



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

UNAM

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"DEMOGRAFIA Y REPRODUCCION DE LA  
LAGARTIJAS ARBORICOLA Anolis nebulosus  
DE LA REGION DE CHAMELA, JALISCO"

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS  
( B I O L O G I A )  
P R E S E N T A :  
AURELIO RAMIREZ BAUTISTA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MIRIAM BENABIB NISENBAUM

MEXICO, D. F.,

1995



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## DEDICATORIA

A Esperanza, Ana Lucía y Darío.

Con todo mi amor por su constante apoyo, y por los momentos que hemos compartido juntos.

A mis padres: Lucía Bautista y Cayetano Ramírez

Con profundo respeto y admiración, quienes me enseñaron a luchar con valentía, tenacidad, honestidad y respeto.

A mis hermanos:

Elpidia, Evita, Ana Edith, Juanita, Lupita, Esperanza, Darío, José, Tino, Leonardo y Angel. Pilares de apoyo en mi vida profesional.

A mis sobrinos: Paty, Christian y Angel con mucho amor.

A Rosa Bautista y Sra. Esperanza Hernández de Garcés

Con respeto y admiración por su apoyo en los momentos difíciles.

A mis Amigos:

Zeferino Uribe

El amigo que me apoyó con entusiasmo mi continua inquietud académica, por su ayuda altruista, y por lo más valioso que me ha brindado, su amistad.

Antonio Baxin (q. p. d.)

El amigo que murió por defender los derechos de los campesinos. Con quien compartí momentos importantes de mi vida. El amigo, de quien sentí envidia de su valentía, honradez, firmes principios y enorme capacidad de dar pero muy orgulloso de su amistad.

Hobart M. Smith y Louis Guillette Jr.

Los amigos que han dejado huella en mi vida académica por el enorme interés que han tenido sobre la herpetofauna mexicana, pero sobre todo por el gran apoyo que sólo los verdaderos amigos saben dar.

Adrián Nieto, Miriam Benabib, Elsa Jiménez, Guadalupe Gutiérrez, Susana Guzmán, Guadalupe Valenzuela, Alberto González, Sonia Gallina, Moisés Kaplan, Victor Aguirre, Georgina García, Alejandro Morón, Noemí Chávez, Victor Parra, Juan Barba, Oscar Sánchez, Lourdes Romero, Cornelio Sánchez, Edna Naranjo, Oscar Flores, Teresa Gaspar, Felipe Noguera, Alicia Rodríguez, Ricardo Ayala, Enrique Ramírez, Carlos Balderas, Diana Pardo, Pablo Cervantes, Hector Espinosa, Roberto Luna, Enrique Godínez, Amaya González, Sergio Barrios y Marco A. Mendoza, por el apoyo constante, pero más por la amistad.

A mis amigos y maestros de la Universidad Veracruzana.

Finalmente a Clara Luz Rojas y Sra. Esperanza Bermudez, gracias por su altruismo, y siempre las recordaré como mujeres con valores humanos muy grandes.

## AGRADECIMIENTOS

Al M. en C. Zeferino Uribe, por su apoyo incondicional y estímulo durante el trabajo de campo.

A la Dra. Miriam Benabib por la dirección de este estudio. Quien me tuvo paciencia y revisó meticulosamente el desarrollo de este trabajo.

Al jurado dictaminador, doctores Miriam Benabib, Sonia Gallina, Enriqueta Velarde, César Domínguez, Adrián Nieto, Oscar Flores y Hector Arita por sus valiosos comentarios a la tesis.

A los doctores Linden Higgins, Brad Lister y Moisés Kaplan por sus sugerencias al trabajo.

A las autoridades del Instituto de Biología, UNAM, doctores Antonio Lot, Harry Brailovsky y Alfonso Delgado por el apoyo e interés en el desarrollo del trabajo.

Al Dr. José Sarukhán Kermes, por su interés en mi formación académica y por haberme brindado su apoyo mientras fue Director de este Instituto.

Al M. en C. Juan Barba, por su ayuda en los análisis estadísticos. A los M. en C. Felipe Noguera y Alfredo Pérez, por el apoyo e interés a este estudio. Al Dr. Fernando Cervantes por sus comentarios al diseño del trabajo de campo. A la Dra. Julieta Ramos y Manuel Pino por su ayuda en la cuantificación de las proteínas de los insectos.

A la Dra. Patricia Dávila y Lic. Aurelia Orozco por el apoyo de fotocopiado que me brindaron en el momento que lo requerí.

A los M. en C. Ricardo Ayala, Felipe Noguera, Alicia Rodríguez y Enrique Ramírez por la ayuda en la determinación de los insectos.

A Eva y María Elena, por la enorme paciencia que me tuvieron mientras estuve en el campo.

Al Sr. Ignacio Ramírez y a todo el personal administrativo de la Estación de Biología "Chamela" por el apoyo en el trabajo de campo.

A Felipe Villegas, Leticia Huidobro, Antonio Hernández y Celina Bernal por el apoyo logístico.

## INDICE

Resumen .....	I
Abstract.....	II
I. INTRODUCCION GENERAL .....	1
1.1 Introducción .....	2
1.2 Descripción del área de estudio .....	6
1.3 Figura.....	8
1.4 Literatura citada .....	9
II. REPRODUCCION Y CICLO DE LIPIDOS .....	13
2.1 Introducción .....	14
2.2 Métodos .....	18
2.3 Resultados .....	21
2.3.1 Reproducción de las hembras .....	21
2.3.1.1 Ciclo reproductivo .....	21
2.3.1.2 Frecuencia y número de eventos reproductivos .....	22
2.3.2 Ciclo de los cuerpos grasos y del hígado .....	23
2.3.3 Reproducción de los machos .....	25
2.3.3.1 Ciclo reproductivo .....	25
2.3.4 Ciclo de los cuerpos grasos y del hígado .....	26
2.4 Discusión .....	27
2.5 Figuras .....	36
2.6 Literatura citada .....	42
III. DEMOGRAFIA .....	46
3.1 Introducción .....	47
3.2 Métodos .....	51
3.3 Resultados .....	55
3.3.1 Tamaño de la población .....	55
3.3.2 Estructura de la población .....	56
3.3.2.1 Proporción de sexos .....	56
3.3.2.2 Crecimiento .....	57
3.3.2.3 Supervivencia .....	59
3.4 Discusión .....	61
3.5 Cuadros .....	70
3.6 Figuras .....	76
3.7 Literatura citada .....	80

IV. HABITAT Y MICROHABITAT .....	85
4.1 Introducción .....	86
4.2 Métodos.....	88
4.3 Resultados .....	90
4.3.1 Estructura del hábitat .....	90
4.3.2 Uso del hábitat .....	90
4.3.3 Uso de la percha .....	91
4.3.4 Distribución temporal .....	92
4.3.5 Distribución espacial .....	92
4.3.6 Area de actividad .....	93
4.3.7 Ciclo de actividad .....	94
4.3.8 Temperatura del cuerpo y del aire .....	94
4.4 Discusión .....	96
4.5 Figuras .....	103
4.6 Literatura citada .....	114
V. ALIMENTACION .....	118
5.1 Introducción .....	119
5.2 Métodos .....	123
5.3 Resultados .....	126
5.3.1 Precipitación y abundancia de presas .....	126
5.3.2 Análisis de la dieta .....	128
5.3.2.1 Dieta de las hembras y de los machos	128
5.3.2.2 Biomasa .....	129
5.4 Discusión .....	131
5.5 Cuadros .....	136
5.6 Figuras .....	141
5.7 Literatura citada .....	147
VI DISCUSION GENERAL .....	151

## RESUMEN

Se estudiaron varios aspectos de la Biología de la lagartija Anolis nebulosus en un bosque tropical caducifolio en la región de Chamela, Jalisco, desde junio de 1988 hasta diciembre de 1990.

Se encontró que la población se reproduce durante la estación de lluvias. Las gónadas de los machos empezaron a mostrar actividad reproductiva a partir de abril, alcanzando su actividad máxima entre mayo y junio, decreciendo a partir de julio y finalizando en septiembre. Las hembras empezaron a producir folículos vitelogénicos y huevos a fines de junio, continuando hasta noviembre. El número medio de huevos puestos durante la estación reproductiva fue de 15.4; el peso de los huevos estuvo correlacionado con la longitud hocico-cloaca de las hembras. El peso de los cuerpos grasos de las hembras fue mayor en la época de secas que en las lluvias, mientras que el peso del hígado aumentó significativamente durante la estación reproductiva (lluvias).

Las crías empezaron a nacer a partir de fines de agosto y principios de septiembre y hasta el mes de diciembre. Las crías nacieron con una longitud hocico-cloaca media de 22.8 mm (19-24). La velocidad de crecimiento de los machos fue mayor que el de las hembras hasta los 200 días de edad. Después, la velocidad de crecimiento de los machos disminuyó y la de las hembras se mantuvo creciendo. La supervivencia de las hembras y los machos fue alta desde el nacimiento hasta que se reprodujeron. La  $R_0$  fue baja, indicando que aparentemente la población disminuyó. La población presentó fluctuaciones en la densidad a lo largo de los tres años de estudio. Las generaciones de esta población son anuales, es decir los adultos mueren después de reproducirse.

La especie estudiada es arborícola, es decir, que usa los troncos de los árboles para perchar. Los machos usaron perchas más altas que las hembras durante la estación reproductiva. Los árboles albergaron más lagartijas durante las secas que en las lluvias. Un número grande de lagartijas vivieron en un sólo árbol y otro grupo menor vivió en más de un árbol durante el lapso que duró el estudio.

Las lagartijas se alimentaron de 16 grupos de artrópodos. La dieta principal fue de himenópteros, arañas, coleópteros, ortópteros y dípteros. Usando los índices de preferencia, se encontró que las lagartijas prefirieron los artrópodos arriba mencionados con índices de preferencia de 1 hasta 13.0.

## ABSTRACT

Several aspects of the biology of the arboreal lizard Anolis nebulosus were studied in a tropical dry forest in the region of Chamela, Jalisco from June, 1988, to December, 1990.

The reproduction occurs during the wet season. Male gonads begin to show reproductive activity in April, reaching their maximum activity between May and June; activity decreases in July and finishes in September. Females begin to produce vitellogenic follicles and eggs at the end of June, and continue to do so until November. During the reproductive season, the mean clutch eggs was 15.4; eggs weight was correlated with female snout vent-length. Female fat bodies weight was higher in the dry than in the wet season, whereas liver weight increased significantly during the reproductive season.

Hatchlings begin to be born at the end of August and early September, and are born until December. Mean SVL of hatchlings was 22.8 mm (19.0-24.0 mm). Male growth rate was higher than female's until age 200 days. After that, male growth rate decreased and females began to growth at a higher rate than males. Female and male survivorship was high from hatchlings to reproduction.  $R_0$  was low, indicating that the population decreased. The population fluctuated in density during the study. The generations of this population have annual turnover, that is, adults died after reproduction.

The species studied is arboreal and perched in tree trunks. Males perched at higher heights perch than females during the reproductive season. The trees had more lizards in the dry than in the wet season. A high number of lizards lived in a tree and an other small group lived in more than one tree during the study.

The lizards fed on 16 groups of artropods. The main groups in the diet were himenoptera, spiders, ortoptera, and diptera. Using the preference index, it was found that the lizards preferred the artropods above other groups with a preference index from 1 to 13.0.



**CAPITULO I**  
**INTRODUCCION GENERAL**

Los estudios de historia de vida intentan explicar la variación de ciertas características como crecimiento, edad a la madurez, fecundidad, y longevidad dentro y entre poblaciones (Stearns, 1976; Rose, 1983). El objetivo del estudio de las historias de vida es entender cómo la selección natural moldea tales características, que influyen directamente en la supervivencia y reproducción de los organismos y por lo tanto en su adecuación (Stearns, 1992). Tinkle *et al.* (1970) y Stearns (1976, 1977) concluyeron que los datos con los que se contaba eran insuficientes para probar los modelos de historias de vida de cualquier grupo de organismos. A partir de entonces, los datos sobre las historias de vida de varios grupos de organismos se han ido acumulando rápidamente (v. gr., Stearns, 1980; Dunham *et al.*, 1988). Los estudios de demografía han proporcionado información acerca de la fecundidad y supervivencia de varias especies de lagartijas (Ballinger, 1973; Dunham, 1982; Jones y Ballinger, 1987; Benabib, 1991, entre otros). Estos estudios documentan un alto grado de variabilidad en las características de historias de vida (v. gr., edad a la madurez, número de puestas, tamaño de la puesta y tamaño del huevo) tanto entre especies como entre poblaciones de la misma especie.

Las causas de las variaciones en las características de historia de vida dentro y entre especies de lagartijas se ha ido entendiendo mejor en las últimas dos décadas. Ballinger (1983) presentó un modelo en el cual consideró como componentes de la varianza de las características de historias de vida a (1) restricciones filogenéticas, (2) adaptación genética a las presiones selectivas, y (3) respuestas fisiológicas próximas a las condiciones ambientales. La filogenia (Dunham y Miles 1985; Dunham *et al.*, 1988; Miles y Dunham 1992) y las restricciones de diseño (Vitt y Congdon, 1978; Vitt, 1981), así como el modo de forrajeo (Vitt y Price, 1982), influyen fuertemente en la expresión de las características de historias de vida. Las fluctuaciones estacionales y anuales de un ambiente pueden inducir variaciones

en las características de historia de vida (Jones et al., 1987). Estas fluctuaciones incluyen disponibilidad de alimento, agua y temperatura, y pueden afectar la tasa de crecimiento (Andrews, 1976; Dunham, 1978), el tamaño de la puesta (Ballinger, 1977), la frecuencia de puestas durante la estación reproductiva (Jones et al., 1987), y la edad y tamaño a la que alcanzan la madurez (Tinkle, 1972). La variación proximal en las características de historia de vida puede explicar una gran porción de la variación intraespecífica en las características de historias de vida entre poblaciones. Por ejemplo, Ballinger (1983) y Dunham (1982) concluyeron que la mayor parte de la variación en el tamaño de la puesta entre poblaciones de la lagartija Urosaurus ornatus podría ser explicada por la variación de los factores ambientales próximos.

La importancia de la adaptación genética de los caracteres de historia de vida de las lagartijas a ambientes específicos es desconocida. Varias hipótesis han propuesto que las fluctuaciones del ambiente y las presiones de depredación actúan sobre características de historias de vida específicas. Por ejemplo, Tinkle y Ballinger (1972) y Ballinger (1979) indicaron que cuando la tasa de crecimiento de los juveniles es alta y la madurez temprana, la mortalidad de las hembras reproductivas es alta. La depredación, la competencia por el alimento (Tinkle et al., 1970), y lo predecible de las condiciones ambientales (Tinkle y Dunham, 1986) son los factores más citados como presiones selectivas. Las evidencias directas sobre adaptaciones genéticas son muy escasas en los estudios de reptiles. Ferguson y Brockman (1980) demostraron que la tasa de crecimiento puede tener un fuerte componente adaptativo. Ferguson y Fox (1984) presentaron evidencias de que la selección natural favorece un incremento en el tamaño del huevo y que los nacimientos se produzcan más tarde dentro de la estación reproductiva. Sin embargo, en la mayoría de los estudios, la distinción entre varianza adaptativa y ambiente próximo no ha sido posible aún.

El género Anolis (sensu lato; Guyer y Savage, 1986),

perteneciente a la familia Polychridae ha servido de modelo para estudios poblacionales. Los ecólogos han investigado los efectos de la estacionalidad ambiental sobre la depredación (Fleming y Hooker, 1975; Schoener y Schoener, 1982; Stamps, 1983; Lister y García, 1992) y las fluctuaciones poblacionales (Andrews, 1991; Andrews y Rand, 1990), así como sobre algunas características de historia de vida como la supervivencia y la mortalidad de los huevos (Andrews, 1982, 1988) y las tasas de crecimiento (Andrews, 1976). Estos estudios han indicado que las variaciones de estas características de historia de vida se deben a las fluctuaciones estacionales y anuales de la temperatura, precipitación, disponibilidad del alimento y a las presiones de depredación. Existen más de 300 especies (Guyer y Savage, 1986) conocidas de Anolis, pero sólo un número muy pequeño (aproximadamente 10%) ha sido estudiado en algún aspecto de su biología. Los estudios sobre algunas características de historia de vida incluyen a A. aeneus (Stamps, 1976), A. limifrons (Andrews, 1976, 1979a y b; Andrews y Rand, 1974), A. acutus (Andrews, 1976), y A. carolinensis (Andrews, 1985). No existen trabajos que se hayan enfocado sobre las características de historia de vida en este grupo de lagartijas en especies mexicanas, excepto el trabajos de Jenssen (1970) y el de Lister y García (1992) con A. nebulosus.

Anolis nebulosus es una lagartija arborícola. Habita en ambientes estacionales con períodos de lluvias bien marcados en las costas del Pacífico de México. El objetivo de este estudio es analizar las características de historias de vida de esta especie en una población de un ambiente tropical estacional, y la importancia de la lluvia y el alimento en la expresión de estas características. Se comparan algunas de las características de historia de vida de la población estudiada con las de algunas especies de Anolis que habitan en el Caribe.

La mayoría de las especies del género Anolis que han sido estudiadas y que habitan en los ambientes relativamente no estacionales de las islas y del continente presentan reproducción continua durante todo el año (Licht y Gorman, 1970; Sexton, et

al., 1971), con una máxima producción de huevos en la parte más húmeda del año. Las características de historia de vida (crecimiento, supervivencia, edad y tamaño a la que alcanzan la madurez, fecundidad, tamaño del huevo) y el corto período reproductivo de A. nebulosus podrían ser respuestas a los cambios estacionales del ambiente. Es decir, que los factores ambientales, tales como la lluvia, la temperatura y la cantidad de alimento podrían estar actuando sobre estas características de historias de vida.

### Ubicación del área

El trabajo se realizó en la reserva de selva baja caducifolia de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Biológica de Chamela de la UNAM. La Estación se localiza a los 19° 30' de latitud N, y a los 105° 03' de longitud O, a menos de 2 km de la costa del Pacífico, en el km 59 de la carretera federal 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta. Actualmente, la estación comprende una superficie de 3300 hectáreas, la mayor parte por debajo de los 150 m de elevación, aunque hay terrenos que van desde los 30 m a los 500 m sobre el nivel del mar (Bullock, 1986).

### Vegetación

El tipo de vegetación que predomina en la región es selva baja caducifolia, aunque hay también áreas reducidas de selva mediana subcaducifolia y matorral espinoso (Solis, 1980). Los árboles de los lomeríos de la zona son Lonchocarpus, Caesalpinia, Croton, Jatropha y Cordia (Lott, 1985; Lott et al., 1987; Bullock, 1988). En los arroyos de la Estación se encuentran manchas de bosque tropical subperennifolio (Rzedowski, 1978), o selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernández-X, 1963). Este tipo de vegetación está caracterizada por Astronium graveolens, Thouinidium decandrum, Brosimum alicastrum, Tabebuia donnell-smithii, Couepia polyandra y Cynometra oaxacana, y en sitios abiertos y perturbados, encontramos Vitex mollis y Astianthus viminalis. La altura de los árboles en los lomeríos varía entre 4 y 15 metros, mientras que en los arroyos es de 8 a 15 m. Las epífitas son abundantes y diversas, siendo las más comunes las del género Tillandsia (Magaña-Pineda, 1986). Además, existe una gran diversidad de líquenes y de cactus (Lott et al., 1987; Bullock, 1988).

En los lomeríos, la estacionalidad de las hojas es tan marcada como las lluvias; casi todos los árboles son caducifolios, permaneciendo sin hojas durante varios meses en la época de secas.

En los arroyos la ausencia de las hojas en algunas especies de árboles dura varios meses; en otras pocas semanas, y algunas especies producen nuevas hojas antes de perder las viejas. La mayoría de los árboles del bosque caducifolio florecen al inicio de la época de lluvias (junio o julio), aunque algunas especies florecen a fines de ésta (Bullock, 1988).

Antes de iniciar el estudio, se hicieron recorridos en cada tipo de vegetación y en diferentes sitios, para determinar en dónde había un número suficiente de lagartijas para ser estudiadas. En el interior de la selva se encontraron pocas lagartijas aisladas, sin llegar a ser suficientes para un estudio poblacional. Por lo tanto, se eligió el camino que se inicia en la carretera federal y termina frente a los edificios de la reserva de la Estación de Biología "Chamela", UNAM como el transecto de estudio. El transecto es sinuoso, de 1 km de longitud por 10 m de ancho. En este transecto se numeraron con tinta indeleble 165 árboles en los que se capturaron las lagartijas. Los árboles se encontraban a una distancia de aproximadamente 6 m uno de otro.

1.3. FIGURA

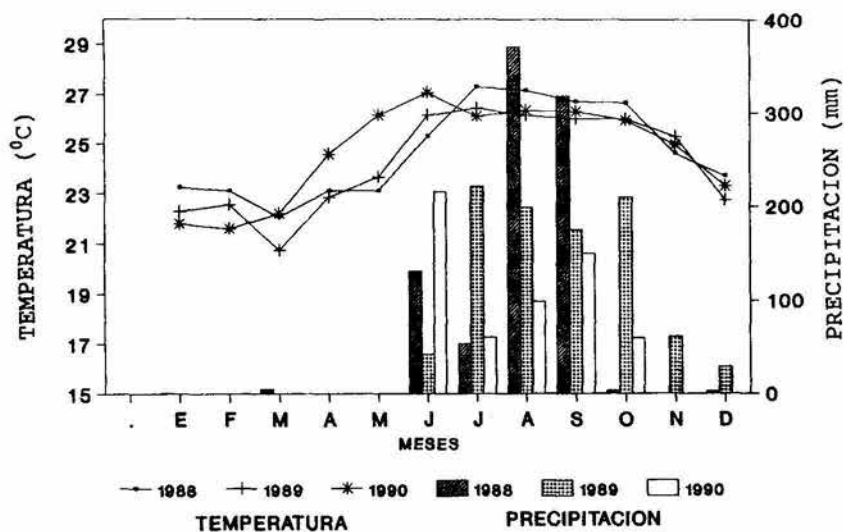


Fig. 1. Temperatura y precipitación media mensual de la región de Chamela durante el estudio.



- Andrews, R. 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- , 1979a. Evolution of life history: a comparison of Anolis lizards from matched Island and Mainland Habitats. *Brevioria Mus. Comp. Zool.* 454:1-54.
- , 1979b. Reproductive effort of female Anolis limifrons (Sauria:Iguanidae). *Copeia* 1979:620-626.
- , 1982. Spatial variation in egg mortality of the lizard Anolis limifrons. *Herpetologica* 38:165-171.
- , 1985. Oviposition frequency of Anolis carolinensis. *Copeia* 1985:259-262.
- , 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Oecologia (Berl.)* 76:376-382.
- , 1991. Population stability of a tropical lizard. *Ecology* 72:1204-1217.
- Andrews, R., and A. S. Rand, 1974. Reproductive effort in Anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- , and -----, 1990. Reproducción estacional y fluctuaciones poblacionales a largo plazo de la lagartija Anolis limifrons. En: Ecología de un Bosque Tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo (Leigh, Rand y Windsor, eds). Smithsonian Tropical Research Institute Balboa, República de Panamá.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous lizards (Sceloporus jarrovi and Sceloporus poinsetti). *Ecology* 54:269-283.
- , 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximate variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- , 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard Sceloporus jarrovi along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- , 1983. Life history variations. Pp. 241-260. In Lizard Ecology, studies of a model organism (Raymond B. Huey, Eric R. Pianka, and Thomas W. Schoener, eds). Harvard Univ. Press, Cambridge.

- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of Sceloporus variabilis in los Tuxtlas, Veracruz, México. Ph.D. Dissertation, University of Georgia. USA. 220 pp.
- Bullock, S. H., 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Bioci., Ser. B 36:297-316.
- , 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Fol. Ent. Mex. 77:5-17.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rate in the iguanid lizard Sceloporus merriami. Ecology 59:770-778.
- , 1982. Demography and life history variation among populations of the iguanid lizard Urosaurus ornatus: Implications for the study of life-history phenomena in lizards. Herpetologica 38:208-221.
- , and B. Miles, 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: The effects of size and phylogeny reconsidered. Am. Nat. 126:231-257.
- Dunham, A. E., D. B. Miles, and D. N. Resnick, 1988. Life history patterns in Squamate Reptiles. 16:443-512 In Biology of the Reptiles. C. Gans (ed.).
- Ferguson, G. W., and T. Brockman. 1980. Geographic differences of growth rate of Sceloporus lizards (Sauria: Iguanidae). Copeia 1980:259-264.
- , and S. F. Fox. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenil side-blotched lizards. Uta stansburiana: its causes and evolutionary significance. Evolution 38:342-349.
- Fleming, T., and R. Hooker. 1975. Anolis cupreus: the response of a lizard to tropical seasonality. Ecology 56:1243-2161.
- Guyer, C., and M. Savage. 1986. Cladistic relationships among Anolis. Syst. Zool. 35:590-531.
- Jenssen, T. A., 1970. Ethoecology of Anolis nebulosus (Sauria, Iguanidae). J. Herp. 4:1-38.
- Jones, S. M., and R. E. Ballinger, 1987. Comparative life histories of Holbrookia maculata and Sceloporus undulatus in western Nebraska. Ecology 68:1828-1838.
- Jones, S. M., R. E. Ballinger, and W. P. Porter. 1987.

- Physiological and environmental sources of variation in reproduction: prairie lizards in a food rich environment. *Oikos* 48:325-335.
- Lister, B. C., and A. A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *J. Anim. Ecol.* 61:717-733.
- Licht, P., and G. C. Gorman, 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean Anolis lizards. *Univ. California Publ. Zool.* 95:1-52.
- Lott, E. J., 1985. Listado florístico de México. 111. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, U.N.A.M., México.
- Lott, E. J., S. H. Bullock, and A. Solís-Magallanes, 1987. Floristic Diversity and structure of Upland and Arroyo Forest of Coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Magaña-Rueda, P., 1986. La familia Bromeliaceae en la costa de Jalisco. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Miles, D. B., and A. E. Dunham. 1992. Comparative analysis of phylogenetic effects in the life history patterns of iguanid reptiles. *Am. Nat.* 139:848-869.
- Miranda, F., y E. Hernández-X, 1963. Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28:29-179.
- Rose, M. R., 1983. Theories of Life-History Evolution. *Amer. Zool.* 23:15-23.
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México.
- Schoener, T. W., and A. Schoener, 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian Anolis lizards. *Oikos* 39:1-16.
- Sexton, O. J., E. P. Ortleb, L. M. Hathaway, R. E. Ballinger, and P. Licht. 1971. A comparative study of the reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52:201-215.
- Solis, J. A., 1980. Leguminosas de Chamela. Tesis profesional de Biología. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Stamps, J. A. 1976. Egg retention, rainfall and egg laying in a tropical lizard Anolis aeneus. *Copeia*:759-764.
- Stamps, J. A. 1983. The relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in juvenile

- lizards. Behav. Ecol. Sociobiol. 12:19-33.
- Stearns, S. C., 1976. Life history tactics: A review of the ideas. Quarterly Review of Biology, 51:3-47.
- , 1977. The evolution of life history traits: A critique of the theory and review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8:145-171.
- , 1980. A new view of life history evolution. Oikos 35: 266-281.
- , 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. New York, USA. 249 p.
- Tinkle, D. W., 1972. The dynamics of a Utah population of Sceloporus undulatus. Herpetologica 28:351-359.
- , and R. E. Ballinger, 1972. Sceloporus undulatus: A study of the intraespecific comparative demography of a lizard. Ecology 53:570-584.
- , and A. E. Dunham, 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. Copeia 1988:1-20.
- , H. M. Wilbur and Tilley, 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. Evolution 24:55-74.
- Vitt, L. J. 1981. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. Am. Nat. 117:506-514.
- , and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. Am. Nat. 112:595-608.
- , and H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. Herpetologica 38:237-255.

**CAPITULO II**  
**REPRODUCCION Y CICLO DE LIPIDOS**

La mayoría de las especies de lagartijas de los trópicos húmedos tienen reproducción continua, pero la mayor producción de huevos está relacionada con el período de mayor precipitación y disponibilidad de alimento (Ballinger, 1977; Fitch, 1982; Rose, 1982). La producción de huevos es un proceso de demanda energética muy alta (Rose, 1982; Selcer, 1992). Tan pronto como la producción de huevos decrece o finaliza al iniciarse la estación de secas, las reservas de lípidos empiezan a incrementarse (Licht y Gorman, 1970; Sexton *et al.*, 1971; Fitch, 1973; Andrews y Rand, 1974; Rose, 1982). Muchas lagartijas almacenan lípidos durante la estación no reproductiva para utilizarlas durante la reproducción (Derickson, 1976; Pond, 1978). La cantidad de lípidos acumulados durante la estación no reproductiva se reflejará en el número y tamaño de los huevos que una hembra produce a lo largo de la estación reproductiva (Rose, 1982; Selcer, 1986, 1992).

La variación en las características de historias de vida (tamaño del cuerpo, fecundidad, crecimiento y supervivencia) de las lagartijas que habitan diferentes tipos de ambientes aún no está bien documentada (Dunham *et al.*, 1988; Tinkle *et al.*, 1993). Características como el tamaño del cuerpo y del huevo pueden variar en respuesta al ambiente en que habitan las lagartijas (Dunham, 1982; Tinkle *et al.*, 1993). En años con alta disponibilidad de alimento, las lagartijas crecen más, y almacenan más energía en forma de cuerpos grasos que las hembras usarán para el desarrollo de los huevos (Selcer, 1992). La variación puede ocurrir entre especies y entre poblaciones de la misma especie (Tinkle *et al.*, 1970; Tinkle y Dunham, 1986; Jones y Ballinger, 1987). Estas variaciones pueden tener bases genéticas y reflejar adaptación evolutiva (Tinkle y Ballinger, 1972; Derickson, 1976). Además, la variación temporal de estas características en las mismas poblaciones sugiere que esta variación puede reflejar respuestas fenotípicas de características plásticas a condiciones diferentes (Ballinger, 1977; Ferguson *et al.*, 1990).

Las condiciones ambientales como la temperatura, la precipitación y el fotoperíodo determinan la respuesta reproductiva de muchas especies de lagartijas (Marion, 1982; Ferguson *et al.*, 1990). Existe consenso en que la causa principal de la reproducción estacional en los anolinos de los trópicos estacionales es el de tener una mayor adecuación. Las hembras que producen más huevos tienen mayor adecuación en el período del año en el que la supervivencia de los huevos y de las crías es máxima (Andrews, 1988; Andrews y Nichols, 1990).

Las fluctuaciones del ambiente se reflejan en la disponibilidad del alimento para las lagartijas (Tinkle *et al.*, 1993). Varios estudios han demostrado que los anolinos son muy sensibles (crecimiento y fecundidad) a los cambios en la cantidad del alimento en el ambiente (Licht, 1974; Andrews, 1976). La tasa de crecimiento de los juveniles baja cuando el alimento es escaso (Andrews, 1976; Stamps, 1977). Se ha sugerido que el éxito en el almacenamiento de lípidos durante la estación de secas en ambientes relativamente no estacionales, le permite a los anolinos producir un mayor número de crías durante la estación de lluvias (Derickson, 1976).

Licht (1974) hipotetizó que el incremento en el almacenamiento de lípidos en los cuerpos grasos durante la estación de secas resulta de una asignación de energía menor a otras actividades, permitiendo conservar una cantidad suficiente de energía para la futura reproducción. Existen evidencias de que los individuos que no se reproducen son los que no almacenan suficientes lípidos para contar con la energía necesaria al inicio de la reproducción (Licht y Gorman, 1970; Gorman y Licht, 1975).

El hígado juega un papel muy importante en la acumulación de lípidos para la estación reproductiva de las lagartijas (Selcer, 1986, 1992). Este órgano se ha considerado una fuente de energía muy importante en el desarrollo de las gónadas de las hembras. Este está conectado con los ovarios y los lípidos son transferidos a los folículos para su desarrollo (Selcer, 1986, 1992). Se ha observado que si a los machos que han alcanzado la madurez sexual se les

suplementa alimento en la estación reproductiva engordan rápidamente, aumentando el tamaño de los cuerpos grasos y el volumen del hígado (Licht, 1974). Esto sugiere que la entrada de energía es insuficiente para permitir el almacenamiento de lípidos en los cuerpos grasos cuando se presenta actividad reproductiva (Licht, 1974; Selcer, 1986).

Para entender el patrón de almacenamiento de energía en los cuerpos grasos y en el hígado, y la relación que tienen con la producción de huevos durante la estación reproductiva, habría que considerar lo siguiente:

1) La talla y la longevidad de los individuos. Las lagartijas más grandes de una población tendrán más éxito en adquirir el alimento y en almacenar lípidos en los cuerpos grasos que las de talla pequeña, antes de que se inicie la reproducción. En las poblaciones de especies de vida larga, los individuos tienen la oportunidad de distribuir la energía en el crecimiento y reproducción simultáneamente, mientras que las de vida corta usan la energía para crecer (secas) y reproducirse (lluvias) en tiempos diferentes. Las primeras tienen la oportunidad de tener varias puestas durante su vida, mientras que las segundas sólo se reproducen en la primera estación de lluvias de su vida. En las especies de vida larga, en años desfavorables en la productividad de alimento, el crecimiento y la producción de huevos podrían ser bajos, pero podrían contar con una segunda oportunidad en la siguiente estación reproductiva. No es así en las especies de vida corta, que sólo se reproducen en la estación siguiente a su nacimiento. En estas especies, la mayor parte de la energía la dedican al crecimiento y, cuando alcanzan la talla a la madurez sexual, a la producción de huevos.

2) El hábitat en que viven: estacional o no estacional. Los hábitats son fluctuantes, es decir, algunos años producen mayor cantidad y calidad de alimento que otros. De la disponibilidad del alimento dependerá el almacenamiento de energía en los cuerpos grasos e hígado, y cómo la energía es asignada a cada una de las actividades.



3) La plasticidad fenotípica en el tamaño de las hembras, y de los huevos y número de eventos reproductivos que presente la especie. El éxito en el almacenamiento de energía en forma de cuerpos grasos se reflejará en las características mencionadas. Si estas características varían dentro y entre poblaciones de la misma especie, entonces el número de huevos producidos y el tamaño de los huevos son una respuesta de la diversidad genética de la especie al ambiente. Esto quiere decir que los genes y el ambiente contribuyen a la variación fenotípica de las características de historia de vida de una especie (Stearns y Koella, 1986).

El objetivo de este estudio es el de investigar las características de los ciclos reproductivos de las hembras y los machos, el tamaño de los huevos, el número de huevos puestos por estación y la relación que tienen los cuerpos grasos y el hígado con la reproducción de Anolis nebulosus.

En este estudio se plantean varias preguntas generales:

1. ¿Qué factores ambientales influyen en el ciclo reproductivo de las hembras y de los machos?
2. ¿Existe alguna relación entre el tamaño del huevo y el número de eventos reproductivos con el tamaño de las hembras?
3. ¿Cuál es la edad y el tamaño al que las lagartijas alcanzan la madurez sexual?
4. ¿Hay alguna correlación entre el tamaño del huevo, el número de huevos durante la estación reproductiva, y los cuerpos grasos y el hígado?
5. ¿Cómo está relacionado el tamaño de los cuerpos grasos y el hígado con la reproducción de las hembras y los machos?

Estas preguntas ayudan a conocer las características reproductivas de Anolis nebulosus, tales como el tiempo que dura la estación reproductiva de las lagartijas, el número de puestas durante la estación reproductiva, y tamaño del huevo. Estas son importantes porque forman parte de la demografía de esta especie.

Cada mes, desde junio de 1988 hasta noviembre de 1990, se recolectaron lagartijas en los poblados de Zapata y Chamela, áreas que se localizan a 14 y 6 km respectivamente del transecto establecido para el estudio de demografía (Capítulo III). Se colectaron entre cinco y ocho hembras y cuatro y siete machos mensualmente. El total de individuos que se colectaron fueron 290: 132 hembras y 158 machos. A cada espécimen se le tomaron los siguientes datos: 1) peso, utilizando una pesola ( $\pm 0.01$  g); 2) longitud hocico-cloaca (LHC) usando un calibrador ( $\pm 0.1$  mm); 3) peso de los cuerpos grasos y 4) peso del hígado, utilizando una balanza analítica ( $\pm 0.001$  g).

En las hembras, se registró el peso y el número de folículos no vitelogénicos, número de folículos vitelogénicos, y huevos en el oviducto. Los folículos se midieron con un calibrador ( $\pm 0.05$  mm) y pesaron con una balanza analítica ( $\pm 0.001$  g). En la época de reproducción, los folículos fueron agrupados en tres categorías: (A) folículos no vitelogénicos incoloros, (B) folículos vitelogénicos de color amarillo, y (C) huevos en el oviducto. El tamaño más pequeño de los folículos vitelogénicos fue de 1.9 mm de diámetro. Las hembras con folículos menores a 1.9 mm se consideraron no reproductivas.

