, 2006). La temperatura en promedio es 25 – 26°C con poca variación estacional; precipitaciones medias altas entre 1500–3000 mm y una alta humedad relativa (Hill y Hill, 2001). Aunque únicamente cubren el 7% de la superficie de la Tierra, se estima que al menos el 50% de las especies de animales y plantas se encuentren dentro de BTP (Myers, 1988). Los BTP presentan una alta Diversidad de flora y la fauna a nivel mundial por la historia del planeta y por la alta heterogeneidad del hábitat (Bazzaz, 1975; Corlett y Primack, 2006; Malhi et al., 2014). Las áreas mejor conservadas de este ecosistema en México son la selva Los Chimalapas en Oaxaca, la Selva del Ocote en la región limítrofe entre Chiapas, Veracruz y Oaxaca; y la Selva Lacandona en el noreste de Chiapas (Rzedowski, 2006).

Los BTP están gravemente amenazados principalmente la pérdida y modificación del hábitat a partir del cambio de uso de suelo para actividades agrícolas y/o ganaderas (Malhi et al., 2014). Como resultado de la pérdida y modificación del hábitat, el paisaje en estos bosques resulta en un mosaico de campos ganaderos, cultivos abiertos, de especies maderables y agroforestales, fragmentos aislados de la vegetación original y bosques secundarios (Ellis, 2013; Malhi et al., 2014). Los bosques secundarios se originan después de que algún disturbio (natural o antropogénico) haya causado la remoción o modificación de la cubierta vegetal original (Faber-Langendoen 1992; Guariguata y Ostertag 2001), este tipo de bosque es resultado de un proceso de regeneración de la vegetación (Morin, 2011). A lo largo del proceso de sucesión secundaria las interacciones bióticas (planta-planta y planta-animal), interacciones abióticas, la biología de las especies vegetales y eventos aleatorios modifican el hábitat mediante el recambio de especies vegetales (Guariguata y Ostertag, 2001). Los bosques secundarios no recuperan en su totalidad la composición vegetal del bosque original (Brearley et al., 2004). Sin embargo, estos bosques llegan a recuperar la mayoría de sus características funcionales previas al disturbio por

la presencia de especies que son similares (en función) a las que no se recuperaron (Guariguata y Ostertag, 2001; Walker, 1992). Esto abre el debate sobre la recuperación de las comunidades animales en los bosques secundarios cuyas características funcionales se podrían considerar restauradas (Melo et al., 2013).

Se ha observado que la cercanía del bosque secundario a bosques viejos ayuda a disminuir el tiempo de la recuperación de las comunidades de vertebrados, ya que los bosques viejos sirven como fuente de individuos a los bosques secundarios (Dent y Wright, 2009). Otra de las características que se relaciona con la recuperación de vertebrados es el aumento en la complejidad del hábitat, la cual incrementa en conjunto con la edad del bosque, ya que se restauran los microhábitats ocupados por distintas especies (Hernández-Ordóñez et al., 2015). Para evaluar el estado de conservación/recuperación de los bosques secundarios se recurre al estudio de las comunidades que habitan dentro de éstos. En el estudio de las comunidades en bosques secundarios comúnmente se recurre a sus propiedades (p. ej. riqueza de especies, abundancia, y composición) para realizar análisis que de otra forma serían sumamente complejas. Una de las propiedades más utilizadas es la Diversidad (Morin, 2011).

2.2 DIVERSIDAD EN ECOLOGÍA DE COMUNIDADES Y SUS DIMENSIONES

La Diversidad en Ecología de Comunidades comúnmente se vincula con el número de especies y sus respectivas abundancias (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Hill, 1973). Sin embargo, el término Diversidad puede extenderse e incluso dividirse en distintas dimensiones, algunas de estas dimensiones son: la dimensión Taxonómica, Funcional y Filogenética (Chao et al., 2014; Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Salgado-Negret y Paz, 2015). En este trabajo no abordaré la Diversidad Filogenética, ésta se define como la variedad de historias evolutivas o la distancia de las ramas, tomando en cuenta los eventos de diversificación/ especiación (los nodos de los árboles filogenéticos) que se encuentran dentro de un sitio (Eguiarte et al., 1999; Faith y Baker, 2006).

La Diversidad Taxonómica (DT) es la dimensión tradicional de la Diversidad, y por lo tanto de la cual se han realizado la gran mayoría de los estudios de Diversidad a nivel de comunidades. Actualmente sigue siendo la medida de la biodiversidad más utilizada (Cardoso et al., 2014; Jarzyna y Jetz, 2018). Por ello se han desarrollado un mayor número de índices que proyecten de manera sencilla la DT, como el número de especies y los índices tradicionales, por

ejemplo, el índice de entropía de Shannon y el índice de dominancia de Simpson (Magurran, 2004). Dentro de los estudios de DT se utiliza la riqueza, abundancia, composición y estructura de la comunidad para hacer la estimación y la interpretación de esta dimensión de la Diversidad (Morin, 2011). La riqueza se refiere al número de especies registradas dentro de la comunidad. La abundancia al número de individuos de cada especie. A partir de la abundancia se puede calcular la abundancia relativa, ésta se calcula dividiendo el número de individuos de una especie sobre el total de individuos de la comunidad (Magurran, 2004). La composición hace referencia a la identidad taxonómica de cada una de las especies dentro de la comunidad. Y la estructura refleja el cómo están distribuidas las especies y sus abundancias relativas dentro de la comunidad (Magurran, 2004; Morin, 2011). En esta dimensión el término de Diversidad se refiere a la homogeneidad de las abundancias de las distintas especies dentro una comunidad (Hill, 1973).

La riqueza de especies y los índices tradicionales de DT pueden ocasionar que se cometan errores al interpretar cuál comunidad es más diversa (Fleishman et al., 2006; Jost, 2006; Jost y González-Oreja, 2012). La riqueza es susceptible a especies raras y comunes, ya que la presencia de un individuo de una especie previamente no registrada ocasiona un aumento en la riqueza de especies, por otra parte al no considerar las abundancias de las especies las especies comunes aportan la misma información a esta métrica (Fleishman et al., 2006). Por otra parte, se ha observado que los índices de DT tradicionales pueden ser complicados de entender y dificultan la comparación entre comunidades por sus unidades de medida (Jost, 2006; Jost y González-Oreja, 2012). Por lo tanto se han desarrollado alternativas a los índices de Diversidad tradicionales, como los índices de Diversidad verdadera o números de Hill (Jost, 2006). A pesar del desarrollo de medidas de la DT, las interpretaciones que podemos realizar son limitadas, por lo que se recurre a otras dimensiones de la Diversidad como la Diversidad Funcional (DF; Reiss et al., 2009). Recientemente se ha incorporado el análisis de la DF en conjunto con la DT en los estudios de biodiversidad (Gómez-Ortiz & Moreno, 2017; Morin, 2011).

La DT no reconoce las características propias de la historia natural de cada especie (p. ej. tamaño corporal, dieta, hábitos, tipo de reproducción, etc.), o el cómo utilizan los recursos, ni cómo estas características pueden afectar procesos ecológicos (Salgado-Negret y Paz, 2015). Al considerar estas características, hablamos de DF (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Salgado-Negret y Paz, 2015; Schleuter et al., 2010). La DF se puede definir como la variedad de rasgos

funcionales entre las distintas especies dentro de una comunidad, refiriéndose con rasgos funcionales a las características anatómicas, fisiológicas y de la historia de vida que influyen en la supervivencia y reproducción de la especie, y que además pueden tener influencia sobre los procesos del ecosistema (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Mason y De Bello, 2013; Salgado-Negret y Paz, 2015). Con los rasgos funcionales se pueden realizar agrupaciones de las distintas especies, a los cuales se les conoce como grupos funcionales (Salgado-Negret y Paz, 2015).

Mason et al. (2005) definió la Diversidad Funcional como la distribución de las especies de una comunidad dentro del espacio funcional, a partir de esta definición se pueden diferenciar cuatro componentes de la DF (Mason y De Bello, 2013). La riqueza funcional (FRic), representa el espacio funcional que está siendo ocupado por las especies de la comunidad según sus rasgos funcionales (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Villéger et al., 2010). La equidad funcional (FEve), es la homogeneidad de la distribución de las especies en el espacio funcional considerando sus abundancias (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Villéger et al., 2010). La divergencia funcional (FDiv), indica el grado de diferenciación funcional de las especies dominantes de la comunidad (Mason y De Bello, 2013; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Villéger et al., 2010). Y la dispersión funcional (FDis) mide la variación funcional entre las especies (Laliberté y Legendre, 2010).

Hay una amplia gama de trabajos de DF en cuanto a comunidades vegetales, pero el desarrollo de trabajos de DF en comunidades animales sigue siendo incipiente. Entre los grupos de animales de los cuales se han realizado una mayor cantidad de trabajos sobre DF se encuentran los peces, las aves y los mamíferos (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Salgado-Negret y Paz, 2015). Los anfibios y los reptiles son los grupos de vertebrados menos estudiados en esta rama de la ecología de comunidades. Sin embargo, el número de trabajos de Diversidad Funcional en comunidades de anfibios es considerablemente mayor que en el caso de los reptiles (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017).

Aunque hay escasos trabajos de reptiles en cuanto al tema de DF, éstos se han reconocido como uno de los grupos de animales que podría tener un gran potencial para realizar trabajos de este ámbito (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Las lagartijas son un buen modelo de estudio en cuanto a DF debido a que estos organismos tienden a repartirse los recursos cuando habitan en simpatría (Pianka, 1973) y son organismos de gran importancia en las redes tróficas (Carvajal-

Cogollo y Urbina-Cardona, 2015; Gallmetzer y Schulze, 2015; Valencia-Aguilar et al., 2013). Además, las lagartijas también son utilizadas como modelo de estudio en trabajos de DT ya que son un buen indicador de la estabilidad y condiciones del hábitat (de Andrade et al., 2019; Josserand et al., 2017), debido a que algunas de las especies de lagartijas son especialistas en determinadas características ambientales (Vitt y Caldwell, 2014).

III. JUSTIFICACIÓN

Debido a las actividades antrópicas, cada vez es mayor la cobertura de bosque secundario que de BTP original (Ellis, 2013). La importancia de los bosques secundarios para el mantenimiento de la biodiversidad aún no se conoce a profundidad en varios grupos de especies, lo cual ha generado un debate sobre su papel en la conservación (Melo et al., 2013). Además, hay una falta de información sobre la respuesta de los reptiles a la pérdida y modificación del hábitat a partir de las dimensiones taxonómica y funcional de las comunidades. La gran mayoría de los estudios se han enfocado únicamente en la Diversidad Taxonómica de las comunidades de lagartijas (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017). Por lo que es necesario realizar estudios que expliquen las consecuencias sobre sus comunidades, así como determinar los rasgos funcionales que limitan la presencia de determinadas especies de lagartijas en bosques tropicales deteriorados (p. ej. bosques secundarios), y el posible impacto que pueden tener las especies dominantes sobre estos ecosistemas dados sus rasgos funcionales.

Además, la Selva Lacandona es considerada una de las regiones de bosque tropical perennifolio más importantes del país, debido a su gran extensión de bosque viejo (Carabias et al., 2015) y alta Diversidad de reptiles (Hernández-Ordóñez et al., 2015a). Sin embargo, al igual que en el resto de las regiones tropicales del mundo, actualmente se encuentra gravemente amenazada por la pérdida y modificación del hábitat (Mora, 2008), por lo cual representa una oportunidad para poder realizar un estudio que aborde el tema de Diversidad Funcional y grados de perturbación de un ecosistema.

IV. ANTECEDENTES

4.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE LAGARTIJAS EN LA SELVA LACANDONA

El estudio de la Diversidad de lagartijas de la selva Lacandona podría decirse que comenzó con las expediciones realizadas por Smith y Taylor en los años 60's (Lee, 1996), posteriormente se han realizado listados herpetofaunísticos, siendo el primero el de Lazcano-Barrero et al. (1992), donde se identificaron 18 especies de lagartijas, numerosos listados se han realizado en la región (Ferreira-García y Canseco-Márquez, 2006; Lee, 1996) y actualmente se tiene el registro de 29 especies de lagartijas (Hernández-Ordóñez et al., 2015a).

El trabajo de Hernández-Ordóñez et al. (2015a) aborda el tema de los cambios del número de individuos, composición y Diversidad de las comunidades de anfibios y reptiles a lo largo de un gradiente sucesional de BTP en la selva Lacandona. En este trabajo la riqueza y la Diversidad (¹D) de especies de reptiles en los bosques secundarios obtuvieron valores comparables con los bosques viejos en un periodo menor a los 20 años. Sin embargo, los valores tanto de la composición como del número de individuos de reptiles en los bosques secundarios no se aproximaron a los de los bosques viejos. Los autores atribuyen estos resultados principalmente a la heterogeneidad del hábitat. Ésta aumenta considerablemente los primeros 10 años de abandono en los bosques secundarios, recuperándose los microhábitats de las especies de reptiles que se encuentran en los bosques viejos, sin embargo algunos de los microhábitats de las especies especialistas tardan más tiempo en recuperarse, por lo tanto hay especies de reptiles en los bosques viejos que no pueden establecerse en los bosques secundarios. Algunas especies que se encontraron abundantemente en los bosques viejos como Anolis uniformis y Lepidophyma flavimaculatum disminuyeron su abundancia en los bosques secundarios y en los más jóvenes no se encontraron individuos. En este trabajo se menciona que algunas de las especies de Anolis tienen preferencia por la exposición de luz y la humedad relativa del hábitat, por lo cual hacen la recomendación de incluir la termorregulación en trabajos subsecuentes.

Russildi et al. (2016) se observó en la Selva Lacandona que las comunidades de reptiles en fragmentos de bosque pequeños y con forma compleja tienden a tener un menor número de individuos y riqueza de especies. Además, algunas especies de reptiles que se encontraron en los bosques viejos como *Anolis capito*, *A. pemtaprion*, *Celestus rozellae*, *Plestiodon sumichrasti*, y

Scincella cherriei no se encontraron en los fragmentos de bosque. Sin embargo, el número de especies dominantes y la equidad aumentó en los fragmentos de bosque con forma compleja y rodeados por potreros. Estos cambios en la comunidad se los atribuyen a los cambios ambientales (aumento de temperatura y radiación solar, y disminución en la precipitación) en los bordes de los fragmentos de bosque, los cuales afectan a las especies de bosque continuo que no toleran estos cambios y por lo tanto no logran establecerse en los fragmentos, sin embargo, especies generalistas y tolerantes a estas condiciones ambientales, como Basiliscus vittatus, Holcosus festivus y Anolis lemurinus aumentan sus abundancias en dichos fragmentos de bosque.

4.2 DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LAGARTIJAS

Pocos trabajos se han realizado sobre la Diversidad Funcional en comunidades de reptiles, para la realización de este trabajo se consideraron cinco trabajos previos que abordan este tema: dos de estos trabajos (Gallmetzer y Schulze, 2015; Hu et al., 2016) utilizan únicamente métricas de Diversidad Funcional; otros dos de estos trabajos utilizaron únicamente grupos funcionales (Trimble y van Aarde, 2014; Carvajal-Cogollo y Urbina –Cardona, 2015); y uno de estos trabajos (Berriozabal-Islas et al., 2017) utilizó las métricas de Diversidad Funcional y grupos funcionales. Cabe destacar que este tema aplicado a comunidades de lagartijas ha sido mayormente abordado en los últimos años.

El trabajo de Trimble y van Aarde (2014) realizado en KwaZulu-Natal, Sudáfrica, comparó la riqueza, abundancia y composición de especies de anfibios y reptiles, el número de grupos funcionales, y la abundancia relativa de cada grupo funcional representado, en un gradiente de conservación de bosque tropical costero: bosques maduros, bosques degradados (caracterizados por la presencia de las plantas invasoras *Lantana camara* y *Chromolaena odorata*) y bosques secundarios tempranos (caracterizados por la dominancia de *Acacia karroo*), plantaciones de eucalipto y cultivos de caña de azúcar. Dentro del gradiente se consideraron seis variables ambientales: el rango de temperatura, cobertura por herbáceas, profundidad de la hojarasca, cobertura del suelo por hojarasca, pH del suelo y la temperatura media; como posibles predictores de los cambios en los grupos funcionales a lo largo del gradiente. Los grupos funcionales se formaron a partir de seis rasgos funcionales: longitud hocico-cloaca máxima de la especie, tamaño de la puesta promedio, estrato de actividad, estrategia de reproducción (vivíparo u ovíparo) y estrategia de alimentación. En este trabajo se observó una disminución en el número

de grupos funcionales conforme al estado de conservación encontrándose un mayor número de grupos funcionales en los bosques conservados, sin embargo plantaciones de eucalipto se presentaron más grupos funcionales que los bosques degradados y bosques secundarios jóvenes; cabe mencionar que el grupo funcional que incluyó a las especies de lagartijas activas en el suelo o escaladoras estuvo presente en todos los tipos de vegetación. Sin embargo, no se logró determinar las variables ambientales que podrían estar involucradas en la disminución de la abundancia de los grupos funcionales en sitios perturbados.

