

00381
13
29.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**REPARTO DE RECURSOS EN UNA COMUNIDAD
DIVERSA DE LAGARTIJAS EN EL DESIERTO
SONORENSE, MEXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A:

M. en C. ALBERTO GONZALEZ ROMERO

TESIS DIRIGIDA POR:

DR. ALFREDO ORTEGA RUBIO

262844

MEXICO, D. F.

1998

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

Dedico esta tesis

A Sonia quien ha sido en mi vida siempre una fuente de inspiración y a quien admiro como a nadie porque ha sabido como querernos, llevar una casa y a la vez mantenerse en la excelencia académica, te quiero mucho.

A mis hijos Alberto y Alejandro quienes no solamente han alegrado mi vida, sino que han sabido ser grandes compañeros de aventuras, por quienes trataré siempre de superarme y para quienes mi vida esta consagrada.

A mi Mamá quien ante la adversidad siempre nos supo guiar y nos enseñó que querer si es poder, con su cariño y constante ejemplo de coraje y amor a la vida.

A mis hermanos, cuñados y suegra (La Nonna) quienes siempre me han sabido ayudar y a quienes debo mucho de lo que soy.

A Carlos de una manera especial ya que ha sido a veces como un hijo, otras como un hermano, pero siempre ha sido un gran compañero de aventuras en las buenas y en las malas.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. Margarita Collazo Ortega, porque gracias a sus consejos y constante apoyo he podido terminar con esta tesis. Gracias Mago

Muy especialmente le agradezco al Dr. Alfredo Ortega Rubio por haber dirigido el trabajo de tesis, por haber creído en mi y por brindarme su amistad y apoyo incondicional. Muchas gracias Alfredo siempre recordaré esas caminatas en el desierto del Pinacate.

Agradezco profundamente al resto de mis sinodales, los doctores Miriam Benabib, Gustavo Arnaud, Adrian Nieto, Aurelio Ramírez, Miguel Equihua y Exequiel Ezcurra por sus valiosos comentarios y críticas al trabajo y por su constante apoyo para la realización de los trámites. A todos ellos por su gran calidad humana.

Mi agradecimiento al Dr. Robert Barbault del Laboratorio de Ecología de la Escuela Normal Superior de Paris, Francia por sus enseñanzas sobre la ecología de las lagartijas de zonas áridas y sus consejos en general.

Agradezco también a la Dra. Patricia Moreno Casasola, quien siempre me estuvo animando para que concluyera con el doctorado y al Dr. Sergio Guevara Sada Director General del Instituto de Ecología, A. C., por presionarme para obtener el grado y por todas las facilidades brindadas.

Especialmente quiero agradecer a las personas con las que me formé como investigador y que me enseñaron a trabajar en la ciencia: Dr. Exequiel Ezcurra a quien considero como mi tutor académico y un gran amigo, al Dr. Gonzalo Halfter quien me dio la oportunidad de trabajar en investigación y de quien he aprendido mucho, al Dr. Aurelio Ramírez R. quien me ha enseñado gran parte de mi conocimiento herpetológico y a quien considero un gran amigo.

Quiero agradecerle a todos mis amigos y compañeros del trabajo porque siempre me han animado a superarme. A Socorro mi fiel asistente quien siempre ha estado dispuesta a darme una mano, a Felisa Herrador y todo el personal de la biblioteca, a Jorge Cordova y todos los miembros de informática, y a todos aquellos que no menciono pero que siempre tengo en mente.

El presente trabajo se pudo realizar en principio por iniciativa y apoyo económico del gobierno del Estado de Sonora y después por el apoyo del Instituto de Ecología, A. C., a través del proyecto Pinacate dirigido por el Dr. Exequiel Ezcurra.

Finalmente no por ser menos importante, agradezco al Dr. Miguel Equihua Zamora por todo lo que le he aprendido, por todo su apoyo y por todas las muestras de amistad que me ha brindado. Gracias Miguel.

RESUMEN

La estructura de una subcomunidad de lagartijas insectívoras altamente diversa del Estado de Sonora, México, fué estudiada durante los años 1982, 1983 y 1984. La comunidad completa de lagartijas está compuesta por 17 especies. Se analizaron el habitat, microhabitat y el consumo diario y temporal de los diferentes taxa de presas, así como el tamaño de las presas utilizadas. Se encontró que los ritmos diurnos de las principales especies fueron muy similares durante las mismas estaciones en los tres años estudiados, pero variaron ampliamente de verano a otoño. Estos ritmos obviamente fueron dependientes de las características térmicas del medioambiente; estas características fueron tan restrictivas que dieron por resultado un patrón de actividad casi idéntico para todas las especies. También se observó que las especies más especializadas mostraron poca variación en sus hábitos alimentarios; lo opuesto ocurrió con los depredadores más generalistas. La especialización alimentaria puede dominar la correlación esperada entre el tamaño del depredador y el tamaño de la presa. Los sobrelapamientos de los nichos alimentarios (analizando a los insectos presa a nivel de familia), tanto a nivel taxonómico como de volumen de las presas fueron persistentemente bajos. Por lo tanto, la estructura del nicho alimentario podría jugar un papel determinante en la organización de esta subcomunidad. La selección del habitat juega también un papel determinante en la organización de esta subcomunidad, esta organización es lograda por la segregación encontrada del nicho microespacial. En el trabajo se discute el papel determinante que juega la selección por las distintas especies en el uso diferencial de los tres ejes principales del nicho (tiempo, espacio y alimento) y también la forma en la que se estructura esta comunidad así como su significado ecológico.

ABSTRACT

The ecological structure of a highly diverse desert insectivore lizard guild located in the State of Sonora, Mexico, was studied during 1982, 1983 and 1984. The whole lizard community is composed of 17 species and the habitat, microhabitat and daily temporal prey taxa and prey size utilization were analyzed. It was found that the diurnal rhythms of the most common species were very similar during the same season, but varied extensively from Summer to Autumn. These rhythms were obviously dependent on the thermal constraints of the environment; these constraints were so restrictive that they led to an almost identical activity pattern in all species.

It was also observed that highly specialized species showed a very low variation in food habits; the opposite occurred with more eclectic predators. Food specialization can also sway the expected correlation between the size of the predator and the size of their prey. Food niche overlaps to insect's family level, both at taxonomical and prey volume level were persistently low. Thus food niche structuring could play a determining role in organizing lizard guild. Habitat selection plays a determining role in the organization of this lizard guild, which is attained by the microhabitat niche segregation. the determinant role that selection of species plays in the use of the three main axis of the niche (time, space, and food) and by the way of the structuring of this lizard community as well as its ecological meaning are discussed.

INDICE

Dedicatoria	
Agradecimientos	
Resumen	
Abstract	
Capítulo I. Introducción al Trabajo	1
I.1. Antecedentes	6
I.2. Objetivos	8
I.3. Descripción del área y metodología	8
I.3.1 Area de estudio	8
I.3.2. Método	10
I.4. Bibliografía	18
Capítulo II. Herpetofauna de la región del Pinacate: un inventario	25
Capítulo III. Ritmos de actividad y reparto de recursos en una comunidad de lagartijas en el desierto de Sonora, México.	34
Capítulo IV. Reparto de hábitat y organización espacial de una comunidad de lagartijas del desierto de Sonora, México.	41
Capítulo V. Análisis de las dietas y reparto de recursos en un guild de lagartijas del desierto de Sonora, México.	53
Capítulo VI. Estructura y funcionamiento de una comunidad de lagartijas en El Pinacate, Sonora, México	70
Parte I.	71
Parte II.	80
Capítulo VII. Organización ecológica de una comunidad diversa de lagartijas en México.	92
Capítulo VIII. Discusión y conclusiones	126
VIII.1. Riqueza y distribución de las especies	127
VIII.2. Actividad y reparto de recursos	128
VIII.3. Reparto del hábitat y organización espacial	128
VIII.4. Especialización del microhábitat	129
VIII.5. Competencia entre especies	130
VIII.6. Diferencia en las dietas entre años	131
VIII.7. Tamaño de las presas consumidas	131
VIII.8. Organización ecológica de la subcomunidad de lagartijas insectívoras	132
VIII.9. Discusión general	133
VIII.10. Conclusiones	137
VIII.11. Bibliografía	139

CAPITULO I

Introducción al trabajo

I. INTRODUCCION

En los últimos años, el estudio ecológico de los reptiles ha tenido un gran auge, y muy en particular el de los saurios, los cuales han sido considerados por muchos ecólogos como "organismos modelo" ideales para el desarrollo de diversos estudios (Huey *et al.*, 1983; Pianka, 1992; Vitt, 1986; Vitt *et al.*, 1994). Debido a que la mayoría de las especies de lagartijas tienen poca movilidad, son relativamente fáciles de observar y coleccionar en el campo, son fáciles de mantener en cautiverio y algunas de las especies son abundantes, ofreciendo al investigador las posibilidades de probar teorías sobre evolución y ecología, por ejemplo: sobre la competencia (Dunham, 1980; Schoener 1977), forrajeo (Anderson y Karasov, 1981; Huey y Pianka, 1981; Paulissen, 1987; Perry y Pianka, 1997), reparto de recursos (Vitt y Carvalho, 1995; Vitt *et al.*, 1981; Vitt y Zani, 1996), tectónica de placas (Murphy, 1983; Roughgarden, 1995; Savage, 1960) y estudios fisiológicos (Anderson y Karasov, 1988; Nagy, 1983). Asimismo, los lacertilios, al igual que otros animales ectotermos, han sido extensamente utilizados en estudios sobre la influencia que ejercen los factores medio-ambientales sobre ellos, así como el clima, la vegetación, la disponibilidad de los recursos alimenticios y las estrategias conductuales y reproductivas (Pianka, 1986; Vitt, 1986; Whitford y Creusere, 1977).

El "Reparto de Recursos" ha sido objeto de gran interés por parte de numerosos investigadores y muy estudiado en una gran diversidad de especies de anfibios, reptiles y aves (Cody, 1985; Dunham, 1983; Heatwole, 1977; Perry y Pianka, 1997; Pianka, 1976, 1992; Schoener, 1974;). La expresión "Reparto de Recursos" surge por primera vez en los años sesenta y es utilizada para definir simplemente cómo difieren las especies en el uso que hacen de los recursos existentes en su medio (Toft, 1985).

Pianka (1973, 1975) reconoce 3 dimensiones o formas básicas en las que los animales dentro de la comunidad reparten los recursos del medio, éstas son: **espacio, tiempo y alimento**. Esto significa que las especies que conviven en una zona determinada generalmente muestran diferencias en el sitio en el que realizan sus actividades, en las horas en las que se encuentran activas y/o en el alimento que consumen.

Estas "dimensiones" han sido utilizadas como ejes en la segregación de los nichos ecológicos y pueden a su vez ser divididas más a fondo abarcando las formas más conocidas en las que se pueden diferenciar ecológicamente los organismos como son: el habitat, microhabitat, tipo de alimento, tamaño de la presa y actividad diaria y estacional (Anderson, 1993; Perry y Pianka, 1997; Schoener, 1974; Toft, 1985).

Los patrones que se observan en el reparto de los recursos dentro de una comunidad resultan de dos o más factores que pueden operar en forma independiente, de forma interactiva o una combinación de ambas (Toft, 1985; Vitt y Carvalho, 1996). Estos factores los podemos agrupar en dos categorías generales: **primera**, factores que actúan independientemente en las diferentes especies como son los requerimientos o tolerancias fisiológicas individuales, así como las morfológicas (Rose, 1976; Toft, 1985); y **segunda**, factores que resultan de las interacciones bióticas específicas como la competencia y la depredación (Dunham, 1980; Milstead y Tinkle, 1969; Paulissen, 1987; Smith, 1981). Por otro lado, la competencia, la depredación o cualquier otro mecanismo rara vez actúan en forma exclusiva: por el contrario son dos o más los factores que a menudo trabajan juntos en forma compleja (Drake, 1990; Waldschmidt y Tracy, 1983).

La separación espacial es considerada como el factor más común que determina el reparto de los recursos y la segregación ecológica en casi todos los grupos de animales, seguido por la

alimentación y el período de actividad diario y estacional (Maury y Barbault, 1981; Schoener, 1974). En general, tratándose de los anfibios y los reptiles, el espacio es la primera dimensión en la que se separan las especies en cuanto al uso de los recursos, con excepción de las serpientes y las larvas acuáticas de los anfibios (Toft, 1981, 1985).

Davis y Verbeek (1972) al igual que Rose (1976) mencionan que el uso del espacio varía ampliamente debido a factores como las preferencias de cada especie (determinadas a su vez por los requerimientos fisiológicos de la misma), las características físicas del hábitat, la flexibilidad del comportamiento y el grado de competencia o exclusión competitiva. El reparto de los recursos dentro de las comunidades, puede reducir la competencia tanto interespecífica como intraespecífica, así también pueden incrementar la eficiencia alimentaria y aumentar la capacidad de carga del hábitat (Pianka, 1986; Rose, 1976; Simon y Middendorf, 1976).

Así también, las respuestas de las lagartijas al medio físico juegan un papel relevante en la selección del hábitat e influyen en las interacciones interespecíficas (Christiansen, 1971; Heatwole, 1977). Schoener (1974) indicó que el reparto del recurso "tiempo" generalmente es menos importante que el hábitat y el alimento, lo cual fue confirmado por Toft (1985) para el caso de anfibios y reptiles. Así, este autor menciona que, el tiempo (diario y estacional) es repartido solamente como una forma secundaria de distribuir otros recursos como alimento y espacio; sin embargo, éste es importante por sí mismo cuando las condiciones físicas (las cuales varían en el tiempo) afectan el uso de los recursos alimentarios.

Otro aspecto que se ha mostrado que influye sobre el uso del espacio, tiempo y alimento, es el "modo de forrajeo" o estrategia de caza que cada especie tiene para obtener su alimento (Anderson y Karasov, 1988; Perry y Pianka, 1997; Pianka, 1973, 1992;). En forma general se distinguen dos

tipos de forrajeo o estrategias de cacería en las especies de lagartijas carnívoras (Huey y Pianka, 1981, 1983; Pianka, 1973): 1) Los cazadores activos o de búsqueda amplia ("wide foragers"), los cuáles son muy activos y cazan mientras están en movimiento, utilizando la visión y el olfato (Anderson, 1993; Anderson y Karasov, 1988); los miembros de las familias Teiidae y Scincidae se caracterizan por utilizar esta estrategia (Anderson, 1992, 1993) y 2) Los cazadores al acecho ("sit-and-wait predators"), los cuales son relativamente sedentarios y localizan a sus presas visualmente por movimiento o tamaño conspicuo, pero no químicamente (olfato) (Anderson, 1993); generalmente los miembros de las familias Agamidae, Gekkonidae, Iguanidae y Phrynosomatidae practican esta estrategia. (McLaughlin, 1989; Perry y Pianka, 1997; Pianka, 1992; Pietruszka, 1986).

En la naturaleza, algunas especies de lagartijas, sin embargo, no son tan rígidas en cuanto a la estrategia de forrajeo utilizada, pudiendo optar por uno u otro tipo de forrajeo o una combinación de ambos de acuerdo con sus requerimientos, con la abundancia de presas y con su gasto energético (Drake, 1990; Huey y Pianka, 1981; Vitt y Ohmart, 1977); esto se observa con frecuencia en las especies cazadoras al acecho. De este modo, las diferencias en el modo de forrajeo influyen en el tipo de presas que encuentran, y por lo tanto, afecta la composición de la dieta, la cual a su vez cambia conforme la abundancia de los diferentes tipos de presas fluctúa con la estación y probablemente durante el día (Pianka, 1973, 1992). A pesar de que los ejes del nicho se llegan a estudiar en forma independiente, éstos no se encuentran aislados, observándose variaciones en el grado de importancia e influencia de unos sobre otros, según la especie de que se trate (Toft, 1985; Vitt y Carvalho, 1995). De este modo, por ejemplo, las diferencias en las técnicas de cacería o "forrajeo", del uso del espacio y del tiempo dan lugar a una exposición a diferentes espectros de presas y por lo tanto a diferencias en uso del alimento (Perry y Pianka, 1997; Pianka, 1973, 1992; Schoener, 1974, Toft, 1985).

I.1. Antecedentes

Los trabajos sobre el uso de los recursos en reptiles incluyen el análisis del reparto de los recursos entre especies dentro de una comunidad en una o varias "dimensiones" (Barbault *et al.*, 1978; Barbault *et al.*, 1985; Creuser y Whitford, 1972; Dunham, 1983; Heatwole, 1977; Huey y Pianka, 1983; Milstead y Tinkle, 1969; Mitchell, 1979; Ortega, 1991; Ortega *et al.*, 1982; Rose, 1976; Tinkle, 1967; Vitt *et al.*, 1981) mientras que otros lo hacen dentro de una misma población (reparto intraespecífico) (Ballinger y Ballinger, 1979; Floyd y Jenssen, 1983; Simon y Middendorf, 1976). De igual manera, son considerables los trabajos que tratan en forma particular únicamente el régimen alimentario de una especie o varias especies (Milstead y Tinkle, 1969), otros más abordan los cambios de tal régimen en el tiempo y su relación con cambios climáticos estacionales, abundancia de alimento, y con otros recursos (Ballinger y Ballinger, 1979; Barbault *et al.*, 1985; Best y Gennaro, 1985; Mitchell, 1979; Mou y Barbault, 1986; Tinkle, 1967).

De acuerdo con Toft (1985), gran parte de los estudios sobre el uso de los recursos, solamente documentan las diferencias pero no tratan de descubrir el ó los mecanismos que los causan. Sin embargo, algunos estudios sí exploran las posibles causas del uso diferencial de los recursos (López-González y González-Romero, 1997; Paulissen, 1987; Rand, 1964; Schoener, 1974, 1977;). Con respecto al tema del forrajeo, actualmente existen dos escuelas: una teórica que se centra en la llamada "teoría del forrajeo óptimo" en la que los investigadores ponen a prueba sus predicciones en una forma rigurosa y la otra que se basa en los estudios empíricos (Emlen, 1996; Perry y Pianka, 1997; Pianka, 1966). Schoener (1971) introdujo dos medidas para el éxito de forrajeo que todavía son de uso estandar por los seguidores del la teoría del forrajeo óptimo: la maximización de la tasa de la energía ingerida y la minimización del tiempo requerido para alimentarse, defendiendo la

posición de que el éxito de forrajeo es proporcional a la adecuación de los individuos.

Los estudios empíricos sobre el forrajeo de los animales se desarrollan más lentamente que los teóricos. Desafortunadamente como anota Kareiva (1989), los empíricos han tenido tan poco entusiasmo en probar las predicciones teóricas como los teóricos han sido renuentes para incorporar condiciones reales en sus modelos, Tal situación solo ha impedido el progreso.

En este caso, a través de los estudios sobre el reparto de recursos dentro de la comunidad de reptiles y en particular de la subcomunidad de lagartijas insectívoras en el desierto sonorense (“El Pinacate”) se ha tratado de aportar conocimiento que apoye la teoría sobre el reparto de los recursos.

Debido a sus características naturales, el área del Pinacate, en el Estado de Sonora, fue decretada como Reserva de la Biosfera el 10 de junio de 1993 por el Presidente Carlos Salinas de Gortari bajo el nombre de Reserva de la Biosfera “El Pinacate y Gran Desierto de Altar” con una superficie de 714,556 ha (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995). Esta gran zona ha sido objeto de muchos trabajos científicos, destacando los estudios geológicos (Gutmann, 1976; Lynch, 1982), arqueológicos (Hayden, 1976a, 1976b), botánicos (Ezcurra *et al.*, 1981; Felger, 1980) y los que tratan sobre su gran diversidad de recursos naturales (González-Romero y Necedal, 1981; Ives, 1964; May, 1973). Sin embargo, su herpetofauna ha sido poco estudiada, sobre todo en sus aspectos ecológicos.

En el presente trabajo se analiza en forma general la riqueza herpetofaunística y su distribución en las nueve comunidades principales del desierto Sonorense y en forma particular la utilización y reparto de los recursos tiempo, espacio y alimento de las especies de lagartijas más abundantes que habitan el matorral desértico en La Reserva de la Biosfera “El Pinacate y Gran Desierto de Altar”, en el extremo Noroeste del Estado de Sonora.

I.2. Objetivos

1.2.1. Objetivo general.

El presente trabajo pretende incrementar el conocimiento sobre las especies de reptiles que habitan las zonas áridas y contribuir al mejor entendimiento de como se estructura y funciona una subcomunidades de lagartijas insectívoras en el Desierto Sonorense en el área de “El Pinacate”.

1.2.2. Objetivos particulares

1) Determinar la estructura de la comunidad, estableciendo la distribución espacial de las especies en los diferentes tipos de vegetación presentes en el área.

2) Determinar si la distribución de las principales especies de reptiles está más relacionada con los tipos de vegetación o con las características geomorfológicas de la zona.

3) Evaluar las preferencias de habitat y microhabitat, correlacionándolas con la estructura de la vegetación.

4) Hacer un análisis del uso de los recursos espacio, tiempo y alimento que hacen las especies de lagartijas más abundantes del Pinacate.

I.3. Descripción del área y metodología

I.3.1. Area de estudio

La Sierra del Pinacate se localiza en la porción NO del Estado de Sonora (Fig. 1, Capítulo 2), conocida como el Gran Desierto, o tierras bajas del Río Colorado (Felger, 1980; Shreve y Wiggins, 1986). Es la zona más árida de México y una de las más extremas de Norte América; el promedio anual de lluvias varía entre 50 y 120 mm (Ezcurra y Rodríguez, 1986). El Gran Desierto

tiene más de 5000 km² de dunas activas y un escudo volcánico de más de 2000 km². El escudo volcánico se formó por erupciones repetidas durante el Cuaternario, que duraron del Pleistoceno al Oligoceno Tardío (Gutmann, 1976; Lynch, 1982). Las lavas y arenas enmarcan también a una serie de sierras Preterciarias formadas por rocas metamórficas e intrusivas (Merriam, 1972).

Esta zona forma una plataforma de lava con muchos conos volcánicos y cráteres explosivos, que se transforman en campos irregulares de basalto, cubiertos parcialmente por la arena de las planicies y las dunas. También se encuentran alrededor del escudo volcánico valles aluviales de origen endogenético (Ezcurra *et al.*, 1981).

En las bajadas arenosas existen especies vegetales que cubren grandes extensiones que constituyen entre el 90 y 95% de la población total de las plantas, tales como la gobernadora (*Larrea tridentata*), el arbusto salado (*Frankenia palmeri*) y la hierba del burro (*Ambrosia dumosa*) (McGuinnies, 1981).

Los muestreos de la herpetofauna se realizaron en nueve asociaciones vegetales dentro de los cinco tipos de vegetación principales del área: 1) matorral subinerme micrófilo, 2) matorral inerme micrófilo, 3) matorral espinoso crasicale, 4) vegetación riparia, y 5) vegetación de dunas; y estas fueron reconocidas con base en los trabajos de Ezcurra *et al.* (1981, 1987):

1. Matorral Subinerme Micrófilo

Larrea tridentata-*Lophocereus schottii*-*Olneya tesota*

Larrea tridentata-*Fouquieria splendens*-*Jatropha cuneata*

Larrea tridentata-*Encelia farinosa*-*Carnegiea gigantea*

2. Matorral Inerme Micrófilo

Larrea tridentata (especie dominante)

Frankenia palmeri (especie dominante)

3. Matorral Espinoso Crasicaule

Opuntia fulgida (especie dominante)

Opuntia bigelovii (especie dominante)

4. Vegetación Riparia

Prosopis glandulosa-*Baccharis sarothroides*-*B. salicifolia*-*Hymenoclea salsola*

5. Vegetación de Dunas

Croton wigginsii-*Eriogonum deserticola*.

I.3.2. Métodos.

Se realizaron ocho visitas al campo durante octubre y noviembre de 1980, mayo, junio y diciembre de 1981, septiembre y octubre de 1982, abril de 1993 y mayo-junio de 1994, con una duración de 10 días cada una. Durante cada salida se hicieron observaciones y colecta de reptiles en cada una de las nueve comunidades vegetales principales, anotando la especie, fecha, localidad, sustrato utilizado, actividad realizada y características de la vegetación. Se colectaron por lo menos diez individuos de cada una de las especies más abundantes por salida procurando que en la colecta existiera el mismo número de machos y de hembras. Se formó una colección de referencia de individuos completos que fué depositada en la colección herpetológica del Instituto de Biología, UNAM, la cual sirvió como referencia y para conocer con exactitud las especies con las que se trabajó. Los ejemplares que se utilizaron para obtener los estómagos para analizar las dietas están provisionalmente depositados en el Instituto de Ecología, A. C., en la Ciudad de Xalapa, Veracruz. El material biológico colectado así como las observaciones realizadas a lo largo de todas las salidas, dieron la pauta para escribir el capítulo II sobre el inventario y distribución general de la

herpetofauna.

Las capturas se realizaron en las mañanas entre las 0800-1100 hs, en días consecutivos hasta completar el número requerido de individuos de cada una de las especies. Todos los especímenes fueron medidos, pesados, sexados y disecados para su análisis. Las medidas tomadas a cada individuo fueron: longitud del cuerpo (hocico-cloaca), de la punta del hocico a la abertura cloacal y la longitud de la cola (de la abertura cloacal a la punta de la cola), anotando si la cola se encontraba rota, regenerada o completa. Las medidas se tomaron con un vernier metálico (Mitutoyo) con precisión de 0.01 mm. El peso corporal se obtuvo con una balanza granataria Ohaus de 310 g con una precisión de 0.05g .

I.3.3. Uso del tiempo (Períodos de Actividad)

El período de actividad se estimó estacionalmente (época seca y de lluvias). En cada estación se recorrieron 13 transectos de 100 m marcados al azar, al inicio de cada hora abarcando de las 0700 a las 1900 horas por 3 días consecutivos. Durante los recorridos, 2 personas caminamos manteniendo una distancia entre cada una de nosotros de aproximadamente 10 metros, en función de las condiciones de visibilidad por lo cerrado o abierto de la vegetación en algunos sitios.

Se registraron todas las lagartijas observadas dentro del área comprendida entre las 2 personas anotando especie, hora, actividad realizada, la temperatura ambiental y del sustrato del sitio en el que se observó a la lagartija por primera ocasión. Para analizar los datos en esta fase (Capítulo III), se utilizó la medida de diversidad de Simpson (Levins, 1968): $D = (\sum p_i^2)^{-1}$ en donde p_i es para cada especie la relación observada dentro de un intervalo de tiempo con el total registrado presentados en forma estandarizada. Para facilitar la comparación de nuestros datos con los de otros trabajos, los

datos se presentan en el capítulo III en forma estandarizada (Barbault, 1977) mediante la fórmula $D_s = \mathbf{D} \cdot \mathbf{I} / \mathbf{N} - 1$ en donde $N = 13$ (transectos horarios). Bajo estas condiciones, D_s varía de 0 cuando la actividad está centrada a un transecto-horario, y 1 cuando la actividad está distribuida igualmente en los 13 transectos. Para obtener el solapamiento de los nichos temporales se utilizó el índice de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

En donde p_{ij} y p_{ik} representan la proporción de individuos activos al tiempo i de las especies j y k respectivamente. Este índice, mide la similitud de los ciclos de actividad y le da valores de i a los que son iguales.

I.3.4. Uso del sustrato

Después de una prospección general por el área, se eligieron dos sitios uno en la Sierra Blanca y otro en el Río Sonoyta (Fig. 1, Capítulo II) para tomar los datos necesarios para el trabajo sobre la organización espacial y reparto de recursos de la comunidad de lagartijas (capítulo IV). Durante 11 días consecutivos en octubre de 1982 y 12 días en junio de 1983, se realizaron los censos en las áreas escogidas. Se distinguieron siete hábitats diferentes a lo largo de dos transectos (Sierra Blanca y Río Sonoyta): cerros, laderas de los cerros (pie de monte), matorral de bajadas, derrame de lava, y dunas en el sitio de la Sierra Blanca. En el transecto del Río Sonoyta, matorral de las márgenes del río, vegetación de dunas y matorral del lecho del río. Cada uno de estos hábitats se censaron durante períodos de una hora a diferentes horas del día a lo largo de caminatas al azar manteniendo entre siete

y 10 metros entre las dos personas. Para estimar el uso del hábitat se tomaron datos sobre la actividad de las lagartijas en los diferentes sustratos, para lo cual se registraron 12 tipos o categorías de microhábitats de acuerdo con el sitio en donde se observó por primera vez a cada animal. Estos sustratos fueron: suelo al descubierto, suelo debajo de arbustos, suelo debajo de árboles, arena suelta al descubierto, arena debajo de arbustos, entre la arena, rocas, lava (rocas volcánicas), ramas muertas caídas, en la base de arbustos vivos, troncos de árboles vivos, y grietas en las rocas.

La amplitud del nicho hábitat y microhábitat fue calculada utilizando una medida de diversidad: $B = (\sum p_i^2)^{-1}$ en donde p_i es la proporción de individuos encontrados en el sustrato o hábitat i^{th} . También se utilizó una medida estandarizada B_s la cual varió entre 0 (cuando solamente un hábitat fue utilizado) y 1 cuando existió la misma frecuencia para todos los hábitats: $(B_s = B-1/N-1)$ en donde N es el número de tipos considerados de microhábitats. El solapamiento del nicho microhábitat, se calculó como en el caso anterior utilizando el índice de Pianka (1973) descrito anteriormente, en donde p_{ij} y p_{ik} son las frecuencias de utilización de los i hábitats o microhábitats por las especies j y k respectivamente.

I.3.5. Uso del alimento

Para analizar las dietas y el reparto del recurso alimento en la comunidad de lagartijas (Capítulo V), se analizaron los contenidos estomacales de individuos adultos colectados durante octubre de 1982, junio de 1983 y julio de 1984. Se colectaron individuos de 11 de las 17 especies de lagartijas presentes en el área: *Dipsosaurus dorsalis*, *Crotaphytus collaris*, *Gambelia wislizeni*, *Callisaurus draconoides*, *Uma notata*, *Sceloporus magister*, *Uta stansburiana*, *Urosaurus ornatus*, *Phrynosoma platyrrhinos*, *P. Mcalli*, y *Cnemidophorus tigris*, y se fijaron en alcohol al 70%. Cada

individuo fue medido, pesado y a cada uno se le extrajo el estómago. Como primer paso antes de identificar a las presas, se obtuvo el volumen de los contenidos estomacales calculado por medio de desplazamiento volumétrico. Los contenidos estomacales fueron examinados utilizando un microscopio estereoscópico (Carl Zeiss) y clasificados tanto por taxón como por volumen. Ya separadas e identificadas las presas se procedió a medir el largo y el ancho de las mismas con ayuda de un ocular micrométrico. La identificación de las presas se hizo cuando fue posible hasta nivel de familia con base en las claves de Borror et al. (1981), Borror y White (1970) y Chu (1949). Se contó el número de presas de cada orden/familia; en los casos cuando los organismos se encontraron muy deteriorados se contaron las cabezas o bien los abdómenes.

Con las medidas de largo y ancho de las presas, se estimó su volumen, presumiendo que las presas tienen forma cilíndrica (Barbault *et al.*, 1985; Heulin, 1986). Además se obtuvo la frecuencia de ocurrencia, estimada como el número de estómagos en los que aparece un determinado elemento o presa.

Con toda la información registrada se obtuvieron los tres parámetros básicos: 1) Abundancia relativa: porcentaje del número de presas de cada orden ó categoría de Presa; 2) Volumen porcentual: porcentaje en volumen que representa cada categoría de presa con respecto al total consumido, y 3) Frecuencia de ocurrencia: estimada como el número de estómagos en los que aparece un determinado elemento o categoría de presa.

La amplitud del nicho alimentario se calculó utilizando la medida de diversidad de Simpson (Levins, 1968): $B = (\sum p_i^2)^{-1}$ en donde P_i es la frecuencia relativa del volumen relativo del i^{er} tipo de presa en la muestra. El solapamiento del nicho alimentario se obtuvo al igual que en los otros capítulos utilizando el índice de Pianka (1973), en donde P_y es la frecuencia relativa o volumen

relativo del taxon i en la dieta de la especie k . Como ha sido enfatizado por Ricklefs y Lau (1980), no hay un método estadístico simple para calcular los límites de confianza de tal estimación, pero ésto no impidió el análisis de los resultados.

Para el análisis de los resultados en los capítulos VI y VII se utilizaron las mismas metodologías que para los cuatro capítulos anteriores.

La metodología utilizada para el análisis de los datos de los diferentes capítulos del presente trabajo fue escogida con base en su amplio uso en los trabajos sobre reparto de recursos dentro de las comunidades de vertebrados (Cody, 1985; Huey y Pianka, 1983; López-González y González-Romero, 1997; Ortega, 1991; Pianka, 1993, 1995; Schoener, 1977; Vitt y Carvalho, 1995; Vitt y Zani, 1996). El uso estandarizado de metodologías ha permitido a los estudiosos de la ecología de comunidades realizar interesantes comparaciones entre sitios y comunidades diferentes y sobretodo ha permitido avanzar en el conocimiento de cómo están integradas ecológica y evolutivamente las comunidades (Drake, 1990; Perry y Pianka, 1997; Samuels y Drake, 1997).

La amplitud de nicho se utilizó en todos los capítulos en el análisis de las tres dimensiones (tiempo, espacio y alimento). La amplitud del nicho o la diversidad del mismo se calculó de acuerdo al Índice de Levins (1968) el cual es el recíproco del Índice de diversidad de Simpson (Pianka 1973):

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

en donde: p_i es la proporción de i categorías del recurso utilizado. Los valores de este índice varían entre 1 (cuando un sólo nicho es utilizado) y n (varios nichos son utilizados). En este caso no corresponde al número de recursos utilizados.

La amplitud de nicho B alcanza su máximo cuando el mismo número de individuos ocurre

en cada recurso, es decir, cuando todos los recursos son utilizados de igual manera (generalista); una mínima amplitud de nicho corresponde a una máxima especialización. Además se obtuvo como se anotó anteriormente la amplitud de nicho estandarizada por la fórmula de Krebs (1989):

$$B_s = \frac{B - 1}{N - 1}$$

donde B_s es la amplitud de nicho estandarizada, B es la amplitud de nicho de Levins, y N es el número de tipos posibles de recursos. La amplitud de nicho estandarizada expresa los valores en una escala del 0 al 1 y nos permite posteriormente comparar los valores entre nichos.

Como se vió anteriormente, para estimar en qué grado utilizan las especies cada recurso se utilizó el Índice de Pianka O_{jk} (Pianka, 1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} representan la proporción de i categorías del recurso utilizado por las especies j y k respectivamente. Los valores varían entre 0 y 1. Se considera a los valores alrededor de 0.6 biológicamente significativos (Zaret y Rand, 1971), en forma moderadas, y superiores o iguales a 0.8 como los valores altos.

Mediante pruebas de chi-cuadrada (X^2) con tablas de contingencia (Everitt, 1977) se compararon las frecuencias en el uso del sustrato, del tiempo y del alimento. Para conocer si existía alguna correlación entre el tamaño de las presas y de las lagartijas, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson (r). En particular r puede tener valores entre -1 y 1. El valor $r = 1$ ocurre solamente cuando los puntos de los datos están perfectamente alineados en una línea recta con una pendiente positiva; $r = -1$ es también una una relación lineal perfecta en la cual la pendiente es

negativa. Los valores de r cercanos a estos extremos corresponden a la agrupación de datos sobre una línea recta y constituyen una relación linear fuerte. Por otro lado un valor de $r = 0$ se interpreta como que no existe una relación linear (Bhattachayya y Johnson, 1977).