Para saber cómo influye el tamaño del cuerpo de la hembra en algunas características reproductivas, se buscaron correlaciones entre a) el tamaño del huevo en el oviducto y la LHC; b) el tamaño del huevo con el peso del cuerpo; y c) la masa del huevo con la masa del cuerpo. La masa relativa de la nidada (MRN) se determinó dividiendo la masa del huevo por la masa de la hembra menos el peso del huevo (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982; Benabib, 1991). La estimación del número de huevos que una hembra puede poner durante la estación reproductiva se calculó de dos formas: 1) se consideraron todas las hembras que contenían folículos no vitelogénicos, vitelogénicos, y huevos en el oviducto (suma de las tres clases) durante el mes de junio, que es cuando se inicia la reproducción y cuando aún no han puesto ningún huevo; 2) se

multiplicó el tiempo que dura la estación reproductiva (5 meses) por el número de huevos que ponen las hembras en cada mes (3). El intervalo de puesta entre uno y otro huevo se calculó por medio de observaciones de lagartijas marcadas, que se palparon para sentir con folículos vitelogénicos o huevos en el oviducto. Durante el estudio, se observaron cuatro hembras que copularon dos veces con un intervalo de 10 días. Esto sugiere que una lagartija puede poner tres huevos como mínimo por mes durante la estación reproductiva. El período de incubación de los huevos se calculó del intervalo entre la fecha en que se encontraron las primeras hembras con huevos en el oviducto (fines de junio) y la fecha en que se capturaron las primeras crías en el transecto (fines de agosto).

La edad a la que alcanzaron la madurez sexual se determinó observando el momento en que las lagartijas marcadas comenzaron a tener actividad reproductiva. Esto es, en los machos el establecimiento de territorios y en las hembras la presencia de folículos en desarrollo.

En los machos, se midió el ancho y el largo de los testículos y se calculó el volumen testicular mediante la fórmula de una elipsoide (Selby, 1965):

$$V = 4/3 \pi (a/2) (b/2)^2$$

donde  $a = 1/2$  de la longitud testicular y  $b = 1/2$  del ancho testicular. Las lagartijas se clasificaron como adultos (32-35 mm), juveniles (27-31 mm) y crías (19-26 mm) de acuerdo a la LHC. Los machos que se consideraron sexualmente activos fueron aquellos que presentaron gónadas mayores de  $2.59 \text{ mm}^3$  de volumen testicular y una LHC mínima de 32 mm durante la estación reproductiva. Los machos sexualmente activos presentaron los testículos agrandados con los túbulos seminíferos dilatados.

Para saber si los factores ambientales como precipitación y alimento influyeron en el peso de los cuerpos grasos y del hígado en ambos sexos y en las características reproductivas (masa del huevo y número de huevos puestos) en las hembras, se realizaron

análisis de varianza para comparar grupos de meses o años (crecimiento gonádico de las hembras y machos, MRN, cuerpo graso, hígado), [análisis de regresión simple,  $\chi^2$  (para grupos discretos), y t (para variables continuas)]. Las hipótesis nulas se rechazaron si los niveles de significancia eran  $< 0.05$ . Las medidas de tendencia y dispersión son presentados como la media  $\pm 1$  error estándar.

### 2.3.1 Reproducción de las hembras

#### 2.3.1.1 Ciclo reproductivo

La muestra total de hembras recolectadas en este estudio fue de 132 individuos. De éstas, 22 fueron de 1988, 56 de 1989 y 54 de 1990. Todas las hembras adultas recolectadas entre junio y octubre de 1988 ( $n = 22$ ), 1989 ( $n = 21$ ) y 1990 ( $n = 25$ ) contenían las tres clases de folículos (no vitelogénicos, vitelogénicos y huevos en el oviducto) y se consideraron reproductivas. Se observaron cambios significativos en el diámetro de los folículos a lo largo de la época reproductiva de los meses de junio a noviembre de 1988 ( $F_{(5,16)} = 52.46$ ,  $P < 0.05$ ) pero no en 1989 y 1990 (Fig. 1). Durante las estaciones reproductivas de los tres años, las hembras reproductivas presentaron una talla mínima (LHC) de 35 mm y una máxima de 45 mm (Fig. 2).

Los días 24 y 15 de junio de 1988 y 1989, respectivamente, se detectaron las primeras hembras con folículos vitelogénicos en crecimiento, y entre el 19 y 23 de julio tenían huevos. Todas las hembras recolectadas el 25 junio de 1990 presentaron huevos, folículos vitelogénicos y no vitelogénicos. Las hembras de los periodos reproductivos de 1988 y 1989 dejaron de producir huevos en octubre, pero en el mes de noviembre de 1988 y 1989 se encontraron dos y una hembra, respectivamente, con folículos vitelogénicos, mientras que las hembras de 1990 produjeron huevos hasta el mes de noviembre (Fig. 3).

Los factores ambientales estuvieron relacionados con la actividad reproductiva de las hembras. Durante ó en el tiempo que duró el ciclo reproductivo de las hembras de los tres años de estudio el crecimiento folicular estuvo positivamente relacionado con la precipitación ( $r^2 = 0.889$ ,  $F_{(1,10)} = 6.129$ ,  $P < 0.05$ ), la temperatura ( $r^2 = 0.887$ ,  $F_{(1,10)} = 36.94$ ,  $P < 0.05$ ) y el fotoperíodo ( $r^2 = 0.435$ ,  $F_{(1,10)} = 2.34$ ,  $P < 0.25$ ). Además se hizo un análisis de varianza para probar el modelo de regresión.

El inicio del desarrollo de los folículos coincidió con las

primeras lluvias que cayeron en la región. Las primeras lluvias de la temporada de 1988 y 1989 ocurrieron el 18 de junio, mientras que en 1990 ocurrieron el 11 de junio. A fines de junio de los tres años, las hembras que tenían al menos una talla de 35 mm habían alcanzado la madurez sexual.

De siete hembras recolectadas el 24 de junio de 1988 cinco presentaron folículos no vitelogénicos, y dos hembras (28.6%) se encontraron con folículos vitelogénicos con un diámetro de 1.9 y 4.7 mm. De las seis hembras recolectadas el 15 de junio de 1989, sólo una (17.7%) se encontraba en condición reproductiva con un folículo vitelogénico, y fue hasta fines de junio cuando se encontraron todas las hembras con folículos vitelogénicos y huevos en el oviducto. En contraste, en el año de 1990 todas las hembras (100%) colectadas el 25 de junio se encontraron con folículos vitelogénicos y huevos en el oviducto (Fig. 3).

#### 2.3.1.2 Frecuencia y número de eventos reproductivos

Las hembras pusieron un sólo huevo a intervalos de 5 a 10 días durante los 4-5 meses que duró la estación reproductiva (fines de junio a principios de noviembre). A fines de junio de 1988, 1989 y 1990, todas las hembras que presentaron desarrollo folicular aún no habían puesto ningún huevo. La media del número de folículos de las hembras recolectadas en junio, antes de que pusieran el primer huevo, fue de  $15.4 \pm 0.4$  (12-18,  $n = 22$ ; Fig. 4), y en los meses siguientes el número de folículos en desarrollo fue disminuyendo a medida que avanzaba la estación reproductiva. Un análisis de regresión simple mostró que el número de huevos (variable dependiente) puestos estuvo correlacionado positivamente con la LHC (variable independiente) de las hembras de 1988 ( $r^2 = 0.764$ ,  $F_{(1,11)} = 14.057$ ,  $P < 0.05$ ) y de 1990 ( $r^2 = 0.537$ ,  $F_{(1,29)} = 11.331$ ,  $P < 0.05$ ), pero no de 1989 ( $r^2 = 0.174$ ,  $F_{(1,22)} = 0.658$ ,  $P = 0.427$ ). La estimación del número de folículos en crecimiento en cada año de muestreo fue de  $14.75 \pm 1.0$ ,  $13.2 \pm 0.6$  y  $15.6 \pm 0.4$  en 1988, 1989, y 1990, respectivamente.

El peso de los huevos y la LHC de las hembras estuvieron

correlacionados positivamente en 1988 ( $r^2 = 0.566$ ,  $F_{(1,11)} = 3.295$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.670$ ,  $F_{(1,29)} = 18.708$ ,  $P < 0.001$ ), pero no en 1989 ( $r^2 = 0.072$ ,  $F_{(1,22)} = 0.100$ ,  $P > 0.05$ ). Los huevos del mes de septiembre de 1989 fueron más grandes ( $\bar{x} = 0.1342 \pm 0.008$ ) que los de los meses de julio-octubre ( $\bar{x} = 0.1098 \pm 0.006$ ;  $t_{(1,19)} = 1.98$ ,  $P < 0.05$ ), y los del mes de octubre de 1990 fueron más grandes ( $\bar{x} = 0.1369 \pm 0.009$ ) que los huevos de los meses de junio-septiembre ( $\bar{x} = 0.1094 \pm 0.005$ ;  $t_{(2,22)} = 1.96$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 5). Las hembras más grandes del mes de julio de 1988 ( $\bar{x} = 41.3 \pm 0.81$ ), septiembre de 1989 ( $\bar{x} = 41.7 \pm 0.8$ ) y de octubre de 1990 ( $\bar{x} = 42.5 \pm 0.5$ ) presentaron los huevos más grandes.

La masa relativa de la nidada (MRN) promedio de A. nebulosus de 1988 fue mayor ( $\bar{x} = 0.0972 \pm 0.009$ ) que la de 1990 ( $\bar{x} = 0.0747 \pm 0.002$ ;  $t_{(2,32)} = 2.1$ ,  $P < 0.05$ ) pero no con la de 1989 ( $\bar{x} = 0.0850 \pm 0.004$ ;  $t_{(2,28)} = 0.853$ ,  $P > 0.05$ ). La MRN del mes de julio de 1988 fue más alta ( $\bar{x} = 0.1139 \pm 0.023$ ) que la de los meses de septiembre y octubre (Cuadro 1). En octubre de 1989 ( $\bar{x} = 0.0908 \pm 0.01$ ) y 1990 ( $\bar{x} = 0.0903 \pm 0.005$ ) la MRN fue mayor que en el resto de los meses (Cuadro 1).

### 2.3.2 Ciclo de los cuerpos grasos y del hígado de las hembras

Un análisis de varianza mostró que los cuerpos grasos de las hembras varió significativamente entre los meses en 1989 ( $F_{(11,44)} = 3.03$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(11,39)} = 3.34$ ,  $P < 0.05$ ). Los cambios más importantes en la masa de los cuerpos grasos y del hígado ocurrieron entre la estación de secas y la de lluvias (Fig. 6 y 7). Se agruparon los datos por estación y se encontró que el peso de los cuerpos grasos de las hembras durante la estación de secas de 1989 ( $\bar{x} = 0.023 \pm 0.004$ ) y de 1990 ( $\bar{x} = 0.029 \pm 0.004$ ) fue mayor que el de la estación de lluvias ( $\bar{x} = 0.0073 \pm 0.001$ ,  $t_{(2,55)} = 2.91$ ,  $P < 0.05$ ;  $\bar{x} = 0.0096 \pm 0.001$ ,  $t_{(2,54)} = 4.85$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 7). La LHC media de las hembras que alcanzaron a vivir al inicio de la estación reproductiva (junio) fue de  $35.8 \pm 0.49$  en 1988,  $37.8 \pm 1.1$  en 1989 y  $39.7 \pm 0.76$  en 1990. La masa de los cuerpos grasos estuvo relacionada positivamente con la LHC de las

hembras de los meses de 1988 ( $r^2 = 0.309$ ,  $F_{(1,7)} = 3.97$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $r^2 = 0.518$ ,  $F_{(1,6)} = 3.72$ ,  $P < 0.05$ ), y de 1990 ( $r^2 = 0.60$ ,  $F_{(1,10)} = 7.99$ ,  $P < 0.05$ ) (Fig. 7).

En diciembre de 1988 y noviembre de 1989, la masa de los cuerpos grasos mostró un incremento, y entre mayo y junio comenzó a descender. Durante la estación reproductiva de 1990, los cuerpos grasos se mantuvieron a niveles bajos, sin manifestar cambios en el mes de noviembre. Los cambios en el peso del hígado fueron más marcados durante la estación reproductiva de 1988 ( $F_{(5,16)} = 8.08$ ,  $P < 0.05$ ) que en las de 1989 y 1990 (Fig. 6). La masa del hígado fue mayor en la estación de lluvias de 1989 ( $\bar{x} = 0.0592 \pm 0.003$ ) y de 1990 ( $\bar{x} = 0.0874 \pm 0.001$ ) que en las secas ( $\bar{x} = 0.0246 \pm 0.002$ ,  $t_{(2,55)} = 6.29$ ,  $P < 0.05$ ;  $\bar{x} = 0.0390 \pm 0.003$ ,  $t_{(2,54)} = 12.1$ ,  $P < 0.05$  respectivamente; Fig. 7). La masa del hígado en el período de secas de 1989 fue menor ( $\bar{x} = 0.0246 \pm 0.0019$ ) que en las secas de 1990 ( $\bar{x} = 0.0390 \pm 0.003$ ;  $t_{(2,63)} = 2.99$ ,  $P < 0.05$ ). La masa del hígado en las lluvias de 1988 fue menor ( $\bar{x} = 0.0435 \pm 0.006$ ) que en 1989 ( $\bar{x} = 0.0592 \pm 0.0036$ ,  $t_{(2,50)} = 1.8$ ,  $P < 0.25$ ) y 1990 ( $\bar{x} = 0.0874 \pm 0.002$ ,  $t_{(2,38)} = 5.49$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 7).

Se realizó un análisis de regresión simple para conocer si los cuerpos grasos y la masa del hígado influyeron en la masa de las gónadas. La masa de las gónadas de las hembras de la estación reproductiva de 1988 ( $r^2 = 0.409$ ,  $F_{(1,20)} = 4.025$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $r^2 = 0.470$ ,  $F_{(1,54)} = 15.31$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.350$ ,  $F_{(1,52)} = 7.246$ ,  $P < 0.05$ ) estuvo relacionada positivamente con el peso de los cuerpos grasos. El peso del hígado también influyó positivamente en la masa de las gónadas en 1988 ( $r^2 = 0.718$ ,  $F_{(1,54)} = 21.34$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.454$ ,  $F_{(1,52)} = 13.53$ ,  $P < 0.05$ ) pero no en 1989.



### 2.3.3 Reproducción de los machos

#### 2.3.3.1 Ciclo reproductivo

Para conocer el ciclo reproductivo de los machos se recolectaron 158 individuos durante los tres años de estudio. De éstos, 28 correspondieron a 1988, 66 a 1989, y 64 a 1990. De los ejemplares recolectados entre junio y noviembre de 1988, 23 estaban activos reproductivamente y cinco organismos del mes de noviembre ya no se encontraban en actividad reproductiva. La actividad reproductiva de los machos de 1989 y 1990 se inició en el mes de marzo; de cinco y 10 ejemplares, dos (40%) y tres (37.5%), respectivamente, presentaron actividad testicular. El aumento en el diámetro de las gónadas de los machos durante los meses de la estación reproductiva fue en 1988 ( $F_{(5,22)} = 30.72$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $F_{(11,54)} = 23.50$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(11,48)} = 40.0$ ,  $P < 0.05$ ). El pico de actividad reproductiva en los tres años ocurrió de mayo a julio, empezando a decrecer en agosto y finalizando en octubre (Fig. 1).

Los machos más pequeños que presentaron actividad testicular durante la estación reproductiva midieron 32 mm, mientras que el más grande midió 50 mm (Fig. 2). Considerando que los nacimientos ocurrieron a fines de agosto y principios de septiembre y que la actividad reproductiva de los machos se inició en marzo, entonces la madurez sexual la alcanzaron a los 7 meses de edad.

El ciclo de actividad testicular del macho estuvo ligeramente desfasado del de la hembra (Fig. 1). Este patrón concordó con el tamaño en el que los machos alcanzaron la madurez sexual (32 mm), a una talla menor que las hembras y a una edad de siete meses. El desarrollo de las gónadas de los machos estuvo correlacionado positivamente con el fotoperíodo ( $r^2 = 0.917$ ,  $F_{(1,10)} = 53.026$ ,  $P < 0.001$ ), y la temperatura ( $r^2 = 0.532$ ,  $F_{(1,10)} = 3.949$ ,  $P < 0.05$ ), pero no con la precipitación ( $r^2 = 0.339$ ,  $F_{(1,10)} = 1.302$ ,  $P > 0.05$ ).

#### 2.3.3.4 Ciclo del cuerpo graso y del hígado de los machos

La masa de los cuerpos grasos y del hígado de los machos mostró cambios significativos durante los meses del estudio. Los pesos de los cuerpos grasos entre algunos meses de 1988 ( $F_{(5,25)} = 2.43$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $F_{(11,54)} = 4.47$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(7,47)} = 2.30$ ,  $P < 0.05$ ) mostraron cambios significativos (Figs. 8 y 9). Durante los meses que dura la estación reproductiva, los pesos de los cuerpos grasos fueron bajos, pero al terminar, en octubre, empezaron a crecer. Los cuerpos grasos más grandes se encontraron en la estación de secas (Figs. 8 y 9). En 1990, el peso de los cuerpos grasos en la estación de secas fue mayor ( $\bar{x} = 0.0477 \pm 0.004$ ) que en la estación de lluvias ( $\bar{x} = 0.0178 \pm 0.007$ ,  $t_{(2,62)} = 2.63$ ,  $P < 0.05$ ).

Los cambios en la masa del hígado fueron significativos en algunos meses de 1988 ( $F_{(5,22)} = 16.19$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $F_{(11,54)} = 3.15$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(7,48)} = 55.02$ ,  $P < 0.05$ ). Se agruparon los datos de cada mes para compararlos por estaciones (de secas y de lluvias). La masa del hígado en la estación de secas ( $\bar{x} = 0.0328 \pm 0.0014$ ) y de lluvias ( $\bar{x} = 0.0348 \pm 0.004$ ) de 1989 fue similar. Sin embargo, en las secas de 1989 fue menor ( $\bar{x} = 0.0328 \pm 0.0014$ ) que en las secas de 1990 ( $\bar{x} = 0.0589 \pm 0.004$ ,  $t_{(2,86)} = 4.50$ ,  $P < 0.05$ ). Lo mismo ocurrió en la estación de lluvias de 1989 ( $\bar{x} = 0.0348 \pm 0.0014$ ) y de 1990 ( $\bar{x} = 0.0596 \pm 0.004$ ; Fig. 9).

Cuando la masa testicular decreció, los cuerpos grasos y el hígado incrementaron su peso y fue cuando los organismos empezaron a acumular lípidos. Un análisis de regresión mostró que el peso de los cuerpos grasos estuvo correlacionado positivamente con la disponibilidad del alimento en el campo ( $r^2 = 0.603$ ,  $F_{(2,155)} = 44.279$ ,  $P < 0.001$ ), usando todos los datos de los tres años de estudio. Usando los datos de cada año, se encontró que el diámetro de las gónadas estuvo positivamente corelacionado con la masa de los cuerpos grasos y del hígado en 1988 ( $r^2 = 0.926$ ,  $F_{(2,25)} = 75.694$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $r^2 = 0.52$ ,  $F_{(2,63)} = 11.404$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.925$ ,  $F_{(2,155)} = 44.279$ ,  $P < 0.05$ ).

### Ciclo reproductivo

El patrón reproductivo encontrado en A. nebulosus fue estacional: la producción de huevos coincidió con las primeras lluvias y finalizó cuando éstas disminuyeron. En 1988 y 1989, las hembras produjeron los primeros huevos en julio, mientras que las de 1990 lo hicieron en junio. Este desfase podría deberse a que las lluvias de los primeros años fueron más tardías (18 de junio) que en 1990 (11 de junio). Los factores ambientales estuvieron correlacionados positivamente con el ciclo reproductivo de las hembras. Sin embargo, no se puede decir cuál de los tres factores es el más importante en la recrudescencia gonádica. La producción de huevos se inició después de las primeras lluvias. Este hecho sugiere que la lluvia fue el factor que desencadenó la actividad gonádica de las hembras. Se ha mencionado que la temperatura y el fotoperíodo son los factores que estimulan la reproducción en algunas especies de Anolis del Caribe (Gorman y Licht, 1974; Sexton y Brown, 1977; Lee et al., 1989), mientras que en otras, es la precipitación (Gorman y Licht, 1975; Andrews y Sexton, 1981; Fitch, 1982; Campbell et al., 1989).

El ciclo reproductivo de los machos se inició en abril, con un desfase de 88 días antes que el de las hembras. Este patrón indica que los machos alcanzaron la madurez sexual antes que las hembras a una talla mínima de 32 mm y a una edad de siete meses. Los factores ambientales correlacionados con la actividad reproductiva de los machos fueron la temperatura y el fotoperíodo. Parece ser que estos factores juegan un papel importante en la recrudescencia testicular de muchas especies de Anolis (Licht y Gorman, 1970; Gorman y Licht, 1974).

El patrón reproductivo de los machos fue parecido al de algunas especies de lagartijas del género Sceloporus que habitan en zonas templadas. La actividad testicular de las especies que habitan en este ambiente se inicia antes que el período fértil de las hembras (Guillette y Bearce, 1986). Esta característica es

diferente en algunas especies de Anolis como: Anolis trinitatis, A. grahami, A. limifrons, A. lineatopus y A. aeneus, en las cuales el ciclo reproductivo de los machos empieza al mismo tiempo que el de las hembras y hay actividad reproductiva en casi todo el año (Licht y Gorman, 1970; Lee et al., 1989). En ambientes templados, las hembras de algunas especies presentan espermateca. Esta característica favorece que los machos presenten actividad gonádica antes que las hembras y puedan copular almacenando estas el esperma para la fertilización de los huevos futuros. En las especies que presentan reproducción simultánea y que no presentan espermateca, las hembras tendrían desventaja en el sentido de que tienen que copular en cada puesta de huevo, y por ello el gasto energético debe ser mayor. Este patrón también debe estar relacionado con la proporción de sexos. En ambientes templados estacionales con ciclos reproductivos desfasados y hembras con espermateca, se favorece una proporción de sexos menor en machos que en hembras, mientras que en especies de ambientes tropicales sin espermateca se favorece una proporción de sexos mayor o por lo menos de 1:1.

La población de A. nebulosus de Chamela es anual. Los individuos de la nueva generación de A. nebulosus alcanzaron su tasa máxima de crecimiento en las secas. La edad a la que esta población alcanzó la madurez sexual fue diferente a otras especies del Caribe. Algunas poblaciones del Caribe alcanzan la madurez sexual desde los dos meses, mientras que otras después de los 12 (Ruibal et al., 1972; Rose, 1982). Esta característica podría estar relacionada con el período reproductivo de cada especie. Las poblaciones del Caribe que crecen más rápido, se reproducen a una edad muy temprana. Estas poblaciones de ambientes tropicales no estacionales posiblemente tienen alimento disponible todo el año para el crecimiento y el almacenamiento de energía en forma de cuerpos grasos para la reproducción. En cambio, A. nebulosus no necesita crecer tan rápido y alcanzar la madurez a una edad tan temprana, puesto que tiene que esperar las primeras lluvias de la estación para reproducirse; además, el alimento podría estar más

limitado en este ambiente.

La dicotomía en la actividad reproductiva de A. nebulosus (estacional) con otras especies de Anolis de ambientes no tan estacionales (continua) probablemente podría implicar la existencia de diferencias genéticas en la respuesta a los factores ambientales. Existen especies que varían en la plasticidad de su respuesta gonádica a los estímulos ambientales. Gorman y Licht (1975) observaron cambios en el desarrollo de las gónadas cuando las lagartijas fueron transferidas entre hábitats de partes altas y bajas, mientras que otras especies parecen tener patrones relativamente fijos que son independientes de las condiciones climáticas locales. A. nebulosus, que habita en un ambiente estacional tiene una tasa de crecimiento lento y sólo se reproduce durante la estación de lluvias. La reproducción estacional podría deberse a que el alimento es abundante para el crecimiento de las crías en la época de lluvias, mientras que en las secas el alimento podría ser una limitante para el desarrollo de las crías y juveniles. La plasticidad genética de A. nebulosus podría estar funcionando en el ambiente que habita.

#### Frecuencia y número de huevos

El número de huevos puestos en la temporada estuvo correlacionado con la LHC de las hembras. Este patrón parece ser una característica del género (Andrews y Rand, 1974). El intervalo de puesta de un huevo cada 5 a 10 días durante la estación reproductiva es semejante al reportado para A. carolinensis (Gordon, 1956; Tinkle, 1969; Crews, 1973; Andrews, 1985), A. limifrons y A. polylepis (Andrews y Rand, 1974). El número de puestas por estación reproductiva y el número de huevos por puesta se han determinado en muchas especies de lagartijas de la familia Phrynosomatidae. La talla del cuerpo de Uta stansburiana, A. limifrons, y A. carolinensis son comparables con aquellas de A. nebulosus; esas especies tienen cambios poblacionales anuales y alto potencial reproductivo (número de huevos puestos durante su vida). U. stansburiana produce un promedio de 12 huevos

distribuidos en tres puestas (Tinkle, 1967). Esta fecundidad no es diferente al número de huevos puestos por A. nebulosus, A. limifrons y A. carolinensis durante el mismo período de tiempo (entre 11 y 15 huevos). Tinkle et al. (1970) encontraron una correlación significativa entre el tamaño de la hembra y el número de huevos por puesta en especies que viven en ambientes templados, pero no en los trópicos. Sugirieron que el tamaño de la puesta en especies tropicales está ajustada diferencialmente pero no así en los ambientes templados, y argumentaron que la alta competencia intraespecífica en los trópicos podría resultar en la selección de huevos grandes con incremento en la supervivencia más que de un tamaño de puesta grande. Sin embargo, no hay evidencias de que las especies de los trópicos tengan huevos más grandes que las de zonas templadas, y que la competencia intraespecífica sea más alta en los trópicos que en los ambientes templados no ha sido demostrado. Se cree que el tamaño pequeño del huevo en Anolis de ambientes tropicales no permite huevos más grandes para facilitar la oviposición frecuente (Andrews y Rand, 1974). La oviposición frecuente es posible porque solamente un huevo madura a un tiempo, mientras otro folículo vitelogénico se desarrolla en el ovario. Es decir, si el huevo fuera más grande, disminuiría el número de puestas, la energía se dividiría en menos huevos y se alargaría la frecuencia de puesta. El desarrollo de los huevos en este grupo de lagartijas es diferente al de lagartijas de la familia Phrynosomatidae, en las cuales el desarrollo y la puesta ocurren simultáneamente.

El potencial reproductivo también puede variar con la edad a la que se alcanza la madurez y la frecuencia en la producción de huevos. Las hembras que maduraron al alcanzar los 35 mm, a la edad de 9 meses, y que vivieron toda la estación reproductiva, tuvieron la ventaja de tener más crías que las que alcanzaron la madurez tardíamente o las que murieron antes de finalizar la estación reproductiva. El tiempo medio de sobrevivencia de las hembras después de madurar fue de 6.0 meses (ver capítulo de demografía). Las hembras que sobrevivieron toda la estación reproductiva

pusieron un promedio de 15.4 huevos en los tres años. Si todas las hembras sobrevivieran, la población tendría una  $r$  poblacional en crecimiento, pero esto no sucede en las poblaciones, al menos no en esta. Las hembras que no sobrevivieron en toda la estación reproductiva participan en el tamaño de la  $r$  poblacional, ya sea manteniéndola en equilibrio o disminuyéndola.

#### Tamaño del huevo

Hasta ahora se ha encontrado que en el género Anolis, el tamaño de las crías al nacer es una función del tamaño de la hembra (Licht y Gorman, 1970; Andrews y Rand, 1974). Esto puede confirmarse por la relación que tuvo el peso del huevo y la LHC de las hembras (datos de dos de los tres años de estudio). Las crías más grandes que se registraron al nacer ( $\bar{x} = 22.0 \pm 0.5$  mm (19.0-24.0) podrían ser de hembras con una LHC más grande. El peso de las crías varió desde 0.2 hasta 0.3 gramos. Esto podría indicar que las hembras mejor alimentadas alcanzaron una mayor LHC y produjeron crías de mayor peso que las que no lo hicieron.

#### Masa relativa de la nidada (MRN)

La MRN está bajo diferentes presiones de selección que el tamaño del huevo o el número de huevos. La masa de la puesta en función de la masa del cuerpo influye en la probabilidad de escape a los depredadores así como en el comportamiento de forrajeo (Vitt y Price, 1982).

La MRN encontrada en A. nebulosus no la podemos discutir en el contexto de escape de los depredadores o forma de forrajeo, ya que no contamos con estos datos. Sin embargo, el hecho de presentar una MRN baja podría ser explicada por la influencia del cuerpo pequeño y los hábitos arborícolas de la especie. Una MRN baja podría favorecer un mayor desplazamiento de una lagartija, ya que tiene mayor oportunidad de cambiarse de un árbol a otro por medio de las ramas sin necesidad de tener que buscar un sitio más resistente para hacerlo como en otras especies.

La variación de la MRN está relacionada con la LHC y con la disponibilidad de los recursos (Vitt y Price, 1982). La MRN de 1988 fue mayor que en 1989 y 1990. Esto podría ser explicado a que la precipitación y la disponibilidad de alimento fueron mayores en 1988, y a que las hembras se alimentaron más que el resto de los años (capítulo de alimentación). Con respecto a la LHC, no se puede explicar, puesto que las hembras analizadas de los tres años fueron similares en LHC ( $\bar{x} = 41.0 \pm 0.20$  mm).

#### Ciclo de los cuerpos grasos y del hígado

Las condiciones de humedad necesarias para la incubación de los huevos podría ser muy determinante. La precipitación, indirectamente a través de su efecto sobre el alimento disponible, y éste en la tasa de crecimiento puede determinar, por lo menos en parte, el patrón reproductivo estacional de A. nebulosus. De diciembre a mayo, durante el período de secas, las hembras estuvieron en pleno crecimiento y almacenaron cuerpos grasos. Cuando las hembras empezaron a reproducirse, los cuerpos grasos decrecieron, pero la masa del hígado aumentó paralelamente con la producción de huevos. Este patrón podría indicar que las reservas de los cuerpos grasos de las hembras estuvieron destinados al desarrollo y a la producción de los primeros huevos, y el hígado estuvo relacionado con el procesamiento de la energía obtenida del alimento y utilizada en las subsiguientes puestas (Hahn y Tinkle, 1965). Este patrón fue similar al de otras especies del Caribe, como A. richardii, A. grahami, A. lineatopus y A. sagrei, las cuales presentaron cuerpos grasos más grandes en las secas, cuando la reproducción era baja. En contraste, A. acutus que habita en un ambiente tropical estacional mostró cuerpos grasos más pequeños durante las secas (menos de 75 mm por mes) y más grandes al mismo tiempo que ocurrió la mayor producción de huevos, en las lluvias (más de 125 mm por mes).

En resumen, comparando la reproducción de A. nebulosus con la de otras especies del mismo género encontramos que: el ciclo reproductivo de algunas poblaciones de A. limifrons, A.



tropidogaster y A. auratus estuvo ajustada al ambiente que habitan. Sexton et al. (1971) mostraron que A. limifrons fue más flexible que A. auratus en el sentido de que algunas poblaciones de A. limifrons continuaron la reproducción cuando otras poblaciones no lo hicieron. En el pacífico, la reproducción se redujo significativamente en la estación de secas. En el Istmo de Panamá, la actividad reproductiva de la población de A. limifrons disminuyó pero no tanto como en A. auratus. La respuesta reproductiva de A. limifrons al ambiente podría ser debido a la flexibilidad genética de esta especie.

La reproducción de las hembras de A. nebulosus fue estacional y sincronizada con las lluvias. La reproducción de algunas especies de Anolis del Caribe como A. limifrons, A. trinitatis, entre otras, se extendió durante todo el año pero disminuyó durante la estación de secas (Fig. 10). La máxima producción de huevos de las especies del Caribe ocurrió durante el período de lluvias más intensas (Fig. 11). La estación de lluvias en el Caribe se prolonga todo el año, mientras que en Chamela es estacional. La precipitación se ha considerado como un factor que controla la reproducción de las hembras de algunas especies del Caribe, como lo fue con A. nebulosus durante este estudio. La temperatura del ambiente fue muy similar a lo largo del año en todos los sitios del Caribe, aunque con un ligero incremento en el período de lluvias. El período reproductivo más corto de A. nebulosus en comparación con la mayoría de las especies del Caribe fue compensado por un intervalo más corto de puesta entre huevo y huevo que el de la mayoría de las especies del Caribe.

A. nebulosus mostró un patrón muy similar al de las especies del Caribe en el cambio de la masa de los cuerpos grasos y del hígado. La masa de los cuerpos grasos fue mayor en la temporada de secas que en la de lluvias, mientras que la del hígado fue mayor durante la reproducción. En contraste, en A. acutus que habita en un ambiente tropical estacional de las Islas Vírgenes, la masa máxima de los cuerpos grasos se mostró durante la estación reproductiva, cuando se encontró el mayor porcentaje de hembras

con huevos en el oviducto (Ruibal et al., 1972). Esto hace pensar que no existe un patrón fijo en la acumulación de cuerpos grasos en especies de Anolis que habitan en ambientes estacionales.

Una característica de A. nebulosus que la hace diferente a otras especies de Anolis es que sólo un oviducto presenta huevo, mientras que otro folículo está en formación en el otro ovario durante la estación reproductiva. Otras especies del Caribe, como A. acutus (Ruibal et al., 1972), A. cristatellus, A. pulchellus (Gorman y Licht, 1974), A. humilis (Campbell et al., 1989) mostraron dos huevos oviductales, es decir, un huevo en cada oviducto simultáneamente. Este patrón ha sugerido que estas especies retienen los huevos por algún tiempo. La retención de huevos en el oviducto, hasta el momento sólo se ha reportado en especies de Anolis que tienen reproducción continua durante todo el año. También está asociado con la longitud y severidad de la estación de secas (Andrews y Rand, 1974; Stamps, 1976). La humedad del hábitat juega un papel muy importante en la retención del huevo en el cuerpo de la lagartija (Stamps, 1976). Este fenómeno podría ser una ventaja selectiva bajo condiciones ambientales adversas para retener los huevos hasta que las condiciones sean favorables (Gorman y Licht, 1974; Stamps, 1976). En A. nebulosus no se presenta este patrón, y esto podría deberse a que el período de reproducción está sincronizado con las lluvias. La ventaja de no presentar retención de huevos podría ser que la frecuencia de puesta de huevos es mayor que las especies que sí retienen sus huevos.

Finalmente, las preguntas que se propusieron en este capítulo fueron contestadas. Sin embargo es necesario hacer experimentos para probar el grado en que participan los factores ambientales (temperatura, precipitación y el alimento) en el ciclo reproductivo de las hembras y los machos y en las características de historia de vida (tamaño del huevo, número de huevos durante la estación reproductiva).

Cuadro 1.- Características de la masa relativa de la nidada (MRN), error estandar (EE) y número de ejemplares analizados (n) de Anolis nebulosus.

	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre
<b>1988</b>						
MRN	----	0.1139	----	0.0859	0.0919	-----
EE	----	0.024	----	0.003	0.010	-----
N	----	3	----	3	3	-----
<b>1989</b>						
MRN	----	0.0881	0.0644	0.0799	0.0908	-----
EE	----	0.006	0.008	0.009	0.010	-----
N	----	10	3	4	4	-----
<b>1990</b>						
MRN	0.0695	0.0854	0.0754	0.0625	0.0903	0.0822
EE	0.003	0.008	0.003	0.002	0.005	----
N	9	5	4	4	2	1

2.5. FIGURAS

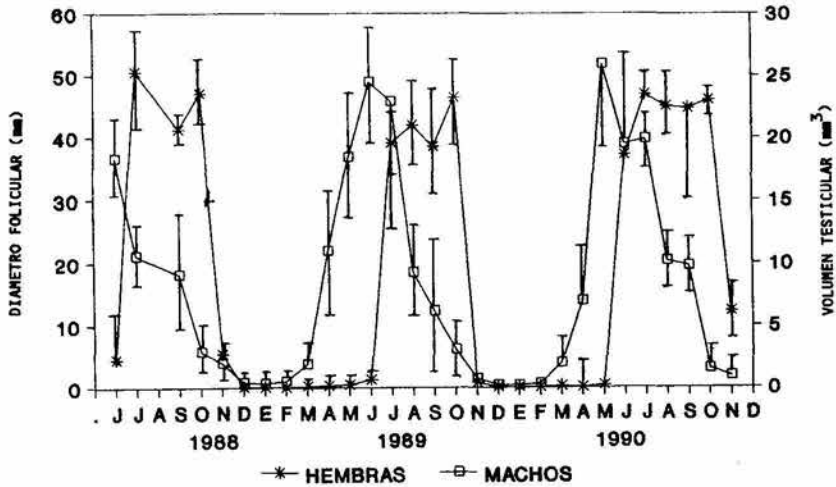


Fig. 1. Ciclo reproductivo y cambios gonádicos de las hembras y de los machos de *A. nebulosus*. durante los tres años de estudio.

