

00361



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**REPARTICIÓN DE RECURSOS POR TRES ESPECIES
DE LAGARTIJAS TROPICALES EN LA COSTA DEL
ESTADO DE VERACRUZ.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
(B I O L O G Í A)**

P R E S E N T A

SALVADOR GUZMÁN GUZMÁN

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR RICO-GRAY



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Victor Rico-Gray por la dirección de la tesis, su apoyo, asesoría y consejos.

Agradezco a los miembros del jurado sus comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo: Dr. Gustavo Casas-Andreu, Dr. Gustavo Aguirre León, Dr. Fausto Mendez de la Cruz, Dr. Adrián Nieto Montes de Oca, Dr. Aurelio Ramírez Bautista, Dr. Alberto González Romero y al Dr. Victor Rico-Gray.

Este estudio fué apoyado con la beca de maestría CONACYT No. 52312

Agradezco el apoyo de las autoridades de la Facultad de Biología de la Universidad Veracruzana-Xalapa, por permitirme seguir mi desarrollo académico y culminar mis estudios de maestría.

Parte de este estudio fue apoyado económicamente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, con la beca de investigación CONACYT No 903579 otorgada al Dr. V. Rico-Gray.

CONTENIDO

Resumen

Introducción

Objetivos e Hipótesis

Descripción del Área de Estudio

Materiales y Métodos

Descripción general de las especies de lagartijas:

Sceloporus variabilis

Cnemidophorus deppii

Cnemidophorus guttatus

Método

Resultados

Uso del recurso: Tiempo

Uso del recurso: Espacio

Uso del recurso: Alimento (tipo de presa)

Traslape de recursos

Discusión

Conclusiones

Literatura Citada

Apéndices

RESUMEN

El objetivo de esta tesis fue entender los mecanismos que determinan cómo una comunidad de lagartijas tropicales (*Sceloporus variabilis*, *Cnemidophorus guttatus* y *Cnemidophorus deppii*) se reparte los recursos (espacio, tiempo y alimento) a lo largo del año. El estudio se desarrolló en el matorral de dunas costeras y en la selva mediana decidua del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha del Instituto de Ecología, A.C. ubicado en la costa central del estado de Veracruz (19° 36' N, 96° 22' W; altitud <50 m).

En las dunas las tres especies de lagartijas están activas durante diez horas al día, en cambio en la selva *C. guttatus* está activo nueve horas y *S. variabilis* 10 horas (08:00-las 17:00. Ninguna especie está activa durante la noche. En las dunas *S. variabilis* y *C. guttatus* tienen dos picos de actividad durante el día, a las 10:00 y 14:00, y a las 12:00 y 14:00, respectivamente. *C. guttatus* alcanza su mayor actividad a las 12:00. En la selva *S. variabilis* tiene un pico a las 10:00 y otro a las 14:00, mientras que *C. guttatus* a las 13:00. En las dunas la actividad de las tres especies lagartijas disminuye en primavera y otoño, en cambio en verano e invierno se presentan los picos de mayor actividad. En la selva, en cambio, *S. variabilis* tiene un pico de actividad en invierno y disminuye su actividad el resto del año, mientras que la actividad en *C. guttatus* es mayor entre el invierno y el verano y decrece durante el otoño. Las curvas de los patrones de actividad diaria anual presentan correlación significativa (Pearson $P < 0.001$) para las dos lagartijas que habitan en la selva y para las tres lagartijas que habitan en el matorral de duna.

La distribución de las lagartijas en el matorral de duna y en la selva no es homogénea durante el año, lo que significa que hay cuadrantes en los que no se registraron individuos en determinadas épocas. En las dunas durante el invierno se reduce el número de cuadrantes utilizados, en cambio en las otras estaciones del año la distribución en los cuadrantes aumenta en *S. variabilis* y *C. deppii*, en cambio *C. guttatus* alcanza la mayor distribución en verano. En el caso de la selva *S. variabilis* ocupa los cuadrantes más homogéneamente durante el año, en cambio *C. guttatus* presenta dos picos de abundancia. En las dunas *S. variabilis* se encontró en todos los cuadrantes excepto en uno, con dos picos de abundancia, *C. deppii* tiene una distribución más homogénea y no se observó en dos cuadrantes, *C. guttatus* sólo se observó en 13 cuadrantes. En la selva *S. variabilis* se encuentra en casi todos los cuadrantes en números reducidos y homogéneamente, en cambio *C. guttatus* no se encontró en los tres últimos cuadrantes y presenta dos picos de abundancia. La distribución de las especies de lagartijas en la duna es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$) en *S. variabilis* y *C. deppii* y entre *S. variabilis* y *C. guttatus* pero significativamente diferente (Pearson $P > 0.05$) entre *C. deppii* y *C. guttatus*. En la selva la distribución de *S. variabilis* y *C. guttatus* es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$).

Las lagartijas se alimentan de por lo menos 24 tipos de presas. No se encontraron diferencias significativas en la diversidad de presas (H') ni en el número de presas encontradas en las lagartijas.

En las dunas el valor más alto de amplitud en la utilización del recurso "tiempo/actividad" lo tiene *S. variabilis*, en cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen valores similares, es decir, están activos el mismo número de horas. En la selva los valores de amplitud del nicho (B) y amplitud del nicho absoluto (BS) son más altos para *S. variabilis* que para *C. guttatus*. En las dunas los valores de B y BS para el recurso "espacio" son más altos para *C. deppii* y más bajos para *C. guttatus*.

Los resultados se presentan como traslape general (GO) y traslape específico (SO). En el uso del tiempo el traslape es completo en invierno en la selva, en cambio en las dunas el traslape ocurre en primavera. En el uso del espacio el traslape es completo entre *S. variabilis* y *C. guttatus* en la selva, en cambio en las dunas ocurre solo en primavera y verano. No se encontró traslape completo en el uso del alimento en las tres especies de lagartijas. En relación al traslape específico en el uso del tiempo se encuentran traslapes completos en todas las estaciones del año y en algunas combinaciones entre las especies de lagartijas. En el uso del espacio se encontraron traslapes completos en algunas combinaciones de especies en invierno, primavera, verano y otoño en las dunas, en cambio en la selva solo ocurre traslape completo en el otoño. En el uso del alimento el traslape no es completo entre las tres especies de lagartijas.

Las tres especies de lagartijas, tanto en la selva como en las dunas, utilizan el tiempo en un patrón que es significativamente similar. *Sceloporus variabilis* tiene el valor más alto de amplitud de nicho, tanto en la selva como en las dunas, es decir, está activa más horas que las otras dos especies de lagartijas. Tanto durante el invierno en la selva como en la primavera en las dunas, las lagartijas se traslapan completamente.

Las curvas de distribución de las especies de lagartijas son significativamente similares entre *S. variabilis* y *Cnemidophorus deppii* y entre *S. variabilis* y *C. guttatus*, pero son significativamente diferentes entre *C. deppii* y *C. guttatus* en las dunas, en cambio en la selva son significativamente similares entre *S. variabilis* y *C. guttatus*. En las dunas la utilización del espacio es mayor en *C. deppii*, en cambio *C. guttatus* presentó un uso más restringido del espacio en las dunas. Por otra parte, los valores de *S. variabilis* y *C. guttatus* son similares en la selva. Existe traslape completo entre *S. variabilis* y *C. guttatus* en la selva, y en primavera y verano en las dunas. Las combinaciones en el uso del espacio (traslape completo) a nivel de especie se presenta a lo largo de las cuatro estaciones del año.

No se encontraron diferencias significativas en los índices de diversidad ni en el número de presas consumidas por las tres especies de lagartijas. *C. guttatus* presentó el valor más alto en amplitud de nicho con respecto al alimento en cuanto a número de presas, sin embargo, en cuanto a volumen los valores son similares entre las tres especies de lagartijas. No se encontró traslape completo en el uso de presas por las tres especies de lagartijas.

Finalmente, en este estudio se encontró que las dimensiones del hábitat (espacio) son mucho más importantes que el uso del tiempo o de los alimentos, a diferencia de lo reportado para otras especies con respecto a las dos últimas dimensiones del hábitat, lo que les permite coexistir en un lugar.

INTRODUCCIÓN

La definición que posiblemente ha influido más en el pensamiento ecológico moderno es la de nicho propuesta por Hutchinson (1957, 1979), quien lo define como un hipervolumen n -dimensional que incluye el ámbito completo de condiciones bajo las cuales se mantiene y se reproduce exitosamente una población. Asimismo, Hutchinson designa también el conjunto de condiciones óptimas en las que una especie puede vivir y sustituirse a sí misma como nicho fundamental. Este último concepto es hipotético e idealizado, porque el organismo no encuentra enemigos, como competidores y depredadores, y además, el ambiente físico es óptimo.

En contraste, el conjunto real de condiciones en las que una especie existe, que siempre es menor o igual al nicho fundamental, se denomina nicho real, donde se consideran a la competencia y a la depredación como fuerzas que limitan a la especie (Pianka 1992). Aquí se considera al nicho como el conjunto multidimensional de ejes o recursos que utiliza una determinada población. El número de ejes puede considerarse infinito, tan es así, que se puede demostrar que dos especies difieren en algún eje de su nicho, pero nunca podremos decir que dos especies tienen el mismo nicho, dado que siempre quedará algún eje sin considerar en el cual pueda existir la separación.

El traslape del nicho se produce cuando dos especies utilizan los mismos recursos y es completo cuando presentan nichos idénticos. No existe traslape completo si los dos nichos son disjuntos. Por lo común, los nichos se solapan sólo parcialmente, siendo algunos recursos compartidos y otros usados exclusivamente por cada una de las especies interactuantes (Giller 1984; Pianka 1992). Suponiendo que el ambiente está plenamente saturado y que tal traslape no puede tolerarse por ningún periodo de tiempo, entonces se produce la exclusión competitiva, pues se supone que la competencia es intensa en el espacio del nicho disputado, dando como resultado la supervivencia de solo una especie. Sin embargo, a menudo los nichos en la naturaleza se solapan y la exclusión competitiva no tiene lugar, dado que el traslape de nichos en sí no requiere la existencia de competencia, a menos que los recursos sean limitados (Pianka 1992).

Los estudios ecológicos actuales no sólo consideran a la competencia y a la depredación como las interacciones que rigen la organización de las comunidades animales, si no que también incluyen el análisis de las estrategias de uso y repartición de los recursos. Teóricamente, esto último se basa en el concepto de nicho ecológico (Vandermeer 1972; Pianka 1976; Diamond 1978), que incluye varios gradientes de recursos a través de los cuales los animales dentro de una comunidad se reparten los recursos del medio (Pianka 1975). Las dimensiones principales (*i.e.*, las dimensiones del nicho: temporal, espacial y alimenticio) pueden dividirse en seis categorías, las que abarcan las formas en las que difieren ecológicamente los organismos: macrohábitat, microhábitat, tipo de alimento, tamaño del alimento, actividad diaria y estacional (Schoener 1974; Toft 1985).

La expresión "repartición de recursos" fue creada en los años sesenta para definir simplemente como difieren las especies en el uso de los recursos existentes en el medio (Toft 1985). Schoener (1974) analiza varias especies, encontrando que en el 55% de los casos éstas se separan por el hábitat, en el 40% de los casos las especies se separan por el alimento y en el restante 5% de los casos se separan por el tiempo. Las dimensiones del hábitat son a menudo más importantes que las dimensiones en el tipo de alimento, las cuales a su vez son más importantes que las dimensiones temporales, lo que ha sido comprobado para anfibios y reptiles (Toft 1985).

La utilización del alimento es un factor importante entre especies simpátricas en la separación de los nichos. La separación puede darse por el consumo de diferentes taxa, por el tamaño de las presas o por las diferencias en la manera de capturar dicho alimento (Fuentes 1976; Maury 1981a; Gallina-Tesaro 1994). Se ha demostrado que otro factor que influye sobre el uso del espacio, el tiempo y el alimento, es el modo de forrajeo o estrategia de caza que cada especie tiene para obtener su alimento (Pianka 1973; Anderson & Karasov 1988). De manera general se distinguen dos tipos de forrajeo o estrategia de cacería en especies de lacertilios carnívoros (Huey & Pianka 1981; Pianka 1973, 1986), los cazadores de forrajeo amplio y los cazadores de acecho.

Los cazadores de forrajeo amplio o de búsqueda activa ("widely foraging"), son animales muy activos

y cazan mientras están en movimiento, utilizando la visión y el olfato (Anderson & Karasov 1988; Anderson 1993). Los miembros de las familias Teiidae (*Cnemidophorus*) y Scincidae se caracterizan por utilizar esta estrategia.

Los cazadores al acecho ("sit and wait") son animales relativamente sedentarios y localizan a sus presas visualmente, cuando éstas se mueven o son de tamaño conspicuo (Anderson 1993). Esta estrategia la adoptan generalmente los miembros de las familias Agamidae, Gekkonidae, Phrynosomatidae (antes Iguanidae) y, en particular, las especies del género *Sceloporus*.

Sin embargo, las especies en la naturaleza no son tan rígidas en relación a la estrategia de forrajeo que utilizan, pudiendo optar por un tipo u otro de acuerdo a sus requerimientos, a la abundancia de presas y al gasto energético (Vitt & Ohmart 1977; Huey & Pianka 1981). Esta elasticidad se observa más frecuentemente en las especies cazadoras al acecho. De esta manera, las diferencias en el modo de forrajeo influyen en el tipo de presas que encuentran y, por lo tanto, afectan la composición de la dieta, ésta, a su vez, varía conforme a la abundancia estacional y diaria de las diferentes presas (Pianka 1973).

La teoría del forrajeo óptimo predice que la dieta óptima (tipos de presa consumida) y el hábitat de forrajeo óptimo (número y tipos de parches de hábitat en el cual un animal puede forrajear) son una función de la distribución, abundancia y el valor relativo de la disponibilidad de la presa. La mayoría de las teorías sobre la dieta óptima son muy similares. Pike *et al.* (1977) consideran una dieta como óptima si maximiza la tasa neta de energía (u otra medida de valor de la presa) consumida por unidad de forrajeo (usualmente energía o tiempo). El depredador obtiene un varios tipos de presa de acuerdo a este criterio de optimización, colocando con el valor más alto al tipo de presa preferida que se está consumiendo, los tipos de presa menos preferidos son adicionados a la dieta en orden decreciente de valor de consumo neto por unidad de gasto de forrajeo. La mayoría de estos modelos predicen que la inclusión de un tipo de presa particular en la dieta óptima depende sólo de la abundancia de mejores tipos de presa. Cualquier factor (e.g., competencia) que reduzca la abundancia de un tipo de presa incluida en la dieta óptima, no resulta en la exclusión de ese tipo de presa, si no que puede resultar en la inclusión de menos tipos preferidos. El número de tipos de alimento incluidos en la dieta óptima puede ser el mismo o incrementarse, si un competidor reduce la disponibilidad de uno o más tipos de presa incluidos en la dieta óptima (Dunham 1983).

Cuando las presas menos preferidas (valor bajo) son excluidas de la dieta óptima, el incremento uniforme de la abundancia de todos los tipos de presas potenciales o de tipos de presa preferidos puede conducir a la especialización en la dieta. MacArthur & Pianka (1966) usaron un modelo gráfico para predecir el ámbito óptimo de tipos de hábitat que un animal puede incluir en sus actividades de forrajeo. En este modelo, si un competidor invade un hábitat particular y reduce la disponibilidad de alimento, entonces para un organismo puede ser más provechoso utilizar su tiempo visitando parches no afectados. Este modelo predice que los competidores serán probablemente más especializados sobre la repartición de tipos de hábitats que de tipos de presa. Esta es la llamada "hipótesis de compresión".