El trabajo de Carvajal-Cogollo y Urbina - Cardona (2015) realizado en bosques tropicales caducifolios de la región Caribe de Córdoba, Colombia. Analizó los cambios de la comunidad de reptiles a lo largo de gradientes potrero (P)-borde del fragmento de bosque (BFB)-interior del fragmento (IB). Se usaron métricas de DT (número de individuos, riqueza de especies y la estructura y composición) y grupos funcionales determinados a partir de tres rasgos funcionales categóricos: periodo de actividad (diurno/nocturno), tamaño (chico/mediano/grande) y tipo de reproducción (ovíparo/vivíparo). Se midieron 15 variables ambientales para determinar cuáles factores influyen en los cambios encontrados en la comunidad de reptiles. Se encontró una mayor riqueza de especies en los BFB (28 especies), seguidos por los IB (16 especies) y por último los P (15 especies), al igual que número de individuos (50, 36 y 14 % de los individuos observados, respectivamente). La estructura y composición fue distinta entre todos los hábitats encontrándose una mayor similitud entre BFB e IB. En los BFB se encontró una mayor cantidad de especies raras que en los IB. Seis variables ambientales explicaron los cambios en las estructuras y composiciones de las comunidades, siendo en orden de relevancia: la elevación, porcentaje de cobertura por herbáceas, cobertura del dosel, tamaño del parche, la temperatura y el porcentaje de suelo sin cobertura.

Se identificaron siete grupos funcionales. Los ovíparos-pequeños-diurnos (OviPeDi), ovíparos-medianos-diurnos (OviMeDi) y los ovíparos-medianos-nocturnos (OviMeNo) fueron los tres grupos con más especies, 31.4, 25.7 y 22.8 % del total de especies, respectivamente. Los siete grupos funcionales se encontraron en los BFB, mientras que en los IB y en los P se encontraron sólo cuatro grupos funcionales. El grupo OviPeDi dominó los IB y los BFB, mientras que los grupos OviPeDi y OviMeDi fueron dominantes en los P, además el grupo OviMeNo tuvo mayor representación en los P. Cinco variables ambientales explicaron los

cambios en las proporciones de los grupos funcionales dentro de los distintos hábitats, siendo en orden de relevancia: el tamaño del parche, cobertura por herbáceas, elevación, temperatura y porcentaje de suelo sin cobertura.

Los autores explican el aumento de la riqueza de especies en los BFB con la invasión de especies que habitan los potreros (*Cnemidophorus lemniscatus* y *Anolis auratus*) a los interiores de los bosques. La invasión se ve facilitada por perturbaciones antrópicas dentro de los bosques, aumentando el número de claros. En cuanto a los grupos funcionales no se observó un patrón claro en su distribución a lo largo del gradiente, de acuerdo con los autores esto podría deberse al dinamismo temporal de las especies, por lo cual recomiendan la inclusión de otros rasgos funcionales como la estrategia de forrajeo y el tipo de termorregulación, en futuros trabajos. Los autores resaltan la importancia de los ecotonos (en este caso los bordes del fragmento) los cuales no sólo contienen el mayor número de especies, también el mayor número de grupos funcionales.

En cuanto al trabajo elaborado por Gallmetzer y Schulze (2015) en Costa Rica, se compararon la riqueza, composición y las métricas de Diversidad Funcional (FRic, FEve, FDiv y FDis) de las comunidades de reptiles entre el interior de BTP conservado, bordes de BTP degradado y cultivos de palma africana. No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la riqueza de especies promedio en cada tipo de vegetación, pero sí se observó una disminución significativa en la curva de acumulación de especies estimada con Jack 1. La composición de la comunidad de reptiles no se diferenció entre el interior del bosque y los bordes de bosque degradado, pero los cultivos de palma presentaron una composición de especies distinta a las otras dos categorías de tipos de vegetación. Esto se le atribuyó al hecho de que las especies que tienen preferencia a espacios abiertos se encontraron predominantemente en cultivos de palma, además de las especies que se encontraron en las dos categorías de bosque únicamente cuatro especies (25% de las especies) se encontraron en los cultivos de palma. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las métricas de Diversidad Funcional en la comunidad de reptiles.

El artículo de Hu y colaboradores (2016), realizado en Victoria, Australia, tiene un enfoque en la comunidad de lagartijas en términos de Diversidad Taxonómica (abundancias relativas, riqueza de especies, número de individuos y equidad de las especies) y Funcional (FRich, FEve, FDiv), ya que en este trabajo se compararon dichos niveles de Diversidad entre

tres tipos de vegetación: bosques de eucalipto dominado principalmente por *Eucalyptus sieberi* en los cuales hubieran ocurrido algún tipo de incendio o se hubiera realizado aprovechamiento de madera en los últimos 30 años; y bosque costero de Banksia (dominado por *Banksia serrata* y *B. integrifolia*) en los que hubiera ocurrido algún incendio en los últimos 30 años. En el estudio hubo una respuesta diferencial de las especies de lagartijas al tipo de disturbio, el tiempo que había pasado desde el disturbio y en algunos casos el tipo de vegetación, estas diferencias se vincularon con las preferencias de cada especie a distintos microhábitats que pueden ser más accesibles o exclusivos a un grado de conservación. Se encontró un recambio de especies entre sitios perturbados recientemente y los sitios conservados o que sus perturbaciones hubieran ocurrido en un periodo mayor a 30 años.

Cabe destacar que hubo una respuesta diferencial a los tipos de perturbación por parte del ensamble de lagartijas. Tanto la riqueza de especies y el número de individuos incrementó significativamente con el tiempo desde el incendio en los dos tipos de bosque, la equidad de especies no mostró respuesta alguna ante el tiempo ocurrido desde el incendio. En los sitios en los que se realizó extracción de madera no hubo diferencias significativas en las métricas de Diversidad Taxonómica entre el tiempo transcurrido desde este tipo de disturbio. Los autores explican esta diferencia entre los dos tipos de disturbio con la disponibilidad de microhábitats y alimento que dejan disponibles, siendo mayor en los sitios en los cuales se realizó extracción de productos maderables. En cuanto a las métricas de Diversidad Funcional, no se encontraron diferencias significativas entre el periodo transcurrido desde la perturbación. Los autores explican que esto podría deberse a que las especies de lagartijas encontradas en este trabajo son principalmente generalistas, lo que posiblemente facilite la recolonización de sitios perturbados.

Por último, el artículo de Berriozabal-Islas y colaboradores (2017) comparó la Diversidad Taxonómica (riqueza de especies, número de individuos y Diversidad) y Funcional (FRic, FEve, FDis y grupos funcionales) de las comunidades de lagartijas entre tres grados de conservación de bosque tropical seco (conservados, moderadamente perturbados y altamente perturbados) en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. En este trabajo se encontró valores menores en sitios perturbados para la riqueza de especies, ¹D (exponencial del índice de Shannon), riqueza funcional, dispersión funcional y número de grupos funcionales. Los autores explican esta diferencia con la accesibilidad a microhábitats, al igual que el grado de tolerancia

de las especies a algún tipo de disturbio, este grado de tolerancia está dado por sus rasgos funcionales como su tamaño y su especificidad a su alimento o microhábitat. Los autores de este artículo también sugieren que las especies resilientes a los disturbios, además de presentar rasgos funcionales similares, podrían estar utilizando los recursos limitados de una manera óptima, lo cual explicaría el aumento en la equidad funcional en sitios perturbados. También se hace la sugerencia que las especies que persisten en los distintos grados de conservación podrían estar realizando algunas de las funciones ecológicas de las especies que desaparecen de los sitios degradados.

V. OBJETIVOS

5.1 GENERAL

Comparar la Diversidad Taxonómica y Funcional del ensamble de lagartijas en sitios con cuatro tipos de bosque con diferentes grados de perturbación antrópica (bosques secundarios jóvenes e intermedios, fragmentos de bosque viejo y bosque conservado continuo) en la selva Lacandona, Chiapas.

5.2 Particulares

- Estimar y comparar métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional en los distintos grados de perturbación de bosque tropical.
- Identificar los rasgos funcionales que estarían permitiendo la permanencia de las especies de lagartijas en los sitios perturbados.
- Determinar si las especies dominantes presentes en los distintos grados de perturbación pueden estar determinando características ambientales del sitio mediante sus rasgos funcionales de efecto.

VI. HIPÓTESIS

Las diferencias en las variables ambientales de los sitios con distintos grados de perturbación presentarán cambios en la estructura y composición del ensamble de lagartijas, y en las métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional. Estos cambios también estarán explicados por los rasgos funcionales de las especies, principalmente con aquellos que se vinculan con el ambiente, por ejemplo el tipo de termorregulación.

VII. PREDICCIONES

- Se encontrará un mayor número de especies y una mayor equidad en los bosques viejos en comparación con los bosques secundarios.
- Se encontrará un mayor número de grupos funcionales, riqueza, equidad, divergencia y dispersión funcional en los bosques viejos.
- La estructura y composición de las comunidades de lagartijas de los bosques continuos tendrán mayor similitud con las comunidades de lagartijas de los bosques con menores grados de perturbación.

VIII. MÉTODO

8.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la porción del sureste de la selva Lacandona, Chiapas, México (16°05'N y 16°57'N, 90°45'W y 90°30'W; Figura 1a). Ubicada al noroeste de la selva Maya. La Selva Maya representa la porción de BTP más importante de Mesoamérica, comprende el Centro-Sur de la península de Yucatán, El Petén en Guatemala y las Montañas Mayas en Belice, presentando un área total de 42,300 Km² (CONABIO, 2017; Rodstorm et al., 1999). Dentro de ésta se encuentra la selva Lacandona la cual tiene la extensión más grande de BTP dentro de México, una superficie de 15,502 Km². Se encuentra en altitudes desde los 200 hasta los 1,500 msnm (Instituto Nacional de Ecología, 2000). La precipitación anual varía de este a oeste entre 2,500 y 3,500 mm debido a la topografía de la región. La temperatura media anual varía de 24 a 26 °C, la temperatura mínima de 14 a 16 °C, y la temperatura máxima de 32 a 36 °C (Centro Nacional de

Investigaciones Agrarias, 1982). El tipo de vegetación que se encuentran dentro de la porción sureste de la selva Lacandona de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (2006) es BTP, se encuentra entre los 100 y 900 msnm en suelos someros, pero también se les puede encontrar en valles profundos en suelos arcillosos. Algunas especies representativas de árboles son Canshán (*Terminalia amazonia*), Guapaque (*Dalium guianense*) y la Caoba (*Swietenia macrophylla*; Instituto Nacional de Ecología, 2000).

8.2 DISEÑO DEL MUESTREO

El muestreo se realizó en 23 sitios: 13 bosques secundarios con edades de abandono de entre dos a 28 años; seis fragmentos de BTP viejo, con áreas que variaron de entre 10.3 hectáreas a 70 hectáreas (Tabla 1), localizadas dentro del municipio Marqués de Comillas; y cuatro sitios dentro de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (Figura 1b). Para cada sitio se midieron 11 variables ambientales y de estructura de la vegetación. Antes de la temporada de muestreo (entre julio y octubre del 2010). Se caracterizó la estructura de la vegetación y la cobertura del suelo del bosque. Se utilizaron 24 cuadrantes de 2 x 2 m, separados al menos 10 m una de otra y se midieron las siguientes variables: porcentaje del suelo cubierto por hojarasca, número de herbáceas y plantas que no producen madera (helechos, heliconias y palmeras), número de plántulas y plantas con tallos leñosos (de altura mayor a 50 cm), se midió también el diámetro de las plantas leñosas a la altura del pecho y se establecieron las siguientes categorías: < 3.0/3.1 a 30/ > 30 cm. Durante los muestreos se colocaron registradores de datos climáticos (HOBO Pro v.2, Onset data logger) en el centro de cada uno de los sitios a 1.5 m del suelo, con los cuales se midió la temperatura del aire y la humedad relativa (Tabla 1). Para categorizar a los 23 sitios se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), en donde se redujeron las 11 variables anteriormente mencionadas en componentes principales. Los primeros dos ejes explicaron el 63.2% de la varianza (Eje-1, 48.3% y Eje-2, 14.9%: Figura S1). Con estos resultados se pudieron identificar cuatro tipos de bosque con diferentes grados perturbación: seis bosques secundarios jóvenes (BSJ; de dos a cinco años de abandono), siete bosques secundarios intermedios (BSI; de 13 a 28 años de abandono), seis fragmentos de bosque (FB) y cuatro sitios de bosque continuo (BC) dentro de la RBMA (ambas categorías con más de 50 años de edad). La distancia promedio entre los sitios fue 1,756 m en BSJ, 1,731 m en BSI, 4,570 m y 4,464 m en FB y BC respectivamente.

Tabla 1. Características de los sitios: Edad (años). Área (ha). Altitud (msnm). Topografía: valle (v); colina pequeña (c). Cuerpo de agua: estanque (es); río permanente (rp); río temporal (rt). Temperatura (°C). Humedad (Hum). Porcentaje del área del suelo cubierto por herbáceas y gramíneas (Herb). Porcentaje del suelo cubierto por hojarasca (Hojarasca). Número de palmeras (Palm). Número de helechos (Helechos). Número de plántulas (Plánulas). Número de plantas con tallos leñosos con altura > 50 cm pero con un diámetro a la altura del pecho (DAP) < 3.0 cm (Arb1). Número de plantas leñosas con un DAP entre 3.1 – 30 cm (Arb2). Número de plantas leñosas con un DAP > 30 cm (Arb3). Número de plantas de la familia Araceae y heliconias. BSJ: bosque secundario joven. BSI: bosque secundario intermedio. FB: fragment de bosque. BC: bosque conservado.

	BSJ	BSJ	BSJ	BSJ	BSJ	BSJ	BSI	FB	FB	FB	FB	FB	FB	BC	ВС	ВС	BC						
Sitio	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4
Edad	3	4	5	3	2	5	13	15	21	28	15	19	14	>50	>50	>50	>50	>50	>50	>50	>50	>50	>50
Área	2	3	1.5	1	1.5	1.5	4	1	4	5.5	5.8	2.3	5	10.3	10.8	70	19.5	18.7	48.1	>300,000	>300,000	>300,000	>300,000
Altitud	181	171	153	183	160	172	175	170	175	181	206	160	184	186	189	169	192	172	203	176	180	174	214
Topografía	v	v	v	c	c	v	c	v	v	v	c	v	v	v	v	v	v	c	c	c	v	c	v
Cuerpode agua	es	rt	es	rp	rp	rp	rp	rt	rp	rt	rt	es	es	rp	es	rp	rp	rp	rp	rt	rp	rp	rp
Temp	28.3	28.8	28	25.9	25.2	25.7	25.2	24.9	25.4	25.1	25.3	25.3	25.2	24.7	25.2	24.8	25	25	23.7	24.6	24.4	24.3	23.8
Hum	76.9	75	79.8	83.8	83.3	83.8	86.3	85.8	85	88.1	88.5	86.2	87.5	91.5	88.1	92	88.8	88.8	94.9	92.1	93.1	92.1	93.2
Herb	46	70.3	68.3	42.2	29	39.6	32.6	36.3	24.6	28	22.2	20	27.8	22.8	28.8	24.3	5.1	30.6	6.7	35.9	35.9	15.1	9.9
Hojarasca	41	15.4	18.1	18.4	17.6	47.7	43.7	37	53.4	42.1	41.2	55.9	44.8	60.3	50.9	48	55.3	49.9	30.3	36.7	40.8	49.6	30.8
Palma	0	0	0	0.4	0.2	0	0.4	0.2	0.1	0.6	0.3	0.4	0.5	2.7	0.3	1.1	0.3	1.2	3.2	4.3	5.2	4.6	1.7
Helechos	0.3	0.9	0.5	1.6	0.8	1.1	0.3	0.3	1.1	0	0.1	1.5	0	1.9	1.3	2.5	3.3	4.5	1.4	2.1	2.9	3.5	2.2
Plántulas	9.3	3.6	3.1	2.5	3.4	5.2	11.2	3.8	11	16.7	13.4	5	4	13.3	12.8	11.4	17.8	10.3	13.5	8.9	8.7	15.9	14.3
Arb1	4.1	3.8	4	1.7	1.6	2.1	5.5	1.9	3.1	5.1	3.8	3.4	2.5	3.3	3.8	3.5	3.7	4.8	5.2	2.4	5	4.3	4.6
Arb2	1.4	1	0.3	0.9	2	1	1.8	2.1	1.8	2.1	1.4	2.4	1.5	1.8	1.8	1.2	1.4	1.7	1.6	0.8	2	1.2	1.6
Arb3	0	0.1	0	0.1	0.2	0.1	0.3	0.1	0.1	0.4	0.4	0.2	0.2	0.8	0.4	0.8	0.6	0.6	0.7	0.8	0.8	0.9	0.8
Araceae/ heliconias	3	4.7	5.3	2.4	2	2.6	2.5	3	4.9	2	2.9	7.5	5.5	1.4	4.7	4.5	0.8	4.3	2.9	4.3	1.5	1.4	1.3

Los muestreos se llevaron a cabo entre los años 2011 y 2012, cada sitio se muestreó siete veces: dos veces en temporada seca (marzo-abril 2011); dos veces en temporada de lluvias (agosto-septiembre 2011) y tres veces al final de la temporada seca e inicios de las lluvias (mayo-julio 2012). Cada día de muestreo se dividió en dos periodos: muestreo diurno (10:00-13:00 hrs.) y nocturno (19:00-22:30 hrs.). El esfuerzo de muestreo total por sitio fue de 98 horas (7 hrs. x 7 días x 2 personas). Se utilizó la búsqueda directa de organismos, en donde se revisaron la hojarasca, base de los árboles, ramas, troncos caídos, acumulaciones de rocas y entre los arbustos de los sitios de muestreo (Crump y Scott, 1994). Como método complementario se colocaron dos líneas de desvío de 30 m de largo para cada sitio, separadas por 50 metros una de otra, se enterraron cuatro cubetas separadas cada 10 metros por línea (Corn, 1994). Las trampas se activaron todos los días durante las temporadas de muestreos (115 días en total). Para identificar a los individuos encontrados en campo, se utilizaron las guías de Lee (1996) y Campbell (1998).