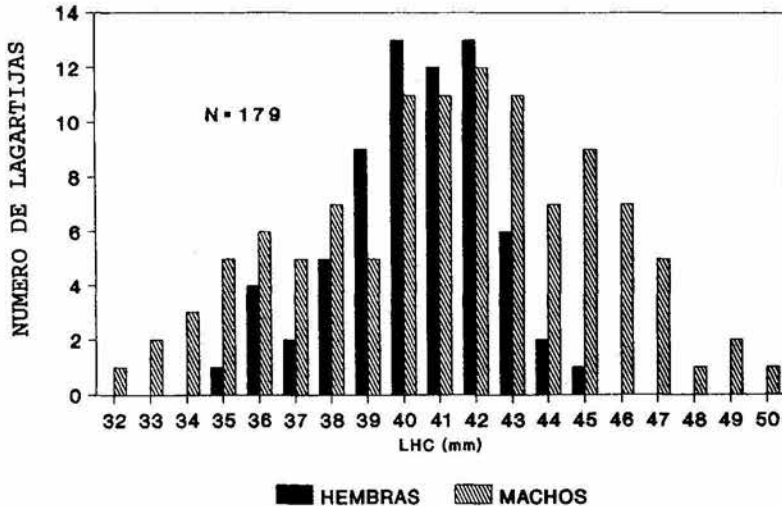


Fig. 2. Distribución de las clases de tallas de los individuos adultos durante la época de máxima actividad reproductiva de ambos sexos (abril-noviembre de los tres años).

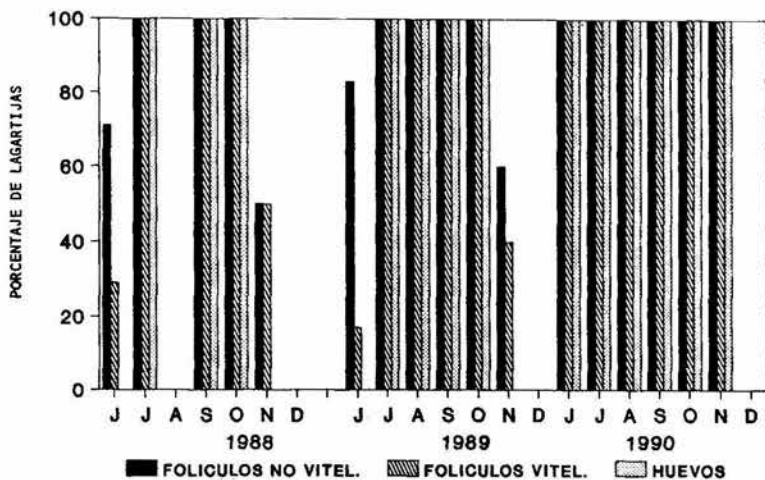


Fig. 3. Condición reproductiva de las hembras de *A. nebulosus* en cada uno de los períodos reproductivos de cada año (1988-1990).

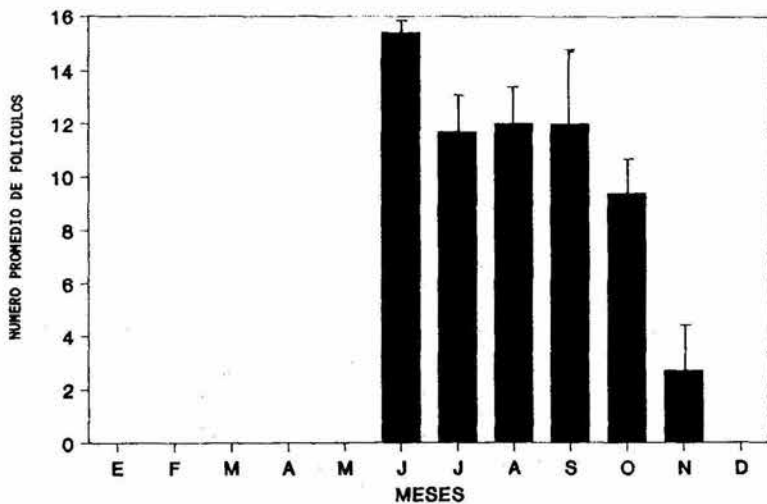


Fig. 4. Promedios mensuales del número total de folículos de cada hembra durante los tres años de estudio.

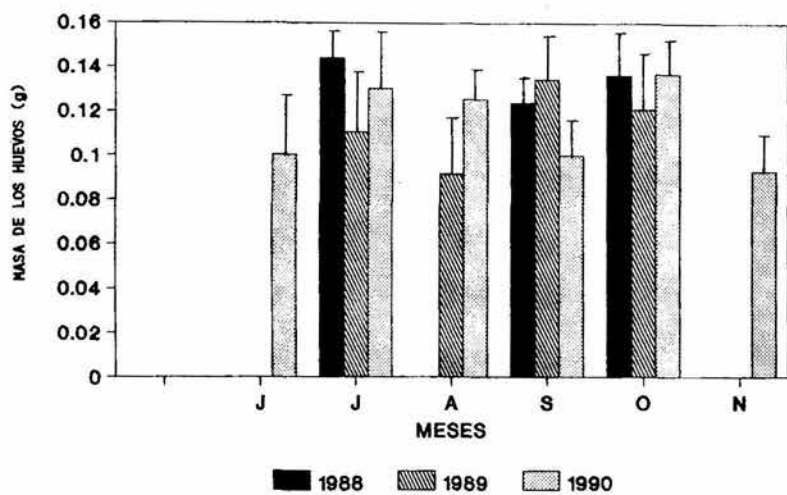


Fig. 5. Masa promedio de los huevos producidos por mes durante los tres años de estudio.

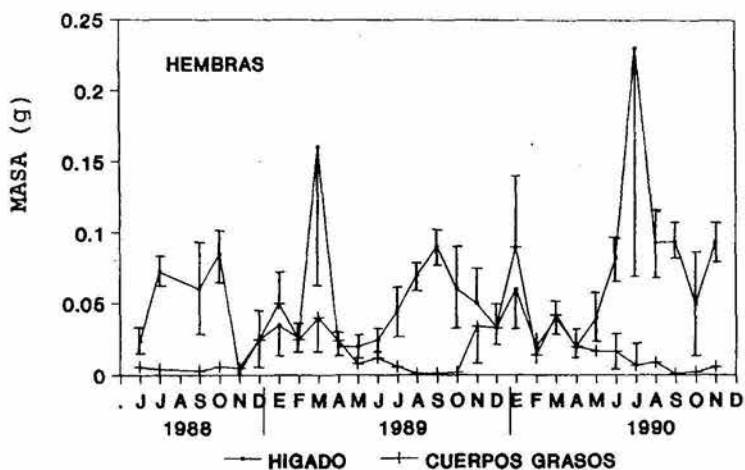


Fig. 6. Ciclo anual de la masa del hígado y de los cuerpos grasos de las hembras durante los tres años de estudio.

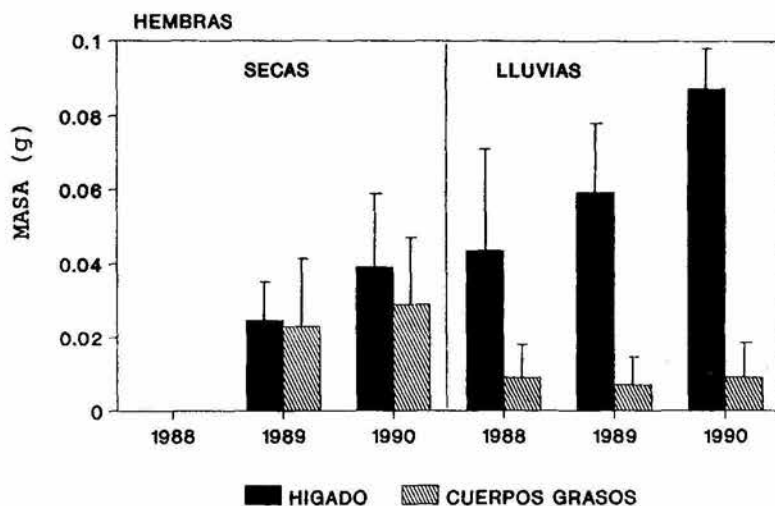


Fig. 7. Cambios promedios en la masa del hígado y de los cuerpos grasos de las hembras en la estación de secas y de lluvias de los tres años de estudio.

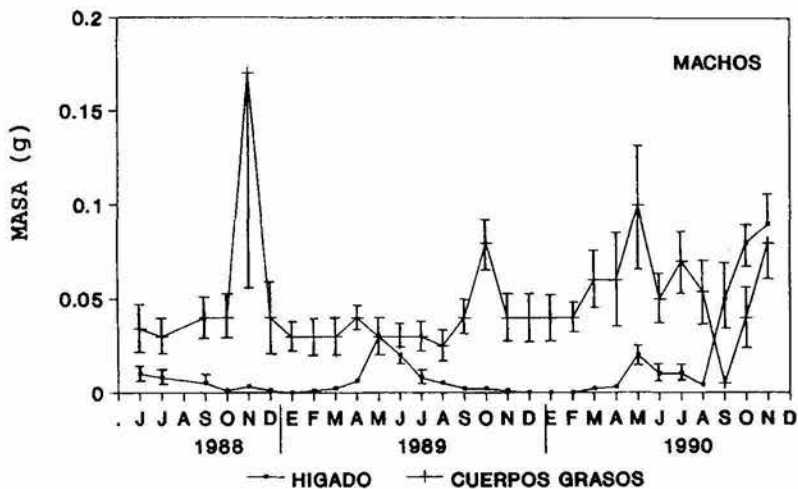


Fig. 8. Ciclo anual de la masa del hígado y los cuerpos grasos de los machos durante los tres años de estudio.

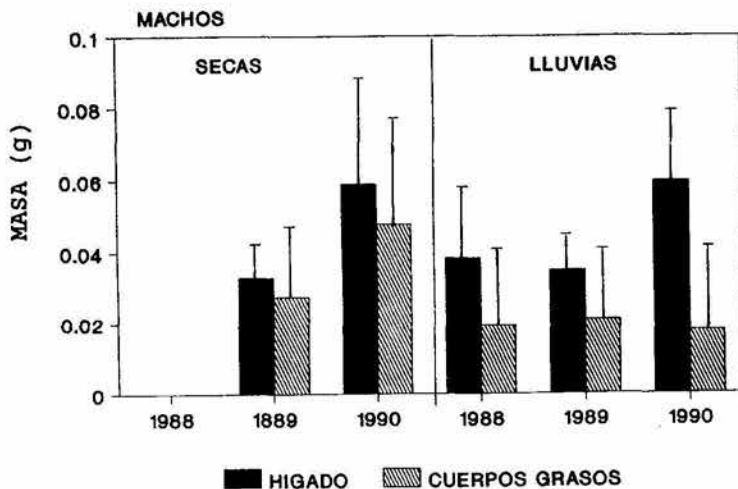


Fig. 9. Cambios promedios en la masa del hígado y de los cuerpos grasos de los machos en la estación de secas y de lluvias de los tres años de estudio.



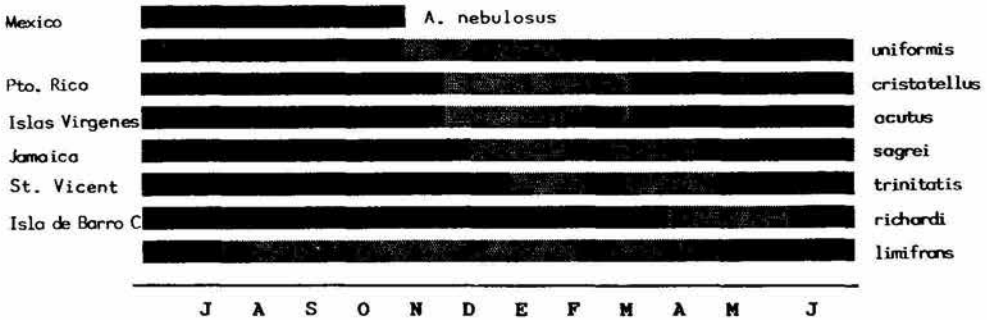


Fig. 10. Estacionalidad de la actividad ovárica de algunas especies de *Anolis* de las Islas del Caribe.

■ Todas las hembras grávidas

▨ Mitad de las hembras de la población grávidas

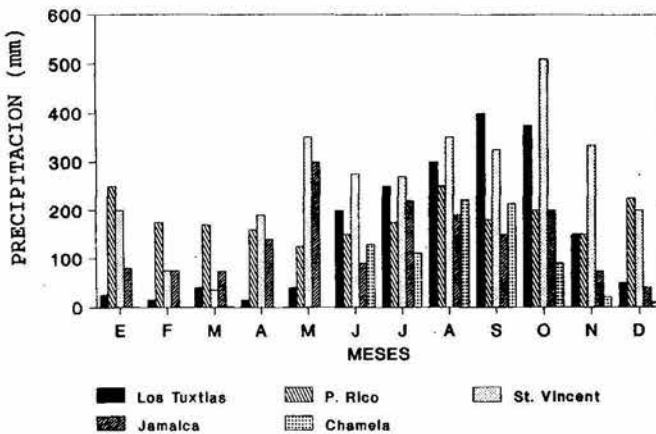


Fig. 11. Precipitación media mensual de algunos sitios del Caribe y de México.

- Andrews, R. M. 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- , 1985. Oviposition frequency of Anolis carolinensis. *Copeia*: 1985:259-262.
- , 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Oecologia* (Berlin) 76:376-382.
- , and J. D. Nichols. 1990. Survival of a small tropical. *Oikos* 57:215-221.
- , and S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline Lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- , and O. J. Sexton. 1981. Water relations of the eggs of Anolis auratus and Anolis limifrons. *Ecology* 62:556-562
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in lizard. *Ecology* 58:628-635.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of Sceloporus variabilis in Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Doctoral (PhD). University of Georgia, USA. 220 pp.
- Campbell, J. A., D. R. Formanowicz, Jr., and P. B. Medley. 1989. The reproductive cycle of Norops uniformis (Sauria:Iguanidae) in Veracruz, México. *Biotropica* 21:237-243.
- Crews, D. 1973. Behavioral correlates to gonadal state in the lizard, Anolis carolinensis. *Hormones and behavior* 4:307-313.
- Derickson, W. K. 1976. Ecological and physiological aspects of reproductive strategies in two lizards. *Ecology* 57:445-458.
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard Urosaurus ornatus: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- , D. B. Miles, and D. N. Resnick. 1988. Life history patterns of squamate reptiles. Pages 441-522 In *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B. Defense and life history (C. Gans and H. Pough, eds). John Wiley & Sons, New York, USA.
- Ferguson, G. W., H. L. Snell, and A. J. Landwer. 1990. Proximate control of variation of clutch, egg, and body size in a West-Texas population of Uta stansburiana stejnegeri (Sauria:

- Iguanidae). *Herpetologica* 46:227-238.
- Fitch, H. S. 1973. A field study of Costa Rican lizards. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 50:39-126.
- , 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 96:1-53.
- Gordon, R. E. 1956. The biology and biodemography of Anolis carolinensi carolinensis Voigt. Doctoral Dissertation Series, Pub. No: 20, 303. University Microfilms, Ann Arbor, Michigan.
- Gorman, G. C. And P. Licht. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical Anolis lizards. *Ecology* 55:360-369.
- , and -----, 1975. Differences between the reproductive cycles of sympatric Anolis lizards on Trinidad. *Copeia* 1975:332-337.
- Guillette, L. J. Jr., and D. A. Bearce. 1986. The reproductive and fat Body Cycles of the Lizard, Sceloporus grammicus disparilis. *Trans. Kans Acad. Sci.* 89:31-39.
- Hahn, W. E., and D. W. Tinkle. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard Uta stansburiana. *J. Exp. Zool.* 158:79-86.
- Jones, S. M., and R. E. Ballinger. 1987. Comparative life-histories of Holbrookia maculata and Sceloporus undulatus in Western Nebraska. *Ecology* 68:1828-1838.
- Lee, J. C., D. Clayton, S. Eisenstein and I. Perez. 1989. The reproductive cycle of Anolis sagrei in Southern Florida. *Copeia* 1989:930-937.
- Licht, P. 1974. Response of Anolis lizards to food supplementation in nature. *Copeia* 1974:215-220.
- , and G. C. Gorman. 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean Anolis lizard. *Univ. Calif. Publ. in Zool.* 95:1-52.
- Marion, K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard Sceloporus undulatus. *Herpetologica* 38:26-39.
- Pond, C. M. 1978. Morphological aspects and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 9:519-570.

- Rose, B. 1982. Food intake and reproduction in Anolis acutus. Copeia 1982:322-330.
- Ruibal, R., R. Philibosian and J. L. Adkins. 1972. Reproductive cycle and growth in the lizard Anolis acutus. Copeia 1972:509-519.
- Selby, S. M. 1965. Standard math tables. Fourteenth ed. Chemical Rubber Co.
- Selcer, K. W. 1986. Relationship between clutch development and variation in fatbody mass and liver mass of female keeled earless lizards, Holbrookia propinqua (Sauria: Iguanidae). Southw. Natur. 31:9-14.
- , 1992. Lipid storage during formation of early- and late-season clutches in the gecko Hemidactylus turcicus. J. Herpetol. 26:209-213.
- Sexton, O. J., and K. M. Brown. 1977. The reproductive cycle of an iguanid lizard Anolis sagrei. From Belize. J. Natur. Hist. 11:241-250.
- , J., E. P. Ortleb, L. M. Hathway, R. E. Ballinger and P. Licht. 1971. Reproduction cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. Ecology 52:201-215.
- Stamps, J. A. 1976. Egg retention, rainfall and egg laying in a tropical lizard Anolis aeneus. Copeia 1976: 759-764.
- , 1977. Rainfall, moisture and dry season growth rates in Anolis aeneus. Copeia 1977:415-419.
- Stearns, S. C. and J. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions for norms of reactions for age- and size-at-maturity. Evolution 40, 893-913.
- Tinkle, D. E. 1967. The life and Demography of the side-blotched lizard. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 132:1-182.
- , 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. Am. Nat. 103:501-516.
- , and R. A. Ballinger. 1972. Sceloporus undulatus: A study of the intraspecific comparative demography of a lizard. Ecology 53:570-584.
- , and A. E. Dunham. 1986. Comparative life-histories of two syntopic sceloporine lizards. Copeia 1986:1-17.

- , H. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evol.* 24:55-74.
- , A. D. Dunham, and J. D. Congdon, 1993. Life history and demographic variation in the lizard Sceloporus graciosus: A long-term study. *Ecology* 74:2413-2429.
- Vitt, L. J., and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112:595-608.
- , and H. J. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-255.

**CAPITULO III**  
**DEMOGRAFIA**

Los estudios de Tinkle (1969) y Tinkle et al. (1970) sobre las historias de vida de las lagartijas de ambientes templados y tropicales demostraron que existe una gran variabilidad en las características de historias de vida. En estos estudios definieron tres grupos distintos, cada uno describiendo una "estrategia de vida" diferente. Primero, especies de talla pequeña, madurez temprana, vida corta, ovíparas, nidadas múltiples y pequeñas por estación reproductiva, en ambientes tropicales estacionales y no estacionales. Segundo, especies vivíparas y ovíparas, de talla grande, madurez tardía, vida larga, una sola nidada con un número grande de huevos por estación reproductiva, en ambientes templados. Tercero, especies de madurez temprana, y múltiples nidadas grandes por estación, en ambientes tropicales estacionales y no estacionales.

Una vez determinados tales patrones de variación en las características de historias de vida, Tinkle et al. (1970) enfocaron su discusión sobre la compensación potencial por la madurez tardía. Los primeros trabajos teóricos (Cole, 1954; Lewontin, 1965) demostraron que la madurez tardía podría resultar en una disminución substancial en la adecuación de los individuos. Tinkle et al. (1970) argumentaron que si la madurez tardía evolucionó por selección natural, este decremento debe ser balanceado por una ganancia en la adecuación. Su hipótesis incluyó: a) incremento de la puesta debido a las relaciones alométricas entre tamaño de la puesta y el tamaño del cuerpo, b) incremento en la supervivencia del adulto, como un resultado del incremento del cuerpo y c) incremento de la supervivencia desde el nacimiento hasta la madurez sexual como resultado de un incremento del cuidado paterno (especies vivíparas). Estos autores reconocieron que las características de historia de vida que encontraron fueron de datos de un pequeño número de especies y de variables medidas para cada especie. Tinkle et al. (1970) mencionaron que los datos mínimos requeridos para los estudios comparativos de la evolución de la variación de las historias de

vida en lagartijas deben incluir: 1) edad a la primera reproducción, 2) número de puestas por estación, 3) tamaño absoluto del huevo y tamaño del huevo relativo al tamaño de la hembra (masa relativa de la nidada), 4) supervivencia y fecundidad específica de cada edad, y 5) supervivencia desde el nacimiento a la edad a la primera reproducción.

Los intentos para probar y afinar las predicciones hechas por Tinkle et al. (1970) acerca de la evolución de las historias de vida han estimulado un desarrollo extenso de estudios sobre la demografía y variación en los patrones reproductivos de las lagartijas (v. gr. Dunham, 1981; Stearns, 1984; Jones y Ballinger, 1987; Benabib, 1991; James, 1991; Tinkle et al., 1993). Estos estudios han mostrado que existen variaciones inter- e intrapoblacionales. Sin embargo, no han ayudado del todo a clarificar el grado de variación y sus causas de algunas de las características de historias de vida de muchas especies de lagartijas (Dunham, 1982; Dunham y Miles, 1985; Tinkle y Dunham, 1986; James, 1991).

La variación en las características de historias de vida observada entre un grupo de poblaciones puede originarse de fuentes genéticas y no genéticas (Dunham et al., 1988). Las diferencias no genéticas entre poblaciones resultan de respuestas fenotípicas plásticas a las condiciones ambientales locales que cambian el tiempo del individuo y el presupuesto de energía (Dunham, 1978; Ballinger, 1979; Bull, 1987; Miles y Dunham, 1992). Las diferencias en las historias de vida entre poblaciones también pueden ser debidas a los cambios genéticos que han acumulado, desde que las poblaciones divergieron de un ancestro común (Dunham, et al., 1988; Shine y Charnov, 1992). Estas diferencias genéticas incluyen aquéllas debidas a la adaptación evolutiva a las condiciones del ambiente local y aquéllas debidas a las restricciones de diseño.

Estudios recientes también sugieren algunas causas ecológicas de los patrones de historias de vida (Vitt y Price, 1982, Dunham et al., 1988). Vitt y Congdon (1978) propusieron que el modo de



forrajeo ("sentarse y esperar" vs. forrajeros activos), forma del cuerpo, y asignación reproductiva son características coadaptadas en las lagartijas. Argumentaron que la masa relativa de la nidada es una función de la forma del cuerpo, modo de forrajeo, y táctica de escape a los depredadores. Las lagartijas de forrajeo amplio tienen movimientos rápidos para evitar la depredación. Estas son típicamente de forma aerodinámica y tienen puestas pequeñas en proporción a la masa del cuerpo. En contraste, en las especies con el modo de forrajeo "sentarse y esperar" cuentan con la criptosis para evitar la depredación y tienen una forma de cuerpo robusto y una masa relativa de la nidada alta. Esta teoría fue desarrollada posteriormente por Vitt (1981), Vitt y Price (1982), y Dunham y Miles (1985). Estos autores mostraron que el modo de forrajeo de los reptiles está correlacionado con un número de factores ecológicos y características fenotípicas. Por ejemplo, los que forrajean "sentarse y esperar" tienen un gasto metabólico relativamente bajo por unidad de tiempo, consumen una masa de alimento relativamente más baja, se alimentan de presas móviles, tienen una resistencia fisiológica limitada, y son vulnerables a los depredadores activos. Los forrajeros activos tienden a tener un gasto metabólico más alto por unidad de tiempo, consumen más alimento, presas grandes y sedentarias, tienen resistencia fisiológica más alta, su presa la capturan por medios olfativos o visuales.

La mayoría de los estudios demográficos con lagartijas se han realizado con especies del género Sceloporus (Tinkle, et al., 1970; Ballinger, 1973, 1979; Dunham, 1981; Dunham y Miles, 1985; Jones y Ballinger, 1987; Benabib, 1991; Tinkle et al., 1993), Uta (Tinkle, 1967) y Urosaurus (Dunham, 1982), especies de talla pequeña, rápido crecimiento, madurez temprana o tardía, con una sola o múltiples nidadas durante la estación reproductiva y que habitan en ambientes templados o tropicales. Sin embargo, aunque mucho se ha escrito sobre las especies del género Anolis del Caribe, principalmente sobre los ciclos reproductivos (Ruibal et al., 1972; Gorman y Licht, 1974, 1975), conducta (Lister 1991;

Lister y García, 1992), forrajeo (Lister, 1991; Lister y García, 1992) y ecología de poblaciones (Ruibal y Philibosian, 1974; Heckel y Roughgarden, 1979; Andrews, 1991), no existe ningún estudio sobre la demografía de estas especies. Por lo tanto, no es posible hacer comparaciones demográficas entre especies de este género. Los estudios que se han escrito sobre historias de vida, como tasa de crecimiento (Andrews, 1976; Schoener y Schoener, 1982; Schoener, 1979), esfuerzo reproductivo (Andrews, 1979a y b; Andrews y Rand, 1974), sobrevivencia de los huevos (Andrews, 1982, 1988), retención de huevos (Stamps, 1976) y frecuencia de oviposición (Andrews, 1985) se refieren únicamente a A. limifrons. Se han realizado estudios sobre la conducta de Anolis nebulosus (Jenssen, 1970; Lister y García, 1992) pero nada existe acerca de su demografía. Por lo tanto, este es el primer estudio que incluye las características demográficas de esta especie.

Anolis nebulosus pertenece a un género con distribución amplia, incluyendo a Estados Unidos, México, Centro América y el Caribe. A. nebulosus se distribuye en parte de la costa del Pacífico de México, desde el nivel del mar hasta los 2000 m de altura. Por habitar en diferentes tipos de ambientes, esta especie ofrece una gran oportunidad para iniciar estudios de demografía de sus diferentes poblaciones y así hacer comparaciones y conocer cómo ha estado respondiendo a las diferentes presiones ambientales.

El propósito de este estudio es:

- 1) describir las características demográficas de A. nebulosus.
- 2) determinar los posibles factores que influyen en la fluctuación de la densidad de la población.
- 3) comparar los patrones de historia de vida de esta población con otras especies del mismo género que habitan ambientes tropicales no estacionales.

En un transecto de 1000 m de largo (ver capítulo de hábitat y microhábitat) se capturó el mayor número posible de individuos de A. nebulosus. Los muestreos fueron realizados durante 10 días de cada mes, desde junio de 1988 hasta diciembre de 1990. En todos los muestreos, sólo una persona (el autor) participó en la toma de datos. De esta manera, se evitaron posibles errores de apreciación. La captura de las lagartijas se realizó desde las 0700 hasta las 1900 horas.

#### Marcaje y recaptura

Las lagartijas capturadas en el transecto se marcaron por medio del método de ectomización de falanges (Tinkle, 1967). A cada lagartija se le tomaron los siguientes datos: tamaño del cuerpo (LHC,  $\pm 1$  mm); peso del cuerpo con un dinamómetro pesola ( $\pm 0.1$  g); temperatura cloacal tomada con un termómetro de lectura rápida ( $\pm 1^{\circ}\text{C}$ ) y sexo (reconociéndolo por la presencia o ausencia del abanico gular). Los animales recapturados se identificaron por medio de los dígitos marcados. Además, se les puso un símbolo en la región dorsal del cuerpo con barniz de uñas para identificarlas como individuos ya manejados durante el mismo período de muestreo (Jenssen, 1970). El barniz generalmente duraba los 10 días de trabajo de campo de cada mes.

Después de tomar sus datos, cada lagartija se liberó en el mismo árbol o sitio donde se recolectó. A cada árbol donde se capturó un organismo se le asignó un número marcándolo con pintura negra o azul de crayón indeleble. El número total de árboles marcados en el transecto fue de 165.

#### Estimación de la población

El tamaño de la población se estimó utilizando los datos obtenidos de las capturas y recapturas de las lagartijas de 1989 y 1990. Los datos de junio a diciembre de 1988 no se consideraron en los análisis, ya que aún no se habían afinado bien los métodos por lo que la captura y recaptura fue escasa durante estos meses. La

proporción de sexos de esta población se estimó a partir del número de lagartijas recapturadas durante cada mes del período de estudio. Se utilizó un análisis de  $X^2$  para probar si la proporción de sexos era significativamente diferente de 1:1.

Se consideró como individuos residentes a los que se les recapturó más de dos veces y como visitantes a los que se capturó sólo una vez en el transecto. La densidad de la población se estimó con el índice de Lincoln-Peterson (Poole, 1974).

El tamaño de la población  $N$ , se estimó con la siguiente ecuación:

$$N = \frac{(M) (n)}{R} \quad (2)$$

donde M es el número de individuos capturados en la primera muestra, n el número de individuos capturados en la segunda muestra, y R es el número de individuos recapturados en la segunda muestra. La densidad de la población se calculó para cada mes de 1989 y 1990 con un error estandar (EE) calculado de la siguiente forma (Poole, 1974):

$$EE = \sqrt{\frac{(M) (n) (M - R) (n - R)}{R^3}}$$

Los resultados de la densidad poblacional con el método de Lincoln-Peterson fueron discretos (número de individuos). Con los resultados usamos una  $X^2$  para conocer las diferencias entre grupos (meses y años).

### Crecimiento

Los datos de los tamaños de las lagartijas que se capturaron a diferentes edades se usaron para calcular el crecimiento. Los datos se analizaron con dos modelos, el de von Bertalanffy (1957), y con el de crecimiento logístico por peso para estimar las curvas

de crecimiento de la población de acuerdo con los métodos descritos por Schoener y Schoener (1978) y Dunham (1978). Este método se aplicó porque permite estimar curvas de crecimiento con datos de individuos de edades no conocidas. El primero, proporciona la ecuación diferencial asociada con el cambio en longitud (L) con el tiempo (t). El segundo da la ecuación diferencial asociada con el peso de la lagartija. El primero parece ser el más usado en estudios de lagartijas, probablemente por ser menos sensible a la variación temporal, mientras que en el segundo, que considera el peso, existe más variación temporal.

En cada recaptura se midió a las lagartijas para calcular el crecimiento de las hembras y de los machos con las ecuaciones de crecimiento de von Bertalanffy:

$$L = a (1 - be^{-kt}) \quad (1)$$

También, se calculó el crecimiento utilizando la ecuación logística general:

$$L = \frac{a}{(1 + be^{-kt})} \quad (2)$$

Donde L es la longitud hocico-cloaca (LHC) de los individuos, a es la longitud asintótica (máxima), b es un parámetro relacionado con la longitud hocico-cloaca cuando nacen las lagartijas, e es la base de los logaritmos naturales, K es la tasa intrínseca de crecimiento de los individuos, y t es la edad en días.

### Supervivencia

La supervivencia de cada sexo a cada edad específica se estimó de los individuos marcados que se encontraron cada mes. La estimación de la sobrevivencia de los huevos (edad 0) hasta el nacimiento de las crías (edad 1) se estimó dividiendo la producción de huevos calculada para todas las hembras (número estimado de hembras en el área de estudio por la media del

13.1

potencial reproductivo) por el número de crías estimadas en el año en el transecto.

La supervivencia de cada edad específica ( $l_x$ ) y la estimación de la fecundidad específica de cada edad ( $m_x$ ) se usaron para calcular la tasa intrínseca de incremento de la población ( $r$ ), la tasa reproductiva neta o tasa de reemplazamiento por generación ( $R_0$ ), la duración media de generación ( $\bar{T}$ ) y el tiempo para que se duplique la población (Wilbur, 1975). Para hacer estos cálculos se usó un programa de cómputo sobre tablas de vida y de análisis demográfico (LTABLE, de A. E. Dunham). En este trabajo la edad cero se refiere a la clase de edad de los huevos. El tiempo de incubación se calculó como el intervalo entre el momento en que las hembras presentaron huevos en el oviducto y la fecha en que empezaron a nacer las crías (dos meses).



El número total de individuos que se capturaron, marcaron y liberaron fue de 1681, de los cuales 931 fueron machos y 750 hembras. De estas lagartijas, 374 machos y 340 hembras se recapturaron desde dos hasta 10 veces.

### 3.3.1 Tamaño de la población

La densidad de la población varió entre los meses de 1989 y 1990 ( $F_{(2,28)} = 18.29$ ,  $P < 0.05$ ; Figs. 1 y 2). En 1989, la densidad de la población del mes de enero fue significativamente mayor ( $\bar{x} = 216.0 \pm 32.09$ ;  $t_{(1,72)} = 1.95$ ,  $P < 0.05$ ) que los meses de febrero a junio ( $\bar{x} = 142.6 \pm 7.6$ ); el mes de julio también fue mayor ( $\bar{x} = 213.2 \pm 15.0$ ;  $t_{(1,99)} = 1.85$ ,  $P < 0.05$ ) que el mes de agosto ( $\bar{x} = 148.5 \pm 17.0$ ) y septiembre ( $\bar{x} = 126.0 \pm 19.8$ ) y la máxima densidad ocurrió desde octubre a enero del año siguiente. En 1990, la densidad del mes de febrero fue menor ( $\bar{x} = 258.2 \pm 5.7$ ;  $t_{(1,125)} = 4.62$ ,  $P < 0.05$ ) que la del mes de enero ( $\bar{x} = 400.1 \pm 25.2$ ). A partir del mes de marzo, la densidad de la población empezó a aumentar, alcanzando el máximo en junio ( $\bar{x} = 424.3 \pm 21.7$ ) y julio ( $\bar{x} = 351.2 \pm 32.7$ ) y disminuyó significativamente en el mes de agosto ( $\bar{x} = 125.0 \pm 8.8$ ;  $t_{(1,199)} = 9.79$ ,  $P < 0.05$ ), aumentando nuevamente a partir del mes de septiembre.

Se agruparon los datos de la densidad poblacional de la estación de secas por un lado, y la de lluvias por otro, tanto de 1989 y 1990 para conocer en que período hay más lagartijas. En 1989, la densidad de la población fue mayor en la estación de lluvias ( $\bar{x} = 294.3 \pm 48.2$ ;  $t_{(1,1119)} = 2.36$ ,  $P < 0.05$ ) que en las secas ( $\bar{x} = 155.2 \pm 11.0$ ). En contraste, en 1990 la densidad poblacional fue mayor en las secas ( $\bar{x} = 346.4 \pm 12.6$ ,  $t_{(1,1912)} = 2.22$ ,  $P < 0.05$ ) que en la estación de lluvias ( $\bar{x} = 264.5 \pm 23.8$ ).

El porcentaje de la población de residentes de 1988 (58.7%), 1989 (60.3%) y 1990 (57.3%) y el de visitantes (41.3% en 1988, 39.7% en 1989 y 42.7% en 1990) influyó en las fluctuaciones de la población (Cuadro 1). El mayor movimiento de los visitantes ocurrió en la estación de lluvias de 1989 (52.5%) y 1990 (46.3%)

que en las secas (36.9%, 36.1% respectivamente).

La densidad de la población de los machos en 1989 estuvo relacionada positivamente con la precipitación ( $r^2 = 0.462$ ,  $F_{(1,10)} = 2.71$ ,  $P < 0.13$ ). La densidad de los machos y las hembras de 1990 estuvo correlacionada positivamente con la precipitación ( $r^2 = 0.305$ ,  $F_{(1,10)} = 3.028$ ,  $P < 0.05$ );  $r^2 = 0.401$ ,  $F_{(1,10)} = 2.912$ ,  $P < 0.05$ ). Un análisis de regresión y de varianza para probar el modelo mostró que el alimento del ambiente influyó positivamente sobre la densidad de la población de los machos de 1989 ( $r^2 = 0.567$ ,  $F_{(1,10)} = 4.738$ ,  $P < 0.05$ ) pero no con la de las hembras.

### 3.3.2 Estructura de la población

Los datos sobre los cambios de la LHC de los individuos capturados en los tres años se agruparon en pares de meses (Fig. 3). Los cambios de LHC de los individuos empezaron a partir del mes de agosto y septiembre, cuando ocurrieron los nacimientos.

Las crías nacieron con una talla media de  $22.06 \pm 1.5$  mm (19.0-24.0,  $n = 22$ ) entre los meses de agosto y septiembre (Fig. 3). En estos meses la población estaba compuesta por organismos adultos. Durante el período en el que ocurrió el mayor número de nacimientos (octubre-noviembre), la población se componía principalmente de crías y juveniles y el porcentaje de adultos era bajo. Al aumentar la población de crías y juveniles, la cantidad de adultos de la generación anterior disminuyó hasta desaparecer en los meses siguientes.