Es necesario conocer los mecanismos precisos por medio de los cuales se reparten los recursos disponibles entre los miembros de una comunidad, antes de intentar comprender plenamente los factores determinantes de la diversidad de las especies y de la estructura de la comunidad (Pianka 1992). Los estudios de repartición de los recursos intentan determinar cómo especies similares difieren ecológicamente. De igual manera, la búsqueda de patrones intenta identificar factores causales particulares. La motivación básica de tales estudios es la hipótesis de que es importante la competencia por el alimento.

Desde los años sesenta se incrementaron los estudios encaminados a la investigación de las preferencias de hábitat, la segregación del nicho y la repartición de los recursos en las comunidades de reptiles. En particular, de lagartijas del género *Anolis* y de muchas especies de ambientes áridos. Los estudios en comunidades naturales han documentado diferencias entre especies ecológicamente similares, e infieren que se reduce la competencia entre especies y con ello, se facilita la coexistencia (Dunham 1983), de igual manera cuando una población de una especie decrece entonces la competencia disminuye. Las diferencias entre especies en su morfología, hábitat de forrajeo y utilización del recurso alimenticio, constituyen los "mecanismos de coexistencia" (Wiens 1977), facilitan la coexistencia por la reducción de

la intensidad de la competencia. Por otra parte, la repuesta dinámica de los competidores a una reducción en la disponibilidad del recurso, y con ello un incremento en la intensidad de la competencia, puede conducir a una divergencia en el uso del recurso. Asimismo, se han analizado los límites que la competencia interespecífica podría ejercer sobre un número de especies que puedan establecer coexistencia dentro de una comunidad (Schoener 1974; Pianka 1976; Dunham 1980). Muchos ecólogos, estudiando la repartición de los recursos en sistemas naturales, han hecho suposiciones y empleado medidas de traslape en las funciones de utilización de recursos como punto de estimación de la intensidad de la competencia. En este aspecto, se han propuesto diferentes fórmulas para estimar la amplitud y traslape del nicho (e.g., Simpson 1949; Morisita 1959; Horn 1966; Schoener 1968, 1974; Pianka 1969, 1973; Pielou 1972, 1975).

En años recientes las lagartijas han sido consideradas como organismos modelo para realizar estudios ecológicos (e.g., Ortega 1981; Huey & Pianka 1983; Vitt 1986). Sin embargo, desde hace muchos años se han realizado estudios sobre la repartición de los recursos considerando las dimensiones del nicho o sus partes, que intentan dilucidar la organización de las comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas en comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas (Milstead & Tinkle 1969; Schoener 1968, 1970, 1974; Pianka 1973, 1975, 1976, 1986; Huey & Pianka 1974, 1977, 1983; Barbault *et al.* 1978; Barbault *et al.* 1985; Maury & Barbault 1981; Pacala & Roughgarden 1982; Creuser & Whitford 1982; Dunham 1983; González-Romero *et al.* 1989; Ortega *et al.* 1982; Ortega 1981, 1991; Vitt *et al.* 1981; Schal 1993).

Por otra parte, los estudios en especies de lagartijas tropicales son escasos, por ejemplo, los realizados para estudiar la repartición de los recursos en lagartijas tropicales de la Amazonia y áreas secas de Brasil (Magnuson *et al.* 1985; Colli *et al.* 1992; Vitt & Caldwell 1994; Vitt & Carvalho 1995). Finalmente, a excepción de los estudios de López-González *et al.* (1993) y López-González & González-Romero (1997), sobre la organización espacial y temporal de comunidades de saurios tropicales, se conoce muy poco sobre la organización espacial y temporal de las lagartijas mexicanas.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Comprender la organización de una comunidad de lagartijas tropicales (*Sceloporus variabilis*, *Cnemidophorus guttatus* y *Cnemidophorus deppeii*) a través del reparto de los recursos. En particular, conocer su distribución espacial (macro y microhábitat), determinar sus ciclos de actividad diaria y estacional, conocer el tipo de alimento consumido durante un año y comparar la utilización de los recursos espacio, tiempo y alimento durante un año de las tres especies de lagartijas consideradas, que habitan un bosque tropical seco y un matorral de duna costera en la costa del estado de Veracruz, México. La hipótesis nula, es que las tres especies de lagartijas se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) de manera que esta utilización diferenciada les permite coexistir, por consiguiente la hipótesis alterna es que las tres especies de lagartijas no se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) en la zona de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.—El estudio se realizó en la reserva del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A.C., localizada en el municipio de Actopan, Veracruz, México (19° 36' N, 96° 22' W; altitud <50 m). El área de estudio se encuentra en la confluencia de las provincias fisiográficas del Eje Neovolcánico Transversal, la Planicie Costera Nororiental y la Planicie Costera Suroriental del Golfo de México (Rzedowski 1978).

El clima de esta zona corresponde al tipo Aw₂ (w)(i), cálido subhúmedo con lluvias en verano, con época de secas en invierno y otra corta en verano, la precipitación total anual oscila entre 1200 y 1800 mm anuales (García 1978). La precipitación entre los años varía significativamente, por ejemplo, la precipitación total fue significativamente mas alta en 1992 que en 1990, 1991 y 1993. También la distribución a lo largo del año fue significativamente diferente entre 1991 y 1992 y entre 1992 y 1993 pero

la intensidad de la competencia. Por otra parte, la repuesta dinámica de los competidores a una reducción en la disponibilidad del recurso, y con ello un incremento en la intensidad de la competencia, puede conducir a una divergencia en el uso del recurso. Asimismo, se han analizado los límites que la competencia interespecífica podría ejercer sobre un número de especies que puedan establecer coexistencia dentro de una comunidad (Schoener 1974; Pianka 1976; Dunham 1980). Muchos ecólogos, estudiando la repartición de los recursos en sistemas naturales, han hecho suposiciones y empleado medidas de traslape en las funciones de utilización de recursos como punto de estimación de la intensidad de la competencia. En este aspecto, se han propuesto diferentes fórmulas para estimar la amplitud y traslape del nicho (e.g., Simpson 1949; Morisita 1959; Horn 1966; Schoener 1968, 1974; Pianka 1969, 1973; Pielou 1972, 1975).

En años recientes las lagartijas han sido consideradas como organismos modelo para realizar estudios ecológicos (e.g., Ortega 1981; Huey & Pianka 1983; Vitt 1986). Sin embargo, desde hace muchos años se han realizado estudios sobre la repartición de los recursos considerando las dimensiones del nicho o sus partes, que intentan dilucidar la organización de las comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas en comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas (Milstead & Tinkle 1969; Schoener 1968, 1970, 1974; Pianka 1973, 1975, 1976, 1986; Huey & Pianka 1974, 1977, 1983; Barbault *et al.* 1978; Barbault *et al.* 1985; Maury & Barbault 1981; Pacala & Roughgarden 1982; Creuser & Whitford 1982; Dunham 1983; González-Romero *et al.* 1989; Ortega *et al.* 1982; Ortega 1981, 1991; Vitt *et al.* 1981; Schal 1993).

Por otra parte, los estudios en especies de lagartijas tropicales son escasos, por ejemplo, los realizados para estudiar la repartición de los recursos en lagartijas tropicales de la Amazonia y áreas secas de Brasil (Magnuson *et al.* 1985; Colli *et al.* 1992; Vitt & Caldwell 1994; Vitt & Carvalho 1995). Finalmente, a excepción de los estudios de López-González *et al.* (1993) y López-González & González-Romero (1997), sobre la organización espacial y temporal de comunidades de saurios tropicales, se conoce muy poco sobre la organización espacial y temporal de las lagartijas mexicanas.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Comprender la organización de una comunidad de lagartijas tropicales (*Sceloporus variabilis*, *Cnemidophorus guttatus* y *Cnemidophorus deppii*) a través del reparto de los recursos. En particular, conocer su distribución espacial (macro y microhábitat), determinar sus ciclos de actividad diaria y estacional, conocer el tipo de alimento consumido durante un año y comparar la utilización de los recursos espacio, tiempo y alimento durante un año de las tres especies de lagartijas consideradas, que habitan un bosque tropical seco y un matorral de duna costera en la costa del estado de Veracruz, México. La hipótesis nula, es que las tres especies de lagartijas se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) de manera que esta utilización diferenciada les permite coexistir, por consiguiente la hipótesis alterna es que las tres especies de lagartijas no se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) en la zona de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.—El estudio se realizó en la reserva del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A.C., localizada en el municipio de Actopan, Veracruz, México (19° 36' N, 96° 22' W; altitud <50 m). El área de estudio se encuentra en la confluencia de las provincias fisiográficas del Eje Neovolcánico Transversal, la Planicie Costera Nororiental y la Planicie Costera Suroriental del Golfo de México (Rzedowski 1978).

El clima de esta zona corresponde al tipo Aw₂ (w)(i), cálido subhúmedo con lluvias en verano, con época de secas en invierno y otra corta en verano, la precipitación total anual oscila entre 1200 y 1800 mm anuales (García 1978). La precipitación entre los años varía significativamente, por ejemplo, la precipitación total fue significativamente más alta en 1992 que en 1990, 1991 y 1993. También la distribución a lo largo del año fue significativamente diferente entre 1991 y 1992 y entre 1992 y 1993 pero

la intensidad de la competencia. Por otra parte, la repuesta dinámica de los competidores a una reducción en la disponibilidad del recurso, y con ello un incremento en la intensidad de la competencia, puede conducir a una divergencia en el uso del recurso. Asimismo, se han analizado los límites que la competencia interespecífica podría ejercer sobre un número de especies que puedan establecer coexistencia dentro de una comunidad (Schoener 1974; Pianka 1976; Dunham 1980). Muchos ecólogos, estudiando la repartición de los recursos en sistemas naturales, han hecho suposiciones y empleado medidas de traslape en las funciones de utilización de recursos como punto de estimación de la intensidad de la competencia. En este aspecto, se han propuesto diferentes fórmulas para estimar la amplitud y traslape del nicho (e.g., Simpson 1949; Morisita 1959; Horn 1966; Schoener 1968, 1974; Pianka 1969, 1973; Pielou 1972, 1975).

En años recientes las lagartijas han sido consideradas como organismos modelo para realizar estudios ecológicos (e.g., Ortega 1981; Huey & Pianka 1983; Vitt 1986). Sin embargo, desde hace muchos años se han realizado estudios sobre la repartición de los recursos considerando las dimensiones del nicho o sus partes, que intentan dilucidar la organización de las comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas en comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas (Milstead & Tinkle 1969; Schoener 1968, 1970, 1974; Pianka 1973, 1975, 1976, 1986; Huey & Pianka 1974, 1977, 1983; Barbault *et al.* 1978; Barbault *et al.* 1985; Maury & Barbault 1981; Pacala & Roughgarden 1982; Creuser & Whitford 1982; Dunham 1983; González-Romero *et al.* 1989; Ortega *et al.* 1982; Ortega 1981, 1991; Vitt *et al.* 1981; Schal 1993). Por otra parte, los estudios en especies de lagartijas tropicales son escasos, por ejemplo, los realizados para estudiar la repartición de los recursos en lagartijas tropicales de la Amazonia y áreas secas de Brasil (Magnuson *et al.* 1985; Colli *et al.* 1992; Vitt & Caldwell 1994; Vitt & Carvalho 1995). Finalmente, a excepción de los estudios de López-González *et al.* (1993) y López-González & González-Romero (1997), sobre la organización espacial y temporal de comunidades de saurios tropicales, se conoce muy poco sobre la organización espacial y temporal de las lagartijas mexicanas.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Comprender la organización de una comunidad de lagartijas tropicales (*Sceloporus variabilis*, *Cnemidophorus guttatus* y *Cnemidophorus deppii*) a través del reparto de los recursos. En particular, conocer su distribución espacial (macro y microhábitat), determinar sus ciclos de actividad diaria y estacional, conocer el tipo de alimento consumido durante un año y comparar la utilización de los recursos espacio, tiempo y alimento durante un año de las tres especies de lagartijas consideradas, que habitan un bosque tropical seco y un matorral de duna costera en la costa del estado de Veracruz, México. La hipótesis nula, es que las tres especies de lagartijas se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) de manera que esta utilización diferenciada les permite coexistir, por consiguiente la hipótesis alterna es que las tres especies de lagartijas no se reparten los recursos (espacio, tiempo y alimento) en la zona de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.—El estudio se realizó en la reserva del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A.C., localizada en el municipio de Actopan, Veracruz, México (19° 36' N, 96° 22' W; altitud <50 m). El área de estudio se encuentra en la confluencia de las provincias fisiográficas del Eje Neovolcánico Transversal, la Planicie Costera Nororiental y la Planicie Costera Suroriental del Golfo de México (Rzedowski 1978).

El clima de esta zona corresponde al tipo Aw₂ (w)(i), cálido subhúmedo con lluvias en verano, con época de secas en invierno y otra corta en verano, la precipitación total anual oscila entre 1200 y 1800 mm anuales (García 1978). La precipitación entre los años varía significativamente, por ejemplo, la precipitación total fue significativamente más alta en 1992 que en 1990, 1991 y 1993. También la distribución a lo largo del año fue significativamente diferente entre 1991 y 1992 y entre 1992 y 1993 pero

no entre 1991 y 1993 (Torres-Hernández et al, en prensa). La temperatura máxima extrema es de 34° C, la mínima extrema de 16° C y la temperatura media anual es de 24° a 26° C.

El sustrato en el CICOLMA está constituido por grandes acumulaciones de arena que conforman dunas fijas, móviles y semimóviles del cuaternario. La cercanía del mar confiere otras características, como la aspersión salina, provocada por la brisa marina, y fenómenos estacionales (en verano-otoño o en otoño-invierno) característicos de las costas del Golfo de México, así también, mareas altas, ciclones, tormentas y los llamados "nortes" (vientos fríos del norte en otoño e invierno) que tienen fuerte influencia en el clima de la región (Martínez & Valverde 1992).

La topografía es cambiante como resultado de la movilidad de las dunas, además, la composición arenosa del sustrato y la cercanía del mar propician condiciones deshidratantes como resultado de la baja retención de humedad y escasez de nutrientes en el suelo, que se agrava debido a la rápida percolación de la materia orgánica (Salisbury 1952). Otros factores abióticos importantes en la zona, son la gran radiación solar, las altas temperaturas diurnas y nocturnas y la marcada estacionalidad de las lluvias.

Los elementos florísticos corresponden a la Provincia de la Costa del Golfo de México, Región Caribe del Reino Neotropical (Rzedowski 1978). Los tipos de vegetación descritos para la zona son: selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, manglar y matorral de dunas costeras (Novelo 1978; Moreno-Casasola et al. 1982; Rico-Gray & Lot 1983). La distribución de la vegetación de la zona de estudio depende en gran medida de (i) la disponibilidad de agua, misma que cambia con la topografía, la cobertura vegetal y la estación del año; (ii) la alta evapotranspiración; y (c) la duración del estiaje, que en ocasiones puede ser de más de seis meses. Por lo tanto, la vegetación se presenta como mosaicos distribuidos heterogéneamente de dimensiones y características microambientales muy variables. Los fenómenos fenológicos y, por tanto, las fisonomías particulares de cada mosaico, reflejan muy estrechamente la disponibilidad estacional del agua (Lerdau et al 1991). Por otra parte, se presentan algunos cuerpos de agua permanentes (la laguna costera de La Mancha y una pequeña laguna de agua dulce) que permiten la existencia de vegetación con fisonomía no estacional adyacente a la vegetación estacional y que pueden servir de refugio durante la sequía a animales no migratorios capaces de explotar ambos tipos de hábitat (Torres-Hernández 1995).