I.4. Bibliografía

- Acosta, M. 1989. Índice para el estudio del nicho trófico. Ciencias Biológicas, Academia de Ciencias de Cuba. 7:125-127.
- Anderson, R. A. 1993. An analysis of foraging in the lizard *Cnemidophorus tigris*. Cap 3: p. 83-116 En: Wright, J. W. y L. J. Vitt (Eds.). Biology of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma. U.S.A. 417 pp.
- Anderson, R. A. y W. H. Karasov. 1981. Contrasts in energy intake and expenditure in sit and wait and widely foraging lizards. Oecologia (Berlin) 49:67-72.
- Anderson, R. A. y W.H. Karasov. 1988. Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-adquisition mode. Ecological Monographs 58(2): 79-110.
- Barbault, R. 1977. Etudes comparatives des cycles journaliers d'activité des lézards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus scalaris*, *Cnemidophorus tigris* dans le désert de Mapimi (Mexique). Bulletin of The Societe Zoologique de France 102:159-168.
- Ballinger y R. A. Ballinger. 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi* (SAURIA: IGUANIDAE). The Southwestern Naturalist 24(2): 347-363.
- Barbault, R., C. Grenot y Z. Uribe. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les especes de lezards du desert de Mapimi (Mexique). La Terre et la vie, 32: 135-150.
- Barbault, A. Ortega y M. E. Maury. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. Oecologia (Berlin)(1985) 65: 550-554.
- Best, T. L. y A. L. Gennaro. 1985. Food habits of the western whiptail lizard (*Cnemidophorus tigris*) in southeastern New Mexico. Great Basin Naturalist 45(3): 527-534.
- Bhattacharyya, G. K. y R. A. Johnson. 1977. Statistical concepts and methods. John Wiley & Sons. New York. 639 pp.
- Borror, D. J. y E. R. White. 1970. A field guide to the insects of America North of Mexico. Houghton Mifflin Co. Boston. 404 pp.
- Borror, D. J., D. Wright, M. DeLong y C. A. Triplehorn. 1981. An introduction to the study of insects. 5° edición. Saunders College Publishing, 827 pp.
- Christiansen, J. 1971. Reproduction of *Cnemidophorus inornatus* and *C. neomexicanus* (SAURIA:TEIIDAE) in northern New Mexico. American Museum Novitates. 2442: 1-48.

- Chu, H. F. 1949. How to know the immature insects. WCM. Brown Co. Publishers., 234 pp.
- Cody, M. L. (Ed). 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, New York, 558 pp.
- Creusere, F. M. y Whitford, W.G. 1977. Temporal and spatial resource partitioning in a Chihuahuan Desert Lizard Community. pp 121-127. In: Norman J. Scott, Jr. (Ed.). Herpetological communities. Wildlife Research Report 13.
- Davis, J. y N. A. M. Verbeek. 1972. Habitat references and distribution of *Uta stansburiana* and *Sceloporus occidentalis* in Coastal California. Copeia (4): 643-649.
- Drake, J. A. 1990. Community as assembled structures: dorules govern pattern?. Trends in Ecology and Evolution 5 (5):159-164.
- Dunham, A. E. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Ecological Monographs 50(3): 309-330.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. pp. 261-280. In: Huey, R.B., Pianka, E.R. and Schoener, T.W. (Eds.). Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard Univ. Press. 501 pp.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. American Naturalist 100:611-617.
- Everitt, B. S. 1977. The analysis of contingency tables. Chapman and Hall, 127 pp.
- Ezcurra, E. y V. Rodríguez. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico. Journal of Arid Environment. 10: 13-28.
- Ezcurra, E., M. Equihua, y J. López-Portillo. 1987. The vegetation of El Pinacate, Sonora, Mexico. Vegetatio 71: 49-60.
- Ezcurra, E., M. Equihua, J. López-portillo y E. Lagunas. 1981. El Pinacate: vegetación y medio ambiente. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Publicación especial 37: 68-78.
- Felger, R. S. 1980. Vegetation and flora of the Gran Desierto, Sonora, México. Desert Plants. 2: 87-114.
- Floyd H. B. y T. A. Jenssen. 1983. Food habits of the jamaican lizard *Anolis opalinus*: resource partitioning and seasonal effects examined. Copeia 1983(2): 319-333
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. INE-SEMARNAP; CONABIO, México, D. F. 159 pp.

- González-Romero, A. y J. Nosedal. 1981. Vertebrados terrestres de la región de El Pinacate, Sonora, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Publicación Especial No. 37:108-119.
- Gutmann, J. T. 1976. Geology of Crater Elegante, Sonora, México. Geological Society of America, bulletin. 87:1718-1729.
- Hayden, J. D. 1976a. A summary prehistory and history of the Sierra del Pinacate, Sonora. American Antiquity. 45: 127-133.
- Hayden, J. D. 1976b. Pre-altithermal archaeology in the Sierra Pinacate, Sonora, Mexico. American Antiquity. 41: 274-289.
- Heatwole, H. 1977. Habitat selection in Reptiles. pp. 137-155. In: Gans, C. y D. W. Tinkle (Eds.). Biology of the Reptilia. Vol 7. Ecology and behaviour. Academic Press, New York.
- Heulin, B. 1986. Régime alimentaire estival et utilisation des ressources trophiques dans trois populations de *Lacerta vivipara*. Acta Oecologica 7(2):135-150.
- Huey, R. B. y E. P. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. Ecology 62(4): 991-999.
- Huey, R. B. y E. P. Pianka. 1983. Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. pp. 281-290 In: Huey, R.B., Pianka, E.R. and Schoener, T.W. (Eds.). Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard Univ. Press. 501 pp.
- Huey, R. B., E. P. Pianka y T. W. Schoener (eds.). 1983. Lizard ecology: studies on a model organism. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 501 pp.
- Ives, R. 1964. The Pinacate Region, Sonora, México. Occasional Papers, California Academy of Science. 47: 1-43.
- Kareiva, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments. Pp. 68-88, In: J. Roughgarden., R. M. May y S. A. Levin (Eds.). Perspectives in ecological theory, Princeton University Press.
- Krebs, C. 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publishers, New York, U. S. 654 pp.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- López-González, C. A. y A. González-Romero. 1997. The lizard community from Cozumel Island, Quintana Roo, México. Acta Zoologica Mexicana (n. s.), 72:27-38.

- Lynch, D. J. 1982. Volcanic processes in Arizona. Field Notes of The Arizona Bureau of Geology and Mineral Technol., 12: 1-9.
- Maury, E. y R. Barbault. 1981. The spatial organization of the lizard community of the Bolson de Mapimí (Mexico) pp. 79-87 In: Barbault, R y G. Halffter (Eds.). Ecology of the Chihuahuan Desert. Instituto de Ecología, México.
- May, L. A. 1973. Resource reconnaissance of the Gran Desierto Region, Northwestern Sonora, Mexico. Unpubl. M. Sc. dissert., University of Arizona, Tucson, 173 pp.
- May, L. A. 1976. Fauna de vertebrados de la Región del Gran Desierto, Sonora, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. 47: 143-182.
- McGuinnies, W. G. 1981. Discovering the desert. University of Arizona Press, Tucson. 276 pp.
- Merriam, R. 1972. Reconnaissance geologic map of the Sonoyta quadrangle. Northwestern Sonora, Mexico. Geological Society of America, Bulletin. 80: 531-534.
- Milstead, W. W. y D. W. Tinkle. 1969. Interrelationships of feeding habits in a population of lizards in Southwestern Texas. The American Midland Naturalist 81(2): 491-499.
- Mitchell, J. C. 1979. Ecology of Southeastern Arizona whiptail lizard (Cnemidophorus:Teiidae): population, densities, resource partitioning and niche overlap. Canadian Journal of Zoology, 57:1487-1499.
- Mou, Y. P. y R. Barbault. 1986. Regime Alimentaire d'une Population de Lizard des Murailles, *Podarcis muralis* (Laurent, 1786) dans le Sud-Ouest de la France. Amphibia-Reptilia 7(1986): 171-180.
- Murphy, R. W. 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California Herpetofauna. Occasional paper of the California Academy of Sciences. No.137. 48pp.
- Nagy, K. A. 1983. Ecological energetics. pp. 24-54 In: R. B. Huey, T. Schoener and E. R. Pianka, (Eds.). Lizard ecology. Harvard University Press, Cambridge, Mass. U.S.A. 501 pp.
- Ortega, A., E. Maury y R. Barbault. 1982. Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. Acta Oecologica, Oecol Gener. 3:323-330.
- Ortega, A. 1991. Lizard spatial organization and habitat partitioning in La Sierra de Guadarrama, Spain. Herpetology 19(3): 85-92.

- Paulissen, M. A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. Oecologia (Berlin) 71: 439-446.
- Perry, G. y E. R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. Trends in Ecology and Evolution 12(9):361-364.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. Ecology 47:1055-1059.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizards communities. Annual Review of Ecology and Systematics. 4: 53-74.
- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. pp. 292-314 In: M. Cody and J. Diamond (Eds.). Ecology and evolution of communities. Belknap Press Cambridge. USA.
- Pianka, E. R. 1976. Competition and niche theory. pp. 114-141. In: May, R. M. (Eds.). Theoretical Ecology: Principles and applications. London: Blackwell.
- Pianka, E. R. 1986. Ecology and Natural History of Desert Lizards. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 208 pp.
- Pianka, E. R. 1992. The state of the art in community ecology. Pp. 141-162 In: K. Adler (Eds.). Herpetology, current research on the biology of amphibians and reptiles. SSAR, U. S. A. 245 pp.
- Pietruszka, R. D. 1986. Search tactics of desert lizards: how polarized are they? Animal Behaviour 34:1742-1758.
- Rand, A. S. 1964. Ecological distribution in anoline lizards of Puerto Rico, Ecology 45:745-752.
- Ricklefs, E. y M. Lau. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Montecarlo simulations. Ecology 61:1019-1024.
- Rose, B. R. 1976. Habitat and prey selection of *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*. Ecology 57: 531-541.
- Roughgarden, J. 1995. Anolis lizards of the Caribbean: ecology, evolution and plate tectonics. Oxford University Press.
- Samuels, C. L. y J. A. Drake. 1997. Divergent perspectives on community convergence. Trends in Ecology and Evolution 12 (11):427-432.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics. 2: 369-404.

- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the Niche. pp. 35-136. In: C. Gans and D. W. Tinkle (Eds.). Biology of the Reptilia. Ecology and Behaviour Vol. 7. Academic Press. New York.
- Savage, J. M. 1960. Evolution of a peninsular herpetofauna. Systematic Zoology. 9:184-212.
- Simon, C. A. and Middendorf, G. A. 1976. Resource partitioning by an iguanid lizard: temporal and microhabitat aspects. Ecology 57:1317-1320.
- Smith, D. C. 1981. Competitive interactions of the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*) and the tree lizard (*Urosaurus ornatus*). Ecology 62(3): 679-687.
- Shreve, F. y I. L. Wiggins. 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press. Stanford, California. 1740 pp.
- Tinkle, D. W. 1967. Home range, density, dynamics and structure of a Texas population of the lizard *Uta stansburiana*. pp. 5-29. In: W. W. Milstead (Ed.). Lizard ecology: a Symposium. Columbia University of Missouri Press.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. Journal of Herpetology 15: 139-144.
- Toft, C. A. 1985. Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. Copeia 1985(1): 1-21.
- Vitt, L. J., 1986. Desert reptile communities. pp. 249-277 In: G. A. Polis.(Ed.). The Ecology of Desert Communities. University of Arizona Press. 456 pp.
- Vitt, L. J. y C. M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. Copei 1995 (2):305-329.
- Vitt, L. J. y R. M. Ohmart. 1977. Ecology and reproduction of Lower Colorado river: II *Cnemidophorus tigris* (Teiidae) with comparisons. Herpetologica 33: 223-233.
- Vitt, L. J. y P. A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in amazonian Ecuador. Canadian Journal of Zoology 74:1313-1335.
- Vitt, L. J., R.C. Van Loben S. y R. D. Ohmart. 1981. Ecological relationships among arboreal desert lizards. Ecology 62(2): 398-410.
- Vitt, L. J. y E. R. Pianka. 1994. Lizard ecology, historical and experimental perspectives. Princeton University Press, New Jersey. 403 pp.

- Waldschmidt, S. y C. R. Tracy. 1983. Interaction between a lizard and its thermal environment: implication for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. Ecology 64(3): 476-484.
- Whitford, W. G. y F. M. Creusere. 1977. Seasonal and yearly fluctuations in Chihuahuan desert lizard communities. Herpetologica 33 (1): 54-65.
- Zarate, T. M. y A. S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology, 52(2):336-342.
- Zug, G. R. 1993. Herpetology. Academic Press, Inc. New York, 527 pp.

CAPITULO II

González-Romero, A. y S. Alvarez.Cárdenas. 1989. Herpetofauna de la región del Pinacate, Sonora, México: un inventario. The Southwestern Naturalist, 34 (4):519-526.

HERPETOFAUNA DE LA REGION DEL PINACATE,
SONORA, MEXICO: UN INVENTARIO

ALBERTO GONZÁLEZ-ROMERO Y SERGIO ALVAREZ-CÁRDENAS

RESUMEN—El Instituto de Ecología A.C de la ciudad de México ha venido realizando investigaciones sobre la región del Pinacate en el extremo Noroeste de Sonora. Mediante capturas y observaciones periódicas, se han podido identificar 42 especies de anfibios y reptiles. La vegetación de galería fue la de mayor riqueza específica (17 especies) y, las dunas y cerros las más pobres (nueve especies). La riqueza específica aumenta conforme se desciende de los cerros hacia las bajadas. Respecto al habitat se observó que los suelos arenosos estables con vegetación abierta albergan la mayoría de las especies, mientras que los suelos arcillosos son menos frecuentados. Seis especies fueron las más importantes por su amplia distribución *Coleonyx variegatus*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*, *Masticophis flagellum*, y *Crotalus atrox*.

ABSTRACT—The Institute of Ecology from Mexico City has investigated the amphibians and reptiles of the Pinacate region in extreme northwestern Sonora. Forty-two species have been identified from periodic collecting and observations. The riparian vegetation had the highest species richness (17 species), and the dunes and higher slopes had the least (nine species). Species richness increased from mountain peaks to the lower slopes. Firm sandy soils with open vegetation contained the majority of the species, while areas of windblown sand contained the least. Six species with the greatest abundance and widest distribution were *Coleonyx variegatus*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*, *Masticophis flagellum*, and *Crotalus atrox*.

La región del Pinacate forma parte del Gran Desierto en el Noroeste de Sonora (Fig. 1) y representa una de las zonas más áridas de Norteamérica; el promedio de lluvia anual varía de 120 a menos de 50 mm (Ezcurra y Rodríguez, 1986). Esta área presenta dos aspectos que la separan del resto del Desierto Sonorense en México: 1) más de 5,000 km² de dunas activas; 2) el escudo volcánico del Pinacate, que se extiende por más de 2,000 km², formado durante el Cuaternario debido a una serie de erupciones del Pleistoceno al Holoceno Tardío (Gutmann, 1976; Lynch, 1982). También se encuentran en el área algunas sierras Preterciarias formadas por rocas metamórficas e intrusivas (Merriam, 1972).

Debido a sus características naturales, el área ha sido objeto de muchos trabajos científicos, destacando los estudios geológicos (Gutmann, 1976; Lynch, 1982), arqueológicos (Hayden, 1967, 1982), botánicos (Felger, 1980; Ezcurra et al., 1981) y sobre la gran diversidad de sus recursos naturales (Ives, 1964; May, 1973; González-Romero y Necedal, 1981). Sin embargo, su herpetofauna ha sido poco estudiada, sobre todo en sus aspectos ecológicos, contándose en la actualidad únicamente con el trabajo de Ortega et al. (1986), sobre la actividad de los lacertilios. En el presente trabajo se trata de dar a conocer la gran riqueza herpetofaunística del Pinacate, así como su distribución con base en las principales comunidades vegetales y algunas de las características del habitat de las especies típicas en cada una de éstas.

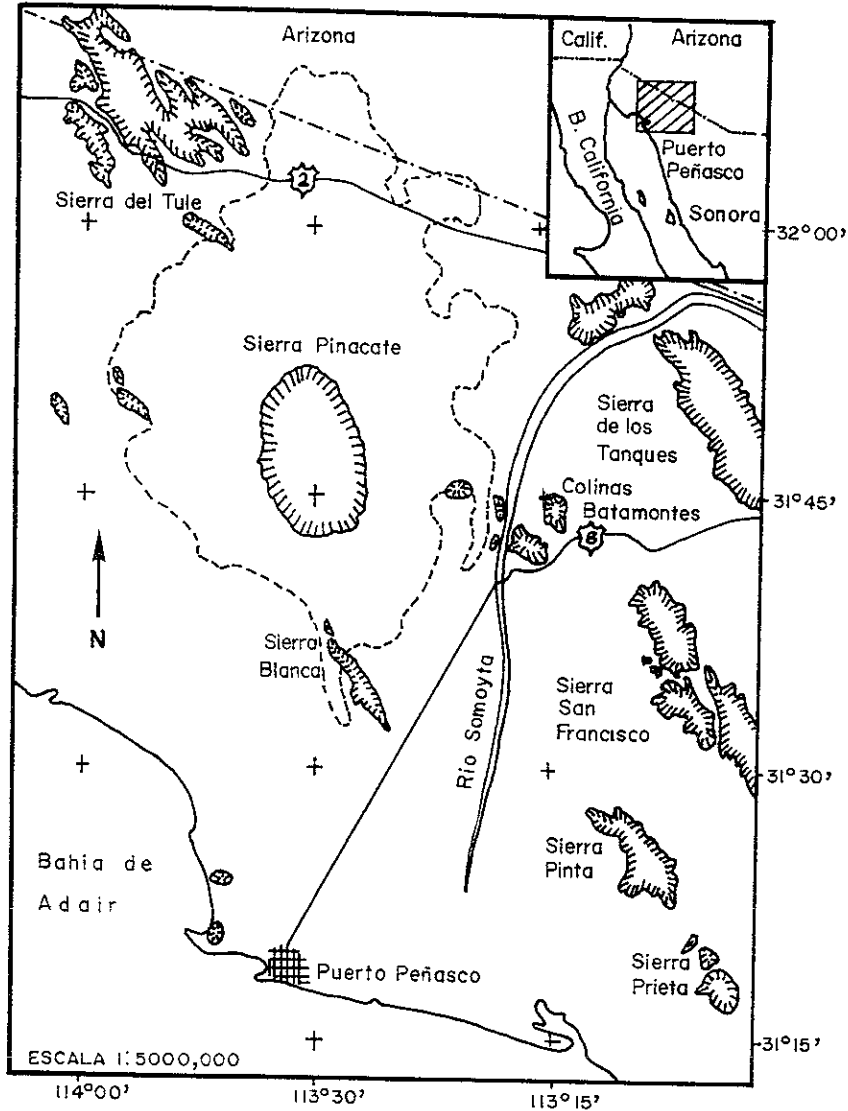


FIG. 1.—Localización del área de trabajo, en donde se muestran los principales accidentes topográficos que se mencionan en el texto. El área alrededor de la Sierra Pinacate, delimitada por la línea interrumpida, delimita el escudo volcánico.

MATERIAL Y METODO—La sierra del Pinacate es una plancha de lavas antiguas y recientes con un gran número de conos volcánicos y cráteres de basalto, rodeados y cubiertos parcialmente por la arena de las planicies. Estas últimas cubren grandes extensiones que al Sur, Suroeste y Noroeste son dunas móviles, y al Sureste, Este y Norte ya son arenas consolidadas (May, 1973). Alrededor del escudo volcánico, se encuentran también valles aluviales de origen endogénico (Ezcurra et al., 1981).

La vegetación es muy simple en las planicies arenosas, bajadas y pavimentos, que comprenden gran

parte de la zona. Las montañas, malpaisés, y los pies de monte, presentan una vegetación más rica. En las bajadas arenosas existen especies vegetales que cubren grandes extensiones, llegando a constituir entre el 90 y 95% de la población total de plantas (McGinnies, 1981); entre estas especies podemos mencionar a la gobernadora (*Larrea tridentata*), el arbusto salado (*Frankenia palmeri*) y la hierba del burro (*Ambrosia dumosa*). Una descripción amplia sobre la flora y vegetación del área se puede consultar en los trabajos de Felger (1980) y Ezcurra et al. (1981).

Se realizaron seis visitas al área durante Octubre y Noviembre de 1980, Mayo, Junio, y Diciembre de 1981, Septiembre y Octubre de 1982, y Abril de 1983. Durante las colectas y observaciones, se anotó la fecha, especie, localidad, habitat, sustrato utilizado y características de la vegetación. Los animales colectados y preparados como especímenes de museo fueron depositados en la colección del Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, donde fueron identificados y catalogados. En cada salida se realizaron observaciones en las diferentes comunidades vegetales, las cuales fueron reconocidas con base en el trabajo de Ezcurra et al. (1981), escogiéndose las nueve principales que se enlistan a continuación: matorral subárido microfilo, 1) *Larrea tridentata*-*Lophocereus schottii*-*Olneya tesota*, 2) *L. tridentata*-*Fouquieria splendens*-*Jatropha cuneata*, 3) *L. tridentata*-*Encelia farinosa*-*Carnegiea gigantea*; matorral árido microfilo, 4) matorral de *L. tridentata* (especie dominante), 5) matorral de *Frankenia palmeri* (especie dominante), matorral espinoso crasicaule, 6) matorral de *Opuntia fulgida* (especie dominante), 7) matorral de *Opuntia bigelovii* (especie dominante); vegetación de galería, 8) *Prosopis juliflora*-*Dalea spinosa*-*Hymenoclea pentalepis*, vegetación de desierto arenoso, 9) complejo de dunas con *Croton wigginsii* y *Eriogonum deserticola* como especies dominantes.

Además de las colectas y observaciones llevadas a cabo durante el trabajo de campo por toda el área considerada, en la salida de Septiembre a Octubre de 1982 se muestró un transecto para conocer las diferencias en cuanto a riqueza específica que pudieran darse en un gradiente altitudinal, edáfico, y de vegetación. Se escogió la zona del transecto donde se encontraron las nueve comunidades vegetales consideradas. Esta zona está localizada entre la Sierra Blanca y el Río Sonoyta con una dirección aproximada Noroeste-Sureste.

RESULTADOS Y DISCUSION—Composición Taxonómica y Riqueza Específica— Durante el período de trabajo, se pudieron considerar 42 especies de anfibios y reptiles como la herpetofauna representativa del área del Pinacate. Hasta la fecha se han colectado 35 de estas especies, lo que representa el 83.33% del total de especies que habitan en esta zona. Las siete especies restantes fueron incluídas como parte de la herpetofauna local, ya que han sido colectadas por otros autores en el área considerada (May, 1973) o en sitios cercanos a ésta (Huey, 1942; Hensley, 1950; Lowe, 1986).

Podemos considerar a la herpetofauna del Pinacate, como representativa de una zona más grande que se extiende por más de 640 km en el Noroeste de México, conocida como el Gran Desierto, para el cual se han enlistado 43 especies de anfibios y reptiles (May, 1976), siendo la diferencia fundamental algunas especies de serpientes. La herpetofauna del Pinacate en su porción norte es prácticamente la misma que la del Organ Pipe Cactus National Monument, en el Suroeste de Arizona (Lowe, 1986). En este caso la diferencia también está dada por las serpientes, las cuales probablemente aparecerán en futuras colectas. Del total de las especies, el orden Squamata fue el mejor representado con un equivalente al 85.71% (36 especies), siendo el número de lagartos igual al de las serpientes (18). Sin embargo, esta situación puede cambiar en un futuro, cuando se exploren y colecten áreas más remotas y se encuentren las serpientes que aún no aparecen en nuestra zona pero que existen en áreas cercanas, dándole así mayor peso al suborden Serpentes. Esto presentaría una situación contraria a la encontrada por Grenot (1983) para los desiertos más secos, como el Sahara donde las lagartijas son el grupo mejor representado.

Distribución de la Herpetofauna—En el presente trabajo no pretendemos dar la distribución de las especies en base a su área geográfica, más bien, nuestro objetivo es situar a las especies en una determinada unidad ecológica, para lo cual elegimos las comunidades vegetales que han sido bien definidas y delimitadas en el área por Ezcurra et al. (1981). Así las 42 especies identificadas para el Pinacate, las hemos agrupado en tres categorías, de acuerdo al grado de conocimiento que tenemos de ellas. En el primer grupo se incluyen las siete especies que no han podido ser confirmadas por nosotros en la zona: *Cnemidophorus burtti*, *Xantusia vigilis*, *Chilomeniscus cinctus*, *Masticophis bilineatus*, *Lepotyphlops humilis*, *Rhinocheilus lecontei*, y *Thamnophis eques*.

En el segundo grupo incluimos a 10 especies de las cuales no tenemos suficientes datos para situarlas en una u otra comunidad vegetal, aún cuando se tienen colectas de ellas estas son: *Gopherus agassizii*, *Heloderma suspectum*, *Phrynosoma solare*, *Sceloporus clarkii*, *Hypsiglena torquata*, *Phyllorhynchus browni*, *Salvadora hexalepis*, *Micruroides euryxanthus*, y *Crotalus mitchelli*. El tercer grupo que aquí consideramos es el de las especies más comunes y abundantes del área, y de las cuáles se tienen muchas observaciones que nos permitieron incluirlas en una o varias de las diferentes asociaciones vegetales. Estas especies son 25 y las podemos considerar como las más representativas para las nueve comunidades principales (Cuadro 1).

Hay tres especies que es probable que en un futuro se encuentren en el área, ya que se tienen reportes del Organ Pipe Cactus National Monument en Arizona, éstas son: *Lichanura trivirgata*, *Phyllorhynchus decuratus*, y *Urosaurus graciosus*, sin embargo no las hemos considerado en este trabajo debido a que a pesar de haberse hecho esfuerzos específicos por colectarlas, hasta la fecha no se han conseguido ejemplares, ni evidencias de su presencia en el área estudiada. Dentro del complejo de las especies más comunes, se encontraron casos de organismos emparentados, muy similares en tamaño y hábitos, como las lagartijas *Crotaphytus collaris* y *Gambelia wislizenii* y las culebras *Pituophis melanoleucus* y *Arizona elegans*, las cuáles únicamente coincidieron en una de las comunidades vegetales. Los falsos camaleones *Phrynosoma platyrhinos* y *Phrynosoma mcalli*, tampoco se encontraron juntos, evitando de esta forma una posible competencia por los recursos disponibles.

De los reptiles y anfibios considerados para el Pinacate, parece ser que nueve de ellos encuentran su límite de distribución en la parte norte del área, donde las condiciones son menos extremas, ya que éstos no han sido registrados más al sur de las sierras de Los Tanques y San Francisco (Fig. 1). Estas especies son: *Bufo alvarius*, *Bufo cognatus*, *Kinosternon sonoriense*, *G. agassizii*, *P. solare*, *S. clarkii*, *C. burtti*, *H. torquata*, y *T. eques*. Las tres primeras especies y la última, están muy relacionadas con la existencia de agua, por lo que se explica su distribución y asociación con la parte norte del Río Sonoyta. Sin embargo, estas especies y las otras dentro de este grupo requieren de mayor estudio, para conocer mejor los factores que las limitan.

Al analizar los datos obtenidos en un transecto en el campo, se notó que a medida que se descendía de los cerros rocosos hacia las planicies arenosas hasta llegar al Río Sonoyta, la riqueza específica de la herpetofauna aumentaba en forma gradual (Fig. 2). De nueve especies encontradas en el cerro se aumentó

CUADRO 1—Distribución de las 25 especies más comunes de anfibios y reptiles en las nueve comunidades vegetales del área.

Especie	Comunidades vegetales ¹								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Scaphiopus couchi</i>								X	
<i>Bufo alvarius</i>								X	
<i>Bufo cognatus</i>								X	
<i>Bufo punctatus</i>								X	
<i>Kinosternon sonorense</i>								X	
<i>Coleonyx variegatus</i>	X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Crotaphytus collaris</i>		X	X			X	X		
<i>Gambelia wislizeni</i>	X		X	X	X			X	
<i>Sauromalus obesus</i>		X	X			X	X		
<i>Callisaurus draconoides</i>				X				X	X
<i>Uma notata</i>								X	X
<i>Sceloporus magister</i>	X	X	X					X	
<i>Urosaurus ornatus</i>	X							X	
<i>Uta stansburiana</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	X		X		X	X	X		
<i>Phrynosoma mcalli</i>				X				X	X
<i>Cnemidophorus tigris</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Masticophis flagellum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Pituophis melanoleucus</i>	X	X	X			X	X		
<i>Arizona elegans</i>	X			X	X			X	X
<i>Chionactis occipitalis</i>				X	X			X	X
<i>Crotalus atrox</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Crotalus scutulatus</i>	X							X	
<i>Crotalus cerastes</i>				X	X			X	X
Total	13	9	12	12	11	10	10	21	9

¹ 1 = *Larrea-Lophocereus-Olinya*, 2 = *Larrea-Fouquieria-Jatropha*, 3 = *Larrea-Encelia-Carnegiea*, 4 = *Larrea tridentata*, 5 = *Frankenia palmeri*, 6 = *Opuntia fulgida*, 7 = *Opuntia bigelovii*, 8 = *Prosopis-Dalea-Hymenoclea*, y 9 = complejo de dunas

hasta 17 en la zona riparia, para descender hacia las dunas móviles, en donde también se registraron nueve especies. Para este análisis se excluyeron los anfibios, ya que su presencia depende en gran medida de las lluvias, sobre todo las de Verano, siendo el Río Sonoyta, en su porción norteña, la única parte del área estudiada en donde es posible encontrar sapos todos los años, ya que es el único lugar donde hay agua en forma permanente.

Habitat de la Herpetofauna—Para conocer algunas de las características del terreno donde se localizan, y en cierta forma prefieren las 25 especies típicas (comunes), el habitat se describió con base en los distintos sustratos utilizados y en la densidad de la vegetación. En el primer caso, los sustratos reconocidos fueron siete: 1) agua (principalmente charcas y corrientes lentas); 2) árboles y arbustos (ramas y troncos); 3) suelos arcillosos; 4) suelos arenosos móviles; 5) suelos arenosos fijos; 6) suelos con grava; y 7) roqueríos. En cuanto a vegetación, se reconocieron en forma apreciativa tres estados: vegetación densa, abierta, y escasa.

Se encontró que el sustrato arbóreo y arbustivo es utilizado únicamente por

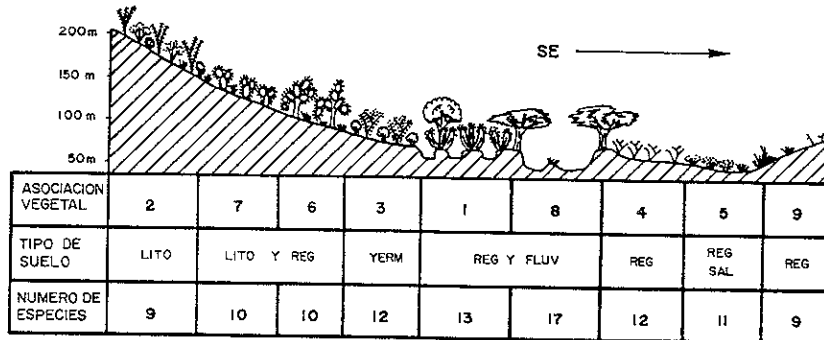


FIG. 2.—Distribución de las 25 especies más comunes de la herpetofauna a lo largo de un gradiente altitudinal, edáfico y de vegetación. Las asociaciones vegetales, son las mismas que en el Cuadro 1. Los tipos de suelo son Lito = Litosoles, Reg = Regosoles, Yerm = Yermosoles, Fluv = Fluvisoles, y Sal = Salino.

cinco especies. *Dipsosaurus dorsalis*, *Sceloporus magister*, *Urosaurus ornatus*, *Masticophis flagellum*, y *Pituophis melanoleucus*. De éstas, solamente *U. ornatus* puede ser considerada de hábitos arborícolas, ya que las otras pueden trepar a los árboles y arbustos para evitar el calor, en busca de alimento o refugio temporal, pero la mayor parte de su actividad la realizan en el suelo. De las 25 especies más comunes en el área tenemos que *K. sonoriense*, *Uma notata*, *P. mcalli*, y *Crotalus cerastes*, son las especies más especializadas en cuanto al tipo de sustrato que utilizan. En el otro extremo, o sea las especies con menos requerimientos de habitat, están: *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*, *M. flagellum*, y *Crotalus atrox*, que a su vez son de las especies más abundantes y cosmopolitas del área.

Con respecto a la vegetación encontramos que *Bufo punctatus* y *U. ornatus* sólo prefirieron las áreas de vegetación densa; *B. cognatus*, *C. collaris*, y *P. platyrhinos* fueron exclusivas de zonas con vegetación abierta. La vegetación escasa fue preferida por *U. notata*, *P. mcalli*, y *C. cerastes*. Las especies restantes fueron menos exigentes en cuanto a las características de la vegetación, ocupando dos de estas categorías. En tanto que *G. wislizenii*, *U. stansburiana*, *C. tigris*, y *M. flagellum*, son las únicas que utilizan áreas con las tres características.

CONCLUSIONES—No obstante que la región del Pinacate está situada en el corazón del Desierto de Altar, que es la zona más árida de México, mantiene una herpetofauna muy rica y abundante, equiparable a zonas menos extremosas, como podría ser el Bolsón de Mapimí en el Desierto Chihuahuense, el cual tiene un número igual de especies, y al igual que el Pinacate, una relación de lagartijas sobre serpientes de uno (Grenot, 1983). Sin duda alguna, la herpetofauna de la región del Pinacate es representativa del Gran Desierto de Sonora, y consideramos que el inventario está prácticamente completo, quedando por verificar sólo algunas especies de serpientes como *L. trivirgata*, *P. decuratus* y la presencia de *U. graciosus*.

Respecto a la distribución de la herpetofauna, se puede concluir que la mayoría de las especies prefieren los suelos arenosos fijos, y los cubiertos por

grava. Los inestables como los suelos arcillosos inundables sólo son frecuentados por las especies más comunes y numerosas: *Scaphiopus couchi*, *U. stansburiana*, *C. tigris* y *C. atrox*. El sapo *B. alvarius* frecuenta también estos ambientes pero en sitios más localizados. Por otro lado, las dunas que también son un ambiente inestable, son habitadas únicamente por nueve especies, de las cuales *U. notata*, *P. mcallu*, y *C. cerastes* son los más sobresalientes y mejor adaptados.

La asociación riparia del Río Sonoyta fue la más rica en cuanto a número de especies, en tanto que las dunas móviles y los cerros pedregosos fueron los más pobres, los matorrales crasicauales no mostraron ninguna diferencia en el número de especies. La asociación de *Larrea-Fouquieria-Jatropha*, junto con las dunas, fueron las asociaciones más diferentes, compartiendo únicamente dos especies de reptiles. Por otro lado, en el Río Sonoyta se encontraron mezcladas tanto especies de los ambientes firmes (bajadas) como de los más arenosos (dunas móviles).