#### 3.3.2.1 Proporción de sexos

Las proporciones de sexos presentaron cambios en algunos meses durante el estudio (Cuadro 2). La proporción de sexos (M:H) de la población en 1988 fue de 1:0.72, la cual fue significativamente diferente a una proporción de 1:1 ( $X^2_c = 4.12$ ,  $P < 0.05$ ). El mismo patrón se presentó en los años de 1989 (1:0.78,  $X^2_c = 16.77$ ,  $P < 0.05$ ) pero no en 1990 (1:0.92,  $X^2_c = 3.18$ ,  $P <$



0.05). La proporción de sexos durante la estación reproductiva en los tres años de muestreo fue de 1:0.6, 1:0.96 y 0.96:1 respectivamente, la cual no se desvió significativamente de una proporción de 1:1.

### 3.3.2.2 Crecimiento

No se tienen datos de la fecha de los nacimientos de las crías de 1988, pero los de 1989 y 1990 ocurrieron a fines de agosto y principios de septiembre. En 1989, la talla media de las hembras al nacer fue de  $23.0 \text{ mm} \pm 0.75$  (19.0-25.0,  $n = 7$ ) y en los machos de  $22.75 \text{ mm} \pm 0.66$  (19.0-25.0,  $n = 9$ ). En 1990 las hembras nacieron con una LHC media de  $22.9 \text{ mm} \pm 0.81$  (21.0-26.0,  $n = 6$ ) y los machos de  $23.8 \text{ mm} \pm 0.76$  (20.0-27.0,  $n = 10$ ).

Comparando el método de crecimiento con el modelo logístico por análisis de varianza para estimar los parámetros ( $a$ ,  $k$ ,  $b$ ; cuadro 3) por mínimos cuadrados no lineales se obtuvo para las hembras ( $F_{(2,340)} = 44,527.61$ ,  $P < 0.005$ ) y los machos ( $F_{(2,374)} = 35,753.37$ ,  $P < 0.005$ ). Estos parámetros también se obtuvieron con el modelo de von Bertalanffy para las hembras ( $F_{(2,340)} = 44,742.31$ ,  $P < 0.005$ ) y los machos ( $F_{(2,374)} = 35,938.08$ ,  $P < 0.005$ ; cuadro 4). La diferencia en la tasa de crecimiento entre las hembras y los machos se hicieron evidentes en las curvas de crecimiento estimadas con las ecuaciones de von Bertalanffy (Fig. 4). La tasa de crecimiento fue más rápida en los machos que en las hembras en los primeros dos meses a partir del nacimiento (Fig. 5). A partir de los seis meses de edad la tasa de crecimiento de los machos decreció con respecto al de las hembras (Fig. 5). Este patrón de crecimiento parece estar relacionado con la edad y el tamaño al que alcanzan la madurez sexual. Los machos la alcanzaron más rápido (siete meses) y a una talla más chica (32 mm de LHC) que las hembras (35 mm de LHC).

Dos grupos de individuos recapturados durante el estudio fueron de crecimiento rápido y alcanzaron la LHC de 35.0 mm más pronto que el resto de la población. El primer grupo fue una muestra de 18 (5.3%) hembras, crías y juveniles, recapturadas

varias veces entre febrero de 1989 y junio de 1990 y que alcanzaron una talla media de  $35.0 \pm 0.64$  mm de LHC. Esta la obtuvieron en  $102.9 \pm 62.9$  días (28-232 días) después de la primera captura con un incremento de crecimiento promedio de  $4.7 \pm 0.66$  mm [0.04 mm/día; (crecimiento intermedio)]. El segundo, una muestra de 30 (8.8%) hembras juveniles capturadas y recapturadas entre abril de 1989 y julio de 1990 alcanzó una talla promedio de  $39.6 \pm 0.27$  mm de LHC en  $107.4 (\pm 55.0)$  días después de la primera captura con un incremento promedio de crecimiento de  $7.6 \pm 0.38$  mm. La velocidad de crecimiento de este grupo fue de 0.07 mm/día (crecimiento rápido) mayor que el grupo anterior ( $t_{(1,46)} = 2.9, P < 0.05$ ).

Otros grupos de hembras se estableció a partir de la LHC de la primera captura a la máxima LHC de la última recaptura. Primero, el grupo de individuos ( $n = 89, 26.0\%$ ) capturados y recapturados a diferentes edades (crías, juveniles y adultos) colectados entre febrero de 1989 y julio de 1990 se consideraron como organismos de crecimiento rápido ( $\bar{x} = 0.07 \pm 0.005$  mm/día). Segundo, otra muestra ( $n = 149, 43.6\%$ ) presentó crecimiento lento ( $0.02 \pm 0.0007$  mm/día). Tercero, un grupo de organismos ( $n = 56, 16.4\%$ ) que ya no mostraron crecimiento a partir de la primera captura a las siguientes recapturas. Estos datos muestran que la velocidad de crecimiento individual es diferente. Algunas lagartijas alcanzaron la talla a la madurez más pronto que otras. La talla promedio de los machos adultos de los tres años fue más grande ( $40.66 \pm 0.002, n = 775, t_{(2,1336)} = 8.947, P < 0.001$ ) que la de las hembras ( $39.6 \text{ mm} \pm 0.09, n = 563$ ).

Los resultados indicaron que el crecimiento mensual de las lagartijas en la estación de secas de 1989 y 1990 estuvo influenciado por la densidad de la población. Por ejemplo, cuando la densidad de los machos del mes de enero de 1989 fue de 141.3 ind/ha, la media de la LHC fue de 34.95 mm, en febrero disminuyó la densidad (72.0) y la LHC aumentó (35.53 mm); cuando la densidad de las hembras del mes de marzo fue de 46.9 ind/ha, la LHC fue de 32.2 mm, al aumentar la densidad del mes de abril (66.6 ind/ha) la

LHC disminuyó (31.9 mm). En 1990 las hembras del mes de febrero tuvieron una LHC de 31.5 mm y la densidad fue de 117.8 ind/ha, pero en marzo disminuyó su LHC (31.0 mm) cuando la densidad aumentó (133.1 ind/ha).

La tasa de crecimiento de esta población puede ser comparada solamente con especies del mismo género de otros ambientes. La tasa de crecimiento de la población de A. nebulosus fue menor (0.085 mm/día) que la de las especies del Caribe (0.167-0.427 mm/día; Fig. 6 y Cuadro 5). Comparando las especies de las islas y las del continente del Caribe, las primeras presentaron una tasa de crecimiento menor que las segundas. La tasa de crecimiento de A. carolinensis que habita en un ambiente templado estacional presentó una tasa de crecimiento similar a las especies del Caribe y mayor a A. nebulosus (Fig. 6 y Cuadro 5).

#### 3.3.2.3 Supervivencia

La estimación de cuántas hembras y machos se reprodujeron en cada estación se hizo con los organismos adultos que se capturaron y recapturaron en la estación reproductiva. La supervivencia entre hembras (0.5675) y machos (0.5287) del período 1988-1989 (junio-septiembre) y de 1989-1990 (septiembre-septiembre; 0.3746 y 0.3851 respectivamente) fue similar. Sin embargo, la supervivencia de las hembras del período de 1988-1989 fue mayor (0.5675;  $\chi^2 = 3.95$ ,  $P < 0.05$ ) que las del período de 1989-1990 (0.3746).

De 148 hembras juveniles que se siguieron durante los muestreos de junio de 1988 a junio de 1989, 84 (56.76%) llegaron a sobrevivir hasta la estación reproductiva de 1989. De las hembras que se siguieron durante los muestreos de 1989 (a partir de la estación reproductiva) hasta junio de 1990 ( $n = 339$ ), 127 (37.5%) alcanzaron a reproducirse. La supervivencia estimada de los huevos fue calculada de las 84 hembras que sobrevivieron hasta la estación reproductiva en 1989 multiplicado por 15.4 huevos, dando un total de 1293.6 huevos. Este número dividido por 705 crías registradas en la temporada reproductiva de ese año, da una supervivencia de 0.5449 huevos durante 1989.

El seguimiento de los individuos marcados permitió estimar la supervivencia de las cohortes (Fig. 7). De la edad 0 (huevos) a la edad de un mes sobrevivieron el 69%; las de uno a dos meses de edad sobrevivieron el 77%; las de tres a cuatro meses de edad sobrevivieron 80% y las de once a doce meses sobrevivieron 79% (Cuadro 6). El porcentaje de supervivencia desde el nacimiento hasta la edad en que se reproducen las hembras fue de 19.63%

Después de calcular los parámetros  $R_0 = 0.0647$  y  $r = 0.1947$ , aparentemente la supervivencia estimada de edad 0 a edad 1 ( $q_x = 0.8268$ ) fue demasiado baja para que la población sobreviva o se mantenga. La tabla de vida se basó en la suposición de que A. nebulosus tiene una supervivencia de huevo a cría de 0.873 tomada de S. scalaris por ser una especie de talla pequeña, vida corta con reproducción en las lluvias y con cambio poblacional anual.

Existen indicios de que la supervivencia de A. nebulosus durante los tres años de estudio dependió, entre otros factores, de la densidad de la población y del alimento disponible en el ambiente. La supervivencia de las hembras y de los machos fue baja cuando la densidad de la población fue alta. Una ANOVA mostró que a menor densidad poblacional hubo mayor supervivencia ( $P < 0.05$ ). La supervivencia de las hembras ( $r^2 = 0.510$ ,  $F_{(1,22)} = 7.73$ ,  $P < 0.05$ ) y los machos ( $r^2 = 0.576$ ,  $F_{(1,22)} = 10.94$ ,  $P < 0.05$ ) estuvo relacionada positivamente con el alimento.

### Tamaño de la población

La densidad de la población fue muy fluctuante durante el estudio. Estas fluctuaciones fueron considerables entre los meses de 1989 y 1990. En los meses de junio y julio de 1989 y 1990, período en que las lagartijas estaban reproduciéndose, la densidad de la población aumentó con respecto a los meses anteriores. La densidad máxima de estos años se presentó en los meses de septiembre y octubre cuando ocurrieron los nacimientos. Es claro que la densidad alta de esta especie durante la estación de lluvias de 1989 se debió a la agregación de individuos recién nacidos. La densidad de la población durante la estación de secas de 1990 fue mayor que en la de lluvias. En 1989 hubo mayor precipitación con una mayor distribución (siete meses) y mayor número de insectos disponibles en el ambiente que se reflejó en las secas de 1990. La población disminuyó en la estación reproductiva y ni con los nacimientos de esta estación se recuperó con respecto a la estación anterior. Esto podría deberse a que la precipitación y la disponibilidad del alimento de 1990 fueron menores que en los años anteriores. Las fluctuaciones de la densidad podrían estar influenciadas por la migración, la mortalidad y a la dificultad para capturar a los individuos debido al comportamiento de esconderse entre la vegetación durante la estación reproductiva. Lo importante sería poder evaluar cada uno de estos factores.

La densidad fluctuante de la población de A. nebulosus fue comparable con la de especies del Caribe de ambientes tropicales no tan estacionales, como A. sagrei, A. angusticeps (Schoener y Schoener, 1980a), A. limifrons (Sexton et al., 1963; Andrews, 1991). En estas poblaciones se presentaron fluctuaciones a lo largo del año, y las densidades más altas se presentaron durante la estación reproductiva cuando se iniciaron los nacimientos. A. nebulosus y A. limifrons son especies de tamaño pequeño que presentan cambios poblacionales anuales. Así los cambios de

generación en generación en la densidad de la población son casi totalmente dependientes del reclutamiento de nuevos individuos. En los Anolis más grandes del Caribe, la supervivencia de los adultos es mayor de un año y la densidad de un año a otro también dependería de los factores que afectan la supervivencia (Andrews, 1979a, 1991). Comparando las densidades de las poblaciones de A. oculatus de las Islas del Caribe (Dominicana) con A. limifrons del Continente (Costa Rica), la primera tiene densidades más altas que la segunda (Andrews, 1979).

Las fluctuaciones que se registraron desde septiembre hasta marzo de ambos años podrían ser a causa de los movimientos migratorios de este período. A partir de abril a junio los machos adultos empezaron a establecer su territorio, el cual lo defendieron vigorosamente en los primeros meses de la estación reproductiva (junio-agosto). La fluctuación de la población de A. nebulosus fue similar a la población de la misma especie de Nayarit (Jenssen, 1970) y A. limifrons de Barro Colorado, Panamá (Andrews, 1991). La densidad y la supervivencia de los Anolis son más altas en las islas del Caribe que en el continente (Andrews, 1979b). En hábitats abiertos perturbados en la Isla de Puerto Rico se encontraron densidades poblacionales de 1400 y 2000 individuos por cada 1000 m<sup>2</sup>. La densidad poblacional baja de especies de talla grande como A. capito y A. frenatus estuvo asociada con la dieta especializada de presas grandes que consumen estas especies (Andrews, 1979b). Las densidades en los bosques fueron más bajas que en áreas abiertas de las islas y el continente. La densidad poblacional de A. nebulosus fue parecida a algunas poblaciones de Anolis del Caribe que habitan dentro de la selva y a otras especies del continente que habitan en áreas abiertas (Andrews, 1979b; Schoener, 1985, 1986). Esto sugiere que la densidad de la población en Anolis no siguen un patrón definido.

## Estructura de la población

### Distribución de tamaños

La estructura de edades debe conocerse para entender la dinámica de las poblaciones naturales. La tasa reproductiva de una población se entiende solamente en términos de la estructura de edades, el crecimiento y la supervivencia (Tinkle, 1967). La estructura de edades se ha mencionado con mucha frecuencia pero pocas veces se ha analizado y explicado en poblaciones de lagartijas de vida larga, en las cuales participan varias clases de edad en la reproducción (Tanner, 1965; Tinkle, 1967; Benabib, 1991). En contraste, los cambios más rápidos en la estructura de tallas y edades de A. nebulosus pueden deberse a sus múltiples puestas y a su vida corta. La estructura de edades de A. nebulosus al igual que la de otras especies de Anolis continentales tuvo cambios más marcados que en las islas. Esto podría reflejar que la mortalidad es más alta en el continente que en las islas.

La proporción de sexos cercano a 1:1 fue similar al de muchas especies territoriales (Schoener y Schoener, 1980b). Este patrón tiene implicaciones en el éxito reproductivo, ya que los machos y las hembras se reproducen sin tener que gastar demasiada energía en buscar a su pareja. En contraste, en especies no territoriales en las que alguno de los dos sexos es selectivo, podría ocurrir que el gasto energético de conseguir pareja fuera muy alto. En este último caso la proporción de sexos estaría desfasada.

### Crecimiento

En los análisis de crecimiento de las hembras y de los machos se usó el criterio de que las mejores curvas de crecimiento fueron aquellas que presentaron las medias de los cuadrados más bajos (Schoener y Schoener, 1978; Dunham, 1978). Por lo tanto, la ecuación de von Bertalanffy es la que describe mejor el crecimiento de ambos sexos. Además, el tamaño asintótico calculado con la ecuación de von Bertalanffy es más cercano a los tamaños máximos de las lagartijas capturadas de cada sexo que el tamaño asintótico calculado con la ecuación logística (Cuadro 3).

El crecimiento y la reproducción pueden considerarse como procesos que compiten por la energía. Probablemente, la forma de asignación de energía a cada uno de estos procesos depende de la especie de que se trate, del alimento disponible en el ambiente y de la habilidad del individuo para conseguir su alimento y de almacenar lípidos en los cuerpos grasos. La tasa de crecimiento de A. nebulosus fue más baja que la de las especies de las islas del Caribe y del continente. Esta característica puede relacionarse con la reproducción: las especies de las islas alcanzan la madurez sexual entre los cinco y nueve meses de edad y las del continente del Caribe entre los dos y cuatro meses, mientras que A. nebulosus alcanzó la madurez sexual a la edad de siete y nueve meses. Comparando hembras de especies de cuerpo grande (55-70 mm) como A. lineatopus (Jamaica) llegaron a ser sexualmente maduras a los 156 días y A. polylepis (Costa Rica) a los 100 días. La madurez más tardía de los Anolis de las islas que la de los del continente podría estar relacionada con su tasa de crecimiento baja, y el mismo caso se puede considerar para A. nebulosus. El crecimiento más rápido de los individuos del continente es una respuesta para alcanzar la talla mínima para reproducirse desde el inicio de la estación reproductiva y de esta manera tener el mayor número de huevos. La relación de la tasa de crecimiento a la madurez determina el tiempo de generación, determinante de la  $r_{max}$ , tasa potencial de incremento de una población.

Las especies que habitan en las islas del Caribe tuvieron un crecimiento más lento que las del continente (Andrews, 1976, 1979b). Esta característica puede deberse a que en las islas el alimento es más escaso que en el continente. Sin embargo, también podría resultar de las diferencias en la asignación de la energía ingerida (Andrews, 1976, 1979b). Sin embargo, Andrews (1976) no solo encontró una correlación positiva entre la tasa de crecimiento y la abundancia de alimento en A. oculatus en el campo sino también en condiciones artificiales, sugiriendo que no solamente el alimento limita el crecimiento bajo condiciones naturales, sino que la especie tiene el potencial para responder a



la abundancia del alimento espacial o temporal a través del crecimiento más rápido. En contraste, las crías del continente de A. limifrons no crecieron más rápido con alimento adicional en condiciones artificiales, sugiriendo que población puede estar creciendo en el campo a su máxima tasa fisiológica (Andrews, 1976). La tasa de crecimiento de los machos de A. nebulosus decreció marcadamente a los 200 días, mientras que las hembras continuaron creciendo hasta los 300 ó 400 días a una velocidad ligeramente mayor que la de los machos. Estas diferencias en la tasa de crecimiento probablemente se debieron a que los machos tuvieron que alcanzar la talla a la madurez sexual de 32 mm de LHC a una edad desde los 90 a 120 días, antes que las hembras para establecer su territorio y estar preparados para la llegada de la actividad reproductiva de las hembras para copular. En cambio en las hembras, la diferencia en la tasa de crecimiento puede relacionarse con la talla (35 mm) y la edad (de 210 a 240 días) más tardía a la que alcanzaron la madurez sexual.

La velocidad de crecimiento de las hembras de A. nebulosus fue más similar a la de las especies de Anolis de crecimiento lento de las islas del Caribe que a las del continente con velocidad de crecimiento rápida (Andrews, 1976, 1979b). Sin embargo, A. nebulosus presentó una tasa de crecimiento más baja que las especies de las islas del Caribe. Esta especie sólo tiene oportunidad de reproducirse durante la parte húmeda del año, cuando la producción de insectos y de humedad es mayor que en la estación de secas y quizás en esta estación, la temperatura es la adecuada para la incubación de los huevos. Estas características podrían indicar por qué el crecimiento fue más lento en A. nebulosus en comparación con las especies del continente (Costa Rica y Panamá) que "necesitaron" crecer más rápido para reproducirse lo más temprano posible sin depender de la estacionalidad del ambiente.

### Supervivencia

La supervivencia de huevos a crías es importante en las especies con poblaciones con cambios anuales y longevas. En una población anual se esperaría que la supervivencia de huevos a crías fuera mayor, ya que la población de cada año está compuesta por los individuos nuevos (Andrews, 1979b, 1982, 1988). Los nacimientos reflejan la supervivencia de los huevos. Esta tiene efectos directos sobre la densidad de la población por los reclutamientos de nuevos individuos. En dos poblaciones de A. limifrons de la Isla de Barro Colorado en Panamá, la densidad de sus poblaciones estuvo relacionada con la mortalidad de los huevos (Andrews, 1992). La fluctuación de la densidad de la población del sitio de Lutz fue muy grande (hasta cinco veces) de año a año, pero la tasa de supervivencia varió poco (Andrews y Rand, 1982). La densidad de la población de Ava fue dos veces más grande que la de Lutz, pero las curvas de supervivencia en ambos sitios fueron iguales. Las diferencias en la densidad de la población probablemente se debieron a la tasa de producción de huevos, tasa de supervivencia o ambas (Andrews, 1982). Las lagartijas de Ava se alimentaron menos y crecieron más lentamente que las lagartijas de Lutz. La densidad alta de Ava pudo ser por la supervivencia alta de los huevos (Andrews, 1982; Andrews y Nichols, 1990).

La probabilidad de supervivencia de las lagartijas de A. nebulosus desde la edad de crías a la edad en que alcanzaron la madurez sexual fue relativamente alta. Esta supervivencia es similar a especies de vida corta como Uta stansburiana (Tinkle, 1967), Urosaurus ornatus (Dunham, 1982) y a otras especies de Anolis del Caribe (Schoener y Schoener, 1982).

La supervivencia de A. nebulosus dependió de la densidad y del alimento disponible en el ambiente. Esto quiere decir que al aumentar la densidad de la población, los individuos compitieron por el alimento y esto se reflejó en el crecimiento y supervivencia de las lagartijas.

### Tabla de vida

La estabilidad o crecimiento de una población depende, entre otras cosas de la supervivencia de los huevos a crías. En el campo fue muy difícil obtener una estimación de supervivencia, primero, porque no se conoció exactamente cuántos huevos puso una hembra, dónde los puso, y segundo, cuando nacieron las crías fue muy difícil registrar a todas las que estaban naciendo. Las crías tienden a esconderse dentro de la vegetación y entre la hojarasca, y esta conducta de protección hizo muy difícil su registro. Por lo tanto, los datos de supervivencia de huevos a crías pueden estar subestimados.

Los estudios demográficos que se han realizado han sido con el género Sceloporus en diferentes tipos de ambientes. Por ejemplo, S. virgatus (Vinegar, 1975) y S. scalaris (Ballinger y Congdon, 1981) que ponen sus huevos durante la estación de lluvias tuvieron supervivencias (0.785 y 0.875 respectivamente) más altas que especies que ponen sus huevos antes de las lluvias [0.5169 en S. merriami (Dunham, 1981); 0.6471 en S. jarrovi (Ruby y Dunham, 1984)]. En dos poblaciones de A. limifrons, una del sitio de Lutz encontraron que puso un huevo cada 8 días con una  $R_0 = 0.52$  (Andrews, 1979; Andrews y Rand, 1974), y la población de Ava que no se conoce la tasa de puesta de huevos pero probablemente fue más baja que en Lutz por la baja disponibilidad de alimento (Andrews, 1982). La  $R_0$  de esta población fue estimada con suposiciones de intervalos de puestas de huevos cada 16 ( $R_0 = 0.90$ ), 20 ( $R_0 = 0.72$ ) y 26 ( $R_0 = 0.58$ ) días (Andrews, 1982). A pesar de la edad más tardía a la primera reproducción y una fecundidad más baja, la tasa neta de reproducción ( $R_0$ ) en Ava fue mayor que en Lutz. Por no tener datos precisos sobre la supervivencia de los huevos en su medio natural usamos la supervivencia de S. scalaris por tener algunas características parecidas a A. nebulosus. Ambas especies son de vida corta, se reproducen durante las lluvias y tienen cambios poblacionales anuales. Con este dato, el resultado de la  $R_0$  de A. nebulosus fue ligeramente superior (1.0128) que la  $R_0$  de A. limifrons de Ava

Barro Colorado (Andrews, 1982). Estos datos indicaron que la población de A. nebulosus tuvo una tasa neta reproductiva más grande que la población de A. limifrons de Lutz y Ava con una población en equilibrio. La  $R_0$  menor de 1 de las poblaciones de Lutz y Ava indicó declinación de las poblaciones.

Estudios demográficos de especies de lagartijas incluyen tablas de vida que generan estimaciones de  $R_0$  menores o mayores a 1, y  $r$  diferentes de 0, significando incremento de la población (Ballinger y Congdon, 1981; Dunham, 1981) o poblaciones que decrecen (Ballinger, 1973; Tinkle y Ballinger, 1972; Andrews, 1982; Tinkle y Dunham, 1986).

La tasa neta de reproducción de una población depende de la tasa de crecimiento, supervivencia y edad a la madurez. La  $R_0$  de la población de A. nebulosus pudo deberse a: que la supervivencia de huevos a crías pudo haber sido subestimada, alta depredación de los huevos, el número de hembras que se reprodujeron al inicio de la reproducción, el número de huevos puestos por las hembras que se reprodujeron en toda la estación reproductiva y el de las que se reprodujeron tardíamente.

La madurez tardía de A. nebulosus puede ser una función de la tasa de crecimiento baja y de la disponibilidad de alimento comparada con las especies del continente (Costa Rica, Andrews, 1979b). La madurez tardía de esta especie se compensaría con un esfuerzo reproductivo bajo. Es decir, menor energía debe asignarse al crecimiento de los juveniles y mayor a la producción de huevos y el potencial reproductivo sería alto. De esta forma, las hembras tendrían un potencial de puestas de huevos comparables a las especies de crecimiento más rápido.

En resumen, los datos presentados en este estudio sugieren que: 1) la densidad de la población de A. nebulosus fue fluctuante a través del tiempo (debido a los movimientos, actividad, comportamiento reproductivo y supervivencia); 2) la supervivencia de edad 0 (huevos) al nacimiento con los datos calculados de la especie en su medio natural fue alta comparada con A. limifrons; 3) la supervivencia de los individuos estuvo relacionada con el

alimento e inversamente relacionada con la densidad; 4) la tasa de mortalidad estuvo inversamente correlacionada con la edad; 5) la tasa de crecimiento fue alta en juveniles y disminuyó en los adultos; 6) los machos juveniles crecieron más rápido que las hembras juveniles; 7) La población es anual, es decir cada año fue reemplazada por nuevos individuos (tasa de remplazo 8 meses).

Los ambientes de las islas del Caribe y del continente (Costa Rica) no son comparables con el ambiente de Chamela. En los dos primeros presentan una precipitación anual de 3 a 4 veces mayor que la de Chamela, por lo que el tipo de vegetación es muy diferente (Andrews, 1979b).

A. nebulosus presentó características de crecimiento más parecida a las especies de islas que del continente. El cambio poblacional anual de esta especie se parece más a las especies del continente que a las de las islas (menos marcado). Probablemente reflejan que la intensidad de depredación es más grande en el continente que en las islas. La densidad poblacional de esta especie fue muy fluctuante, similar a las especies de Anolis del Caribe. Sin embargo, en proporción fue semejante a las especies continentales, comparadas con las especies de las islas, las densidades fueron muy altas. La supervivencia de las especies de Anolis, en términos generales es alta. Todas las poblaciones de Anolis que se han estudiado presentaron cambios anuales en su población, menos marcadas en las islas y más marcadas en el continente (Andrews, 1979b).

### 3.5. CUADROS

Cuadro 1.- Individuos residentes y visitantes durante el período de estudio de la población de Anolis de Chamela. \* juveniles de esta generación que se marcaron en el último mes (diciembre) de trabajo. Para no dejar de mencionar en el estudio a estos organismos fueron colocados como visitantes.

Año	MACHOS		HEMBRAS	
	Residentes	Visitantes	Residentes	Visitantes
<b>1988</b>				
J	5	17	3	10
J	5	2	3	1
A	6	2	3	3
S	6	0	3	0
O	11	13	7	7
N	14	1	12	3
D	26	21	27	12
<b>1989</b>				
E	44	15	35	14
F	45	24	44	9
M	40	24	44	14
A	33	25	42	22
M	26	21	38	15
J	15	32	23	29
J	12	30	16	21
A	11	17	14	6
S	14	19	14	24
O	37	26	26	26
N	61	21	52	31
D	81	48	67	35
<b>1990</b>				
E	105	23	95	15
F	107	39	106	24
M	111	40	112	29
A	96	58	94	50
M	49	89	59	60
J	39	72	42	51
J	29	37	36	13
A	24	25	25	18
S	23	22	19	32
O	30	20	43	19
N	64	58	56	62
D	10	99*	13	79*

Cuadro 2.- Proporción de sexos en la población de *A. nebulosus* de Chamela durante el período de estudio. ns = no significativo y \* = significativo con  $P < 0.05$ .

Año	Mes	Sexo		Proporción de sexos	$\chi^2$
		Machos	Hembras		
1988	junio	22	13	1:0.59	2.3134 ns
	julio	6	6	1:1	ns
	Agosto	0	0	-----	-----
	septiembre	0	2	-----	-----
	octubre	22	12	1:0.55	2.9412 ns
	noviembre	6	7	0.86:1	0.0769 ns
	diciembre	39	29	1:0.74	1.4706 ns
		95	69	1:0.72	4.12 *
1989	enero	44	28	1:0.64	2.2222 ns
	febrero	59	32	1:0.54	8.0109 *
	marzo	62	44	1:0.71	3.0566 ns
	abril	50	55	0.9:1	0.2380 ns
	mayo	40	39	1:0.98	0.0126 ns
	junio	41	43	0.95:1	0.0238 ns
	julio	38	29	1:0.76	1.2089 ns
	agosto	23	11	1:0.48	4.2353 *
	septiembre	27	31	0.87:1	0.2758 ns
	octubre	57	41	1:0.72	2.6122 ns
	noviembre	71	64	1:0.9	0.3629 ns
	diciembre	116	74	1:0.64	9.2842 *
		628	491	1:0.78	16.77 *
1990	enero	97	70	1:0.7	4.3652 *
	febrero	122	89	1:0.7	5.1658 *
	marzo	125	107	1:0.86	1.3965 ns
	abril	141	114	1:0.81	2.8588 ns
	mayo	129	94	1:0.73	5.5800 *
	junio	38	88	0.43:1	19.8441 *
	julio	52	23	1:0.44	11.2133 *
	agosto	37	27	1:0.73	1.5625 ns
	septiembre	31	43	0.72:1	1.9459 ns
	octubre	36	56	0.64:1	4.3478 *
	noviembre	86	105	0.82:1	1.8900 ns
	diciembre	101	101	1:1	0.0000 ns
		995	917	1:0.92	3.18 ns

Cuadro 3.- Valores estimados de la longitud asintótica (a) con intervalo de confianza de 95% entre paréntesis, tasa intrínseca de crecimiento individual (k), y el parámetro relacionado con la longitud al nacer (b), de la regresión no-lineal de von Bertalanffy y la ecuación del crecimiento logístico de hembras y machos de A. nebulosus de Chamela.

VON BERTALANFFY	a	k	b
Hembras	45.2214 (43.0128-47.4301)	0.0031	0.5798
Machos	43.1591 (42.0040-44.3142)	0.0063	0.5598

LOGISTICA	a	k	b
Hembras	43.5338 (42.1045-44.9630)	0.0050	1.2913
Machos	42.6189 (41.6933-43.5444)	0.0086	1.2431



Cuadro 4.- Análisis de varianza de la regresión no-lineal de Von Bertalanffy y de la ecuación del crecimiento logístico de las hembras y los machos de Anolis nebulosus.

Fuente	df	SS	MS	F
<b>VON BERTALANFFY</b>				
Hembras				
Regresión	2	431,638.98	215,819.49	44,742.31
Residual	340	1640.00	4.82	
Total	342	433,279.00		
Machos				
Regresión	2	545,591.07	272,795.53	35,938.08
Residual	374	2836.92	7.59	
Total	376	548,430.00		
<b>LOGISTICA</b>				
Hembras				
Regresión	2	431,631.09	215,815.54	44,527.61
Residual	340	1647.90	4.84	
Total	342	433,279.00		
Machos				
Regresión	2	545,576.48	272,788.24	35,753.37
Residual	374	2853.51	7.63	
Total	376	548,430.00		

Cuadro 5-. Características de hembras de diferentes especies de Anolis del Continente (C) e Islas (I) del Caribe y de A. nebulosus de Chamela, Jalisco.

Especies	LHC (mm)	EDAD A LA madurez días	TASA constante G	TASA DE crecimiento (0-20 días)	LOCALIDAD
<u>A. oculatus</u>	25-42	148	0.011	0.167	Dominicana I
<u>A. gundlachi</u>	23-50	269	0.007	0.177	P. Rico I
<u>A. lineatopus</u>	25-47	156	0.011	0.217	Jamaica I
<u>A. acutus</u>	19-49	155	0.006	0.247	St. Croix I
<u>A. humilis</u>	19-39	---	0.016	0.274	Méx. (Tux) C
<u>A. límifrons</u>	19-41	101	0.023	0.392	Costa Rica C
<u>A. polylepis</u>	21-48	100	0.017	0.427	Costa Rica C
<u>A. carolinensis</u>	22-54	279	0.007	0.209	Texas, USA C
<u>A. nebulosus</u>	19-43	270	0.005	0.085	México C

Cuadro 6.- Tabla de vida de Anolis nebulosus de Chamela, Jalisco.  
 $R_0 = 1.012813$ ;  $r = 0.0015751$ ;  $T = 8.0814$ ; tiempo para que se  
 duplique la población = 440.0411. Edad 0 se refiere a los huevos.

Edad (meses)	Q(x)	l(x)	m(x)	l(x)m(x)
0.00	0.8800	1.00000	0.00	0.0000
1.00	0.6900	0.88000	0.00	0.0000
2.00	0.7716	0.60720	0.00	0.0000
3.00	0.8109	0.46852	0.00	0.0000
4.00	0.8000	0.37992	0.00	0.0000
5.00	0.8542	0.30394	0.00	0.0000
6.00	0.7561	0.25962	0.00	0.0000
7.00	0.7230	0.19630	2.00	0.3926
8.00	0.6900	0.14192	2.00	0.2838
9.00	0.7174	0.09793	2.00	0.1959
10.00	0.7677	0.07025	2.00	0.1405
11.00	0.7105	0.05393	0.00	0.0000
12.00	0.7963	0.03832	0.00	0.0000
13.00	0.6745	0.03051	0.00	0.0000
14.00	0.7241	0.02058	0.00	0.0000

Q(x) es la probabilidad de supervivencia a una edad específica;  
 l(x) es la probabilidad de supervivencia desde que nacen a una edad  
 x; m(x) es la fecundidad esperada (número de hijas), producida por  
 una hembra de una edad x;  $R_0$  = tasa reproductiva neta = a la  $\Sigma$   
 l(x)m(x).

3.6. FIGURAS

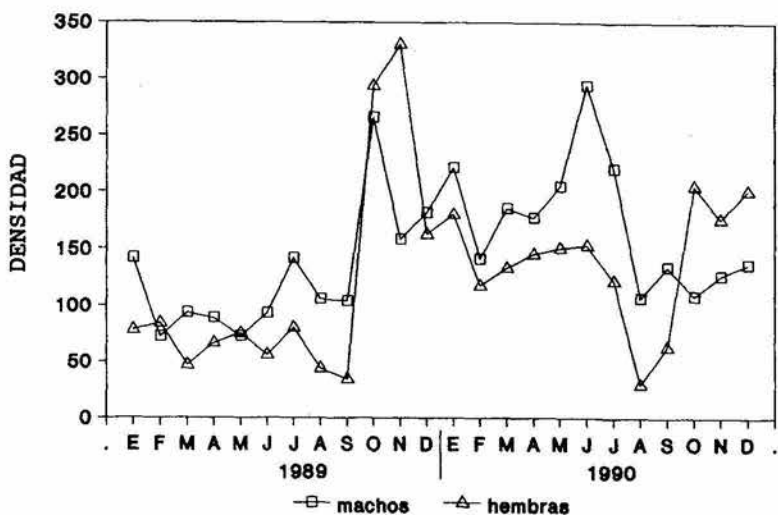


Fig. 1. Densidad estimada de hembras y machos con el índice de Lincoln-Peterson (N = 3046).

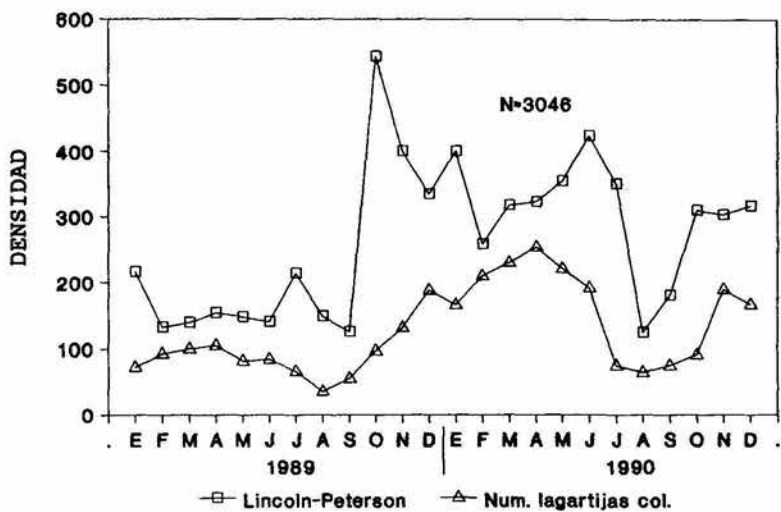


Fig. 2. Densidad total de la población estimada con el índice de Lincoln-Peterson y número de lagartijas recolectadas.