Con respecto a la fauna de la zona, hasta la fecha se han reportado 11 especies de anfibios, 30 de reptiles, 250 de aves y 44 de mamíferos (Morales-Mávil & Guzmán-Guzmán 1994; Ortiz-Pulido et al. 1995).

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LAS ESPECIES DE LAGARTIJAS.—En la zona de estudio habitan dos especies de lagartijas de la familia Teiidae (*Cnemidophorus deppii* y *Cnemidophorus guttatus*) y una especie de la familia Phrynosomatidae (*Sceloporus variabilis*). Los miembros del género *Cnemidophorus* son abundantes y conspicuos en hábitats secos del Continente Americano, especialmente en los trópicos y desiertos (Wright 1993). Se han reportado 45 especies de *Cnemidophorus* repartidas en seis grupos basados en la combinación de caracteres tradicionales de la morfología externa y kariología (Lowe et al. 1970). De estos grupos, dos especies son partenogenéticas (*cozumela* y *tesselatus*), dos presentan especies partenogenéticas y bisexuales (*sexlineatus* y *lemniscatus*) y dos grupos son bisexuales (*tigris* y *deppii*) (Wright 1993). Las dos especies de este estudio pertenecen al grupo *deppii*.

Sceloporus variabilis.— En México se distribuye desde el nivel del mar hasta altitudes moderadas (1500 m) (Ramírez-Bautista & González-Romero 1991), desde el sureste de Tamaulipas a lo largo de la costa del Golfo de México hasta el centro del estado de Veracruz, tierra adentro al este de Querétaro y Puebla, hasta el este de Oaxaca y oeste de Guatemala, alcanzando la costa sólo en Chiapas. Además, se encuentra en los estados de San Luis Potosí, Guanajuato e Hidalgo (Smith & Taylor 1966). Se encuentra en diferentes tipos de vegetación, desde dunas costeras hasta selva alta perennifolia. En la zona de estudio es común observarlos en el suelo y en troncos a no más de tres metros de altura. Son activos desde las 08:00 en días calurosos y soleados, es una especie que trepa fácilmente los troncos y ramas caídas, de áreas abiertas y con vegetación arbórea. Se alimentan principalmente de insectos, como grillos, escarabajos y mariposas, y de arácnidos. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 53 mm de LHC

(longitud hocico-cloaca), los machos alcanzan la madurez sexual a los 49 mm de LHC (Ramírez-Bautista & González-Romero 1991). Los machos son más grandes que las hembras, en la zona de estudio se han observado crías en septiembre y octubre. En la época reproductiva el macho presenta en el vientre dos manchas de color rosado, bordeadas de azul, intensificándose el color en la época reproductiva. El color del vientre de la hembra es blanquecino, los labios y lados del cuello son de color rojizo. Los machos presentan dos escamas postanales grandes, las hembras carecen de estas escamas.

Cnemidophorus deppii.- Se distribuye en el este desde el centro del estado de Veracruz en las costas del Golfo de México y en el oeste desde Nayarit en el Pacífico, hasta Costa Rica (Smith & Taylor 1966). Prefieren las áreas abiertas con mucha luz y vegetación escasa (Kennedy 1968), generalmente se observan en las dunas y borde de la selva. Son activos durante los días calurosos, después de las 09:00 y hasta las 18:00, utilizan rápidos movimientos para desplazarse. Se alimentan principalmente de insectos, como grillos y mariposas. Fitch (1970) reporta dos hembras en agosto con huevos con cáscara en sus oviductos, así como hembras grávidas en junio y julio y una cría en agosto. En la zona de estudio es frecuente observar crías de septiembre a febrero. En la época reproductiva los machos tienen el vientre de color negro bordeado lateralmente de color azul, además presentan dos escamas postanales grandes. Las escamas están ausentes en las hembras y el color del vientre es blanquecino.

Cnemidophorus guttatus.- Se distribuye en México desde el centro del estado de Veracruz hasta el Istmo de Tehuantepec, en los estados de Veracruz, Oaxaca, Chiapas y Tabasco (Smith & Taylor 1966). Es común observarla en lugares con vegetación arbórea, usualmente no se aventura más allá de los bordes entre la vegetación arbórea y los lugares abiertos (Kennedy 1968; Álvarez del Toro 1982). Es activa en días calurosos y es común observarla moviéndose rápidamente escarbando buscando su alimento (Álvarez del Toro 1982). Los patrones diarios de actividad son influenciados por las condiciones del clima, por ejemplo, después de una lluvia no presentan actividad (Kennedy 1968). Las larvas de lepidópteros parecen ser importantes en su dieta (Kennedy, 1968), así como otros insectos (grillos y mariposas) (Álvarez del Toro 1982). Fitch (1970) reporta que dos hembras en agosto tenían huevos con cáscara en sus oviductos, así como hembras grávidas en junio y julio y una cría en agosto. En la zona de estudio es frecuente observar crías de septiembre a febrero. Durante la época reproductiva, a los machos se les colorea el vientre de negro bordeado lateralmente de color azul, además presentan dos escamas postanales grandes. En las hembras las escamas están ausentes y la coloración es mucho más tenue, con el vientre blanquecino.

DESCRIPCIÓN DE LOS TRANSECTOS.—Se marcaron cuatro transectos de 200 m c/u, dos en el matorral de duna y dos en la selva. A continuación se presentan las principales especies para cada zona.

En áreas de dunas: *Andropogon escoparius*, *Trachipogon gowini*, *Aristida adensionis*, *Randia laetevirens*, *Crotalaria incana*, *Comelina erecta*, *Pectis saturejoides*, *Chamaecrista chamaecristoides*, *Florestina erecta*, *Walteria indica*, *Diphisa robinoides*. En zonas de estructura herbácea semidesnuda: *Comelina erecta*, *Croton punctatus* y *Palafoxia texana*. En zonas con manchones de matorrales: *Opuntia stricta*, *Randia laetevirens*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Nectandra loeseri*, *Cedrela odorata*, *Bursera simaruba*, *Coccoloba barbadensis* y *Acacia farnesiana* (Moreno-Casasola et al., 1982).

La selva mediana subcaducifolia, donde el dosel de la selva es de 15 a 20 m de altura, presenta diferentes especies de árboles, los más altos son *Ficus cotinifolia*, *Bursera simaruba*, *Cedrela odorata*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Celtis caudata*, *Dendropanax arboreus* y *Brosimum alicastrum*. Otros árboles que no llegan al dosel son: *Nectandra coriacea*, *Coccoloba barbadensis*, *Randia laetevirens*, *Annona glabra* y *Tabernaemontana alba*. La vegetación en el sotobosque es abierta, constituida por arbustos como *Malphigia glabra*, *Casearia corymbosa* y *Chiococca alba* (Novelo 1978). Solo existen algunas plántulas debido a la depredación por los cangrejos terrestres, *Gecarcinus lateralis*, que son abundantes en determinadas épocas del año (Delfosse, 1992) sobre todo en la estación lluviosa.

Los muestreos se realizaron entre marzo de 1989 y febrero de 1990. La primera actividad consistió en la colecta de individuos de lacertilios para conocer a las especies, éstas se determinaron utilizando las

claves de Smith & Taylor (1966). Para realizar los conteos y estimaciones de las tres especies de lagartijas consideradas, se trazaron cuatro transectos permanentes, cada uno de 200 m de largo por 10 m de ancho, dos transectos se ubicaron en la selva baja caducifolia y dos en el matorral de duna costera.

MÉTODOS

CICLOS DE ACTIVIDAD Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL.- Para estimar los ciclos de actividad de cada especie de lagartija, se recorrieron los cuatro transectos una vez por mes, desde las 08:00 a las 18:00 horas, anotando cada hora los siguientes datos: hora de observación, especie y número de individuos por especie. Las observaciones se realizaron a lo largo de los transectos por dos observadores, éstos caminaban lentamente, uno detrás del otro, separados por 3 m entre sí; de esta manera, el segundo observador ve los animales que corren atrás del primer observador. Se contaron todos los individuos dentro de una distancia de tres a cinco metros dentro del transecto (Maury 1981b). La distribución espacial de las lagartijas en las dunas y la selva se registró a través de la observación del animal en el punto donde se encontraba en el transecto, de esta manera fue posible determinar la frecuencia relativa de cada especie en cada hábitat o microhábitat.

ALIMENTACIÓN.- Con el fin de establecer de qué se alimentaban las tres especies de lagartijas consideradas, se colectaron 102 lagartijas: 50 de *Cnemidophorus guttatus*, 20 de *Cnemidophorus depyii* y 32 de *Sceloporus variabilis*. Para ello se utilizaron trampas de tipo barrera colocadas en el ecotono entre el matorral de duna y la selva baja caducifolia. Las trampas consisten en dos líneas de lámina galvanizada de 30 m de largo por 50 cm de alto y, a ambos lados de la barrera, se colocan cada 5 m botes de plástico de 20 l enterrados en el suelo (Gibbons & Semlitch 1981; Vogt & Hine 1982). A los individuos colectados se les tomaron las siguientes medidas: longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la cola (LC), peso, sexo, edad (adulto, juvenil, cría). La longitud se obtuvo usando un calibrador (Vernier, con precisión de ± 0.01 mm) y el peso se obtuvo con una balanza granataria de 310 g (± 0.1 g). Para tratar de relacionar el tamaño de los individuos por especies con el tamaño de presa consumida. Estos individuos fueron sacrificados por congelación, posteriormente se les extrajo el estómago, mismo que se conservó en etanol al 70%. Los estómagos se abrieron, el contenido se depositó en cajas de Petri y, con la ayuda de un microscopio estereoscópico, se separaron las presas encontradas. Las presas se identificaron usando diversas fuentes (Coronado & Márquez 1982; Jaques 1947), se contaron y, con la ayuda de un ocular micrométrico, se les midió el largo y el ancho. Sólo para las presas completas se cuantificó el volumen utilizando la fórmula de un elipsoide: $V = 4/3 \pi (1/2 \text{ longitud de la presa}) (1/2 \text{ ancho de la presa})^2$ (Selby 1965; Vitt & Caldwell 1994). Se contó el número de presas de cada orden y, en los casos en que la presa se encontró muy deteriorada, se contó la cabeza y el abdomen. Para los análisis estadísticos, se dividió el número de presas por grupo (e.g., orden, familia) entre el total de lagartijas colectadas de cada especie. El análisis del contenido estomacal se hizo con todos los individuos colectados y se agruparon por estaciones del año: primavera (marzo-mayo), verano (junio-agosto), otoño (septiembre-noviembre) e invierno (diciembre-febrero). Los individuos se colectaron cada mes (tres a cinco días por mes), en forma independiente a los censos de actividad y en áreas distintas a los transectos permanentes.

AMPLITUD DEL NICHOS.- Para conocer la amplitud del nicho espacial, temporal y alimenticio de las tres especies de lagartijas se utilizó la fórmula de Simpson (1949):

$$B = 1 / \left(\sum_{i=1}^n p_i^2 \right)$$

Donde, i es la categoría del recurso, p es la proporción de la categoría del recurso ($p_i = n_i/n$) y n es el número total de categorías. Los valores de amplitud del nicho varían desde 1 (uso exclusivo de una categoría) a n (uso igual de todas las categorías) (Pianka 1986).

La amplitud del nicho absoluto (BS) se obtuvo con la fórmula $BS = B - 1 / N - 1$, donde B es la amplitud del nicho y N es el número del recurso usado. Cuando el valor de BS se acerca a 1 significa que todas las categorías del recurso fueron usadas en igual proporción, mientras que cuando el valor se acerca a 0 significa que pocas categorías fueron usadas con alta frecuencia y muchas categorías fueron usadas con baja frecuencia (Colwell & Futuyma 1971).

TRASLAPE DE RECURSOS.- Con el fin de conocer qué tan similar es el uso de recursos (*i.e.*, espacio, tiempo, alimento) entre las tres especies de lagartijas en los dos ambientes (matorral de dunas, selva) y por estación del año (invierno, primavera, verano, otoño), se planteó la hipótesis nula de que las especies presentan traslape completo. Para ello se utilizaron las fórmulas de traslape específico ($SO_{1,2} = e^{E_{1,2}}$ y $SO_{2,1} = e^{E_{2,1}}$) y de traslape general ($GO = e^E$) (Ludwig & Reynolds 1988), cuyos valores van de 0 a 1. Aquí E es igual a:

$$E_{1,2} = \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{2j}) - \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{1j})$$

y

$$E_{2,1} = \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{1j}) - \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{2j})$$

Donde p es la proporción de uso de los recursos (clases de recursos y especies). La prueba estadística se realiza con la siguiente fórmula: $U_{i,k} = 2N_i \ln(SO_{i,k})$, que se distribuye como una variedad de χ^2 , con $r - 1$ grados de libertad. Si el valor de U excede el valor crítico de la χ^2 a, digamos, $P < 0.05$, entonces debemos rechazar la hipótesis nula de traslape completo y, por lo tanto, o no hay traslape o este es solamente parcial (Ludwig & Reynolds 1988). Para el cómputo de SO y de GO se utilizó el paquete estadístico provisto en "Statistical Ecology" de Ludwig & Reynolds (1988).

DIVERSIDAD DE PRESAS.- Con el fin de conocer la diversidad de presas capturadas por las lagartijas, se utilizó el índice de diversidad de Shannon (H'):

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i$$

Donde s es el número de categorías (especies) y p_i es la proporción de las observaciones encontradas para la categoría i (Ludwig & Reynolds 1988; Krebs 1989). Las diferencias entre los valores de H' por especie de lagartija se establecieron usando el estadístico t (Zar 1996).

Los análisis estadísticos no comprendidos dentro de las fórmulas descritas arriba, se realizaron con el paquete estadístico SigmaStat (SigmaStat, 1995).

RESULTADOS

Durante el año de estudio se observaron en las dunas 625 individuos de *Sceloporus variabilis* (*S. variabilis*), 651 individuos de *Cnemidophorus deppii* (*C. deppii*) y 56 individuos de *Cnemidophorus guttatus* (*C. guttatus*). En la selva solo habitan dos especies de lagartijas y de estas se observaron 454 individuos de *Sceloporus variabilis* (*S. variabilis*) y 1209 individuos de *Cnemidophorus guttatus* (*C. guttatus*). No se registraron lagartijas en marzo y noviembre, ya que las visitas al área de estudio coincidieron con la entrada de frentes fríos del norte y la actividad de las lagartijas disminuye

La amplitud del nicho absoluto (BS) se obtuvo con la fórmula $BS = B - 1 / N - 1$, donde B es la amplitud del nicho y N es el número del recurso usado. Cuando el valor de BS se acerca a 1 significa que todas las categorías del recurso fueron usadas en igual proporción, mientras que cuando el valor se acerca a 0 significa que pocas categorías fueron usadas con alta frecuencia y muchas categorías fueron usadas con baja frecuencia (Colwell & Futuyma 1971).

TRASLAPE DE RECURSOS.- Con el fin de conocer qué tan similar es el uso de recursos (*i.e.*, espacio, tiempo, alimento) entre las tres especies de lagartijas en los dos ambientes (matorral de dunas, selva) y por estación del año (invierno, primavera, verano, otoño), se planteó la hipótesis nula de que las especies presentan traslape completo. Para ello se utilizaron las fórmulas de traslape específico ($SO_{1,2} = e^{E_{1,2}}$ y $SO_{2,1} = e^{E_{2,1}}$) y de traslape general ($GO = e^E$) (Ludwig & Reynolds 1988), cuyos valores van de 0 a 1. Aquí E es igual a:

$$E_{1,2} = \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{2j}) - \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{1j})$$

y

$$E_{2,1} = \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{1j}) - \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{2j})$$

Donde p es la proporción de uso de los recursos (clases de recursos y especies). La prueba estadística se realiza con la siguiente fórmula: $U_{ik} = 2N_i \ln(SO_{ik})$, que se distribuye como una variedad de χ^2 , con $r - 1$ grados de libertad. Si el valor de U excede el valor crítico de la χ^2 a, digamos, $P < 0.05$, entonces debemos rechazar la hipótesis nula de traslape completo y, por lo tanto, o no hay traslape o este es solamente parcial (Ludwig & Reynolds 1988). Para el cómputo de SO y de GO se utilizó el paquete estadístico provisto en "Statistical Ecology" de Ludwig & Reynolds (1988).