Este trabajo nos permite también llamar la atención sobre la necesidad de profundizar en el conocimiento de las especies, sobre todo de aquellas de las que se tiene poca información, como en el caso de las especies que en México se consideran en peligro de extinción y que aún se encuentran en el área, específicamente el monstruo de Gila, *H. suspectum* y la tortuga del desierto, *G. agassizu* (Villa-Ramírez, 1978; Flores-Villela y Gerez, 1988). Esperamos que este inventario sobre los anfibios y reptiles del Pinacate sea superado en un corto plazo, y que la información aquí presentada sea la base para las futuras investigaciones sobre las comunidades y la ecología de la interesante herpetofauna de la Región del Pinacate y del Desierto Sonorense.

El presente trabajo fue realizado dentro del proyecto "Pinacate" del Instituto de Ecología, y se contó con el apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). Los autores queremos agradecer en forma muy especial al Dr. Gustavo Casas A y al M. en C. Aurelio Ramírez B, del Laboratorio de Herpetología del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México, por su apoyo, sugerencias y respaldo en la identificación del material. A. J. R. Dixon, L. Ruedas, T. R. VanDevender, y a C. S. Lieb por la revisión crítica del manuscrito y por sus atinadas sugerencias. También agradecemos a F. Lizarraga, administrador de la Reserva del Pinacate, toda su ayuda y amistad durante el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- EZCURRA, E., y V. RODRÍGUEZ. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, México. *J. Arid Environ.*, 10:13-28.
- EZCURRA, E., M. EQUIHUA, J. LÓPEZ-PORTILLO, y E. LAGUNAS. 1981. El Pinacate. vegetación y medio ambiente. *Inst. Nacional de Investigaciones Forestales, Publ. Especial*, 37:68-78.
- FELGER, R. S. 1980. Vegetation and flora of the Gran Desierto, Sonora, México. *Desert Plants*, 2: 87-114.
- FLORES-VILLELA, O., y P. GEREZ. 1988. Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo. *Inst. Nac. de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos-Conservación Internac.*, México, 302 pp.
- GONZÁLEZ-ROMERO, A., y J. NOCEDAL. 1981. Vertebrados terrestres de la región del Pinacate, Sonora. *Inst. Nac. de Investigaciones Forestales, Publ. Especial*, 37:108-119.
- GRENOT, C. J. 1983. Desierto Chihuahuense: fauna del Bolsón de Mapimí. *Departamento de Zonas Áridas, Univ. Autónoma Chapingo, México*, 63 pp.
- GUTMANN, J. T. 1976. Geology of Crater Elegante, Sonora, México. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 87: 1718-1729.

- HAYDEN, J. D. 1967. Summary of prehistory and history of the Sierra Pinacate, Sonora. *Amer. Antiquity*, 32:335-344.
- . 1982. Ground figures of the Sierra Pinacate, Sonora Mexico. Pp. 581-585, in *Hohokam and Patayan, prehistory of Southern Arizona* (R. H. McGuire y M. B. Schiffer, eds.). Academic Press, New York, 657 pp.
- HENSLEY, M. M. 1950. Results of a herpetological reconnaissance in extreme South-Western Arizona and adjacent Sonora, with a description of a new subspecies of the sonoran whipsnake, *Masticophis bilineatus*. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 53:270-288.
- HUEY, L. H. 1942. A vertebrate faunal survey of the Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 9:353-376.
- IVES, R. 1964. The Pinacate region, Sonora, Mexico. *Occas. Papers California Acad. Sci.*, 47:1-43.
- LOWE, C. H. 1986. A 50 year summary for the herpetofauna of Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona (1932-1982). *Coop. Nat. Park Res. Studies Unit-Sensitive Ecosystems Program Workshop*, 2:64-76.
- LYNCH, D. J. 1982. Volcanic processes in Arizona. *Field Notes, Arizona Bur. Geol. Mineral Technol.*, 12:1-9.
- MAY, L. A. 1973. Resource reconnaissance of the Gran Desierto. Unpubl. M.S. thesis, Univ. Arizona, Tucson, 173 pp.
- . 1976. Fauna de vertebrados de la región del Gran Desierto, Sonora, México. *An. Inst. Biol., Univ. Nac. Autónoma, México, Ser. Zool.*, 47:143-182.
- MCGINNIES, W. G. 1981. *Discovering the desert*. Univ. Arizona Press, Tucson, 276 pp.
- MERRIAM, R. 1972. Reconnaissance geologic map of the Sonoyta quadrangle, Northwestern Sonora, México. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 83:3533-3583.
- ORTEGA, A., A. GONZÁLEZ-ROMERO, Y R. BARBAULT. 1986. Rythms journaliers d'activite et partage des ressources dans une communate de lezards du desert de Sonora, Mexique. *Rev. Ecol (Terre Vie)*, 41:355-360.
- VILLA-RAMÍREZ, B. 1978. Especies mexicanas de vertebrados silvestres raras o en peligro de extinción. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autónoma, México, Ser. Zool.*, 49:303-320.

Address of authors: (AGR) *Inst. de Ecol., Apartado Postal 18-845, México 11800, D.F., México*; (SAC) *Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, Ocampo 312, Apartado Postal 128, La Paz, Baja California Sur, México.*

CAPITULO III

Ortega, A., A. González-Romero y R. Barbault. 1986. Rythmes journaliers d'activite et partage des ressources dans une communaute de lezards du desert de Sonora, Mexique. Rev. Ecol. (Terre Vie), 41: 355-360.

RYTHMES JOURNALIERS D'ACTIVITE
ET PARTAGE DES RESSOURCES
DANS UNE COMMUNAUTE DE LEZARDS
DU DESERT DE SONORA, MEXIQUE

A. ORTEGA *, A. GONZALEZ-ROMERO * et R. BARBAULT **

L'analyse de l'organisation des communautés animales et végétales a débouché ces dernières années sur la remise en question d'un certain nombre d'idées reçues (voir Price *et al.*, 1984 ; Strong *et al.*, 1984). Dans le cas des peuplements de lézards déserticoles, par exemple, les types d'agencements observés au sein de groupements d'espèces sympatriques — qu'il s'agisse de spectres et chevauchements trophiques, des modalités de la distribution spatiale ou de la répartition journalière et saisonnière des activités — ne résulteraient pas essentiellement de la dynamique des interactions compétitives, mais traduiraient d'abord les contraintes écologiques propres à chaque espèce (Barbault et Maury, 1981 ; Barbault *et al.*, 1985 ; Maury, 1981 ; Ortega *et al.*, 1982 et 1984 ; et Toft, 1985 pour une revue plus générale).

La présente note illustre le rôle prépondérant des contraintes thermiques sur l'organisation temporelle d'une communauté de lézards déserticoles.

MATERIEL ET METHODES

Le travail a été réalisé dans la région d'El Pinacate (Etat de Sonora, 31° 52' Nord et 112° 51' Ouest). Les précipitations annuelles enregistrées sur la côte à Puerto Peñasco, à 50 km du site d'étude (1), ont été de 173 mm en 1981, 231 mm en 1982 et 487 mm en 1983. Le cycle saisonnier moyen des précipitations et de la température mensuelle moyenne pour cette période est donné figure 1.

La communauté de Lézards comprend 14 espèces (Gonzalez-Romero, sous presse), parmi lesquelles prédominent *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*, *Uma notata*, *Callisaurus draconoides* et *Dipsosaurus dorsalis* — seules espèces considérées ici.

La région d'El Pinacate a été parcourue du 18 au 28 octobre 1982, puis

* Instituto de Ecologia, A.P. 18-845, Mexico 11800 DF. Mexique.

** Laboratoire d'Ecologie (U.A. 258 du C.N.R.S.), Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75320 Paris Cedex 05, France.

(1) Dans la zone d'étude, le niveau moyen des précipitations serait inférieur, compris entre 64 et 200 mm (Ezcurra *et al.*, 1982).

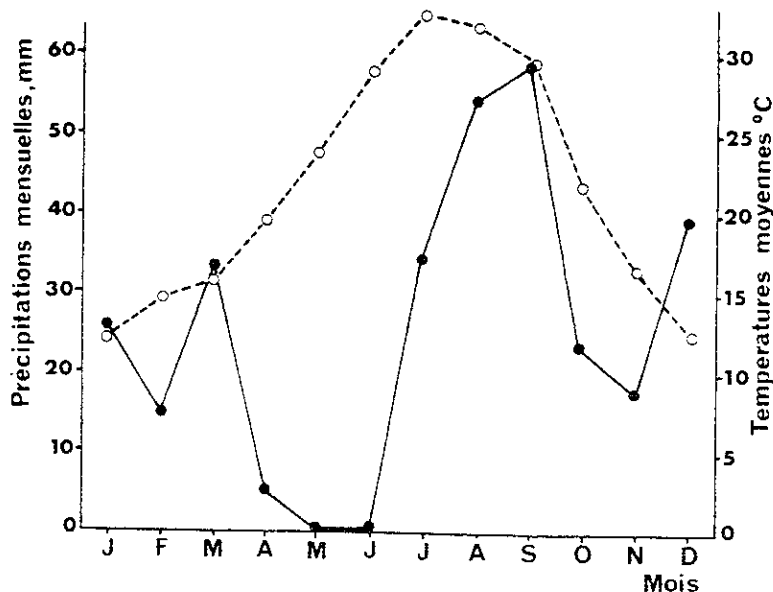


Figure 1. — Régime des pluies et des températures moyennes à Puerto Peñasco (moyennes 1981 à 1983).

du 16 au 28 juin 1983, afin de dénombrer les lézards observés au long des 13 tranches horaires de 7 h à 20 h.

Les itinéraires sont effectués par deux d'entre nous (A.O. et R.B. en 1982, A.O. et A.G. en 1983), marchant parallèlement à une distance de 7 m l'un de l'autre, choisie en fonction des conditions de visibilité offertes par le milieu.

L'activité journalière est appréciée globalement par l'indice de diversité $D = (\sum p_i^2)^{-1}$, où p_i est, pour chaque espèce, le rapport du nombre d'individus observés dans l'intervalle horaire i au nombre total enregistré. Pour faciliter la comparaison avec d'autres travaux, les résultats seront présentés sous la forme standardisée $D_s = D - 1/N - 1$ où $N = 13$ (nombre de tranches horaires). Dans ces conditions, D_s varie entre 0 quand l'activité est concentrée sur une seule tranche horaire, et 1 quand l'activité est distribuée également sur la totalité des 13 tranches.

Les chevauchements de niche temporelle entre les espèces ont été mesurés par l'index de Pianka (1973) :

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} \cdot p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \cdot \sum p_{ik}^2}}$$

où p_{ij} et p_{ik} représentent la proportion des individus actifs au temps i dans les espèces j et k respectivement. Cet indice mesure la similitude des cycles d'activité et atteint 1 lorsqu'ils sont rigoureusement identiques.

RESULTATS ET DISCUSSION

Après 56 parcours (3,6 km en moyenne) horaires en octobre 1982 et 53 en juin 1983 ont été dénombrés, respectivement, 1 106 lézards répartis en 10 espèces et 749 distribués également entre 10 espèces. Seules ont été retenues

les espèces observées plus de 50 fois à chaque saison (les autres ne donnèrent jamais plus de 20 observations) : *Uta stansburiana* (590 et 369), *Uma notata* (200 et 146), *Cnemidophorus tigris* (109 et 64), *Callisaurus draconoides* (115 et 86) et *Dipsosaurus dorsalis* (51 et 55).

TABLEAU I
Nombres moyens, arrondis à l'unité, de lézards observés par heure en octobre 1982 et juin 1983.

Début du parcours (h)		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	D _s
Nombre de parcours		1982 1983	2 5	2 4	2 5	6 5	6 2	9 2	7 2	5 2	8 5	3 6	2 5	2 5	
<i>Uta stansburiana</i>	1982			14	28	23	21	27	29	26	28				0,56
	1983	12	22	13	7							0	13	1	0,40
<i>Cnemidophorus tigris</i>	1982			1	7	6	3	4	2						0,30
	1983	2	3	3	2								2	1	0,37
<i>Uma notata</i>	1982			7	16	13	13	19	24	28	25				0,51
	1983	3	6	6	2							8	7	2	0,42
<i>Callisaurus draconoides</i>	1982			6	10	24	17	14	11	7	4				0,44
	1983	2	4	6	3								2	2	0,31
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	1982				2	5	4	2	1	1					0,26
	1983		3	3	2	1						1	2	1	0,34

Les résultats rassemblés dans le tableau I font apparaître d'une part la grande similitude des rythmes d'activités des différentes espèces, d'autre part la nette opposition des rythmes d'été et d'automne (Fig. 2).

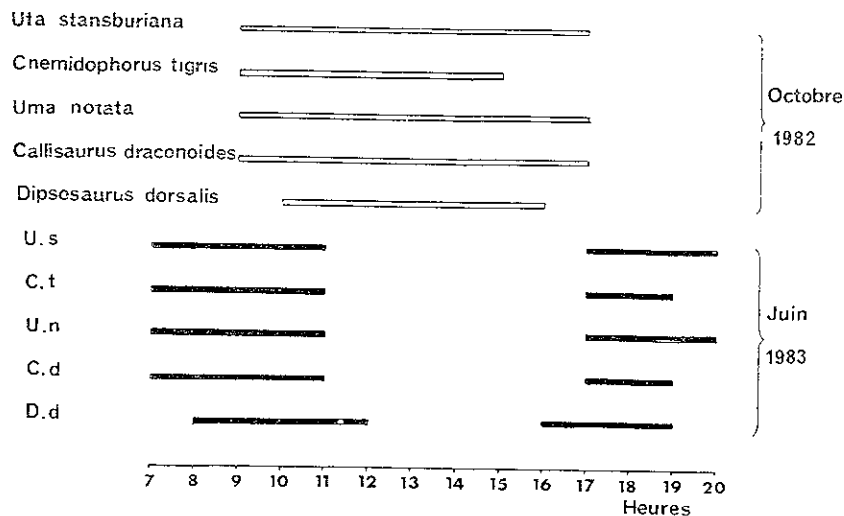


Figure 2. — Rythmes journaliers d'activité des principales espèces de lézards à l'automne 1982 et pendant l'été 1983.

Ces deux traits dominants de la structuration temporelle du peuplement traduisent vraisemblablement le caractère contraignant des conditions climatiques qui règnent dans cet écosystème désertique où il s'agit, en été, d'éviter les heures torrides de la mi-journée (Tableau II) et, en automne, de profiter au

TABLEAU II
Températures en juin 1983 (°C).

	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
air	27,6	32,8	36,9	37,2	39,3	41,5	43,2	44,3	41,1	38,5	35,5	33,3	27,1
sol	27,9	36,4	42,0	44,5	51,0	53,2	55,8	57,6	53,6	46,2	43,3	39,6	30,0

maximum des heures suffisamment chaudes, principalement entre 9 heures et 16 heures. On constate ainsi que l'amplitude de la « niche journalière » est en moyenne plus réduite en été qu'en automne (Tableau I), avec une convergence remarquable des valeurs de l'indice D, autour de 0,37 en été et 0,40 en automne pour des espèces écologiquement aussi différentes que le *Cnemidophorus tigris*, stratège de la quête extensive (« widely foraging ») et les Iguanidés des genres *Uta*, *Uma* et *Callisaurus*, stratèges de « l'attendre et voir venir » (« sit and wait » de Pianka, 1966). Le cas de l'Iguanidé *Dipsosaurus dorsalis* est sensiblement distinct, puisqu'il s'agit d'une espèce herbivore de grande taille, intermédiaire dans sa stratégie de chasse entre les deux extrêmes distingués ci-dessus. Toutefois, la taille nettement plus réduite des échantillons considérés, qui résulte de la densité moindre de cette espèce, peut affecter l'évaluation faite de son amplitude de niche ; elle sera donc négligée ici. On peut souligner en revanche l'écart qui apparaît en automne, dans l'amplitude de la niche temporelle, entre *Cnemidophorus tigris* (0,30) et les Iguanidés (0,50) tandis qu'en été l'index D, présente la même valeur chez *C. tigris* (0,37) et les trois Iguanidés en question (D_c = 0,37). Barbault (1977) et Maury (1981) ont souligné, à propos d'un groupe d'espèces similaires étudiées dans le désert de Chihuahua, des variations saisonnières et même journalières de ce type, en relation avec les conditions climatiques. Mais le point le plus intéressant dans cette comparaison est le plus grand étalement de l'activité au Chihuahua, plus arrosé et aux températures plus clémentes : de 0,45 à 0,50 chez *Cnemidophorus tigris* et de 0,64 à 0,86 chez *Cophosaurus texanus*, espèce très proche de *Callisaurus draconoides* (Maury, 1981). Ainsi, les contraintes climatiques sévères qui caractérisent le site étudié obligent les espèces à limiter leurs activités à une portion réduite du nycthémère et leur interdisent donc toute possibilité de ségrégation temporelle, ce qui est loin d'être la règle chez les lézards ou les reptiles en général (Schoener, 1974 ; Toft, 1985). Les O_{jk} mesurés pour les divers couples d'espèces sont supérieurs à 0,83 en juin 1983 et à 0,73 en octobre 1982 (Tableau III).

La ségrégation écologique de ces espèces potentiellement compétitives, impossible sur l'axe temporel de leurs niches écologiques, est donc assurée par d'autres mécanismes. De fait, on observe une nette séparation spatiale des espèces, laquelle résulte d'une étroite spécialisation de la plupart d'entre elles vis à vis de types d'habitat ou de substrat bien déterminés (à paraître). Si une telle organisation du peuplement de lézards a bien pour conséquence de faciliter

TABLEAU III

Chevauchement des rythmes journaliers d'activité des cinq espèces en octobre 1982 (chiffre supérieur) et en juin 1983 (en italique).

	<i>U.s.</i>	<i>C.t.</i>	<i>U.n.</i>	<i>C.d.</i>	<i>D.d.</i>
<i>Uta stansburiana</i>	-	0.78	0.97	0.74	0.73
		<i>0.95</i>	<i>0.91</i>	<i>0.89</i>	<i>0.89</i>
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.78	-	0.73	0.89	0.88
	<i>0.95</i>		<i>0.87</i>	<i>0.96</i>	<i>0.90</i>
<i>Uma notata</i>	0.97	0.73	-	0.71	0.71
	<i>0.91</i>	<i>0.87</i>		<i>0.83</i>	<i>0.82</i>
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.74	0.89	0.71	-	0.96
	<i>0.89</i>	<i>0.96</i>	<i>0.83</i>		<i>0.91</i>
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.73	0.88	0.71	0.96	-
	<i>0.89</i>	<i>0.90</i>	<i>0.82</i>	<i>0.91</i>	

le partage des ressources, rien ne permet de penser cependant qu'elle résulte essentiellement ou en partie, de la dynamique compétitive (Barbault et Maury, 1981 ; Barbault *et al.*, 1985 ; Ortega *et al.*, 1982, 1984 ; Toft, 1985).

SUMMARY

The diurnal activity rhythms of the five more numerous species in a lizard community of the Sonoran desert were studied in October 1982 and June 1983, near El Pinacate, Mexico.

The diurnal rhythms of the five species were very similar, but varied extensively from summer to autumn. These rhythms were obviously dependent on the thermal constraints of the environment, and these constraints were so strong that they led to an almost identical activity pattern in all species.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre du Programme « Ecologie et Aménagement au Mexique ». Il a bénéficié du soutien de l'Institut d'Ecologie de Mexico, du CONACYT, du CNRS et du programme MAB de l'UNESCO.

REFERENCES

- BARBAULT, R., 1977. — Etudes comparatives des cycles journaliers d'activité des lézards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus scalaris*, *Cnemidophorus tigris* dans le désert de Mapimi (Mexique). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 102 : 159-168.
- BARBAULT, R. et MAURY, M.E. (1981). — Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. *Oecologia (Berl.)*, 51 : 335-342.
- BARBAULT, R., ORTEGA, E. et MAURY, M.E. (1985). — Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. *Oecologia (Berl.)*, 65 : 550-554.
- EZCURRA, E., EQUIHUA, M., LOPEZ PORTILLO, J. et LAGUNAS, E. (1982). — El Pinacate : vegetacion y medio ambiente. In : VI. Simp. sobre el Medio ambiente del Golfo de California. *Memoria INIF*, Publ. especial n° 37 : 68-78.
- MAURY, M.E., 1981. — Variability of activity cycles in some species of lizards in the Bolson de Mapimi (Chihuahuan Desert, Mexico). In : Barbault, G. et Halffter, R. (eds.), « *Ecology of Chihuahuan Desert* », Inst. de Ecologia de México, México . 101-118.
- ORTEGA, A., MAURY, M.E. et BARBAULT, R. 1982. — Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. *Acta Oecologica, Oecol. gener.*, 3 : 323-330.
- ORTEGA, A., RODRIGUEZ, R., HERNANDEZ, L. et BARBAULT, R. (1984). — Cycles journaliers d'activité chez deux espèces sympatriques de *Sceloporus* (Iguanidae), *S. grammicus* et *S. scalaris*. *Amphibia - Reptilia*, 5 : 347-354.
- PIANKA, E.R. (1966) — Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47 : 1055-1059.
- PIANKA, E.R. (1973). — The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 53-74.
- PRICE, P.W., SLOBODCHIKOFF, C.N. et GAUD, W.S. (eds.), (1984). — *A new ecology : novel approaches to interactive systems*. Wiley, New York.
- SCHOENER, T.W. (1974). — Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185 : 27-39.
- STRONG Jr., D.R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L.G. et THISTLE, A.B. (eds.) (1984). — *Ecological communities : conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- TOFT, C.A. (1985). — Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*, 1985 . 1-21.

CAPITULO IV

González-Romero, A., A. Ortega y R. Barbault. 1989. Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran Desert, Mexico. Amphibia-Reptilia, 10 (1989):

Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran desert, Mexico

A. González-Romero¹, A. Ortega^{1, 3}, R. Barbault²

¹ Instituto de Ecología, A.P. 18-845, México 11800 DF, México

² Laboratoire d'Ecologie (U.A. 258, CNRS), Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05, France

³ Present address Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, A.P. 128, La Paz 23060 B.C.S., México.

Abstract. The spatial structure of a desert lizard community located in the state of Sonora, N.E. Mexico, was studied in October 1982 and June 1983. The community is composed of 17 species, and we analyzed the habitat partitioning and microhabitat utilization of 12 species recorded along two transects. We found that habitat and microhabitat selection plays a determining role in organizing this lizard community and its ecological meaning is discussed.

Introduction

Understanding the ecological determinants of community organization has grown into one of the major aims of ecological research (Schoener, 1974; Barbault, 1981; Strong et al., 1984; Diamond and Case, 1986). After a period dominated by the MacArthurian way of thinking, in which competition was assumed to be the sole force producing resource-partitioning patterns, the issues now appear to be more complex. Real communities are now believed to range from collections of species assembled predominantly by chance to deterministic systems (Price, 1984; Strong et al., 1984; Wiens, 1984; Barbault, 1985); here the analysis of lizard communities has greatly contributed to this change of emphasis (Schoener, 1968, 1975, 1977, Pianka, 1973, 1986, Sage, 1973; Mellado et al., 1975; Fuentes, 1976; Mellado, 1980; Barbault and Maury, 1981; Ortega et al., 1982; Roughgarden et al., 1982; Case, 1983; Barbault et al., 1985; Moermond, 1986).

It was initially thought that large-scale comparisons between independently-evolved lizard communities offered the best chance of elucidating the processes that structure these communities (Pianka, 1986). Other studies adopted a more detailed approach, emphasizing the effect of habitat heterogeneity, operating across a range of spatial

scales, on population dynamics (Barbault and Maury, 1981, Ortega et al., 1982, Roughgarden et al., 1982; Wiens, 1984; Barbault et al., 1985; Toft, 1985)

Conceived in such a way, the central aim of this paper is to describe the habitat partitioning in one of the most arid areas of Mexico, as part of a more general comparative study of desert lizard communities.

Material and methods

The study area

Fieldwork was carried out in the driest part of the Sonoran Desert (El Pinacate, 31°N51' N, 112°51' W) at elevations below 1300 m. Annual precipitation varies between 64 mm and 200 mm, rainfall patterns are highly unpredictable. Vegetation is typically a microphyll scrub, but is very diversified over the studied area (Ezcurra et al., 1982), including 3 main biotic communities (Shreve and Wiggins, 1964).

The entire lizard community of El Pinacate contains 17 species (censuses made in various years by González-Romero over an area of 100 km²) but only 12 were observed in this study: Iguanidae: *Callisaurus draconoides*, *Crotaphytus collaris*, *Dipsosaurus dorsalis*; *Gambelia wislizeni*, *Phrynosoma m'calli*, *Phrynosoma platyrhinos*, *Sauromalus obesus*, *Sceloporus magister*, *Uma notata*, *Urosaurus ornatus*, *Uta stansburiana*; Teiidae. *Cnemidophorus tigris*.

Most of the species involved in this study are insectivorous, two are herbivorous (*Dipsosaurus dorsalis* and *Sauromalus obesus*) while *Crotaphytus collaris* and *Gambelia wislizeni* are carnivorous (Pianka, 1986).

Methods

After initial surveys by one of us (A. González-Romero) in 1980 and 1981, two study sites were censused during 11 days in October 1982 and 12 days in June 1983. Seven types of habitats were distinguished along two transects: mountain, mountain slope matorral or bajada, lava flows and dunes in the Sierra Blanca transect; river-shore matorral, dunes and matorral in the Rio Sonoyta transect (fig. 1).

Each habitat was censused for lizards by conducting random one-hour walks at various times from sunrise to sunset, keeping a distance of 7 m between each of us and searching for lizards within this 7 m-wide path (Ortega et al., 1986). When a lizard was observed the following data were recorded: species, hour and microhabitat. Twelve kinds of microhabitats were distinguished: ground, ground under shrub, ground under tree, sand, sand under shrub, within sand, rocks, lava, fallen branches, shrub basis, tree, crevice.

Habitat and microhabitat nich breadth were calculated using a diversity measure:

$$(B = (\sum p_i^{-1}))$$

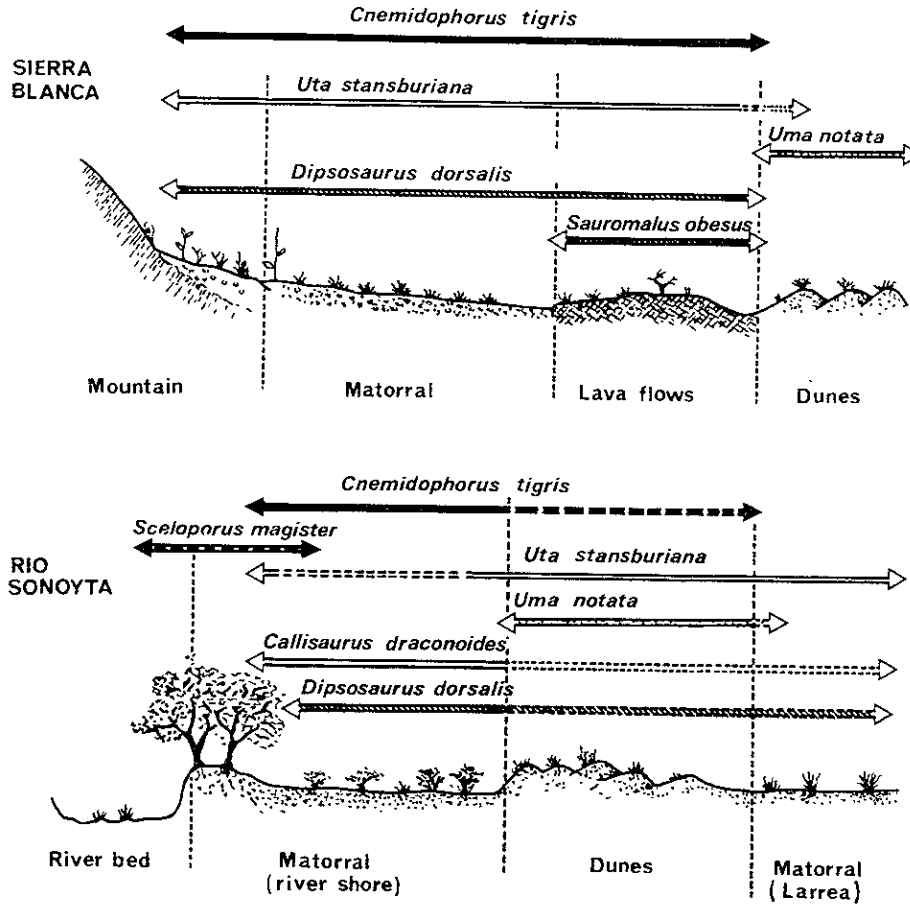


Figure 1 Lizard species distribution along the two topographic gradients

where p_i is the proportion of individuals found in the i^{th} substrate or habitat. A standardized measure B_s was also calculated to range between 0 (only one sort of habitat used) to 1 (equal frequencies over all the habitats)

$$\left(B_s = \frac{B-1}{N-1} \right)$$

where N is the number of kinds of microhabitats considered

Habitat and microhabitat niche overlaps between species were measured using Pianka's index (Pianka, 1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$$

where P_{ij} and $8P_{ik}$ are the frequencies of utilization of the i^{th} habitat or microhabitat by, respectively, the j^{th} and k^{th} species.

As emphasized by Ricklefs and Lau (1980), there are no simple statistical methods for calculating the confidence of limits of such estimates, but this does not impede the interpretation of our results.

Results

Spatial distribution of the species

Among the five most common species recorded in the area, three, *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris* and *Disposaurus aorsalis* are widely distributed while the other two, *Uma notata* and *Callisaurus draconoides* appear to be limited to a small number of habitats, sand dunes and river shore matorral, respectively (fig. 1).

The significance of the results for the less frequently recorded species is more difficult to assess, as they may seem lacking from one habitat because of a low probability of encounter. However, observations gathered in another way (A. González-Romero, personal observations; censuses made outside the optimal time considered here or outside the transects) allow us to state that, in this area, *Sceloporus magister* is strictly confined to forested river banks, *Sauromalus obesus* to lave flows, *Crotaphytus collaris* to mountain slopes and *Gambelia wistizeni* to bush-landscapes (matorral or fixed dunes) near the dried out Sonoyta river.

The results are summarized by calculating the spatial niche width of the main species (table 1) and plotting the range of values in figure 1. Microhabitat or substrate utilization are presented in table 2. Because the species distribution over the microhabitat range did not change significantly from 1982 to 1983, the data for the two

Table 1 Habitat niche breadth (B) for the 12 species in 1982 (7 habitats sampled) and 1983 (6 habitats sampled) and mean standardized habitat niche breadth (\bar{B}_s)

species	1982		1983		\bar{B}_s
	counted	B	counted	B	
<i>Uta stansburiana</i>	574	3.49	336	3.13	0.42
<i>Cnemidophorus tigris</i>	105	4.46	62	4.31	0.62
<i>Uma notata</i>	192	1.93	146	1.73	0.15
<i>Callisaurus draconoides</i>	111	1.19	86	1.71	0.09
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	38	3.78	55	1.86	0.32
<i>Sceloporus magister</i>	22	1.00	12	1.35	0.05
<i>Phrynosoma m'calli</i>	6	3.01	0		0.34
<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	0		5	1.00	0
<i>Crotaphytus collaris</i>	0		10	1.00	0
<i>Gambelia wistizeni</i>	2	2.00	1	1.00	0.08
<i>Sauromalus obesus</i>	4	1.00	3	1.00	0
<i>Urosaurus ornatus</i>	3	1.00	0		0

Table 2 Relative distribution of the recorded individuals over the various microhabitats or substrates, and corresponding niche breadth of the species (B).

species	N ^a	Ground						Sand						in tree	in crevice	B
		open	under shrub	under tree	open	under shrub	in	rock	lava	fallen branches	shrub basis	shrub basis				
<i>Uta stansburiana</i>	959	.354	.267		.004	.005		.032	.211	.045	.081					3.99
<i>Chenidophorus tigris</i>	173	.493	.321		.005				.065	.005	.112					2.76
<i>Uma notata</i>	346				.580	.160										2.33
<i>Crotaphytus draconoides</i>	201	.773	.112	.004	.017	.043				.026	.013					1.63
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	106	.262	.638	.038	.013				.013		.038					2.09
<i>Sceloporus magister</i>	34		.114	.800							.029			.057		1.52
<i>Phrynosoma m'calli</i>	10	.600	.100		.200	.100		.200	.200							2.38
<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	5	.600						.200	.200							2.27
<i>Crotaphytus collaris</i>	10							.1								1.00
<i>Gambelia roseni</i>	3															1.00
<i>Sauromalus obesus</i>	7								.125							1.28
<i>Urosaurus ornatus</i>	3													.1		1.00

^a including some individuals observed outside the sites censused.

sampled periods were pooled in table 2. *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris* are generalists while most species are restricted to well defined microhabitats: *Uma notata* to sandy substrates, *Sceloporus magister* and *Sauromalus obesus* to basaltic flows and *Dipsosaurus dorsalis* to zones covered with bushes.

Abundance of main species and community structure

Censuses realized along the transects during the hours of major activity of diurnal lizards (Ortega et al., 1986) should give us rough estimates of population densities. The average distance walked per hour was 3600 m, which corresponds to a sighted surface of 25,200 m². Densities calculated in this way (table 3) are minimal densities (mean number of active individuals per ha).

Uta stansburiana reaches relatively high densities in all habitats along the Sierra Blanca transect. It is absent from sand dunes. The species is found at low densities at Rio Sonoyota (table 3).

However, before comparing lizard community structures between the different habitats it is necessary to consider the real significance of the densities given in table 3. A detailed study carried out under similar ecological conditions in the Chihuahuan Desert (Maury and Barbault, 1981) evidenced that abundances calculated from censuses during periods of maximal lizard activity correspond to approximately half the real densities (measured by mark-recapture methods on quadrats) for "sit and wait" species but only to one quarter for the widely foraging *Cnemidophorus* species (unpublished data). Hence, in order to make our estimates more comparable between species, the estimated abundances for *Cnemidophorus tigris* were "corrected" by multiplying by two (figure 2).

Sierra Blanca habitats are dominated by one or two species, *Uma notata* on the dunes and the pair *Uta stansburiana/Cnemidophorus tigris* elsewhere. Sonoyota communities are enriched by a common species near the river bank, *Callisaurus draconoides*, here *Uta stansburiana* densities drop sharply, suggesting a competitive interaction

Overlap of spatial niches

Spatial niches overlap values between the main species are presented in terms of habitat utilization (table 4) as well as microhabitat utilization (table 5). Since these two measures are not independent we cannot use their product to estimate overlap values between the paired-species. However, taking the two separate measures into account it is evident (table 4 and 5) that the only large spatial overlaps are between *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris*.

Discussion

This descriptive study of the general patterns of habitat and microhabitat use in the El Pinacate lizard community indicates some salient features that deserve further attention.