8.3 EFECTIVIDAD DEL MUESTRO

Se calculó la cobertura de muestra (C. hat) para cada sitio con el objetivo de saber si se registró adecuadamente la riqueza de especies (Chao y Jost, 2012), utilizando el software iNext en línea (Chao y Chiu, 2016). La cobertura de muestrea se calcula a partir de las especies con solo individuo (*singletons*) y con dos individuos (*dubletons*). Esta calcula la probabilidad de que un individuo capturado en el siguiente muestreo pertenezca a una de las especies anteriormente registradas (Chao y Jost, 2012). La cobertura de muestreo varió entre 0.97 a 1.0 (Tabla 2). Estos valores nos indicaron que el muestreo se realizó adecuadamente, y las diferencias encontradas en los sitios no se deben a un muestreo diferencial entre los sitios (Chao y Jost, 2012).

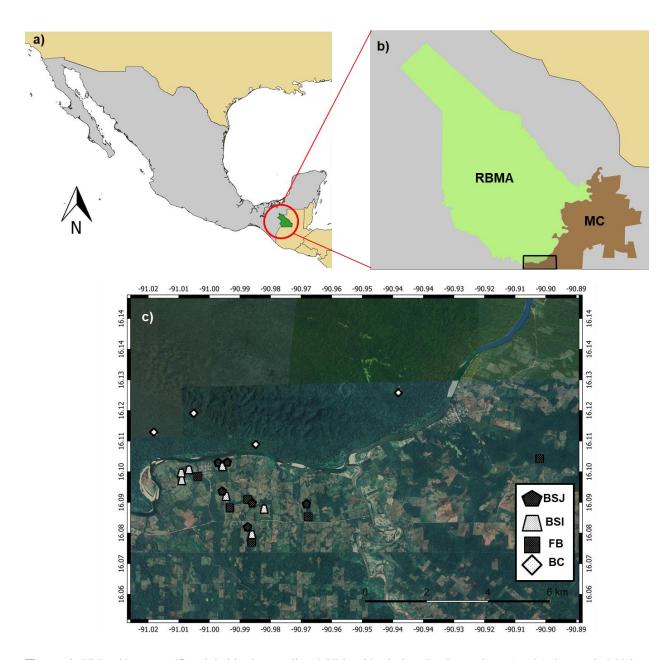


Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio. **a)** Ubicación de la selva Lacandona (verde) dentro de México. **b)** Polígonos de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA) y el Marqués de Comillas (MC) dentro del territorio mexicano, se indica también la ubicación de los sitios de muestreo dentro de estos polígonos. **c)** Vista satelital de los sitios de muestreo del lado de MC se encuentran: bosques secundarios jóvenes (BSJ; pentágonos), bosques secundarios intermedios (BSI; trapecios), los fragmentos de bosque (FB; cuadrados); mientras que del lado de la RBMA se encuentran los sitios de bosque continuo (BC; rombos).

8.4 DIVERSIDAD TAXONÓMICA

Para cada sitio se estimaron los índices de Diversidad verdadera a partir de los números de Hill (Chao et al., 2006), cuya unidad es el número efectivo de especies y son útiles para medir patrones de Diversidad en comunidades dándoles diferentes pesos a las especies dependiendo su abundancia. En este trabajo se utilizaron los números de Hill de orden 0 (${}^{0}D$, riqueza de especies), 1 (${}^{1}D$, exponencial del índice de Shannon) y 2 (${}^{2}D$, inverso del índice de Simpson). Estos índices los desarrolló Hill (1973) considerando la Diversidad como el recíproco del promedio de las abundancias de las especies de una comunidad, de esta definición desarrolló la ecuación [1]:

Ec [1]:
$${}^{q}D = (p_{1}^{q} + p_{2}^{q} + p_{3}^{q} ... + p_{n}^{q})^{\frac{1}{(1-q)}}$$

Donde ${}^{q}D$ es igual a la Diversidad en el orden q; p_n es igual a la abundancia relativa de n especies de la comunidad (Jost, 2006; Jost y González-Oreja, 2012; Magurran, 2004). El orden q representa qué tan sensible es la Diversidad D a la abundancia de las especies, (Hill, 1973). ${}^{0}D$ la abundancia de las especies no influye sobre la estimación de la Diversidad, por lo tanto, se está estimando la riqueza de la comunidad. Cuando el orden de Diversidad es 1 (${}^{1}D$), no se favorece o penaliza a las especies por su abundancia, se les da un peso proporcional¹. Cuando q vale dos (${}^{2}D$) se les da una mayor importancia a las especies comunes (Hill, 1973; Jost y González-Ojeda, 2012). Estos índices cumplen con la propiedad de duplicación, la cual estipula que, al duplicar el número de especies dentro de la comunidad sin aumentar el número de individuos, el nuevo índice estimado tendrá el doble del valor de la comunidad inicial (Hill, 1973; Jost, 2006). Además, a diferencia de los índices tradicionales, los números de Hill utilizan el número de especies comunes como unidades para medir la Diversidad "verdadera" lo que permite hacer interpretaciones más concretas y acertadas (Jost y González-Oreja, 2012; Moreno et al., 2011).

¹La ecuación [1] se puede determinar el límite, el cual es equivalente al exponencial de Shannon:

 $^{^{1}}D=\exp[-\sum p_{n}(\ln(p_{n}))]=e^{H}.$

8.5 DIVERSIDAD FUNCIONAL

8.5.1 SELECCIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

Se seleccionaron diez rasgos funcionales para ser medidos en las especies de lagartijas, estos rasgos fueron morfológicos, fisiológicos, de comportamiento y de la historia de vida de las especies. Los rasgos que se seleccionaron fueron: el volumen promedio por especie (Figura S2), horario de actividad, dieta, estrategia de forrajeo, tipo de reproducción, modo de reproducción, tamaño de la puesta/camada, preferencia a la exposición a la luz, hábito y tipo de termorregulación (Tabla S2). Algunos de estos rasgos funcionales han sido ocupados en trabajos que abordan el tema de Diversidad Funcional en lagartijas (Berriozabal-Islas et al., 2017; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015; Hu et al., 2016), mientras que otros se han recomendado en publicaciones anteriores (Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015; Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Hertz et al., 1994; Kratochvíl y Kubička, 2007; Tabla S1).

8.5.2 IDENTIFICACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES

Una vez obtenidos los rasgos funcionales para cada especie se hizo una matriz, en la cual el volumen y el tamaño de la puesta se mantuvieron como variables numéricas, mientras que las variables categóricas se transformaron en variables de presencia/ausencia. Siendo 1 el valor cuando presentaban el rasgo y 0 cuando no lo presentaban, posteriormente se realizó un árbol de regresión y clasificación (LINKTREE) con la medida de la distancia de Gower, la cual considera como Jaccard todas las variables de presencia/ausencia y como Bray-Curtis todas las variables numéricas (Gower, 1971) y se utilizó prueba de perfil de similitud (SIMPROF) para validarlo estadísticamente (Clarke et al., 2008).

8.5.3 MÉTRICAS DE DIVERSIDAD FUNCIONAL

Se utilizó el paquete de R de Diversidad Funcional "FD" (Laliberté et al., 2015) para estimar las cuatro métricas de Diversidad Funcional. FRic estima el área o volumen de la envoltura convexa (convex hull, en inglés), una vez que las especies de la comunidad estén distribuidas en el espacio funcional. El convex hull es el polígono convexo de menor área o volumen que contenga todos los puntos graficados, en este caso los puntos son las especies dentro del espacio funcional. Utiliza las especies con rasgos funcionales más extremos para delimitar el polígono (Figura 2b). Un valor alto de FRic implica que las especies de la comunidad presentan rasgos funcionales muy distintos y por lo tanto utilizan distintos recursos, sin embargo, este índice es sumamente

influenciado por la riqueza de especies, las especies raras pueden aumentar significativamente su valor (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Villéger et al., 2010).

FEve estima un árbol de extensión mínima (AEM), el cual mide la distancia mínima entre las especies dentro del espacio funcional, y determina qué tan homogénea es la distribución de los rasgos funcionales en el espacio funcional, tomando en cuenta la extensión de las ramas del AEM, y las abundancias relativas de las especies (Figura 2c-d; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Villéger et al., 2010). Para la estimación de FEve, inicialmente se divide la longitud de la rama entre la suma de las abundancias relativas de las dos especies que une para cada rama l del AEM:

$$EW_l = \frac{\operatorname{dist}(i, j)}{w_i + w_j}$$

EW es la equidad ponderada por las abundancias relativas, dist(i, j) es la distancia Euclidiana entre las especies i y j, las especies que une la rama l, y w_i es la abundancia relativa de la especie i. Posteriormente, para cada una de las ramas se divide el valor de EW $_l$ entre la suma de todos los valores de EW del AEM para obtener la equidad parcial ponderada (PEW, por sus siglas en inglés):

$$PEW_{l} = \frac{EW_{l}}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_{l}}$$

En el caso en el que haya una regularidad perfecta en la distribución en el AEM, todos los EW_l serán iguales y por lo tanto todos los valores de PEW_l serán 1/(S-1), siendo S la riqueza de especies de la comunidad. Cuando los valores de PEW_l son distintos entre las ramas del AEM, el valor del índice final disminuye. Por lo que el valor de FEve es:

FEve =
$$\frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_{l}, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

FEve no está influenciada por la riqueza de especies, aunque se requieren al menos tres especies para que se pueda estimar este índice. FEve es independiente del volumen de la envolvente convexa ($convex\ hull$). Sus valores van de 0 a 1, cuando FEve vale 1 todos los PEW_l valen 1/(S-1) e indica que hay una alta equidad en la distribución de las especies en el espacio funcional. La interpretación biológica sería que los distintos rasgos funcionales están representados por igual en la comunidad, y por lo tanto los recursos que son utilizados se ocupan equitativamente. El valor de FEve disminuye entre mayor sea la diferencia de las abundancias de las distintas especies y/o si las distancias de las ramas del AEM no son iguales. Esto significaría que de los recursos que son utilizados, algunos están siendo subutilizados y la comunidad es susceptible a que especies ajenas a la comunidad utilicen esos recursos (Villéger et al., 2008).

FDiv calcula la distancia de cada especie al centro de gravedad del polígono convexo y estima la media de esas distancias, un alto valor en este índice indica que los nichos de las especies dominantes no se sobreponen, hay un grado de especialización entre ellas (Figura 2 e-f; Mason y De Bello, 2013; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008, 2010). Para la estimación de FDiv, primero se determinan las coordenadas del centro de gravedad $G_V(g_1, g_2, g_3...g_r)$ de las V especies que son los vértices del *convex hull* de la siguiente manera:

$$g_k = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^{V} x_{ik}$$

Donde x_{ik} es la coordenada de la especie i en el rasgo funcional k. Después, para cada una de las S especies se estima la distancia Euclidiana al centro de gravedad:

$$dG_{i} = \sqrt{\sum_{k=1}^{T} (x_{ik} - g_{k})^{2}}$$

Y se estima el promedio de las distancias de las S especies al centro de gravedad (\overline{dG}) :

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^{S} dG_i$$

Posteriormente, se calcula la suma de las desviaciones ponderadas por la abundancia (Δd) y su valor absoluto ($\Delta |d|$):

$$\Delta d = \sum_{i=1}^{S} w_i \times (dG_i - \overline{dG})$$

$$\Delta |d| = \sum_{i=1}^{S} w_i \times |dG_i - \overline{dG}|$$

La divergencia funcional se estima como:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}}$$

Los valores de dG_i son distancias Euclidianas y por lo tanto tienen valores positivos, es por ello que el valor de Δd se encuentra entre \overline{dG} y $\Delta |d|$. Agregar \overline{dG} en el numerador y denominador asegura que el valor del índice se encuentre entre 0 y 1. El índice tiende a 0 cuando las especies más abundantes se encuentran más cerca del centro de gravedad en comparación con las especies raras (Δd tiene valor negativo y tiende a - \overline{dG}). Y tiende a 1 cuando las especies con mayor abundancia están lejos del centro de gravedad en comparación a las especies raras (Δd tiene valor positivo y tiende a $\Delta |d|$).

Por último, FDis estima el promedio de la distancia de todas las especies al centroide del espacio funcional, cabe mencionar que el centroide puede verse influenciado por las abundancias de las especies, acercándose a las especies con mayor abundancia (Figura 2 g-h; Laliberté y Legendre, 2010). Primero se estima el centroide ponderado de acuerdo con las abundancias de las especies:

$$\mathbf{c} = [c_i] = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$$

Donde c es el centroide ponderado, a_j es la abundancia de la especie j y x_{ij} es el valor del rasgo funcional i de la especie j. Aunque esto implica que todos los rasgos funcionales son cuantitativos, este índice está modificado para que se puedan utilizar rasgos funcionales cualitativos (Laliberté y Legendre, 2010). Como siguiente paso FDis estima la distancia promedio de las especies a ese centroide ponderado:

$$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

Donde z_j es la distancia de la especie j al centroide ponderado. Un alto valor de este índice indica que las especies son funcionalmente distintas y por lo tanto utilizan recursos distintos, su

interpretación es similar a la de la FRic, sin embargo FDis no se ve influenciada por especies raras (Laliberté y Legendre, 2010).

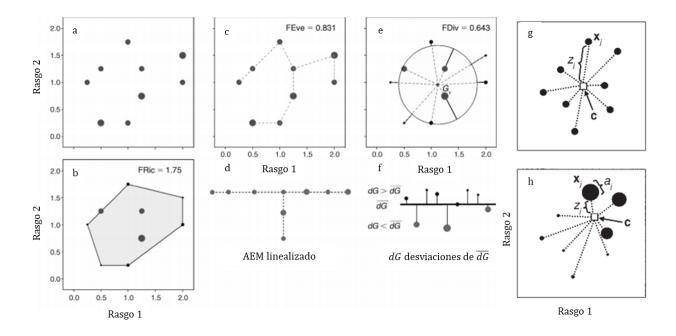


Figura 2. Representación gráfica de los distintos índices de Diversidad Funcional. Para simplificar las representaciones únicamente se consideran dos rasgos funcionales (uno por cada eje) y menos de 10 especies. a) Los puntos representan las especies distribuidas en el espacio funcional según los valores de sus rasgos, entre más grande sea el punto, mayor es la abundancia de la especie dentro de la comunidad. b) Envolvente convexa (polígono convexo de área mínima que contenga a todos los puntos) resultante de unir los puntos, el área del polígono representa la Riqueza Funcional de la comunidad. c) Árbol de expansión mínima (AEM, línea punteada) uniendo a las especies dentro del espacio funcional. FEve mide la regularidad en la cual las especies se distribuyen en el árbol y sus abundancias. d) AEM linealizado (extendido). e) Representación de FDiv. Centro de gravedad (G_v, cruz negra) del espacio funcional, las distancias de las especias al G_v están representadas por líneas punteadas, la media de estas distancias se encuentran representadas por un círculo. Las desviaciones de las distancias corresponden a las líneas negras que unen a cada especie con la media. f) Representación extendida de FDiv, entre más altas sean las abundancias mayores que la media, mayor será la divergencia funcional. g) Estimación de FDis cuando las especies tienen la misma abundancia, el centroide (c) se estima como el valor de la media de los rasgos funcionales, en este caso FDis es el valor de la media de las distancias de cada especie al centroide (z_i), h) Influencia de las abundancias de las especies sobre FDis. Cuando las abundancias de las especies son distintas la posición de c es ponderada por las abundancias relativas de las especies (ai), se aproxima a las especies más abundantes. Tomado y modificado de Villéger et al. (2008) y Laliberté y Legendere (2010).