DIVERSIDAD DE PRESAS.- Con el fin de conocer la diversidad de presas capturadas por las lagartijas, se utilizó el índice de diversidad de Shannon (H'):

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i$$

Donde s es el número de categorías (especies) y p_i es la proporción de las observaciones encontradas para la categoría i (Ludwig & Reynolds 1988; Krebs 1989). Las diferencias entre los valores de H' por especie de lagartija se establecieron usando el estadístico t (Zar 1996).

Los análisis estadísticos no comprendidos dentro de las fórmulas descritas arriba, se realizaron con el paquete estadístico SigmaStat (SigmaStat, 1995).

RESULTADOS

Durante el año de estudio se observaron en las dunas 625 individuos de *Sceloporus variabilis* (*S. variabilis*), 651 individuos de *Cnemidophorus deppeii* (*C. deppeii*) y 56 individuos de *Cnemidophorus guttatus* (*C. guttatus*). En la selva solo habitan dos especies de lagartijas y de estas se observaron 454 individuos de *Sceloporus variabilis* (*S. variabilis*) y 1209 individuos de *Cnemidophorus guttatus* (*C. guttatus*). No se registraron lagartijas en marzo y noviembre, ya que las visitas al área de estudio coincidieron con la entrada de frentes fríos del norte y la actividad de las lagartijas disminuye

notablemente. Los resultados se presentarán por estación del año y en resumen anual.

ACTIVIDAD (USO DEL TIEMPO) EN LAS DUNAS

INVIERNO.- En esta época del año *S. variabilis* empieza su actividad a las 09:00, con dos picos a lo largo del día, terminando a las 17:00 (Apéndice 1). En cambio *C. deppii*, aunque su actividad empieza y termina igual que *S. variabilis*, tiene un pico a las 12:00 (25% de los individuos están activos) (Apéndice 2). Por su parte *C. guttatus*, tiene tres picos de actividad, a las 10:00 y 16:00 llegando casi al 20% y el otro a las 12:00 horas (46%) (Apéndice 3).

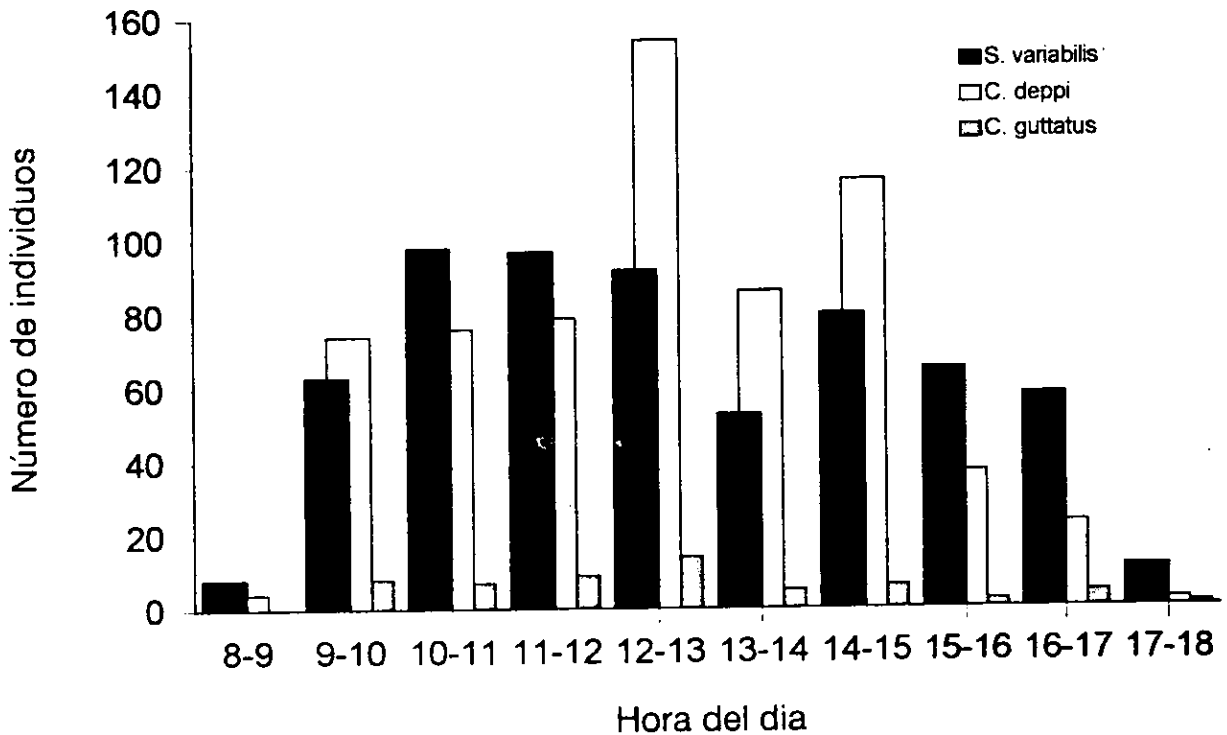


Figura 1. Resumen anual de la actividad diaria de las tres especies de lagartijas en las dunas.

PRIMAVERA.- *S. variabilis* tiene dos picos de actividad, uno a las 09:00 y el otro entre las 14:00 y 15:00, decreciendo a las 16:00 horas (Apéndice 1). Al igual que *S. variabilis*, *C. deppii* tiene dos picos de actividad, uno a las 09:00 (32%) y el otro a las 14:00 horas (21.5%) (Apéndice 2). Para *C. guttatus* los picos de actividad se desplazan un poco en relación con las otras especies, el 40% de los individuos están activos a las 11:00, decreciendo su actividad y apareciendo a las 15:00 con el 20% de los individuos (Apéndice 3).

VERANO.- El periodo de actividad de los individuos de *S. variabilis* tiene ligeras variaciones entre las 09:00 y las 14:00, su actividad decrece aunque se mantienen activos hasta después de las 17:00 horas (Apéndice 1). *C. deppii* tiene dos picos de actividad, uno entre las 09:00 y las 10:00 y el otro a las 12:00 horas (26%) (Apéndice 2). Para *C. guttatus*, en cambio, el pico de mayor actividad se da a las 09:00 (21.2%), decrece a las 10:00, incrementándose el número de individuos activos entre las 11:00 y 14:00 horas, la actividad decrece con el transcurso de la tarde (Apéndice 3).

OTOÑO.- El patrón de actividad de *S. variabilis* en esta época del año inicia a las 09:00 y termina a las 17:00, el porcentaje de individuos activos durante el día está por abajo del 20%, excepto a las 10:00 horas

(Apéndice 1). El patrón de actividad de *C. deppii* es similar al de *S. variabilis*, sin embargo, tiene un pico de mayor actividad a las 14:00 horas (36.2%) (Apéndice 2). Por su parte *C. guttatus* tiene tres picos de actividad durante el día, aunque el mayor es al mediodía (42.8%), el intervalo de actividad es más reducido al compararlo con las dos especies anteriores (Apéndice 3).

Cuadro 1. Resumen de las correlaciones (Pearson) entre las curvas del concentrado anual de actividad diaria de las lagartijas (n = 10).

	<i>C. deppii</i>	<i>C. guttatus</i>
<i>S. variabilis</i>	$r = 0.765 / P = 0.0099$	$r = 0.796 / P = 0.00595$
<i>C. deppii</i>		$r = 0.886 / P = 0.000636$

ACTIVIDAD ESTACIONAL Y DIARIA.- En invierno la especie más activa es *S. variabilis* (44.3%), le siguen *C. deppii* (40%) y *C. guttatus* (20%). En la primavera la diferencia entre las tres especies muy pequeña, 11.2% para *S. variabilis*, 9.9% para *C. deppii* y 8.9% para *C. guttatus*. En el verano el patrón de actividad se invierte, ya que *C. guttatus* es la más activa (58.9%), siguiéndole *C. deppii* (37.1%) y *S. variabilis* (32.8%). En cambio, durante el otoño, la actividad se reduce en las tres especies, alrededor del 12% en todas. *S. variabilis* tiene dos picos de actividad, uno entre las 10:00 y 11:00 y el otro a las 14:00, permaneciendo activos desde las 08:00 hasta las 17:00 horas. *C. deppii* presenta también dos picos de actividad, uno mayor a las 12:00 y otro menor a las 14:00 horas. En cambio *C. guttatus* está activo desde las 09:00, presenta ligeras variaciones en su actividad entre las 09:00 y las 11:00 y la mayor actividad a las 12:00 horas (25%), decreciendo durante la tarde (Figura 1). Sin embargo las curvas de los patrones de actividad diaria anual presentan correlación significativa (Cuadro 1, Pearson, $P < 0.05$).

ACTIVIDAD (USO DEL TIEMPO) EN LA SELVA

INVIERNO.- La actividad de *S. variabilis* empieza a las 09:00 y termina a las 17:00 horas, con dos ligeros picos durante el día (10:00 y 14:00), a penas sobrepasando el 20% de individuos activos. Un patrón similar ocurre para *C. guttatus*, con un ligero pico de actividad a las 13:00 horas (Apéndices 4 y 5).

PRIMAVERA.- La actividad de *S. variabilis* empieza a las 08:00, incrementa su actividad durante el día y alcanza un pico a las 15:00 horas (22.5%). En cambio *C. guttatus* tiene un ligero pico de actividad a las 10:00 y otro mayor a las 13:00 horas (27.5%) (Apéndices 4 y 5).

VERANO.- *S. variabilis* presenta tres picos de actividad a las 09:00, 14:00 y 16:00 horas, aunque ninguno de los tres picos sobrepasa el 20 % de actividad. *C. guttatus* tiene un pico de actividad muy marcado que llega a 30% de individuos activos a las 13:00 horas decreciendo con el transcurso de la tarde (Apéndices 4 y 5).

OTOÑO.- *S. variabilis* presenta dos picos de actividad, a las 10:00 y 12:00 horas (20% y 25%), respectivamente. En cambio *C. guttatus* empieza su actividad a las 08:00 con el pico de mayor actividad durante el día, a las 13:00 horas (37.5%) (Apéndice 4 y 5).

ACTIVIDAD ESTACIONAL EN LA SELVA.- *S. variabilis* es más activo en el invierno (54.8%) que *C. guttatus* (23.4%), en cambio en primavera y verano *C. guttatus* es más activo que *S. variabilis*. En el otoño *S. variabilis* es ligeramente más activo que *C. guttatus* (Apéndice 4 y 5).

ACTIVIDAD DIARIA ANUAL EN LA SELVA.- En *S. variabilis* se presenta un ligero pico de actividad a las 10:00 y otro a las 14:00 horas (21.8%), esta especie está activa una hora más que *C. guttatus*. Por su parte *C. guttatus* está activa entre las 08:00 y las 16:00, y presenta un pico de actividad bien marcado a las 13:00 horas (Figura 2). Las curvas de los patrones de actividad diaria anual presentan asociación significativa (Pearson $r = 0.743$, $N = 10$, $P = 0.0137$).

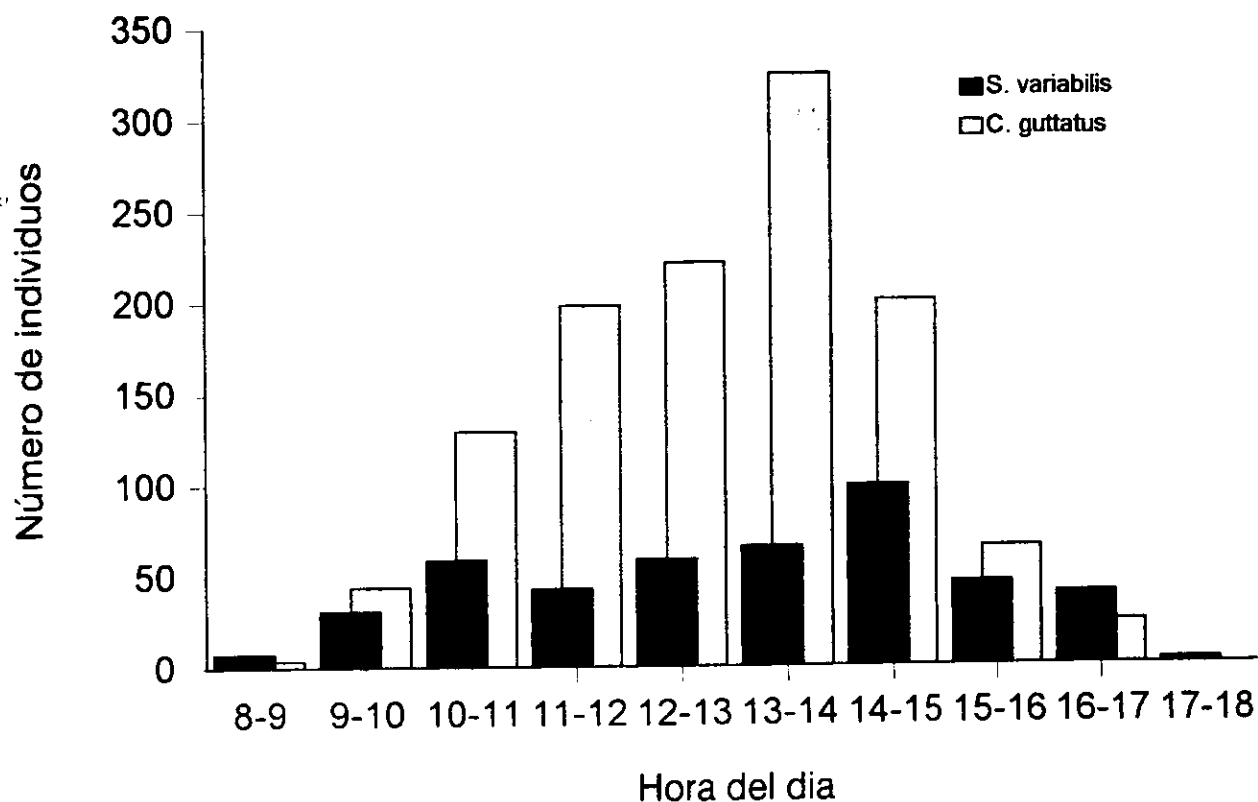


Figura 2. Resumen anual de la actividad diaria de las dos especies de lagartijas en la selva.

DISTRIBUCIÓN (USO DEL ESPACIO)

Los datos sobre distribución (uso del espacio) de las lagartijas, están basados en el registro de 411 individuos de *S. variabilis*, 447 de *C. deppii* y 47 *C. guttatus*, observados en los cuatro transectos establecidos (Apéndices 6 al 8). En invierno se observaron 69 *S. variabilis*, 43 *C. deppii* y 6 *C. guttatus*; en primavera se observaron 68 *S. variabilis*, 65 *C. deppii* y 6 *C. guttatus*; en verano 202 *S. variabilis*, 257 *C. deppii* y 28 *C. guttatus* y, por último, en otoño se observaron 72 *S. variabilis*, 82 *C. deppii* y 7 *C. guttatus*. En la selva se observaron 410 *S. variabilis* y 1354 *C. guttatus*. De estos en invierno se registraron 196 *S. variabilis* y 281 *C. guttatus*, en primavera 104 *S. variabilis* y 550 *C. guttatus*, en verano 43 *S. variabilis* y 464 *C. guttatus* y por último en otoño 67 *S. variabilis* y 59 *C. guttatus*.