Table 3 Minimum abundances per ha of the main species and overall abundances for all the censused species in 1982 (first line) and 1983 (second line).

species	Sierra Blanca				Rio Sonoyta		
	Mountain basis	Bajada	Lava flows	Dunes	pure ^a Larrea	River dunes	River dunes
<i>Uta</i>	7.8	9.8	10.9		1.3	1.0	0.4
<i>stansburiana</i>	9.6	11.0	7.7	0.1		0.5	0.3
<i>Cnemidophorus</i>	1.2	1.2	2.3		0.3	0.4	1.7
<i>tigris</i>	0.9	1.7	1.3	0.1		0.7	0.4
<i>Uma</i>				10.1	0.6	4.9	
<i>notata</i>				7.7		2.8	0.3
<i>Callisaurus</i>					0.3	0.3	6.7
<i>draconoides</i>				1.6		0.3	5.0
<i>Dipsosaurus</i>		0.2	0.7		1.0	0.2	0.8
<i>dorsalis</i>	0.5	0.1				0.8	3.5
<i>Sceloporus</i>							1.3
<i>magister</i>						0.1	0.4
All species	9.0	11.3	13.9	10.2	3.9	7.1	12.5
	11.6	12.8	9.2	9.3		5.2	10.0

^a not censused in 1983*Habitat partitioning and community organization*

First, the overall community appears to be spatially subdivided into different subsets of three or four common species (fig. 1). Coexisting species within each of these subgroups are further ecologically separated by differential utilization of microhabitats as well as complementary foraging strategies or feeding preferences (well known for most of these species: see Pianka, 1986). For example the matorral subset at Sierra Blanca has ecologically complementary species (fig. 1): *Cnemidophorus tigris*, known to successfully exploit a wide range of environmental elements by a distinctly different foraging behavior relative to Iguanid species (Pianka, 1966); *Uta stansburiana*, a sit-wait insectivore most frequently found beneath shrubs, and *Dipsosaurus dorsalis*, a large herbivorous species. At Rio Sonoyta, over the same kind of habitat along the river bank, *U. stansburiana* occurs in low densities while *Callisaurus draconoides* reaches high densities (fig. 2). *Sceloporus magister* is described here as being limited to trees edging the river bank.

Microhabitat or substrate specialization

Habitat partitioning results from substrate specialization of the species. Most of them, in fact, show various substrate specificities (table 3). Such specializations are well-known in lizards (Pianka, 1966, 1986) but they are not necessarily nor likely to be com-

Table 4. Habitat niche similarity values between the main species in 1982 (first line) and 1983 (second line)

	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	<i>Sceloporus magister</i>
<i>Uta stansburiana</i>	0.843	0.062	0.030	0.472	0.024
	0.934	0.018	0.021	0.130	0.026
<i>Cnemidophorus tigris</i>		0.057	0.524	0.723	0.515
		0.058	0.184	0.293	0.233
<i>Uma notata</i>			0.023	0.085	0
			0.300	0.109	0.196
<i>Callisaurus draconoides</i>				0.361	0.998
				0.929	0.928
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>					0.525
					0.986

Table 5. Microhabitat niche similarity values between the main species

	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	<i>Sceloporus magister</i>
<i>Uta stansburiana</i>	0.939	0.011	0.780	0.777	0.081
<i>Cnemidophorus tigris</i>		0.007	0.888	0.720	0.082
<i>Uma notata</i>			0.039	0.017	0
<i>Callisaurus draconoides</i>				0.508	0.026
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>					0.186

petitively induced phenomena as previously discussed (Barbault and Maury, 1981; Ortega et al., 1982; Barbault et al., 1985). In fact, lizards may depend strongly upon close substrate adaptation to avoid predators, to thermoregulate efficiently or to be successful in mating and defending territories. Thus, substrate selection and specialization may be a response evolved to cope with a complex combination of various selective pressures, and not only with the pressure exerted by interspecific competition (Ortega et al., 1982).

What about competition?

The scarcity of *Uta stansburiana* in the river bank matorral suggests a competitive exclusion effect. This habitat, characterized by a well developed bush vegetation, should be very favourable to side-blotched lizards (which is not the case of the *Larrea* matorral, due to the too scarce vegetation), so their scarcity could be tentatively attributed to the high densities of *Callisaurus draconoides*. This so-called zebra-tailed lizard is known to be an occasional predator of small vertebrates (Pianka, 1986) and it might easily catch the

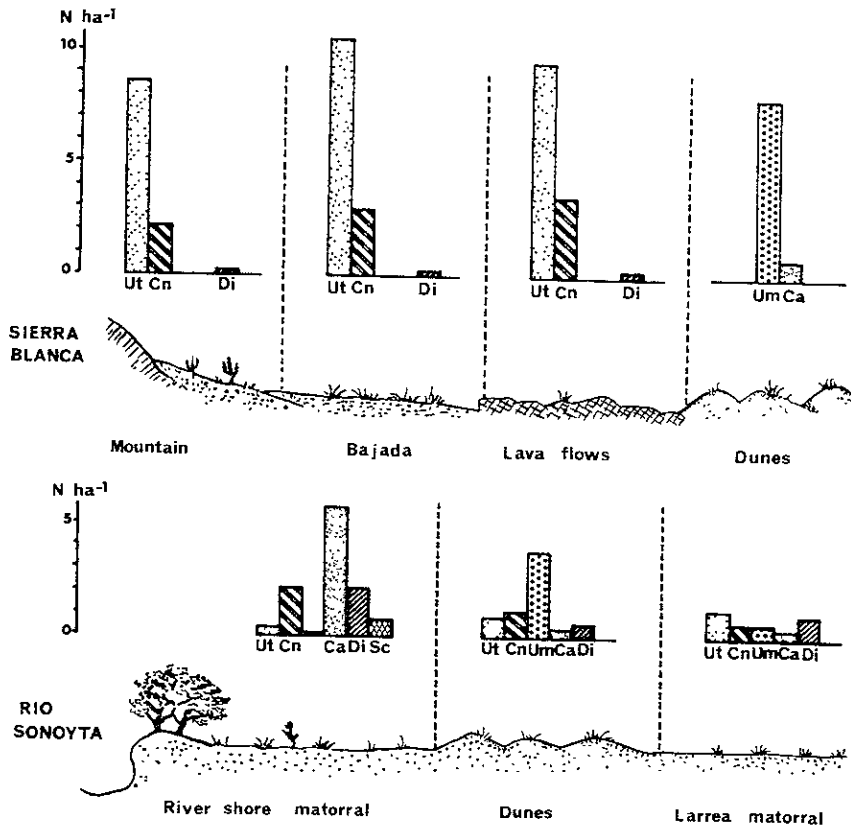


Figure 2 Mean numbers of individuals per ha for the most common species recorded along the two transects during the hours of highest activity ($\times 2$ for *Cnemidophorus*, see text for explanation)

hatchlings of *Uta* as well as compete for insects with adult-sized individuals. However, the only way to assess firmly the effect of *Callisaurus draconoides* is to experimentally exclude it from the area, an experiment which remains to be made. A similar situation was found in the Chihuahuan Desert, where the sparse *Uta stansburiana* population observed in the matorral of *Larrea* and *Opuntia* was ascribed to a diffuse competition exerted by the other lizard species, and particularly by the most abundant one, *Cophosaurus texanus* (Barbault and Maury, 1981), an ecological counterpart of the zebra-tailed lizard.

Conclusions

This rich lizard community appears to be composed of ecologically diversified species. If the occurrence of a competitive exclusion from some habitats of *Uta stansburiana* by *Callisaurus draconoides* cannot be discarded, most of the features of the spatial organiza-

tion of the community result from the proper dynamics of each population. Thus, as already emphasized for other lizard guilds (Barbault and Maury, 1981; Ortega et al., 1982; Barbault et al., 1985) a close association with a well defined substrate or micro-habitat is an essential factor in the ecology and fitness of most species, constraining in return their distribution within and between habitats and indirectly determining the apparent ecological organization of the whole community. Moreover, the ecological complementarity of the patchily coexisting species should allow a more efficient use of the available space, so that resource exploitation should be optimized. Thus, as a by-product of habitat and substrate selection, interspecific competition is minimized.

Acknowledgments This work was supported jointly by the Instituto de Ecología of Mexico City, by the C N R S and the CONACYT and by the MAB Program of UNESCO

References

- Barbault, R. (1981): *Ecologie des Populations et des peuplements* Masson Publ., Paris.
- Barbault, R. (1985): Partage des ressources et organisation des peuplements *Bull. Ecol.* **16**: 63-68
- Barbault, R., Maury, M.E. (1981) Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community *Oecologia (Berl)* **51**: 335-342
- Barbault, R., Ortega, A., Maury, M.E. (1985): Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. *Oecologia (Berl)* **65**: 550-554
- Case, T.J. (1983). Niche overlap and the assembly of island lizard communities. *Oikos* **41**: 427-433
- Diamond, J., Case, T.J. (1986). *Community ecology* Harper and Row Publ., New York
- Ezcurra, E., Equihua, M., Lopez Portillo, J., Lagunas, E. (1982) El Pinacate vegetation y medio ambiente. In VI Simp. sobre el Medio ambiente del Golfo de California p. 68-78. Memoria INIF, Publ. especial
- Fuentes, E.R. (1976): Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* **57**: 3-17
- Maury, M.E., Barbault, R. (1981) The spatial organization of the lizard community of the Bolson of Mapimi (Mexico). In: *Ecology of the Chihuahuan Desert*. p. 79-87. Barbault, R., Halffter, G., Eds., Instituto de Ecología Publ., Mexico
- Mellado, J. (1980): Utilización del espacio en una comunidad de lacértidos del matorral mediterráneo en la reserva biológica de Doñana. *Doñana Acta Vert.* **7**: 41-59
- Mellado, J., Amores, F., Parreno, F., Hiraldo, F. (1975): The structure of a mediterranean lizard community. *Doñana Acta Vert.* **2**: 145-160
- Moermond, T.C. (1986): A mechanistic approach to the structure of animal communities. *Anolis lizards and birds*. *Amer. Zool.* **26**: 23-37
- Ortega, A., Maury, M.E., Barbault, R. (1982): Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. *Acta Oecol., Oecol. gener.* **3**: 323-330.
- Ortega, A., González Romero, A., Barbault, R. (1986). Rythmes journaliers d'activité et partage des ressources dans une communauté de lézards du désert de Sonora (Mexique). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* **41**: 355-360
- Pianka, E.R. (1966): Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology* **47**: 1055-1059.
- Pianka, E.R. (1973) The structure of lizards communities. *Ann. Rev., Ecol. Syst.* **4**: 53-74
- Pianka, E.R. (1986) *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton Univ. Press Publ., Princeton, New Jersey
- Price, P.W. (1984) Alternative paradigms in community ecology. In: *A new ecology: novel approaches to interactive systems* p. 353-383. Price, P.W., Slobodnikoff, C.N., Gaud, W.S., Eds., Wiley Publ., New York
- Ricklefs, R.E., Lau, M. (1980): Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo simulations. *Ecology* **61**: 1019-1024.

- Roughgarden, J., Heckel, D., Fuentes, E.R. (1982) How coevolutionary theory explains the biogeography and community structure of the *Anolis* lizard communities in the Lesser Antilles. In: Ecology: studies of a model organism p. 371-410 Huey, R., Pianka, E., Schoener, T., Eds., Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass
- Sage, P.D. (1973): Ecological convergence of the lizard faunas of the Chaparral communities in Chile and California. In: Mediterranean type ecosystem p. 339-348 Di Castri, F., Mooney, H.A., Eds., Springer-Verlag, Berlin.
- Schoener, T.W. (1968) The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.
- Schoener, T.W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39
- Schoener, T.W. (1975) Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. Ecol Monogr 45: 232-258
- Schoener, T.W. (1977): Competition and the niche. In: Biology of Reptilia, 7: 35-136 Gans, C., Tinkle, D.W., Eds., Academic Press Publ.
- Shreve, F., Wiggins, T.L. (1964): Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press, Stanford
- Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B. (1984) Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press Publ., Princeton
- Toft, C.A. (1985): Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985: 1-21
- Wiens, J.A. (1984): On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Ecological communities: conceptual issues and the evidence p. 349-457 Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., Thistle, A.B., Eds., Princeton Univ. Press Publ., Princeton.

Received: February 18, 1988

CAPITULO V

Ortega, A., A. González-Romero y R. Barbault. 1995. Food analysis and resource partitioning in a lizard guild of the Sonoran Desert, Mexico. Journal of Arid Environments, 29: 367-382.

Food analysis and resource partitioning in a lizard guild of the Sonoran Desert, Mexico

Alfredo Ortega-Rubio*, Alberto González-Romero*
& Robert Barbault†

* *Instituto de Ecología, Apdo, Postal 163, Xalapa 91000, Veracruz, México,*
and † *Ecole Normale Supérieure, Laboratoire d'Ecologie,*
46 rue d'Ulm 75230 Paris, Cédex 05, France

(Received 24 June 1993, accepted 18 August 1993)

The food niche relationships of a lizard community of an arid zone in the State of Sonora, NW Mexico, were studied during 1982, 1983 and 1984. The species with highly specialized diets showed little variation in food habits during those years, while the opposite occurred with more eclectic predators. The expected correlation between the size of the predator and the size of its prey can also be biased by food specialization. Food niche overlaps, based on analysis of the volume and the taxonomic status of the prey at a family level, were persistently low. The role that food niche partitioning could play in determining the organization of this lizard guild is discussed.

Keywords: food niche; guild structure; lizard; Mexico; Sonoran desert

Introduction

Food analysis is one of the most important factors to be taken into account when the organization of natural communities and interspecific competition are studied (Schoener, 1971, 1974; Simon & Middendorf, 1976; Barbault *et al.*, 1978; Pianka & Huey, 1978; Toft, 1985). In the case of the lizards, however, most previous work has been focused on differences in food consumption during a single year and have been performed only at the taxonomic level of order (Barbault *et al.*, 1985; Mou & Barbault, 1986; Khodadoost *et al.*, 1987). Differences in year to year diet, using more precise taxonomic levels of approach, have not usually been analysed. The present work examines the trophic aspects of a desert lizard guild, whose selection of microhabitat and temporal dephasing have already been studied (Ortega *et al.*, 1986; González-Romero *et al.*, 1989). The trophic aspects of organization, based on a comparative analysis of the diet of the species, is examined.

Material and methods

The study area

This work was carried out in the region of El Pinacate, in the State of Sonora, Mexico

* Address for correspondence: A. Ortega-Rubio, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Apdo, Postal 128, La Paz, 23000, B.C.S., México.

(31°52'N, 112°51'W). The zone vegetation is typical microphyllous scrub, which is greatly diversified over the area studied (Ezcurra *et al.*, 1982). The total annual precipitation varies between 64 mm and 200 mm, with a highly unpredictable rainfall pattern. The mean altitude of the study zone is under 1300 m.

The species

Seventeen species constitute the entire lizard community of El Pinacate. Of these, only 11 were captured for analysis of stomach contents: *Dipsosaurus dorsalis*, *Crotophaga collaris*, *C. wislizeni*, *Callisaurus draconoides*, *Uma notata*, *Sceloporus magister*, *Urosaurus ornatus*, *Phrynosoma platyrhinos*, *P. mcalli*, and *Uta stansburiana* (Iguanidae) and *Cnemidophorus tigris* (Teiidae).

Methods

Lizards were collected during October 1982, June 1983, and July 1984 and preserved in 70% alcohol. Each individual lizard was weighed and measured, the stomach was removed and its volume determined by volumetric displacement. The stomach contents were then examined using a binocular microscope and classified both by taxon and by volume. Taxonomical identification was taken to family level when the preservation of the insect prey permitted this. The volume of the prey was calculated, based on the assumption that the insects were cylindrically shaped. Their lengths and breadths were measured using an optical micrometer.

Food niche breadth was calculated using the Simpson's diversity measure (Levins, 1968): $B = (\sum p_i^2)^{-1}$ where p_i is the relative frequency or the relative volume of the i^{th} item of prey in the sample. Food niche overlaps among species were measured using Pianka's index (Pianka, 1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} \cdot P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \cdot \sum P_{ik}^2}}$$

where P_{ij} is the relative frequency or relative volume of taxon i in the diet of species j , and P_{ik} is the relative frequency or volume in the diet of species k . As emphasized by Ricklefs & Lau (1980), there are no simple statistical methods for calculating the confidence limits of such estimates, but this did not impede the analysis of our results.

The specimens used for this study were deposited in the herpetological collection of the Institute of Ecology in Mexico City.

Results

Prey taxa

The diversity of prey (Table 1), and the volume of each item consumed (Table 2), indicate the extent to which a range of prey is utilized by each species. In the case of *D. dorsalis* various plants are utilized. Species with more diversified food habits, include *C. draconoides* and *U. stansburiana*.

Tables 1 and 2 also show that there is a relation between dietary specialization and the volumes of prey consumed. The more specialized species (*D. dorsalis* and *C. tigris*) present fewer changes in the values of diversity throughout the years. The other three species show wider differences.

Table 1. Composition of the diet (Prey taxa: total frequency) of the species studied

Species	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>			<i>Callisaurus draconoides</i>			<i>Uma notata</i>			<i>Uta stansburiana</i>			<i>Cnemidophorus tigris</i>		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Coleoptera†				0.033	0.121	0.002	0.003	0.014	0.012	0.023	0.022	0.001	0.015	0.007	
Undetermined				0.087			0.034								
Chrysomelidae†				0.009	0.004	0.015		0.001		0.003	0.023	0.005	0.002	0.001	
Curculionidae		0.021					0.005	0.003	0.028	0.026	0.036	0.005	0.002	0.027	0.010
Tenebrionidae		0.042					0.002	0.002	0.133	0.001		0.005	0.002	0.003	0.013
Cupedidae			0.004				0.002								
Carabidae															
Rhysodidae															
Scolytidae											0.002				
Meloidae								0.001							
Coccinellidae					0.015			0.006							
Alleculidae					0.004										
Corylopnidae								0.001							
Scaphidiidae								0.001							
Histeridae									0.005						
Orthoptera															
Undetermined				0.005	0.011	0.030	0.003			0.011		0.016	0.002		0.004
Acrididae				0.005	0.011	0.030	0.003	0.001		0.001	0.002		0.001	0.016	0.004
Gryllidae													0.001		
Blattellidae													0.004	0.001	
Polyphagidae											0.002		*	0.001	0.001
Lepidoptera															
Undetermined	0.08			0.009	0.007		0.010	0.001		0.018	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001
Pyralidae				0.069			0.002								
Gracillariidae				0.055			0.036	0.001		0.003	0.002	0.071	0.021		0.014
Noctuidae				0.002			0.012			0.003		0.011	0.007	0.003	0.014
Incurvariidae				0.009											
Pterophoridae															
Mycropterisidae									0.030	0.001		0.005	0.002		
Sesiidae					0.007										
Coleophoridae								0.001							
Gelechiidae											0.002				

Table 1. Continued

Species	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>			<i>Callisaurus draconoides</i>			<i>Uma notata</i>			<i>Uta stansburiana</i>			<i>Enemidophorus tigris</i>		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Hymenoptera															
Undetermined	0.08	0.063	0.06	0.062	0.112	0.061	0.088	0.008	0.009	0.048	0.023	0.005	0.001	0.003	
Formicidae	0.08	0.271		0.010	0.104	0.212	0.085	0.193	0.798	0.074	0.503	0.424	0.004	0.001	
Braconoidae				0.007			0.012								
Ichneumonidae				0.005											
Andrenidae				0.016		0.015									
Halictidae				0.007		0.002									
Sphécidae				0.011	0.033	0.030	0.075	0.004		0.014	0.008	0.011		0.001	
Cephycidae						0.003				0.001					
Xyelidae						0.002									
Vespidae						0.007									
Mutillidae		0.037								0.003					
Collectidae										0.001					
Pompilidae										0.001					
Gasteruptiidae															
Apidae															
Tiphidae										0.001		0.011			
Evanidae										0.001					
Hymenoptera										0.001					
Tenthredinidae															
Hemiptera															
Undetermined	0.021			0.032	0.089	0.121	0.020	0.004		0.051	0.013	0.011	0.002		0.001
Lygaeidae	0.021			0.466	0.297		0.246	0.421	0.005	0.257	0.023	0.005	0.009	0.018	
Pyrrhocoridae				0.007	0.007		0.049	0.004		0.005	0.019			0.004	
Pentatomidae				0.002	0.007		0.005	0.005		0.012			0.004	0.003	
Miridae	0.021						0.041	0.028							
Cydnidae							0.002	0.023							
Hydrometidae															
Coreidae									0.001						
Tingitidae									0.012						
									0.001						
															*

Table 2. Composition of the diet by volume of prey (frequency by volume) of the species studied (mm³; * < 0.001 mm³)

Species	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>			<i>Callisaurus draconoides</i>			<i>Uma notata</i>			<i>Uta stansburiana</i>			<i>Cnemidophorus tigris</i>		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Coleoptera†															
Undetermined				0.022	*	*	*	*	*	*	0.02	0.002	0.055	0.037	
Chrysomelidae‡	0.000	0.000	0.034	0.087	0.000	0.000	0.034	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000
Curculionidae	*		0.012	*		0.017	*		0.012	0.007	*	0.043			
Tenebrionidae		*					0.017	*	*	0.060	0.190	0.002	*	0.107	0.022
Cupedidae					*		0.003	0.005	0.071	*		*	0.001	0.024	0.007
Carabidae															
Rhysodidae															
Scolytidae											*		0.003		
Meloidae								0.011					*	0.003	
Coccinellidae							0.021	0.015							
Alleculidae				*											
Corylopnidae								*							
Scaphidiidae								*							
Histeridae									0.018						
Orthoptera															
Undetermined							*	*	*	0.061	*	*	0.005	*	*
Acrididae				0.138	0.236	0.391	0.024	*	*	0.068	0.010		0.006	0.195	0.215
Gryllidae												0.114			
Blattellidae													0.161	0.010	
Polyphagidae											0.009		0.003	0.016	0.051
Lepidoptera															
Undetermined		*		*	*		0.014	*	*	0.066	*	*	*	*	0.009
Pyralidae				0.085			*	*	*						
Gracilaridae				0.223			0.002	0.014		0.015	*	0.825	0.067	*	0.206
Noctuidae				0.003			0.014			*		0.052	*	*	0.145
Incurvariidae				0.019											
Pteroporidae															
Mycropterisidae										0.001		*	*	*	
Sesidae															
Coleophoridae															
Gelechiidae								*							0.001

Table 2. Continued

Species	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>		<i>Callisaurus draconoides</i>		<i>Uma notata</i>		<i>Uta stansburiana</i>		<i>Cnemidophorus tigris</i>						
	82	83	82	83	82	83	82	83	82	83	84				
Homoptera															
Undetermined															
Cicadellidae			*	0.037	0.078	0.012	0.013	*	0.087	0.007	0.005	0.022	0.064	0.004	
Orthezidae												*	*		
Dicyopharidae															
Isoptera			*	0.005	*	0.001			0.043	0.211	0.023	0.346	0.163	0.304	
Termitidae															
Neuroptera															
Undetermined															
Myrmecoleontidae			0.212	0.091	*	0.001	0.002	0.008	0.024	0.014	*	0.002	0.149	*	
Osmiidae			*	*		0.002	0.006		0.022	*		*	*		
Acari									0.026	*					
Araneida															
Undetermined															
Theraphosidae			0.003	0.016	*	0.017	*	*	*	0.002		*	0.144	0.001	
Diplura								*	0.006	0.034	*	0.007	0.144	0.001	
Solpugida									*	*				*	
Dermoptera									0.017			0.034		*	
Undetermined															
Labridirac											0.022	*			
Scorpionidae												0.077			
Isopoda												*			
Thysanoptera															
Undetermined		*													
Thripidae		*													
Scolopendromorpha															
Vegetable matter	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.009						
<i>Uta stansburiana</i>														0.016	
<i>Cnemidophorus tigris</i>														0.057	
D	1.00	1.00	1.00	1.00	7.38	5.42	2.81	3.72	5.03	1.28	9.45	1.46	5.51	8.85	4.84

† = Order, ‡ = Family

Prey size

As shown in Fig. 1, the four insectivorous species prey mainly upon relatively small items (ranging from 1 to 20 mm³). Such specialization in prey size is more evident in *C. tigris* and *U. stansburiana*, and less apparent in *U. notata* and *C. draconoides* with regard to the volumes of the main groups of insect consumed (Fig. 2), the results coincide with those shown in Table 2. The species *C. tigris* shows that the distribution of prey volume categories with the highest values are concentrated mainly in one insect group (Isoptera). *U. notata* shows a slight concentration on Hymenoptera while *C. draconoides* and *U. stansburiana* show more diversified spectra in the volumes of the prey items consumed. A weak relationship exists between the size of a lizard and the size of prey consumed (Fig. 3). However, it is not significant ($r = -0.17$; $y = 73.46x - 0.04$; $p > 0.05$ NS).

Niche overlap

Table 3 shows the values of trophic niche overlap for the five species studied over 3 years. Overlap values can be greatly altered when we take into account not only the quantity of prey consumed, but also its relative volume. The overlap values are higher when only the frequency by number of prey items consumed are considered, but overlap values are lower if the volume of each prey item is taken into account. Moreover, there is greater overlap

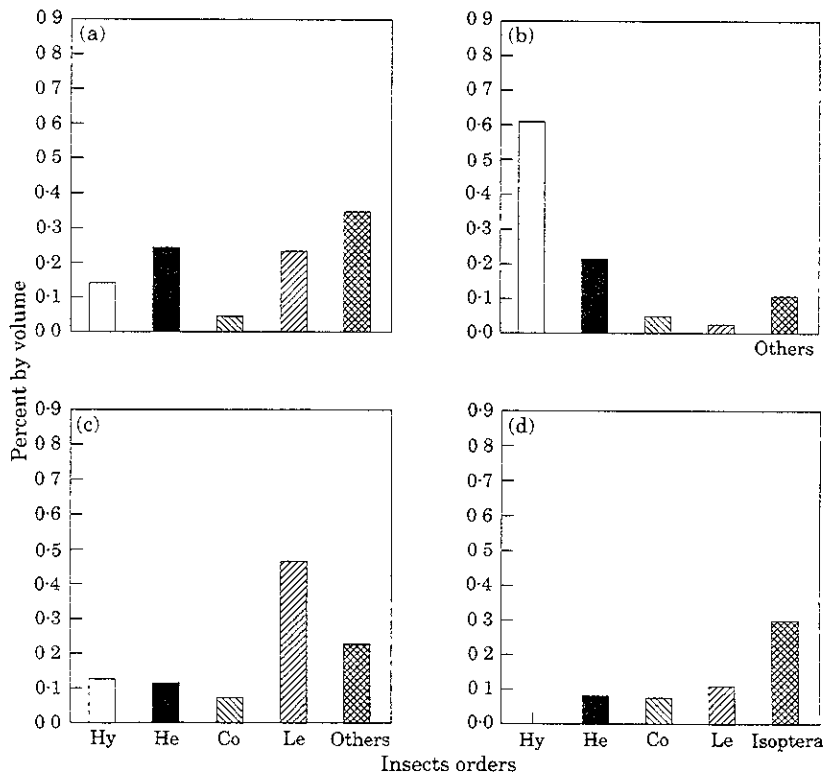


Figure 1. Frequency distribution by volume of major prey taxa consumed (Hy = Hymenoptera; He = Hemiptera; Co = Coleoptera and Le = Lepidoptera). (a) *Callisaurus draconoides*; (b) *Uma notata*; (c) *Uta stansburiana*; (d) *Cnemidophorus tigris*.

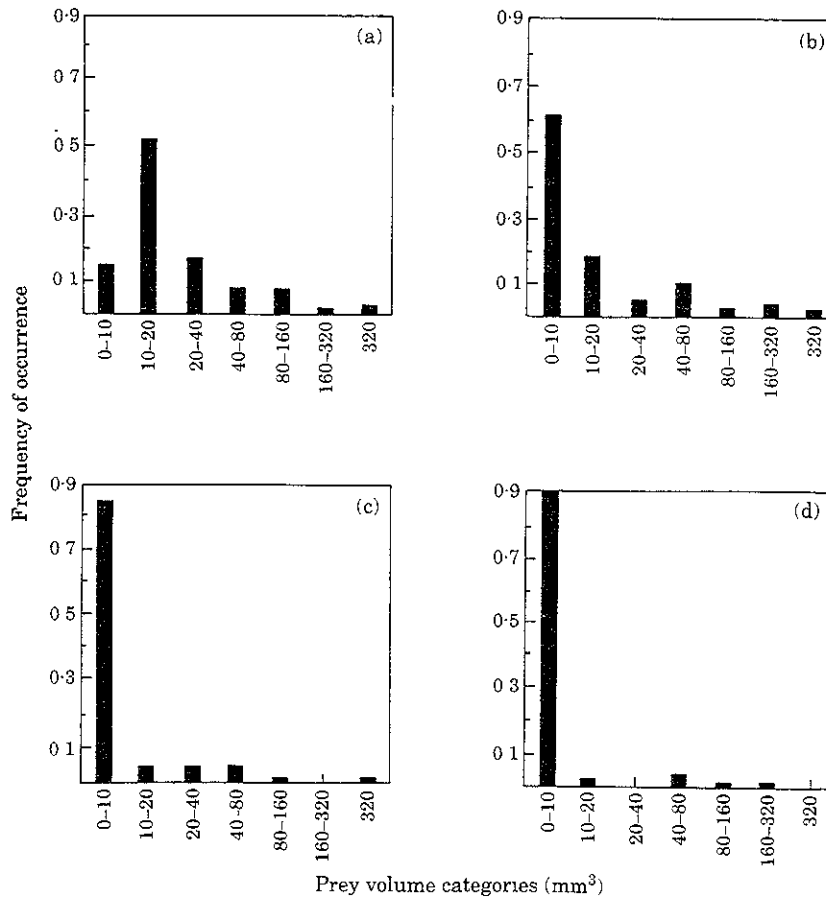


Figure 2. Prey size (volume of items in mm^3) consumption spectra for the studied species. (a) *Callisaurus draconoides*; (b) *Uma notata*; (c) *Uta stansburiana*; (d) *Cnemidophorus tigris*.

among the generalists species *C. draconoides*, *U. notata* and *U. stansburiana*, than between the two specialist species.

The data of Table 3 are combined in Tables 4, 5 and 6 for easier analysis. With the exception of *U. stansburiana*, higher overlap values are apparent among individuals of the same species than of other species. Furthermore, the more highly specialized species show this general pattern more markedly.

Discussion

Differences among years

Figure 4 shows the average values of temperature and precipitation during the years of 1982 and 1983. Such values were not available for 1984, but temperature was relatively stable over the years 1982–83, and varied in a predictable pattern. It has previously been shown that the availability of insect prey varies according to the distribution and amount of rain throughout the year (Ortega & Hernandez, 1983).

As can be seen in Tables 1 and 2, there are differences in diet between the species studied

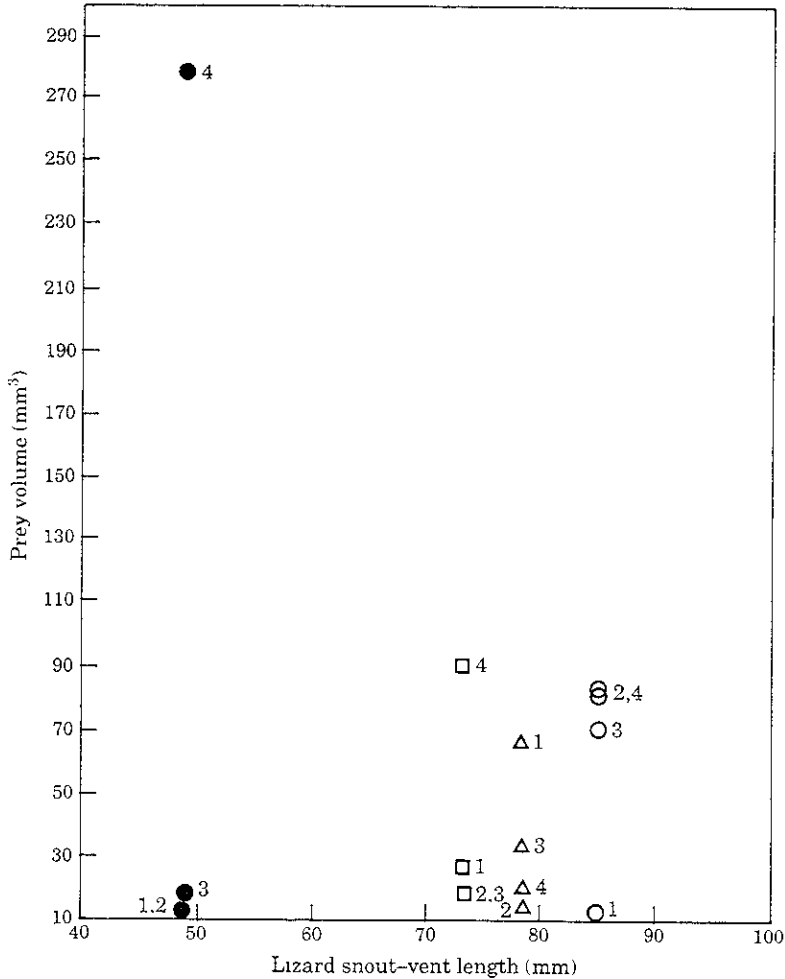


Figure 3. Relationship between average prey volume and average body length among the studied species. (□ = *Callisaurus draconoides*; ● = *Uta stansburiana*; △ = *Uma notata*; ○ = *Cnemidophorus tigris*; 1 = Hymenoptera; 2 = Hemiptera; 3 = Coleoptera; 4 = Lepidoptera).

over the 3 years. Species with high degree of dietary specialization show low variation. This is true of *D. dorsalis* and *C. tigris*, which show the highest intra-specific values for food niche overlap, both in respect of prey frequency and volume. The other three species show wider differences between the types and volumes of prey items consumed. *C. draconoides*, *U. notata* and *U. stansburiana* showed a higher diversity this selection of prey during 1982 and 1983 than in 1984. This difference is especially noticeable in *U. stansburiana*. Consequently, the species with the highest food diversity exhibit greatest overlap with other members of the guild, and also the most variation in diet.

Prey size consumption

There exists a correlation among lizards between the size of a predator and the size and diversity of its prey (Barbault *et al.*, 1978, 1985; Khodadoost *et al.*, 1987). However, it can

Table 3. Values of trophic niche overlap of the free species studied over 3 years. The upper figure for each species shows the contribution of prey taxa by volume, and the lower figure the value according to its frequency

Species	Dipsosaurus dorsalis			Callisaurus draconoides			Uma notata			Uta stansburiana			Cnemidophorus tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> 1982	—	1.00	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> 1983	0.828	—	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> 1984	0.984	0.829	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Callisaurus draconoides</i> 1982	0.016	0.065	0	—	0.563	0.251	0.147	0.232	0.046	0.518	0.138	0.634	0.205	0.251	0.467
<i>Callisaurus draconoides</i> 1983	0.061	0.214	0	0.807	—	0.514	0.117	0.313	0.184	0.114	0.105	0.14	0.131	0.166	0.373
<i>Callisaurus draconoides</i> 1984	0.081	0.345	0	0.093	0.515	—	*	*	0.076	0.180	*	*	0.016	0.274	0.309
<i>Uma notata</i> 1982	0.57	0.193	0	0.768	0.929	0.465	—	—	0.022	0.148	0.288	0.007	0.027	0.052	0.034
<i>Uma notata</i> 1983	0.039	0.223	0	0.771	0.910	0.710	0.907	—	0.820	0.434	0.179	0.084	0.095	0.127	0.015
<i>Uma notata</i> 1984	0.104	0.510	0	0.028	0.281	0.313	0.255	0.371	—	*	0.134	0.060	*	0.017	*
<i>Uta stansburiana</i> 1982	0.037	0.154	0	0.698	0.797	0.951	0.764	0.783	0.201	—	0.286	0.063	0.282	0.429	0.223
<i>Uta stansburiana</i> 1983	0.098	0.480	0	0.113	0.334	0.509	0.299	0.376	0.895	0.312	—	0.027	0.503	0.545	0.440
<i>Uta stansburiana</i> 1984	0.087	0.432	0	0.100	0.376	0.662	0.395	0.449	0.826	0.377	0.942	—	0.179	0.014	0.491
<i>Cnemidophorus tigris</i> 1982	0.003	*	0	0.127	0.053	0.337	0.056	0.023	*	0.236	0.406	0.453	—	0.468	0.625
<i>Cnemidophorus tigris</i> 1983	*	0.007	0	0.138	0.117	0.258	0.134	0.102	0.008	0.296	0.411	0.488	0.989	—	0.543
<i>Cnemidophorus tigris</i> 1984	*	0.002	0	0.117	0.006	0.181	0.036	0.004	0.004	0.222	0.047	0.455	0.999	0.985	—

* = < 0.001.