8.6 COMPARACIÓN DE LAS MÉTRICAS DE DT Y DF ENTRE LAS DIFERENTES CATEGORÍAS DE BOSQUE

Para identificar diferencias estadísticas en los índices de DT y DF entre los cuatro tipos de bosque, se utilizó un Análisis de Varianza Multivariado con Permutaciones (PERMANOVA), con suma de cuadrados tipo I y 9,999 permutaciones. PERMANOVA es un Análisis de la Varianza Semiparamétrico, a diferencia de otros análisis multivariados como el MANOVA tradicional, no asume que las variables tengan una distribución normal.

Utiliza matrices de distancia Euclidiana o Bray-Curtis para determinar la localización de los centroides o medias de los valores de las variables dentro de cada grupo y entre los grupos, y determina si las distancias a los centroides son mayores dentro de los grupos o entre los distintos grupos, se basa en permutaciones para determinar el valor de *p* (Anderson, 2001, 2017). El modelo del PERMANOVA evaluó el efecto de la edad del grado de conservación (factor fijo con cuatro niveles: BSJ, BSI, FB, BC) con tres co-variables: sitio (factor fijo con siete niveles), topografía (factor fijo con dos niveles: colina y valle) y tipo de cuerpo de cuerpo de agua asociado al sitio de estudio (factor fijo con tres niveles: estanque, río permanente, río temporal). Se utilizó *t*-PERMANOVA (Anderson, 2001) como prueba *post-hoc*. Adicionalmente se estimaron correlaciones de Pearson entre los índices (Villéger et al., 2008; Clarke y Gorley, 2015) tomando en cuenta todos los valores de todos los sitios de muestreo, y por cada categoría de bosque, esto se realizó con la finalidad de ver si las métricas de Diversidad se relacionan de manera distinta dependiendo del estado sucesional.

8.8 ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE Y GRUPOS FUNCIONALES.

Se utilizó el mismo modelo de PERMANOVA mencionado anteriormente para identificar si la composición y la estructura de las comunidades de lagartijas difirieron entre los distintos grados de perturbación e identificar cuál fue la principal variable ambiental que ocasionó esta diferencia. Se seleccionó el índice de disimilitud de Bray-Curtis como medida de distancia, ya que se recomienda para el estudio de la estructura de comunidades y se ha utilizado en trabajos herpetológicos previos (Clarke et al., 2014; Urbina-Cardona et al., 2006). Para comparar la estructura de la comunidad de lagartijas de cada sitio muestreado y poder analizar si los sitios del

mismo grado de perturbación comparten la misma estructura y se distinguen del resto de las categorías, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA por sus siglas en inglés). También se realizó una prueba de SIMPER para identificar las especies que contribuyen mayormente a la distinción entre las estructuras de los ensambles de lagartijas de cada grado de perturbación. Posteriormente se realizó un Shade Plot o Heatmap (Somerfield y Clarke, 2013), el cual permite observar las abundancias de cada especie en cada sitio. Para observar si los grupos funcionales identificados se correlacionan con los sitios en los cuales se encontraron las distintas especies de lagartijas se realizó una prueba de SIMPROF (Clarke et al., 2008) en el cual se agruparon las especies de lagartijas dependiendo de los sitios en los cuales se encontraron y sus abundancias relativas en cada sitio, después se compararon con los grupos funcionales, uno esperaría que las especies de un mismo grupo funcional se encontraran en los mismos sitios, por lo que los grupos del SIMPROF deberían ser muy semejantes a los grupos funcionales. Todos los análisis se realizaron en el programa PRIMER v7.0.13 y PERMANOVA add on v1.0.4 (Clarke et al., 2014; Clarke y Gorley, 2015).

IX. RESULTADOS

9.1 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE LAGARTIJAS DE LA SELVA LACANDONA

Se registraron 3,537 individuos en 20 especies (nueve familias y 13 géneros), el género Anolis (Dactyloidae) presentó un mayor número de especies (siete especies) e individuos (2,459), representando el 69.5% del total de los individuos registrados en el estudio, los coritofánidos fueron el segundo grupo más abundante en términos de números de individuos (dos especies con 412), scíncidos el tercer grupo (tres especies con 345 individuos) y el cuarto grupo conformado por los teídos (una especie con 179 individuos), representando el 11.6, 9.7 y 5.0% de los individuos Se respectivamente. encontraron cinco especies (principalmente representadas únicamente por uno o dos individuos. No se registraron nueve especies reportadas en Hernández-Ordóñez et al. (2015a) para la Selva Lacandona: Corytophanes hernandezii, Hemidactylus frenatus, Iguana iguana, Ctenosaura similis, Sceloporus serrifer, Anolis tropidonotus, Laemanctus longipes, Marisora brachypoda y Holcosus undulatus.

9.2 COMPARACIÓN DE LAS MÉTRICAS DE DT Y DF ENTRE LAS DIFERENTES CATEGORÍAS DE BOSQUE

El análisis de PERMANOVA identificó el grado de perturbación del bosque como la principal variable que influenció las métricas de Diversidad Taxonómica (Tabla 3). El número de individuos incrementó significativamente en conjunto con el estado de conservación del bosque aumentaba, siendo mayor en BC (Figura 3a). El número de individuos para BSJ fue 70.82 %; BSI 61.65% y FB 43.26% menor que para los BC. La riqueza de especies (${}^{0}D$) se incrementó con la disminución del grado de perturbación. Encontrando una mayor riqueza en los bosques viejos (FB y BC) que en los bosques (BSJ y BSI; Figura 3b). Se encontró un mayor número de especies comunes (${}^{1}D$) en los bosques secundarios que en los bosques viejos, siendo mayor en los BSI con un promedio de 6.1 especies, seguido por los BSJ con 4.8 especies. Por su parte FB y los BC presentaron 4.7 y 3.2 especies comunes respectivamente (Figura 3c). También se encontró una mayor cantidad de especies dominantes (${}^{2}D$) en bosques secundarios que en los bosques viejos, siendo mayor en los BSI (4.9 especies), FB y BC presentaron los menores valores para esta métrica 3.2 y 2.0 respectivamente (Figura 3d).

En cuanto a la Diversidad Funcional, el tipo de bosque fue la variable que más influyó en los valores de las métricas (Tabla 3). Sin embargo, en el caso de la equidad funcional (FEve) la topografía de los sitios fue una variable importante. Como en ⁰D, la riqueza funcional (FRic) incrementó con la disminución del grado de perturbación de los bosques (Figura 3e), siendo los BSJ la categoría con los valores más bajos; en cuanto al resto de los grados de perturbación, no se encontraron diferencias significativas. FEve se mantuvo relativamente constante a lo largo del gradiente. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre BSI y BC (Figura 3f), BSI presentaron los valores más altos. La divergencia funcional (FDiv) fue estadísticamente mayor en los BSJ que en el resto de las categorías. Finalmente, similar a FDiv (Figura 3g), la dispersión funcional (FDis) disminuyó con el gradiente de perturbación, siendo mayor en bosques secundarios (Figura 3h). Como se encontró una especie sumamente abundante (A. uniformis) en las categorías de bosque viejo, se estimaron nuevamente los índices de Diversidad Funcional sin considerar a A. uniformis para observar su efecto sobre los valores de los índices de DF. Cuando no se consideró a A. uniformis al estimar los índices de DF, se observó un incremento en la mayoría de estas métricas cuando el grado de perturbación disminuyó (Figura S3), excepto por la

FDiv que obtuvo valores mayores en los BSJ, una disminución considerable en los BSI y posteriormente incremento con la disminución del grado de perturbación. FRic fue el índice que menos cambió cuando no se consideró a *A. uniformis* con respecto a sus valores originales.

Los índices de Diversidad que presentaron una alta correlación positiva cuando se consideraron todos los sitios de muestreo sin tomar en cuenta el grado de perturbación (Tabla 4A) fueron: el número de individuos con ${}^{0}D$ y con FRic; ${}^{0}D$ con FRic; ${}^{1}D$ con ${}^{2}D$, FEve y FDis; y FDiv con FDis. Los índices que presentaron una correlación alta negativa fueron: el número de individuos con ${}^{1}D$, ${}^{2}D$, FDiv y FDis; ${}^{0}D$ con ${}^{2}D$, FDiv y FDis; FRic con ${}^{1}D$, ${}^{2}D$, FDiv y FDis (Tabla 4). En las categorías bosque maduro (FB y BC) se encontraron un mayor número de correlaciones significativas (≥ 0.50) entre las métricas de Diversidad (17 correlaciones en total: 10 positivas y siete negativas en los FB; y 15 positivas y dos negativas en los BC; Tabla 4C). Seguidos por los BSJ (12 correlaciones: nueve positivas y tres negativas; Tabla 4B) y por último los BSI (11 correlaciones: ocho positivas y tres negativas; Tabla 4B). Las métricas que se mantuvieron correlacionadas positivamente en todos los grados de perturbación fueron: ${}^{0}D$ con FRic, ${}^{1}D$ con ${}^{2}D$, ${}^{1}D$ con FDis, ${}^{2}D$ con FDis y FDiv con FDis. Mientras que las únicas métricas que presentaron una correlación negativa significativa en todas las categorías de bosque fueron el número de individuos con ${}^{2}D$ (Tabla 4).

Tabla 2. Valores de la cobertura de muestreo (C. hat) y las métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional obtenidas por sitio. BSJ: Bosque secundario joven. BSI: Bosque secundario intermedio, FB: Fragmento de bosque, BC: bosque continuo.

	BSJ1	BSJ2	BSJ3	BSJ4	BSJ5	BSJ6	BSI1	BSI2	BSI3	BSI4	BSI5	BSI6	BSI7
C.hat	0.988	0.983	0.975	0.988	1	0.989	1	0.992	0.982	0.983	0.993	0.975	0.986
N	78	59	120	86	92	87	108	129	110	56	141	119	140
^{0}D	7	7	8	7	8	8	8	9	10	8	9	11	10
^{I}D	4.21	5.12	3.86	4.84	5.66	5.21	6.65	5.54	6.16	6.2	5.25	6.91	6.13
^{2}D	3.42	4.35	2.84	4.05	4.67	4.21	6.06	4.18	4.67	5.33	4.19	5.57	4.58
FRic	2.04E-04	2.04E-04	7.3E-04	2.05E-04	7.31E-04	6.4E-04	0.053	0.061	0.067	0.053	0.057	0.068	0.068
FEve	0.460	0.701	0.375	0.581	0.629	0.540	0.744	0.682	0.716	0.695	0.687	0.522	0.585
FDiv	0.809	0.805	0.753	0.774	0.731	0.845	0.702	0.572	0.658	0.634	0.624	0.632	0.638
FDis	2.856	2.610	2.017	2.679	2.630	2.815	2.850	2.215	2.592	2.503	2.341	2.560	2.487

	FB1	FB2	FB3	FB4	FB5	FB6	BC1	BC2	BC3	BC4
C.hat	0.9894	0.995	0.9724	0.9896	0.9862	0.9928	0.9977	0.9904	0.993	0.9886
N	94	199	108	193	144	277	428	310	283	174
^{0}D	9	9	12	10	10	11	12	14	12	12
^{1}D	6.58	4.3	5.02	3.79	5.48	3.01	2.36	3.59	2.62	4.34
^{2}D	5.41	2.94	2.95	2.39	4	1.82	1.5	2.25	1.61	2.67
FRic	0.0611	0.1469	0.5178	0.0696	0.1659	0.3938	0.4307	0.5616	0.3393	0.4228
FEve	0.7162	0.4488	0.6285	0.5707	0.5771	0.4488	0.5448	0.6512	0.4970	0.5259
FDiv	0.6839	0.6651	0.6353	0.6441	0.6909	0.6361	0.6041	0.6654	0.5941	0.6285
FDis	2.5736	2.2029	2.1618	1.9343	2.6746	1.5792	1.1299	2.3376	1.0951	1.9357

Tabla 3. Resultados del PERMANOVA aplicado al número de individuos, la Diversidad Taxonómica (${}^{0}D$, ${}^{1}D$, ${}^{2}D$), composición y estructura (EyC), y a la Diversidad Funcional (FRic, FEve, FDiv, FDis) de la comunidad de lagartijas de la selva Lacandona. El modelo incluye cuatro grados de perturbación (BSJ, BSI, FB, y BC); sitios de muestreo por cada categoría (BSJ: 6, BSI: 7, FB: 6, y BC: 4); topografía (valle o colina); cuerpo de agua (estanque, río temporal, río permanente). Los valores corresponden a Pseudo-F. ns no significativo. $^{*}p < 0.05$. $^{**}p < 0.01$. $^{***}p < 0.001$.

	Núm. individuos	${}^{0}\!D$	¹ D	² D	ЕуС	FRic	FEve	FDiv	FDis
Sitios	0.65 ^{ns}	0.37 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.005 ^{ns}	5.29***	0.76 ^{ns}	0.80 ^{ns}	0.44 ^{ns}	2.31 ^{ns}
Topografía	1.59 ^{ns}	0.17 ^{ns}	2.66 ^{ns}	3.79 ^{ns}	1.55 ^{ns}	0.65 ^{ns}	6.49**	0.778^{ns}	1.69 ^{ns}
Cuerpo de agua	0.23 ^{ns}	3.75 ^{ns}	0.39 ^{ns}	1.43 ^{ns}	1.44 ^{ns}	0.51 ^{ns}	2.44 ^{ns}	2.35 ^{ns}	0.30 ^{ns}
Estadío sucesional	13.94***	11.88**	11.41***	12.81***	27.81***	13.11***	2.96*	7.16***	9.91***

Las métricas de Diversidad que presentaron una correlación positiva significativa en los BSI, FB y BC fueron 1D con FDiv y 2D con FDiv. El número de individuos y la FRic presentaron una correlación positiva en los BSJ y en los BSI. Las métricas de Diversidad que presentaron correlación positiva significativa en los BSJ y los FB fueron 1D con FEve y 2D con FEve; y negativa entre el número de individuos con FEve y FDis. En los BSI y los BC las métricas que presentaron una correlación significativa fueron FEve con 0D y FRic, sin embargo, la correlación entre estos índices fue negativa en los BSI y positiva en los BC. Por último, los

índices que presentaron una correlación significativa en los FB y los BC fueron FEve con FDis (positiva), el número de individuos con ^{1}D (negativa), y FDiv con ^{0}D y FRic (en los FB negativa y en los BC positiva). Las métricas que estuvieron correlacionadas exclusivamente en los BSJ fueron el número de individuos con la riqueza funcional (positiva); mientras que la correlación de ^{0}D con ^{2}D fue significativa y negativa exclusivamente en los FB. Las métricas que se correlacionaron exclusivamente en los BC fueron FDis con ^{0}D , FRic y FEve, todas las correlaciones entre estas métricas fueron positivas.

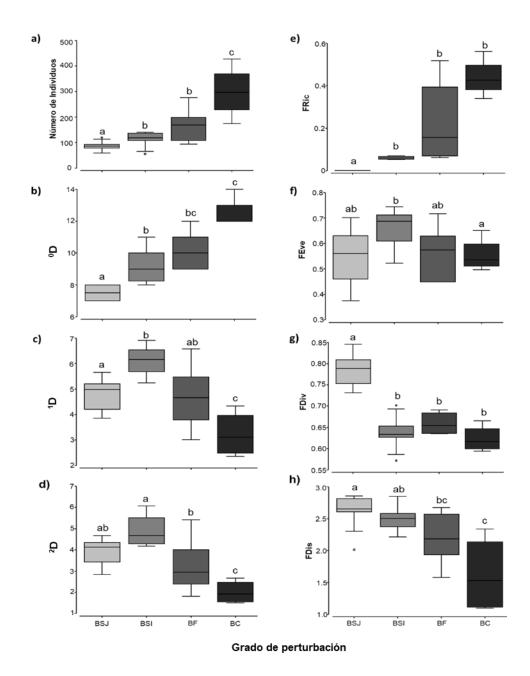


Figura 3. Métricas de Diversidad Taxonómica (a - d) y funcional (e - h) estimadas por el tipo bosque. **a)** Número de individuos. **b)** ${}^{0}D$, Riqueza de Especies. **c)** ${}^{1}D$, Exponencial de Shannon (número de especies comunes). **d)** ${}^{2}D$, Inverso de Simpson (especies dominantes). **e)** Riqueza funcional. **f)** Equidad funcional. **g)** Divergencia Funcional. **h)** Dispersión Funcional. Las letras indican diferencias significativas entre las categorías de bosque de acuerdo con PERMANOVA.

Tabla 4. Correlaciones entre las métricas de Diversidad estimadas. A) Considerando todos los sitios de todas las categorías de bosque. B) y C) Para cada categoría de bosque. Se marcan en negritas los valores que fueron mayores a 0.5 o menores a -0.5. Los valores de la porción inferior izquierda corresponden a los valores de los BSJ y los FB, mientras que los valores de la porción superior derecha correspondan a los BSI y los BC.