USO DEL ESPACIO EN LAS DUNAS

INVIERNO.- La distribución en esta época del año no es homogénea a lo largo de los transectos muestreados (2 de 200 m c/u) en *S. variabilis*. Se nota un pico en el cuadrante 18 (11.5%) en relación al número de individuos que se observaron, así como en el cuadrante 38 (8.6%), en 16 cuadrantes no se registró la presencia de ningún organismo. En esta época del año *C. deppii* se observó en 22 cuadrantes, el 6 (11.6%) fue el mayor seguido de los cuadrantes 19 y 25 (9.3%). Para *C. guttatus*, el cuadrante con mayor presencia de individuos es el 40 (50%, 3 individuos), le siguen otros tres cuadrantes con 16.6%.

PRIMAVERA.- En 11 cuadrantes durante la primavera no se observaron individuos de *S. variabilis*, en el cuadrante 4 se observa un pico de abundancia (11.2%), en el 15 (7.3%) y en el 40 (8.8%), en los cuadrantes restantes no se sobrepasa de 6%. Para *C. deppii* el cuadrante 19 fue el de mayor representatividad, con 15.3% de individuos, le siguen los cuadrantes 5 y 24 (9.2%) los demás presentan

porcentajes menores al 8%. Para *C. guttatus*, el cuadrante 40 continúa siendo el que presenta más individuos (50); sólo hay cuatro cuadrantes con individuos de esta especie.

VERANO.- Para *S. variabilis*, en verano se observan tres picos de abundancia en los cuadrantes 6 y 7 (4.9%), en el 20 (7.4%) y 21 (6.9%) y el otro en el cuadrante 40 (8.4%). Por otra parte, sólo en tres cuadrantes no se observaron individuos de *S. variabilis*. Esta época del año tiene el mayor número de cuadrantes (36) con presencia de organismos de *C. deppii* (257 observados). Los cuadrantes con mayor porcentaje (6.6%) fueron el 30 y el 40, les sigue el cuadrante 15 (4.6%). También el verano es la época con mayor número de individuos observados de *C. guttatus* (28), distribuidos en 11 cuadrantes, el cuadrante 40 tiene el mayor porcentaje (28.5%) seguido por el cuadrante 38 (25%).

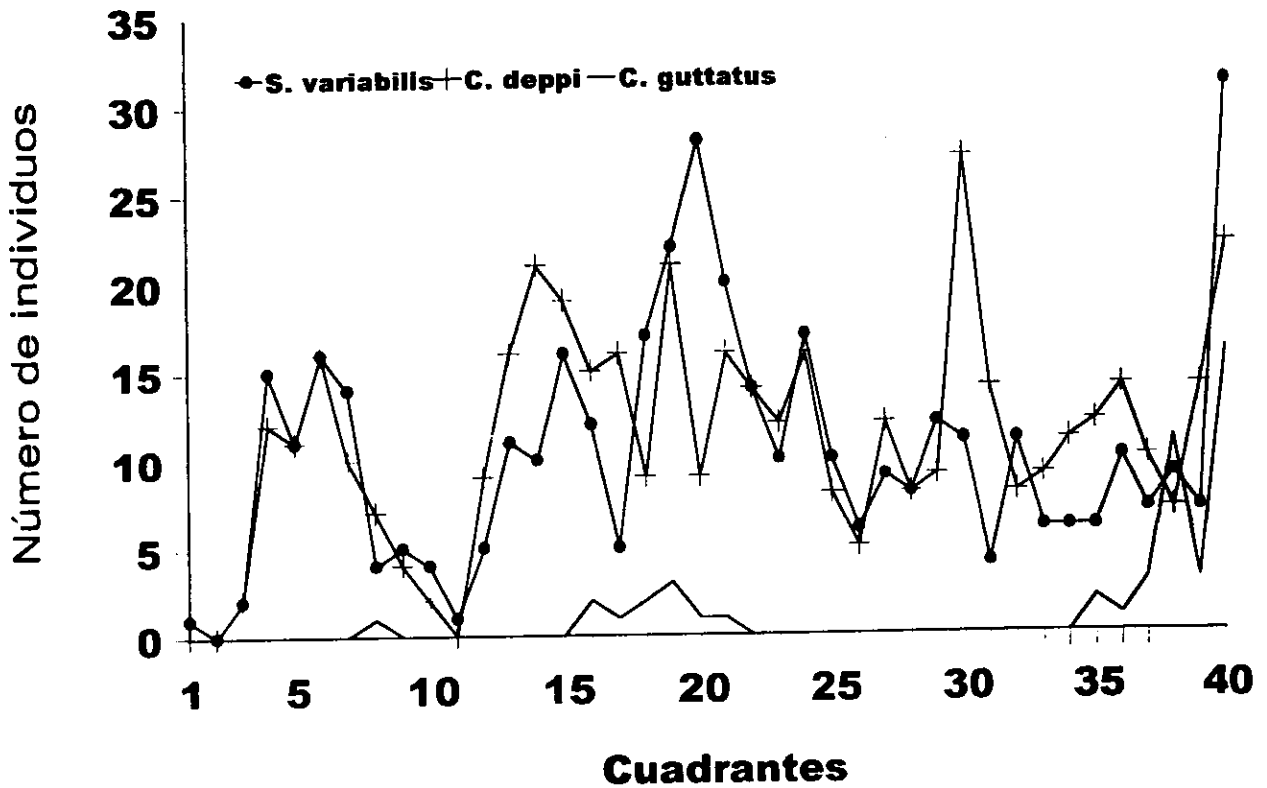


Figura 3. Resumen anual de la distribución del espacio por las tres de lagartijas en las dunas.

Cuadro 2. Resumen de las correlaciones (Pearson) entre las curvas del concentrado anual de la distribución de las lagartijas a lo largo de los puntos en los transectos (n = 40).

	<i>C. deppi</i>	<i>C. guttatus</i>
<i>S. variabilis</i>	$r = 0.592 / P < 0.0001$	$r = 0.432 / P = 0.00534$
<i>C. deppi</i>		$r = 0.232 / P > 0.149$

OTOÑO.- En esta época del año la abundancia de Cv se concentra en los cuadrantes centrales del transecto. 16 (6.9%), 19 y 20 (6.9%) y en el 24 (9.7%); en 10 cuadrantes no se registró a ningún organismo (Apéndice 6). En otoño se observaron 82 organismos de *C. deppi* en 32 cuadrantes, los mayores porcentajes de individuos lo ocuparon los cuadrantes 30 y 37 (8.5%), los demás no exceden del

5% (Apéndice 7). En cambio, *C. guttatus* sólo se registró en cuatro cuadrantes; el cuadrante 38 ocupa el mayor porcentaje con 42.8% y el 40 con 28.5% (Apéndice 8).

DISTRIBUCIÓN ANUAL EN LAS DUNAS.- *S. variabilis* se distribuyó en 39 de los 40 cuadrantes que se muestrearon, se aprecia un primer pico de abundancia en los cuadrantes del cuatro al siete, otro pico más evidente formado por el cuadrante 20 (6.8%), decreciendo a lo largo del transecto e incrementándose nuevamente en el cuadrante 40 (7.5%) (Figura 3, Apéndices 6 al 8). Para *C. deppii* no se registraron individuos en los cuadrantes 1, 2 y 11, se observa un pico de abundancia en el cuadrante 6 (3.5%), otro en los cuadrantes 14 y 19 (4.6%), el mayor en el 30 (6%) y otro más en el cuadrante 40 (4.9%); en la mayoría de los cuadrantes no sobrepasa del 4% (Figura 3, Apéndices 6 al 8). *C. guttatus* tiene a lo largo del año una distribución mucho menor que las especies anteriores, sólo se encontró en 13 cuadrantes, donde el mayor porcentaje de abundancia lo ocupan el cuadrante 40 (34%) y el 38 (23.4%) (Figura 3, Apéndices 6 al 8). Las curvas de la distribución del espacio en las dunas por las tres especies de lagartijas consideradas son significativamente similares entre *S. variabilis* y *C. deppii* y entre *S. variabilis* y *C. guttatus*, pero es significativamente diferente entre *C. deppii* y *C. guttatus* (Cuadro 2).

USO DEL ESPACIO EN LA SELVA

S. variabilis se distribuyó en los 40 cuadrantes que se muestrearon, no se observan picos de abundancia, solo pequeñas variaciones en abundancia a lo largo de los transectos (Figura 4, Apéndices 9 y 10). La distribución de *C. guttatus* tiene a lo largo del año dos picos importantes, uno en el cuadrante cinco y el otro mucho mayor en el cuadrante 24, los cuadrantes 38 al 40 no presentaron individuos de esta especie (Figura 4, Apéndices 9 y 10). Las curvas de la distribución del espacio en la selva de *S. variabilis* y *C. guttatus* son significativamente similares (Pearson, $r = 0.537$, $P < 0.001$, $N = 40$).

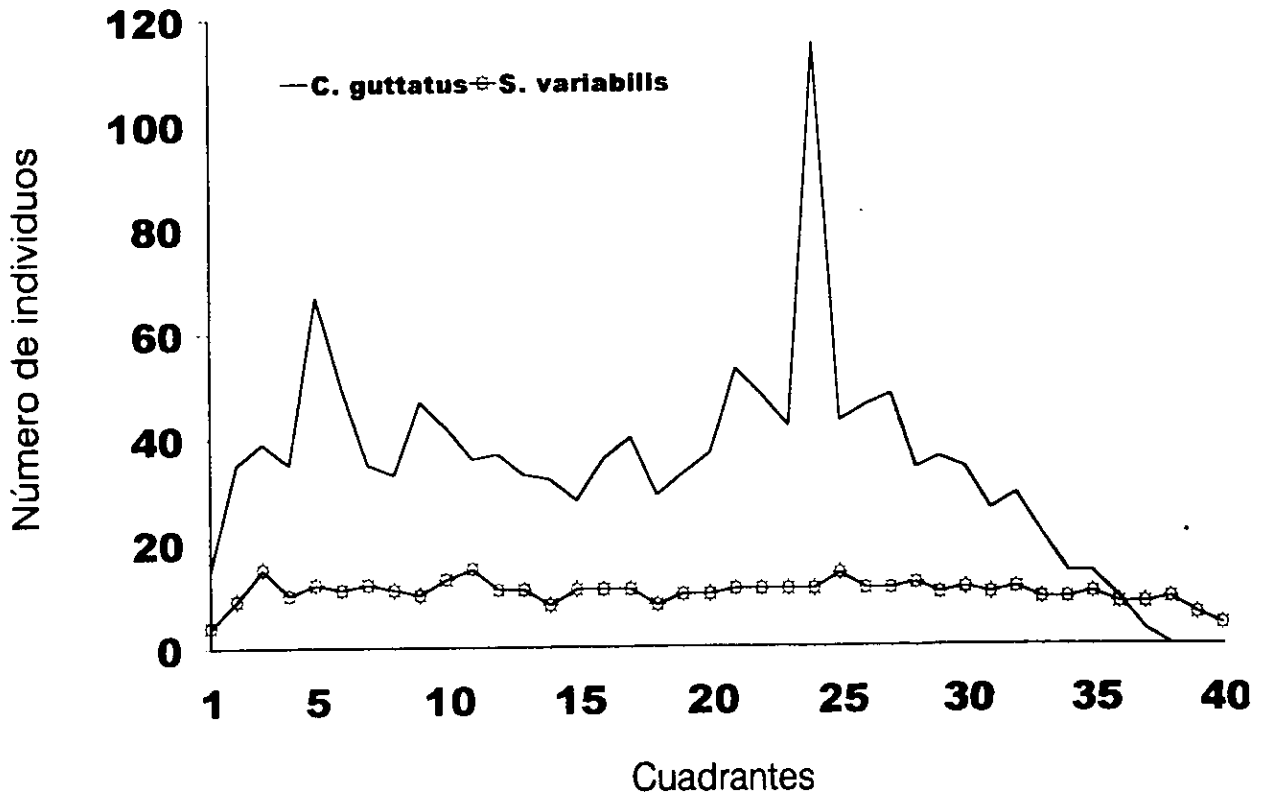


Figura 4. Resumen anual de la distribución del espacio por las dos especies de lagartijas en la selva.

Cuadro 3. Tipo y número proporción (en paréntesis) de presas encontrada en estómagos de lagartijas capturadas durante el estudio. Cg = *Cnemidophorus guttatus* (N = 50), Cd = *Cnemidophorus deppii* (N = 32), Sv = *Sceloporus variabilis* (N = 20).

Tipo de presa	Número de presas		
	Cg	Sv	Cd
Acari	--	--	1(0.05)
Araneae	12(0.24)	4(0.13)	5(0.25)
Coeloptera (larvas)	6(0.12)	--	--
Coleoptera: Scarabacidae	9(0.18)	--	1(0.05)
Dermaptera	1(0.02)	--	--
Diptera	4(0.08)	--	--
Ephemeroptera	--	1(0.03)	--
Hemiptera (chinche)	1(0.02)	--	--
Hemiptera: Phymatidae	--	--	1(0.05)
Hemiptera	6(0.12)	7(0.22)	2(0.10)
Homoptera: Cercopidae	--	--	1(0.05)
Hymenoptera: Formicidae	21(0.42)	79(2.47)	3(0.15)
Hymenoptera: Psammucharidae	--	1(0.03)	--
Hymenoptera	4(0.08)	4(0.13)	--
Lepidoptera (larvas)	21(0.42)	1(0.03)	--
Lepidoptera (adultos)	5(0.10)	1(0.03)	1(0.05)
Neuroptera: Myrmeleontidae	10(0.20)	--	1(0.05)
Orthoptera: Acrididae	3(0.06)	2(0.06)	--
Orthoptera	3(0.06)	2(0.06)	--
Plecoptera	--	2(0.06)	1(0.05)
Pseudoscorpiones	1(0.02)	--	--
Insectos no determinados	14(0.28)	6(0.19)	5(0.25)
Material vegetal	1(0.02)	1(0.03)	--
Cg (juvenil)	1(0.02)	--	--
Indice de diversidad (H')	2.01	1.34	2.14

ALIMENTACIÓN

El análisis del contenido estomacal de las tres especies de lagartijas indica que se alimentan de por lo menos 24 tipos de presas (Cuadro 3), incluye artrópodos y otros tipos de alimento.

C. guttatus es la que utiliza mayor variedad de presas (18), en tanto que *C. deppii* tiene el ámbito más restringido (11). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H = 0.643$, $gl = 2$, $P = 0.725$) en el número de presas encontradas por especie (transformando la proporción usando la raíz cuadrada del arco seno: Zar 1996; SigmaStat 1995). Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) constituyen la presa más importante en número de individuos para *S. variabilis*, sin embargo, la diferencia con las otras especies de presas fue tan solo marginal ($\chi^2 = 19.66$, $gl = 12$, $0.1 > P < 0.05$). No encontramos diferencias significativas en el número de especies de presas para las otras dos especies de lagartijas (*C. guttatus*, $\chi^2 = 2.04$, $gl = 17$, $P > 0.01$; *C. deppii*, $\chi^2 = 0.65$, $gl = 10$, $P > 0.01$).

Los índices de diversidad (H') muestran resultados similares, pues para *S. variabilis*, la especie de lagartija que utiliza principalmente el recurso hormigas, el índice es menor. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en las comparaciones entre los índices (*C. guttatus*/*S. variabilis*, $t =$

1.462, $gl = 83$; *C. deppii*/*C. guttatus*, $t = 0.206$, $gl = 34$; *C. deppii*/*S. variabilis*, $t = 0.688$, $gl = 51$, todas $P > 0.05$, Zar 1996).