Table 4. Average values of trophic niche overlap of the free species studied, based on the frequency of each prey category

	Dipsosaurus dorsalis			Callisaurus draconoides			Uma notata			Uta stansburiana			Cnemidophorus tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.880														
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.087			0.472											
<i>Uma notata</i>	0.125			0.575			0.511								
<i>Uta stansburiana</i>	0.143			0.504			0.554			0.554					
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.001			0.148			0.041			0.334					0.991

Table 5. Average values of trophic niche overlap of the five species studied, based on the contribution of the volume of each category of prey

	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	1.000				
<i>Callisaurus draconoides</i>	0	0.443			
<i>Uma notata</i>	0	0.124	0.305		
<i>Uta stansburiana</i>	0	0.189	0.137	0.125	
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0	0.244	0.041	0.345	0.545

Table 6. Average values of the product of two component measures of trophic niche overlap

	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.940				
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.044	0.458			
<i>Uma notata</i>	0.063	0.350	0.408		
<i>Uta stansburiana</i>	0.072	0.347	0.346	0.335	
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.001	0.196	0.041	0.340	0.760

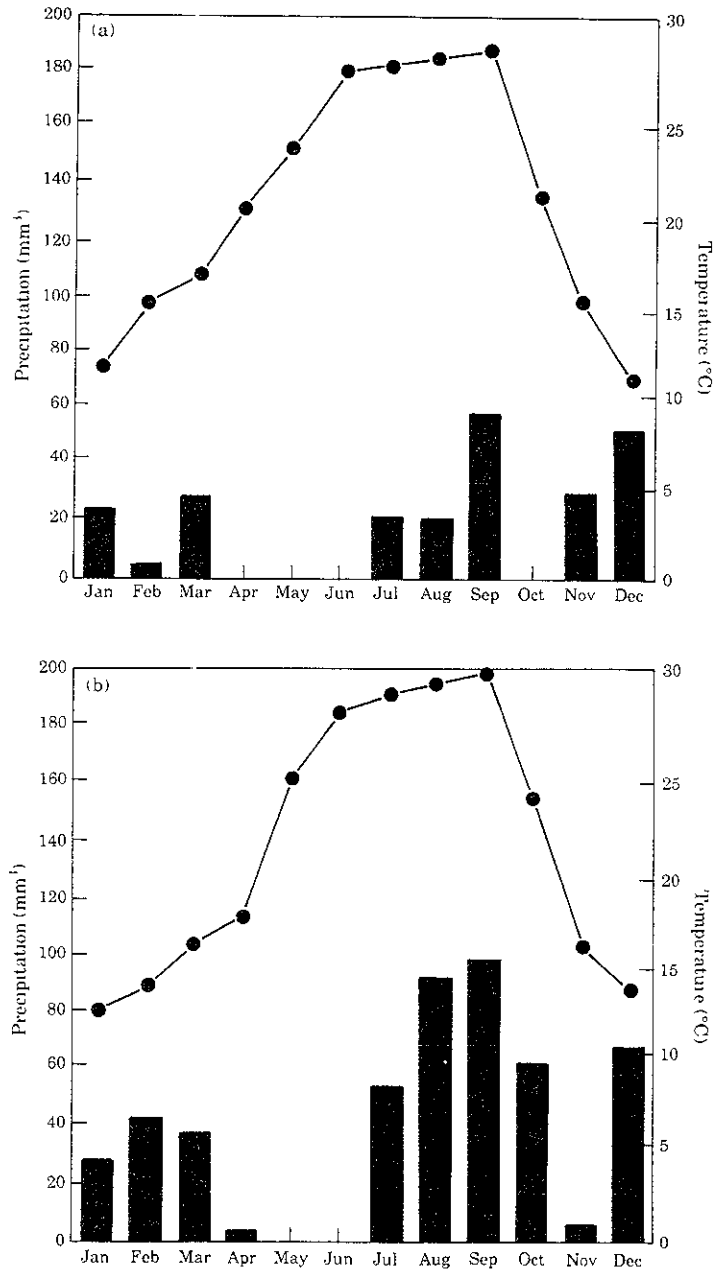


Figure 4. Mean monthly precipitation (—●—) and temperature (■) for (a) 1982 and (b) 1983 in the study zone.

be seen from the results obtained in this study that this relationship is only valid for generalist predators such as *U. stansburiana* and *C. draconoides*. It is not true of species with noticeable food specializations such as *C. tigris* (a specialized predator of termites), although this species is larger than *U. stansburiana* and *C. draconoides*.

Ecological organization of the guild

Important characteristics of the lizard guild under discussion in relation to its food niche include the frequency of each category of prey. Average overlap values are never higher than 0.58. As regards the volume of each category of prey, the highest value is never greater than 0.34. Despite changes from year to year, the species show a separation in their food habits. This indicates that potential competition for food is an important factor in the ecological organization of the assemblage. The specializations observed are a key factor in the determination of species diversity within the guild.

It is generally assumed that food specialization is a secondary factor in the ecological segregation of the members of a guild (Schoener, 1974). This claim has also been made in the case of reptiles (Toft, 1985) and specifically for lizards (Mou & Barbault, 1986; Mou, 1987). However, there is a fundamental difference between the present study and those performed earlier (Smith & Milstead, 1971; Pianka & Huey, 1978; Ballinger & Ballinger, 1979; Barbault *et al.*, 1985). Identification of prey items was here carried out to a family level, whereas the previously mentioned authors carried out their analysis only to ordinal level. If two lizards consume carabids and chrysomelids respectively and identification is only to the level of order, both species will show overlap at the level of Coleoptera. This does not occur in our study.

Had we had the opportunity to study identifications at species or even genus level, we would have obtained a more precise knowledge of the relationships that occur in the food niche. There must evidently exist a balance between the need to carry out precise analysis and the possibility to do so. In the study of lizard food niches we must be very careful in the interpretation of results obtained when these have not been developed at more precise levels of prey identification.

This work was supported jointly by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), the Instituto de Ecología, and The Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, of México; by the Ecole Normale Supérieure and the Council National de la Recherche Scientifique (CNRS) of France and by the MAB UNESCO program. We would like to acknowledge the assistance of María Elena Hernández and Ana María Baltazar for the identification of prey, of Yolanda Maya for correcting the English, and of Dolores Vázquez who typed the manuscript. The authors also wish to express their appreciation to Prof John Cloudsley-Thompson and an anonymous reviewer for their advice and suggestions regarding an early version of the manuscript.

References

- Ballinger, E. & Ballinger, A. (1979). Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi*. (Sauria: Iguanidae). *Southwestern Naturalist*, **24**: 347–363.
- Barbault, R., Grenot, C. & Uribe, Z. (1978). Le partage des ressources alimentaires entre les espèces de lézards du désert de Mapimi (Mexique). *La Terre et la Vie*, **32**: 135–150.
- Barbault, R., Ortega, A. & Maury, M. (1985). Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. *Oecologia (Berlin)*, **65**: 550–554.
- Ezcurra, E., Equihua, M., López-Portillo, J. & Lagunas, E. (1982). El Pinacate vegetación y medio ambiente. In: *VI Simposium sobre el Medio ambiente del Golfo de California*, pp. 68–78. Mexico: Memoria INIF Publicación Especial.
- González-Romero, A., Ortega, A. & Barbault, R. (1989). Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran Desert, México. *Amphibia-Reptilia*, **10**: 1–11.
- Khodadoost, M., Pilorge, T. & Ortega, A. (1987). Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du Mont Lozère. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, **42**: 193–201.
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press. 120 pp.
- Mou, Y. (1987). Ecologie trophique d'une population de lézards des murailles *Podarcis muralis* dans l'ouest de la France. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, **42**: 81–100.

- Mou, Y. & Barbault, R. (1986). Regime alimentaire d'une population de lézard des murailles, *Podarcis muralis* (Laurent, 1768) dans le Sud-Ouest de la France. *Amphibia-Reptilia*, **7**: 171-180.
- Ortega, A. & Hernandez, L. (1983). Abundancia relativa de insectos en un medio estacional; su influencia en la historia de vida de dos iguanidos simpátricos. *Folia Entomológica Mexicana*, **55**: 129-144.
- Ortega, A., Gonzalez-Romero, A. & Barbault, R. (1986). Rythmes journaliers d'activité et partage des ressources dans une communauté de lézards du désert de Sonora (Mexique). *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, **41**: 355-360.
- Pianka, E. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 53-74.
- Pianka, E. & Huey, R. (1978). Comparative ecology resource utilization and niche segregation among geckonid lizards in the Southern Kalahari. *Copeia*, **1978**: 691-701.
- Ricklefs, E. & Lau, M. (1980). Bias and dispersion of overlap indices: results of some Montecarlo simulations. *Ecology*, **61**: 1019-1024.
- Schoener, T. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 369-404.
- Schoener, T. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**: 27-39.
- Simon, C. & Middendorf, G. (1976). Resource partitioning by an iguanid lizard: temporal and micro-habitat aspects. *Ecology*, **57**: 1317-1320.
- Smith, D. & Milstead, W. (1971). Stomach analysis of the crevice spiny lizard *Sceloporus poinsetti*. *Herpetologica*, **4**: 151-152.
- Toft, A. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, **1985**: 1-21.

CAPITULO VI

Ortega, A., A. González-Romero y R. Barbault. 1994. Structure and functioning of a desert lizard community at El Pinacate, Sonora, Mexico. Part I. The Herptile, Vol. 19 (3): 120-128.

Ortega, A., A. González-Romero y R. Barbault. 1995. Structure and functioning of a desert lizard community at El Pinacate, Sonora, Mexico. Part II. The Herptile, Vol. 20 (2): 68-79.

Structure and functioning of a desert lizard community at El Pinacate, Sonora, Mexico. Part 1.

By Alfredo Ortega-Rubio^{*1}, Alberto Gonzalez-Romero¹ and Robert Barbault².

*1 Present address - Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. Apdo. Postal 128. La Paz, 23000, B.C.S., Mexico.

1 - Instituto de Ecología. Apdo. Postal 163. Xalapa 91000 Veracruz, Mexico.

2 - Ecole Normale Supérieure. Laboratoire D'Ecologie. 46 Rue D'Ulm, 75230 Paris, Cedex 05, France.

Abstract;

We studied the ecological organisation of a diverse desert lizard guild located in the State of Sonora, N.E. Mexico from 1982 to 1984. The community is composed of 12 species and we analysed the habitat, microhabitat, daily activity and prey taxa and size consumption. Habitat selection plays the determining role in organising this guild, organisation that is further completed by microhabitat niche segregation and by food specialisation. Diurnal rhythms of the most common species were very similar during the same season, but differed from Summer to Autumn. The determinant role of the use of the three main axis of the niche, and its consequences in the structure of this community are discussed.

Key words; *Community structure, Niche axis, Lizard, Mexico, Sonora desert.*

Introduction;

The structure and functioning of ecological communities strongly depend upon resource partitioning, because of their importance in reducing potential competition among the species that constitute a guild and so contributing to species richness. Resource partitioning has been widely studied in the case of lizards (Barbault, 1977:1981; Barbault & Grenot, 1977; Barbault & Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1978; Huey & Pianka, 1977; Mellado, 1980; Pianka, 1975:1986; Schoener, 1968:1975; Simmon & Middendorf, 1976).

However, in general resource partitioning is studied along three isolated niche dimensions; space (Barbault & Grenot, 1977; Ortega *et al.*, 1982), time (Barbault, 1977; Ortega *et*

et al., 1984), and food (Barbault et al., 1985; Mou & Barbault, 1986), existing few works comprehending the three axis (Simon, 1976). The main objective of this work is the analysis of resource partitioning along the three main axis of the niche in one desert lizard guild of Mexico.

Material and methods;

Field work was carried out from 1982 to 1984 in the region of El Pinacate (31° 52' N, 112° 51' W) which is the driest part of the driest desert of Mexico - the Sonora Desert. Annual precipitation is highly unpredictable (64 - 200mm, Ezcurra et al., 1982). The studied lizard guild of El Pinacate contains 12 species, but only five are abundant - *Callisaurus draconoides*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Uma notata*, *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*.

Two study sites were established at El Pinacate Region; Sierra Blanca with the mountain basis, mountain slope scrub or bajada, lava flows and dunes as main habitats (Fig.1), and Rio Sonoyta with river bed, river-shore scrub, dunes and Larrea scrub (Fig.1). In each habitat two of us walked along randomly from 7.00 to 20.00 hrs for one hour census periods, during ten days in October 1982 and ten days in June 1983 (Ortega et al., 1986). We walked keeping a distance of 7m between us and searching for lizards within this 7 metre wide path. Such distance was chosen owing to the visibility conditions of the environment. For each lizard observed we recorded the following data; species, hour and microhabitat used. Twelve kinds of micro-habitats were recognised (Gonzalez-Romera et al., 1989); ground, ground under shrub, ground under tree, sand, sand under shrub, sand (submerged), rocks, lava, fallen branches, scrub basis, tree and crevice (in).

During these days, and during ten days in July 1984, we collected adults of each species. Each lizard collected was preserved in 10% formalin, their stomach content extracted in the laboratory and observed under a binocular stereoscopic microscope. Food items were identified to the level of family and measured with a micrometer.

Habitat and microhabitat niche breadth were calculated using the diversity measure of Simpson (Levins, 1968); $D = (\sum p_i^2)^{-1}$ where p_i is the proportion of individuals found in the i substrate or habitat. Trophic and temporal niche breadths were calculated with the same formula. For daily activity p_i was, for each species, the proportion of the individuals observed during the hour interval i to the total number recorded over the 13 time spans distinguished. In the case of the trophic axis, p_i was the proportion, both by taxonomical level and by size, of the prey types consumed by each species in relation to the total prey items consumed by the considered species.

Niche overlap among species were measured using Pianka's index (Pianka, 1973);

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} \cdot P_{ik}}{\sum P_{ij}^2 \cdot \sum P_{ik}^2}$$

Where P_{ij} and P_{ik} are the frequencies of utilisation of the i resource, respectively, the j and k species.

Results;

Spatial distribution of the Species

Species spatial distribution appear in Fig.1. Three of the five studied species are widely distributed; *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris* and *Dipsosaurus dorsalis*. The other two, *Uma notata* and *Callisaurus draconoides* appear as limited to only one habitat - sand dunes for the first and river shore brush for the latter. The overlap values of spatial niches are given in Table 1 (upper section). There are high overlaps (>0.80) between *U.stansburiana* and *C.tigris*, and between *D.dorsalis* and *C.draconoides*.

Precising the analysis, Table 2 shows how the species use the different microhabitats or substrates. Since the species distribution over the microhabitat range did not change significantly from 1982 to 1983, the data for the two sampled periods were pooled together. While *U.stansburiana* and *C.tigris* appear as generalists, the other three species seem restricted to a well defined microhabitat category; *Uma notata* to sandy substrate, *D.dorsalis* to the ground covered with bushes, and *C.draconoides* to the open ground.

The overlap values at the level of microhabitats used (Table 1 - lower section) shows that large values are found between *U.stansburiana* and *C.tigris*, *C.draconoides* and *D.dorsalis*, and, by other hand, among *C.tigris* with *C.draconoides* and *D.dorsalis*.

Taking into account both aspects of the spatial dimension and then calculating mean overlap values between the paired species as the product of the habitat and microhabitat indices, we can observed (Table 3) that the only large overlap values recorded are between *U.stansburiana* and *C.tigris* (0.79 in 1982 and 0.88 in 1983), and to a lesser extent between *D.dorsalis* and *C.tigris* (0.52 in 1982, but only 0.21 in 1983).

Daily temporal activity of lizards

After 56 transects performed (average = 3.6km) in October 1982 and 53 transects in June 1983, it has been recorded (respectively) 1,106 and 749 lizards of 10 species. For the analysis the only species considered are those observed more than 50 times during each season. There is a close resemblance among the daily activity rhythms among the species during each season, and, on the other hand, it could be noticed the difference among the rhythms between summer and fall (Table 4, Fig.3).

The temporal overlap among the five more frequently observed species are always superior to 0.83 during 1983 and 0.73 in 1982 among all of the pairs considered (Table 5).

Food consumption

According to the diversity of prey taxa in the diet of each species, both in terms of the numbers of prey items (Table 6) and volume of prey types (Table 7), it is possible to observe that there exists species that are highly specialised in the use of a small range of food resources. This is the case of *D.dorsalis* with the plants. Also, there exists species like *C.draconoides* and *U.stansburiana* which present a more diversified food habits consumption.

Although *U.notata* exhibits a preference for ants during one of the study years, by taking into account the three study years and both measures (number and volume) we can consider that it is also a generalising species. *C.tigris* on the other hand presents a relative specialisation considering the number of prey in relation to the termite consumption, but if we take into account the prey volume the diet seems to be less specialised.

Tables 6 and 7 also show that there exists a relationship between the specialisation in the diet and the stability of volume and type of prey items consumed; the species with high specialisation shows a very low variation over the years. This is the case of *D.dorsalis* and *C.tigris*.

The other three species show the broadest differences among the type and volume of prey items consumed; *C.draconoides*, *U.notata* and *U.stansburiana* present the highest values of diversity of prey types consumed during 1982 and 1983 than during 1984. Such difference is much more noticeable in the case of *U.stansburiana*.

The four insectivorous species predate mainly on relatively small prey items (between 1 and 20mm³). Such size specialisation is more evident in *C.tigris* and *U.stansburiana* than it is in *U.notata* and *C.draconoides* (Fig.4).

Considering the volume of the main insect groups consumed (Fig.5) it is possible to note that the results are coincidental with those showed in Table 7. *C.tigris* shows the distribution of prey volume categories with the highest values concentrated mainly in one insect group (isoptera). *U.notata* present a slight concentration on hymenoptera. *C.draconoides* and *U.stansburiana* show more diverse volume spectra consumption by insect order.

Taking into account the volume of the four main insect groups consumed by the lizards we can observe that there is no relationship between lizard size and volume of prey consumed (Fig.6; $r = -0.17$; $y = 73.46x - 0.04$; $p > 0.05$ N.S.).

It is well known that there exists a correlation between the size of predators and the size and diversity of the prey types consumed (Barbault *et al.*, 1978, 1985; Khodadoost *et al.*, 1987). In this study such observation holds for generalised predators, like *U.stansburiana* and *C.draconoides*. However, it seems not to be the rule in the case of lizards specialised in the use of resources; for instance *C.tigris* is a larger lizard in comparison to *U.stansburiana* and *C.draconoides*, however *C.tigris* (as most species of the genus *Cnemidophorus*) is specialised in the consumption of termites, which are relatively small items.

The overlap values are higher considering only the frequency of numbers of prey items consumed, but these values are reduced taking into account the volume of each prey (Table 8). There exists a higher overlap among the more generalised species; *C.draconoides*, *U.notata* and *U.stansburiana* in relation to the other two specialised species.

The data of Table 8 were concentrated for an easy analysis in Tables 9 and 10. We can observe that excepting *U.stansburiana* the other species show high intraspecific overlap values in relation to their interspecific overlap values. The highly specialised species show this general pattern more clearly.

Discussion;

Pinacate's lizard guild appears to be spatially subdivided into different subsets of two or three common species. Co-existing species within each of these subgroups are further ecologically separated by differential utilisation of microhabitat. At the spatial level there are two pairs of species highly synoptic; *C.tigris* with *U.stansburiana* on one side and the first with *D.dorsalis*. However, these species are ecologically separated in the trophic axis.

One feature of this lizard community to emphasise is that the average overlap values in food niches are never higher than 0.58 at the prey taxa category considered. Also, the highest value is never greater than 0.34 when considering the volume

contribution of each prey taxa category. This means that these species show a good segregation through their food habits.

Generally, food specialisation is assumed to be the less important factor in the ecological segregation observed among one guild members (Schoener, 1974). Such general assumption is also claimed for the particular case of reptiles (Toft, 1985) and for the lizards (Barbault & Maury, 1981; Mou, 1987; Mou & Barbault, 1986). There is, however, one fundamental difference between this study and those performed before concerning the food niche relationships in lizards (Barbault *et al.*, 1985; Ballinger & Ballinger, 1979; Pianka & Huey, 1978; Smith & Milstead, 1971); we performed the analysis of the prey items at family taxonomic level, while the aforementioned authors have done their analyses at the level of order.

Daily temporal activity structure of that lizard's guild reflects the constraint characteristics of the climate conditions that are dominant in this desert ecosystem. In the hot summer all of the species try to elude the torrid hours of mid-day, while in the mild fall they take advantage of the warmer hours of the day, mainly between 9.00 to 16.00 hrs..

Thus, it is plausible that the climatic constraints characteristic of the study site compel the species to limit their activities to a reduced portion of the day, preventing daily temporal segregation. In this way this community is far from the general rule admitted in the case of lizards, and even for reptiles in general; that temporal segregation should be the main factor contributing to the ecological separation in heterotherm organisms (Schoener, 1974; Toft, 1985).

Conclusions;

The studied species differ mainly in the way in which they use the spatial resources, mainly at the microhabitat level and secondly to the habitat level, and also in the way they use food resources offered by the environment. The close relationship between species and habitats results generally from some substrate specifications of every species.

Although the theory stressed that heterotherm organisms of different species could be ecologically separated along the temporal axis (Schoener, 1974; Toft, 1985), it is not the case at El Pinacate. In this most arid zone of Mexico, the prevailing temperatures are so extreme that there are no possibilities of partitioning along this axis: all the species have to be active over the same time span.

Now it is clear that substrate specialisation is not necessarily nor likely a competitively induced phenomenon, as previously discussed (Barbault & Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1982). In fact, lizards may depend strongly upon close substrate adaptation to avoid predators, to

thermoregulate efficiently or to be successful in mating and defending territory. Thus, substrate selection and specialisation which they exhibit may be a response evolved to cope with a complex combination of various selective pressures and not only with the pressure exerted by interspecific competition (Ortega et al., 1982).

However, it remains that the interspecific competitive risks are minimised as a by-product of microhabitat specialisation. Moreover, the ecological complementarity resulting from the patchy coexistence of the species allows a more efficient use of the available space and should optimise the exploitation of resources. So, segregation at the microhabitat level should be an important key in explaining the apparent ecological organisation of the whole community.

Acknowledgments;

This work was supported jointly by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia, the Secretaria de Programacion y Presupuesto, the Instituto de Ecologia, and the Centro de Investigaciones Biologicas de Baja California Sur of Mexico, and by the Ecole Normale Superieure and the Centre National de la Recherche Scientifique of France and by the MAB UNESCO program. We would like to thank the assistances of Maria Elena Hernandez and Ana Maria Baltazar for the identification of prey and of Dolores Vazquez for typing the manuscript.

References;

- Ballinger, E. & Ballinger, A., 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi*. (Sauria: Iguanidae). South. Nat. 24: 347 - 363.
- Barbault, R., 1977. Etudes comparatives des cycles journaliers d'activite des lézards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus tigris* dans le desert de Mapimi (Mexique). Bull. Soc. Zool. Fr., 102: 159 - 168.
- Barbault, R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson, Paris. 200pp.
- Barbault, R. & Grenot, C., 1977. Richesse specifique et organization spatiale du peuplement de lézards du Bolson de Mapimi (Desert de Chihuahua, Mexico). C. R. Acad. Sc. Paris: 2281 - 2283.
- Barbault, R., Grenot, C. & Uribe, Z., 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les especes de lézards du desert de Mapimi (Mexique). La terre et la Vie, 32: 135 - 150.
- Barbault, R. & Maury, M.E., 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. Oecologia (Berl.), 51: 335 - 342.

- Barbault, R., 1985. Partage des ressources et organisation des peuplements. *Bull. Ecol.*, 16: 63 - 38.
- Barbault, R., Ortega, A. & Maury, M., 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. *Oecologia (Berl.)*. 65: 550 - 554.
- Ezcurra, E.R., Equihua, M., Lopez Portillo, J., Lagunas, E., 1982. El Pinacate vegetacion y medio ambiente. In; VI. Simp. sobre el Medio ambiente del Golfo de California. pp 68 - 78. Memoria INIF. Publ. especial.
- Gonzalez-Romero, A., Ortega, A. & Barbault, R., 1989. Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran Desert, Mexico. *Amphibia-Reptilia* 10 (1989): 1-11.
- Huey, R.B. & Pianka, E.R., 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuja*). *Ecology* 58(1): 119 - 128.
- Khodadoost, M., Pilorge, T. & Ortega, A., 1987. Variations de la densite et de la taille corporelle en fonction de l'abundance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lizards vivipares du Mont Lozere. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. 42: 193 - 201.
- Levins, R., 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press.
- Mellado, J., 1980. Utilizacion del espacio en una comunidad de lacertilios del matorral mediterraneo en la reserva biologica de Donana. *Donana Acta Vert.*, 7: 41 - 59.
- Mou, Y., 1987. Ecologie trophique d'une population de lizards des murailles, *Podarcis muralis*, dans l'ouest de la France. *Rev. ecol. (Terre Vie)* 42: 81 - 100.
- Mou, Y. & Barbault, R., 1986. Regime alimentaire d'une population de lezard des murailles, *Podarcis muralis*, (Laurent, 1768) dans le Sud-Ouest de la France. *Amphibia-Reptilia* 7: 171 - 180.
- Ortega, A., Maury, E. & Barbault, R., 1982. Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. *Acta Ecologica, Ecologica Generalis*, Vol. 3 (3): 323 - 330.
- Ortega, A., Rodriguez, R., Hernandez, L. & Barbault, R., 1984. Cycles Journaliers de activite en deux especes du *Sceloporus* sympatriques (*S. grammicus* et *S. scalaris*). *Amphibia et Reptilia* (5): 347 - 354.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Ortega, A., Gonzalez-Romera, A. & Barbault, R., 1986. Rythmes journaliers d'activite et partage des ressources dans une communaute de lezards du desert de Sonora (Mexique). Rev. Ecol. (Terre et Vie). 41: 355 - 360.
- Ortega-Rubio, A., Gonzalez-Romera, A. & Barbault, R.. In Prep. Food analysis and resource partitioning in a lizard guild of the Sonoran Desert, Mexico.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 53 - 74.
- Pianka, E.R., 1975. Niche relations of desert lizards. In; Cody, M.L. & Diamond, J.M., Ecology of Communities. Harvard Univ. Press. 292-314.
- Pianka, E.R., 1986. Alternative and Natural History of Desert Lizards. Princeton Univ. Press Publ., Princeton, New Jersey; 208pp.
- Pianka, E. & Huey, R., 1978. Comparative ecology resource utilization and niche segregation among gekkonid lizards in the Southern Kalahari. Copeia, 1978: 691 - 701.
- Ricklefs, E. & Lau, M., 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Montecarlo simulations. Ecology. 61: 1019 - 1024.
- Schoener, T.W., 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology, 49: 704 - 726.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27 - 39.
- Schoener, T.W., 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. Ecol. Monogr. 45: 232 - 258.
- Simon, C.A., 1976. Lizard coexistence in four dimensions. Nat. Hist. (85): 70 - 74.
- Simon, C.A., & Middendorf, G.A., 1976. Resource partitioning by an iguanid lizard: temporal and micro-habitat aspects. Ecology 57: 1317 - 1320.
- Smith, D. & Misteard, W., 1971. Stomach analysis of the crevice spiny lizard *Sceloporus poinsetii*. Herpetologica 4: 151 - 152.
- Toft, A.C., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia. 1: 1-21.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA



Structure and functioning of a desert lizard community at El Pinacate, Sonora, Mexico. Part 2.

Alfredo Ortega-Rubio ^{1*}, Alberto Gonzalez-Romero¹ and Robert Barbault².

^{1*} Present address - Centro de Investigaciones Biologicas de Baja California Sur. Apdo. Postal 128. La Paz, 23000, B.C.S., Mexico.

¹ - Instituto de Ecologia. Apdo. Postal 163. Xalapa 91000 Veracruz, Mexico.

² - Ecole Normale Superieure. Laboratoire D'Ecologie. 46 Rue D'Ulm, 75230 Paris, Cedex 05, France.

Editor's note:

The following is appended to Part 1 of this article which appeared in Volume 19, No. 3 (Sept. 1994).

Table 1:

Upper part: Habitat niche similarity values between the main species in 1982 (first line) and 1983 (second line).
Lower part: Microhabitat niche similarity between the main species (modified from Gonzalez-Romero et. al. 1989)

	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>
<i>Uta stansburiana</i>	---	0.843	0.062	0.030	0.472
	---	0.934	0.018	0.021	0.130
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.939	---	0.075	0.524	0.723
		---	0.058	0.184	0.293
<i>Uma notata</i>	0.011	0.007	---	0.023	0.085
			---	0.300	0.109
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.780	0.888	0.039	---	0.561
				---	0.929
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.777	0.720	0.017	0.508	---

Table 2;

Relative distribution of the recorded individuals over the various microhabitats or substrates, and corresponding niche breadth of species (D). (Modified from Gonzalez-Romero et. al. 1989).

	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>
N	959	173	346	201	106
Ground:					
open;	0.354	0.493		0.773	0.263
under shrub;	0.267	0.321		0.112	0.638
under tree.				0.004	0.038
Sand:					
open;	0.004	0.005	0.580	0.017	0.013
under shrub;	0.005		0.260	0.013	
in.			0.160	0.043	
Rock	0.032				
Lava	0.211	0.065			0.013
Fallen branches	0.045	0.005		0.026	
Shrub:					
basis;	0.081	0.112		0.013	0.038
tree.					
In crevice					
D	3.99	2.76	2.33	1.63	2.09

Table 3;

Daily activity cycles overlap during October 1982 and June 1983. (Modified from Ortega et. al. 1986).

	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>
<i>Uta stansburiana</i>	—	0.78 0.95	0.97 0.91	0.74 0.89	0.73 0.89
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.78 0.95	—	0.73 0.87	0.89 0.96	0.88 0.90
<i>Uma notata</i>	0.97 0.91	0.73 0.87	—	0.71 0.83	0.71 0.82
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.74 0.89	0.89 0.96	0.71 0.83	—	0.96 0.91
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.73 0.89	0.88 0.90	0.71 0.82	0.96 0.91	—

Table 4:

Mean spatial niche overlap values between the main species in 1982 (Upper part) and 1983 (Lower part) (Modified from Gonzalez-Romero et. al 1989).

	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Uma notata</i>	<i>Callisaurus draconoides</i>	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	<i>Sceloporus magister</i>
<i>Uta stansburiana</i>	—	0.792	0.001	0.023	0.367	0.002
<i>Cnemidophorus tigris</i>	0.877	—	0	0.465	0.521	0.042
<i>Uma notata</i>	0	0	—	0.001	0.001	0
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.016	0.163	0.012	—	0.285	0.026
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	0.101	0.211	0.002	0.472	—	0.098
<i>Sceloporus magister</i>	0.002	0.019	0	0.024	0.183	—

Table 5:

Average numbers of observed lizards per hour during October in 1982 and June in 1983. (Modified from Ortega et. al. 1986).

Transect beginning (h)	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
No. of transects 1982	2	2	2	6	6	9	7	5	8	3	2	2	2	D
1983	5	4	5	5	5	2	2	2	2	5	6	5	5	S
<i>Uta stansburiana</i> 1982			14	28	23	21	27	29	26	28				0.56
1983	12	22	13	7							9	13	1	0.40
<i>Cnemidophorus tigris</i> 1982			1	7	6	3	4	2						0.30
1983	2	3	3	2							2	1		0.37
<i>Uma notata</i> 1982			7	16	13	13	19	24	28	25				0.51
1983	3	6	6	2							8	7	2	0.42
<i>Callisaurus draconoides</i> 1982			6	10	24	17	14	11	7	4				0.44
1983	2	4	6	3							2	2		0.31
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> 1982			2	5	4	2	1	1						0.26
1983		3	3	2	1						1	2	1	0.34

Table 6:

Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the studied species. (Modified from Ortega-Rubio et al., in press)

	D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
Year	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
No. of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
No. of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Coleoptera															
Undetermined					0.033	121	.002	.003	014	012	023	022	.011	.015	007
Chrysomelidae				087			034							001	
Curculionidae	021			.009	.004	015		.001		003	023	005	002		
Tenebrionidae	042						.005	003	028	.026	036	.005	002	.027	010
Cupedidae			.004				.002	002	.133	.001		005	.002	003	013
Carabidae							.002								
Rhyssodidae														.001	
Scolytidae											002		*		
Meloidae								001						007	001
Coccinellidae				015				006							
Alleculidae				004											
Corylophidae								001							
Scaphinidae								001							
Histeridae									005						
Orthoptera:															
Undetermined				.005	.011		.003			.011		016	.002		004
Acrididae				.005	.011	030	.003	.001		001	002		.001	016	.004
Gryllidae													.001		
Blattellidae													.004	001	
Polyphagidae											.002			001	.001
Lepidoptera:															
Undetermined				.009	.007		.010	.001		.018	.002		.001	001	.001
Pyrilidae				.069			.002								
Gracilaridae				.055			036	.001		003	.002	.071	.021		014
Noctuidae				.002			.012			.003		011	.007	.003	.014
Incurvaridae				.009											
Pterophoridae										.001					
Micropterisidae						030						005	.002		
Sesidae					007										
Colephoridae								.001							
Gleichenidae											.002				
Hymenoptera															
Undetermined	.08	063	.06	.062	.112	.061	088	.008	.009	.048	.023	.005		.001	003
Formicidae	.08	271		.010	.104	.212	.085	.193	.798	074	.503	424		.004	.001
Braconidae				.007			.012								
Ichneumonidae				.005											
Andrenidae				.016		015									
Halictidae				.007		002									
Sphecidae				.011	.033	.030	075	004		.014	.008	.011		001	
Cephyidae						003				.001					
Xyelidae						002									
Vespidae	007					.007				.003					
Mutilidae										.001					
Colletidae										.001					
Pompilidae				.015				.001							
Gasteruptionidae				.004											
Apidae								001			011				
Tiphiidae								.001							
Evanidae								001							
Tenthredinidae											.002				

Table 6 (cont.)