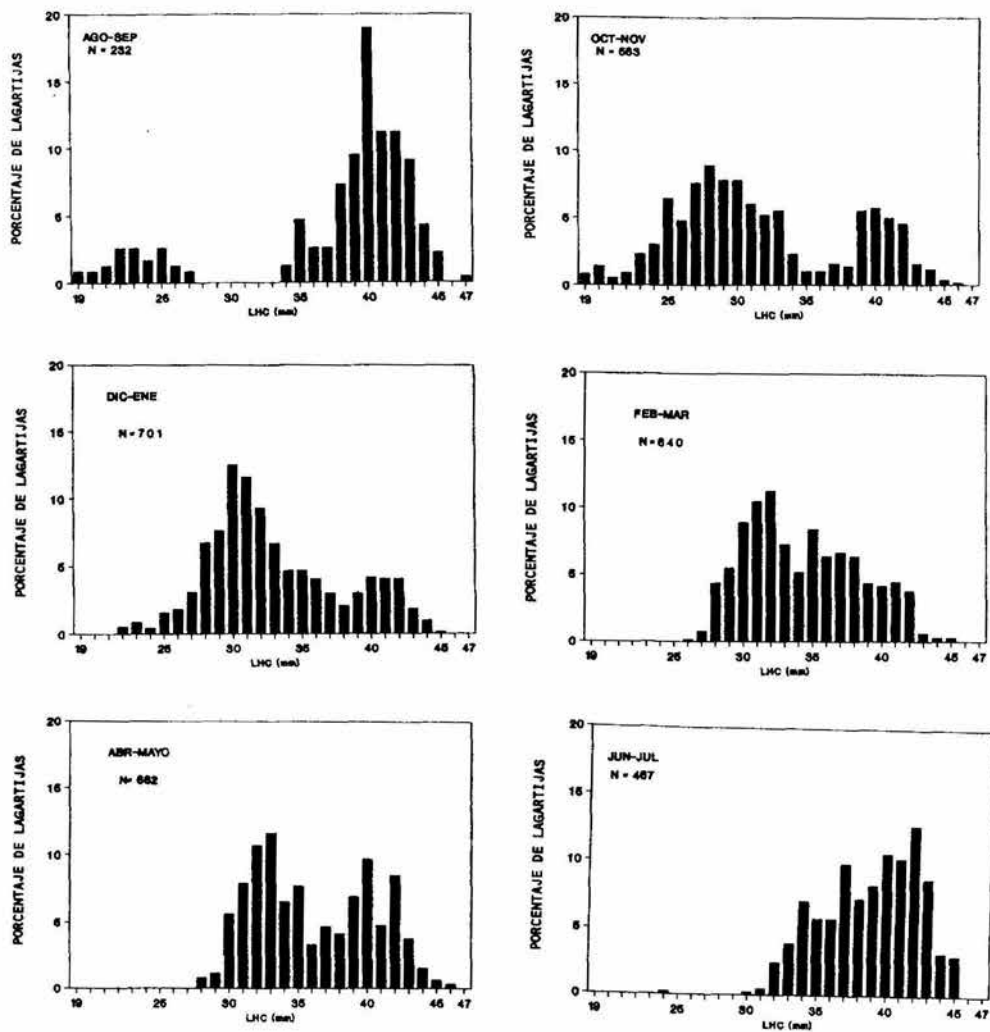


Fig. 3. Distribución de frecuencias de la longitud hocico cloaca (LHC) de las lagartijas a lo largo del año, y utilizando los datos de los tres años de estudio.

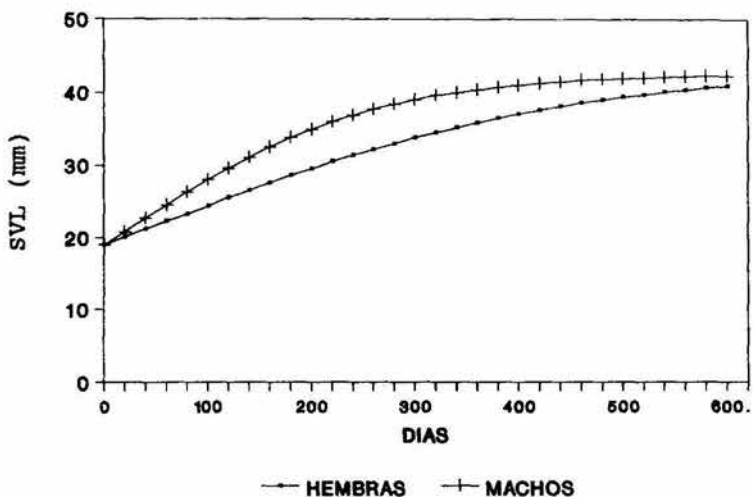


Fig. 4. Curva de crecimiento de las hembras y los machos de los tres años usando la ecuación de von Bertalanffy.

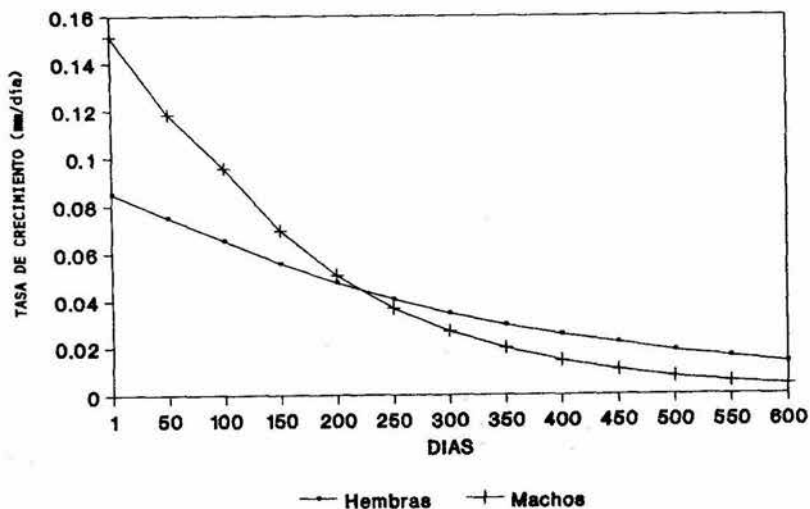


Fig. 5. Tasa de crecimiento (mm/día) de las hembras y los machos de *A. nebulosus* durante el estudio (1988-1990).

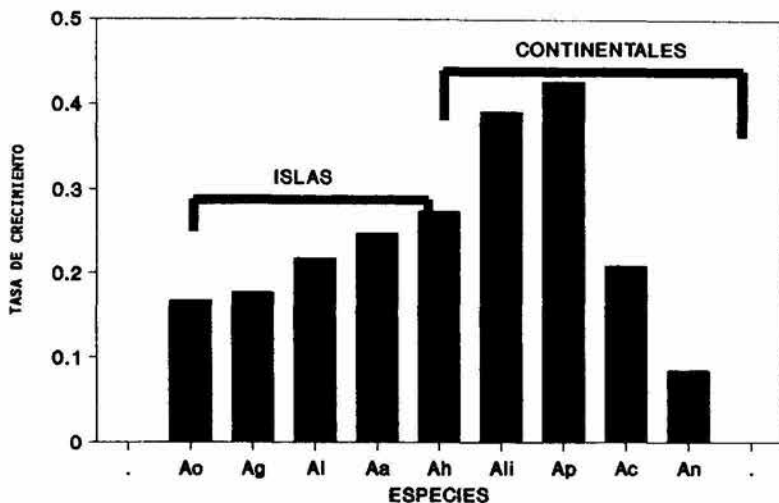


Fig. 6. Tasa de crecimiento de diferentes especies de Anolis del Caribe y A. nebulosus de Chamela.

Ac = Anolis oculatus, Ag = A. gundlachi, Al = A. lineatopus, Aa = A. acutus, Ah = A. humilis, Ali = A. limifrons, Ap = A. polylepis, Ac = A. carolinensis, An = A. nebulosus.

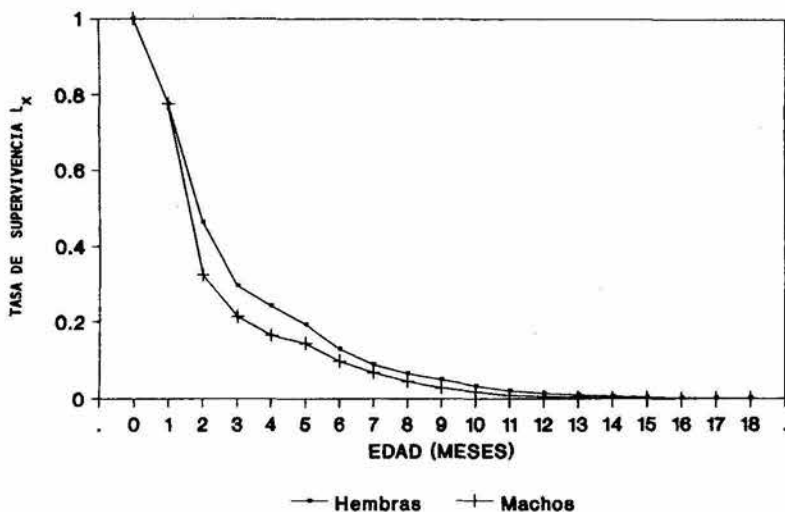


Fig. 7. Curvas de supervivencia de las hembras y los machos de A. nebulosus durante el estudio (1988-1990).

- Andrews, R. M. 1976. Growth rate in island and mainland Anoline lizards. *Copeia*:477-482.
- 1979a. Reproductive effort of female Anolis limifrons (Sauria: Iguanidae). *Copeia* 1979:620-626.
- 1979b. Evolution of life histories: a comparison of Anolis from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- 1982. Spatial variation in egg mortality of the lizard Anolis limifrons. *Herpetologica* 38:165-171.
- 1985. Oviposition frequency of Anolis carolinensis. *Copeia* 1985: 259-262.
- 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Oecologia* (Berlin) 76:376-382.
- 1991. Population stability of a tropical lizard. *Ecology* 74:1204-1217.
- , and J. D. Nichols. 1990. Survival of a small tropical lizard. *Oikos* 57:215-221.
- , and A. S. Rand. 1974. Reproductive effort in Anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- , and ----- . 1982. Seasonal breeding and long-term population fluctuations in the lizard Anolis limifrons. Pp 405-412 In *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. (E. G. Leigh, A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C., USA.
- Ballinger, R. E. 1973. Comparative demography of two viviparous iguanid (Sceloporus jarrovi and Sceloporus poinsetti). *Ecology* 54:269-283.
- 1979. Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, Sceloporus jarrovi along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60:901-909.
- , and J. D. Congdon. 1981. Population ecology and life history strategy of a montane lizard (Sceloporus scalaris) in southeastern Arizona. *J. Nat. Hist.* 15:213-222.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of Sceloporus variabilis in Los Tuxtlas Veracruz, Mexico. PhD dissertation,



Athens, Georgia, USA.

- Bertalanffy, L. von. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.* 32:217-231.
- Bull, J.J. 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* 41:303-315.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.* 29:103-137.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard Sceloporus merriami. *Ecology* 59:770-778.
- 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of the iguanid lizards Sceloporus merriami and Urosaurus ornatus. *Mis. Publs. Mus. Zool., Univ. Mich.* 158:1-62.
- 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid Urosaurus ornatus: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- , and D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *Am. Nat.* 126:231-257.
- , D. B. Miles, and D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. Pp 442-511 *In* *Biology of the reptiles reptilia* (C. Gans, ed.) Vol. 16, Defense and Life History. Academic Press, New Yor.
- Gorman, G. C. and P. Licht. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical Anolis lizards. *Ecology* 55:360-369.
- and ----- 1975. Differences between the reproductive cycles of sympatric Anolis lizards on Trinidad. *Copeia* 1975:332-337.
- Heckel, D. G., and J. Roughgarden. 1979. A technique for estimating the size of lizard populations. *Ecology* 60:966-975.
- James, C. D. 1991. Population dynamics, demography, and life history of sympatric scincid lizards (Ctenotus) in Central Australia. *Herpetologica* 47:194-210.
- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecology of Anolis nebulosus (Sauria Iguanidae). *J. Herp.* 4:1-38.

- Jones, S. M., and R. E. Ballinger. 1987. Comparative life histories of Sceloporus undulatus. Ecology 68:1828-1838.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. Pp. 77-94 In The genetics of colonizing species (H. G. Baker and G. L. Stebbins, eds.). Academic Press, New York.
- Lister, B. C. 1991. Effects of predators on prey behavior and ecology. Advances in Ecology 1:73-106.
- , and A. A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. J. Animal Ecol. 61:717-733.
- Miles, D. B. and A. E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the Life-History patterns of iguanid reptiles. Am. Nat. 139:848-869.
- Poole, R. W. 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Ruibal, R., and R. Philibosian. 1974. The population ecology of the lizard Anolis acutus. Ecology, 55:525-537.
- , -----, and J. L. Adkins. 1972. Reproductive cycles and growth in the lizard Anolis acutus. Copeia 1972:509-519.
- Ruby, D. E. and A. E. Dunham. 1984. A population analysis of the ovoviparous lizards Sceloporus jarrovi in the Pinaleno Mountains of southeastern Arizona. Herpetologica 40:425-236.
- Sexton, O. J., H. Heatwole, and E. Meseth. 1963. Seasonal population changes in the lizard, Anolis limifrons, in Panama. Am. Midl. Nat. 69: 482-491.
- Shine, R. and E. L. Charnov. 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. Am. Nat. 139 :1257-1269.
- Schoener, T. W. 1979. Inferring the properties of predation and other injury-frequencies. Ecology 60:1110-1115.
- 1985. Are lizard population sizes unusually constant through time?. Am. Nat. 126: 633-664.
- 1986. Patterns in terrestrial vertebrate versus artropd communities: do systematic differences in regularity exist?. Pp 556-586 In Community Ecology (J. Diamond and T. J. Case eds). Harper & Row, New York. New York.
- , and A. Schoener. 1978. Estimating and interpreting

- body-size growth in some Anolis lizards. *Copeia* 1978:390-405.
- , and A. Schoener. 1980a. Ecological and Demographic correlates of Injury rates in Some Bahamian Anolis lizards. *Copeia* 1980:839-850.
- , and A. Schoener. 1980b. Densities, sex ratio, and population structure in four species of Bahamian Anolis lizards. *J. Animal Ecol.* 49:19-53.
- , and A. Schoener, 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian Anolis lizards. *Oikos* 39:1-16.
- Stamps, J. A. 1976. Egg retention, rainfall and egg laying in a tropical lizard Anolis aeneus. *Copeia* 1976:759-764.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *Am. Nat.* 123:56-72.
- Tanner, W. W. 1965. A comparative population study of small vertebrates in the uranium areas of the upper Colorado River basin of Utah. *Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser.*, 7:1-24.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, Uta stansburiana. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 132:1-182.
- 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of the life histories in lizards. *Am. Nat.* 103:501-516.
- , and R. E. Ballinger. 1972. Sceloporus undulatus: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53:570-584.
- , and A. E. Dunham. 1986. Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*:1-20.
- , H. M. Wilbur, and S. G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24:55-74.
- , A. E. Dunham, and J. D. Congdon. 1993. Life history and demographic variation in the lizard Sceloporus graciosus: A long-term study. *Ecology* 74:2413-2429.
- Vinegar, M. B. 1975. Demography of the striped plateau lizard, Sceloporus virgatus. *Ecology* 56:172-182.
- Vitt, L. J. 1981. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *Am. Nat.* 117:506-514.

- , and J. D. Congdon 1978. Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *Am. Nat.* 112:595-608.
- , and H. J. Price 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-255.
- Wilbur, H. M. 1975. A growth model for the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia* 1975:337-343.

**CAPITULO IV**  
**HABITAT Y MICROHABITAT**

La "estructura del hábitat" es un término establecido por Rand (1964), especialmente para el género Anolis. Esta se refiere al tipo de vegetación, altura, diámetro y cobertura de la copa del árbol que usan las lagartijas arborícolas (Ruibal, 1961; Schoener, 1977). El uso del hábitat por las lagartijas se ha descrito con referencia al tipo de vegetación y a la estacionalidad del ambiente. El uso del hábitat en especies arborícolas y semi arborícolas ha sido el tema de numerosos estudios que han enfatizado diferencias interespecíficas en el hábitat y microhábitat, especialmente en especies de los géneros Anolis y Urosaurus (Rand, 1964, 1967; Andrews, 1971; Schoener y Schoener, 1971; Vitt et al., 1981) y factores ecológicos dentro de una especie (Vitt et al., 1981; Lister y García, 1992). Estos estudios han permitido que se entienda mejor cómo las lagartijas usan los árboles durante el día y el año. La estacionalidad del ambiente modifica la conducta de las lagartijas en el uso de la altura de la percha (Kiestler, et al., 1975; Adolph, 1990; Heatwole, 1977; Lister y García, 1992) y su dinámica de movimientos en el hábitat (Andrews, 1971; Andrews y Rand, 1983). En la estación de secas, los troncos que usan las lagartijas están más descubiertos que en la de lluvias. Las lagartijas que viven en hábitats abiertos (secas) están más expuestas a los depredadores que en los ambientes con vegetación densa (estación de lluvias; Lister y García, 1992).

El uso del hábitat tiene influencia sobre la dinámica de la población y en la historia de vida de las lagartijas. La dinámica se refiere a la actividad diaria, la territorialidad, la alimentación y el escape a los depredadores (Ruibal, 1961; Roughgarden et al., 1981; Stamps, 1983a; Jenssen et al., 1984) y la historia de vida al crecimiento, sobrevivencia y a la reproducción de las lagartijas (Jenssen, 1973; Fleming y Hooker, 1975; Schoener, 1975; Lister, 1981; Stamps, 1983b). Estas características pueden tener influencia en la tendencia del uso del hábitat. El hábitat que un organismos elige para vivir influye

directamente en el crecimiento y sobrevivencia para alcanzar a reproducirse con éxito. Los movimientos espaciales y temporales que tienen los individuos depende del tiempo que tardan para encontrar un "buen hábitat". Este hábitat será usado para llevar a cabo las funciones de las lagartijas hasta que mueren.

En esta sección se pretende entender la importancia que tiene el hábitat en el uso de la altura de la percha y el desplazamiento de un sitio a otro de las lagartijas en el transecto de estudio.

#### OBJETIVOS

- 1.- Describir las características del ámbito hogareño de los machos y de las hembras durante todo el año y en la época reproductiva.
2. Determinar los movimientos de los machos y de las hembras en el hábitat.

Durante el período de estudio (de junio de 1988 a diciembre de 1990) se recorrió el transecto a lo largo del día, de las 0700 a las 1900 h, buscando lagartijas. Una vez localizados los individuos, se colectaron con las manos y se tomaron los siguientes datos: longitud hocico-cloaca (LHC, mm), longitud de la cola (LC, mm), peso (g), sexo, clase de edad [adultos (hembras de 35 a 45 mm, y machos de 32 a 47 mm), juveniles (hembras de 27 a 34 mm, y machos de 27 a 31 mm) y crías (de 19 a 26 mm)], hora, altura de la percha (cm), número del árbol donde se capturó la lagartija, temperatura cloacal, ambiental y microambiental ( $^{\circ}\text{C}$ ). Las temperaturas se midieron con un termómetro de vidrio de lectura rápida. La temperatura de la cloaca se midió colocando el bulbo del termómetro dentro del orificio de la cloaca, la microambiental se midió colocando el bulbo en el sitio donde la lagartija estaba perchando y la temperatura ambiental se registró en la sombra a una altura de 1.5 m del suelo. También se registró si se trataba de una recaptura o de un individuo registrado por primera vez.

Los muestreos se llevaron a cabo durante 10 días de cada mes. En cada muestreo se buscó cuidadosamente tanto a los individuos ya marcados como a los nuevos. Al final del muestreo todos los organismos encontrados ya estaban registrados. La recaptura de cada individuo dió información sobre el uso del microhábitat y la distribución de las lagartijas. El método de marcaje que se usó fué el de ectomización de falanges (Tinkle, 1967). Originalmente se intentó marcar a los individuos con barniz de uñas (Jenssen, 1970) en la región dorsal del cuerpo y miembros inferiores pero este método podría atraer a los depredadores. Por esta razón se suspendió este método para colocar un sólo punto de color rojo o blanco en la misma región del cuerpo para identificar a los individuos que ya habían sido manejados durante cada muestreo. El uso de los colores se alternó cada mes de muestreo, ya que la permanencia de éste en el dorso dependió de la frecuencia del cambio de piel (muda) de la lagartijas (las crías mudan cada 10 días, mientras que los adultos cada 28-32 días). La marca de los



adultos, en muchas ocasiones aún permaneció en el siguiente muestreo, por esta razón se usaron dos colores para identificar a la lagartija. Si en el muestreo de un mes determinado se usó el color rojo y se encontraron lagartijas adultas con un color blanco, entonces ésta corresponde al muestreo anterior. Si se usara un sólo color, una lagartija marcada del mes anterior con la marca presente en el mes siguiente se confundiría su registro y los errores de recapturas serían graves.

Para conocer la distancia máxima a la que se desplazan las lagartijas se consideraron todos los individuos recapturados por lo menos una vez. Se registró el lugar donde se marcó por primera vez a cada lagartija y los sitios donde fueron recapturadas. La distancia de un punto a otro se calculó en línea recta, por lo que las distancias de desplazamiento son subestimaciones de las distancias recorridas por las lagartijas.

Los datos presentados como medias ( $\bar{x}$ ) incluyen  $\pm$  un error estandar (EE). Las pruebas estadísticas se consideraron significativas con una  $P < 0.05$ . Los análisis estadísticos se hicieron con el paquete estadístico SYSTAT.

Se capturó un total de 1681 individuos (con un total de 3284 registros), de los cuales 750 fueron hembras (340 individuos que se recapturaron en una o más ocasiones y 410 que se capturaron en una sola ocasión) y 931 fueron machos (374 que se recapturaron una o más veces y 557 capturados sólo una vez).

#### 4.3.1 Estructura del hábitat

La vegetación del sitio de estudio está compuesta de selva baja caducifolia. A lo largo del área de estudio se encuentran árboles que componen la selva baja caducifolia con alturas de dos hasta 20 metros, entre los que se encuentran Tabebuia rosea y Tabebuia donnell-smithii plantadas a lo largo de la carretera. Estos árboles se encuentran en áreas abiertas expuestos a los rayos solares, lo que posiblemente es la causa de que las lagartijas usen estos árboles para perchar.

#### 4.3.2 Uso del hábitat

Las lagartijas percharon en árboles con un diámetro de tronco desde 11 a 91 cm, cobertura de la copa desde 2 hasta 20 m<sup>2</sup> y altura desde 3.5 hasta 19.5 m (Fig. 1A-F). La frecuencia de distribución de los árboles disponibles en el transecto usada por las lagartijas sugirió que no existió preferencia por cierto tipo de árbol. El 78.4% de las lagartijas capturadas estuvieron en árboles de alturas intermedias de 9-12 m ( $\chi^2_c = 172.8$ ,  $P < 0.05$ ) y el 8.6% y 13.0% se encontraron en árboles con alturas menores o mayores respectivamente. El 93% de las lagartijas se colectaron en árboles con coberturas de la copa de 2 a 11 m<sup>2</sup> (Fig. 1E-F).

El número de lagartijas que se capturaron en los 165 árboles en la estación no reproductiva ( $n = 1379$ ) fue significativamente mayor que en la estación reproductiva ( $n = 940$ ;  $\chi^2_c = 83.10$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 2). En la parte seca del año (estación no reproductiva) cada árbol fue habitado por un promedio de  $8.4 \pm 0.124$  lagartijas, mientras que en la estación de lluvias (estación reproductiva) fue menor ( $5.6 \pm 0.134$ ,  $t_{(2,2317)} = 10.85$ ,  $P < 0.05$ ).

#### 4.3.3 Uso de la percha

Los machos usaron perchas más altas en la estación de lluvias de 1989 ( $\bar{x} = 1.95 \pm 0.072$ ) y 1990 ( $\bar{x} = 2.0 \pm 0.084$ ) que en las secas ( $\bar{x} = 1.2 \pm 0.006$ ,  $t_{(2,614)} = 4.80$ ,  $P < 0.05$ ) de 1989 pero percharon alturas similares en la estación de secas ( $\bar{x} = 2.1 \pm 0.07$ ; Fig. 3) y en la de lluvias de 1990. Los machos usaron perchas más altas ( $\bar{x} = 1.7 \pm 0.07$ ) que las hembras ( $\bar{x} = 1.42 \pm 0.06$ ,  $t_{(2,3209)} = 5.0$ ,  $P < 0.05$ ) en los tres años de estudio. La altura de las percha de los machos de 1990 fue más alta ( $1.92 \pm 0.08$ ) que en 1988 ( $\bar{x} = 1.3 \pm 0.13$ ,  $t_{(1,1115)} = 3.0$ ,  $P < 0.05$ ) pero no que en 1989 ( $\bar{x} = 1.5 \pm 0.14$ ,  $t_{(1,1643)} = 1.9$ ,  $P > 0.5$ ; Fig. 4).

La altura promedio de la percha que usaron las hembras en la estación de lluvias fue mayor ( $\bar{x} = 1.7 \pm 0.18$ ) que en la de secas ( $0.97 \pm 0.05$ ,  $t_{(1,616)} = 3.17$ ,  $P < 0.05$ ) de 1989. Mientras que en 1990, la altura de la percha que usaron las hembras en la estación de secas fue mayor ( $1.73 \pm 0.04$ ) que en la de lluvias ( $1.32 \pm 0.12$ ,  $t_{(2,1026)} = 2.56$ ,  $P < 0.05$ ).

Un análisis de regresión mostró que la altura de la percha que usaron las hembras estuvo relacionada con la temperatura del microhábitat ( $r^2 = 0.217$ ,  $F_{(1,65)} = 5.25$ ,  $P < 0.05$  en 1988;  $r^2 = 0.266$ ,  $F_{(1,493)} = 37.54$ ,  $P < 0.05$  en 1989; y  $r^2 = 0.352$ ,  $F_{(1,913)} = 129.12$ ,  $P < 0.05$  en 1990) y la temperatura de la cloaca ( $r^2 = 0.274$ ,  $F_{(1,65)} = 5.26$ ,  $P < 0.05$ ;  $r^2 = 0.263$ ,  $F_{(1,493)} = 36.72$ ,  $P < 0.05$  y  $r^2 = 0.376$ ,  $F_{(1,913)} = 150.3$ ,  $P < 0.05$  en los tres años respectivamente). La altura de la percha que usaron los machos en 1988, 1989 y 1990 también estuvo correlacionada con la temperatura cloacal ( $r^2 = 0.245$ ,  $F_{(6,87)} = 5.65$ ,  $P < 0.05$ ;  $r^2 = 0.268$ ,  $F_{(11,615)} = 47.59$ ,  $P < 0.05$ ;  $r^2 = 0.379$ ,  $F_{(11,1021)} = 171.82$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente) y la temperatura del microhábitat de 1989 ( $r^2 = 0.278$ ,  $F_{(11,615)} = 51.46$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.337$ ,  $F_{(11,1026)} = 131.59$ ,  $P < 0.05$ ), pero no en 1988.

La altura media de las perchas usadas por las lagartijas durante la estación de lluvias fue mayor ( $F_{(1,601)} = 7.01$ ,  $P < 0.05$ ) que en la estación de secas en 1989 pero no en 1988 y 1990. Sin embargo, la altura de la percha estuvo directamente

relacionada con la precipitación de 1988 ( $r^2 = 0.431$ ,  $F_{(1,11)} = 5.56$ ,  $P < 0.05$ ), de 1989 ( $r^2 = 0.62$ ,  $F_{(1,11)} = 4.66$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.61$ ,  $F_{(1,11)} = 4.95$ ,  $P < 0.05$ ).

#### 4.3.4 Distribución temporal

El período de tiempo que las lagartijas recapturadas estuvieron en el transecto fue variable durante los tres años. De 340 hembras, 65 (19.1%) estuvieron en el transecto por 20-29 días, 176 (51.8%) desde 37 hasta 142 días y 99 (29.1%) desde 157 hasta 525 días (Fig. 4A). Los machos presentaron un patrón similar: de un total de 374, 66 (17.6%) estuvieron en el transecto por 20-29 días, 223 (62.3%) desde 37 hasta 142 días y 75 (20.1%) desde 157 hasta 494 días (Fig. 4B).

#### 4.3.5 Distribución espacial

Cada lagartija marcada usó desde uno hasta cinco árboles del transecto durante el estudio (Fig. 5). Del total de las lagartijas recapturadas (714), 226 (31.6%) hembras y 210 (29.4%) machos siempre fueron encontrados en el mismo árbol, mientras que 114 (16.0%) hembras y 164 (23.0%) machos fueron vistos desde dos hasta cinco árboles diferentes (Fig. 5). El número de machos adultos sin desplazamiento fue mayor [ $n = 139$  (19.5%);  $X^2_c = 51.98$ ,  $P < 0.05$ ] que el número de hembras que vivieron en un sólo árbol [ $n = 42$  (5.9%)] sin desplazamiento. Otro número de hembras juveniles [ $n = 165$  (23.1%)] sin movimiento fue mayor que el número de machos juveniles [ $n = 62$  (8.7%);  $X^2_c = 46.73$ ,  $P < 0.05$ ]. Finalmente, un grupo pequeño de hembras (2.7%) y de machos crías (1.3%) sin movimiento fue bajo con respecto a los grupos anteriores (Fig. 6). Un número mayor de machos (59.7%) usó desde uno hasta cinco árboles durante la estación de secas que en la estación de lluvias de 1989 y 1990 (35.4%;  $X^2_c = 10.2$ ,  $P < 0.05$ ) y 4.9% usó desde dos hasta tres en ambas estaciones de secas y de lluvias (Figs. 5 y 7). También un número mayor de hembras (47.4%) usó más árboles en la estación de secas (desde uno hasta cinco árboles) que en la de lluvias (39.5%), y el 13.1% se movieron tanto en la estación de

secas como en la de lluvias (Fig. 7). No existió ninguna correlación entre la LHC de las hembras ( $r^2 = 0.1010$ ,  $m = 0.0038$ ,  $b = 32.08$  y de los machos ( $r^2 = 0.0164$ ,  $m = -0.0009$ ,  $b = 34.49$  y la distancia desplazada a lo largo del transecto (Fig. 8A-B).

El tiempo y el número de lagartijas que vivieron en un mismo árbol fue variable (Fig. 9). Esto se estimó a partir de la fecha de la primera captura a la de la última recaptura de las lagartijas. Un número grande de hembras ( $n = 65$ , 10.0%) y de machos ( $n = 66$ , 10.2%) vivió en un mismo árbol sólo 29 días. Un segundo grupo de hembras (30.1%) y de machos (37.6%) permaneció en el árbol desde 49 hasta 144 días, y un número reducido de hembras (8.0%) y de machos (3.7%) permanecieron en su árbol desde 174 hasta 529 días. El desplazamiento mínimo de un punto a otro indicó que de 164 machos, 65 (39.6%) y de 114 hembras, 49 (38.6%) se movieron en el sitio de estudio una distancia de 6 y 8 m (Fig. 10). Es decir, siempre se encontraron en dos árboles.

#### 4.3.6 Area de actividad

El área de actividad (ámbito hogareño) de A. nebulosus incluyó los árboles donde los individuos se capturaron. La distancia que recorrieron refleja la cantidad de espacio que pueden recorrer de acuerdo a sus necesidades de buscar y encontrar un "buen sitio" para vivir, alimentarse y reproducirse.

De un total de 340 hembras y de 374 machos, 226 (66.5%) y 210 (56.1%) respectivamente permanecieron en un árbol (Fig. 5). Los organismos que mostraron desplazamiento entre árboles en ambas estaciones fueron 164 (43%) machos y 114 (33.5%) hembras. Las lagartijas marcadas que sólo se movieron 6 m del punto original donde se capturaron fueron el 39.6% de los machos y el 43.0% de las hembras, y las que se desplazaron más de 350 m representan el 3.7 y 8.8% de los machos y de las hembras respectivamente (Fig. 10). Las hembras se movieron [ $\bar{x} = 76.9 \pm 13.5$  m (6-685 m,  $n = 114$ )] a la misma distancia que los machos [ $\bar{x} = 51.0 \pm 0.6$  (6-490 m,  $n = 164$ ,  $t_{(2,276)} = 1.2$ ,  $P > 0.05$ )].

#### 4.3.7 Ciclo de actividad

El número de lagartijas observadas en el transecto a lo largo del día se agrupó por estaciones de cada año (Fig. 11A-B). Las lagartijas presentaron actividad bimodal durante el día. La actividad en la primavera y el verano en 1989 y 1990 se inició a las 0730 h con un máximo de lagartijas activas entre las 0830 y 1230 y disminuyendo en las horas más calientes, de las 1330 a las 1530. El segundo ciclo se reinició a las 1630 con la máxima actividad a las 1730 y 1830 y decreció a las 1930 h. En el otoño e invierno las temperaturas del ambiente fueron menores ( $\bar{x} = 27.4 \pm 0.02$  °C) que en la primavera y el verano ( $\bar{x} = 29.3 \pm 0.03$  °C,  $t_{(2,3063)} = 38.0$ ,  $P < 0.005$ ). En el invierno la actividad se inició a las 0830 con el primer máximo de actividad entre las 1030 y 1130 y disminuyó a partir de las 1230 a las 1530. La actividad de las lagartijas se reinició a las 1630 con un máximo entre las 1730 y 1830 h y decreció a las 1930 h. En el invierno y la primavera de 1990 la actividad de los organismos fue mayor que en las mismas estaciones de 1989 pero muy similar en el verano y otoño. El número de lagartijas activas en las cuatro estaciones del año de 1990 fue mayor ( $n = 1912$ ;  $X^2_c = 184.36$ ,  $P < 0.05$ ) que en las de 1989 ( $n = 1109$ ).

#### 4.3.8 Temperatura del cuerpo y temperatura del aire

Las temperaturas corporales de las lagartijas y del ambiente fueron muy homogéneas a lo largo de los tres años de estudio (Fig. 12A-B). El incremento de la temperatura se inició a partir de la parte final de las secas y hasta la estación reproductiva. A partir de la estación de lluvias la temperatura aumentó significativamente en 1988 ( $F_{(5,83)} = 5.33$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $F_{(11,604)} = 11.81$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(11,1016)} = 13.4$ ,  $P < 0.05$ ). Las temperaturas del ambiente y del sitio de la percha (microambiental) aumentaron también a partir de las lluvias de 1988 ( $F_{(5,83)} = 2.250$ ,  $P < 0.05$ , y  $F_{(5,83)} = 4.48$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $F_{(11,604)} = 11.2$ ,  $P < 0.05$ ) y  $F_{(11,604)} = 15.1$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $F_{(11,1026)} = 28.32$ ,  $P < 0.05$  y  $F_{(11,1016)} = 22.6$ ,  $P < 0.05$ ).

respectivamente). La temperatura del cuerpo de las hembras y de los machos estuvo correlacionada con la temperatura microambiental ( $r^2 = 0.931, 0.920, P < 0.001$ ), la ambiental ( $r^2 = 0.89, 0.89, P < 0.001$ ) y la altura de la percha ( $r^2 = 0.338, 0.335, P < 0.001$ , respectivamente).

#### Estructura del hábitat

El objetivo de esta sección fue describir el hábitat estructural. El hábitat estructural se refiere principalmente al diámetro del troco, cobertura de la copa del árbol y la altura de la percha que usaron las lagartijas. Otro de los objetivos fue cómo las lagartijas usaron y se desplazaron en los árboles del área de estudio.

La estructura del hábitat ha sido mencionada desde hace varias décadas en los estudio de lagartijas (Rand, 1964; Jenssen, 1970; Schoener, 1974; Schoener y Schoener, 1971; Moermond, 1979; Pounds, 1988). Sin embargo, muy pocos estudios se han enfocado para observar los efectos que tienen los cambios estacionales en el uso del hábitat por las lagartijas (v. gr. Fleming y Hooker, 1975; Lister y García, 1992). El primero es un estudio de A. cupreus, especie que vive en un ambiente estacional de Costa Rica muy similar en tamaño a A. nebulosus. El hábitat de esta especie tiene una estación de secas de seis meses con un promedio de precipitación anual dos veces mayor que la de Chamela. La respuesta en el comportamiento de A. cupreus a la estacionalidad es paralela a la mostrada por A. nebulosus (Lister y García, 1992). Esto podría indicar su relación filogenética del grupo.

Los 165 árboles marcados donde se capturaron las lagartijas presentaron características muy similares en la estructura del tronco, la altura, la cobertura de la copa y el diámetro. Las lagartijas no estuvieron distribuídas en los árboles de acuerdo al diámetro del tronco, altura y diámetro de la copa. Su distribución solamente refleja la disponibilidad de los árboles. En los árboles con diámetros, alturas y coberturas intermedias se encontraron un mayor número de lagartijas. Estos árboles probablemente presentaron el espacio suficiente para perchar varias lagartijas simultáneamente en la estación de secas sin tener que estar muy cerca una de otra, lo que pudiera provocar la agresividad entre ellas. El estudio de A. cupreus (Fleming y Hooker, 1975) y A. nebulosus (Jenssen, 1970; Lister y García, 1992) también



encontraron que estas poblaciones usaron los troncos de los árboles que se encontraban en áreas abiertas del bosque a diferencia de otras especies de Anolis del Caribe que habitan dentro de la selva y que usaron arbustos de tallo delgado (Schoener y Schoener, 1980). El uso de los árboles de los sitios abiertos por A. nebulosus tiene ventaja sobre una mayor visibilidad hacia su presa durante la estación de secas y una mejor exhibición de sus despliegues de cortejo en la estación de lluvias, como en A. cupreus (Fleming y Hooker, 1975) y A. nebulosus (Lister y García, 1992).