Las tres especies de lagartijas estudiadas utilizan tamaños (largo, ancho, volumen) de presa diferentes. Los ámbitos de tamaño de las presas capturadas y la amplitud del nicho se presentan en el Cuadro 4.

AMPLITUD DE NICHO

En las dunas el valor más alto de amplitud en la utilización del recurso "tiempo/actividad" lo tiene *S. variabilis*, en cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen valores similares, es decir, están activos el mismo número de horas (Cuadro 5). En la selva los valores de amplitud del nicho (B) y amplitud del nicho absoluto (BS) son más altos para *S. variabilis* que para *C. guttatus* (Cuadro 5). En las dunas los valores de B y BS para el recurso "espacio" son más altos para *C. deppii* y más bajos para *C. guttatus* (Cuadro 5).

Cuadro 4. Tamaño de las presas ($x = E.S.$) y amplitud del nicho (AN) para las tres especies de lagartijas estudiadas: Sv = *Sceloporus variabilis*, Cg = *Cnemidophorus guttatus*, Cd = *Cnemidophorus deppii*. Mn y mx = ámbitos de tamaño mínimo y máximo de las presas medias, respectivamente (entre paréntesis el número de presas medido).

Especie	Longitud (mm)	Ancho (mm)	Volumen (mm ³)	AN número	AN vol
Sv (5)	3.2 ± 0.7	1.8 ± 0.7	9.3 ± 5.3	2.08	2.71
mn - mx	2.3 - 6.0	0.5 - 4.2	0.29 - 24.82		
Cg (38)	11.2 ± 1.5	2.6 ± 0.3	79.4 ± 21.5	14.49	2.18
mn - mx	0.7 - 35	0.2 - 7.0	0.0045 - 469.1		
Cd (6)	4.5 ± 1.0	2.1 ± 0.6	20.2 ± 8.6	7.04	1.87
mn - mx	1.1 - 8.0	0.5 - 3.9	0.1 - 44.7		

Cuadro 5. Índices de amplitud de nicho (B) (índice de Simpson) y amplitud de nicho absoluto (BS) para las tres especies de lagartijas, en los dos ambientes y por época del año.

Especie	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Anual	BS
Dunas tiempo						
Sv	7.87	5.81	7.51	6.89	8.33	0.814
Cd	5.84	5.20	5.88	4.62	6.84	0.648
Cg	2.71	3.57	6.71	3.28	6.84	0.648
Selva tiempo						
Sv	7.04	6.41	7.24	6.75	7.75	0.75
Cg	7.09	5.26	5.20	4.87	5.84	0.537
Dunas espacio						
Sv	18.86	20.0	27.77	26.31	34.48	0.858
Cd	19.6	16.94	32.25	28.57	37.71	0.941
Cg	3.02	3.02	5.8	3.28	5.37	0.112
Selva espacio						
Sv	39.56	38.46	27.77	38.46	39.56	0.98
Cg	40.0	26.31	31.25	37.03	34.48	0.86

TRASLAPE DE RECURSOS

Los resultados del análisis de traslape de recursos, se presentan divididos de la siguiente manera. Primero el traslape general (TG) para los tres recursos (tiempo, espacio, alimentación), entre las tres especies de lagartijas (*C. deppii*, *S. variabilis*, *C. guttatus*), en los dos ambientes (matorral de duna y selva mediana) y en las cuatro estaciones del año (Cuadro 6). Posteriormente el traslape específico (TE) (Cuadros 7 a 11).

Para el traslape general, se encontró traslape completo para el recurso tiempo en la selva en el invierno y en la duna en primavera, para el recurso espacio en la selva durante todo el año y en la duna en primavera y verano. No se encontró traslape completo para el recurso alimento (Cuadro 6).

En cuanto al traslape específico, para el recurso espacio, se encontraron traslapes completos (NS) para algunas combinaciones de especies en el invierno, primavera, verano y otoño (Cuadro 7).

En cuanto al traslape específico, para el recurso tiempo en las dunas, se encontraron traslapes completos (NS) para algunas combinaciones de especies en todas las estaciones (Cuadro 8).

En cuanto al traslape específico, para el recurso tiempo en la selva, solo se encontraron traslapes completos (NS) en el invierno (Cuadro 9).

En cuanto al traslape específico, para el recurso espacio en la selva, se encontraron traslapes completos (NS) en otoño (Cuadro 10).

En cuanto al traslape específico, para el recurso alimento, no se encontraron traslapes completos (Cuadro 11).

Cuadro 6. Traslape general (TG = general overlap) de recursos (tiempo, espacio, alimentación) entre las tres especies de lagartijas, en los dos ambientes y en las cuatro estaciones del año. TG= va de 1 (uso exclusivo de una categoría, no traslape) a n (uso igual de todas las categorías, traslape completo). NS = no significativo. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

	TG	U	gl	P	Estación
Tiempo	0.997	3.737	9	NS	Invierno
Selva	0.925	81.332	9	< 0.05	Primavera
	0.921	79.157	9	< 0.05	Verano
	0.869	35.884	9	< 0.05	Otoño
	0.964	34.915	39	NS	Invierno
Espacio	0.967	43.876	39	NS	Primavera
	0.953	49.001	39	NS	Verano
	0.945	14.280	39	NS	Otoño
	0.927	83.164	18	< 0.05	Invierno
Tiempo	0.955	12.965	18	NS	Primavera
	0.973	26.593	18	< 0.05	Verano
	0.882	40.229	18	< 0.05	Otoño
	0.668	110.433	78	< 0.05	Invierno
Espacio	0.759	76.511	78	NS	Primavera
	0.874	131.349	78	NS	Verano
	0.755	92.806	78	< 0.05	Otoño
	0.721	196.501	34	< 0.05	Anual

Cuadro 7. Traslapo entre especies (TE = specific overlap) para el recurso espacio entre las tres especies de lagartijas, en las dunas y en las cuatros estaciones del año. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

Estación	Especies		SO	U	gl	P
	i	k				
Invierno	Sv	Cd	0.003	785.81	39	< 0.05
	Cd	Sv	0	0	39	NS
	Sv	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Sv	0.019	55.42	39	< 0.05
	Cd	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Cd	0.008	66.94	39	< 0.05
Primavera	Sv	Cd	0.064	374.50	39	< 0.05
	Cd	Sv	0.41	416.64	39	< 0.05
	Sv	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Sv	0.011	54.43	39	= 0.05
	Cd	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Cd	0.005	63.26	39	< 0.05
Verano	Sv	Cd	0.622	193.43	39	< 0.05
	Cd	Sv	0.443	418.52	39	< 0.05
	Sv	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Sv	0.095	131.66	39	< 0.05
	Cd	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Cd	0.273	72.78	39	< 0.05
Otoño	Sv	Cd	0.030	535.43	39	< 0.05
	Cd	Sv	0.051	488.00	39	< 0.05
	Sv	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Sv	0.090	33.75	39	NS
	Cd	Cg	0	0	39	NS
	Cg	Cd	0	0	39	NS

Cuadro 8. Traslape entre especies (TE = specific overlap) para el recurso tiempo entre las tres especies de lagartijas, en las dunas y en las cuatros estaciones del año. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

Estación	Especies		SO	U	gl	P
	i	k				
Invierno	Sv	Cd	0.612	272.24	9	< 0.05
	Cd	Sv	0.788	126.02	9	< 0.05
	Sv	Cg	0.003	3150.58	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.509	14.86	9	NS
	Cd	Cg	0	0	9	NS
	Cg	Cd	0.089	53.15	9	< 0.05
Primavera	Sv	Cd	0.926	10.75	9	NS
	Cd	Sv	0.923	10.40	9	NS
	Sv	Cg	0.003	830.47	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.434	8.33	9	NS
	Cd	Cg	0.004	708.57	9	< 0.05
	Cg	Cd	0.439	8.23	9	NS
Verano	Sv	Cd	0.847	67.92	9	< 0.05
	Cd	Sv	0.919	40.88	9	< 0.05
	Sv	Cg	0.524	264.63	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.911	6.13	9	NS
	Cd	Cg	0.762	131.85	9	< 0.05
	Cg	Cd	0.864	9.67	9	NS
Otoño	Sv	Cd	0.635	66.25	9	< 0.05
	Cd	Sv	0.621	76.10	9	< 0.05
	Sv	Cg	0.005	779.91	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.612	6.88	9	NS
	Cd	Cg	0.006	827.25	9	< 0.05
	Cg	Cd	0.453	11.10	9	NS

Cuadro 9. Traslape entre especies (TE = specific overlap) para el recurso tiempo entre dos especies de lagartijas, en la selva y en las cuatros estaciones del año. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

Estación	Especies		SO	U	gl	P
	i	k				
Invierno	Sv	Cg	0.986	7.0	9	NS
	Cg	Sv	0.986	8.04	9	NS
Primavera	Sv	Cg	0.124	425.71	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.66	348.67	9	< 0.05
Verano	Sv	Cg	0.041	248.86	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.096	2061.06	9	< 0.05
Otoño	Sv	Cg	0.087	312.54	9	< 0.05
	Cg	Sv	0.217	195.68	9	< 0.05

Cuadro 10. Traslape entre especies (TE = specific overlap) para el recurso espacio entre dos especies de lagartijas, en la selva y en las cuatros estaciones del año. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

Estación	Especies		SO	U	gl	P
	i	k				
Invierno	Sv	Cg	0.309	460.477	39	< 0.05
	Cg	Sv	0.887	67.202	39	< 0.05
Primavera	Sv	Cg	0.508	140.693	39	< 0.05
	Cg	Sv	0.779	274.165	39	< 0.05
Verano	Sv	Cg	0.192	141.899	39	< 0.05
	Cg	Sv	0.032	3195.279	39	< 0.05
Otoño	Sv	Cg	0.277	172.104	39	< 0.05
	Cg	Sv	0.810	24.840	39	NS

Cuadro 11. Traslape entre especies (TE = specific overlap) para el recurso alimento entre las tres especies de lagartijas. El valor de U se compara contra una tabla de χ^2 (Ludwig & Reynolds 1988).

Especies		SO	U	gl	P
i	k				
Sv	Cd	0.106	448.110	17	< 0.05
Cd	Sv	0.362	203.106	17	< 0.05
Sv	Cg	0.254	274.125	17	< 0.05
Cg	Sv	0.023	751.921	17	< 0.05
Cd	Cg	0.465	153.031	17	< 0.05
Cg	Cd	0.011	903.005	17	< 0.05

RESUMEN DE LOS RESULTADOS

ACTIVIDAD.- En las dunas las tres especies de lagartijas están activas durante diez horas al día, en cambio en la selva *C. guttatus* esta activo nueve horas y *S. variabilis* 10 horas (08:00-las 17:00. Ninguna especie está activa durante la noche. En las dunas *S. variabilis* y *C. guttatus* tienen dos picos de actividad durante el día, a las 10:00 y 14:00, y a las 12:00 y 14:00, respectivamente. *C. guttatus* alcanza su mayor actividad a las 12:00. En la selva *S. variabilis* tiene un pico a las 10:00 y otro a las 14:00, mientras que *C. guttatus* a las 13:00. En las dunas la actividad de las tres especies lagartijas disminuye en primavera y otoño, en cambio en verano e invierno se presentan los picos de mayor actividad. En la selva, en cambio, *S. variabilis* tiene un pico de actividad en invierno y disminuye su actividad el resto del año, mientras que la actividad en *C. guttatus* es mayor entre el invierno y el verano y decrece durante el otoño. Las curvas de los patrones de actividad diaria anual presentan correlación significativa (Pearson $P < 0.001$) para las dos lagartijas que habitan en la selva y para las tres lagartijas que habitan en el matorral de duna.

ESPACIO.- La distribución de las lagartijas en el matorral de duna y en la selva no es homogénea durante el año, lo que significa que hay cuadrantes en los que no se registraron individuos en determinadas épocas. En las dunas durante el invierno se reduce el número de cuadrantes utilizados, en cambio en las otras estaciones del año la distribución en los cuadrantes aumenta en *S. variabilis* y *C. deppii*, en cambio

C. guttatus alcanza la mayor distribución en verano. En el caso de la selva *S. variabilis* ocupa los cuadrantes más homogéneamente durante el año, en cambio *C. guttatus* presenta dos picos de abundancia.

En las dunas *S. variabilis* se encontró en todos los cuadrantes excepto en uno, con dos picos de abundancia, *C. deppii* tiene una distribución más homogénea y no se observó en dos cuadrantes, *C. guttatus* sólo se observó en 13 cuadrantes. En la selva *S. variabilis* se encuentra en casi todos los cuadrantes en números reducidos y homogéneamente, en cambio *C. guttatus* no se encontró en los tres últimos cuadrantes y presenta dos picos de abundancia. La distribución de las especies de lagartijas en la duna es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$) en *S. variabilis* y *C. deppii* y entre *S. variabilis* y *C. guttatus* pero significativamente diferente (Pearson > 0.05) entre *C. deppii* y *C. guttatus*. En la selva la distribución de *S. variabilis* y *C. guttatus* es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$).

ALIMENTO.- Las lagartijas se alimentan de por lo menos 24 tipos de presas. No se encontraron diferencias significativas en la diversidad de presas (H') ni en el número de presas encontradas en las lagartijas.

AMPLITUD DEL NICHOS.- En las dunas el valor más alto de amplitud en la utilización del recurso "tiempo/actividad" lo tiene *S. variabilis*, en cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen valores similares, es decir, están activos el mismo número de horas. En la selva los valores de amplitud del nicho (B) y amplitud del nicho absoluto (BS) son más altos para *S. variabilis* que para *C. guttatus*. En las dunas los valores de B y BS para el recurso "espacio" son más altos para *C. deppii* y más bajos para *C. guttatus*.

TRASLAPE DEL NICHOS.- Los resultados se presentan como traslape general (GO) y traslape específico (SO). En el uso del tiempo el traslape es completo en invierno en la selva, en cambio en las dunas el traslape ocurre en primavera. En el uso del espacio el traslape es completo entre *S. variabilis* y *C. guttatus* en la selva, en cambio en las dunas ocurre solo en primavera y verano. No se encontró traslape completo en el uso del alimento en las tres especies de lagartijas. En relación al traslape específico en el uso del tiempo se encuentran traslapes completos en todas las estaciones del año y en algunas combinaciones entre las especies de lagartijas. En el uso del espacio se encontraron traslapes completos en algunas combinaciones de especies en invierno, primavera, verano y otoño en las dunas, en cambio en la selva solo ocurre traslape completo en el otoño. En el uso del alimento el traslape no es completo entre las tres especies de lagartijas.

DISCUSIÓN

ACTIVIDAD.- Los principales beneficios de la actividad es la adquisición de alimento y la reproducción (Etheridge & Witt 1993); aspectos muy relacionados con el modo de forrajeo de las lagartijas. En las especies de lagartijas tropicales la inactividad puede no tener el beneficio de mantener bajos costos de energía, tal como ocurre con las lagartijas en zonas templadas (Rose 1981). Evidencia actual indica que las condiciones climáticas por sí solas no regulan el número de lagartijas activas durante el día (Schoener 1970; Rose 1981), ya que la actividad depende principalmente de la interacción entre un sin número de factores, por ejemplo, de las interacciones entre el ambiente físico, la termoregulación, su morfología y fisiología y las preferencias termales (Porter 1973). Sin embargo, la zona de estudio presenta un clima cálido-húmedo con lluvias en verano, pero con la influencia de vientos fríos ("nortes") entre el fin del otoño y el inicio de la primavera, provocados por los frentes fríos en su avance al sur. Esta condición afecta la actividad diaria y estacional de la comunidad de lagartijas. Además, ninguna de las tres especies estudiadas es activa durante la noche.