Year	D. dorsalis			C. droconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris				
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84		
No. of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20		
No. of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690		
Hemiptera:																	
Indetermined		.021		.032	.089	121	.020	.004		.051	.013	.011	.002		.001		
Lygaeidae		.021		466	297		.246	.421	.005	.257	.023	.005	.009		.018		
Pyrrhocoridae				.007	.297		.049	.004		.005	.019				.004		
Pentatomidae		.021		.002	.007		.005	.005		.012			.004		.003		
Miridae							.041	.028									
Cycadidae							.002	.023			.021				.001		
Hydrometidae									.001						.001		
Coreidae											.011		*		.001		
Tingidae								.012									
Diptera:								.001									
Indetermined				.007		121	.007	.001		.003			.001				
Empididae				.002													
Asilidae				.005			.002						.001				
Muscidae				.030			.002			.001							
Phoridae							.002										
Therevidae							.002										
Cecidomyiidae								.001			.004						
Homoptera:																	
Cicadellidae				.005	.145	.152	.168	.247	.005	.135	.011	.147	.031	.131	.007		
Orthozidae													*				
Dvetyopharidae													*				
Isoptera:																	
Termitidae				.057	.011	.061	.010			.083	.225	.223	.890	.750	.897		
Neuroptera:																	
Indetermined					.007					.001			*				
Myrmeleontidae				.009	.030	.030	.014	.011	.005	.005	.004	.011	.009	.005	.001		
Osmiidae							.003	.010		.008			.001				
Acan:				.001	.004					.204	.001		*				
Araneidae:																	
Indetermined					.004	.020		.001		.003	.008						
Theraphosidae				.009	.033		.003	.001		.004	.011	.005	.002	.008	.013		
Diplura:																	
Solpugida					.014					.003							
Scorpiones										.001		.005	.003		.001		
Isopoda																	
Thysanoptera:																	
Indetermined																	
Thripidae		.063		.012													
Scolopendromorpha:																	
Vegetalis	760	438	1.00							.002							
Uta stansburiana:																	
C. tigris														.002	.001		
D	1.67	3.59	1.00	4.12	6.86	8.10	8.49	3.60	1.53	6.90	3.24	3.89	1.26	1.72	1	2	4

Table 7:
Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the studied species.

Year	D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
No. of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
No. of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Coleoptera															
Indetermined				.022	*	*	*	*	*	.02	.002	.055	.037		
Chrysomelidae			.034		.013								*		
Curculionidae	*		.012	*	.017			.012	.007	*	.043	*			
Tenebrionidae		*					.017	*	.060	190	.002	*	107	.022	
Campidae				*			.003	.005	.071	*	*	.001	.024	.007	
Carabidae							*								
Rhyssidae															
Scolytidae													.003		
Meloidae								.011					*		.003
Coccinellidae								.015							
Alleculidae				*	.021										
Corylopoidea								*							
Scaphididae								*							
Histeridae								.018							
Orthoptera:															
Indetermined				*	*		*			.061	*	.005	*		
Auridae				.138	.236	.391	.024	*		.068	.010		.006	.195	.215
Gryllidae												.114			
Blattellidae													.161	.010	
Polyphagidae											.009		.003	.016	.051
Lepidoptera:															
Indetermined	*			*			.014	*		.066	*	*	*	*	.009
Pyralidae				.085			*			*			*	*	
Gracilariidae				.233			.002	.014		.015	*	.825	.067	*	.206
Noctuidae				.003			.014			*		.052	*	*	.145
Incurvaridae				.019											
Pterophoridae										.001			*	*	
Myropterensyidae						.440							*	*	
Sesidae					.002										
Colophoridae								*							
Gelechiidae											.001				
Hymenoptera															
Indetermined	*	*		*	.060	*	*	*	*	.135	*	*	*	*	*
Formicidae	*	*		.013	.073	.045	.010	.363	.882	.038	.047	.050		.001	*
Braconidae				.001			.004								
Ichneumonidae				.001											
Andrenidae				.008		.158									
Halictidae				.054		*									
Sphecidae				.024	.010	*	.480	*		.016	.094	.01	*		
Cephyidae							*			.007					
Xyelidae						.002									
Vespidae	*					.011				.001					
Mutillidae										*					
Colletidae										.009					
Pompilidae					.075			.001							
Gasteroptidae				.001											
Apidae										.012		.040			
Tiphidae										.005					
Evauidae								.001							
Hemiptera:															
Terribidae											*				
Hemiptera															
Indetermined	*			*	*	.029	*	.007	*	*	*	*	.001	*	*
Lygaeidae	*			.181	.228		.051	.163	.022	.237	.022	*	.083	.062	

Table 7 (cont.);

Year	D. dorsalis			C. draconoides			U notata			U stansburiana			C tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
No. of stomachs	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
No. of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Pythocoridae				.067	.003		.019	.005		.012	.142			*	
Pentatomidae	*			*	.029		.022	.096		*			.023	*	
Miridae							.035	.030							
Cydnidae							.001	.128			.038			*	
Hydrometidae										*					*
Coreidae															*
Tingitidae								.016			.030		*		
Diptera; Indetermined				*		*	.082	.006		*			*		*
Empididae				*											*
Ashidae				.009			*								
Muscidae				.108			.003	*		.036					
Phoridae							*								
Theravidae															
Cecidomyiidae								*			.88			*	
Hemiptera; Indetermined															
Cicadellidae				*	.037	.078	.012	.013	*	.087	.007	.005	.022	.064	.004
Orthizzidae													*		
Dytiscopharidae													*		
Isoptera; Termitidae				*	.005	*	.001			.043	.211	.023	.346	.163	.304
Neuroptera; Indetermined					*					*			*		
Myrmeleontidae				.212	.091	*	.001	.002	.008	.024	.014	*	.002	.149	*
Osmiidae							.002	.006		.022					
Acari				*	*					.026	*		*		
Araneida; Indetermined					*	.017	*	*		*	.002				
Theraphosidae				.003	.016		.001	*		.006	.034	*	.007	.144	.001
Diptera							*			*					
Solpugida										.017			.034	*	
Dermaptera; Indetermined												.022	*		
Labridae													*		
Scorpionidae													.077		
Isopoda													*		
Thysanoptera; Indetermined		*													
Thripidae		*													
Scolopendromorpha											.009				
Vegetals	1.00	1.00	1.00												
Uta stansburiana															.016
C. tigris															.057
D	1.00	1.00	1.00	7.38	5.42	2.81	3.72	5.03	1.28	9.45	7.95	1.46	5.51	8.85	4.84

Table 8:

Values of trophic niche overlap for the five species and the three years studied. The upper part shows the values considering volume contribution of prey taxa by volume, and the lower part the values considering the frequency by numbers (Modified from Ortega-Rubio et al., In press)

	<i>D. dorsalis</i>			<i>C. draconoides</i>			<i>U. notata</i>			<i>U. stansburiana</i>			<i>C. tigris</i>		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
<i>D. dorsalis:</i>															
1982	—	1.00	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1983	.828	—	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1984	.984	.829	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. draconoides:</i>															
1982	016	065	0	—	.563	.251	.147	.232	.046	.518	.138	.634	.205	.251	.467
1983	.061	.214	0	.807	—	.514	.117	.313	.184	.114	.105	.14	.131	.166	.373
1984	.081	.345	0	.093	.515	—	*	*	.076	.180	*	*	.016	.274	.309
<i>U. notata</i>															
1982	.57	.193	0	.768	.929	.465	—	.073	.022	.148	.288	.007	.027	.052	.034
1983	.039	.223	0	.771	.910	.710	.907	—	.820	.434	.179	.084	.095	.127	.015
1984	.104	.150	0	.028	.281	.313	.255	.371	—	*	.134	.060	*	.017	*
<i>U. stansburiana</i>															
1982	.037	.154	0	.698	.797	.951	.764	.783	.201	—	.286	.063	.282	.429	.223
1983	.098	.480	0	.113	.334	.509	.299	.376	.895	.312	—	.027	.503	.545	.440
1984	.087	.432	0	.100	.376	.662	.395	.449	.826	.377	.942	—	.179	.014	.491
<i>C. tigris:</i>															
1982	.003	*	0	.127	.053	.337	.056	.023	*	.236	.406	.453	—	.468	.625
1983	*	.007	0	.138	.117	.258	.134	.102	.008	.296	.411	.488	.989	—	.543
1984	*	.002	0	.117	.006	.181	.036	.004	.004	.222	.047	.455	.999	.985	—

Table 9:

Average values of trophic niche overlap for the five species considering the frequency of each prey category. (Modified from Ortega-Rubio et al., In press)

	<i>D. dorsalis</i>				
<i>D. dorsalis</i>	0.880				
<i>C. draconoides</i>	0.087	0.472			
<i>U. notata</i>	0.125	0.575	0.511		
<i>U. stansburiana</i>	0.143	0.504	0.554	0.554	
<i>C. tigris</i>	0.001	0.148	0.041	0.334	0.991

Table 10:

Average values of trophic niche overlap for the five studied species considering the contribution of the volume of each Prey Taxa category. (Modified from Ortega-Rubio et al., In press).

D. dorsalis					
D. dorsalis	1 000	C. draconoides			
C. draconoides	0	0.443	U. notata		
U. notata	.0	0.124	0.305	U. stansburiana	
U. stansburiana	0	0.189	0.137	0.125	C tigris
C. tigris	0	0.244	0.041	0.345	0.545

Table 11:

Average values of the product of two components measures of trophic niche overlap. (Modified from Ortega-Rubio et al., In press).

D. dorsalis					
D. dorsalis	0 094	C. draconoides			
C. draconoides	0 044	0.458	U. notata		
U. notata	0.063	0.350	0.408	U stansburiana	
U. stansburiana	0 072	0.347	0.346	0.335	C. tigris
C. tigris	0.001	0.196	0.041	0.340	0.760

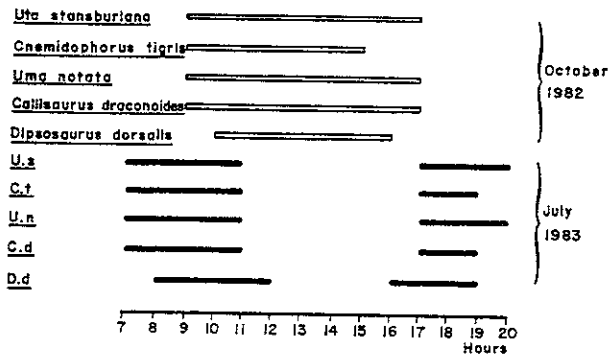


Fig. 1: Daily activity cycles for the main lizard species of the zone and for the two studied seasons (Modified from Ortega et al., 1986.)

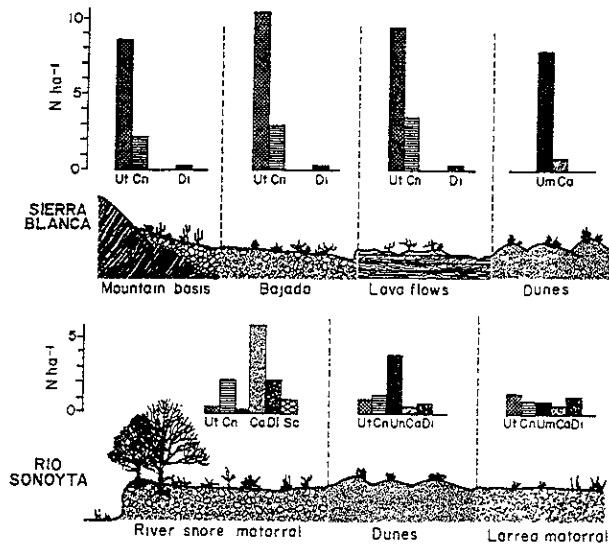


Fig. 2: Mean number of individuals per hour for the most common species recorded along the two transects during the hours of highest activity. (Modified from Gonzalez-Romero et al., 1989.)

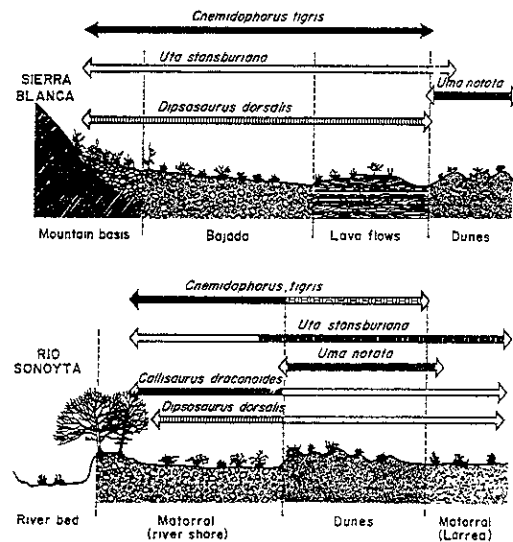


Fig. 3: Lizard species distribution along two topographic gradients. (Modified from Ortega et al., 1989).



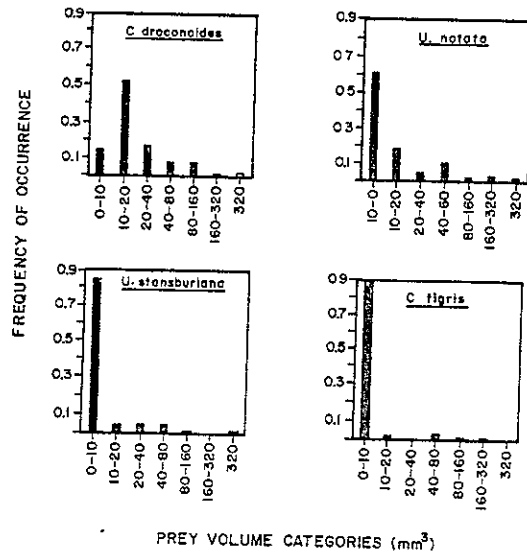


Fig. 4: Frequency distribution by volume of major prey taxa consumed. (From Ortega-Rubio et al., In prep.).

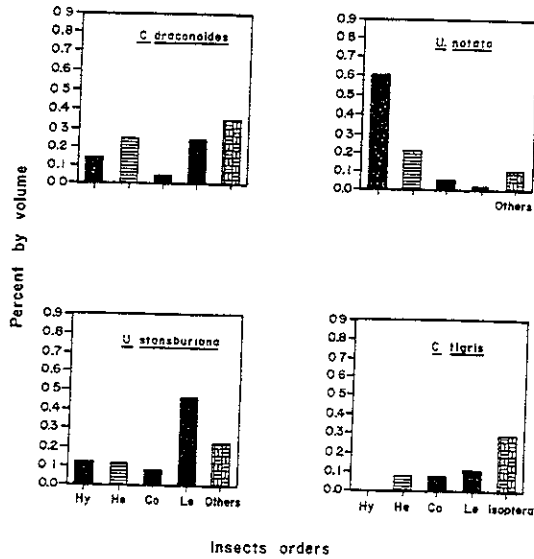


Fig. 5: Prey size (volume of items in mm³) consumption spectra for the six studied species. (From Ortega-Rubio et al., in prep).

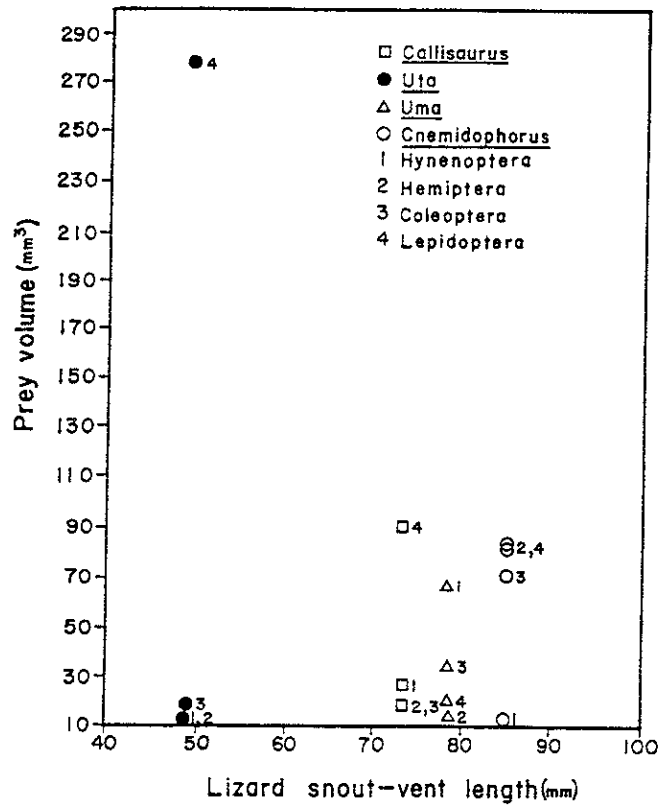


Fig. 6: Relationship between average prey volumes and average body length among the studied species.
 (From Ortego-Rubio et al., In prep.)

CAPITULO VII

Ortega, A., R. Barbault y A. González-Romero. 1992. The ecological organization of a highly diverse desert lizard community in Mexico. Pp. 207-239. In: V. Sokolov., G. Hlffter y A. Ortega (eds.). Vertebrate ecology in arid zones of Mexico and Asia. MAB-Instituto de Ecología, A. C.-CIBNOR. 205 pp.

CHAPTER 7

**THE ECOLOGICAL ORGANIZATION OF A
HIGHLY DIVERSE DESERT LIZARD COMMUNITY
IN MEXICO**

*Alfredo Ortega-Rubio, Robert Barbault
and Alberto González-Romero*

Abstract

The ecological structure of a highly diverse desert lizard guild located in the State of Sonora, México, was studied during 1982, 1983 and 1984. The community is composed of 17 species and the habitat, microhabitat and daily temporal prey taxa and prey size utilization were analyzed. It was found that the diurnal rhythms of the most common species were very similar during the same season, but varied extensively from Summer to Autumn. These rhythms were obviously dependent on the thermal constraints of the environment; these constraints were so restrictive that they led to an almost identical activity pattern in all species.

It was also observed that highly specialized species showed a very low variation in food habits; the opposite occurred with more eclectic predators. Food specialization can also sway the expected correlation between the size of the predator and the size of their prey. Food niche overlaps, analyzed to insect's family level, both at taxonomical and prey volume level were persistently low. Thus food niche structuring could play a determining role in organizing this lizard guild. Habitat selection plays also a determining role in the organization of this lizard guild, which is attained by the microhabitat niche segregation. The determinant role that selection of species plays in the use of the three main axis of the niche and by the way of the structuring of this community as well as its ecological meaning are discussed.

Introduction

The importance of resource partitioning in reducing the potential competition among the species that constitute a guild and so contributing to the species richness, has been reiteratively outlined by many authors during the past twenty years since the homage to Santa Rosalía, Hutchinson (1959), classic work. For a short review of the studies on lizards, the reader is referred to: Barbault, 1977, 1981; Barbault and Grenot 1977; Barbault and Maury, 1981; Huey and Pianka, 1977; Mellado, 1980; Pianka, 1975; Schoener, 1968, 1975; Simon and Mitternord, 1976.

Usually, resource partitioning is studied on three niche dimensions: space (Barbault and Grenot 1977; Ortega *et al.*, 1982;), time (Barbault, 1977; Ortega, *et al.* 1984;) and food (Barbault *et al.* 1985; Mou and Barbault, 1986). It has been assumed that the space partitioning is by far the most common way to promote ecological segregation between co-occurring species, followed by direct food partitioning and temporal segregation (Schoener, 1974). However, in the case of desert lizard communities it has been observed that the ecological organization among sympatric species (on the three main axis of the niche) is not the result of the dynamics of competitive interactions alone but reflects the ecological constraints of each species (Barbault and Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1984; Toft, 1985).

To better understanding the constraints that shape lizard communities, one can resort to broad comparisons among large communities that evolved independently (Orians and Solbrig, 1977, Pianka, 1986). It is also possible to deal with more detailed studies concerning a well defined community, in a shorter spatial and temporal scale (Barbault and Maury, 1981). Conceived in such form, and as part of a more general comparative study of desert lizard guilds, the main objective of this work is the analysis of resource partitioning along the three main axis of the niche in one desert lizard guild of México.

Material and Methods

The study area

The field work was carried out during 1981-1983 in the region of the El Pinacate (31° 52' N, 112° 51' W) which is the most arid part of the most arid desert of México: the Sonora Desert (Fig. 1). Annual precipitation varies between 64 mm and 200 mm with rainfall patterns highly unpredictable (Ezcurra, *et al.*, 1982). The rainfall seasonal cycle and monthly temperature for the two years of study are shown in Fig. 2.

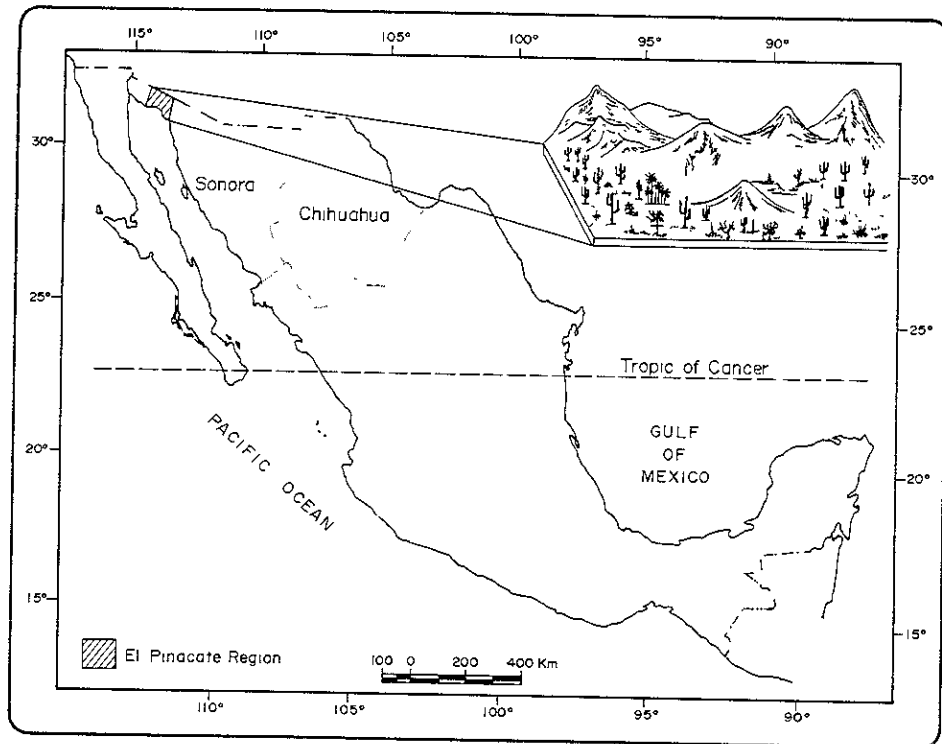


Figure 1.- Localization of the El Pinacate Región.

VERTEBRATE ECOLOGY IN ARID ZONES

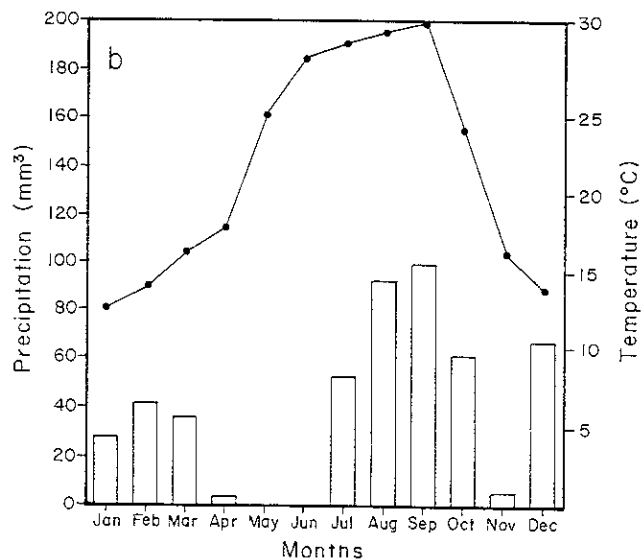
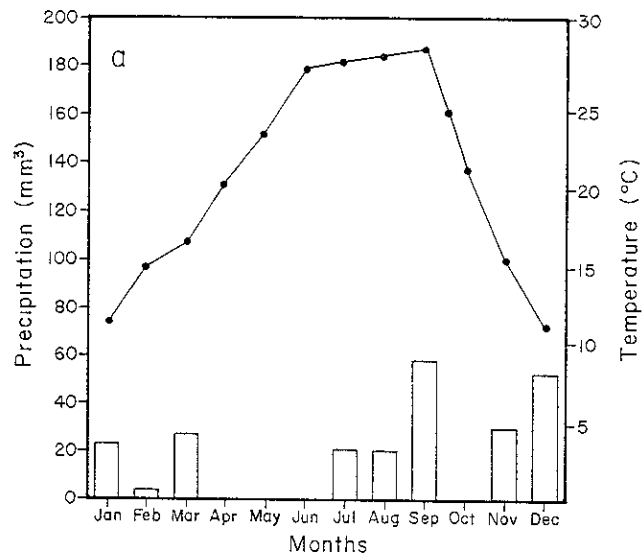


Figure 2.- Mean monthly precipitation and temperature for 1982 (a) and for 1983 (b) in the study zone.

The species

The complete lizard guild of El Pinacate comprises 17 species (censuses carried out during several years by González-Romero), although only 12 were observed on the studied transects (marked with *).

- 13 Iguanidae: *Callisaurus draconoides* *, *Crotaphytus collaris* *, *Dipsosaurus dorsalis* *, *Gambelia wislizeni* *, *Phrynosoma solare*, *P. m'calli* *, *P. platyrhinus* *, *Sauromalus obesus* *, *Sceloporus magister* *, *Uma notata* *, *Urosaurus graciosus*, *U. ornaus* * and *Uta stansburiana* *.

- 1 Teiidae: *Cnemidophorus tigris* *.
- 1 Xantusidae: *Xantusis vigilis*
- 1 Gekkonidae: *Coleonyx variegatus*
- 1 Helodermatide: *Heloderma suspectum*

Among the potential predators of lizards in the study zone, the following were observed: snakes: *Masticophis flagellum*, *Pitouphis melanoleucus*, *Salvadora hexalepis*, *Lampropeltis gelulus*; mammals: *Canis latrans*, *Urocyon cyneroargenteus*, *Vulpes macrotis*, and *Basariscus astutus*; birds of prey: *Buteo jamaicensis*, *Parabuteo uncintus*, *Falco sparverius* and *Circus cianeus*; rattlesnakes: *Crotalus atrox*, *C. cerastes* and *C. scutulatus*. However, at present we have not data on the impact of predation over the lizard populations.

Methods

After various prospective surveys (A. González-Romero in 1980 and 1981), two study sites were censused during October 18 to 28, 1982 and during June 16 to 28, 1983. (Ortega *et al.* 1986). Seven types of habitats were distinguished along the two transects: mountain basis, mountain slope scrub or bajada, lava flows and dunes in the La Sierra Blanca transect, and river-shore scrub in the Rio Sonoyta transect (Fig. 3).

In each habitat two of us (Alfredo Ortega and Robert Barbault during 1982; Alfredo Ortega and Alberto González during 1983) walked along randomly from 07:00 to 20:00 hrs. for one hour census periods. We walked keeping a distance of 7 m between us and looking for lizards within this 7m wide path. Such distance was chosen in function of the visibility conditions. For each observed lizard we recorded the following data: species, hour and microhabitat. Twelve types of microhabitat were recognized (González-Romero *et al.*, 1989): ground, ground under shrub, ground under tree, sand, sand under shrub, sand (in), rocks, lava, fallen branches, scrub basis, tree and crevice (in). During the same days time was dedicated to collecting the available adults of each species in order to analyze the stomach content. The lizards were fixed in 10% formalin.

The stomach content was extracted in the laboratory and observed under a binocular stereoscopic microscope. The food items of the insectivorous lizards were identified to the level of family. Each item was also measured with an ocular micrometer.

Habitat and microhabitat niche breadth as well as trophic and temporal niche breadths were calculated using the diversity measure of Simpson (Levins, 1968):

$$B = (\sum p_i^2)^{-1}$$

where p_i is the proportion of individuals found in the i^{th} substrate or habitat. For the daily activity: p_i was (for each species), the proportion of the individuals observed during the hour interval i to the total number recorded over the 13 time spans distinguished. For the trophic axis: p_i was the proportion both by taxonomical level and by size of the preys consumed by each species in relation to the total items consumed by the species under analysis.

Habitat and microhabitat niche overlap among species were measured using Pianka's index (Pianka, 1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} \cdot \sum P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \cdot \sum P_{ik}^2}}$$

where P_{ij} and P_{ik} are the frequencies of utilization of the i^{th} habitat or microhabitat by the j^{th} and k^{th} species.

Trophic and temporal overlaps were similarly estimated. For the case of trophic overlap among species, P_{ij} and P_{ik} represent the frequencies of utilization of the i^{th} taxon or prey size by the j and k species. For the overlap of the temporal niche P_{ij} and P_{ik} represent the proportion of active individuals to the time i^{th} by the species j and k respectively.

As emphasized by Ricklefs and Lau (1980) there are no simple statistical methods to calculate the confidence limits of such estimates, which does not prevent our results from being discussed.

Results

Species abundance

The five most commonly recorded species in the study area are *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris*, *Dipsosaurus dorsalis*, *Uma notata* and *Callisaurus draconoides*. They represent 96 % of all sighted individuals in 1982, and 95 % in 1983.

The censuses along the transects during the hours of highest activity of diurnal lizards (Ortega *et. al*, 1986) provide rough estimates of population densities. The average distance walked per hour was 3,600 m which corresponds to a surface of 25,200 m². The densities calculated in this way are minimum densities (mean number of active individuals per ha.) and were corrected by multiplying the abundances of *Cnemidophorus tigris* by a factor of two, because it has been observed that the abundances calculated from censuses during periods of lizard maximum activity correspond to approximately half of the real densities (measured by mark-recapture methods on quadrants) for the "sit and wait" species, but only to one quarter for the widely foraging species (Barbault and Maury, 1981). From Fig. 3, it follows that each Sierra Blanca habitat is mainly dominated by only one or two species: *Uma notata* on the dunes and the pair *Uta stansburiana*/*Cnemidophorus tigris* elsewhere. The Sonoyta communities are enriched by *Callisaurus draconoides*, a new common species near the river bank, while density of *Uta stansburiana* is dropping sharply.

Spatial distribution of the Species

The spatial distribution of the main species are shown in Fig. 4 and their spatial niche width are presented in Table 1. It can be seen that three out of the five most common species recorded in the area are widely distributed (*Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris* and *Dipsosaurus dorsalis*) while the other two (*Uma notata* and *Callisaurus draconoides*) seem to be restricted to one habitat only (sand dunes for the former and river shore brush for the latter). Concerning the less frequently observed species we can also observe that *Sceloporus magister* is strictly confined to riparian "forest"; *Sauromalus obesus* to lava flows; *Crotaphytus collaris* to mountain slopes and *Gambelia wislizenii* to bush-landscapes (brushes or fixed dunes) near rivers.

The overlap values of spatial niches between the main species are given in Table 2. There is a high overlap (> 0.80) between *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris*, as well as among *Dipsosaurus dorsalis*, *Sceloporus magister* and *Callisaurus draconoides*.

Further analysis of these data show how these species use the various microhabitats or substrates (Table 3). Since the species distribution over the microhabitat range did not change significantly from 1982 to 1983, the data for the two sampled periods were pooled together. While *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris* appear as poorly specialized, most species seem mainly restricted to a well defined microhabitat category: *Uma notata* to sandy substrates; *Sceloporus magister* and *Urosaurus ornatus* to trees; *Crotaphytus collaris* to rocky outcrops; *Sauromalus obesus* to basaltic flows and *Dipsosaurus dorsalis* to bushes covered areas.

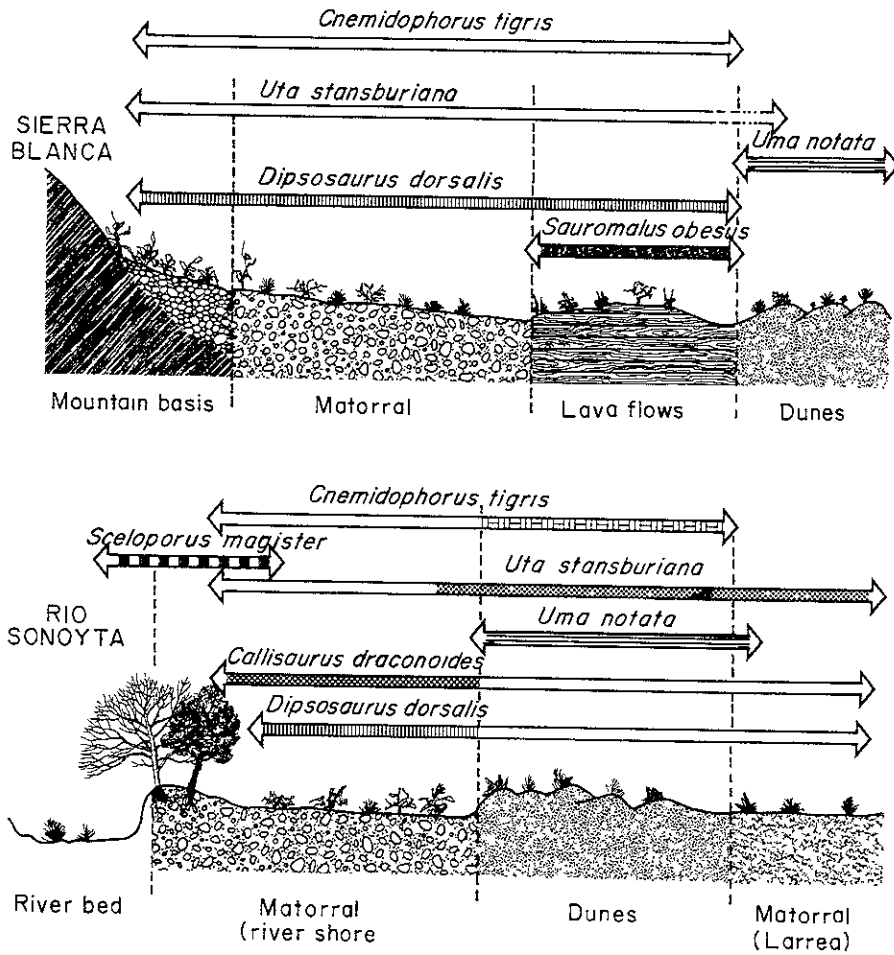


Figure 3.- Distribution of lizard species along the two topographic gradients.