A)

Todas las edades	N	^{0}D	^{1}D	^{2}D	FRic	FEve	FDiv
$\frac{-caucs}{{}^{0}D}$	0.73						
^{I}D	-0.76	-0.41					
^{2}D	-0.77	-0.56	0.96				
FRic	0.72	0.89	-0.57	-0.68			
FEve	-0.32	-0.11	0.60	0.60	-0.15		
FDiv	-0.51	-0.66	0.11	0.24	-0.50	-0.12	
FDis	-0.81	-0.60	0.78	0.80	-0.62	0.42	0.59

B)

BSJ	BSI N	^{0}D	^{I}D	^{2}D	FRic	FEve	FDiv	FDis
N		0.49	-0.36	-0.52	0.52	-0.32	-0.24	-0.32
^{0}D	0.70		0.26	-0.18	0.94	-0.79	-0.19	-0.12
^{I}D	-0.46	0.15		0.88	0.16	-0.35	0.59	0.78
^{2}D	-0.59	-0.03	0.98		-0.32	-0.01	0.72	0.86
FRic	0.73	0.99	0.12	-0.06		-0.67	-0.20	-0.16
FEve	-0.76	-0.31	0.84	0.91	-0.32		0.29	0.18
FDiv	-0.50	-0.26	0.00	0.05	-0.36	0.05		0.96
FDis	-0.72	-0.41	0.51	0.59	-0.48	0.47	0.56	

C)

FB	ВС	N	^{0}D	^{1}D	^{2}D	FRic	FEve	FDiv	FDis
N			0.07	-0.83	-0.81	0.14	0.20	-0.22	-0.45
^{0}D		0.08		0.27	0.29	0.89	0.96	0.89	0.77
^{I}D		-0.92	-0.34		1.00	0.38	0.25	0.64	0.81
^{2}D		-0.80	-0.52	0.97		0.41	0.29	0.67	0.83
FRic	e	0.13	0.91	-0.31	-0.48		0.98	0.93	0.82
FEv	e	-0.89	-0.04	0.83	0.77	-0.19		0.90	0.77
FDi	V	-0.47	-0.71	0.73	0.82	-0.65	0.35		0.97
FDis	S	-0.80	-0.45	0.91	0.88	-0.43	0.62	0.88	

9.3 ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y GRUPOS FUNCIONALES DE LA COMUNIDAD

El PERMANOVA identificó el estado sucesional y los sitios como las únicas variables que influenciaron la estructura y composición del ensamble (Tabla 3). El Eje-1 del PCoA explicó el 70.6% de la varianza y proyectó cuatro grupos (Figura 4a). Para el Eje-1 nueve especies alcanzaron valores mayores a 0.6 con el Análisis de Correlación de Pearson (Anolis rodriguezii, A. uniformis, A. unilobatus, Basiliscus vittatus, Corytophanes cristatus, Sceloporus teapensis, Lepidophyma flavimaculatum, Plestiodon sumicharsti y Scincella cherriei). Por lo tanto, estas especies definen la ordenación del eje. Junto con el Eje-2 (que explica el 12.0% de la varianza), el PCoA mostró que FB es el grupo más disperso, mientras que los BSI fueron el grupo que presentó menos dispersión. En el Eje-2 únicamente A. capito alcanzó valores mayores a 0.6 en la correlación de Pearson (Figura 4a). La prueba SIMPER identificó que la abundancia relativa de 11 especies causó las diferencias entre los cuatro tipos de bosque, siendo tres especies del género Anolis (A. lemurinus, A. uniformis y A. unilobatus) las que contribuyeron en mayor porcentaje a estas diferencias (Figura 4a; Tabla 5). Los BSJ y BC fueron los tipos de bosque que más diffrieron entre sí en términos de la estructura dela comunidad, y los BSI y FB fueron los más similares (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de la prueba SIMPER en la cual se muestran las 11 especies que contribuyeron mayormente al porcentaje de disimilitud entre los grados de perturbación. Los números a la derecha de los nombres de las especies representan su porcentaje de contribución a la disimilitud entre los grados de perturbación, en negritas se encuentran los tres valores que aportaron más esta disimilitud. Entre paréntesis se encuentran los porcentajes de disimilitud entre las categorías de perturbación.

Especies	BSJ vs BSI	BSJ vs FB	BSI vs FB	BSJ vs BC	BSI vs BC	FB vs BC
_	(44.8)	(56.4)	(26.5)	(63.7)	(36.2)	(27.1)
Anolis capito	-	-	-	5.26	8.44	10.68
Anolis lemurinus	8.1	-	15.1	-	8.07	7.58
Anolis uniformis	19.7	27.3	26.2	33.45	35.83	27.62
Anolis unilobatus	17.6	15.4	-	11.8	-	
Basiliscus vittatus	7.7	6.7	6.1	7.69	5.7	5.31
Corytophanes cristatus	11.0	10.5	6.4	5.28	-	6.16
Holcosus festivus	-	-	6.9	-	-	
Lepidophyma flavimaculatum	-	6.4	-	7.63	7.63	8.8
Plestiodon sumichrasti	-	-	6.2	-	5.51	-
Sincella cherriei	-	6.9	7.5	-	-	6.69
Sceloporus teapensis	7.8	-	-	-	-	-

Las especies de lagartijas se agruparon en ocho grupos distintos de acuerdo con la prueba de SIMPROF basada en la abundancia relativa de cada especie en cada uno de los sitios (Figura 4b). Tres grupos consistieron en una especie: Celestus rozallae (únicamente encontrada en BC), B. vittatus (encontrada en todos los sitios, pero con mayor abundancia en los BSJ) y Sphaerodactylus glaucus (únicamente encontrada en FB). Un grupo conformado por dos especies: A. unilobatus y Sceloporus teapensis, estas especies únicamente se encontraron en bosques secundarios, principalmente en los BSJ. Dos grupos estuvieron formados por tres especies: el primer grupo consistió en Plestiodon sumicharsti, A. uniformis y Eumeces schwartzei, las dos últimas especies se encontraron en al menos uno de los sitios de cada una de las categorías sucesionales, P. sumicharsti no se encontró en ningún sitio de BSJ. Además, estas especies fueron más abundantes en los bosques viejos. El otro grupo fue formado por Thecadactylus rapicauda, A. capito y S. millepunctatus, estas especies únicamente se encontraron en los BC en muy bajas abundancias, excepto por T. rapicauda que también se encontró un individuo en un FB. Se identificó un grupo compuesto por cuatro especies A. pentaprion, A. biporcatus, Lepidophyma flavimaculatum y Coleonyx elegans, ninguna de estas especies fue encontrada en alguno de los BSJ. Por último, se reconoció un grupo formado por cinco especies (A. rodriguezii, Sincella cherrei, A. lemurinus, Holcosus festivus y Corytophanes cristatus), las primeras cuatro especies presentaron una abundancia similar en los 23 sitios, y en conjunto con B. vittatus fueron las únicas cinco especies (25% de todas las especies de lagartijas registradas en este estudio) que se encontraron en los 23 sitios (Figura 4b).

En total se diferenciaron siete grupos funcionales: dos grupos formados por tres especies, tres grupos formados por cuatro especies, y dos grupos funcionales conformados por una especie. El tipo de termorregulación, el volumen, periodo de actividad, estrategia de forrajeo, hábitat y el tamaño de la puesta fueron los principales rasgos que separaron a los grupos funcionales (Figura 5). Los siete grupos funcionales pueden agruparse en dos grandes grupos: tigmotérmicos y heliotérmicos.

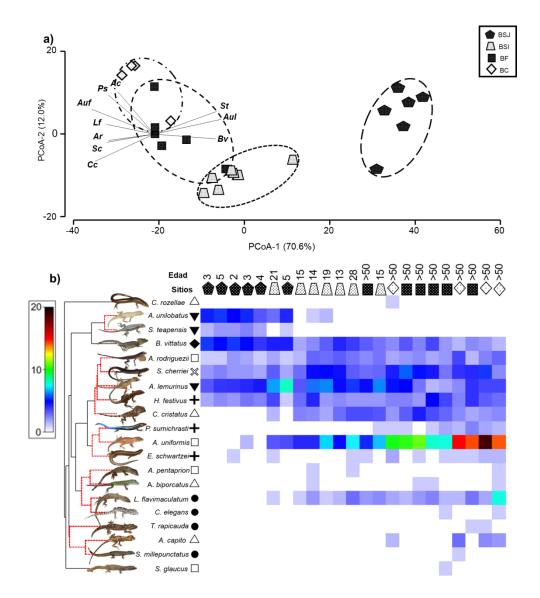


Figura 4. Composición y estructura de las comunidades de lagartijas en los sitios muestreados. a) Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) de la comunidad de lagartijas en los estados sucesionales de la selva Lacandona. Los códigos y figuras de los estados sucesionales permanecen iguales que la Figura 1. Las abreviaturas hacen referencia a las especies con una correlación de Pearson mayor a 0.6 con los primeros dos ejes del PCoA. Ac, *Anolis capito*; Ar, A. rodriguezii; Auf, A. uniformis; Aul, A. unilobatus; Bv, Basiliscus vittatus; Cc, Corytophanes cristatus; Lf, Lepidophyma flavimaculatum; Ps, Plestiodon sumicharsti; Sc, Scincella cherriei; St, Sceloporus teapensis. b) Shade plot en el cual se muestra la raíz cuadrada de las abundancias de cada especie que se encontró en el estudio. Se muestran los sitios de cada categoría ordenados según su semejanza en la composición y estructura de la comunidad de lagartijas. A la izquierda se muestra un LINKTREE de las especies encontradas, los grupos formados están basados en la presencia y abundancia de cada especie en cada sitio, las líneas rojas indican un grupo homogéneo, mientras que las líneas negras son grupos no homogéneos identificados por la prueba de SIMPROF (*P* < 0.05). Los símbolos a la derecha del nombre de las especies representa el grupo funcional al cual pertenecen: triángulos blancos (GF1), triángulos negros (GF2), rombos negros (GF3), equis blanca (GF4), cruces negras (GF5), cuadrados blancos (GF6) y círculos negros (GF7).

De los tres grupos funcionales que presentan termorregulación tigmotérmica sólo un grupo (GF6) se encuentra en los BSJ (Figura 4b), este grupo funcional está compuesto por especies diurnas y volumen promedio pequeño (< 2.21E03 mm³, es decir talla pequeña). Este grupo está mayormente representado en los bosques viejos. Uno de los grupos funcionales tigmotérmicos que no se encuentran en los BSJ (GF7) está formado por especies nocturnas, mientras que el otro (GF1) incluye especies grandes (> 7.32E03 mm³). Cabe mencionar que estos tres grupos funcionales tienen una mayor abundancia (y un mayor número de especies pertenecientes a los grupos funcionales) en los bosques viejos.

De los grupos funcionales heliotérmicos, dos estuvieron conformados por sólo una especie, el grupo funcional de *B. vittatus* (GF3) estuvo diferenciado del resto principalmente por su mayor volumen (>3.99E04 mm³) superior al resto de las especies, así como su dieta, la cual incluye productos de origen vegetal, siendo más abundante en los BSJ. El otro grupo funcional representado sólo por una especie fue el de *S. cherrei* (GF4), caracterizado por hábitos fosoriales, forrajeo activo y porque su dieta incluye pequeños vertebrados, a diferencia del grupo funcional anterior éste tiene una menor abundancia en los BSJ. Otro grupo funcional que se encontró mayormente representado (más abundancia y riqueza de especies) en los BSJ fue el grupo funcional (GF2), el cual está conformado por especies de volumen mediano (< 4.11E03), una estrategia de forrajeo del tipo "*sit and wait*" y un tamaño de puesta menor o igual a dos. El último grupo funcional (GF5) se encuentra conformado por especies heliotérmicas de volumen grande (>9.83E03 mm³), este grupo funcional se encuentra en todas las categorías, representado principalmente por *H. festivus*, que se encontró en muy bajas abundancias en todos los grados de perturbación y sitios. En los BSJ sólo se registraron dos de las tres especies de este grupo, y en todos los sitios de BC se encontraron las tres especies del GF5.

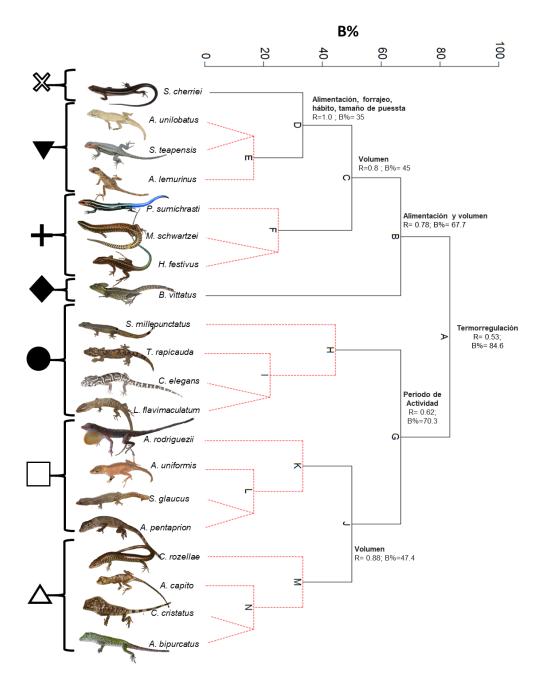


Figura 5. LINKTREE mostrando los grupos funcionales resultantes. Las líneas rojas indican grupos estadísticamente homogéneos, las líneas negras representan grupos no homogéneos de acuerdo con la prueba de SIMPROF (P < 0.05). Se muestran los valores de la medida no paramétrica de las diferencias dada por R, y la medida absoluta entre las diferencias entre los grupos B%. Las letras representan divisiones binarias entre los grupos. Triángulos blancos (GF1), triángulos negros (GF2), rombos negros (GF3), equis blanca (GF4), cruz negra (GF5), cuadrado blanco (GF6), y círculo negro (GF7). Entre cada división de grupos no homogéneos se indica los rasgos funcionales que influyeron mayoritariamente a la división de los mismos, se muestra el porcentaje de disimilitud.

X. DISCUSIÓN

Se encontraron cambios en los cuatro grados de perturbación de bosques en las dos dimensiones de la Diversidad estudiadas. Se identificó que la edad de los bosques es la principal variable que causó los cambios en la Diversidad Taxonómica y en la Diversidad Funcional entre los grados de perturbación. La estructura y composición de los ensambles de lagartijas cambió a lo largo del gradiente de perturbación antrópica, siendo los BSJ la categoría con menor similitud en composición de especies y Diversidad con el resto de las otras categorías. Se definieron siete grupos funcionales, determinados por la termorregulación, el periodo de actividad y el volumen corporal. Sólo en los BSJ no se encontraron dos grupos funcionales, uno conformado por especies tigmotérmicas nocturnas y el otro por especies tigmotérmicas grandes. La mayor cantidad de grupos funcionales estuvo presente en las categorías de bosque viejo.

10.1 DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL

El aumento tanto del número de individuos y la riqueza de especies con respecto al grado de conservación concuerda con resultados obtenidos en trabajos anteriores (Hernández-Ordóñez et al. 2015b; Sauzo-Ortuño, 2008), se ha propuesto que esto puede deberse a que en sitios conservados hay una mayor complejidad estructural en la vegetación (mayor heterogeneidad ambiental), lo que da lugar a un mayor número de microhábitats disponibles para las especies de lagartijas (Acevedo-Charry y Aide, 2019; Berriozabal-Islas et al., 2017; Hernández-Ordóñez et al., 2015b; Pawar et al., 2004; Pianka, 1973; Sauzo-Ortuño, 2008). Además, algunas de estas especies son especialistas de algunos microhábitats exclusivos en los sitios conservados (Hernández-Ordóñez et al., 2015b; Urbina-Cardona et al., 2006; Urbina-Cardona y Reynoso, 2011). La riqueza funcional también aumentó con la disminución del grado de perturbación (Figura 3), esto se debe a la alta correlación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional (Tabla 4; Laliberté et al., 2015; Mason et al., 2005). Esta correlación está dada por el cómo se estima la riqueza funcional, y que al haber un mayor número de especies, éstas pueden presentar rasgos funcionales distintos y por lo tanto incrementar el valor de FRic. El aumento de FRic en los bosques viejos podría deberse a que hay una mayor variedad de recursos disponibles (ya sea alimento y/o microhábitats), y por lo tanto las especies de lagartijas presentan un mayor número de rasgos funcionales que les permitan aprovechar esos recursos (Mason et al., 2005; Schleuter et al., 2010; Villéger et al., 2008).