Tipicamente, las lagartijas con altas preferencias termales están activas durante periodos cálidos ya sea durante el día o estación del año (Pianka & Huye 1978), como ocurre con las dos especies de *Cnemidophorus* de este estudio. Por lo tanto, las preferencias termales representan un mecanismo potencial por medio del cual el traslape temporal puede ser ajustado (Huey & Pianka 1983), como ocurre con *Sceloporus variabilis* que empieza su actividad al principio del día y se prolonga a las últimas horas de la tarde, cuando la temperatura es mucho menor que durante el día. En cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen altas preferencias termales, ya que son activas durante las horas de mayor temperatura, lo que explica el uso del tiempo en estas lagartijas. Esto explica por que *S. variabilis* ocurre en los dos ambientes

C. guttatus alcanza la mayor distribución en verano. En el caso de la selva *S. variabilis* ocupa los cuadrantes más homogéneamente durante el año, en cambio *C. guttatus* presenta dos picos de abundancia. En las dunas *S. variabilis* se encontró en todos los cuadrantes excepto en uno, con dos picos de abundancia, *C. deppii* tiene una distribución más homogénea y no se observó en dos cuadrantes, *C. guttatus* sólo se observó en 13 cuadrantes. En la selva *S. variabilis* se encuentra en casi todos los cuadrantes en números reducidos y homogéneamente, en cambio *C. guttatus* no se encontró en los tres últimos cuadrantes y presenta dos picos de abundancia. La distribución de las especies de lagartijas en la duna es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$) en *S. variabilis* y *C. deppii* y entre *S. variabilis* y *C. guttatus* pero significativamente diferente (Pearson > 0.05) entre *C. deppii* y *C. guttatus*. En la selva la distribución de *S. variabilis* y *C. guttatus* es significativamente similar (Pearson $P < 0.001$).

ALIMENTO.- Las lagartijas se alimentan de por lo menos 24 tipos de presas. No se encontraron diferencias significativas en la diversidad de presas (H') ni en el número de presas encontradas en las lagartijas.

AMPLITUD DEL NICHOS.- En las dunas el valor más alto de amplitud en la utilización del recurso "tiempo/actividad" lo tiene *S. variabilis*, en cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen valores similares, es decir, están activos el mismo número de horas. En la selva los valores de amplitud del nicho (B) y amplitud del nicho absoluto (BS) son más altos para *S. variabilis* que para *C. guttatus*. En las dunas los valores de B y BS para el recurso "espacio" son más altos para *C. deppii* y más bajos para *C. guttatus*.

TRASLAPES DEL NICHOS.- Los resultados se presentan como traslape general (GO) y traslape específico (SO). En el uso del tiempo el traslape es completo en invierno en la selva, en cambio en las dunas el traslape ocurre en primavera. En el uso del espacio el traslape es completo entre *S. variabilis* y *C. guttatus* en la selva, en cambio en las dunas ocurre solo en primavera y verano. No se encontró traslape completo en el uso del alimento en las tres especies de lagartijas. En relación al traslape específico en el uso del tiempo se encuentran traslapes completos en todas las estaciones del año y en algunas combinaciones entre las especies de lagartijas. En el uso del espacio se encontraron traslapes completos en algunas combinaciones de especies en invierno, primavera, verano y otoño en las dunas, en cambio en la selva solo ocurre traslape completo en el otoño. En el uso del alimento el traslape no es completo entre las tres especies de lagartijas.

DISCUSIÓN

ACTIVIDAD.- Los principales beneficios de la actividad es la adquisición de alimento y la reproducción (Etheridge & Witt 1993); aspectos muy relacionados con el modo de forrajeo de las lagartijas. En las especies de lagartijas tropicales la inactividad puede no tener el beneficio de mantener bajos costos de energía, tal como ocurre con las lagartijas en zonas templadas (Rose 1981). Evidencia actual indica que las condiciones climáticas por sí solas no regulan el número de lagartijas activas durante el día (Schoener 1970; Rose 1981), ya que la actividad depende principalmente de la interacción entre un sin número de factores, por ejemplo, de las interacciones entre el ambiente físico, la termoregulación, su morfología y fisiología y las preferencias termales (Porter 1973). Sin embargo, la zona de estudio presenta un clima cálido-húmedo con lluvias en verano, pero con la influencia de vientos fríos ("nortes") entre el fin del otoño y el inicio de la primavera, provocados por los frentes fríos en su avance al sur. Esta condición afecta la actividad diaria y estacional de la comunidad de lagartijas. Además, ninguna de las tres especies estudiadas es activa durante la noche.

Tipicamente, las lagartijas con altas preferencias termales están activas durante periodos cálidos ya sea durante el día o estación del año (Pianka & Huye 1978), como ocurre con las dos especies de *Cnemidophorus* de este estudio. Por lo tanto, las preferencias termales representan un mecanismo potencial por medio del cual el traslape temporal puede ser ajustado (Huey & Pianka 1983), como ocurre con *Sceloporus variabilis* que empieza su actividad al principio del día y se prolonga a las últimas horas de la tarde, cuando la temperatura es mucho menor que durante el día. En cambio *C. deppii* y *C. guttatus* tienen altas preferencias termales, ya que son activas durante las horas de mayor temperatura, lo que explica el uso del tiempo en estas lagartijas. Esto explica por que *S. variabilis* ocurre en los dos ambientes

(matorral de dunas y selva) con condiciones ambientales muy diferentes. En cambio *C. deppii* solo se encuentra en las dunas y *C. guttatus* es más abundante en la selva. Esta última también incursiona en las dunas, pero la mayor parte de las veces está restringida a los lugares donde hay vegetación arbórea y arbustiva que le proporcionan suficiente sombra.

En las dunas las condiciones de iluminación y temperatura son mayores que en la selva. Sin embargo, los porcentajes de actividad de las lagartijas difieren solo en algunas estaciones del año y no son mayores en las dunas. En este hábitat las tres especies de lagartijas son más activas en invierno y verano, en cambio en la selva la actividad de *C. guttatus* es muy similar todo el año, excepto durante el otoño cuando se reduce un poco, y en *S. variabilis* el verano es la estación de menor actividad. La disminución de la temperatura ocasionada por los vientos fríos, así como después de las lluvias, afecta la actividad, llegando incluso a parar.

A diferencia de las lagartijas de altitudes elevadas, que requieren hibernar durante los meses fríos y son inactivas durante la mitad del año (Melville & Swain 1997), las tres especies estudiadas, que habitan una zona costera tropical, no requieren hibernar durante mucho tiempo, por lo que son activas durante casi todo el año. En la zona la temperatura mínima promedio rara vez desciende de los 16°C. Algunas especies del género *Cnemidophorus* son activas de dos a cinco horas diarias en zonas áridas y templadas, y *Sceloporus jarrovi* y *S. undulatus* de 10 a 12 horas (Etheridge & Witt 1993). Sin embargo, *Cnemidophorus deppii* y *C. guttatus* son activas ocho y nueve horas por día, respectivamente y *Sceloporus variabilis* coincide con las especies de clima templado, con 10 horas de actividad diaria.

ESPACIO.- Las especies de lagartijas utilizan el hábitat de manera diferente dependiendo de la época del año. Sin embargo, los patrones de uso son similares en las dunas donde la cubierta arbórea no es amplia, excepto en las áreas donde se encuentran algunos árboles dispersos que utiliza la especie *C. guttatus*, que prefiere las áreas con sombra, entre ésta especie y *C. deppii* las diferencias en el uso del hábitat son significativas ya que son especies simpátricas, que tienen diferentes requerimientos térmicos, por ejemplo, *C. deppii* utiliza las áreas con vegetación herbácea expuestas al sol.

La segregación en el hábitat es evidente por la manera de usar el espacio en estas especies de lagartijas. En cambio donde conviven *S. variabilis* y las dos especies de *Cnemidophorus* los patrones de uso del espacio son similares, a lo largo del año.

ALIMENTACIÓN.- La alimentación es de suma importancia para la mayoría de los animales la mayor parte del tiempo. Las interacciones tróficas influyen en la dinámica de la población y la estructura de la comunidad. Junto con la competencia, tales interacciones forman los nichos ecológicos y en una escala de tiempo evolutivo, ayuda a dirigir la radiación adaptativa (Hughes 1993). La teoría del forrajeo óptimo predice cómo la selección natural moldea los patrones de comportamiento de forrajeo. Se asume que un animal puede promover su adaptación por forrajear de manera que maximice la tasa neta de ganancia de energía (E/T). Esta premisa de maximización de la energía apunala la teoría del forrajeo óptimo, basada en el comportamiento de búsqueda, explotación de fuentes de alimento y selección entre tipos de alimento alternativo (Stephens & Krebs 1986). Los modelos de dieta óptima se basan en dos fuertes predicciones, un forrajeador siempre puede aceptar el más provechoso tipo de alimento y puede aceptar sucesivamente menos tipos benéficos sólo cuando las tasas de encuentro con altos tipos de ámbitos caen bajo del valor crítico. La dieta por eso se expande y contrae de acuerdo a la calidad y disponibilidad de alimentos alternativos (Hughes 1993).

Las tres especies de lagartijas estudiadas son carnívoras, de menos de 300 gr de peso, lo que va de acuerdo con la hipótesis de Pough (1973) que menciona que una dieta carnívora tiene más energía que una dieta herbívora. Por otra parte, se ha establecido que ocurre un acortamiento del tamaño en especies simpátricas de *Cnemidophorus* (Case 1993). Esto también ocurre en las dos especies estudiadas de este género, indicando la utilización de tamaños de presa diferentes en lagartijas adultas, ya que una lagartija grande consume presas más grandes que una lagartija pequeña, aunque en algún ámbito de tamaño de presa se traslapen.

Las dos especies de *Cnemidophorus* utilizan la táctica de forrajeo amplio o búsqueda activa, en cambio *Sceloporus variabilis* utiliza principalmente la táctica de esperar y cazar al **acccho**. Los buscadores activos gastan más energía para capturar a su presa (Anderson & Karasou 1981) y no consumen presas

más grandes (Vitt & Ohmart 1977). El comportamiento de forrajeo de los teiidos requiere de altas temperaturas corporales (Schall 1977), las cuales se obtienen a través de asolearse en cortos intervalos de tiempo. El forrajeo consiste de locomoción continua (excepto cuando se asolean) incluyendo el sacar la lengua y tocar superficies, excavar a través de la hojarasca el suelo y la vegetación. Entre estas especies el tamaño de la presa varía con el tamaño del cuerpo de la lagartija, las presas son repartidas en base al tamaño y al taxa.

Aunque los resultados obtenidos aquí indican que *Cnemidophorus guttatus* presentó el valor mayor de amplitud de nicho, en cuanto a número de presas capturadas, no ocurre lo mismo cuando se analiza el volumen de presas consumido. Las lagartijas del desierto que utilizan la táctica de forrajeo amplio consumen presas relativamente sedentarias y amontonadas, a diferencia de las lagartijas cazadoras al acecho que consumen presas más activas (Huey & Pianka 1981).

Sceloporus variabilis usa perchas elevadas, se alimenta sobre presas activas que pueden ser detectadas por la vista, son activas a temperaturas del cuerpo bajas (Simberloff & Dayan 1991) los *Sceloporus*, persiguen a la presa activa, retornan a la percha original o a otra y reasume la búsqueda de presas potenciales. De esta manera se segrega el microhábitat resultando en la adquisición de diferentes presas de las que toman las presas de forrajeo activo (*Cnemidophorus*)

En este estudio no se encontraron termitas (Isoptera), mismas que se reportan en muchos otros trabajos como alimento de las lagartijas (Magnusson 1985, Vitt & Carvalho 1985, Vitt et al. 1993). En cambio, si se encontró un gran número de hormigas, aunque no son de cuerpo blando como las termitas.

Otros estudios (e.g., Magnusson et al. 1983) relacionan la temperatura corporal, no obtenida aquí, con la intensidad y modo de forrajeo, como ocurre en las especies de *Cnemidophorus* que presentaron valores mayores que *Sceloporus*. El modelo de Huey & Pianka (1981) sugiere que los lacertilios del desierto cazadores al acecho ("sit and wait") tienen bajo consumo de alimento, relativo a los requerimiento metabólicos, que los lacertilios simpátricos de forrajeo amplio. Algo parecido puede estar ocurriendo en la comunidad de lagartijas estudiadas en La Mancha. Los análisis muestran que las lagartijas estudiadas no consumen ni la misma cantidad ni el mismo tipo de presas, ya que el traslape no es completo. Con respecto al número de presas, *Sceloporus variabilis* presenta un ámbito mas restringido ("es mas especialista"), que las dos especies de *Cnemidophorus*. Sin embargo, no ocurre lo mismo cuando se usa amplitud de nicho en volumen de las presas, como ocurre en otras comunidades de lagartijas tropicales simpátricas (Vitt & Zani 1998), donde el eje del nicho (alimento) refleja que pueden coexistir. Por otra parte, es posible que los tipos de presa encontrados no representan a todas las presas que consumen las lagartijas. Por ejemplo, observaciones de *Cnemidophorus deppii* que consumen insectos no encontrados en los estómagos analizados (e.g., mantis religiosa: Neuroptera), tal como se reporta para *C. deppii* en Nicaragua, donde consumen mas de 40 tipos de presas (Vitt et al. 1993). La diversidad de presas varía entre las especies de lagartijas, algunas son relativamente de nicho amplio y otras son especialistas, lo mismo ocurre con el tamaño de presa, muchos de los resultados obtenidos aquí son similares a los reportados para especies del desierto (Pianka 1986) y tropicales de América (Vitt & Zani 1998).

COMPARACIÓN DEL TRASLAPE.- Los valores de traslape de la dieta son bajos, como se ha encontrado para oros grupos de lagartijas tropicales de América (Vitt 1995, Vitt & Carvalho 1995, Vitt & Zani 1996) y para lagartijas de los desiertos de Norteamérica y de Australia (Pianka 1986). El traslape no es completo, lo que significa que utilizan presas dependiendo de su disponibilidad, tamaño y preferencia. Por lo tanto rechazamos la hipótesis planteada del solapamiento completo en las categorías del recurso en estas lagartijas tropicales. Los mecanismos de coexistencia (Wiens 1977), como las diferencias morfológicas entre *Sceloporus variabilis* y los *Cnemidophorus*, así como el hábitat de forrajeo (dunas, donde se encuentran *S. variabilis* y *C. deppii* y selva donde se observan *S. variabilis* y *C. guttatus*) y el otro en la utilización del recurso alimenticio como se mencionó anteriormente, estos mecanismos facilitan la coexistencia por la reducción en la intensidad de la competencia.

De acuerdo con Vitt & Zani (1998) la coexistencia de las especies de lagartijas refleja una combinación de diferencias históricas en el tamaño del cuerpo, morfología, comportamiento de forrajeo dieta, interacciones competitivas a nivel local manteniendo diferencias ecológicas entre las especies y un número limitado de especies que ocurren por estructura del hábitat. En La Mancha la densidad de

especies de lagartijas es alta, al igual que ocurre en los bosques tropicales bajos de Centroamérica y, sin embargo, en la selva lluviosa de Sudamérica, la densidad de lagartijas es baja (Vitt & Zani 1998).

CONCLUSIONES

· **USO DEL TIEMPO.**—Tanto en la selva como en las dunas, las tres especies de lagartijas utilizan el tiempo en un patrón que es significativamente similar. El ámbito de actividad de *Sceloporus variabilis* es mayor que el de las especies de *Cnemidophorus*, tanto en la selva como en las dunas, debido a que sus preferencias termales son mas amplias, indicando que el tiempo es de poca importancia.