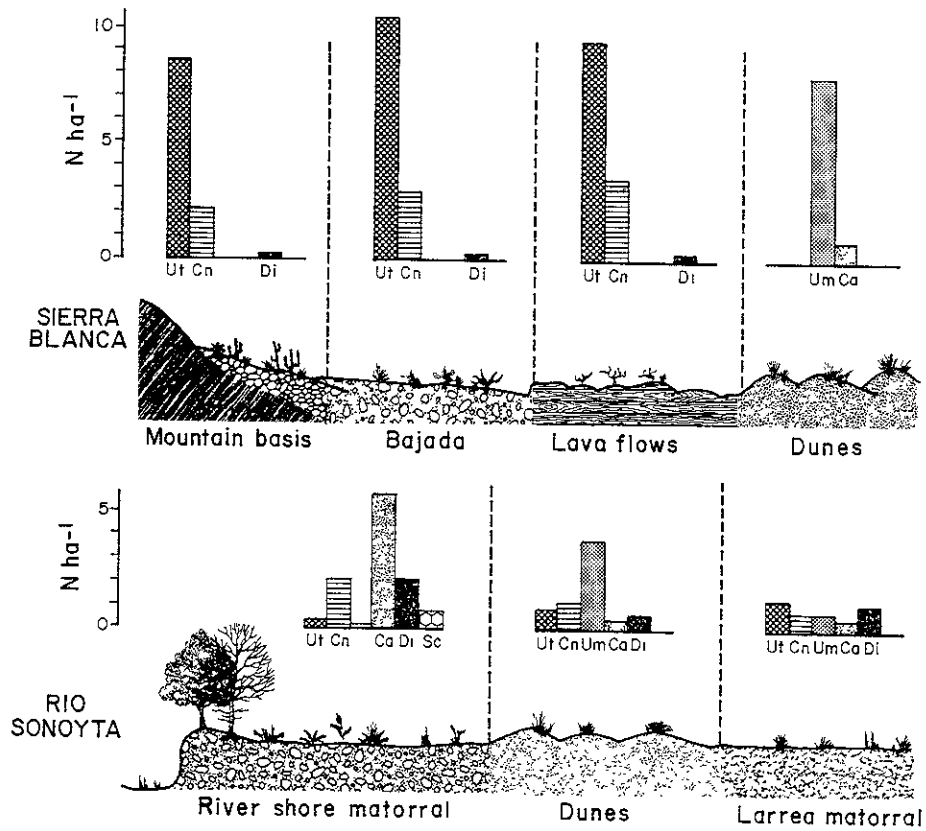


Figure 4.- Number of individuals per ha for the most common species recorded along the two transects during the hours of highest activity.

Table 1.- Habitat niche breadth (B) for the 12 species in 1982 (7 habitats sampled) and 1983 (6 habitats sampled) and mean standardized habitat niche breadth (B).

	1982		1983		B
	counted	B	counted	B	
<i>U. stansburiana</i>	574	3.49	336	3.13	0.42
<i>C. tigris</i>	105	4.46	62	4.31	0.62
<i>U. notata</i>	192	1.93	146	1.73	0.15
<i>C. draconoides</i>	111	1.19	86	1.71	0.09
<i>D. dorsalis</i>	38	3.78	55	1.86	0.32
<i>S. magister</i>	22	1.00	12	1.55	0.05
<i>P. platyrhinos</i>	6	3.01	0		0.34
<i>C. collaris</i>	0		5	1.00	0
<i>G. wislizeni</i>	0		10	1.00	0
<i>S. obesus</i>	2	2.00	1	1.00	0.08
<i>U. ornatus</i>	3	1.00	0		0

Table 2.- Habitat niche similarity values between the main species in 1982 (first line) and 1983 (second line).

	S. <i>stansburiana</i>	C. <i>tigris</i>	U. <i>notata</i>	C. <i>draconoides</i>	D. <i>dorsalis</i>	S. <i>magister</i>
<i>Uta stansburiana</i>	-	0.843	0.062	0.030	0.472	0.024
	-	0.934	0.018	0.021	0.130	0.026
<i>Cnemidophorus tigris</i>		-	0.057	0.524	0.723	0.515
		-	0.058	0.184	0.293	0.233
<i>Uma notata</i>			-	0.023	0.085	0
			-	0.300	0.109	0.196
<i>Callisaurus draconoides</i>				-	0.561	0.998
				-	0.929	0.928
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>					-	0.525
					-	0.986
<i>Sceloporus magister</i>						-
						-

The overlap values at the level of microhabitats show (Table 4) that large values are found between *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris*; *Callisaurus draconoides* and *Dipsosaurus dorsalis*, and also *Cnemidophorus tigris* and *Callisaurus draconoides* and *Dipsosaurus dorsalis*.

Considering both aspects of the spatial dimension and then calculating the mean overlap values between the paired species as the product of the habitat and microhabitat indices, it can be seen (Table 5) that the only large overlap values recorded are those between *Uta stansburiana* and *Cnemidophorus tigris* (0.79 in 1982 and 0.88 in 1983) and, to a lesser extent those between *Dipsosaurus dorsalis* and *Cnemidophorus tigris* (0.52 in 1982, but only 0.21 in 1983).

Table 3. - Relative distribution of the recorded individuals over the various microhabitats or substrates, and corresponding niche breadth of species (B).

	N	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	B
<i>U. stansburiana</i>	959	.354	.267		.004	.005		.032	.211	.045	.081			3.99
<i>C. tigris</i>	173	.493	.321		.005				.065	.005	.112			2.76
<i>Uma notata</i>	346				.580	.260	.160							2.33
<i>C. draconoides</i>	201	.773	.112	.004	.017	.013	.043			.026	.013			1.63
<i>D. dorsalis</i>	106	.263	.638	.038	.013				.013		.038			2.09
<i>S. magister</i>	34		.114	.800							.029	.057		1.52
<i>P. m'calli</i>	10	.600	.100		.200	.100								2.38
<i>P. platyrhinos</i>	5	.600						.200	.200					2.27
<i>C. collaris</i>	10							1						1.00
<i>G. wislizeni</i>	3		1										.875	1.00
<i>S. obesus</i>		7								.125			.875	1.28
<i>U. ornatus</i>	3											1		1.00

Caption to microhabitats: a=Open ground, b=Ground under shrub, c=Ground under tree, d=Open sand, e=Under shrub, f=In shrub, g=Rock, h=Lava, i=Fallen branches, j=Shrubs basis, k=Tree, l=In cervice.

Table. 4.- Microhabitat niche similarity values between the main species.

	<i>S.</i> <i>stansburiana</i>	<i>C.</i> <i>tigris</i>	<i>U.</i> <i>notata</i>	<i>C.</i> <i>draconoides</i>	<i>D.</i> <i>dorsalis</i>	<i>S.</i> <i>magister</i>
<i>Uta</i> <i>Stansburiana</i>	-	0.939	0.011	0.780	0.777	0.081
<i>Cnemidophorus</i> <i>tigris</i>		-	0.007	0.888	0.720	0.082
<i>Uma</i> <i>Notata</i>			-	0.039	0.017	0
<i>Callisaurus</i> <i>draconoides</i>				-	0.508	0.026
<i>Dipsosaurus</i> <i>dorsalis</i>					-	0.186
<i>Scalaris</i> <i>magister</i>						-

Daily temporal activity of the species

Fifty six transects (3.6 km) were sampled during one hour periods during October, 1982 and 53 transects during June 1983. Respectively 1,106 and 749 lizards pertaining to 10 species were recorded. Only those species observed more than 50 times during each season were considered for analysis. Table 6 shows that there is a close resemblance in the daily activity rhythms among the species during each season which is evidenced by the difference among the rhythms between the Summer and the Fall (Fig. 5).

Among all the pairs considered, the temporal overlap among the five most frequent observed species was always higher than 0.83 during 1983 and 0.73 during 1982 (Table 7).

Table 5.- Mean spatial niche overlap values between the main species in 1982 (first line) and 1983 (second line).

	S. <i>stansburiana</i>	C. <i>tigris</i>	U. <i>notata</i>	C. <i>draconoides</i>	D. <i>dorsalis</i>	S. <i>magister</i>
<i>Uta</i>	-	0.792	0.001	0.023	0.367	0.002
<i>Stansburiana</i>	-	0.877	0	0.016	0.002	0.081
<i>Cnemidophorus tigris</i>		-	0	0.465	0.521	0.042
		-	0	0.163	0.211	0.019
<i>Uma Notata</i>			-	0.001	0.001	0
			-	0.012	0.002	0
<i>Callisaurus draconoides</i>				-	0.285	0.026
				-	0.472	0.024
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>					-	0.098
					-	0.183
<i>Sceloporus magister</i>						-
						-

Food consumption

Prey taxa consumption

According to the diversity of the contribution of all prey taxa to the diet of each species by numbers of prey items (Table 8), as well as by the volume of prey (Table 9), it is possible to observe that there are highly specialized species that resort to a small range of food resources, just like *D. dorsalis* (plants); and species like *C. draconoides* and *U. stansburiana*, that show more diversified alimentary habits. In spite that *U. notata* showed a preference for ants during one of the years studied, it can be considered as a generalists species if the three years and both measures, number and volume are taking into account. *C. tigris* shows a relative specialization considering the number of prey items in relation to termite consumption, but if the prey volume is considered, the diet seems to

Table 6.- Average numbers of observed lizards per hour during October of 1982 and June of 1983.

Transect beginning (h)		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Number of transects	1982	2	2	2	6	6	9	7	5	8	3	2	2	2	D S
	1983	5	4	5	5	5	2	2	2	2	5	6	5	5	
<i>Uta Stansburiana</i>	1982			14	28	23	21	27	29	26	28				0.56
	1983	12	22	13	7						9	13	1		0.40
<i>Cnemidophorus tigris</i>	1982			1	7	6	3	4	2						0.30
	1983	2	3	3	2						2	1			0.37
<i>Uma notata</i>	1982		7	16	13	13	19	24	28	25					0.51
	1983	3	6	6	2						8	7	2		0.42
<i>Callisaurus draconoides</i>	1982		6	10	24	17	14	11	7	4					0.44
	1983	2	4	6	3						2	2			0.31
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	1982		2	5	4	2	1	1							0.26
	1983		3	3	2	1					1	2	1		0.34

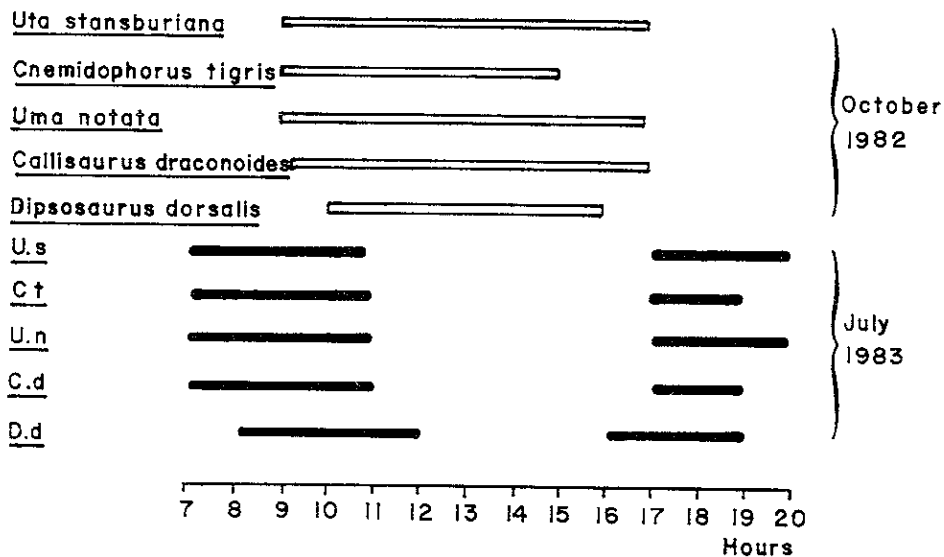


Figure 5.- Daily activity cycles for the main lizard species of the zone for the two studied seasons.

Table 7.- Daily activity cycles for five species during October, 1982 and June, 1983.

	<i>U.s</i>	<i>C.t</i>	<i>U.n</i>	<i>C.d</i>	<i>D.d</i>
<i>Uta</i>	-	0.78	0.97	0.74	0.73
<i>Stansburiana</i>		0.95	0.91	0.89	0.89
<i>Cnemidophorus</i>	0.78	-	0.73	0.89	0.88
<i>tigris</i>	0.95		0.87	0.96	0.90
<i>Uma</i>	0.97	0.73	-	0.71	0.71
<i>notata</i>	0.91	0.87		0.83	0.82
<i>Callisaurus</i>	0.74	0.89	0.71	-	0.96
<i>draconoides</i>	0.89	0.96	0.83		0.91
<i>Dipsosaurus</i>	0.73	0.88	0.71	0.96	-
<i>dorsalis</i>	0.89	0.90	0.82	0.91	

Tables 8 and 9 also show that there is a relation between specialization of the diet and the stability of type and volume of prey items consumed: the species with high specialization show a very low variation among the years. This is the case of *D. dorsalis* and *C. tigris*.

The other three species show the broadest differences among the type and volume of prey items consumed: *C. draconoides*, *U. notata* and *U. stansburiana* show higher values of diversity of preys consumed during 1982 and 1983 than during 1984. Such difference is much more noticeable in the case of *U. stansburiana*.

Fig. 1 shows the average values of temperature and precipitation during the years of 1982 and 1984. Even when no data are available for 1984, it can be seen that the values of temperature are more stable among the years and also more predictable.

Prey size utilization

Fig. 5 shows that the four insectivorous species predate mainly upon relatively small prey items (1 to 20 mm³). Such size specialization is more evident in *C. tigris* and *U. stansburiana* but not so in the case of *U. notata* and *C. draconoides*.

Table 8.- Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the Studied Species.

SPECIES	D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
YEAR	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Order															
Family															
Coleoptera															
Indetermined				.033	.121		.002	.003	.014	.012	.023	.022	.001	.015	.007
Chrysomélidae				.087			.034							.001	
Curculiónidae	.021			.009	.004	.015		.001		.003	.023	.005	.002		
Tenebriónidae	.042						.005	.003	.028	.026	.036	.005	.002	.027	.010
Cupédidae		.004					.002	.002	.133	.001		.005	.002	.003	.013
Carabidae							.002								
Rhysodidae															
Scolytidae													.001		
Meloidae											.002				
Coccinellidae					.015		.001						.007	.001	
Alleculidae					.004		.006								
Corylopnidae							.001								
Scaphidiidae							.001								
Histeridae									.005						
Orthoptera															
Indetermined				.005	.011		.003			.011	.016	.002		.004	
Acridae				.005	.011	.030	.003	.001		.001	.002		.001	.016	.004
Gryllidae													.001		
Blatellidae													.004	.001	
Polyphagidae											.002		*	.001	.001
Lepidoptera															
Indetermined	.08			.009	.007		.010	.001		.018	.002		.001	.001	.001
Pyralidae				.069			.002								
Gracilariidae				.055			.036	.001		.003	.002	.071	.021		.014
Noctuidae				.002			.012			.003		.011	.007	.003	.014
Incurvariidae				.009											
Pterophoridae										.001					
Mycropterisydae						.030						.005	.002		
Sesiidae				.007											
Coleophoridae							.001								
Gelechiidae											.002				
Hymenoptera															
Indetermined	.08	.063	.06	.062	.112	.061	.088	.008	.009	.048	.023	.005		.001	.003
Formicidae	.08	.271		.010	.104	.212	.085	.193	.798	.074	.503	.424		.004	.001
Braconidae				.007			.012								
Ichneumonidae				.005											
Andrenidae				.016	.015										
Halictidae				.007	.002										
Sphecidae				.011	.033	.030	.075	.004		.014	.008	.011		.001	

Table 8.- Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the Studied Species. (continuation).

SPECIES		D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
YEAR		82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach		10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items		13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Order	Family															
	Cephycidae						.003				.001					
	Xyelidae						.002									
	Vespidae	.037					.007				.003					
	Mutillidae										.001					
	Collectidae										.001					
	Pompilidae					.015		.001								
	Gasteruptiidae					.004										
	Apidae							.001			.011					
	Tiphiidae							.001								
	Evanidae							.001								
	Hymenoptera															
	Tenthredinidae										.002					
	Hemiptera															
	Indetermined	.021			.032	.089	.121	.020	.004		.051	.013	.011	.002		.001
	Lygaeidae	.021			.466	.297		.246	.421	.005	.257	.023	.005	.009	.018	
	Pyrhocoridae				.007	.007		.049	.004		.005	.019			.004	
	Pentatomidae	.021			.002	.007		.005	.005		.012			.004	.003	
	Miridae							.041	.028							
	Cydniidae							.002	.023			.021			.001	
	Hydrometidae								.001						.001	
	Coreidae							.012			.011		*			
	Tingitidae							.001								
	Diptera															
	Indetermined				.007		.121	.007	.001		.003			.001		
	Empididae				.002											
	Asilidae				.005			.002						.001		
	Muscidae				.030			.002			.001					
	Phoridae							.002								
	Therevidae											.004				
	Cecidomyiidae								.001					.001	.001	.001
	Homoptera															
	Indetermined															
	Cicadellidae				.005	.145	.152	.168	.247	.005	.135	.011	.147	.031	.131	.007
	Orthezidae													*		
	Dyctyopharidae													*		
	Isoptera															
	Termitidae				.057	.011	.061	.010			.083	.225	.223	.890	.750	.897
	Neuroptera															
	Indetermined					.007					.001			*		
	Myrmeleontidae				.009	.030	.030	.014	.011	.005	.005	.004	.011	.009	.005	.001
	Osmiidae							.003	.010		.008			.001		

Table 8.- Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the Studied Species. (continuation).

SPECIES		D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
YEAR		82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach		10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items		13	27	4	436	269	33	1590	403	218	732	471	184	2469	960	690
Order	Family															
Acan					.001	.004					.204	.001		*		
Araneida	Indetermined					.004	.020	.001			.003	.008				
	Theraphosidae				.009	.033		.003	.001		.004	.011	.005	.002	.008	.013
Diplura						.014					.003					
	Solpugida										.001		.005	.003		.001
Dermaptera	Indetermined												.011			
	Labirudirae													.001		
Scorpionidae																
Isópoda														*		
Thysanoptera	Indetermined		.063													
	Thripidae		.021													
Scolopendromorpha													.002			
Vegetals		.760	.438	1.00												
U. stansburiana																.002
C. tigris																.001
D	1.67	3.59	1.00	4.12	6.86	8.10	8.49	3.60	1.53	6.90	3.24	3.89	1.26	1.72	1.	2
																4

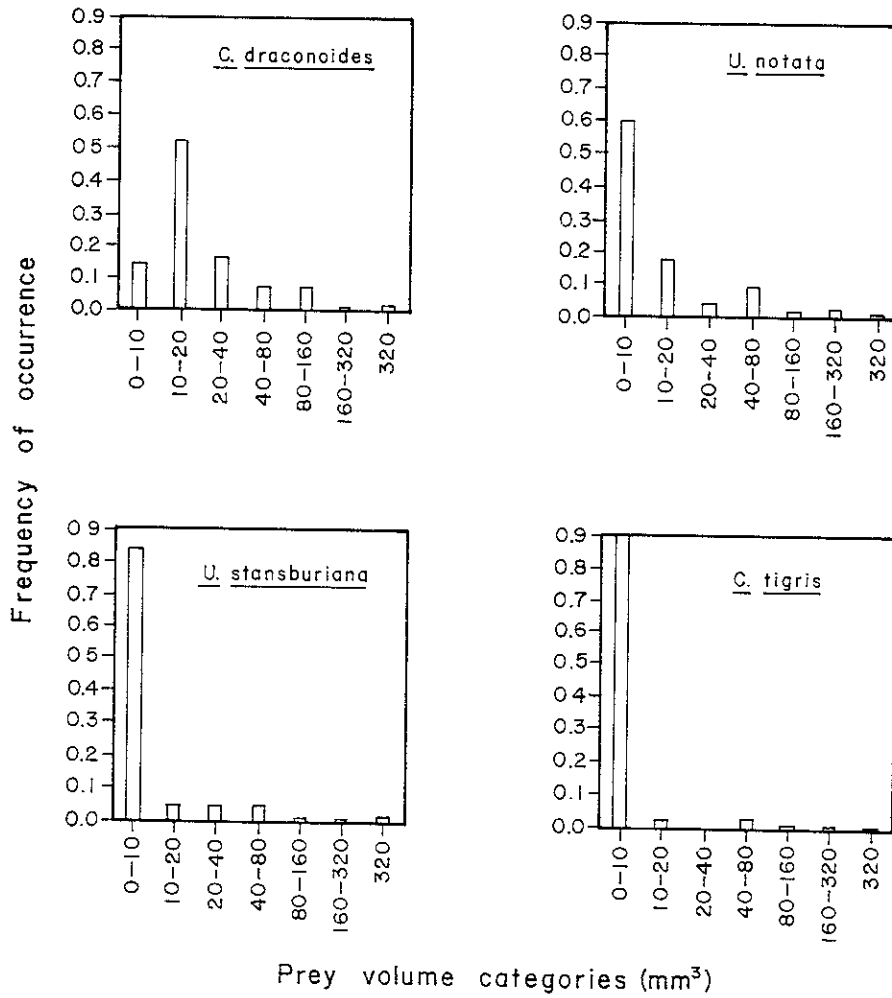


Figure 6.- Frequency distribution by volume of major prey taxa consumed.

Table 9.- Composition of the Diet by Prey Volume (frequency by volume) for the Lizard's studied species.

SPECIES	D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
YEAR	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach	10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items	13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	2469	960	690
Order															
Family															
Coleoptera															
Indetermined				0.022	*	*	*	*	*	*	.02	.002	.055	.037	
Chrysomélidae			.034			.013									*
Curculiónidae	*		.012	*		.017	*		.012	.007	*	.043			
Tenebriónidae		*					.017	*	*	.060	.190	.002	*	.107	.022
Cupédidae					*		.003	.005	.071	*		*	.001	.024	.007
Carabidae							*								
Rhysodidae															
Scolytidae													.003		
Meloidae											*		*		
Coccinelidae						.021			.011				*	.003	
Alleculidae				*					.015						
Corylopnidae								*							
Scaphidiidae								*							
Histeridae									.018						
Orthoptera															
Indetermined				*	*		*			.061	*		.005	*	
Acrididae				.138	.236	.391	.024	*		.068	.010		.006	.195	.215
Gryllidae												.114			
Blatellidae															
Polyphagidae													.161	.010	
Lepidoptera															
Indetermined	*			*	*		.014	*		.066	*		*	*	.009
Pyralidae				.085			*								
Gracilariidae				.233			.002	.014		.015	*	.825	.067		.206
Noctuidae				.003			.014			*		.052	*	*	.145
Incurvariidae				.019											
Pterophoridae										.001					
Mycropterisydae						.440						*	*		
Sesiidae						.002									
Coleophoridae								*							
Gelechiidae											.001				
Hymenoptera															
Indetermined	*	*		*	.060	*	*	*	*	.135	*	*		*	
Formicidae	*	*		.013	.073	.045	.010	.363	.882	.038	.047	.050		.001	*
Braconidae				.001			.004								
Ichneumonidae				.001											
Andrenidae				.008		.158									
Halictidae				.054		*									
Sphecidae				.024	.010	*	.480	*		.016	.094	.01		*	

Table 9.- Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the Studied Species. (continuation).

SPECIES		D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
YEAR		82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach		10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items		13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	469	960	690
Order	Family															
	Cephycidae							*			.007					
	Xyelidae						.002									
	Vespidae		*				.011				.001					
	Mutillidae										*					
	Collectidae										.009					
	Pompilidae					.075		.001								
	Gasteruptiidae					.001										
	Apidae							.012			0.040					
	Tiphiidae							.005								
	Evanidae							.001								
Hemiptera	Tentheiniidae										*					
Hemiptera	Indetermined	*			*	*	.029	*	.007		*	*	*	.001		*
	Lygaeidae	*			.181	.228		.051	.163	.022	.237	.022	*	.083	.062	
	Pyrrhocoridae				.067	.003		.019	.005		.012	.142		*		
	Pentatomidae	*			*	.029		.022	.096		*			.023	*	
	Miridae							.035	.030							
	Cydnidae							.001	.128			.038		*		*
	Hydrometidae										*					*
	Coreidae													*		
	Tinginidae							.016			.030			*		
Diptera	Indetermined				*	*		.082	.006		*			*		
	Empididae				*											*
	Asilidae				.009			*								
	Muscidae				.108			.003			.036					
	Phoridae							*								
	Therevidae										.88					
	Cecidomyiidae							*						*		
Homoptera	Indetermined															
	Cicadellidae				*	.037	.078	.012	.013	*	.087	.007	.005	.022	.064	.004
	Ortheziidae													*		
	Dyctyopharidae													*		
Isoptera	Termitidae				*	.005	*	.001			.043	.211	.023	.346	.163	304
Neuroptera	Indetermined					*					*			*		
	Myrmeleontidae				.212	.091	*	.001	.002	.008	.024	.014	*	.002	.149	*
	Osmilidae							.002	.006		.022					

Table 9.- Composition of the Diet by Prey Taxa (Total frequency) for the Studied Species. (continuation).

SPECIES		D. dorsalis			C. draconoides			U. notata			U. stansburiana			C. tigris		
YEAR		82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84	82	83	84
Number of stomach		10	21	9	34	33	10	39	34	10	67	37	19	38	41	20
Number of items		13	27	4	436	269	33	590	1403	218	732	471	184	469	960	690
Order	Family															
	Acari				*	*					.026	*		*		
	Araneida															
	Indetermined					*	.017		*		*	.002				
	Theraphosidae				.003	.016		.001	*		.006	.034	*	.007	.144	.001
	Diplura							*			*					
	Sclopúgida															
	Dermaptera										.017			.034		*
	Indetermined															
	Labirudirae											.022		*		
	Scorpionidae															
	Isópoda													.077		
	Thysanoptera													*		
	Indetermined			*												
	Thripidae			*												
	Scolopendromorpha															
	Vegetals	1.00	1.00	1.00							.009					
	U. stansburiana															
	C. tigris															.016
																.057
D		1.00	1.00	1.00	7.38	5.42	2.81	3.72	5.03	1.28	9.45	7.95	1.46	5.51	8.85	4.84

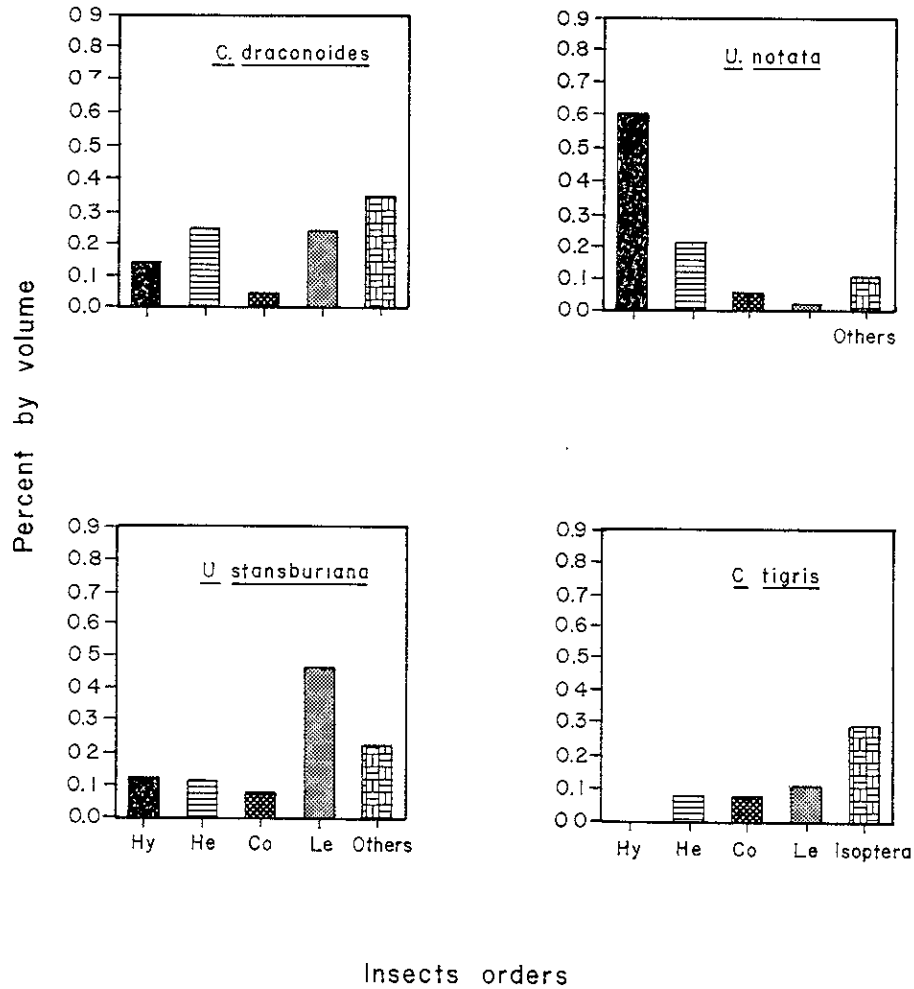


Figure 7.- Prey size (volume of items, mm³) consumption spectra for the six studied species.

Considering the volume of the main insect groups consumed (Fig. 6) it is remarkable that the results are coincident with those showed in table IX. *C. tigris* shows that in the distribution of the prey volume categories, the highest values represent one insect group (isoptera). *U. notata* shows a slight concentration hymenoptera in the stomach contents. *C. draconoides* and *U. stansburiana* show a more diversified spectrum of consumption of orders insect.

Considering the volume of the four groups of insects consumed more frequently by the four lizards, we can observe that there is a weak tendency or relationship between the size of the lizard and the size of the prey item consumed (Fig. 8); however, it is not significant ($r = -0.17$; $y = 73.46x - 0.04$; $p > 0.05$ N.S.).

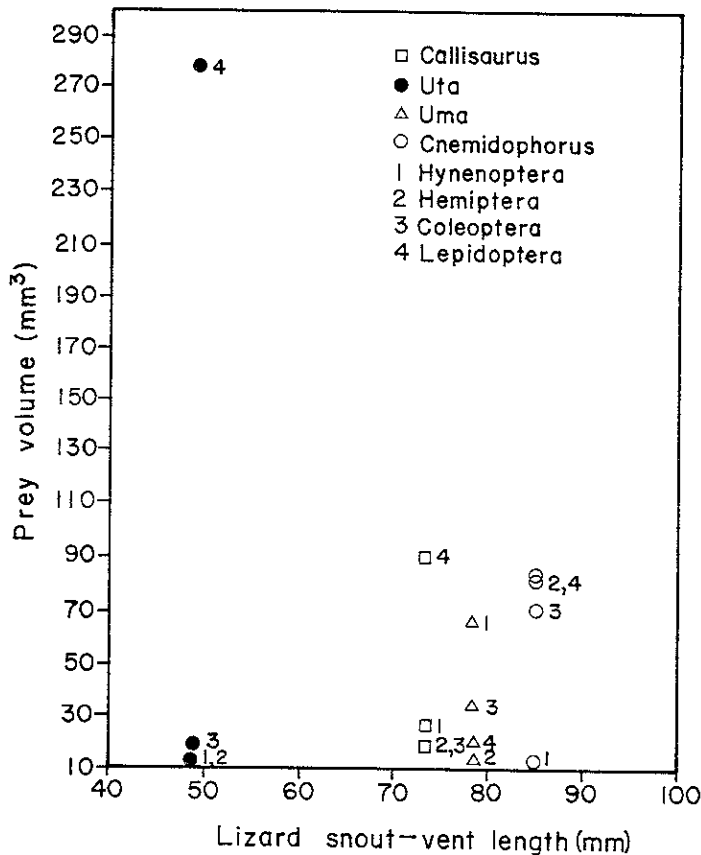


Figure 8.- Relationship between average prey volume and average body length among the studied species.

It is well known that there is a correlation between the size of the predator and the size of the prey item consumed and also between their diversity (Barbault *et al.*, 1978, 1985; Khodadoost *et al.* 1987). However, the data obtained in this study show that this statement is valid for generalists predators only, (e.g. *U. stansburiana* and *C. draconoides*). However, from this study it follows that it does not seem to be the rule in the case of noticeable specialized species in the use of resources: for instance *C. tigris* is a larger lizard as compared to *U. stansburiana* and *C. draconoides*; but *C. tigris* (as most species of the genus *Cnemidophorus*) is a predator specialized in the consumption of termites, which are a relatively small items.

Niche overlap

Table 10, shows the values of trophic niche overlap for the five species studied during the three years considered. It is possible to see that the overlap values can be drastically altered if not only the quantity of preys consumed but also their relative volume are considered. Table 10 shows that the overlap values are higher considering only the frequency by numbers of prey items consumed and also that these values are reduced according to the volume of each prey. It is also evident that there is a higher overlap among the more generalists species: *C. draconoides*, *U. notata* and *U. stansburiana* in relation to the other two specialized species.

The data of Table 10 were concentrated for a simple analysis in Tables 11, 12 and 13 in which it can be observed that with the exception of *U. stansburiana* the other four species show higher overlap values among the individuals of the same species during the three years, than among the individuals of this species with the others. It can also be seen that the highly specialized species show this general pattern more clearly.

Discussion

Concerning the daily temporal structuring of this lizard guild, the results reflect the constraint characteristics of the climatic conditions that are dominant in this desert ecosystem. In the hot Summer, all species try to avoid the mid-day torrid hours, while in the Fall they take advantage of the warmer hours of the day (9 to 16 hrs.). Thus, the daily cycle niche is generally narrower during the Summer than during the Fall, with a remarkable convergence of the diversity values (Ds) (around 0.37 during the Summer and around 0.40 during the Fall), which is true even far completely ecologically different species, such as the "widely foraging" *Cnemidophorus tigris* and the "sit and wait" foragers of the genus *Uta*, *Uma* and *Callisaurus*.

Table 10.- Values of trophic niche overlap for the five species and for the three years of study. The upper part shows the values considering volume contribution of prey taxa by volume) and the lower part the values considering the frequency by numbers.

	<u>D. dorsalis</u>			<u>C. draconoides</u>			<u>U. notata</u>			<u>U. stansburiana</u>			<u>C. tigris</u>		
	1982	1983	1984	1982	1983	1984	1982	1983	1984	1982	1983	1984	1982	1983	1984
<i>D. dorsalis</i> 1982	-	1.00	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. dorsalis</i> 1983	.828	-	1.00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. dorsalis</i> 1984	.984	.829	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. draconoides</i> 1982	.016	.065	0	-	.563	.251	.147	.232	.046	.518	.138	.634	.205	.251	.467
<i>C. draconoides</i> 1983	.061	.214	0	.807	-	.514	.117	.313	.184	.114	.105	.14	.131	.166	.373
<i>C. draconoides</i> 1984	.081	.345	0	.093	.515	-	*	*	.076	.180	*	*	.016	.274	.309
<i>U. notata</i> 1982	.57	.193	0	.768	.929	.465	-	.073	.022	.148	.288	.007	.027	.052	.034
<i>U. notata</i> 1983	.039	.223	0	.771	.910	.710	.907	-	.820	.434	.179	.084	.095	.127	.015
<i>U. notata</i> 1984	.104	.510	0	.028	.281	.313	.255	.371	-	*	.134	.060	*	.017	*
<i>U. stansburiana</i> 1982	.037	.154	0	.698	.797	.951	.764	.783	.201	-	.286	.063	.282	.429	.223
<i>U. stansburiana</i> 1983	.098	.480	0	.113	.334	.509	.299	.376	.895	.312	-	.027	.503	.545	.440
<i>U. stansburiana</i> 1984	.087	.432	0	.100	.376	.662	.395	.449	.826	.377	.942	-	.179	.014	.491
<i>C. tigris</i> 1982	.003	*	0	.127	.053	.337	.056	.023	*	.236	.406	.453	-	.468	.625
<i>C. tigris</i> 1983	*	.007	0	.138	.117	.258	.134	.102	.008	.296	.411	.488	.989	-	.543
<i>C. tigris</i> 1984	*	.002	0	.117	.006	.181	.036	.004	.004	.222	.047	.455	.999	.985	-

Table 11.- Average values of trophic niche overlap for the five species considering the frequency contribution of each Prey categorie.

	<i>D. d.</i>				
<i>D. dorsalis</i>	0.880	<i>C. d.</i>			
<i>C. draconoides</i>	0.087	0.472	<i>U. n.</i>		
<i>U. notata</i>	0.125	0.575	0.511	<i>U. s.</i>	
<i>U. stansburiana</i>	0.143	0.504	0.554	0.554	<i>C. t.</i>
<i>C. tigris</i>	0.001	0.148	0.041	0.334	0.991

Table 12.- Average values of trophic niche overlap for the five studied species considering the volume contribution of each Prey Taxa category.