Los valores menores tanto de las métricas de DT (¹D y ²D) y DF (FEve, FDiv y FDis) en las categorías de bosque viejo (FB y BC; Figura 3), se debe a que estos índices toman en cuenta la abundancia relativa de las especies para su estimación (Jost, 2006; Jost y González-Orjera, 2012; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008), por lo que la alta dominancia de A. uniformis (65.48% de los individuos encontrados en FB y BC; Figura 4b) en los bosques viejos influyó en la estimación de dichas métricas. En los bosques secundarios, aunque se encontraron menos especies de lagartijas, no hay una especie claramente dominante (Figura 4b). En los BSJ las tres especies con mayor abundancia fueron A. unilobatus, A.lemurinus y B.vittatus (26.44, 27.59 y 27.59% de los individuos en BSJ, respectivamente); y en los BSI se encontraron dos especies con mayor abundancia, A. lemurinus y Scincella cherriei (27.27 y 13.08% de los individuos encontrados en BSI). La dominancia de A. uniformis en fragmentos de BTP viejo en la selva Lacandona ya ha sido reportada en trabajos anteriores (Cabrera y Reynoso, 2008; Russildi et al., 2016) al igual que en bosque continuo en la RBMA (Hernández- Ordóñez et al., 2015b). El efecto de la abundancia de A. uniformis sobre los índices de DF se puede observar en los valores cuando no se considera a esta especie (Figura S3). Los valores promedio de estos índices aumentaron con la disminución del grado de perturbación, excepto por la FDiv, la cual siguió siendo mayor en los BSJ. Las correlaciones entre estos índices también reflejan el efecto de A. unifromis sobre sus valores (Tabla 4), estos índices tienden a valores menores en la presencia de una especie dominante (Mason et al., 2005; Jost, 2006; Villéger et al., 2008; Laliberté y Legendre, 2010; Jost y González-Oreja, 2012). La dominancia de A. uniformis incrementó con la disminución en el gradiente de perturbación, por lo tanto estos índices disminuyeron sus valores, correlacionándose.

Las interpretaciones biológicas de las métricas de DF anteriores, están vinculadas con la dominancia de *A. uniformis*. En el caso de FEve, la dominancia de *A. uniformis* en los BC, hace que los rasgos funcionales de esta especie estén más representados, por lo tanto los recursos (alimento, refugio, microhábitats) que utiliza esta especie están siendo más ocupados. En cambio en los BSI, no hubo una especie tan abundante, y los diferentes grupos funcionales estuvieron representados similarmente en estos grados de perturbación, por lo tanto no hay rasgos funcionales que estén más representados que otros, los recursos son utilizados equitativamente (Laliberté y Legendre, 2010; Mason et al., 2005; Schleuter et al., 2010; Villéger et al., 2008). *A. lemurinus y S. cherrei*, las especies más abundantes en los BSI, pertenecen a grupos funcionales

distintos. Los valores mayores de FDiv en los BSJ, indican que las especies más abundantes se diferencian funcionalmente y podrían estar usando distintos recursos (alimentarse de distintas presas o utilizar diferentes refugios; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). *B. vittatus* pertenece a un grupo funcional distinto que *A. unilobatus* y *A. lemurinus* (Figura 5) principalmente por su volumen, y en el caso de las últimas dos especies a pesar de estar en el mismo grupo funcional se puede observar que el volumen de *A. lemurinus* es mayor que el de *A. unilobatus*. Además *A. lemurinus* tiene hábitos arborícolas y terrestres y *A. unilobatus* únicamente terrestres (Tabla S2). Por último, en el caso de FDis, como ya se explicó la dominancia de *A. uniformis* está vinculada con los valores menores en los bosques viejos, y esto se debe a que los rasgos de esta especie están sobre representados en la comunidad en bosques viejos (Laliberté y Legendre, 2010).

Tomando en cuenta la importancia de *A. uniformis* en la determinación de los valores de las métricas taxonómicas y funcionales se debe analizar las implicaciones biológicas que podría tener la alta abundancia de esta especie en las comunidades y en toda la red trófica. Comúnmente en la literatura se menciona que las comunidades más estables son aquéllas en las cuales hay una mayor equidad de las abundancias de las especies (Morin, 2011). Sin embargo, en ecología de comunidades de plantas, principalmente, se propone que la presencia de una especie dominante en la comunidad podría limitar el establecimiento de especies invasoras, ya que la especie dominante podría estar utilizando recursos limitantes necesarios para el establecimiento de otras especies (Avolio et al., 2019). Por lo que la alta abundancia de *A. uniformis* podría implicar el uso de recursos necesarios para que otras especies se establezcan. Esta cuestión se podría abordar a partir de estudios poblacionales de *A. uniformis* en los cuales se analicen las presas que son consumidas por esta especie, los refugios en los cuales se encuentra generalmente y posibles depredadores.

Actualmente no se sabe exactamente por qué *A. uniformis* es una especie tan dominante en los bosques tropicales húmedos de Mesoamérica. Sin embargo, se han destacado ciertos rasgos funcionales que podrían estar influenciando en la dominancia de esta especie, entre los cuales se encuentran: su reproducción continua a lo largo del año (Campbell, 1998), su dieta generalizada (Cabrera-Guzmán y Reynoso, 2008) y su tolerancia a cambios ambientales (Urbina-Cardona et al., 2006). Posiblemente la alta abundancia de esta especie en estados conservados

también pueda deberse a su capacidad para huir de sus depredadores. Irschick y Losos (1999) observaron que ocho especies de *Anolis* tienden a seleccionar hábitats en los cuales haya árboles con diámetros lo suficientemente grandes para poder huir a mayor velocidad. En el presente trabajo, el tipo de termorregulación definió dos grandes grupos (Figura 5), *A. uniformis* se identificó como una especie con termorregulación tigmotérmica, esto también podría estar involucrado en la alta dominancia de la especie, ya que en los bosques viejos al haber un mayor número de plantas leñosas y de diámetros > 30 cm (Figura S1; Tabla 1) se puede inferir que hay una mayor cobertura del dosel, por lo tanto hay una menor incidencia de luz solar en el sotobosque. En los bosques secundarios, en cambio, se encontraron menos plantas leñosas, por lo que habría una mayor incidencia de luz solar en el sotobosque y una mayor temperatura (Figura S1; Tabla 1), las especies más abundantes de los bosques secundarios se identificaron como especies heliotérmicas y terrestres (Figura 5; Tabla S2), estos rasgos funcionales podrían estar vinculados con su alta abundancia en los bosques secundarios.

10.2 ESTRUCTURA, COMPOSICIÓN Y GRUPOS FUNCIONALES DE LA COMUNIDAD

Comparando la estructura y composición de los BC con el resto de las categorías se puede apreciar como la disimilitud disminuye conforme el grado de perturbación disminuye (Tabla 5), siendo los FB los más semejantes a los BC. Esto es algo que ya se ha visto en trabajos anteriores sobre sucesión de comunidades de lagartijas (Berriozabal-Islas et al., 2017; Hernández-Ordóñez, Urbina-Cardona, et al., 2015), en los cuales las comunidades de los sitios cuyo disturbio tenía mayor tiempo de haber ocurrido presentaban estructuras y composiciones más semejantes a la de los sitios conservados. Esto atribuyéndoselo principalmente a la recuperación de microhábitats (Acevedo-Charry y Aide, 2019; Berriozabal-Islas et al., 2017; Hernández-Ordóñez, Urbina-Cardona, et al., 2015; Pawar et al., 2004). Los BSI y FB presentan un menor porcentaje de disimilitud (Tabla 5), esta semejanza podría deberse a la cercanía entre estos sitios, y a que los BSI han recuperado parte de los microhábitats de lagartijas previamente ausentes, también podría deberse a que algunas especies de lagartijas de los BSI también se encuentran en los FB, formando una composición y estructura de la comunidad distinta a la de los BC (Hernández-Ordóñez, Urbina-Cardona, et al., 2015).

Los BSJ presentaron una estructura y composición de la comunidad de lagartijas más distinta al resto de las categorías de bosque. Las principales especies que contribuyeron a esta

distinción fueron A. uniformis, especie prácticamente ausente en BSJ, y A. unilobatus especie que es común en los BSJ, y prácticamente ausente en el resto de las categorías (Tabla 5; Figura 4b). Ambas especies comparten la mayoría de sus rasgos funcionales exceptuando el volumen aproximado promedio (siendo A. uniformis la especie más grande entre estas dos), el tipo de termorregulación y la preferencia a la exposición a luz solar (Tabla S2). La ausencia de A. uniformis en los BSJ podría deberse a la alta temperatura que estos sitios presentan en comparación con las demás categorías de bosque (Figura S1; Tabla 1). A. uniformis es una especie que tiene preferencia por sitios con una baja exposición solar (Lee, 1996; Urbina-Cardona et al., 2006), además de ser una especie con una termorregulación tigmotérmica (utiliza el calor de superficies para regular su temperatura), la ausencia de sitios de sombra así como la alta temperatura de los BSJ podría ocasionar que esta especie se desplace a sitios con mejores condiciones para su supervivencia. En los BSJ al haber una mayor exposición de luz A. unilobatus (una especie que se ha reconocido como preferente a la exposición a la luz solar; Leenders, 2019) y las especies generalistas que pueden tolerar las condiciones de los BSJ como Scelopourus teapensis, pueden establecerse en esa categoría de perturbación.

A. pentaprion y S. glaucus, pertenecientes al mismo grupo funcional que A. uniformis fueron especies que se encontraron en muy pocos sitios, tres en el caso de A. pentaprion y S. glaucus sólo en un sitio. Mientras que A. rodriguezii y A. uniformis se encontraron en la mayoría de los sitios de muestreo. Esto refleja que los rasgos funcionales seleccionados para este trabajo no fueron suficientes para explicar el por qué unas especies de lagartijas se encuentran en unos sitios y otras no. De igual forma estos resultados muestran que los grupos funcionales no son clasificaciones completamente objetivas, y puede que especies que sean funcionalmente distintas terminen en un mismo grupo funcional, algo que ya se ha criticado con anterioridad (Petchey y Gaston, 2002).

La ausencia de especies nocturnas en los bosques secundarios (excepto por *L. flavimaculatum* que sí se encontró en los BSI, en bajas abundancias), podría deberse a la ausencia de sitios en los cuales refugiarse y poder llevar a cabo su termorregluación (Hitchcock y McBrayer, 2006; Kearney y Predavec, 2000). Trabajos anteriores han mencionado la importancia de la temperatura ambiental en el establecimiento de especies de lagartijas en un sitio, ya que se ven altamente afectadas en cuanto a su fisiología (metabolismo, digestión producción de

gametos) y en su conducta (mayor tiempo invertido en termorregulación), además se ha identificado que algunas especies de lagartijas de bosques tropicales ya se encuentran en estrés durante el verano (Huey et al., 2009), por lo que un aumento en la temperatura por la ausencia de cobertura forestal impide que las especies de los bosques maduros puedan establecerse.

XI. CONCLUSIONES

La mayor Diversidad Taxonómica en cuanto a número de individuos y riqueza de especies se encontró en los bosques continuos y los fragmentos de bosque, las métricas 1D y 2D obtuvieron valores mayores en las dos categorías de bosques secundarios. En cuanto a la Diversidad Funcional, la única métrica que fue mayor en los bosques continuos fue la riqueza funcional, la equidad funcional fue mayor en los bosques secundarios intermedios, la divergencia y dispersión funcional fueron mayores en los bosques secundarios jóvenes. Se identificaron siete grupos funcionales, determinados principalmente por el tipo de termorregulación, el periodo de actividad y el volumen corporal de las especies. Los bosques viejos presentaron una mayor representación (número de individuos y número de especies) de grupos funcionales. En los bosques secundarios jóvenes no se encontraron dos de los siete grupos funcionales, estos dos grupos incluyen a las especies tigmotérmicas diurnas de mayor volumen y a las especies tigmotérmicas nocturnas, respectivamente. La estructura y composición de los ensambles de lagartijas cambió a lo largo del gradiente, siendo los bosques secundarios jóvenes la categoría con menor similitud con el resto de las categorías, la especie que influyó más en la similitud de las categorías de bosque fue Anolis uniformis.

Los cambios encontrados se vinculan con la edad de los bosques, la cual a su vez, se relaciona con la heterogeneidad del hábitat. Se encontró una mayor riqueza de especies y número de individuos en los bosques viejos, mientras que en los bosques secundarios de edad intermedia hubo una mayor equidad. Esto se debe a la alta dominancia de *A. uniformis* en los bosques viejos, por otro lado en los bosques secundarios al presentar características ambientales distintas, la dominancia de *A. uniformis* disminuyó y además las abundancias de especies generalistas como *S. teapensis*, *A. unilobatus*, *B. vitattus* aumentaron, incrementando la equidad en los bosques secundarios. Sólo se encontró un menor número de grupos funcionales en los bosques secundarios jóvenes, pero el número de especies e individuos de la mayoría de los grupos

funcionales incrementó con la etapa sucesional, esto está relacionado con el aumento en el número de microhábitats disponibles en bosques con edades mayores. Sin embargo la riqueza funcional fue la única métrica de Diversidad Funcional que aumentó con estado sucesional, la cual se correlaciona en gran medida con la riqueza de especies. La disminución del resto de las métricas de Diversidad Funcional en bosques viejos se debe a la alta dominancia presente en estas categorías de bosque. Los rasgos funcionales seleccionados también podría estar afectando los resultados de las métricas de Diversidad Funcional, ya que para la mayoría se utilizaron referencias bibliográficas para determinar los valores de los mismos. En un trabajo futuro de esta índole se hace la recomendación de medir los rasgos funcionales en campo.

Por último, en este trabajo se observó que tanto la estructura y composición del ensamble de lagartijas, las métricas de Diversidad Taxonómica y Funcional, así como los grupos funcionales tendieron a recuperarse en los bosques secundarios viejos a valores semejantes a los fragmentos de bosque. Lo anterior habla de la importancia del mantenimiento de los fragmentos de los bosques tropicales como fuentes de especies, así como de la relevancia de los bosques secundarios maduros en el panorama actual.

XII.A FUTURO

Debido a que la Ecología Funcional en reptiles es una disciplina en desarrollo, la obtención y selección de rasgos funcionales suele ser complicada y en muchos casos los rasgos funcionales de lagartijas que se seleccionaran estuvieran vinculados con la termorregulación y la temperatura corporal de los individuos, actualmente se sabe que la clasificación entre tigmotermos y heliotermos no es suficiente para describir los tipos de termorregulación que utilizan las lagartijas, se han descrito distintas métricas que pudieran ser empleadas en su lugar (Diele-Viegas et al., 2018; Garrick, 2008).

También sería importante utilizar rasgos funcionales que pudieran medirse en campo, como el grosor de la cola, la cual se ha vinculado con el almacenamiento de energía, y en el caso de las hembras es la principal fuente de energía para el desarrollo de los huevos (Doughty y Shine, 1998; Doughty et al., 2003). Adicionalmente debería de distinguirse entre individuos hembras y machos antes de realizar las mediciones de rasgos funcionales del individuo

capturado, ya que dimorfismo sexual de una especie puede ocasionar que organismos de distintos sexos utilicen distintos recursos (Hierlihy et al., 2013).

XIII. REFERENCIAS

- Acevedo-Charry, O., & Aide, T. M. (2019). Recovery of amphibian, reptile, bird and mammal diversity during secondary forest succession in the tropics. *Oikos*, *128*(April), 1065–1078. https://doi.org/10.1111/oik.06252
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). Wiley StatsRef: Statistics Reference Online, 1–15. https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841
- Anderson, R. A., & Karasov, W. H. (1981). Contrasts in Energy Intake and Expenditure in Sitand-Wait and Widely Foraging Lizards. *Oecologia*, 49, 67–72.
- Arnqvist, G., & Rowe, L. (2005). *Sexual Conflict: Monographs in Behaviour and Ecology*. https://doi.org/10.1515/9781400850600
- Avolio, M. L., Forrestel, E. J., Chang, C. C., La Pierre, K. J., Burghardt, K. T., & Smith, M. D. (2019). Demystifying dominant species. *New Phytologist*, 223(3), 1106–1126. https://doi.org/10.1111/nph.15789
- Bazzaz, F. A. (1975). Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, *56*(2), 485–488.
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A., & Moreno, C. E. (2017). Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, *10*, 1–11. https://doi.org/10.1177/1940082917704972
- Blackburn, D. G. (1999). Viviparity and oviparity: Evolution and reproductive strategies. En T. E. Knobil & J. D. Neill (Eds.), *Encyclopedia of Reproduction* (pp. 994–1003). New York, USA: Academic Press.
- Brearley, F. Q., Prajadinata, S., Kidd, P. S., Proctor, J., & Suriantata. (2004). Structure and floristics of an old secondary rain forest in Central Kalimantan, Indonesia, and a comparison with adjacent primary forest. *Forest Ecology and Management*, *195*(3), 385–397. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.048
- Cabrera-Guzmán, E., & Reynoso, V. H. (2008). Anolis uniformis: Diet. *Herpetological Review*, 39(2), 220.
- Campbell, J. (1998). *Amphibians and Reptiles of Northern Guatemala, the Yucatán, and Belize* (V. H. Hutchison, Ed.). United States of America: University of Oklahoma Press.
- Carabias, J., Towns, V., Molina, A., Martínez, E., Meli, P., Ruiz, L., & Morató, S. (2015). La vegetación de la selva. En J. Carabias, J. de la Maza, & R. Cadena (Eds.), *Conservación y desarrollo en la Selva Lacandona* (pp. 97–113). México: Natura y Ecosistemas Mexicanos.

- Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P. A. V., & Carvalho, J. C. (2014). A new frontier in biodiversity inventory: A proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(5), 452–461. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12173
- Carvajal-Cogollo, J. E., & Urbina-Cardona, N. (2015). Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1109–1130. https://doi.org/10.1007/s10531-014-0845-9
- Centro Nacional de Investigaciones Agrarias. (1982). Determinación de estrategias de desarrollo incorporando criterios ecológicos en el noreste de Chiapas. Memoria de Investigación. México.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., & Shen, T. J. (2006). Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62(2), 361–371. https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00489.x
- Chao, A., Chiu, C.-H., & Jost, L. (2014). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 297–324. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540
- Chao, A., & Chiu, C. (2016). Species Richness: Estimation and Comparison. *Statistics Reference Online*, 1–11. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026329
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. https://doi.org/10.1890/11-1952.1
- Charruau, P., Cedeño-Vázquez, J. R., & Köhler, G. (2015). Amphibians and Reptiles. En G. A. Islebe, S. Calmé, J. L. León-Cortés, & B. Schmook (Eds.), *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula* (pp. 257–294). Switzerland: Springer.
- Clarke, K. Robert, Somerfield, P. J., & Gorley, R. N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *366*(1–2), 56–69. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009
- Clarke, K. Robert, Tweedley, J. R., & Valesini, F. J. (2014). Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *94*(1), 1–16. https://doi.org/10.1017/S0025315413001227
- Clarke, K R, & Gorley, R. N. (2015). Getting started with PRIMER v7. En *Getting started with PRIMER v7*. Recuperado de www.primer-e.com
- CONABIO. (2017). Selva Maya. Recuperado el 7 de julio de 2020, de https://www.gob.mx/conabio/prensa/selva-maya-101932
- Cooper, W. E. (1994). Prey Chemical Discrimination, Foraging Mode, and Phylogeny. En L. J. Vitt & E. R. Pianka (Eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives* (pp.

- 95–116). United States of America: Princeton Legacy Library.
- Cooper, W. E. (2000). Chemical Discrimination of Potential Food Items by a Xantusiid Lizard, Lepidophyma flavimaculatum. *Journal of Herpetology*, 34(2), 323–325.
- Corlett, R. T., & Primack, R. B. (2006). Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(2), 104–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.12.002
- Corn, P. S. (1994). Straight-line drift fences and pitfall traps. En W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. (pp. 109–117). Washington DC, USA.: Smithsonian Institution Press.
- Cortés-Gómez, Á. M., Ramírez Padilla, M. P., & Urbina Cardona, N. (2015). Protocolo para la Medicion de Rasgos Funcionales en Anfibios. En B. Salgado Negret (Ed.), *La Ecología Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones* (pp. 126–179). Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Crump, M. L., & Scott, J. N. J. (1994). Visual encounter surveys. En W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians* (pp. 84–92). Washington DC, USA.: Smithsonian Institution Press.
- de Andrade, A. C., Franzini, L. D., & Mesquita, D. O. (2019). Assessing the effect of urbanization on tropical forest dwelling teiid lizards. *Ecological Indicators*, 99(October 2018), 225–229. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.12.037
- Dent, D. H., & Wright, J. S. (2009). The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*, *142*(12), 2833–2843. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.035
- Diele-Viegas, L. M., Vitt, L. J., Sinervo, B., Colli, G. R., Werneck, F. P., Miles, D. B., ... Ávila-Pires, T. C. S. (2018). Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS ONE*, *13*(3), 1–23. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192834
- Doughty, P., & Shine, R. (1998). Reproductive energy allocation and long-term energy stores in a viviparous lizard (Eulamprus tympanum). *Ecology*, 79(3), 1073–1083. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1073:reaalt]2.0.co;2
- Doughty, P., Shine, R., & Lee, M. S. Y. (2003). Energetic costs of tail loss in a montane scincid lizard. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*, 135(2), 215–219. Recuperado de http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12781822
- Downes, S. (2001). Trading Heat and Food for Safety: Costs of Predator Avoidance in a Lizard. *Ecology*, 82(10), 2870–2881.
- Duellman, W. E. (1963). Amphibians and reptiles of the rainforests of southern El Petén,

- Guatemala. The University of Kansas Publications of the Museum of Natural History.
- Ellis, E. C. (2013). Sustaining biodiversity and people in the world 's anthropogenic biomes. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *5*(3–4), 368–372. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.07.002
- Faber-Langendoen, D. (1992). Ecological constraints on rain forest management at Bajo Calima, western Colombia. *Forest Ecology and Management*, *53*(1–4), 213–244. https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90044-A
- Ferreira-García, M. E., & Canseco-Márquez. (2006). Estudio de la herpetofauna del Monumento Natural Yaxchilán, Chiapas, México. En A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez, & F. Mendoza-Quija (Eds.), *Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad* (pp. 293–310). México: Sociedad Herpetológica Mexicana A. C.
- Fitch, H. S. (1978). Sexual Size Differences in the genus Sceloporus. *University of Kansas Science Bulletin*, 51(13), 441–461.
- Fleishman, E., Noss, R. F., & Noon, B. R. (2006). Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators*, 6(3), 543–553. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.07.005
- Gallmetzer, N., & Schulze, C. H. (2015). Impact of oil palm agriculture on understory amphibians and reptiles: A Mesoamerican perspective. *Global Ecology and Conservation*, 4, 95–109. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.05.008
- Garrick, D. (2008). Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. *Bioscience Horizons*, *1*(2), 136–142.
- Goldberg, S. R. (2009). Reproduction in the Yellow-spotted night lizard, Lepidophyma flavimaculatum (Squamata, Xantusiidae), from Costa Rica. *Phyllomedusa*, 8(1), 59–62.
- Gómez-Ortiz, Y., & Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174. https://doi.org/10.32800/abc.2017.40.0165
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27(4), 857–871. https://doi.org/10.1109/ultsym.1987.199076
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, *148*(1–3), 185–206. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1
- Guillette, L. J. (1993). The Evolution of Viviparity in Lizards. *Biological Sciences*, 43(11), 742–751.
- Hernández-Ordóñez, O., Arroyo-Rodríguez, V., & González-Hernández, A. (2015a). Range extensions of amphibians and reptiles in the southeastern part of the Lacandona rainforest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 457–468.

- Hernández-Ordóñez, O., Urbina-Cardona, N., & Martínez-Ramos, M. (2015b). Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica*, 47(3), 377–388. https://doi.org/10.1111/btp.12207
- Hertz, A. P. E., Fleishman, L. J., & Armsby, C. (1994). The Influence of Light Intensity and Temperature on Microhabitat Selection in Two Anolis Lizards Anolis lizards. *Functional Ecology*, 8(6), 720–729.
- Hierlihy, C. A., Garcia-Collazo, R., Chavez Tapia, C. B., & Mallory, F. F. (2013). Sexual dimorphism in the lizard sceloporus siniferus: Support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra*, 49(1), 1–6.
- Hill, J. L., & Hill, R. A. (2001). Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories. *Progress in Physical Geography*, 25(3), 326–354. https://doi.org/10.1177/030913330102500302
- Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. https://doi.org/10.2307/1934352
- Hitchcock, M. A., & McBrayer, L. D. (2006). Thermoregulation in nocturnal ecthotherms: Seasonal and intraspecific variation in the mediterranean gecko (Hemidactylus turcicus). *Journal of Herpetology*, 40(2), 185–195. https://doi.org/10.1670/233-04A.1
- Hu, Y., Kelly, L. T., Gillespie, G. R., & Jessop, T. S. (2016). Lizard responses to forest fire and timber harvesting: Complementary insights from species and community approaches. Forest Ecology and Management, 379, 206–215. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.040
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Pérez, H. J. Á., & Garland, T. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1664), 1939–1948. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957
- Instituto Nacional de Ecología. (2000). *Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules*. México.
- Irschick, D. J., & Losos, J. B. (1999). Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean Anoles. *American Naturalist*, 154(3), 293–305. https://doi.org/10.1086/303239
- Jarzyna, M. A., & Jetz, W. (2018). Taxonomic and functional diversity change is scale dependent. *Nature Communications*, 9(1). https://doi.org/10.1038/s41467-018-04889-z
- Josserand, R., Dupoué, A., Agostini, S., Haussy, C., Le Galliard, J. F., & Meylan, S. (2017). Habitat degradation increases stress-hormone levels during the breeding season, and decreases survival and reproduction in adult common lizards. *Oecologia*, *184*(1), 75–86. https://doi.org/10.1007/s00442-017-3841-4
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. https://doi.org/10.2523/17060-ms

- Jost, L., & González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Liloana*, 56(1–2), 3–14.
- Kearney, M., & Predavec, M. (2000). Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko Christinus marmoratus. *Ecology*, 81(11), 2984–2996. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2984:dnetas]2.0.co;2
- Kingsbury, B. A. (1989). Factors Influencing Activity in Coleonyx variegatus. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles*, 23(4), 399–404. Recuperado de https://www.jstor.org/stable/1564051
- Kratochvíl, L., & Kubička, L. (2007). Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch sized in lizards. Functional Ecology, 21, 171–177. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01202.x
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*(1), 299–305. https://doi.org/10.1890/08-2244.1
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2015). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. *R Package*.
- Lara-Reséndiz, R. A., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Jiménez-Arcos, V. H., Gadsden, H., & Méndez-De la Cruz, F. R. (2014). Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: Sceloporus lineolateralis y Sceloporus poinsettii (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 875–884. https://doi.org/10.7550/rmb.36603
- Lazcano-Barrero, M. A., Gongora-Arones, E., & Vogt, R. C. (1992). Anfibios y Reptiles de la selva Lacandona. En M. A. Vásquez-Sánchez & M. A. Ramos (Eds.), *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación* (pp. 145–171). México: Ecosfera.
- Lee, J. C. (1996). *The Amphibians and Retiles of the Yucatán Peninsula*. United States of America: Comstock Publishing Associates.
- Lee, J. C. (2000). A Field Guide to the Amphibians and Reptiles of the Maya World: The Low Lands of Mexico, Northern Guatemala, and Belice. United States of America: Comstock Publishing Associates.
- Leenders, T. (2019). Reptiles of Costa Rica: A Field Guide. Cornell University Press.
- López-Ordoñez, J. P., Stiles, F. G., & Parra-Vergara, J. L. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. En B. Salgado Negret (Ed.), *La Ecología Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones* (pp. 80–125). Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Luja, V. H., Herrando-Pérez, S., González-Solís, D., & Luiselli, L. (2008). Secondary rain forests are not havens for reptile species in tropical Mexico. *Biotropica*, 40(6), 747–757. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00439.x

- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Malden, Massachusetts: Blackwell Science.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., & Zelazowski, P. (2014). Tropical Forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39(1), 125–159. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-030713-155141
- Mason, N. W. H., & De Bello, F. (2013). Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 777–780. https://doi.org/10.1111/jvs.12097
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*(1), 112–118. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- McElroy, E. J., Hickey, K. L., & Reilly, S. M. (2008). The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 211(7), 1029–1040. https://doi.org/10.1242/jeb.015503
- Melo, F., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical land- scapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 462–468.
- Mesquita, D. O., Colli, G. R., Costa, G. C., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2015). Life history data of lizards of the world. *Ecology*, 92(2), 594. https://doi.org/10.1002/ecy.1528/suppinfo
- Miles, D. B., Sinervo, B., & Frankio, A. (2000). Reproductive Burden, Locomotor Preformance, and the Cost of Reproduction in Free Ranging Lizards. *Evolution*, 54(4), 1386–1395.
- Mora, F. (2008). Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. En Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal. (pp. 55–84). México: Centro de Investigación en Geografía y Geomática & CONABIO.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249–1261. https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745
- Morin, P. J. (2011). Community Ecology (2th ed.). Reino Unido: Wiiley-Blackwell.
- Myers, N. (1988). Tropical Forests and Their Species Going, Going ...? En E. O. Wilson & F. M. Peter (Eds.), *Biodiversity* (pp. 28–35). Washintong D. C., United States: National Academies Press.
- Neaves, W. B., & Baumann, P. (2011). Unisexual reproduction among vertebrates. *Trends in Genetics*, 27(3), 81–88. https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.12.002

- Pawar, S. S., Rawat, G. S., & Choudhury, B. C. (2004). Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC Ecology*, 4, 1–18. https://doi.org/10.1186/1472-6785-4-10
- Perry, G., & Garland, T. (2002). Lizard Home Ranges Revisited: Effects of Sex, Body Size, Diet, Habitat, and Phylogeny. *Ecological Society of America*, 83(7), 1870–1885.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London*, 269(1501), 1721–1727. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2073
- Pianka, E. R. (1973). The Structure of Lizard Communities. *Annual review of Ecology and Systematics*, 4, 53–74.
- Reiss, J., Bridle, J. R., Montoya, J. M., & Woodward, G. (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(9), 505–514. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.018
- Rodstorm, C., Oliviery, S., & Tangley, L. (1999). Un enfoque regional de la conservación en la Selva Maya. En R. B. Primack, D. Bray, H. A. Galleta, & I. Ponciano (Eds.), *La Selva Maya, conservación y desarrollo*. (pp. 3–21). México: Siglo XXI.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E., & Reynoso, V. H. (2016). Species- and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 25(2), 375–392. https://doi.org/10.1007/s10531-016-1056-3
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. México: CONABIO.
- Salgado-Negret, B., & Paz, H. (2015). Escalando de los Rasgos Funcionales a Procesos Poblacionales, Comunitarios y Ecosistémicos. En B. Slgado-Negret (Ed.), *La Ecología Funcional como Aproximación al Estudio, Manejo y Conservación de la Biodiversidad: Protocolos y Aplicaciones*. (pp. 13–35). Bogotá, D. C. Colombia: Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Savage, J. (2002). The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. United States of America: The University of Chicago Press.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 469–484. https://doi.org/10.1890/08-2225.1
- Shine, R. (1980). "Costs" of Reproduction in Reptiles. Oecologia, 46, 92–100.
- Somerfield, P. J., & Clarke, K. R. (2013). Inverse analysis in non-parametric multivariate analyses: Distinguishing groups of associated species which covary coherently across samples. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 261–273. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.002
- Song, Y., Scheu, S., & Drossel, B. (2012). The ecological advantage of sexual reproduction in

- multicellular long-lived organisms. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 556–565. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02454.x
- Stamps, J. A. (1983). The Relationship Between Ontogenetic Habitat Shifts, Competition and Predator Avoidance in a Juvenile Lizard (Anolis aeneus). *Behaviral Ecology and Sociobiology*, *12*, 19–33.
- Trimble, M. J., & van Aarde, R. J. (2014). Amphibian and reptile communities and functional groups over a land-use gradient in a coastal tropical forest landscape of high richness and endemicity. *Animal Conservation*, 17(5), 441–453. https://doi.org/10.1111/acv.12111
- Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M., & Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132(1), 61–75. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.03.014
- Urbina-Cardona, N., & Reynoso, V. H. (2011). Descripción y modelado del microhábitat de los anfibios y reptiles que habitan la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas. En V. H. Reynoso & R. Coates (Eds.), Avances y perspectivas en la investigación de los bosques tropicales y sus alrededores: la región de Los Tuxtlas (pp. 355–384). México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valencia-Aguilar, A., Cortés-Gómez, A. M., & Ruiz-Agudelo, C. A. (2013). Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*, 9(3), 257–272. https://doi.org/10.1080/21513732.2013.821168
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multiafected Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. https://doi.org/10.1002/chin.200826189
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522. https://doi.org/10.1890/09-1310.1
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). Conservation Biology. En *Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (4a ed., pp. 409–441). https://doi.org/10.2307/j.ctt7t14n.10
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6(1), 18–23. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610018.x

XIV. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Figura S1. PCA representando las 11 variables ambientales medidas en los sitios de muestreo. Temperatura (temp). Porcentaje del suelo cubierto por hojarasca (hoja); helechos (hele); palmeras (palm); plantas con tallos leñosos de menos de 3 cm de diámetro (arb1); plantas con tallos leñosos con diámetros de 3.1 a 30 cm (arb2); plantas con tallos leñosos con diámetros mayores a 30 cm (arb3); heliconias (helic); plántulas (plant); humedad relativa (hum); porcentaje del suelo cubierto por herbáceas y gramíneas (%herb).