#### Uso de la percha

Lister y García (1992) encontraron que los machos ocuparon perchas más altas en la estación de lluvias que en las secas. Esta conducta de los machos es una respuesta a la estación de lluvias, que es cuando se reproducen y exhiben mejor sus despliegues en perchas más altas, además de evitar mejor a sus depredadores.

La altura de la percha más alta usada por los machos en 1989 y 1990 en la estación de lluvias fue una respuesta al cambio estacional como Lister y García (1992) lo señalaron. Durante la estación de lluvias los machos tienen que buscar sitios que les permitan exhibir sus atributos físicos (despliegues del abanico gular y los cabeceos constantes) a las hembras y para ahuyentar a sus rivales (Flemming y Hooker, 1975; Lister y García, 1992) y sitios que les permita descansar y esconderse (Lister y García, 1992). Las perchas más altas que usaron los machos en la estación de lluvias de 1989 y 1990 podría ser explicada también porque la maleza creció más alta que en 1988. El uso de la percha más alta en los machos que en las hembras ha sido mencionada como típica del género Anolis. Fleming y Hooker (1975) y Lister y García (1992) encontraron que en la estación de secas las lagartijas perchan cerca del suelo pero en la estación de lluvias lo hicieron a mayores alturas como en este estudio. En la estación de secas, las lagartijas se alimentaron en el suelo, mientras que en la de lluvias lo hicieron en los árboles. En la estación de secas, los

insectos se encuentran entre la hojarasca, mientras que en las lluvias llegan a perchar también en los árboles.

El hecho de haber capturado en el transecto un grupo grande de machos (210) y de hembras (226) de diferentes clases de edad habitando un árbol podría indicar que en los sitios donde se encontraba cada árbol había suficiente alimento que les permitió vivir ahí y reproducirse con éxito. Es una ventaja para las lagartijas lograr establecerse en un árbol inmediatamente después de que nacen, ya que la energía que gastarían para buscar un territorio la dedican para forrajear, crecer y reproducirse. La energía que ahorran en encontrar un árbol en un tiempo muy corto después de que nacen podrían dedicarla al crecimiento.

#### Distribución temporal

El alto porcentaje de hembras (83.3%) y de machos (93.1%) que permanecieron pocos días en el transecto podría sugerir que: 1) los organismos murieron, 2) fueron expulsados del territorio, ya que los árboles marcados siempre estuvieron ocupados por uno o más individuos en la estación de secas, ó 3) que fueron individuos flotantes expulsados de un sitio y que andan en busca de otro.

La teoría sobre uso del hábitat sugiere que la decisión de establecerse en un hábitat o de continuar buscando debe ser muy rápido pero varía de acuerdo con las características del ambiente (Lack, 1940; Cody, 1981; Orians y Wittenberger, 1991). En un ambiente estacional, en la época de secas, la probabilidad de mortalidad por depredación es más alta que en las lluvias (Lister, 1981; Lister y García, 1992). Considerando los individuos marcados desde que nacieron y permanecieron en un mismo árbol hasta que se reprodujeron, sugiere que fueron los primeros que llegaron a los árboles, donde crecieron y pudieron defender a éste con éxito.

Durante la estación de secas, *A. nebulosus* es muy sedentario, es decir, percha en un mismo sitio por tiempo muy prolongado. Esta conducta puede ser una respuesta a los bajos niveles de alimento y a la tasa alta de depredación que hacen que los niveles de actividad de las lagartijas sean bajos (Lister y García, 1992). En

A. aeneus sugiere que la escasez de agua podría ser un factor más importante en afectar la tasa de crecimiento y el comportamiento (Stamps y Tanaka, 1981). La pérdida de agua es una función de la tasa de actividad en las lagartijas (Chew y Damman, 1961). La actividad baja durante la estación de secas podría ayudar a la lagartijas en conservar el agua. En períodos muy caliente y áridos de un ambiente restringe la actividad de las lagartijas, tales como S. merriami (Grant y Dunham, 1988), especies de Cnemidophorus (Karasov y Anderson, 1984) y A. cupreus (Fleming y Hooker, 1975). Esta disminución de actividad de las lagartijas les permite conservar cantidades considerables de energía que la usarán en la reproducción. Varios trabajos han señalado que existe una relación positiva entre riesgo de depredación y movimiento y una consecuente reducción de actividad en la presencia de depredadores (Lister, 1992). Este debe ser el caso para A. nebulosus reduciendo su actividad podría evitar los depredadores a la vez de que reduce la pérdida de agua y de energía.

#### Distribución espacial

El uso de un microhábitat particular determina, entre otras cosas, el tipo de alimento, los riesgos de la depredación y el ambiente térmico que la lagartija encontrará (Lister y García, 1992). Un hábitat adecuado para una lagartija debe poseer una mezcla de microhábitats que proporcione oportunidades para todas las actividades requeridas para una reproducción exitosa (Hildén, 1965; Rose, 1982).

Estudios sobre el uso del hábitat de A. lineatopus y A. nebulosus mostraron que los machos más pequeños se encontraron en hábitats de menor calidad (altura y follaje) que los que habitaron los machos más grandes (Rand, 1967; Jenssen, 1970; Schoener y Schoener, 1982). No se cuenta con datos de la calidad (disponibilidad de alimento y follaje) de cada uno de los árboles marcados que habitaron A. nebulosus de Chamela que apoyen estos resultados. Las lagartijas que se movieron a grandes distancias pudo deberse a que no encontraron el sitio adecuado para cubrir

sus necesidades de actividades. Andrews y Rand (1983) encontraron que los machos adultos de A. limifrons se movieron más que las hembras. En general, los machos adultos del género Anolis como los machos adultos de otras especies de frinosomátidos tienen ámbitos hogareños más grande que las hembras adultas y las lagartijas juveniles (Andrews, 1971; Fleming y Hooker, 1975; Stamps, 1977a). En A. nebulosus, un porcentaje alto de machos y de hembras adultos tuvieron un desplazamiento grande y otro tanto de hembras y machos adultos como de juveniles y crías no se desplazaron. Este comportamiento de las crías y juveniles podría estar dirigido para evitar la depredación, pérdida de agua y de energía y como consecuencia al crecimiento, mientras que en las hembras a la producción de huevos. El tamaño del ámbito hogareño de estas clases de edades podría estar relacionado con la disponibilidad del alimento de A. nebulosus tal como en otras especies (Andrews, 1971; Stamps, 1977b). El ámbito hogareño de los machos adultos es desproporcionadamente más grande a sus requerimientos de energía. El tamaño del ámbito hogareño de los machos adultos podría estar más relacionado con mantenerlo como área exclusiva para las oportunidades de apareamiento más que para mantener un territorio para alimentarse durante la estación reproductiva (Andrews, 1971; Trivers, 1976).

#### Ciclo de actividad

A. nebulosus presentó un ciclo de actividad estacional similar al de otras poblaciones de Nayarit y de Chamela (Jenssen, 1970; Lister y García, 1992) y de especies de Sceloporus de ambientes templados y tropicales (Adolph, 1987; Benabib, 1991). Durante las lluvias que fue cuando se reprodujo A. nebulosus, sus depredadores que son las culebras de hábitos arborícolas (Oxybelis aeneus, Leptophis diplotropis) son más abundantes, esto podría ser la causa por lo que las lagartijas se escondieron más entre el follaje para evitar la depredación.

La actividad inicial de las lagartijas durante el día fue paralela con la temperatura ambiental pero ésta disminuyó en las horas más cálidas. Efectos similares se observaron en poblaciones de la misma especie (Jenssen, 1970) en lagartijas del desierto (Grant y Dunham, 1988) y lagartijas de ambientes tropicales no estacionales (Benabib, 1991; Benabib y Congdon, 1992). La mayor actividad de la mañana y de la tarde que presentaron las lagartijas les pudo haber permitido una mayor oportunidad de forrajeo durante el día que las que sólo lo hacen en una sólo ocasión.

#### Temperatura del cuerpo, aire y microhábitat

Las temperaturas del aire, del microhábitat y las cloacales de las lagartijas no presentaron cambios significativos a lo largo del día y del año. Probablemente la termorregulación en este tipo de ambiente sea menos costosa que en ambientes templados donde las temperaturas son muy fluctuantes (Grant y Dunham, 1988). La temperatura constante del ambiente les podría permitir ahorrar energía al no tener que moverse constantemente en el árbol durante el día para termorregular, lo cual podría tener consecuencias en la reproducción. Las diferencias de adecuación asociadas con la temperatura del cuerpo resultarían de los efectos de la temperatura del cuerpo sobre las tasas de adquisición del alimento y riesgo de depredación para la manutención en un ambiente térmico particular (Grant, 1990).

La variación intraespecífica en el uso de la altura de la percha de A. nebulosus podría estar reflejando simplemente la flexibilidad en respuesta a la variación en el ambiente. Alternativamente, las diferencias intraespecíficas en el uso del microhábitat podrían tener bases genéticas (Adolph, 1990). Sin embargo, si se dice que el uso del microhábitat tiene una base genética, ésto sería relevante en ecología de comunidades. Por ejemplo, la teoría ecológica predice que los patrones del uso del hábitat por las especies que compiten por éste pueden evolucionar reduciendo el grado de solapamiento interespecífico

(Roughgarden, 1979).

En conclusión, los resultados indican que la estacionalidad y la depredación son los factores principales que moldean el comportamiento de A. nebulosus en este hábitat (Lister y García, 1992). Evidencias directas indican que esta especie tiene suficiente resistencia a los desafíos de los cambios ambientales de la región. Además de que durante la estación reproductiva, la población de esta especie puede compartir los árboles con otras especies arborícolas alternando el uso de éstos.

4.5. FIGURAS

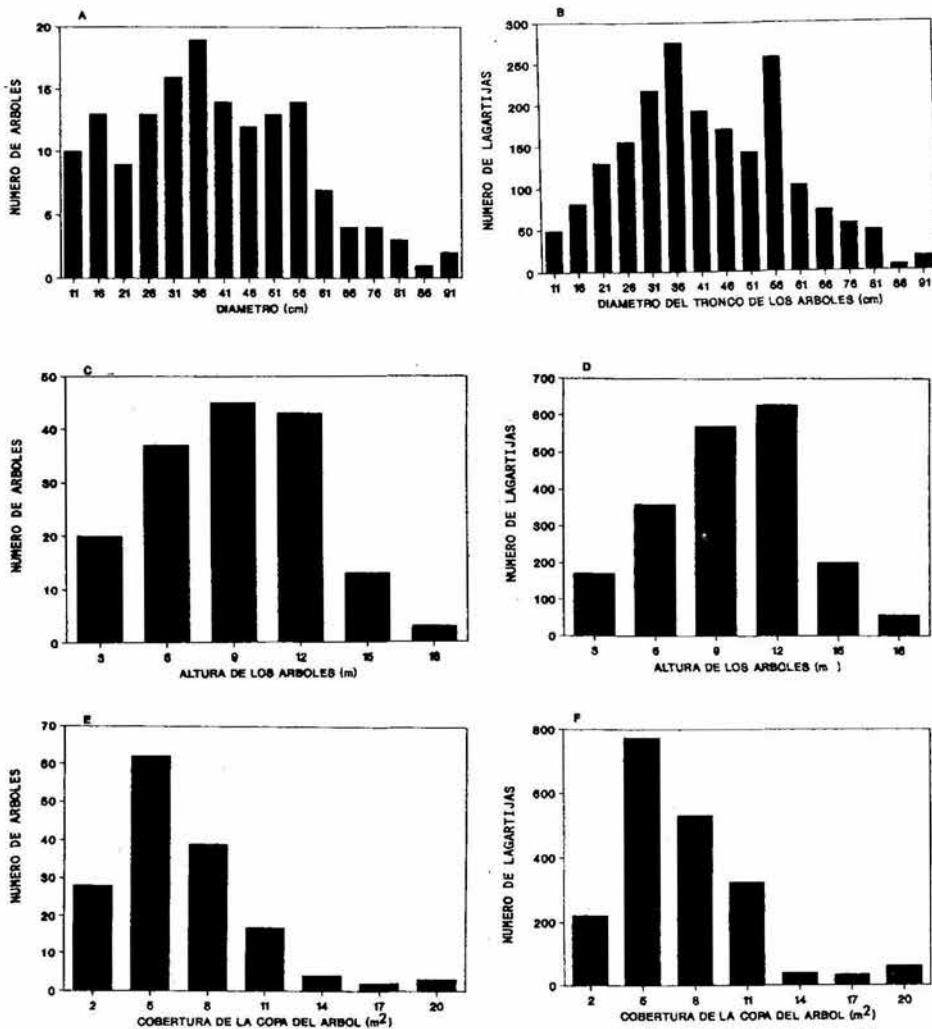


Fig. 1. Comparación de la distribución de frecuencias de los árboles en relación al diámetro de su tronco (A), altura (C) y cobertura vegetal (E) y la distribución de frecuencia de las lagartijas en estos árboles (B-F).

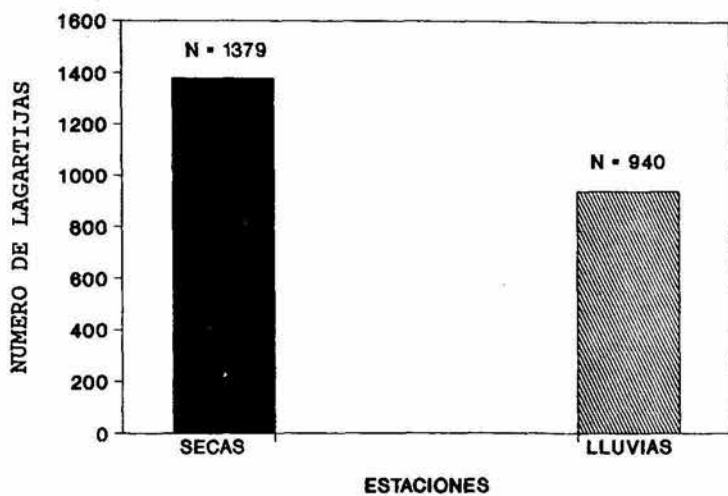


Fig. 2. Número de lagartijas que habitaron en los árboles del transecto durante la época de secas y en la de lluvias.



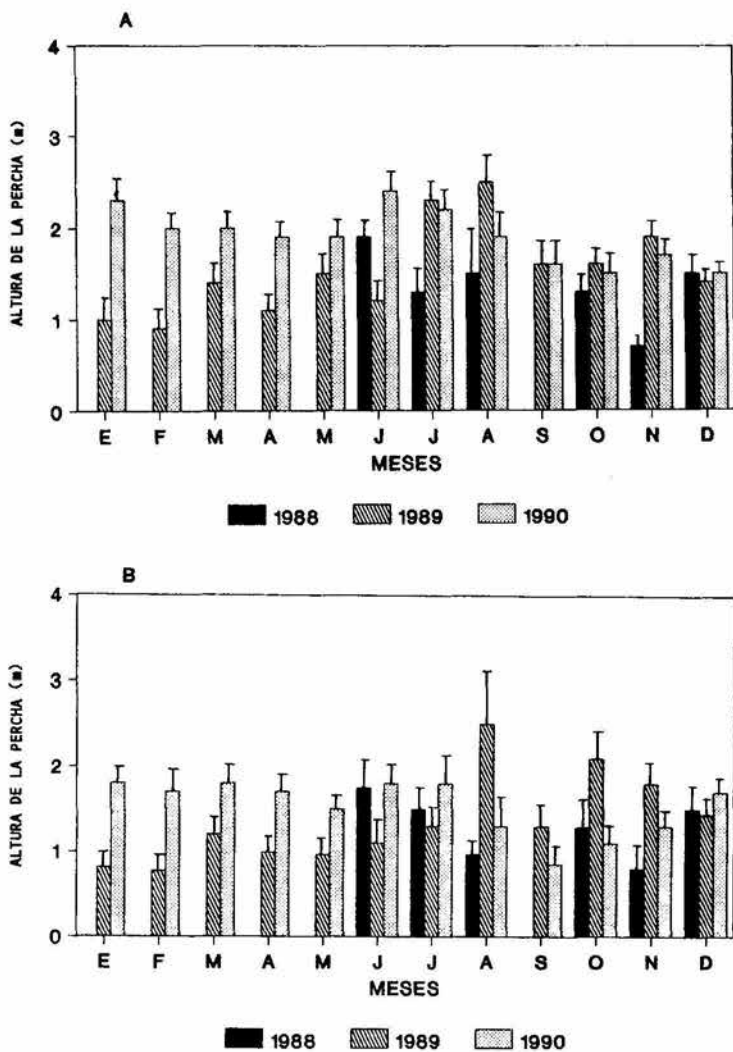


Fig. 3. Promedio de la altura de las perchas usadas por (A) los machos y (B) las hembras a lo largo del año.

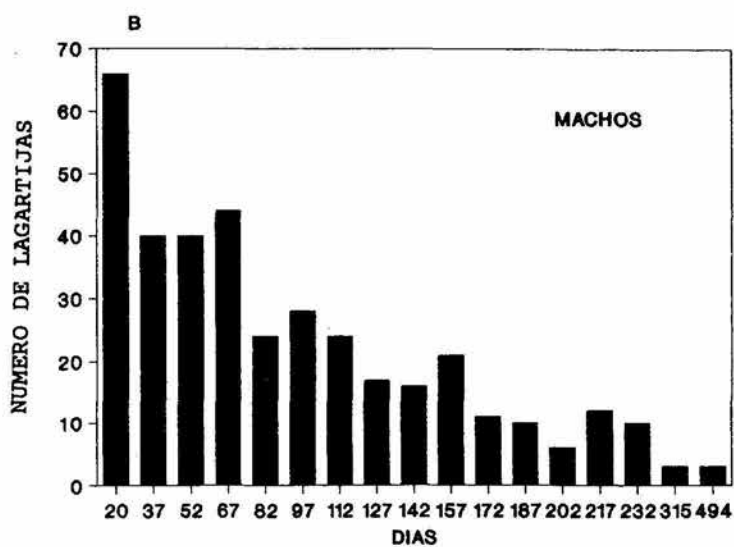
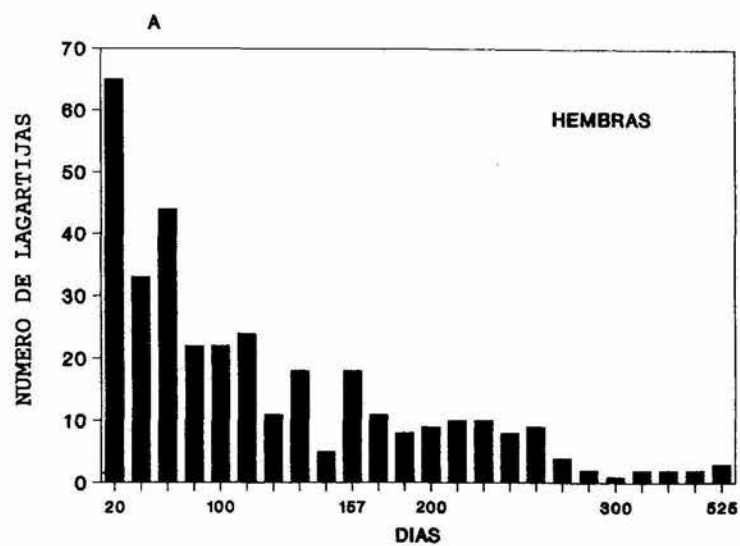


Fig. 4. Período de permanencia de las hembras (A) y de los machos (B) en el transecto a lo largo del estudio.

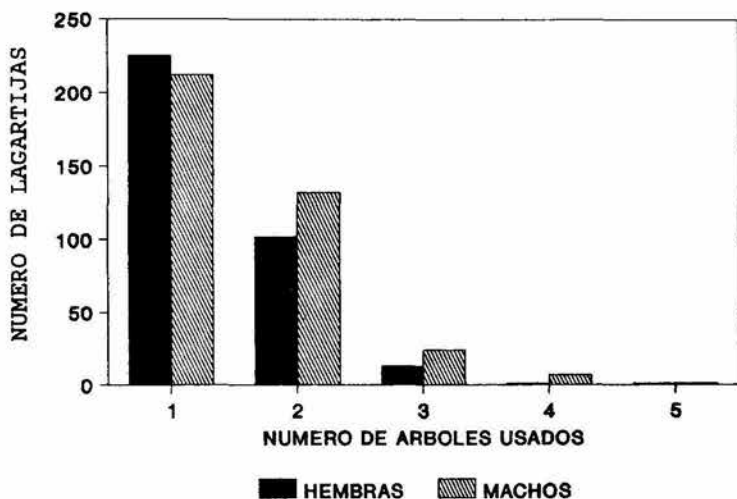


Fig. 5. Número de árboles del transectos que fueron usados por las hembras y los machos durante el estudio.

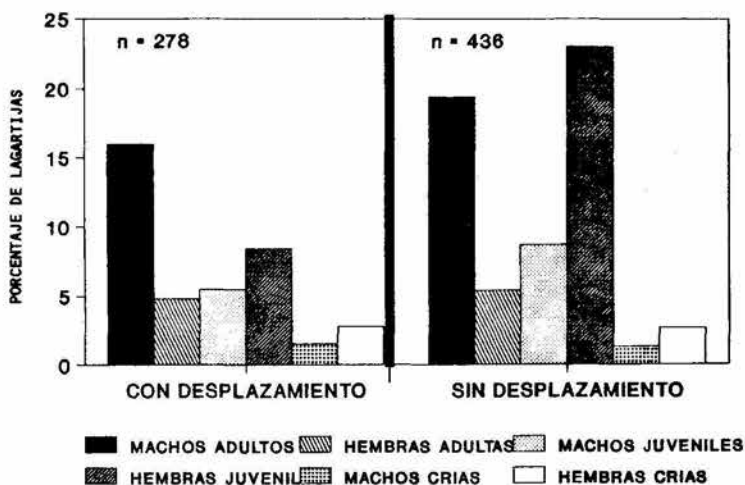


Fig. 6. Porcentaje de las lagartijas observadas que se desplazaron del árbol donde originalmente fueron capturadas y porcentaje que permaneció siempre en el mismo árbol.

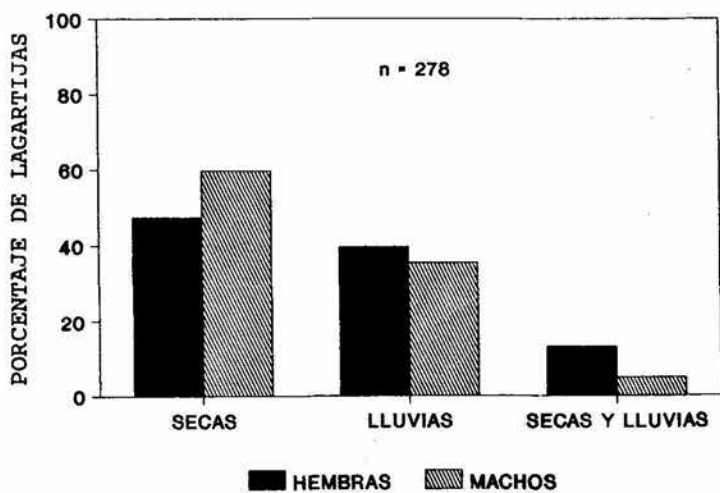


Fig. 7. Porcentaje de lagartijas de la población que cambiaron de árbol en diferentes épocas del año.

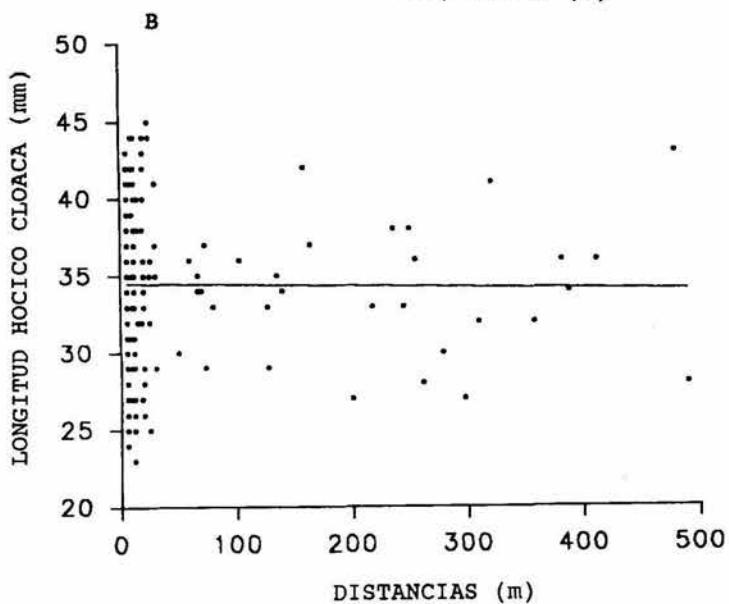
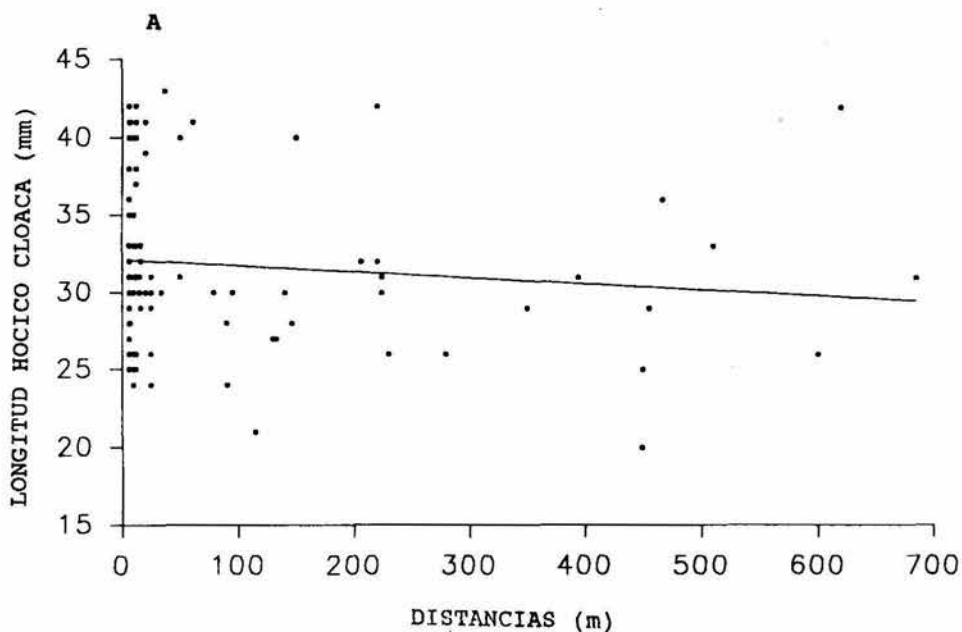


Fig. 8. Distancias que se movieron las hembras (A) y los machos (B) de diferentes tamaños a lo largo del transecto.

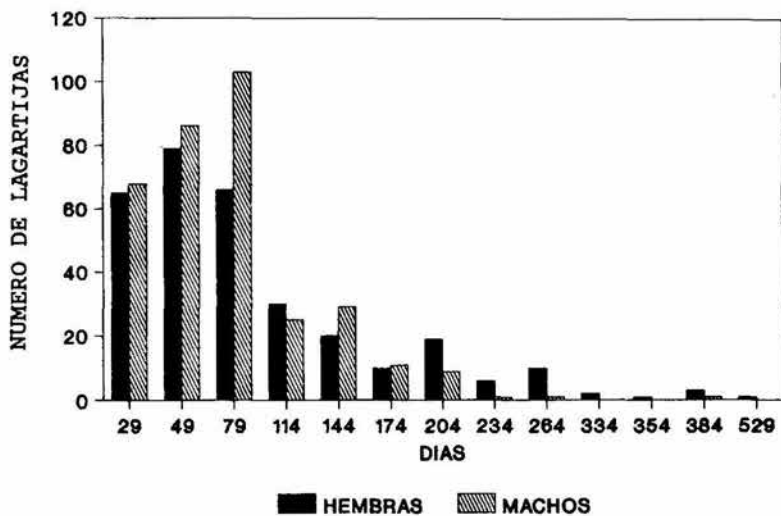


Fig. 9. Tiempo que una lagartija se encontró en el mismo árbol del transecto.

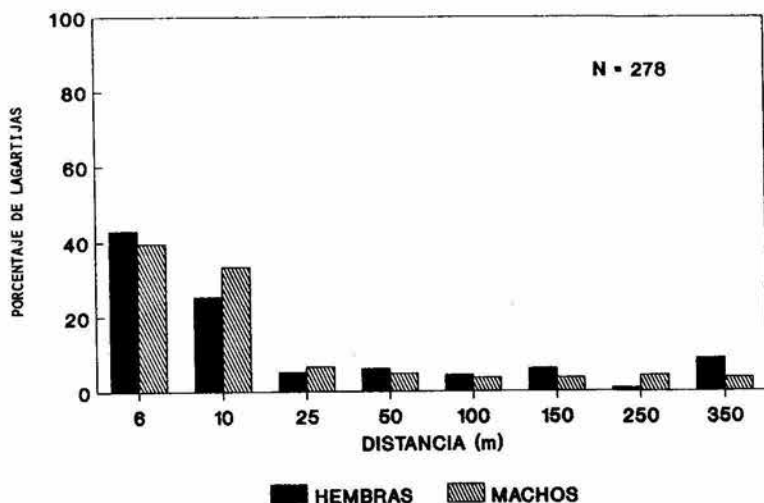


Fig. 10. Distancias mínimas recorridas por individuos de *A. nebulosus* en el área de estudio. Estas distancias fueron calculadas a partir del punto donde se marcó la lagartija por primera vez al punto final donde se recapturó por última vez.

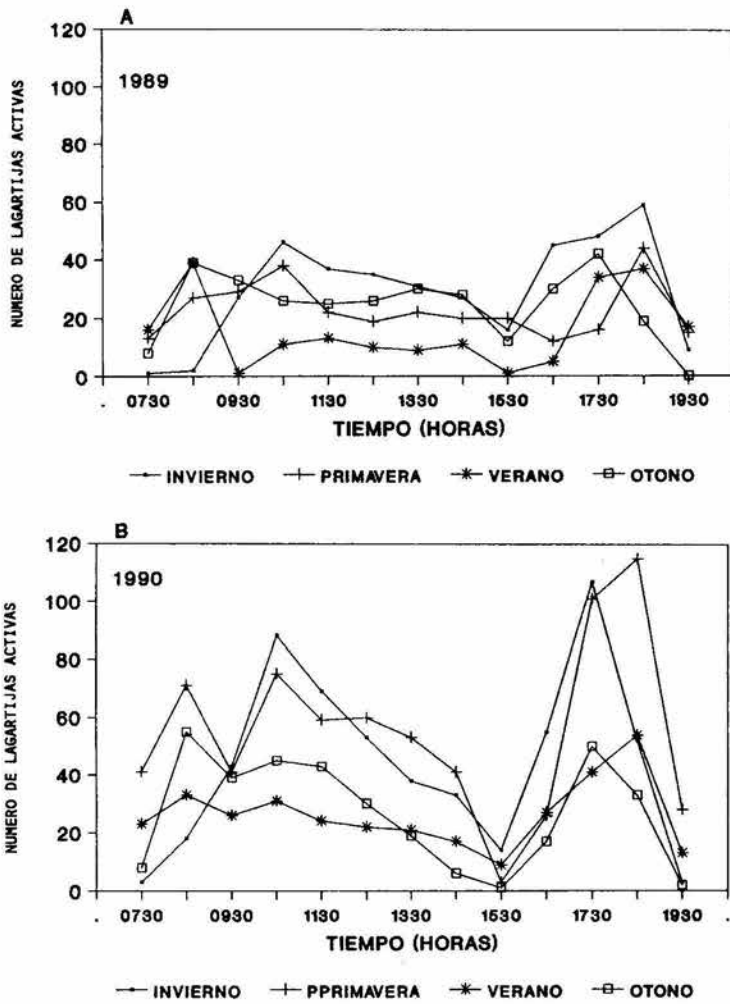


Fig. 11. Ciclo de actividad diaria de las lagartijas en las diferentes estaciones del año de 1989 (A) y 1990 (B).



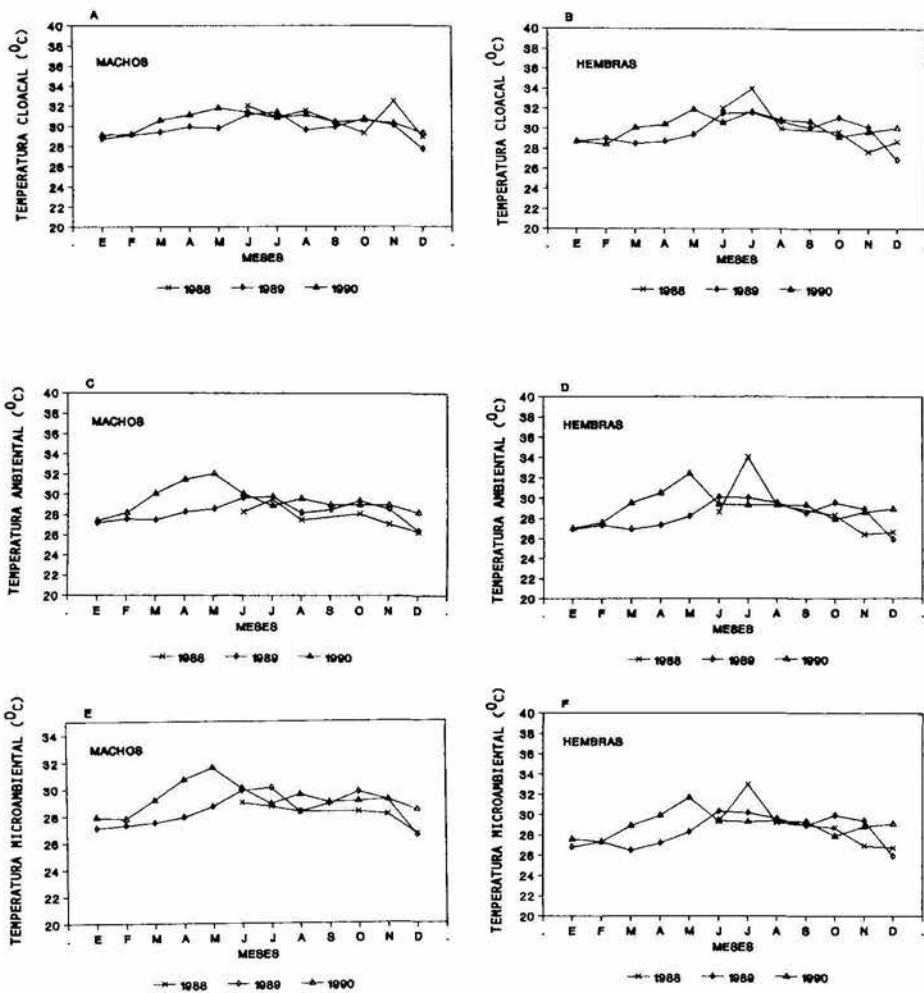


Fig. 12. Promedios de las temperaturas cloacales de los machos (A), hembras (B), ambiental de machos (C), hembras (D), y del microambiente de los machos (E) y de las hembras (F) durante los tres años de estudio.

- Adolph, S. C. 1987. Physiological and behavioral ecology of the lizards Sceloporus occidentalis and Sceloporus graciosus. PhD Dissertation. Univ. Washington. Seattle. USA.
- , 1990. Perch height selection by juvenile Sceloporus lizards: Interspecific differences and relationship to habitat use. *J. Herp.* 24:69-75.
- Andrews, R. M., 1971. Structural habitat and time budget of a tropical Anolis lizards. *Ecology* 52:262-270.
- , and A. S. Rand. 1983. Limited dispersal of juvenile Anolis limifrons. *Copeia* 1983:429-434.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of Sceloporus variabilis in los Tuxtlas, Veracruz, México. PhD dissertation. University of Georgia, USA.
- , and J. D. Congdon. 1992. Metabolic and water-flux rates of free-ranging tropical lizards Sceloporus variabilis. *Physiol. Zool.* 65:788-802.
- Chew, R., and R. Damman. 1961. Evaporative water loss of small vertebrates, as measured with an infrared analyser. *Science* 133:384-385.
- Cody, M. L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of habitat structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31:107-113.
- Fleming, T. H., y R. S. Hooker. 1975. Anolis cupreus: The response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56:1243-1261.
- Grant, B. W. 1990. Trade-offs in activity time and physiological performance for thermoregulating desert lizards, Sceloporus merriami. *Ecology* 71:2323-2333.
- , and E. Dunham. 1988. Thermally imposed time constraint on the activity of the desert lizard Sceloporus merriami. *Ecology* 69:167-176.
- Heatwole, H., 1977. Habitat selection in reptiles. Pp. 137-155 In *Biology of the reptilia* (C. Gans and D. W. Tinkle, editores), Vol. 7. Academic Press New York. Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici* 2:53-75.
- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecology of Anolis nebulosus (Sauria, Iguanidae) *J. Herp.* 4:1-38.