	<i>D. d.</i>				
<i>D. dorsalis</i>	1.000	<i>C. d.</i>			
<i>C. draconoides</i>	.0	0.443	<i>U. n.</i>		
<i>U. notata</i>	.0	0.124	0.305	<i>U. s.</i>	
<i>U. stansburiana</i>	.0	0.189	0.137	0.125	<i>C. t.</i>
<i>C. tigris</i>	.0	0.244	0.041	0.345	0.545

Table 13.- Average values of the products of two components measures of trophic niche overlap.

	<i>D. d.</i>				
<i>D. dorsalis</i>	0.940	<i>C. d.</i>			
<i>C. draconoides</i>	0.044	0.458	<i>U. n.</i>		
<i>U. notata</i>	0.063	0.350	0.408	<i>U. s.</i>	
<i>U. stansburiana</i>	0.072	0.347	0.346	0.335	<i>C. t.</i>
<i>C. tigris</i>	0.001	0.196	0.041	0.340	0.760

Thus, it can be reasonable assumed that the severe climatic constraints that are characteristic of the study site compel the species to limit their activities to a reduced portion of the day, therefore, preventing any possibility of daily temporal segregation. In this way this community is far from the general rules admitted for the case of lizards, and even for reptiles in general; these rules establish that the temporal segregation of heterothermal individuals is the main factor contributing to their ecological separation (Schoener, 1974; Toft, 1985).

Two outstanding features of this lizard community that have to be emphasized is that the average overlap values in food niches are never higher than 0.58 among the members of the guild when the frequency of contribution of each prey taxa category is considered and, also, that the highest value considering the volume contribution of each prey taxa category are never greater than 0.34. This means that these species, in spite of the ecological variability among years, show a good separation through their food habits, therefore indicating that the potential competition for food is probably an important factor in the ecological organization of this assemblage of species. Thus the observed trophic specializations could be a key factor that permit the high diversity of species of this community.

Food specialization is generally assumed to be a less important factor in the ecological segregation observed among one guild members (Schoener, 1974). Such general assumption is also claimed for the particular case of the reptiles (Toft, 1985) and for the lizards (Barbault and Maury, 1981; Mou, 1987; Mou and Barbault, 1986).

There is, however, one fundamental difference between this study and others that deal with the food niche relationships of lizards (Barbault *et al.*, 1985; Ballinger and Ballinger, 1979; Pianka and Huey, 1978; Smith and Milstead, 1971) that is the fact that we performed the analysis of the prey items over the Family level, whereas other authors have done their analysis on the level of Order.

Of course, the analysis performed on the Order level could display a 100% overlap between two species consuming Coleoptera, while one species might mainly feed on Carabidae and the other on Chrysomelidae, therefore, overlapping very slightly.

If we could go further in the analysis performed (at genus and even species level) we would obtain a more accurate vision of the food niche relationships. Evidently there must exist a balance between the need for performing a precise analysis and the real possibilities to do it. However, care must be exercised in the interpretation of the food niche data when a precise level of prey identification has not been achieved.

Regarding spatial segregation, the overall of the lizard guild of the Pinacate region appears to be spatially subdivided into different subsets of only three or four common species (Fig. 3). In this line of thought, *Uma notata* and *Sauromalus obesus* are clearly restricted to only one kind of microhabitat and thus separated from the cluster of species at this level.

Coexisting species within each of these sub-groups are also ecologically separated by the differential utilization of the microhabitat; for example *Crotaphytus collaris*, *Gambelia wislizeni*, *Urosaurus ornatus*, *Callisaurus draconoides* and *Sceloporus magister* are highly specialized in the use of one kind of microhabitat. Thus, the microhabitat spatial overlap values were highly reduced between the individuals of the last two species in relation to all the others.

At the spatial level there are two pairs of highly syntopic species: *Cnemidophorus tigris* with *Uta stansburiana*, on one side and the former with *Dipsosaurus dorsalis* on the other. However if we consider the trophic axis, there are no risks of competition: *Cnemidophorus tigris* is a widely foraging lizard, feeding mainly on termites, while *Uta stansburiana* has a much more diverse diet of a reduced range of the size of preys items on account of being a small predator. The last one, *Dipsosaurus dorsalis* is a large herbivorous species not included in the insectivorous guild here discussed.

What about competition?

From the obtained results it is clear that all the species differ mainly in the way they use the spatial resources, both in the microhabitat as well as in the habitat, and also in how they use the food resources offered by the environment.

The close relationship between species and habitat results generally from the substrate specificity shown by every species, *i.e.* *Uma notata*, which is restricted to the Sierra Blanca and the Río Sonoyta dunes on account of being a sand-dweller; *Sceloporus magister* (an arboreces species) is therefore restricted to the Sonoyta river bank due to the fact that it is the only place provided with trees, the preferred substrate of this species.

D. dorsalis, *C. tigris* and *U. stansburiana* (species not separated at the spatial level), are further ecologically separated by their feeding habits, which in the case of the two insectivorous species, results from their different foraging strategies: "widely foraging", consisting in actively and intensively searching for the prey (*C. tigris*); and the "sit and wait" tactic of a stalking predator (*U. stansburiana*). Each strategy exposes the predator to a different range of prey items: for instance "sit and wait" hunters are able to prey upon winged insects when they land near them, while "widely foraging" species are more successful with apterous insects.

Although the theory establishes that the heterotherm organisms of different species could be ecologically separated on the temporal axis (Schoener, 1974; Toft, 1985), this is not the case at El Pinacate. In this most arid zone of México, where the prevailing temperatures are so radical there are no possibilities of partitioning on this axis: all the species must be active over the same time span.

Now it is clear that substrate specialization is neither necessarily nor likely to be a phenomenon competitively induced (Barbault and Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1982). In fact, lizards may depend strongly upon close substrate adaptation in order to avoid predators, to thermoregulate efficiently or to be successful in mating and defending territory. Thus, the substrate selection and specialization may be a response evolved to cope with a complex combination of various selective pressures and not only with the pressure exerted by the interspecific competition (Ortega, *et al.*, 1982).

However the interspecific competitive risks are minimized as a by-product of microhabitat specialization. Moreover the ecological complementarity resulting from the patchy coexistence of the species allows a more efficient use of the available space and should optimize the exploitation of resources. So, the segregation at the microhabitat level should be an important key in explaining the apparent ecological organization of the whole community. Thus, the diversity of richness of this guild is probably achieved through spatial segregation but in close interaction with feeding segregation.

Effective competition between species could prevail in some circumstances. For instance the scarcity of *Uta stansburiana* in the river bank matorral suggests a true competitive exclusion effect. This habitat, characterized by a well developed bush vegetation should be very favorable for side-blotched lizards, so that their scarcity could be tentatively attributed to the very abundant *Callisaurus draconoides*. However the only way to assess firmly the competitive effect of *Callisaurus draconoides* over *Uta stansburiana* is to experimentally exclude the former from this area; an experiment that remains to be made. The only way to test the relative force of the competitive pressures on the organization of this guild is through experimental work, which deserves further attention.

Acknowledgments

This work was jointly supported by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, the Secretaría de Programación y Presupuesto, the Instituto de Ecología, and the Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur of México, and by the Ecole Normale Supérieure and the Centre National de la Recherche Scientifique of France and by the MAB UNESCO program. We would like to thank María Elena Hernández and Ana María Baltazar for prey identification and Dolores Vázquez for typing the manuscript.

Literature Cited

- Ballinger, E. and A. Ballinger. 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi*. (Sauria: Iguanidae). SOUTH. NAT. 24: 347-363.
- Barbault, R. 1977. Etudes comparatives des cycles journaliers d'activité des lézards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus tigris* dans le désert de Mapimi (Mexique). BULL. SOC. ZOLL. FR., 102: 159-168.
- Barbault, R. 1981. Ecologie des populations et des peuplements. MASSON, PARIS. 200 pp.
- Barbault, R. 1985. Partage des ressources et organisation des peuplements. BULL. ECOL., 16: 63-68.
- Barbault, R., C. Grenot and Z. Uribe. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les espèces de lézards du désert de Mapimi (Mexique). LA TERRE ET LA VIE, 32:135-150.
- Barbault, R. and M.E. Maury. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. OECOLOGIA (BERL.), 51: 335-342.
- Barbault, R., A. Ortega, A. and M. Maury. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. OECOLOGIA (BERL.). 65:550-554.
- González-Romero, A., A. Ortega y R. Barbault. 1989. habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonora desert, México. AMPHIBIA-REPTILIA 10 (1989): 1-11.
- Huey, R.B. and E.R. Pianka. 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (SCINCIDAE: MABUYA). ECOLOGY 58 (1): 119-128.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. AM. NAT. 93: 145-159.
- Khodadoost, M. T. Pilorge and A. Ortega. 1987. Variations de la densité et de la taille corporelle en fonction de l'abondance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lézards vivipares du Mont Lozère. REV. ECOL. (TERRE VIE). 42:193-201.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. PRINCETON UNIV. PRESS.
- Mellado, J., 1980. Utilización del espacio en una comunidad de lacertilios del matorral mediterráneo en la reserva biológica de Doñana. DONANA ACTA VERT., 7: 41-59.
- Mou, Y. 1987. Ecologie trophique d'une population de lézards des murailles *PODARCIS MURALIS* dans l'ouest de la France. REV. ECOL. (TERRE VIE) 42: 81-100.
- Mou, Y. and R. Barbault. 1986. Régime alimentaire d'une population de lézard des murailles, *Podarcis muralis* (Laurent, 1768) dans le Sud-Ouest de la France. AMPHIBIA-REPTILIA 7: 171-180.
- Ortega, A., González-Romero, A., Barbault, R. 1986. Rythmes journaliers d'activité et partage des ressources dans une communauté de lézards du désert de Sonora (Mexique). REV. ECOL. (TERRE ET VIE). 41:355-360.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 4:53-74.

- Pianka, E.R. 1975. Niche relations of desert lizards. IN: CODY, M.L. ET DIAMOND, J.M. ECOLOGY OF COMMUNITIES. HARVARD UNIV. Press. 292-314.
- Pianka, E.R., 1986. Alternative and Natural History of desert Lizards. PRINCETON UNIV. PRESS PUBL., PRINCETON, NEW JERSEY : 208 pp.
- Pianka, E. and R. Huey. 1978. Comparative ecology resource utilization and niche segregation among geckonid lizards in the Southern Kalahari. COPEIA 1978;691-701.
- Ricklefs, E. and M. Lau. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Montecarlo simulations. ECOLOGY. 61: 1019-1024.
- Schoener, T.W., 1968. The Anolis lizards of Bimini : resource partitioning in a complex fauna. ECOLOGY, 49 : 704-726.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. SCIENCE 185: 27-39.
- Schoener, T.W. 1975. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species. ECOL MONOGR 45: 232-258.
- Simon, C. and G.A Middendorf. 1976. Resource partitioning by an iguanid lizard: temporal and micro-habitat aspects. ECOLOGY 57:1317-1320.
- Smith, D. and W. Milstead. 1971. Stomach analysis of the crevice spiny lizard *Sceloporus poinsetti*. HERPETOLOGICA 4:151- 152.
- Toft, A.C. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. COPEIA 1:1-21.

CAPITULO VIII

Discusión y Conclusiones

IX. DISCUSION Y CONCLUSIONES

IX.1. Riqueza y distribución general de las especies

No obstante que la región del Pinacate está situada en el corazón del Desierto de Altar, que es la zona más árida de México, mantiene una herpetofauna muy rica y abundante, que incluye 4 especies de anfibios y 38 especies de reptiles (2 tortugas, 16 lagartijas y 20 serpientes) con distribución en el área (González-Romero y Nocedal, 1981; May, 1973). Esta herpetofauna es equiparable a zonas menos extremosas, como el Parque Nacional "Organ Pipe" en el suroeste del Estado de Arizona (Lowe, 1986), o como el Bolsón de Mapimí en el Desierto Chihuahuense, el cual tiene un número igual de especies, y al igual que en el Pinacate, una relación de lagartijas y serpientes casi de uno a uno (Grenot, 1983; Grenot *et al.*, 1978). La herpetofauna del Pinacate es representativa del Gran Desierto de Sonora, y considero que el inventario realizado está prácticamente completo, quedando por verificar sólo la presencia de algunas especies de serpientes como *Lichanura trivirgata*, *Phyllorhynchus decuratus* y la presencia de *Urosaurus graciosus* que se encuentran al otro lado de la frontera.

Como se aprecia en el cuadro I y la figura 2 del capítulo II, sobre la distribución de las especies, se puede ver que la mayoría prefieren los suelos arenosos fijos, y los cubiertos por grava. Los suelos inestables como los arcillosos inundables sólo fueron frecuentados por las cuatro especies más comunes y numerosas: *Scaphiopus couchi*, *Uta stansburiana*, *Cnemidophorus tigris* y *Crotalus atrox*. Por otro lado, las dunas, que también son un ambiente inestable, son frecuentadas por nueve especies de las cuales *Uma notata*, *Phrynosoma m'callii* y *Crotalus cerastes* son las más frecuentes en este medio.

La vegetación riparia del Río Sonoyta fue la más rica en cuanto a número especies de anfibios

y reptiles, en tanto que las asociaciones vegetales de las dunas móviles y las laderas pedregosas de los cerros fueron las más pobres; los matorrales crasicales de *Opuntia fulgida* y de *O. bigelovii* no mostraron diferencias en cuanto a riqueza de especies de reptiles. Las asociaciones de *Larrea-Fouquieria-Jatropha*, junto con las dunas fueron las asociaciones más diferentes compartiendo únicamente dos especies de reptiles. Por otro lado en el Río Sonoyta se encontraron mezcladas tanto especies de los ambientes firmes (bajadas) como de los más arenosos (dunas móviles). (Fig. 2, capítulo II).

IX. 2. Actividad y reparto de recursos

La segregación ecológica de las especies de lagartijas potencialmente competitivas, es imposible de explicar por el sólo eje temporal de sus nichos ecológicos, por lo que debe ser asegurada por otros mecanismos. De hecho, se observa una clara separación espacial de las especies, que resulta de una especialización por el tipo de hábitat y/o sustrato utilizados. La organización de las poblaciones de lagartijas debida al reparto de los recursos, bien nos permite pensar que los resultados obtenidos en el capítulo III, dependen por lo menos parcialmente, de la dinámica competitiva entre las especies (Barbault y Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1982, 1984; Toft, 1985).

El estudio descriptivo de los patrones generales del uso del hábitat y microhábitat por la comunidad de lagartijas en el Pinacate indican algunos aspectos sobresalientes que requieren de mayor atención.

IX. 3. Reparto del Hábitat y organización de la comunidad

Primero, toda la comunidad parece estar subdividida espacialmente en subgrupos de tres o

cuatro especies (Fig 1, Capítulo IV). Las especies dentro de cada uno de los subgrupos están separadas ecológicamente por el uso diferencial que hacen de los microhábitats así como de estrategias complementarias de forrajeo o preferencias alimentarias, las cuales están bien documentadas para la mayoría de estas especies (ver a Pianka, 1986). Por ejemplo, el subgrupo del matorral en la Sierra Blanca tiene especies complementarias ecológicamente (Fig. 1, capítulo IV): *Cnemidophorus tigris* se sabe que explota exitosamente una amplia gama de elementos ambientales por un comportamiento de forrajeo diferente al de las especies de saurios (Phrynosomatidae) (Pianka, 1966); *Uta stansburiana*, un cazador insectívoro al acecho, se encuentra frecuentemente bajo los arbustos, y *Dipsosaurus dorsalis*, un herbívoro grande se mueve de arbusto a arbusto en busca de se alimento. En el Río Sonoyta, en el mismo hábitat a lo largo de la orilla del río, *U. stansburiana* se encuentra en bajas densidades, mientras que *Callisaurus draconoides* alcanza densidades altas (fig. 2, capítulo IV). Por otro lado, la lagartija escamosa (*Sceloporus magister*) se describe aquí como una especie limitada a los árboles de la orilla del río, principalmente en los troncos de los mezquites (*Prosopis glandulosa*).

IV. 4. Especialización del microhábitat o sustrato

El reparto del hábitat resulta de la especialización de las especies. La mayoría de ellas, de hecho, muestran varias especializaciones al sustrato que permiten que ciertas especies sean más abundantes que otras en ciertos sitios (ver cuadro 3, capítulo IV). Tales especializaciones están bien conocidas para las lagartijas como por ejemplo los patrones de coloración críptica, forma general del cuerpo, modificaciones en la longitud y forma de las extremidades, forma y velocidad de desplazamiento, conductas termo-reguladoras, etc. (Pianka, 1966, 1986) pero no son necesariamente

fenómenos inducidos por la competencia, como se ha discutido previamente (Barbault y Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1982;). De hecho, las lagartijas dependen fuertemente de las adaptaciones que han desarrollado para vivir en los diferentes sustratos que les permiten evitar la depredación, para termorregular eficientemente o para tener éxito en la reproducción y en la defensa del territorio. Por lo tanto, la selección del sustrato y la especialización pueden ser respuestas evolutivas para enfrentarse a una combinación compleja de presiones de selección, y no solamente a la presión ejercida por la competencia interespecífica (Ortega *et al.*, 1982).

IX. 5. Competencia entre las especies

La baja densidad de *U. stansburiana* en el matorral de las orillas del río sugiere un efecto de exclusión competitiva. Este hábitat, caracterizado por una vegetación arbustiva bien desarrollada debería ser muy favorable para esta lagartija (que no es el caso del matorral puro de *Larrea tridentata* que presenta una vegetación muy escasa). La escases de *U. stansburiana* puede ser tentativamente atribuible a la abundancia de *Callisaurus draconoides*. Esta lagartija llamada cola de cebra, se conoce como depredador ocasional de pequeños vertebrados (Pianka, 1986) y puede capturar fácilmente a las crías de *Uta*, así como competir con los individuos adultos por los insectos presas. Sin embargo, la única forma de comprobar esto es la de excluir experimentalmente a *Callisaurus draconoides* del área, un experimento que aún no se hace. Una situación similar se encontró en el desierto Chihuahuense, en donde la baja población de *Uta stansburiana* observada en los matorrales de *Larrea* y *Opuntia* fue asignada a una competencia difusa ejercida por las otras especies de lagartijas, y en particular por la más abundante *Cophosaurus texanus* (Barbault y Maury, 1981), que es la contraparte ecológica de la lagartija cola de cebra en el Pinacate.

IX. 6. Diferencias en las dietas entre años

En la Fig.4 del capítulo V, se muestran los valores promedio de las temperaturas y precipitaciones durante los años de 1982 y 1983. Estos valores no estuvieron disponibles para 1984, pero la temperatura estuvo relativamente estable entre los años 1982-83 y variaron en un patrón predecible (Ezcurra y Rodríguez, 1986). Ha sido previamente mostrado por Ortega y Hernández (1983) que la disponibilidad de insectos presa varía de acuerdo con la distribución y cantidad de lluvias a lo largo de un año.

Como se vio en los cuadros 1 y 2 del capítulo 5, existen diferencias en las dietas entre las especies estudiadas en los tres años. Las especies con un alto grado de especialización presentaron una variación pequeña de año a año. Por ejemplo, *Dipsosaurus dorsalis* y *Cnemidophorus tigris* mostraron los valores intraespecíficos más altos de solapamiento del nicho alimentario, tanto con respecto a la frecuencia como al volumen de las presas. Las otras tres especies mostraron diferencias más amplias entre el tipo y el volumen de las presas ingeridas. *Callisaurus draconoides*, *U. stansburiana* y *Uma notata* mostraron una diversidad más alta en la selección de las presas durante el año de 1982 y 1983 que en 1984. Esta diferencia fue particularmente notable en *U. stansburiana*. Consecuentemente, las especies con una mayor diversidad de presas consumidas exhibieron un mayor solapamiento con otros miembros de la subcomunidad y también una mayor variación en la dieta.

IX. 7. Tamaño de las presas consumidas

En las lagartijas existe una relación directa entre el tamaño del depredador y el tamaño y diversidad de sus presas (Barbault *et al.*, 1978, 1985; Khodadoost *et al.*, 1987). Sin embargo, puede verse en los resultados del capítulo V, que esta relación es sólo válida para los depredadores

generalistas como *U. stansburiana* y *C. draconoides*. La relación no es correcta para las especies con especializaciones alimentarias notorias como *C. tigris* (un depredador especializado en termitas y hormigas), a pesar de que esta especie es de mayor tamaño que *U. stansburiana* y *C. draconoides*.

IX. 8. Organización ecológica de la subcomunidad de lagartijas insectívoras

Entre las características importantes de la subcomunidad (gremio) de lagartijas en discusión y relacionadas con su nicho alimentario, se incluye la frecuencia de cada tipo de presa. El valor promedio de solapamiento nunca fue mayor de 0.58. En relación con el volumen de cada una de las categorías de presas, el valor mayor nunca fue superior a 0.34. A pesar de los cambios de año con año, las especies mostraron una separación en sus hábitos alimentarios. Esto indica que la competencia potencial por el alimento es un factor importante en la organización ecológica de este grupo. Las especializaciones observadas son un factor clave en la determinación de la diversidad de especies dentro de esta subcomunidad.

En general, se supone que la especialización alimentaria es un factor secundario en la segregación ecológica de los miembros de una comunidad (Schoener, 1974). Esta afirmación se ha hecho también para el caso de los reptiles (Toft, 1985) y específicamente para lagartijas (Mou, 1987; Mou y Barbault, 1986). Sin embargo, existe una diferencia fundamental entre este estudio y los realizados anteriormente (Ballinger y Ballinger, 1979; Barbault *et al.*, 1985; Pianka y Huey, 1978; Smith y Milstead, 1971). La identificación de las presas que se hizo fue hasta el nivel de familia, mientras que la mayoría de autores anteriores y posteriores solamente identifican las presas a nivel de orden. Si dos lagartijas consumen carábidos y crisomélidos respectivamente y la identificación se lleva a cabo a nivel de orden, ambas especies mostrarán un solapamiento en el nivel del Orden

Coleoptera. Esto no ocurre en nuestro estudio.

Si se hubiera tenido la oportunidad de hacer la identificación de las presas hasta nivel de género o especie, podríamos haber obtenido un conocimiento más preciso de las relaciones que ocurren en el nicho alimentario. Evidentemente, debe existir un balance entre la necesidad de llevar a cabo análisis más precisos y las posibilidades de hacerlos. En los estudios sobre el nicho alimentario de las lagartijas, debemos ser muy cautelosos en la interpretación de los resultados obtenidos cuando éstos no han sido desarrollados a un nivel más preciso en la identificación de las presas.

IX. 9. Discusión General

Considerando la estructura temporal diaria de la comunidad de lagartijas, los resultados reflejan las características limitantes de las condiciones climáticas dominantes en este ecosistema desértico. En los veranos calientes, todas las especies tratan de evitar las horas más calientes del mediodía, mientras que en el otoño toman ventaja de las horas cálidas del día (9-16 hr.). Por lo tanto el ciclo diario de actividad generalmente se acorta más durante el verano que en el otoño, con una convergencia notable de los valores de diversidad (Ds) (alrededor de 0.37 durante el verano y alrededor de 0.40 en el otoño), lo que es cierto incluso para especies ecológicamente diferentes como la “cazadora activa” *Cnemidophorus tigris* y las “cazadoras al acecho” de los géneros *Uta*, *Uma* y *Callisaurus*.

Por lo anterior es que se puede suponer en forma razonable que los factores climáticos severos que son característicos de la zona de estudio obligan a las especies a restringir su actividad diaria a una porción del día, y por consiguiente, previenen cualquier posibilidad de una segregación temporal

diaria. De esta forma, esta comunidad cumple con las reglas generales admitidas para las lagartijas, e incluso para los reptiles en general; estas reglas establecen que la segregación espacial de los individuos ectotermos es el factor principal que contribuye a su separación ecológica (Schoener, 1974; Toft, 1985).

Dos características sobresalientes de esta comunidad de lagartijas que tienen que ser enfatizadas es que los valores de solapamiento en el nicho alimentario nunca fueron más altos que 0.58 entre los miembros de la comunidad cuando se consideran las frecuencias de las categorías de los taxa de las presas contribuyentes y, también, que el valor más alto considerando el volumen de las categorías de los taxa contribuyentes de cada presa nunca fueron mayores de 0.34. Esto significa que estas especies, a pesar de la variabilidad ecológica entre años, muestran una buena separación a través de sus hábitos de alimentación, indicando por lo tanto que la competencia potencial por el alimento es probablemente un factor importante en la organización espacial de este grupo de especies. Por lo tanto la especialización trófica observada puede ser un factor clave que permite la alta diversidad de especies en esta comunidad.

La especialización alimentaria generalmente se cree que es un factor menos importante en la segregación ecológica observada entre los miembros de una subcomunidad (Schoener, 1974), especialmente en el caso de los reptiles (Toft, 1985) y las lagartijas en particular (Barbault y Maury, 1981; Mou, 1987; Mou y Barbault, 1986). Sin embargo, como ya se mencionó anteriormente, existe una diferencia fundamental entre este estudio y otros que tratan con las relaciones del nicho alimentario entre lagartijas y es el hecho de que nuestro análisis sobre las diferentes presas fue llevado hasta el nivel de familia, mientras que la mayoría solamente se quedan a nivel de orden.

Desde luego, un análisis realizado a nivel de orden, pudiera mostrar un solapamiento del

100% entre dos lagartijas que consumieran Coleoptera, mientras que una especie podría estar consumiendo principalmente Carabidae y la otra Chrysomelidae mostrando un solapamiento en realidad muy ligero. Si pudiéramos realizar los análisis más allá, a nivel de género y/o especie, obtendríamos una visión más precisa de las relaciones del nicho alimentario. Hasta no poder hacer esto, debemos tomar como ya se mencionó con cautela la interpretación de los resultados obtenidos.

En relación con la segregación espacial la totalidad de las lagartijas de la comunidad de la Región del Pinacate, parecen estar subdivididas espacialmente en subgrupos de tres o cuatro especies comunes. En esta línea de pensamiento, *Uma notata* y *Sauromalus obesus* están claramente restringidas a un tipo de microhábitat y por lo tanto separadas del grupo de especies a este nivel.

Las especies coexistentes dentro de cada uno de estos subgrupos también están separados ecológicamente por el uso diferencial que hacen de los microhábitats; por ejemplo *Crotaphytus collaris*, *Gambelia wislizeni*, *Urosaurus ornatus*, *Callisaurus draconoides* y *Sceloporus magister* están muy especializadas en el uso de un tipo de microhábitat. Así los valores de solapamiento espacial del microhábitat se redujeron mucho en los individuos de las dos últimas especies en relación con todas las demás.

A nivel espacial existen dos pares de especies altamente sintópicas: por un lado *Cnemidophorus tigris* con *Uta stansburiana* y por el otro, *C. tigris* con *Dipsosaurus dorsalis*. Sin embargo si consideramos el eje trófico, no existe ningún riesgo de competencia: *Cnemidophorus tigris* como ya se ha mencionado es un cazador activo que forrajea en una amplia zona, alimentándose principalmente de termitas, mientras que *Uta stansburiana* tiene una dieta más diversa de presas pequeñas debido a su tamaño. *Dipsosaurus dorsalis* es una especie herbívora grande no incluida en la subcomunidad de lagartijas insectívoras que se discute en el trabajo.

De los resultados obtenidos es claro que todas las especies difieren principalmente en la forma en que utilizan los recursos espaciales, tanto a nivel de hábitat como de microhábitat, y también en la forma en la que utilizan los recursos alimentarios que les proporciona el ambiente.

Las relaciones cercanas entre las especies y el hábitat resultan generalmente de la especificidad que muestran cada una de las especies por los sustratos. Por ejemplo, *Uma notata*, que está restringida a las dunas de la Sierra Blanca y del Río Sonoyta por tener especializaciones para vivir en la arena; *Sceloporus magister* (una especie arborícola) está restringida a las márgenes del Río Sonoyta debido a que es el único lugar de la zona estudiada en donde se encuentran árboles, el sustrato preferido por esta especie.

Las lagartijas *D. dorsalis*, *C. tigris* y *U. stansburiana*, que son especies que no se separan espacialmente, están separadas ecológicamente por sus hábitos alimentarios, que en el caso de las dos especies insectívoras, resulta de sus diferentes estrategias de forrajeo: “cazadores activos” de búsqueda amplia”, que consiste en una búsqueda activa e intensiva de presas (*C. tigris*); “cazadoras al acecho” que es la táctica de un depredador que acecha a su presa (*U. stansburiana*). Cada una de estas estrategias expone al depredador a diferentes presas: por ejemplo los “acechadores” son capaces de capturar insectos voladores cuando se paran cerca de ellos, mientras que los de “búsqueda activa” tienen más oportunidad con los insectos ápteros.

A pesar de que la teoría como lo hemos visto establece que los organismos ectotermos de diferentes especies pueden estar separados ecológicamente por el eje temporal, esto no sucede en el Pinacate. En ésta, la zona más árida de México, en donde las temperaturas prevalecientes son tan extremas no existe un reparto en este eje: todas las especies tienen que estar activas en el mismo lapso de tiempo.

Ahora es claro que la especialización hacia el sustrato no necesariamente es un fenómeno inducido por la competencia (Barbault y Maury, 1981; Barbault *et al.*, 1985; Ortega *et al.*, 1982). De hecho, las lagartijas dependen fuertemente de las adaptaciones hacia el sustrato para eludir a sus depredadores, para termorregular eficientemente, para tener éxito en la reproducción y para defender un territorio. Por esto la especialización hacia el sustrato y la selección de éste debe ser una respuesta que evolucionó para hacer frente a una combinación compleja de diferentes presiones de selección, y no solamente por la presión ejercida por la competencia interespecífica. Sin embargo los riesgos de una competencia interespecífica son minimizados como consecuencia de la especialización hacia el microhábitat. Más aún, el complemento ecológico que resulta de una coexistencia en parches de las especies permite un uso más eficiente del espacio disponible y debe de optimizar la explotación de los recursos. Así, la segregación a nivel del microhábitat debe ser una clave importante para explicar la aparente organización ecológica de la comunidad entera. Por lo tanto, la diversidad de esta subcomunidad es probablemente alcanzada a través de una segregación espacial, pero en estrecha interacción con la segregación alimentaria.

Una competencia efectiva entre especies pudiera existir bajo alguna circunstancia. Por ejemplo como ya se mencionó anteriormente la escasés de *Uta stansburiana* en el matorral del lecho del río, sugiere un verdadero efecto de exclusión competitiva. Este hábitat arbustivo, debería ser un hábitat adecuado para esta lagartija, así que su escasés puede ser tentativamente atribuible a la gran abundancia de *Callisaurus draconoides*, aunque esto aún está por comprobarse.

IX. 10. Conclusiones

1.-A pesar de que el Pinacate se encuentra en la zona más árida de México (el desierto de Altar),

mantiene una herpetofauna muy rica comparable a la de áreas menos extremosas.

2.-La herpetofauna del Pinacate es representativa de la herpetofauna del Gran Desierto de Sonora.

3.-La comunidad de lagartijas en el Pinacate está integrada por especies ecológicamente diversificadas.

4.-Las especies estudiadas difieren en la manera en la que usan los recursos espaciales, principalmente a nivel de microhábitat y secundariamente a nivel del hábitat, y en la forma en que utilizan los recursos alimentarios.

5.-La relaciones cercanas entre las especies y su hábitat resultan generalmente de alguna especificidad que cada especie requiere.

6.-Las temperaturas extremas en el Pinacate hacen que las especies estén activas durante los mismos lapsos de tiempo, al igual que sucede en otros sitios con climas igualmente extremosos.

7.-En el Pinacate, la selección del sustrato y la especialización que exhiben las especies parecen una respuesta evolutiva para hacer frente a una combinación de presiones de selección, más que a una competencia interespecífica.

8.-La segregación a nivel del microhábitat es una clave importante para explicarnos la organización ecológica de la comunidad entera.

IX. 11. Bibliografía.

- Ballinger, E. y A. Ballinger. 1979. Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Iguanidae). Southwestern Naturalis 24:347-363.
- Barbault, R. y M. E. Maury. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. Oecología 51:335-342.
- Barbault, R., C. Grenot y Z. Uribe. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les especes de lezards du desert de Mapimi (Mexique). Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) 32:135-150.
- Barbault, R., A. Ortega y M. E. Maury. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of Northern Mexico. Oecología 65:550-554.
- Ezcurra, E. y V. Rodríguez. 1986. Rainfall pattern in the gran desierto, Sonora, Mexico. Journal of Arid Environment 10:13-28.
- González-Romero, A. y J. Necedal. 1981. Vertebrados terrestres de la Región del Pinacate, Sonora. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Publicación especial 37:108-119.
- Grenot, C. J. 1983. Desierto Chihuahuense: fauna del Bolsón de Mapimí. Departamento de Zonas Aridas, Universidad Autónoma de Chapingo, Edo. de México, 63 pp.
- Grenot, C. J., R. Barbault y M. E. Maury. 1978. Contribution a la connaissance de l'herpetocenose du Bolson de Mapimi (dédert de Chihuahua, Mexique). C. R. Societe de Biogeografie 476: 67-84.
- Khodadoost, M., T. Pilorge y A. Ortega. 1987. Variations de la densite et de la taille corporelle en fonction de l'abundance et de la composition du peuplement de proies dans trois populations de lezards vivipares du Mont Lozere. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) 42:193-201
- Lowe, C. H. 1986. A 50 year summary for the herpetofauna of Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona (1932-1982). Cooperative National Parks Research Studies Unit-Sensitive Ecosystems Program Workshop 2:64-76.
- May, L. A. 1976. Fauna de vertebrados de la Región del Gran Desierto, Sonora, México. Anales del Instituto de Biología., Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 47:143-182..
- Mou, Y. 1987. Ecologie trophique d'une population de lezards des murailles *Podarcis muralis* dans l'ouest de la France. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) 42:81-100.

- Mou, Y. y R. Barbault. 1986. Regime alimentaire d'une population de lezard des murailles, *Podarcis muralis* (Laurent, 1768) dans le Sud-Ouest de la France. Amphibia-Reptilia 7:171-180.
- Ortega, A. y L. Hernández. 1983. Abundancia relativa de insectos en un medio estacional; su influencia en la historia de vida de dos iguanidos simpátricos. Folia Entomológica Mexicana 55:129-144.
- Ortega, A., M. E. Maury y R. Barbault. 1982. Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. Acta Oecologica, Oecologie Generale 3:323-330.
- Ortega, A., R. Rodríguez, L. Hernández y R. Barbault. 1984. Cycles journaliers d'activitechez deux espèces sympatriques de Sceloporus (Iguanidae), *S. gramicus* et *S. scalaris*. Amphibia-Reptilia 5:347-354.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity Ecology 47:1055-1059.
- Pianka, E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press Publications. Princeton, New Jersey.
- Pianka, E. R. y R. Huey. 1978. Comparative ecology resource utilization and niche segregation among geckonid lizards in the Southern Kalahari. Copeia 1978:691-701.
- Schoener, T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-39.
- Smith, D. y W. Milstead. 1971. Stomach analysis of the crevice spiny lizard *Sceloporus poinsetii*. Herpetologica 4:151-152.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985:1-21.