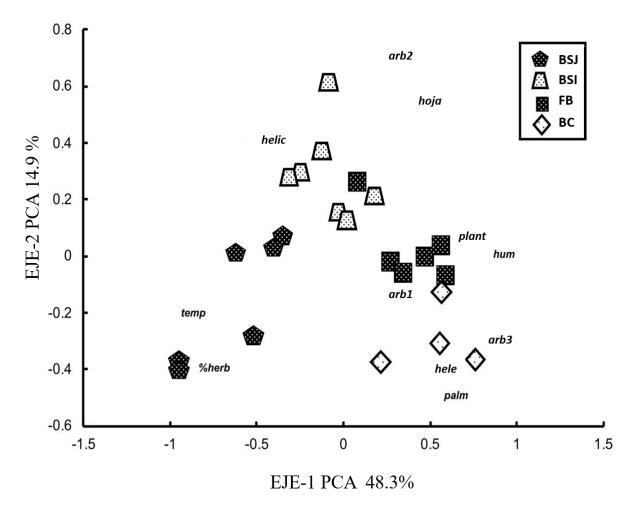


Figura S2. Mediciones realizadas (líneas rojas) para estimar el volumen aproximado de los ejemplares de las especies de lagartijas encontradas en este trabajo. El volumen aproximado de las especies se calculó midiendo ejemplares de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, los ejemplares que se midieron provenían del área de estudio o zonas aledañas que compartieran el tipo de vegetación. Para estimar el volumen de cada ejemplar se siguió el procedimiento siguiente: primero se buscó en la literatura la longitud hocico-cloaca (LHC) de los individuos adultos de cada especie encontrada en el muestreo (Lee, 1996, 2000), de los ejemplares que provenían de los sitios previamente mencionados se seleccionaron únicamente los que medían mínimo la LHC que se mencionaba en la literatura. Después se midió el largo de la cabeza, y posteriormente el ancho y alto del individuo en la cintura pectoral, pélvica y detrás de los oídos. Una vez tomadas las medidas, se consideró la porción corporal (sin la cabeza) como un cilindro, utilizando las medidas de LHC menos la longitud de la cabeza, y las de la cintura pectoral y pélvica. El volumen de la cabeza se calculó como si fuera un cono, utilizando las medidas de la longitud da la cabeza y las medidas detrás de los oídos. Por último, se sumaron ambos volúmenes (cuerpo y cabeza) para obtener el volumen aproximado de cada individuo, una vez medidos todos los individuos se promediaron sus volúmenes por especie.

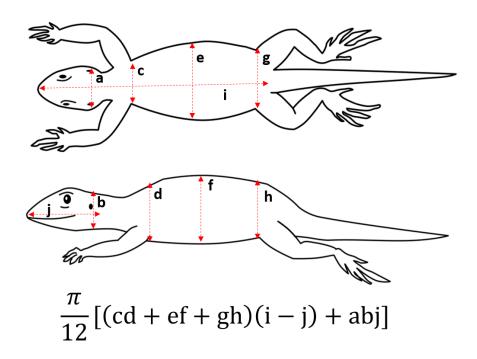


Figura S3. Índices de Diversidad Funcional (DF) estimados para los distintos grados de perturbación. Resultados originales (izquierda). Valores de los índices sin considerar a *A. uniformis*. Los puntos rojos representan las medias de cada índice en cada grado de perturbación.

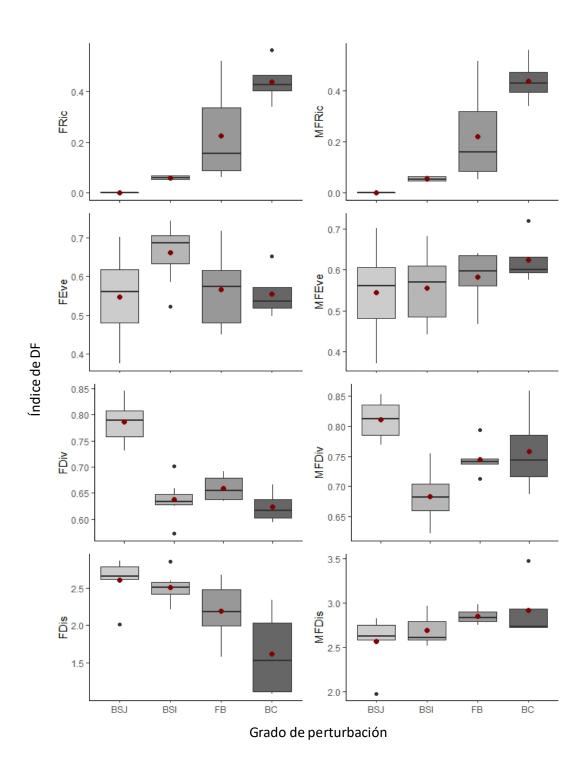


Tabla S1. Rasgos funcionales seleccionados en este trabajo. Se muestran los atributos de cada rasgo funcional (valores que puede adquirir el rasgo funcional), el método por el cual se obtuvo el atributo, la relevancia del rasgo funcional para la supervivencia del organismo y las posibles implicaciones que el rasgo podría tener sobre los procesos ecológicos.

Rasgo	Atributos	Definición	Método	Relevancia para la especie	Proceso ecológico
Volumen corporal	Variable continua	Volumen corporal aproximado de la especie (mm³)	Se midió la longitud hocico- cloaca (LHC), el ancho y alto de la cintura pectoral, cintura pélvica, la parte media del cuerpo y la base de la cabeza, así como la longitud de la misma (mm) de individuos de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR) de la UNAM que procedieran de la selva Lacandona o regiones adyacentes que compartieran el tipo de vegetación (bosque tropical perennifolio). Se calculó el volumen del tronco de las lagartijas como si fuera un cilindro y el volumen de la cabeza como un cono y se sumaron ambos volúmenes, posteriormente se promedió el volumen de todos los individuos de la misma especie. *Únicamente se midieron individuos que alcanzaran la LHC de un individuo adulto de acuerdo con (Lee, 2000)	El volumen de los organismos se ha relacionado con la transferencia de calor entre el organismo y el ambiente, organismos más grandes tardan más en acumular calor pero también tardan más en que este calor se transfiera al ambiente comparados con organismos pequeños (Garrick, 2008). Se ha sugerido que el tamaño de los organismos puede estar relacionado con el ámbito hogareño de estos, cuando una especie presenta un volumen grande su ámbito hogareño tiende a ser mayor que el de una especie de volumen menor (Perry & Garland, 2002) También podría relacionarse con los refugios disponibles para la especie.	Puede relacionarse con el flujo de energía a través de las redes tróficas. Especies de mayor volumen contribuyen con mayor biomasa al ecosistema, además de consumir mayor número de presas que las especies pequeñas.
Periodo de actividad	Diurno = D	La especie es mayoritariamente activa durante el día.	Se clasificaron las especies de acuerdo con la literatura, guías de campo de la herpetofauna de	El periodo de actividad en el cual el organismo es más activo se puede relacionar con	Este rasgo funcional puede relacionarse con la contribución de
actividad	Nocturno = N	La especie es mayoritariamente	regiones cerca del área de estudio (Campbell, 1998; Lee,	las especies que interactúa (presar, depredadores y	biomasa, el ciclo de energía y nutrientes en

		activa durante la	1996, 2000)	competidores potenciales).	una escala temporal.	
		noche.				
	I	Se ha reportado que la especie consume invertebrados.		Las especies con una dieta más especializada son más		
Dieta	IC	Se ha reportado que la especie consume invertebrados y pequeños vertebrados.	Se clasificaron las especies de acuerdo con la literatura, guías de campo de la herpetofauna de regiones cerca del área de estudio (Campbell, 1998; Lee,	susceptibles a cambios en el ambiente que especies con una dieta más amplia. También refleja las especies con las que interactúa como	Relacionado con el ciclo de energía y nutrientes mediante las redes tróficas.	
	IP	Se ha reportado que la especie consume invertebrados y productos vegetales.	1996, 2000).	un depredador (Cortés-Gómez et al., 2015; López-Ordoñez et al., 2015)		
	SW = Sit and wait	La especie permanece inmóvil, esperando a que la presa pase por delante.	Se clasificaron las especies de acuerdo con la literatura, guías de campo de la herpetofauna de regiones cerca del área de	Este rasgo funcional se relaciona con la energía invertida para la búsqueda de alimento, las especies con	Relacionado con el ciclo	
Estrategia de forrajeo	Ac = Activo	La especie busca a la presa mientras camina	estudio (Campbell, 1998; Lee, 1996, 2000), también se utilizaron otras referencias en el	estrategia SW tienden a invertir menos energía (Anderson y Karasov, 1981).	de energía y nutrientes mediante las redes tróficas.	
	AcSW = Activo y Sit and wait	La especie ocupa los dos tipos de forrajeo anteriores.	caso de ser necesario (Cooper, 1994, 2000; Kingsbury, 1989; McElroy et al., 2008).	También puede relacionarse con la exposición a depredadores (Downes, 2001)		
	S = reproducci ón sexual	La especie necesita una pareja del sexo opuesto para reproducirse.	Se clasificaron las especies de acuerdo con la literatura, guías de campo de la herpetofauna de regiones cerca del área de	La reproducción sexual tiene un costo energético mayor que la reproducción asexual, ya que va desde la producción	Relacionado con el ciclo	
•	SAS = reproducci ón sexual y asexual	La especie también puede reproducirse mediante partenogénesis.	estudio (Campbell, 1998; Lee, 1996, 2000), también se utilizaron otras referencias en el caso de ser necesario (Goldberg, 2009; Neaves y Baumann, 2011).	de gametos, la búsqueda de pareja hasta que la hembra ponga los huevos (Arnqvist y Rowe, 2005; Shine, 1980). La reproducción sexual permite que las crías utilicen recursos	de energía y nutrientes mediante las redes tróficas como presa.	

				distintos a los de individuos	
				adultos (Song et al., 2012). La reproducción asexual tiende a	
				ser favorable en condiciones	
				adversas (Bell 1982 en Song	
		T		et al. 2012).	
	O =	La especie deposita		Durante el periodo en el cual	
	Ovíparo	un huevo que		la hembra está preñada, ésta	
	F	contiene a la cría.		es más susceptibles a la	
			Se clasificaron las especies de	depredación (Blackburn,	
		El desarrollo	acuerdo con la literatura, guías	1999; Shine, 1980), el	Relacionado con el ciclo
Estrategia de		embrionario ocurre	de campo de la herpetofauna de	embarazo también puede	de energía y nutrientes
reproducción		dentro de la madre.	regiones cerca del área de	prevenir que la hembra inicie	mediante las redes
reproduction	V =	Individuos juveniles	estudio (Campbell, 1998; Lee,	su siguiente apareamiento	tróficas como presa.
	Vivíparo	son paridos por la	1996, 2000).	(Blackburn, 1999), por su	doneus como presu.
		madre una vez que su	1990, 2000).	parte la puesta de huevos	
		desarrollo es		puede ser depredada mientras	
		completado.		está en el nido (Guillette,	
				1993).	
				Un mayor número de huevos	
				efecta la resistencia de la	
			Se clasificaron las especies de	hembra mientras está grávida	
			acuerdo con la literatura, guías	y después de la ovoposición,	
			de campo de la herpetofauna de	lo que podría tener	
Tamaño de la			regiones cerca del área de	implicaciones en su	Relacionado con el ciclo
	Número de	e huevos por puesta o	estudio (Campbell, 1998; Lee,	supervivencia (Miles et al.,	de energía y nutrientes
puesta o la		le crías por camada.	1996, 2000), también se	2000). Este rasgo también	mediante las redes
camada.		•	utilizaron otras referencias en el	puede vincularse con la	tróficas como presa.
			caso de ser necesario (Charruau	supervivencia de las crías,	•
			et al., 2015; Fitch, 1978;	menor número de crías de	
			Mesquita et al., 2015).	mayor tamaño en algunas	
			1	especies de lagartijas	
				(Kratochvíl y Kubička, 2007).	
Preferencia a la	AA =	La especie prefiere	Se clasificaron las especies de	Este rasgo se relaciona con el	Relacionado con el ciclo
exposición a la	Áreas	estar en fragmentos	acuerdo con la literatura, guías	microhábitat que la especie	de energía y nutrientes
luz.	abiertas	con exposición a la	de campo de la herpetofauna de	utiliza. Por lo tanto, los	mediante las redes
		F	Г		

	AC = Áreas cerradas AAAC = Áreas	luz solar. La especie prefiere permanecer en áreas con sombra. La especie no parece tener una preferencia	regiones cerca del área de estudio (Campbell, 1998; Lee, 1996, 2000; Savage, 2002)	posibles competidores con los que interactúa y la exposición a depredadores (Stamps, 1983). También se puede relacionar con la preferencia térmica (Hertz et al., 1994).	tróficas.
	abiertas y cerradas.	en particular.			
	Arb = Arborícola	La especie ha sido encontrada de los dos metros de altura de los árboles en adelante.	Se clasificaron las especies de		
Hábito	T = Terrestre	La especie se ha reportado en el suelo únicamente	acuerdo con la literatura, guías de campo de la herpetofauna de regiones cerca del área de	Este rasgo se relaciona con la plasticidad de la especie al momento de seleccionar el	Relacionado con el ciclo de nutrientes y energía
	ArbT = Arborícola y terrestre	La especie se ha reportado en el suelo y en los árboles	estudio (Campbell, 1998; Duellman, 1963; Lee, 1996, 2000).	hábitat.	en una escala espacial.
	TF = Terrestre y fosorial	La especie se ha encontrado en el suelo, la hojarasca y debajo del suelo.			
Tipo de	Н	La especie utiliza el tipo de termorregulación heliotérmica principalmente	Se clasificaron las especies de acuerdo con diferentes referencias (Diele-Viegas et al.,	Este rasgo puede relacionarse con la tolerancia térmica de la especie (Huey et al., 2009),	Relacionado con el ciclo de energía y nutrientes mediante las redes
termorregulación	Ti	La especie utiliza el tipo de termorregulación tigmotérmica principalmente	2018; Garrick, 2008; Lara- Reséndiz et al., 2014)	así como la exposición a depredadores (Garrick, 2008)	tróficas en escala temporal y espacial (Garrick, 2008).

Tabla S2. Atributos funcionales para cada especie de lagartija de la selva Lacandona encontrada en este proyecto, en caso de que el atributo funcional esté representado por un signo de interrogación significa que el rasgo funcional no se ha descrito para esa especie. D: actividad diurna. N: actividad nocturna. I: Insectívoro. IC: Insectívoro y carnívoro. IP: Insectívoro y consumidor de productos vegetales. SW: estrategia de forrajeo sit and wait. Ac: estrategia de forrajeo activa. AcSW: no se ha visto una preferencia por alguna de las dos estrategias de forrajeo. S: reproducción sexual. AS: Asexual. SAS: reproducción sexual y asexual. O: ovíparo. V: vivíparo. AC: Áreas cerradas. AA: Áreas abiertas. SP: No tiene preferencia aparente a algún tipo de exposición a la luz. Arb: arborícola. tigmotermo. T: terrestre. ArbT: arborícola y y fosorial. terrestre. TF: terrestre Ti: H: heliotermo.

	Volumen aproximado (mm³)	Periodo de actividad	Dieta	Estrategia de forrajeo	Tipo de reproducción	Estrategia de reproducción	Tamaño de puesta/camada	Preferencia a la exposición a la luz	Hábito	Tipo de termorregulación
Dactyloidae										
Anolis biporcatus	16697.22	D	I	SW	S	O	1	AC	Arb	Ti
Anolis capito	8632.22	D	IC	SW	S	O	1	AC	Arb	Ti
Anolis lemurinus	4114.68	D	I	SW	S	O	1	AC	ArbT	Н
Anolis pentaprion	2206.96	D	I	SW	S	О	1	AC	ArbT	Ti
Anolis rodriguezii	465.96	D	I	SW	S	O	1	AA	T	Ti
Anolis uniformis	822.77	D	I	SW	S	O	1	AC	T	Ti
Anolis unilobatus	728.15	D	I	SW	S	O	1	AA	T	Н
Corytoph ani dae										
Basiliscus vittatus	39927.00	D	IP	SW	S	O	4	AC	T	Н
Corytophanes cristatus	15489.63	D	IC	SW	S	О	5 - 6	AC	ArbT	Ti
Phrynososmatidae										
Sceloporus teapensis	3872.94	D	I	SW	S	О	2	AA	T	Н

Xantusiidae

Lepidophyma flavimaculatum	9557.96	N	I	AcSW	SAS	V	2 - 5	AC	TF	Ti
Teiidae										
Holcosus festivus	17250.32	D	IC	Ac	S	O	2	AA	T	Н
Scincidae										
Plestiodon sumichrasti	9833.10	D	I	Ac	S	О	11	AA	ArbT	Н
Scincella cherriei	1758.44	D	IC	Ac	S	O	1 - 3	SP	TF	Н
Mesoscincus schwartzei	15768.99	D	I	Ac	S	O	?	AA	T	Н
Phyllodactylidae										
Thecadactylus rapicauda	9479.83	N	I	SW	S	O	1	AA	Arb	Ti
Sphaerodactylidae										
Sphaerodactylus millepunctatus	83.27	N	I	SW	S	O	2	AC	TF	Ti
Sphaerodactylus glaucus	248.57	D	I	SW	S	O	1-2	AC	ArbT	Ti
Eublepharidae										
Coleonyx elegans	7048.08	N	I	SWAc	S	О	2 - 4	SP	TF	Ti
Diploglossidae										
Celestus rozellae	7817.52	D	I	Ac	S	V	3 - 5	AC	Arb	Ti