- , 1973. Shift in the structural habitat of Anolis opalinus due to congeneric competition. *Ecology* 54:863-869.
- , T. A., Marcellini, D. Pague, C., and Jenssen, L., 1984. Competitive interference between Puerto Rican lizards, Anolis kooki and Anolis cristatellus. *Copeia* 1984: 853-862.
- Karosov, W., and R. A. Anderson. 1984. Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology* 65:235-247.
- Kiester, A. R., G. C. Gorman, and D. C. Arroyo. 1975. Habitat selection behavior of three species of Anolis lizards. *Ecology* 56:220-225.
- Lack, D. 1940. Habitat selection and speciation in birds. *British Birds* 34:80-84.
- Lister, B. C. 1981. Seasonal niche relationships of rainforest anoles. *Ecology*, 62:1548-1560.
- , 1992. Effects of the predators on prey behavior and ecology. *Trends in ecology* (J. Menon, ed.) Council of Scientific Research Integration, India.
- , and A. A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- Moermond, T. C. 1979. The influence of habitat structure on Anolis foraging behavior. *Behaviour* 70:141-167.
- Orians, G. H., and J. F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am. Nat.* 137:529-549.
- Pounds, J. A. 1988. Ecomorphology, locomotion, and microhabitat structure: Patterns in a tropical mainland Anolis community. *Ecol. Monogr.* 58:299-320.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico. *Ecology* 45:745-752.
- , 1967. The ecological distribution of Anoline lizards around Kingston, Jamaica. *Breviora*, 272:1-18.
- Rose, B. 1982. Food intake and reproduction in Anolis acutus. *Copeia* 1982:322-330.
- Roughgarden, J. 1979. The theory of population genetics and evolutionary ecology. Macmillan, New York. 634 pp.

- , W. Porter, and D. Heckel. 1981. Resource partitioning of space and its relationship to body temperature in Anolis lizard populations. *Oecologia* 50:256-264.
- Ruibal, R. 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15:98-111.
- Schoener, T. W. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theor. Pop. Biol.* 6:265-307.
- , 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. *Ecol. Monogr.* 45:233-258.
- , 1977. Competition and the niche. Pp 35-136 In *Biology of Reptilia* (C. Gans and D. W. Tinkle, eds), Vol. 7. Academic Press, New York.
- , and A. Schoener. 1971. Structural habitats of West Indian Anolis lizards I. Lowland Jamaica. *Breviora*:1-53.
- , and A. Schoener. 1980. Density, sex ratio and population structure in some Bahamian Anolis lizards. *J. Anim. Ecol.* 49:19-53.
- , and A. Schoener. 1982. Intraspecific variation in home-range size in some Anolis lizards. *Ecology* 63:809-823.
- Stamps, J. A. 1977a. Social behavior and spacing patterns in lizards, p. 265-334. In: *Biology of the reptilia*, Vol. 7 (Ecology and Behavior A), C. Gans and Tinkle (eds). Academic Press, New York.
- , 1977b. The relationship between resource competition, risk and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58:349-358.
- , 1983a. The relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in a juvenile lizard (Anolis aeneus). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:19-33.
- , 1983b. Territoriality and the defence of predator-refuges in juvenile lizards. *Anim. Behav.* 31:857-870.
- , and S. Tanaka. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (Anolis aeneus) *Ecology* 62:33-40.
- Tinkle, D. W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, Uta stansburiana. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 132:1-182.
- Trivers, R. L. 1976. Sexual selection and resource-accruing

abilities in Anolis garmani. Evolution 30:253-269.

Vitt, L. J., R. C. Van Loben Sels, and R. D. Ohmart. 1981.  
Ecological relationships among arboreal desert lizards.  
Ecological 62:398-410.

**CAPITULO V**  
**ALIMENTACION**

La dieta de diversas lagartijas ha sido descrita en varios estudios (Pianka, 1967, 1973; Andrews, 1979; Schoener, 1968; Vitt *et al.*, 1981; Lister y García, 1992). La mayoría de éstos se realizaron con especies de lagartijas insectívoras de hábitos diurnos y cuyas presas se desplazan por el suelo. Los insectos consumidos por las lagartijas y los recolectados con diferentes métodos convencionales constituyen una muestra de los grupos de presas "disponibles" en el ambiente (Ferguson *et al.*, 1983).

Las presas disponibles en el ambiente varían con las fluctuaciones ambientales y la cantidad de lluvia que cae cada año (Licht, 1974; Ballinger, 1977). Las variaciones en la cantidad de precipitación traen como consecuencia variación en la cantidad y calidad de los insectos (Ballinger, 1977). Esto se refleja en la variación de las características de historia de vida, tales como tasa de crecimiento, sobrevivencia y fecundidad (Andrews, 1976; Dunham, 1982).

La disponibilidad del recurso (alimento) y el ambiente demográfico son dos fuerzas selectivas principales que están implicadas en la teoría de historia de vida. Las características de historias de vida como madurez temprana, fecundidad alta a una edad específica, crías pequeñas, esfuerzo reproductivo alto a una edad específica y esperanza de vida corta son esperadas en organismos que habitan en ambientes con demandas altas de suplemento de recurso (Ballinger, 1977; Dunham, 1982). Las características de historias de vida como madurez tardía, tasa de crecimiento baja, esfuerzo reproductivo y fecundidad baja a una edad específica, crías grandes y esperanza de vida más larga han evolucionado en organismos que habitan en ambientes altamente competitivos con demandas bajas de suplemento de recurso (Ballinger, 1977; Dunham, 1982).

El objetivo de la teoría de historia de vida es de explicar la variación en las estrategias de historia de vida en poblaciones naturales (Stearns, 1976, 1977). Una suposición básica es que las estrategias de las historias de vida representan respuestas

evolutivas al ambiente local (v. gr. bases genéticas) y presiones demográficas (Stearns, 1977). Alternativamente, Stearns (1980, 1984) sugirió que las diferencias en las historias de vida entre especies pueden ser mejor explicadas por efectos filogenéticos, mientras que la variación dentro de una especie puede ser el resultado de respuestas fisiológicas o de desarrollo a las condiciones ambientales (Stearns y Sage, 1980).

En los estudios sobre historias de vida han encontrado que los niveles de los recursos que varían entre los años afectan las características de historias de vida como frecuencia de la puesta y tasa de crecimiento (Ballinger, 1977; Dunham, 1982). Las características de historias de vida de las lagartijas que habitan en ambientes estacionales dependen de la proporción que existe entre la demanda y la disponibilidad del recurso en el ambiente. Ballinger (1977) y Dunham (1978, 1982) han demostrado que la abundancia de alimento está fuertemente correlacionada con la precipitación y que la variación en la abundancia de los recursos está relacionada con la variación en las características de historias de vida (v. gr. Urosaurus ornatus). La variación en la supervivencia anual de la población de los adultos de Urosaurus ornatus fue relativamente insensible a la variación de los factores proximales durante el estudio (Dunham, 1981, 1982). Por otro lado, la supervivencia de los juveniles varió en respuesta a la variación en la precipitación (Dunham, 1982). La teoría demográfica predice la evolución de las características de historias de vida similar a aquellos que se encuentran bajo un ambiente con selección-K caracterizado por una mortalidad alta de los juveniles. El grado de la variación en la mortalidad de los juveniles está correlacionado con la variación anual de la precipitación.

Los machos y las hembras de muchas especies de lagartijas tienen preferencia por diferentes tipos de presas (Andrews, 1979; Lister y García, 1992). La variación en la cantidad y tipos de presas entre ambos sexos podría deberse al tipo de forrajeo que utilizan y a la estacionalidad del año, es decir, la cantidad y



tipos de presas varían en la estación de secas y de lluvias. Por ejemplo, las hembras comen más durante las lluvias que en la estación de secas, que es cuando hay más insectos y se reproducen.

La calidad del alimento ingerido por las lagartijas se reflejará en la cantidad de lípidos almacenados en los cuerpos grasos, el tamaño de la puesta de huevos durante la estación reproductiva y la tasa de crecimiento (Ballinger, 1977; Dunham, 1982). La puesta inicial de las lagartijas con nidadas múltiples generalmente es más grande que las subsecuentes nidadas (Martin, 1977; Ballinger, 1977; Dunham, 1978). Esta característica probablemente se debe a que la energía almacenada en los cuerpos grasos es dirigida en su mayor parte a la primera puesta (Hahn y Tinkle, 1965). El tamaño de las nidadas es menor después de un período de sequía en especies del género Uma (Mayhew, 1966a, b), Urosaurus (Martin, 1973), Uta (Hoddenbach y Turner, 1968; Medica y Turner, 1976) y Sceloporus (Vinegar, 1975). Esto puede ser el resultado de una reducción en la cantidad de insectos de los cuales las lagartijas se alimentan. En estas lagartijas con nidadas múltiples, las crías de la primera nidada son en muchos casos de talla más grande que las de las siguientes puestas, por lo que se esperaría que las primeras tuvieran una mayor supervivencia que las segundas o las de puestas posteriores (Martin, 1977; Ballinger, 1977). Las crías que nacen posteriormente, por ser más pequeñas tienen menos oportunidad de escapar a los depredadores, disminuyendo su supervivencia. Estas nacen cuando la disponibilidad del alimento empieza a disminuir, por lo que el tiempo de alimentarse es más corto y se reflejará en el crecimiento y en la reproducción.

El objetivo principal de este estudio es conocer la dieta de las hembras y de los machos de la población de Anolis nebulosus de Chamela. La mayoría, si no es que todos los anolinos presentan un patrón de alimentación generalista y oportunista (Lister y García, 1992), por lo que se esperaría encontrar este mismo patrón en la especie en estudio. Las preguntas que se plantean y se propone contestar en este capítulo son:

- 1.- ¿La cantidad de insectos en el ambiente disponibles para las lagartijas varía a lo largo del año?
- 2.- Si hay variación en la abundancia de insectos, ¿qué factor ambiental determina esa variación?
- 3.- ¿Existe alguna preferencia de las lagartijas por algún tipo de presa?
- 4.- ¿Existen diferencias en la forma de alimentarse entre las hembras y los machos en la estación de secas y de lluvias?

### Muestreo

Una muestra de cinco a 10 hembras y cinco a 10 machos fue recolectada mensualmente desde junio de 1988 hasta diciembre de 1990. Las lagartijas se atraparon con las manos, en el pueblo de Chamela, localizado a 6 km al norte de la Estación de Biología. La recolecta de las lagartijas se hicieron en diferentes puntos del pueblo pero con características similares a las del transecto para tener un mayor acercamiento a los tipos de presas que ingirieron las lagartijas que vivieron en el transecto.

Para hacer el análisis de la dieta se recolectaron los individuos durante el mediodía, de tal manera que tuvieron el tiempo suficiente para alimentarse. Los organismos se sacrificaron por congelación y se fijaron en una solución de formaldehído buffer al 10%. Los estómagos se sacaron de las lagartijas y se fijaron en alcohol al 70%. Los insectos en los estómagos se determinaron a nivel de orden con la ayuda de claves entomológicas. De los insectos se midió: 1) la longitud y el ancho con un micrómetro ocular ( $\pm 0.1$  mm), y 2) la biomasa utilizando una balanza analítica ( $\pm 0.1$  g). Los tipos de insectos que se encontraron en dos fases diferentes de su ciclo de vida (adultos y larvas) se distinguen en los resultados indicando después del orden del insecto según la fase que corresponde, adulto (a) o larva (l).

### Disponibilidad de presas en el ambiente

Para conocer la disponibilidad del alimento en el ambiente se estimó la abundancia relativa de las presas potenciales que constituyen la dieta de estas lagartijas por medio de tres métodos: 1) "sticky trap" (S), 2) "red de golpe" (R), y 3) "cuadrante terrestre" (T).

1) "Sticky traps". Estas trampas se colocaron en la copa de los árboles considerando los hábitos arborícolas y los sitios preferidos de A. nebulosus. Cada 20 m, a lo largo de 120 m del

transecto se colocaron 6 placas de madera de 30 cm<sup>2</sup> cubiertas con una sustancia adhesiva (tanglefoot). Las trampas permanecieron durante 48 horas en cada mes de muestreo (Dunham, 1981; Lister y García, 1992). Los insectos se desprendieron de esta sustancia con una pinza entomológica y se limpiaron con gasolina blanca. Después, los insectos se secaron, pesaron y midieron.

2) "Red de arrastre". se utilizó una red cilíndrica unida a un aro de aluminio con un diámetro de 40 cm. La red se aplicó en tres sitios diferentes del transecto separadas 100 metros entre sí. Se tomaron tres muestras al azar dentro del transecto haciendo 20 golpes para cada muestra.

3) Cuadrante "terrestre". Cada mes se hizo un cuadrante de 30 cm<sup>2</sup> en tres sitios designados al azar dentro del transecto. En estos cuadrantes se recolectaron todos los insectos que se encontraron desde la superficie hasta 10 cm de profundidad.

La dieta de las hembras y los machos coincidió más con los tipos de artrópodos recolectados con el método "red de golpe" que los artrópodos recolectados con los dos métodos restantes (Cuadro 1). Bajo este criterio se estableció que el método que mejor midió los tipos de artrópodos que una lagartija eligió para alimentarse fue el de "red de golpe" (Cuadro 1). A partir de aquí, la dieta de las lagartijas se relacionará con los artrópodos recolectados con el método de "red de golpe", y el de "Sticky trap" y el de "cuadrante terrestre" serán excluidos en este análisis.

Los insectos recolectados con este método se compararon con los insectos ingeridos por las lagartijas de ambos sexos. De esta manera se evaluaron las preferencias alimenticias utilizando el siguiente índice:

$$\text{Índice de preferencia (IP)} = \frac{\text{Proporción de la dieta (Pdi)}}{\text{Proporción en el ambiente (Pfi)}}$$

donde un resultado de 1 indica que lo ingiere porque el recurso está ahí pero no lo busca, > 1 indica preferencia y < 1 indica rechazo del alimento. Los índices de preferencia por los insectos

de las hembras y de los machos se analizaron para cada mes de cada año de estudio pero sólo se mencionarán en el texto los índices = 1 y  $> 1$  y los  $< 1$  se excluirán del análisis por considerar a éstos como rechazo (fueron ingeridos accidentalmente).

Los grupos de insectos del ambiente y los ingeridos por las lagartijas se relacionaron con la precipitación mediante una regresión simple con una ANOVA para probar el modelo. Se aplicaron pruebas de  $X^2$  y t para grupos discretos y continuos. Las pruebas se consideraron significativas a una  $P < 0.05$ .

### 5.3.1 Precipitación y abundancia de presas

Durante los tres años de estudio la precipitación varió en cantidad y distribución a lo largo del año ( $X^2_c = 82.22$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 1). La precipitación anual promedio fue de 884.3 mm en 1988, 937.1 mm en 1989, y 583.5 mm en 1990. El período de lluvias abarcó de junio a diciembre en 1988 y 1989, y de junio a octubre en 1990. El número de invertebrados recolectados durante los tres años de estudio varió a lo largo de cada año (Fig. 2). El número de artrópodos recolectados por el método "R" durante la estación de lluvias de 1989 ( $n = 324$ ) y de 1990 ( $n = 341$ ) fue mayor que en la estación de secas ( $n = 101$ ;  $n = 180$ ;  $X^2_c = 117.0$ ,  $P < 0.05$ ;  $X^2_c = 49.75$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente). Sin embargo, el número de artrópodos recolectados entre las estaciones de lluvias de cada año no fue diferente. Se encontró una correlación positiva y significativa entre la cantidad de lluvia y el número de artrópodos recolectados con el método "R" en 1988 ( $r^2 = 0.53$ ,  $F_{(1,7)} = 2.91$ ,  $P < 0.05$ ), 1989 ( $r^2 = 0.87$ ,  $F_{(1,10)} = 31.9$ ,  $P < 0.05$ ) pero no en 1990.

Los invertebrados que se registraron en el ambiente durante el estudio incluyeron 24 grupos (Cuadro 1). De éstos, 15 correspondieron a órdenes de insectos usados por las hembras y 16 por los machos de A. nebulosus.

El método "R" registró 12 y 13 tipos de presas de los 15 y 16 que ingirió cada sexo (Cuadro 1). Los grupos de insectos que se registraron con mayor frecuencia con el método de recaptura "R" fueron Araneida, Hymenoptera, Coleoptera (larvas y adultos), Orthoptera, Diptera, Hemiptera, Isoptera y Lepidoptera (larvas y adultos) (Fig. 3).

La alimentación de las lagartijas estuvo estrechamente relacionada con el alimento disponible en el ambiente. La dieta de los machos de 1988 y las hembras de 1989 estuvo correlacionada con el alimento disponible del ambiente ( $r = 0.932$  y  $r = 0.864$  respectivamente).

Los principales grupos de artrópodos (con índices de preferencia más altos) que componen la dieta de los machos fueron Araneida, Hymenoptera y Coleoptera adultos (Cuadro 2). Estos tipos de artrópodos fueron capturados con el método "R" durante cada mes de los tres años de estudio indicando que estos grupos se encontraban disponibles en cualquier época del año (Fig. 3).

Los valores de los índices de preferencia de los artrópodos por las hembras fueron de 1.0 hasta 7.5 (Cuadro 3; Fig. 4A). Estos valores correspondieron a los órdenes de artrópodos Araneida, Hymenoptera, Coleoptera (a), Coleoptera (l), Orthoptera, Díptera, Lepidoptera (l), Hemíptera y Homóptera. Los valores más altos (6.5, 7.0 y 7.5) fueron de los Hymenoptera en la estación de secas que en la de lluvias de 1989 y 1990. Los índices de preferencia más bajos (1.0 a 3.0) están discontinuamente distribuidos en algunos meses de los tres años de estudio (Cuadro 3). A pesar de que los índices de preferencia más altos se encontraron en la estación de secas (enero-mayo) que en las lluvias (junio-diciembre), las hembras eligieron un número igual de tipos de presas (7 y 7). En los machos, los valores de los índices de preferencia fueron de 1.0 a 13.0 (Cuadro 2). Los valores más altos de índices de preferencia (4.0, 5.0, 9.0 y 13.0) fueron encontrados en la estación de secas y correspondieron a Araneida, Hymenoptera y Coleoptera (a) respectivamente y en la estación de lluvias los más bajos (1.0, 2.0, 3.0) correspondientes a Coleoptera (a y l), Orthoptera, Diptera (a) y Hemiptera, excepto en el mes de junio de 1989 los valores de los índices fueron altos (4.5 y 7.0) correspondientes a Coleoptera (a) y Hemiptera. Los machos eligieron mayor número de tipos de presas en la estación de secas (7) que en la de lluvias (4).

### 5.3.2 Análisis de la dieta

#### 5.3.2.1 Dieta de las hembras y de los machos

Los porcentajes del número de insectos ingeridos por las hembras y los machos variaron a lo largo de los meses de 1988, 1989 y 1990 (Fig. 5 A-F). La dieta de las hembras (n = 112) recolectadas durante los meses de junio a diciembre del año de 1988 estuvo compuesta por Araneida con porcentajes de 8.9 a 40%, Coleoptera adultos (6.6-11.9%), larvas de Coleoptera (15.4-60.0%), Hymenoptera (25.4-30.8%) e Isoptera (52.2%); estos y otros grupos de artrópodos se repitieron en la dieta de las hembras en los meses de 1989, como Araneida (8.3-33.3%), Hymenoptera (9.1-88.5%), Coleoptera adultos (2.8-33.3%), Hemiptera (7.7-27.3%), Orthoptera (5.0-55.5%), entre otros. En los meses de 1990 fueron Araneida (2.2-42.9%), Hymenoptera (2.6-83.3%) y Orthoptera (2.6-42.9%). Los machos recolectados en los meses de junio a diciembre de 1988 se alimentaron con mayor frecuencia de Araneida (5.5-33.3%), Hymenoptera (19.4-50%) y Coleoptera adultos (12.5%-33.5%). Los mismo grupos se repitieron en la alimentación de los machos durante los meses de 1989, Araneida (2.7-33.3%), Hymenoptera (1.3-38.2%), Coleoptera adultos (1.3-80%), larvas de Coleoptera (1.1-28.6%) y Orthoptera (2.2-66.7%), y en 1990 se repitieron los cinco grupos de artrópodos anteriores con porcentajes que fueron de 10.7-33.3%, 9.1-66.7%, 3.6-33.3%, 2.6-14.3% y 2.8-22.2% respectivamente. Estos grupos de insectos fueron los que se encontraron con mayor frecuencia en los estómagos de las lagartijas en todos los meses de los años del estudio. La Tabla 4 muestra el número total y porcentaje de cada grupo de artrópodos usado por las hembras y los machos en cada año del estudio.

De los 15 grupos de artrópodos encontrados en los estómagos de las hembras en los tres años de estudio, los que fueron ingeridos con mayor frecuencia y abundancia fueron Hymenoptera (28.0%), Isoptera (16.2%), Psocoptera (14.5%), Araneida (11.7%) y Coleoptera adultos (7.4%). De los 16 grupos de artrópodos que compusieron la dieta de los machos, el número artrópodos ingeridos en los tres años fueron de Araneida (10.4%), Coleoptera adultos



(12.4%), larvas de Coleoptera (4.4%), Hymenoptera (15.7%), Isoptera (33.8) y Psocoptera (7.3%).

Se agrupó el número medio de insectos que cada sexo ingirió por estación y se encontró que las hembras comieron más artrópodos en la estación de secas ( $\bar{x} = 5.3 \pm 0.70$ ) que en la de lluvias ( $\bar{x} = 3.8 \pm 0.30$ ) de 1989 ( $t_{(12,54)} = 1.99, P < 0.05$ ) y de 1990 [secas ( $\bar{x} = 5.2 \pm 0.50$ ) lluvias ( $\bar{x} = 3.4 \pm 0.60$ ;  $t_{(2,52)} = 1.7, P < 0.05$ )] pero no en los machos (Cuadro 5).

#### 5.3.2.2 Biomasa

La masa de los artrópodos encontrados en los estómagos de las lagartijas varió a lo largo de cada año de estudio ( $F_{(2,27)} = 3.95, P < 0.05$ ; Fig. 6 A-B). Las hembras comieron más durante los meses de las lluvias ( $\bar{x} = 0.0247 \pm 0.002$ ) que en los de las secas ( $\bar{x} = 0.01 \pm 0.0008$ ;  $t_{(2,56)} = 5.25, P < 0.05$ ) de 1989 y 1990 [lluvias ( $\bar{x} = 0.03 \pm 0.002$ ) secas ( $0.02 \pm 0.002$ ;  $t_{(2,52)} = 2.5, P < 0.05$ )]. La biomasa de artrópodos usados por los machos durante las secas y lluvias de 1989 y 1990 fueron similares (Cuadro 5). Los machos de la estación de secas comieron más ( $\bar{x} = 0.014 \pm 0.0009$ ) que las hembras ( $\bar{x} = 0.01 \pm 0.0008$ ;  $t_{(2,65)} = 2.5, P < 0.05$ ) de 1989 y de 1990 [secas ( $\bar{x} = 0.03 \pm 0.002$ ) lluvias ( $\bar{x} = 0.02 \pm 0.002$ ;  $t_{(2,82)} = 2.75, P < 0.05$ )]. En las lluvias de 1988, las hembras comieron más ( $\bar{x} = 0.0290 \pm 0.002$ ) que los machos ( $\bar{x} = 0.0194 \pm 0.002$ ;  $t_{(2,52)} = 2.75, P < 0.05$ ), pero en 1989 y 1990, los machos y las hembras comieron igual. Las hembras y los machos mostraron su peso más alto en los meses de lluvias (junio-agosto; Fig. 7) justamente cuando la productividad de insectos es mayor (Fig. 2). El tamaño de las lagartijas influye sobre la cantidad de insectos que comen. La masa de los artrópodos ingeridos estuvo directa y positivamente relacionada con la longitud hocico cloaca de las hembras ( $r^2 = 0.69, F_{(1,28)} = 24.9, P < 0.05$ ) y de los machos ( $r^2 = 0.363, F_{(1,28)} = 4.3, P < 0.05$ ).

La cantidad de biomasa ingerida por las lagartijas estuvo directa y positivamente relacionada con la precipitación de los tres períodos de lluvias. La cantidad de biomasa ingerida por las

hembras estuvo correlacionada positivamente con la cantidad de lluvia de 1989 ( $r^2 = 0.884$ ,  $F_{(1,10)} = 35.78$ ,  $P < 0.05$ ) y 1990 ( $r^2 = 0.55$ ,  $F_{(1,9)} = 4.0$ ,  $P < 0.05$ ) pero no sucedió lo mismo en el caso de los machos.

Varios estudios han encontrado una relación positiva entre la precipitación y la disponibilidad del alimento en el ambiente para las lagartijas. La mayoría de los estudios han relacionado la precipitación y el alimento con el éxito reproductivo (Mayhew, 1965, 1967; Ballinger, 1977; Martin, 1977; Dunham, 1978, 1982). Se conoce que los cambios estacionales en la cantidad de alimento en los ambientes estacionales afectan la actividad reproductiva (Ballinger, 1977; Stamps y Tanaka, 1981a; Andrews *et al.*, 1983), la tasa de crecimiento y abundancia (Andrews, 1976; Martin, 1977; Stamps y Tanaka, 1981b; Ferguson *et al.*, 1983), la masa relativa de la nidada (Licht, 1974; Rose, 1982; Waldschmidt, 1983) y la utilización del espacio (Lister, 1981; Stamps *et al.*, 1981) de las lagartijas.

Aunque hay fluctuaciones en la densidad y diversidad de insectos en los ambientes estacionales, éstos están disponibles en densidades fluctuantes en cualquier época del año. Varios estudios han sugerido que el alimento no es limitado para muchas especies de *Anolis* continentales (Sexton *et al.*, 1971; Lister y García, 1992) pero sí para especies de las islas (Andrews, 1976). La disponibilidad del alimento a lo largo del año en este ambiente no está limitado para *A. nebulosus*.

#### Precipitación y abundancia de presas

Los datos de los 30 meses de trabajo mostraron que hubo fluctuaciones en número de insectos en el ambiente. El número de insectos que se registraron fue mayor en la estación de lluvias que en las secas de 1989 y 1990. Esto podría indicar que la disponibilidad de alimento en la estación de lluvias, que es cuando se reprodujeron las lagartijas jugó un papel importante en el crecimiento de las crías (Capítulo de demografía).

A pesar de las fluctuaciones en el número de insectos en la estación de secas y de lluvias, éstos se encontraron disponibles durante el estudio. En la estación de secas, cuando las lagartijas están pasando de las etapas de cría a juvenil y adulto necesitan

suficiente energía para el crecimiento y poder escapar de los depredadores (Andrews, 1976; Schoener y Schoener, 1978). Esta energía que usó una lagartija de *A. nebulosus* provino de los insectos que se encontraron en el ambiente durante la parte seca del año. A pesar de que no se presentaron diferencias en la cantidad de insectos en las lluvias de 1889 y 1990, las características reproductivas fueron diferentes. El número de eventos reproductivos de 1988 y 1990 estuvo correlacionado positivamente con la LHC de la hembra pero no en 1989. El peso de la gónada también estuvo correlacionado positivamente con la masa del hígado de la lagartija en 1988 y 1990 (Capítulo de reproducción). A pesar de que no se tienen estudios experimentales que apoyen la influencia del alimento en estas características reproductivas, existen estudios que han mostrado que el alimento influye en las características demográficas de las lagartijas (Ballinger, 1977; Dunham, 1982).

El ciclo reproductivo de las hembras de 1988, 1989 y 1990 estuvo sincronizado con las lluvias de cada estación. Las medias de número de huevos puestos por las hembras de 1988 y 1990 fueron similares. Esto podría ser explicado a que las hembras se alimentaron igual (masa de insectos en el estómago) en los años mencionados. El número menor de huevos puestos en 1989 podría deberse a que las hembras comieron menos durante la estación de secas y de lluvias (Capítulo de reproducción). Otra característica que se podría explicar en función de la producción de insectos como una consecuencia de la precipitación fue el tamaño medio del huevo mayor en 1988 y 1990 que en 1989. El número promedio de la puesta de 1990 fué mayor pero el peso promedio del huevo fue menor que el de 1988 y 1989. Esto podría explicar la menor supervivencia de hembras y machos en 1990 (Capítulo de demografía).

### Análisis de la dieta

Las hembras y los machos comieron presas del mismo grupo pero diferente en el número de artrópodos ingeridos en las estaciones de secas y de lluvias. Las hembras se alimentaron más que los machos en 1988 y 1990. Esta diferencia en el número de artrópodos ingeridos por ambos sexos podría deberse a que las hembras necesitaron mayor energía para la producción de huevos durante la reproducción que los machos. Durante la estación de secas, el alimento que ingirieron las lagartijas fue dedicado principalmente al crecimiento; mientras que, en la estación de lluvias, las lagartijas necesitaron mayor cantidad de energía para repartirla entre el crecimiento, la defensa del territorio y la reproducción.

El número de presas ingeridas por los machos en 1988 y las hembras en 1989 estuvo relacionada con la abundancia de los artrópodos del ambiente pero no en los otros años en ambos sexos. Resultados similares se encontraron en otras especies de lagartijas, por ejemplo, Dunham (1980) encontró que la tasa de alimentación de Sceloporus merriami y Urosaurus ornatus estuvo relacionada con la abundancia de insectos en el ambiente. En A. limifrons, A. nebulosus y otras especies de este género también encontraron que el número de insectos ingeridos por las lagartijas estuvo relacionado con la disponibilidad del alimento en el ambiente (Lister, 1981; Andrews et al., 1983; Lister y García, 1992). El porcentaje mayor de los machos que se movieron durante la estación de secas podría ser una indicación de que los machos dedican más tiempo a buscar alimento durante esta época por la menor abundancia de los insectos que en las lluvias. Lister y García (1992) encontraron que los machos de A. nebulosus incrementaron el tiempo de forrajeo durante la estación de secas cuando la abundancia de insectos es baja. Esta característica fue encontrada en los machos de A. cupreus y A. polylepis que habitan en ambientes estacionales de Costa Rica (Fleming y Hooker, 1975; Andrews, 1971).

### Preferencia de presas

Los índices de preferencia de presas por las hembras y los machos mostraron los grupos principales que forman la dieta de estos organismos. El patrón de preferencia de presas sugiere que las lagartijas buscan y eligen a su presa de entre los grupos de artrópodos disponibles durante todo el año. Los valores altos de los índices de preferencia en la estación de secas indican que la búsqueda de su alimento es mayor que en la estación de lluvias. Los tipos de artrópodos (Hymenoptera, Coleoptera adultos y larvas de Coleoptera) preferidos podrían ser los que les proporcionan mayor energía por su alto contenido de grasas y proteínas (Comunicación personal de Pino y Conconi). El patrón general de la dieta de esta población coincidió con el de otras especies. Por ejemplo, A. ocularis (Andrews, 1979) se alimentó también de Isoptera, Hymenoptera y de la familia Formicidae (hormigas); A. limifrons (Andrews, 1979) ingirió larvas de Lepidoptera y en menor proporción de Homoptera, Araneida y Orthoptera. El alimento principal de A. humilis consistió de Diptera, Coleoptera, Isopoda y larvas de Lepidoptera (Andrews, 1979). En términos generales, la selección de estas presas por las lagartijas puede deberse a que son las que reditúan mayor energía por su alto contenido energético (Conconi y Pino, 1990). Los índices más altos de los artrópodos preferidos por ambos sexos estuvieron concentrados en la estación de secas. Esto podría explicar que en esta estación, la disponibilidad del alimento disminuye con respecto a la disponibilidad del alimento en la estación de lluvias. Es decir, las lagartijas tuvieron más insectos en su estómago que el que se encontró en el ambiente e indica que buscaron más en las secas que en las lluvias. En la estación de lluvias, las lagartijas no buscaron su alimento, hubo suficiente en el ambiente y fue cuando los índices de preferencia fueran menores (mayor número de insectos en el ambiente y menor número en el estómago).

En resumen, a pesar de que el área de estudio es estacional, ambiente en el que se esperaría que la abundancia de insectos fuera limitante en la estación de secas para la alimentación de las lagartijas, no ocurrió así. Las lagartijas tuvieron alimento durante todos los años del estudio. La disponibilidad de insectos en el ambiente fue mayor en las lluvias que en las secas de 1989 y 1990. El número de insectos del ambiente estuvo positivamente correlacionado con la precipitación, así que el factor lluvia fue importante en la disponibilidad de alimento durante la estación reproductiva. Los machos y las hembras prefirieron tipos de insectos que posiblemente les proporciona una mayor cantidad de energía. La preferencia por los insectos como Araneida e Hymenoptera fueron más altas en la estación de secas que en la de lluvias, justo antes de la reproducción. Pero las hembras se alimentaron más en la estación de lluvias, ya que necesitan mayor energía para la producción de huevos.

Este estudio apoya los resultados de Ballinger (1977) y Dunham (1982) en que la disponibilidad del alimento en el ambiente es el resultado de la influencia que tiene la precipitación sobre la producción de los insectos. Estos autores encontraron que el alimento influyó en las características demográficas como tasa de crecimiento y supervivencia de las lagartijas. El estudio presente mostró que la producción de huevos estuvo positivamente correlacionado con la precipitación y con el alimento en el ambiente.

Los resultados presentados en este capítulo contestaron las preguntas planteadas. Pero es necesario hacer otros estudios diseñados para conocer como se reparte la energía a las actividades de forrajeo, defensa del territorio, escape a los depredadores, apareamiento y a la reproducción.

5.5. CUADROS

Cuadro 1. Tipos de presas ingeridas por las hembras y los machos y los recolectados con los diferentes métodos de muestreo. H = hembra, M = macho, (a) = adultos, (l) = larvas.

Tipos de presas	M E T O D O S				
	H	M	"R"	"S"	"T"
1 HYMENOPTERA	+	+	+	+	+
2 EPHEMEROPTERA	+				
3 COLEOPTERA (a)	+	+	+	+	+
4 COLEOPTERA (l)	+	+	+		
5 ORTHOPTERA	+	+	+	+	+
6 PSOCOPTERA	+	+	+		
7 ISOPTERA	+	+	+	+	+
8 DIPTERA (a)	+	+	+	+	+
9 DIPTERA (l)	+	+		+	+
10 LEPIDOPTERA (l)	+	+	+	+	+
11 LEPIDOPTERA (a)	+	+	+	+	+
12 HEMIPTERA	+	+	+	+	+
13 MIRIAPODA		+			
14 HOMOPTERA	+	+	+	+	+
15 THYSANURA		+	+		+
16 PLECOPTERA				+	
17 DERMOPTERA			+		
18 THYSANOPTERA			+		+
19 ARANEIDA	+	+	+	+	+
20 ACARI			+	+	
21 SCORPIONIDA			+	+	
22 PHALANGIDA					+
23 ANELIDA					+
24 MOLUSCA	+	+			
	15	16	13	11	12



Cuadro 2.- Valores del índice de preferencia de los machos de los grupos de presas capturados con el método "R". Se muestran sólo los índices de preferencia desde 1 a mayor de 1 y los valores menor de 1 no se mencionan porque indican que es un tipo de alimento que las lagartijas rechazan. Los números que se encuentran a la izquierda del cuadro indican el orden de los insectos consumidos por los machos.

	Año	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
19	89		5.0										
1	89	4.0		1.3	13.0		1.2						
	90		3.5	1.5		3.0	1.2						
3	89		4.0	4.0	5.0		4.5					1.0	
	90				9.0						3.0		
4	88												1.0
5	88									1.0			
	89	1.0	2.0		1.0							2.0	
	90				1.0								
8	88								1.0				
	89	1.0		3.0									
10	90	1.0											
12	89		2.0			1.0	7.0						
	90	1.5	3.0									1.0	

Se muestran sólo los valores = 1 y > 1.0, que indican preferencia.

Grupo de Artrópodos:

- |                         |                      |
|-------------------------|----------------------|
| 1 = Hymenoptera         | 8 = Díptera (a)      |
| 3 = Coleoptera          | 10 = Lepidoptera (l) |
| 4 = Larva de Coleoptera | 11 = Lepidoptera (a) |
| 5 = Orthoptera          | 12 = Hemiptera       |
| 7 = Isoptera            | 14 = Homoptera       |
|                         | 19 = Araneida        |

Cuadro 3.- Valores del índice de preferencia de las hembras de los grupos de presas capturados con el método de recolecta de red de golpeo "R".

Año	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1988											2.0	
1 1989	2.0			7.0	3.8	1.6	1.0					
1990	6.5	1.5	7.5		2.0	2.2						
3 1989	1.0	1.0	1.0	3.0		1.5						
1990									1.0			
1988												2.0
4 1989				1.0								
1990						2.0						
5 1988									1.0		2.0	
1989				1.0							3.0	
8 1989						3.0						
10 90		2.0								1.0		
88									2.0			
12 89		2.0				2.0	1.5				1.0	
90								1.0			1.0	
14 89	1.8											

Se muestran sólo los valores = 1 y > 1.0, que indican preferencia.

Cuadro 4.- Porcentaje del total de artrópodos usados por las hembras (H) y los machos (M) de *A. nebulosus* durante el estudio. El número de artrópodos está entre paréntesis y el % fuera.

GRUPO DE	1	9	8	8	1	9	8	9	1	9	9	0
ARTROPODOS	H			M	H		M		H			M
ARANEIDA	14(16)			9(9)	14.4(30)		8(25)		12(24)			13.5(28)
COLEOPTERA (a)	9(10)			15(16)	11(22)		13(42)		3 (6)			8.2(17)
COLEOPTERA (l)	14(16)			5.7(6)	2 (4)		3(10)		1.4(3)			4 (8)
DIPTERA	0.9(1)			0(0)	2.4(5)		0.9(3)		4 (9)			4 (8)
EPHEMEROPTERA	0(0)			0 (0)	0 (0)		0 (0)		0.5(1)			0.96(2)
HEMIPTERA	2.7(3)			2.8(3)	8(16)		4(13)		4 (8)			7 (14)
HOMOPTERA	0.9(1)	0.95(1)			3.4(7)		0 (0)		0 (0)			0 (0)
HYMENOPTERA	20(22)			22(23)	29(60)		12(41)		30(63)			12(25)
ISOPTERA	31(35)			35(37)	23(48)		53(175)		0 (0)			17(35)
LEPIDOPTERA (a)	0(0)			0 (0)	0.5(1)		0 (0)		2.4(5)			0.96(2)
LEPIDOPTERA (l)	2.7(3)			3 (3)	0.5(1)		0.9(3)		3 (6)			8 (16)
MIRIAPODA	0(0)			0 (0)	0 (0)		0 (0)		0 (0)			0 (0)
ORTHOPTERA	4.5(5)			5 (5)	7(14)		5(17)		5(10)			4.3(9)
PSOCOPTERA	0(0)	1.9(2)			0 (0)		0.3(1)		35(74)			20(42)
THYSANURA	0(0)	0 (0)			0 (0)		0 (0)		0 (0)			0.96(2)
	(112)			(105)	(208)		(330)		(209)			(208)

Cuadro 5.- Características de la alimentación de las hembras (H) y los machos (M) de A. nebulosus (medias y error estandar).

Variable	1988		1989		1990	
	lluvias	Secas	lluvias	Secas	lluvias	Secas
<u>X artrópodos ingeridos</u>						
H	4.2 ± 0.8	5.3 ± 0.8	3.8 ± 0.3	5.2 ± 0.5	3.4 ± 0.6	3.4 ± 0.6
M	4.0 ± 0.4	6.4 ± 0.5	5.4 ± 0.4	4.1 ± 0.3	3.3 ± 0.6	3.3 ± 0.6
<u>X Biomasa (g)</u>						
H	0.03±0.002	0.01±0.0008	0.025±0.002	0.202±0.002	0.03±0.002	0.03±0.002
M	0.02±0.002	0.014±0.0009	0.02±0.002	0.02231±0.002	0.03±0.002	0.03±0.002
Precipitación	1988 884.3 mm		1989 937.1 mm		1990 583.5 mm	
X del número de Artrópodos:						
Método "R"	81.7 ± 9.8		46.9 ± 8.6		43.7 ± 7.4	
X del número de Artrópodos Usados por:						
Hembra	4.2 ± 1.4		3.9 ± 0.61		4.1 ± 0.87	
Macho	4.0 ± 1.3		5.9 ± 1.6		3.7 ± 0.69	

5.6. FIGURAS

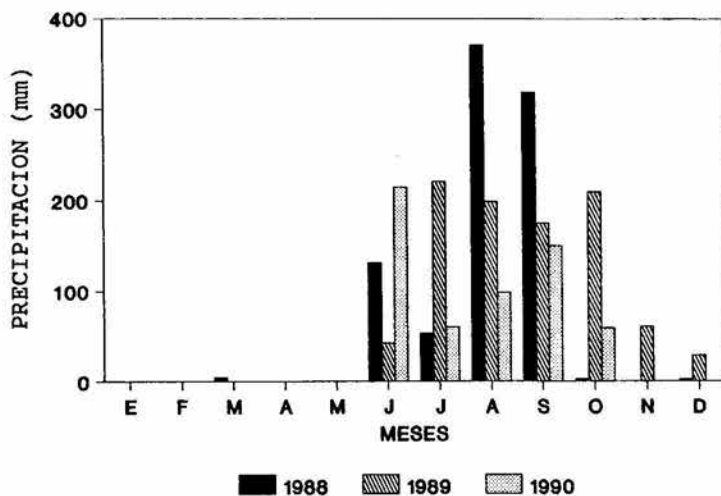


Fig. 1. Precipitación mensual de la región de Chamela, Jalisco durante el período de estudio.

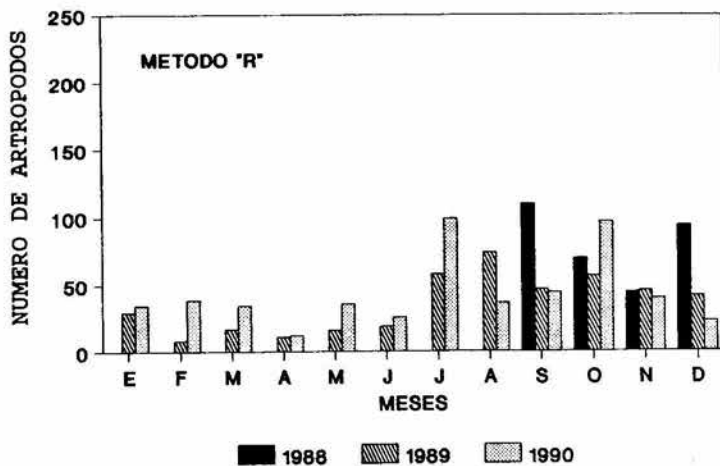


Fig. 2. Número de artrópodos recolectados con el método "R" en el área de estudio durante 28 meses.

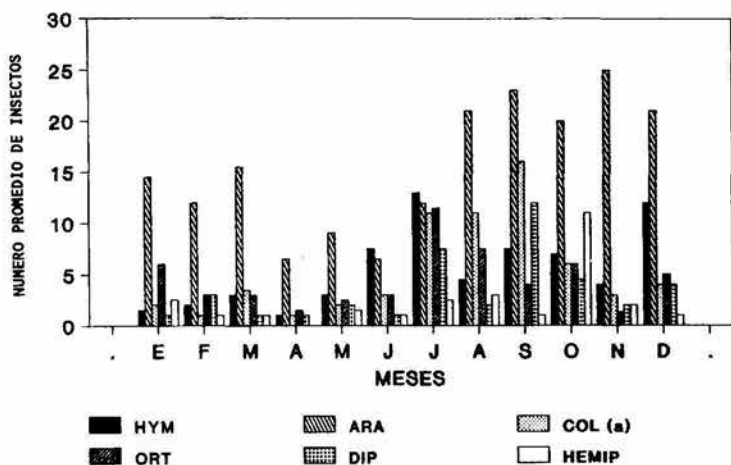


Fig. 3. Distribución del número promedio de artrópodos capturados a lo largo del año con el método "R" durante los tres años de estudio.

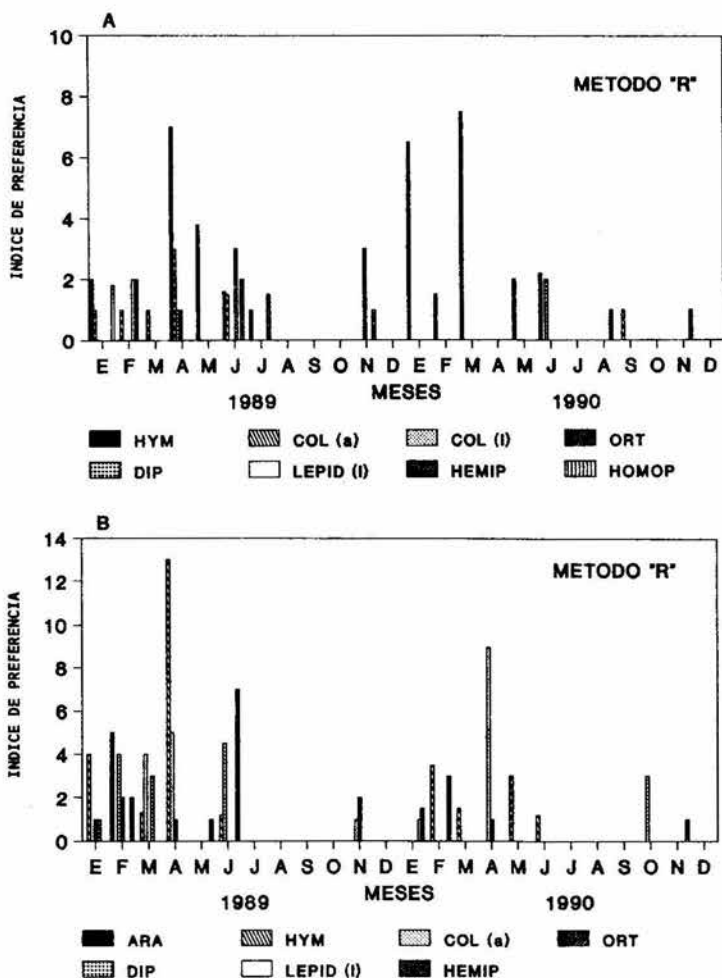


Fig. 4. Valores del Índice de preferencia de las hembras (A) y los machos (B) por los grupos de artrópodos capturados con la red de golpe.

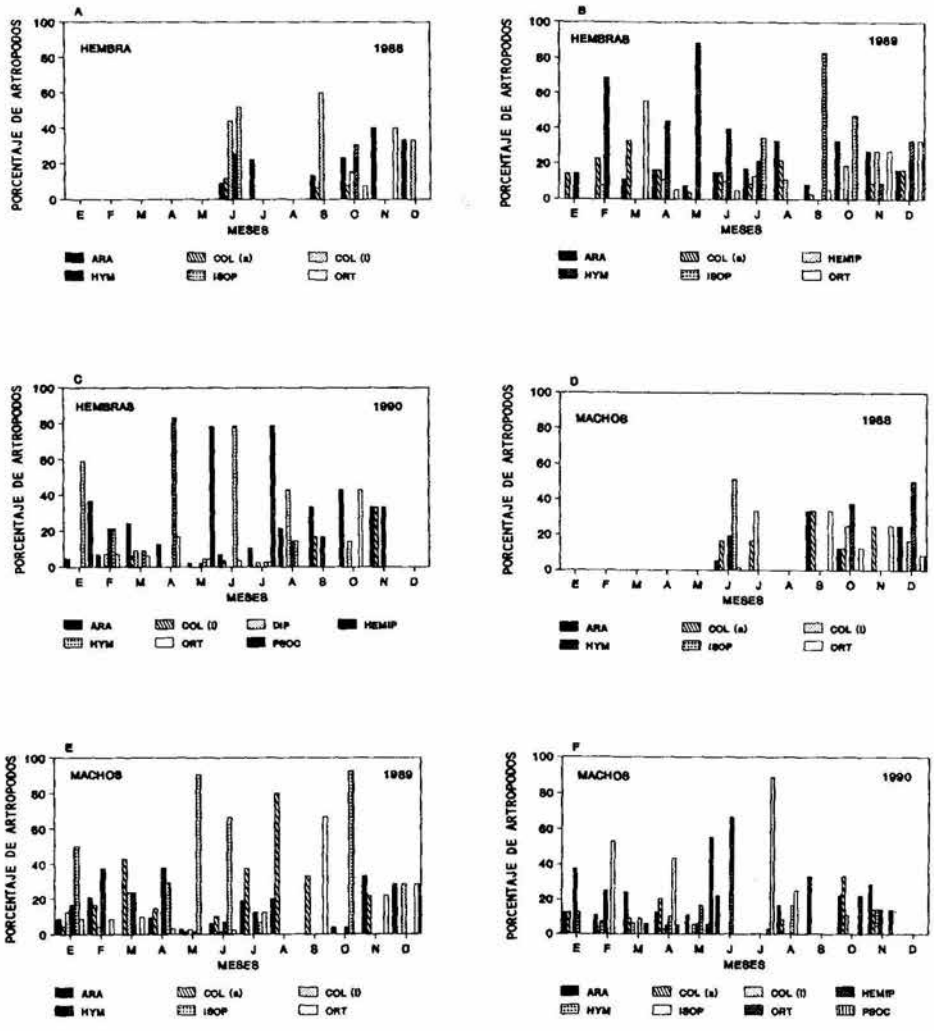


Fig. 5. Porcentaje por frecuencia de aparición de los órdenes de artrópodos consumidos por mes por las hembras (A-C) y los machos (D-F) en 1988, 1989 y 1990.



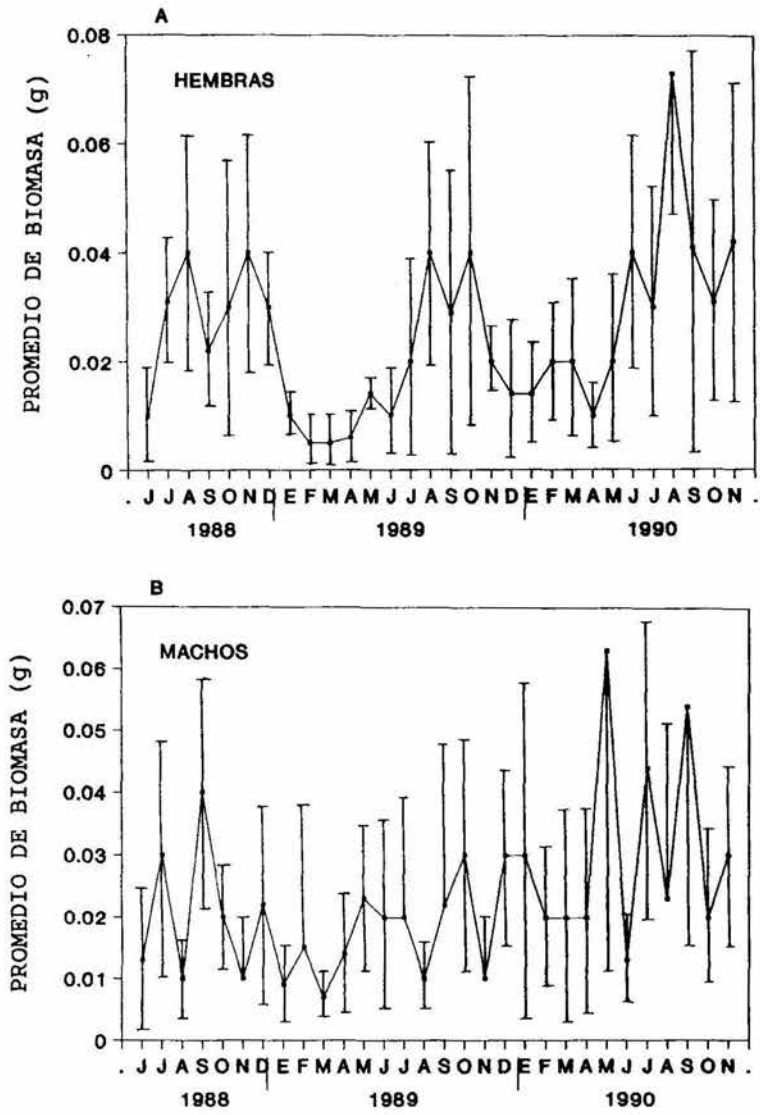


Fig. 6. Promedios mensuales de la biomasa de artrópodos ingeridos por las hembras (A) y los machos (B) en los tres años de estudio. Las barras verticales representan 1 desviación estándar.

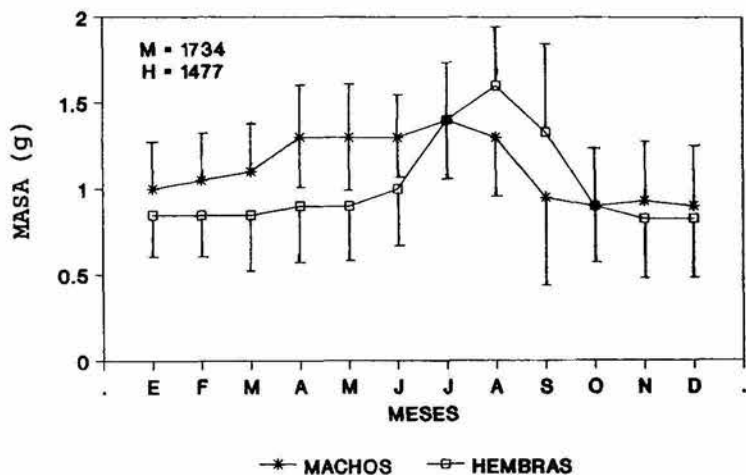


Fig. 7. Peso promedio de los machos y las hembras a lo largo del año, con datos de los tres años de estudio. Las barras verticales muestran 1 desviación estandar.

- Andrews, R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical Anolis lizard. *Ecology*, 52:262-270.
- , 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- 1979. Evolution of life histories: a comparison of Anolis lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454:1-51.
- , A. S. Rand, and S. Guerrero. 1983. Seasonal and spatial variation in the annual cycle of a tropical lizard. In *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology* (A. G. Rhodin & K. Miyata, eds). Festschrift in honor of E. E. Williams, Mus. Comp. Zool., Special publication.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628-635.
- Conconi, J.R.E. de, y J.M. Pino. 1990. Contenido calórico de algunos insectos comestibles de México (Caloric content of some edible insects of México). *Rev. Soc. Quim. Méx.* 34 :56-68.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximal factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard Sceloporus merriami. *Ecology* 59::770-778.
- , 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards Sceloporus merriami and Urosaurus ornatus. *Ecol. Mongr.*, 50:309-330.
- , 1981. Populations in a fluctuating environment: the comparative population ecology of Sceloporus merriami and Urosaurus ornatus. *Misc. Publs. Mus. Zool., Michigan* 158 158: 1-62.
- , 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard Urosaurus ornatus: Implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- Ferguson, G. W., J. L. Hughes, and K. L. Brown. 1983. Food availability and territorial establishment of juvenile Sceloporus undulatus. Pp 134-148 In *Lizard ecology: Studies of a model organism* (R.B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener, editors). Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.

- Fleming, T., and Hooker R. 1975. Anolis cupreus: the response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56:1243-1261.
- Hahn, W. E., and D. W. Tinkle. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptative significance to ovarian follicles development in the lizard Uta stansburiana. *J. Exp. Zool.* 158:79-86.
- Hoddenbach, G. A., and F. B. Turner. 1968. Clutch size of the lizard Uta stansburiana in southern Nevada. *Am. Midl. Nat.* 80:262-265.
- Licht, P. 1974. Response of Anolis lizards to food supplementation in nature. *Copeia* 1974:215-221.
- Lister, B. C. 1981. Seasonal niche relationships of rain forest anoles. *Ecology* 63:1548-1560.
- , and A. A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- Martin, R. 1973. Reproduction in the tree lizard (Urosaurus ornatus) in central Texas: Drought conditions. *Herpetologica* 29:27-32.
- 1977. Variation in reproductive productivity of range margin tree lizards (Urosaurus ornatus). *Copeia* 1977:83-92.
- Mayhew, W. W. 1965. Reproduction in the sand-dwelling lizard Uma inornata. *Herpetologica* 21:39-55
- . 1966a. Reproduction in the arenicolous lizard Uma notata. *Ecology* 47:9-18.
- 1966b. Reproduction in the psammophilous lizard Uma scoparia. *Copeia* 1966:114-122.
- . 1967. Comparative reproduction in three species of the genus Uma. Pages 45-65 *In* Lizard Ecology, a symposium (W. W. Milstead, ed). University of Missouri Press, Missouri, USA.
- Medica, P. A., and F. B. Turner. 1976. Reproduction by Uta stansburiana (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae) in southern Nevada. *J. Herp.* 10:123-128.
- Pianka, E. R. 1967. On lizard species diversity: North American Flatland deserts. *Ecology* 48:333-351.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:53-74.

- Rose, B. 1982. Food intake and reproduction in Anolis acutus.  
Copeia 1982:322-330.
- Schoener, T. W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49:704-726.
- Schoener, T. W., and A. Schoener. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some Anolis lizards. Copeia 1978:390-405.
- Sexton, O. J., E. Ortleb, L. Hathaway, R. Ballinger, and P. Licht. 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. Ecology 52:201-215.
- Stamps, J. A., and S. Tanaka. 1981a. The relationship between food and social behavior in juvenile lizards (Anolis aeneus). Copeia 1981:422-434.
- , and -----. 1981b. The influence of food and water on growth rates in tropical lizard (Anolis aeneus). Ecology 62:33-40.
- , S. Tanaka, and V. Krishnan. 1981. The relationship between selectivity and food abundance in a juvenil lizard. Ecology, 62:1079-1092.
- Stearns, S. C. 1976. Life-History tactics: a review of the ideas. Q. Rev. Biol. 51:3-47.
- , 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Annu. Rev. Ecol. Syst. 8:145-172.
- , 1980. A new view of life history evolution. Oikos 35:266-281.
- , 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. Am. Nat. 123: 56-72.
- , and R. D. Sage. 1980. Maladaptation in a marginal population of the mosquito fish Gambusia affinis. Evolution 34:65-75.
- Vinegar, M. B. 1975. Demography of the striped plateau lizard, Sceloporus virgatus. Ecology 56:172-182.
- Vitt, L. J., R. C. Van Loben Sels, and R. D. Ohmart. 1981. Ecological relationships among arboreal desert lizards. Ecology 62:398-410.
- Waldschmidt, S. 1983. The effect of supplemental feeding on home range size and activity patterns in the lizard Uta

stansburiana. Oecologia (Berlin) 57:1-5.

**CAPITULO VI**  
**DISCUSION GENERAL**

Las teorías de la evolución de las historias de vida han intentado predecir patrones de variación y covariación en las características de las historias de vida, tanto en comparaciones inter- como intraespecíficas (Dunham, 1982; Tinkle *et al.*, 1993). Sin embargo, las pruebas más fuertes de las predicciones sobre la evolución de las historias de vida vienen de estudios de taxa estrechamente relacionados (Dunham *et al.*, 1988). Tinkle *et al.* (1970) demostraron una marcada variabilidad en las historias de vida entre las lagartijas y proporcionaron un enorme estímulo al estudio de la evolución de historias de vida en los reptiles. Con base en los resultados de estos estudios, Tinkle *et al.* (1970) formularon las siguientes predicciones: 1) lagartijas de ambientes tropicales no estacionales tendrían múltiples puestas por estación reproductiva con nidadas pequeñas, serían ovíparas, su esperanza de vida sería corta y tendrían madurez sexual temprana; 2) las lagartijas de ambientes templados o tropicales estacionales tendrían una sólo nidada por estación reproductiva, madurez tardía, esperanza de vida larga, serían vivíparas u ovíparas y presentarían cuidado paterno.

Estos estudios se han realizado principalmente con especies de la familia Phrynosomatidae. Las características de historias de vida de las especies de este grupo se cumplen con las predicciones de Tinkle *et al.* (1970) pero no con las especies del género Anolis. A partir de los estudios de Andrews (1976, 1979) encontró que este género forma un grupo de especies con características de historias de vida diferentes a las especies tratadas por Tinkle *et al.* (1970). Andrews (1976, 1979) comparó algunas características de historia de vida entre las especies de Anolis de las islas y del continente e hipotetizó que en las islas el alimento es limitado y en el continente no lo es. Andrerws (1979) predijo que las especies de las islas tendrían esfuerzo y potencial reproductivo bajo, madurez sexual tardía, tamaño relativo de las crías grande, dimorfismo sexual alto, tasa de crecimiento baja, y las de continente tendrían esfuerzo y potencial reproductivo alto,



madurez sexual temprana, tamaño de las crías pequeño, dimorfismo sexual bajo y tasa de crecimiento alta.

Se estudió la demografía y la reproducción de Anolis nebulosus que habita en ambiente tropical estacional y se encontró que tiene una estación reproductiva más corta que las especies de Anolis de ambientes menos estacionales. La tasa de crecimiento fue más lenta que las especies de las islas del Caribe y que las del continente. Los machos y las hembras alcanzaron la madurez sexual a una edad más tardía que las de las islas del Caribe y que las del continente (Costa Rica y Panamá). Las hembras pusieron su huevos a intervalos más cortos que las de ambientes no estacionales. La supervivencia de los huevos fue mayor (54%) que la reportada para A. limifrons (15-50%) de Barro Colorado, Panamá (Andrews, 1982, 1988). La esperanza de vida fue más corta que en otras especie de las islas y del continente (Schoener y Sccoener, 1982) pero muy similar a la de A. limifrons. Esta especie presentó cambios poblacionales anuales, como en todas las especies de Anolis hasta ahora estudiadas. Las características de historias de vida del grupo de los Anolis no se pueden sumar a todas las predicciones de Tinkle et al. (1970). Incluyeron en sus análisis a dos especies, A. limifrons (ambiente tropical) y A. carolinensis (ambiente templado). Estas especies y A. nebulosus son de vida corta, múltiples puestas de un sólo huevo que cumplen con las predicciones de los autores. Al comparar el tamaño de la puesta del grupo de los Anolis con el grupo de especies de vida corta establecida por Tinkle et al. (1970) mostró un sesgo negativo en esta característica.

La supervivencia de A. nebulosus no tuvo fluctuaciones marcadas entre las diferentes clases de eades. La mortalidad de esta población tuvo impacto sobre los adultos después de que se reprodujeron. La supervivencia de las lagartijas de A. nebulosus después de 12 meses (del nacimiento a la estación reproductiva) fué menor que las de A. sagrei, A. distichus y A. angusticeps (Schoener y Schoener, 1982). La supervivencia de las especies de las islas fue mayor en ambientes con vegetación cerrada que en

hábitats abiertos. En A. nebulosus, la tasa de crecimiento fue mayor durante las lluvias y parte de la estación de secas, en la que la supervivencia se mantuvo constante hasta que se reprodujeron. Después de esta etapa, la mortalidad aumentó con respecto a los meses anteriores. La supervivencia alta de las lagartijas en la parte seca y de lluvias podría deberse a que en la primera pudo haber pocos depredadores y en la segunda a que la vegetación las protegió de los depredadores. Además, la supervivencia depende del movimiento local, de la densidad de la población y de la conducta de apareamiento (Schoener y Schoener, 1982; Andrews y Nichols, 1990). Por ejemplo, los machos de A. limifrons y A. sagrei fueron polígamos y tuvieron una tasa de sobrevivencia más baja que el de las hembras. Posiblemente se debió a que los machos defendieron su territorio y las actividades de cortejo y apareamiento los hacen más vulnerables a los depredadores que las hembras. Las especies que tienen mayor movimiento en cualquier edad y sexo presentan mayor mortalidad que las que son más sedentarias. La supervivencia de las lagartijas adultas de A. limifrons fue más alta cuando la densidad de la población fue baja y viceversa cuando la densidad fue alta. En poblaciones con densidades bajas, las lagartijas compiten menos por el alimento que en poblaciones con densidades altas. En A. nebulosus, la supervivencia de las hembras fue más alta que la de los machos, una de las razones podría ser que los machos se desplazaron más de un árbol a otro que las hembras. El movimiento podría haber sido el factor que expuso más a los machos que a las hembras a los depredadores.

La esperanza de vida de las especies de las islas del Caribe fue mayor que las especies del continente de ambientes tropicales menos estacionales y estacionales. Las especies de Anolis continentales como nebulosus (Jenssen, 1970), limifrons (Sexton et al., 1963) y la población de este estudio que habitan en un ambiente tropical estacional, carolinensis de ambiente templado (Gordon, 1956) y cupreus de ambiente tropical menos estacional (Fleming y Hooker, 1975) tuvieron una esperanza de vida más corta

que la de las especies de las islas. Todas las especies tuvieron cambios poblacionales anuales pero estos fueron más grandes en las especies del continente que en la de las islas. La esperanza de vida de las especies de Anolis de islas fue mayor (0.9-1.9 años) que las especies del continente (0.7-0.08 años), en la cual se incluye A. nebulosus. Algunas poblaciones de A. sagrei y carolinensis de islas pueden llegar a sobrevivir hasta cinco años.

La supervivencia de las poblaciones de Anolis de las Islas de Abaco y Andros fue menor que la supervivencia de la población de la Isla Bimini pero no tan baja como algunas poblaciones del continente (Schoener y Schoener, 1982). La esperanza de vida de A. acutus de St. Croix puede ser tan baja como especies del continente pero en otros años puede ser más alta (Ruibal y Philibosian, 1974). La supervivencia de las especies de las islas y del continente pueden variar enormemente como una respuesta a las presiones del ambiente. Los Anolis de islas pequeñas viven más tiempo que las lagartijas de islas grandes o del continente (Andrews, 1979). La causa de esta variación podría ser la intensidad de depredación. A. nebulosus se integra dentro del patrón de supervivencia de las especies del continente. Los estudios demográfico predicen que en ambientes variables donde la mortalidad de los juveniles no fluctuan fuertemente, una especie debería tener madurez tardía y esfuerzo reproductivo bajo. Esta predicción parece ser el caso para A. nebulosus si se compara con las especies tropicales del continente.

El grado de estacionalidad en la región de Chamela se reflejó en el patrón de lluvias y la disponibilidad del alimento como una consecuencia de la precipitación. Las lagartijas almacenaron lípidos (en los cuerpos grasos) que fueron usados al inicio de la estación reproductiva que es cuando las demandas de energía son más altas. Este patrón fue muy similar al de especies de Anolis del Caribe (Gorman y Licht, 1974). El incremento en el tamaño del hígado se manifestó en las lluvias, mientras que el de los cuerpos grasos en las secas. El incremento en el peso del hígado coincidió con el decremento en el peso de los cuerpos grasos durante la

reproducción de las hembras. Selcer (1986 y 1992) señaló que Holbrookia propinqua y Hemidactylus turcicus almacenaron cuerpos grasos e hígado como fuente de energía para el desarrollo de los huevos durante la reproducción. En A. nebulosus, la energía almacenada en los cuerpos grasos y en el hígado de las lagartijas pudo haber sido dirigida a las actividades reproductivas, como establecimiento de territorio, despliegues de cortejo, apareamiento y producción de los huevos. Los lípidos de los cuerpos grasos pueden movilizarse al hígado en muchas especies de lagartijas durante la estación reproductiva (Telford, 1970; Selcer, 1986, 1992). La intervención del hígado en los procesos de transformación de la energía utilizada en el desarrollo de los folículos parece jugar un papel importante en la fisiología de la reproducción.

La densidad de la población de A. nebulosus fue muy fluctuante a través del tiempo. Estos cambios se debieron a las migraciones, a la disponibilidad del alimento, a la actividad reproductiva y al reclutamiento de las crías, entre otras causas. La densidad de la población de esta especie tuvo más similitud con las poblaciones de Anolis del continente que con la de las islas (Andrews, 1979). La densidad de la población de A. limifrons de Barro Colorado estuvo más relacionada a la tasa de mortalidad de los huevos que a los atributos demográficos de las lagartijas después del nacimiento (Andrews, 1982). Si la supervivencia de A. nebulosus no varió significativamente de una edad a otra, podría ser que la densidad también estuvo más relacionada con la tasa de la mortalidad de los huevos.

La tasa de crecimiento baja de esta población se pareció más a la de algunas especies de Anolis de las islas del Caribe que a las del continente. Si el alimento es más escaso en las islas que en el continente, en un ambiente estacional, como en Chamela, el alimento también pudo ser más escaso que en los hábitats tropicales del continente. La tasa de crecimiento baja de las especies de las islas y de A. nebulosus puede reflejar la baja disponibilidad de alimento y la alta asignación de energía al

forrageo y a las actividades sociales. El alimento disponible y las condiciones del ambiente de los hábitats tropicales no estacionales del continente favorecieron a las especies para reproducirse a una edad más temprana (3-4 meses) que a las de las islas y que a la población de A. nebulosus de ambiente tropical estacional que se reprodujeron a una edad más tardía (siete meses).

La dicotomía de las características de historia de vida encontradas entre las especies de las islas del Caribe y del continente y las de A. nebulosus podrían ser expresiones al ambiente que habitan. Las expresiones que se manifestaron en las especies que habitan diferentes tipos de ambientes indicaron respuesta adaptativa al mismo. Por ejemplo A. limifrons es más flexible que A. auratus en el sentido de que algunas poblaciones de A. limifrons se continúan reproduciendo al mismo tiempo, mientras otras no lo hacen. En el área del Pacífico del Canal de Panamá, el ciclo reproductivo de A. auratus, limifrons y tropidogaster se redujo fuertemente durante la estación de secas. En la zona media del Canal de Panamá la reproducción de las poblaciones de A. limifrons se redujo pero no tanto como en A. auratus. Este patrón indica que A. limifrons está respondiendo de forma diferente en dos áreas, mientras que A. auratus actúa de forma similar en los dos sitios. No se tienen datos de otras poblaciones de A. nebulosus que sirvan para poder comparar las características de historia de vida y poder confirmar la capacidad de respuesta fenotípica al ambiente.

El género Anolis se caracteriza porque la mayoría de las especies son de talla pequeña pero las características de historia de vida que presentaron podrían ser expresiones plásticas (tamaño del cuerpo del adulto, cría, tasa de crecimiento, edad a la madurez sexual, producción de huevos y supervivencia) al ambiente que habita. Las características de historia de vida y la respuesta demográfica de A. nebulosus le han permitido evolucionar con éxito y en consecuencia invadir diversos tipos de ambientes.

Para entender las variaciones de las características de

historia de vida de A. nebulosus se tendrían que plantear estudios como el presente con varias poblaciones de otros sitios. Estos estudios tendrían que realizarse en los diferentes tipos de ambientes donde habita y de esta forma se conocería de qué manera responde cada población a las características particulares de cada ambiente. Con esta información se podría llegar a una conclusión más precisa de cuáles de sus características son respuestas adaptativas a condiciones ecológicas específicas y cuáles están determinadas por su historia evolutiva.

Finalmente, quiero mencionar que se reconoce la importancia de considerar la filogenia del grupo. Sin embargo, las especies de Anolis ("anoles alfa") que aquí se mencionan son los únicos ejemplos sobre algunas características de historias de vida en este género. El grupo de Anolis que se distribuye en el oeste de México al oeste de del Istmo de Tehuantepec parece ser un grupo de origen monofilético, que incluye A. nebulosus y alrededor de otras 15 especies (comunicación personal del Dr. Nieto M. de Oca), por lo que lo ideal sería comparar algunas de estas especies que estuvieran más relacionadas filogenéticamente a A. nebulosus. De esta manera sería más fácil encontrar que características están dadas por la filogenia y cuales por el ambiente.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R. M. 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of Anolis from matched island and mainland habitats. *Breviora* 454: 1-51.
- , 1982. Spatial variation in egg mortality of the lizard Anolis limifrons. *Herpetologica* 39:165-171.
- , 1988. Demographic correlates of variable egg survival for a tropical lizard. *Oecologia* 76:376-382.
- , and J. D. Nichols. 1990. Survival of a small tropical lizard. *Oikos* 57:215-221
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid Urosaurus ornatus: implications for the study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* 38:208-221.
- , D. B. Miles, and D. N. Resnick, 1988. Life history patterns in Squamate reptiles. Pp 443-512 *In* *Biology of the Reptiles*. (C. Gans, ed). Vol 16, Defense and life history. Academic Press, New York.
- Fleming, T. H., and R. S. Hooker. 1975. Anolis cupreus: the response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56:1243-1261.
- Gordon, R. E. 1956. The biology and biodemography of Anolis carolinensis Voigt. PhD. Thesis, Tulane Univ.
- Gorman, G. C., and P. Licht. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical Anolis lizards. *Ecology* 55:360-369.
- Jenssen, T. A. 1970. The ethoecologia of Anolis nebulosus (Sauria, Iguanidae). *J. Herp.* 4:1-38.
- Ruibal, R., and R. Philipbosian. 1974. The population ecology of the lizard Anolis acutus. *Ecology* 55:525-537.
- Schoener, T. W., and A. Schoener, 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian Anolis lizards. *Oikos* 39:1-16.
- Selcer, K. W. 1986. Relationship between clutch development and variation in fatbody mass and liver mass of female keeled earless lizards, Holbrookia propinqua (Sauria: Iguanidae). *Southw. Natur.* 31:9-14.

- , 1992. Lipid storage during formation of early- and late-season clutches in the gecko Hemidactylus turcicua. J. Herp. 26:209-213.
- Sexton, O. J., H. J. Heatwole, and E. H. Meseth. 1963. Seasonal changes in the lizard Anolis limifrons in Panamá. Am. Midl. Nat. 69:482-491
- Telford, S. R. JR. 1970. Seasonal fluctuations in liver and fatbody weights of the Japanese lacertid Takydrom tachydromoides Schlegel. Copeia 1970:681-688.
- Tinkle, D. W, H. M. Wilbur and Tilley, 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. Evolution 24:55-74.
- , A. E. Dunham, and J. D. Congdon. 1993. Life history and demographic variation in the lizard Sceloporus graciosus: A long-term study. Ecology 74:2413-2429.