USO DEL ESPACIO.—El patrón de uso del espacio fue significativamente similar entre *S. variabilis* y las dos especies de *Cnemidophorus*, en cambio fue significativamente diferente entre las especies simpátricas de *Cnemidophorus*.

USO DEL ALIMENTO.—Las tres especies de lagartijas son insectívoras, sin embargo, no se traslapan completamente en el consumo de insectos, ya que este es un recurso que se encuentra disponible durante todo el año. No se encontraron diferencias significativas entre los índices de diversidad ni entre el número de presas consumidas por las tres especies de lagartijas.

Como en las comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas, la comunidad de lagartijas tropicales estudiada utiliza los recursos (tiempo, espacio y alimento) de una manera que les permite coexistir en un determinado lugar. Finalmente, en este estudio se encontró que las dimensiones del hábitat (espacio) es mucho más importante que el uso del tiempo o de los alimentos, a diferencia de lo reportado para otras especies con respecto a las dos últimas dimensiones del nicho, lo que, una vez mas, les permite coexistir en un hábitat como en la zona de estudio.

especies de lagartijas es alta, al igual que ocurre en los bosques tropicales bajos de Centroamérica y, sin embargo, en la selva lluviosa de Sudamérica, la densidad de lagartijas es baja (Vitt & Zani 1998).

CONCLUSIONES

· USO DEL TIEMPO.—Tanto en la selva como en las dunas, las tres especies de lagartijas utilizan el tiempo en un patrón que es significativamente similar. El ámbito de actividad de *Sceloporus variabilis* es mayor que el de las especies de *Cnemidophorus*, tanto en la selva como en las dunas, debido a que sus preferencias termales son mas amplias, indicando que el tiempo es de poca importancia.

USO DEL ESPACIO.—El patrón de uso del espacio fue significativamente similar entre *S. variabilis* y las dos especies de *Cnemidophorus*, en cambio fue significativamente diferente entre las especies simpátricas de *Cnemidophorus*.

USO DEL ALIMENTO.—Las tres especies de lagartijas son insectívoras, sin embargo, no se traslapan completamente en el consumo de insectos, ya que este es un recurso que se encuentra disponible durante todo el año. No se encontraron diferencias significativas entre los índices de diversidad ni entre el número de presas consumidas por las tres especies de lagartijas.

Como en las comunidades de lagartijas de zonas áridas y templadas, la comunidad de lagartijas tropicales estudiada utiliza los recursos (tiempo, espacio y alimento) de una manera que les permite coexistir en un determinado lugar. Finalmente, en este estudio se encontró que las dimensiones del hábitat (espacio) es mucho más importante que el uso del tiempo o de los alimentos, a diferencia de lo reportado para otras especies con respecto a las dos últimas dimensiones del nicho, lo que, una vez mas, les permite coexistir en un hábitat como en la zona de estudio.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. A. 1993. An analysis of foraging in the lizard, *Cnemidophorus tigris*. pp. 83-116 In J. Wright W. y L. J. Vitt (Eds.), Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma.
- y W. H. Karasov. 1981. Contrasts in energy intake and expenditure in sit and wait and widely foraging lizards. Oecologia 49: 67-72.
- y —. 1988. Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. Ecol. Mon. 58: 79-110.
- Alvarez del Toro, M. 1982. Reptiles de Chiapas. Publ. Inst. de Hist. Nat. de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Barbault, R., C. Grenot y Z. Uribe. 1978. Le partage des ressources alimentaires entre les especes de lezards du desert de Mapimi (Mexique). Rev. Ecol. (Terre et Vie) 32: 135-150.
- , A. Ortega y M. E. Maury. 1985. Food partitioning and community organization in a mountain lizard guild of northern Mexico. Oecologia 65: 550-554.
- Casas-Andreu, G. y M. A. Gurrola-Hidalgo. 1993. Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in costal Jalisco, Mexico. pp. 133-149 In J. W. Wright y L. J. Vitt (Eds.), Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma.
- Case, T. J. 1983. Sympatry and size similarity in *Cnemidophorus*: pp. 297-325 In I. R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Eds.), Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge.
- Colwell, R. K. y D. J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.
- Colli, G. R., A. F. B. de Araújo, R. Da Silveira y F. Roma. 1992. Niche partitioning and morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil. J. Herpetol. 26: 66-69.
- Coronado, R. y A. Márquez. 1982. Introducción a la Entomología: morfología y taxonomía de insectos. Editorial LIMUSA, México.
- Creusere, M. F. y W. G. Whitford. 1982. Temporal and spatial resource partitioning in a Chihuahuan desert lizard community. pp. 121-127 In N. J. Scott, Jr. (Ed.), Herpetological Communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist' League. U.S. Fish and Wildlife Service. Wild. Res. Rep. 13. Washington, D.C.
- Diamond, J. M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66: 322-331.
- Dunhan, A. E. 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Ecol. Mon. 50: 309-330.
- 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. pp. 261-280 In R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Eds.), Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. Univ. of Kansas. Misc. Publ. 52: 1-247.
- Fuentes, E. R. 1976. Ecological convergence of lizard communities in Chile y California. Ecology 57: 3-17.
- Floyd, H. B. y T. A. Jensen. 1983. Food habits of the Jamaican lizard *Anolis opalinus*: resource partitioning and seasonal effects examined. Copeia 1983: 319-331.
- Gallina-Tesaro, P. 1994. Estudio comparativo de tres especies de lacertilios en un matorral desértico de la región del Cabo de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- García, E. 1978. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M. México.
- Gasnier, T. R., W. E. Magnusson y A. P. Lima. 1994. Foraging activity and diet of four sympatric lizard species in a tropical rainforest. J. Herpetol. 28: 187-194.
- Giller, P. S. 1984. Community Structure and the Niche. Chapman & Hall, New York.
- González-Romero, A., A. Ortega y R. Barbault. 1989. Habitat partitioning and spatial organization in a lizard community of the Sonoran desert, México. Amphibia-Reptilia 10: 1-11.
- Heatwole, H. 1977. Habitat selection in reptiles. pp. 137-155 In C. Gans y D. W. Tinkle (Eds.), Biology of the Reptilia. Vol. 7: Ecology and Behavior. Academic Press, New York.
- Horn, H. J. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. Am. Nat. 100: 419-424.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427.
- 1979. El Teatro ecológico y el drama evolutivo. Ed. Blume, Barcelona, España.
- Huey, R. B. y E. R. Pianka. 1974. Ecological character displacement in a lizard. Am. Zool. 14: 1127-1136.
- y —. 1981. Ecological consequences of foraging mode. Ecology 62: 991-999.

- y —. 1983. Temporal separation of activity and interespecific dietary overlap. pp. 281-290 In R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (Eds.), Lizard Ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge.
- Jaques, H. E. 1947. How to Know the Insects. W. M. C. Brow Co. Publishers, Dubuque, Iowa.
- Karasov, W. H. y R. A. Anderson. 1984. Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. Ecology 65: 235-247.
- Kennedy, J. P. 1968. Observations on the ecology and behavior of *Cnemidophorus guttatus* and *Cnemidophorus deppii* (Sauria, Teiidae) in southern Veracruz. J. Herpetol. 2: 87-96.
- Krebs, C. 1989. Ecological Methodology. Harper Collins Publishers, New York.
- Lerdau, M., J. Whiteback y N. M. Holbrook. 1991. Tropical deciduous forest: death of a biome. Trends Ecol. Evol. 6: 201-202.
- Lewis, A. R. 1989. Diet selection and depression of prey abundance by an intensively foraging lizard. J. Herpetol. 23: 164-170.
- Lister, B. C. 1981. Seasonal niche relationships of rain forest anoles. Ecology 62: 1548-1560.
- 1991. Effects of predators on prey behavior and ecology. Adv. Ecol. 1: 73-106.
- López-González, C.A. y A. González-Romero. 1997. The lizard community from Cozumel Island, Quintana Roo, México. Acta Zool. Mex. (n.s.) 72: 27-38.
- López-González C., A. González-Romero y J. M. Castillo-Cerón. 1993. Organización espacial y temporal de una comunidad de saurios en la Sierra de Santa Martha, Veracruz. Bol. Soc. Ver. Zool. 3: 65-73.
- Lowe, C. H., J. W. Wright, C. J. Cole y R. L. Bezy. 1970. Chromosomes and evolution of the species groups of *Cnemidophorus* (Reptilia: Teiidae). Syst. Zool. 19: 128-141.
- Ludwig, J.A. y J. F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. John Wiley & Sons, New York.
- Magnusson, W. E., L. Junqueira de Paiva, R. Moreira da Rocha, C. R. Franke, L. A. Kasper y A. P. Lima. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. Herpetologica 41: 324-332.
- Martínez, M. L. y M. T. Valverde. 1992. Las dunas costeras. Ciencias (México) 26: 35-42.
- Maslin, T.P. y D. M. Secoy. 1986. A checklist of the lizard genus *Cnemidophorus* (Teiidae). Contr. Zool. Univ. Colorado Mus. 1: 1-160.
- Maury, M. E. 1981a. Variability of activity cycles in some species of lizards in the Bolsón de Mapimi (Chihuahua Desert, México). pp. 101-118 In R. Barbault y G. Halffter (Eds.), Ecology of the Chihuahuan Desert. Instituto de Ecología, A.C., México.
- 1981b. Food partitioning of lizard communities at the Bolson de Mapimi (Mexico). pp. 119-142 In R. Barbault y G. Halffter (Eds.), Ecology of the Chihuahuan Desert. Instituto de Ecología, A.C., México.
- y R. Barbault. 1981. The spatial organization of the lizard community of the Bolson de Mapimi (Mexico). pp. 79-87 In R. Barbault y G. Halffter (Eds.), Ecology of the Chihuahuan Desert. Instituto de Ecología, A.C., México.
- Maya, J. E. y P. Malone. 1989. Feeding habits and behavior of the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris tigris*. J. Herpetol. 23: 309-311.
- McArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100: 603-609.
- Milstead, W. W. y D. W. Tinkle. 1969. Interrelationships of feeding habits in a population of lizards in Southwestern Texas. Am. Midl. Nat. 81: 491-499.
- Morales-Mávil, J. E. y S. Guzmán-Guzmán. 1994. Fauna silvestre de la zona de La Mancha, Veracruz. La Ciencia y el Hombre (16): 77-103.
- Moreno-Casasola, P., E. van der Maarel, S. Castillo, M. G. Huesca e I. Pisanty. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: estructura y composición en el Morro de La Mancha, Ver. Biótica 7: 491-526.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Kyushu University, Ser. E 3: 65-80.
- Novelo, A. 1978. La vegetación de la Estación El Morro de La Mancha. Biótica 3: 9-21.
- Núñez, H., P.A. Marquet, R. G. Medel y F. M. Jaksic. 1989. Niche relationships between two sympatric *Liolaemus* lizards in a fluctuating environment: the "lean" versus "feast" scenario. J. Herpetol. 23: 22-28.
- Ortega, A. 1981. Las lagartijas: organismos modelo para estudios en ecología cuantitativa. Ejercicio predoctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional, México, D.F.
- 1991. Lizard spatial organization and habitat partitioning in La Sierra de Guadarrama, Spain. Herpetology 19: 85-92.
- , E. Maury y R. Barbault. 1982. Spatial organization and habitat partitioning in a mountain lizard community of Mexico. Acta Ecol. 3: 323-330.
- Ortega, A., A. Gonzalez-Romero y R. Barbault. 1986. Rythmes journaliers d'activite et partage des ressources dans une communaute de lesards du desert de Sonora, Mexique. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 41: 355-359.

- Ortiz-Pulido, R., H. Gómez de Silva G., F. González-García y A. Alvarez A. 1995. Avifauna del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, Veracruz, México. Acta Zool. (n.s.) 66: 87-118.
- Pacala, S. y J. Roughgarden. 1982. Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. Science 217: 444-446.
- Paulissen, M. A. 1988. Ontogenetic and seasonal shift in microhabitat use by the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. Copeia 1988: 1021-1029.
- Petraits, P. S. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. Ecology 60: 703-710.
- Pianka, E. R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. Ecology 50: 1012-1030.
- . 1973. The structure of lizards communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4: 54-74.
- . 1975. Niche relations of desert lizards. pp. 292-314 In M. Cody y J. Diamond (Eds.), Ecology and Evolution of Communities. Cambridge University Press, Cambridge.
- . 1976. Competition and niche theory. pp. 114-141 In R. M. May (Ed.), Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- . 1986. Ecology and Natural History of Desert Lizards. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- . 1992. Ecología Evolutiva. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Pielou, E. 1975. Ecological Diversity. John Wiley & Sons, New York.
- Pike, G. H., H. R. Pullian y E. I. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. Q. Rev. Biol. 52: 138-155.
- Pough, F. H. 1973. Lizard energetics and diet. Ecology 54: 837-844.
- Ramírez-Bautista, A. y A. González-Romero. 1991. Notes on the reproduction of the rose belly lizard, *Sceloporus variabilis* (Sauria: Iguanidae) from Dos Bocas, Tabasco, México. Bull. Chicago Herp. Soc. 26: 270-272.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de La Mancha, Veracruz, México. Biótica 8: 295-301.
- Rose, B. R. 1970. Habitat and prey selection of *Sceloporus occidentalis* and *Sceloporus graciosus*. Ecology 57: 531-541.
- . 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. Ecology 62: 706-716.
- Rzedowski, J. 1978. La Vegetación de México. Ed. LIMUSA, México.
- Salisbury, E. 1952. Down and Dunes. Their plant life and its environment. G. Bell & Sons, Londres
- Schall, J. J. 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae) Herpetologica 33: 261-272.
- . 1993. Community ecology of *Cnemidophorus* lizards in Southwestern Texas: A test of the weed hypothesis. pp. 319-343 In J. W. Wright y L. J. Vitt (Eds.), Biology of the Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma.
- Scheibe, J. S. 1987. Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. Ecology 68: 1424-1436.
- Schoener, T. W. 1968. The anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.
- . 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51: 408-418.
- . 1971. Theory of feeding strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 369-404.
- . 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.
- . 1977. Competition and the niche. pp. 35-136 In C. Gans y Tinkle (Eds.), Biology of Reptilia. Vol. 7: Ecology and Behavior. Academic Press, New York.
- Selby, S. M. 1965. Standard Mathematical Tables. Chemical Rubber Co., U.S.A.
- SigmaStat. 1995. SigmaStat/w 2.0. statistical software. Jandel Scientific Software, San Rafael, California.
- Simberloff, D. y T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 27: 115-143
- Simon, C. A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. Ecology 56: 993-998.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature 163: 688.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1966. Herpetology of Mexico: annotated checklist and keys to the amphibians and reptiles. Reimpresión de los boletines nos. 187, 194 y 199 del U.S. National Museum con una lista de las inovaciones taxonómicas subsecuentes. Eric Lundberg, Ashton, MD, U.S.A.
- Stamps, J. S. Tanaka y V. V. Krishman. 1981. The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. Ecology 62: 1079-1092.
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, New Jersey.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985: 1-21.

- Torres-Hernández, L. 1995. Efecto de diferentes especies de hormiga sobre la fecundidad de *Turnera ulmifolia* L. (Turneraceae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3: 107-131.
- Vitt, L. J. 1986. Desert reptile communities. pp. 249-277 *In* G. A. Polis (Ed.), The Ecology of Desert Communities. University of Arizona Press, Tucson.
- y R. D. Ohmart. 1977. Ecology and reproduction of Lower Colorado river lizards: *Cnemidophorus tigris* (Teiidae) with comparisons. Herpetologica 33: 223-233.
- , R. C. van Loben S. y R. D. Ohmart. 1981. Ecological relationships among arboreal desert lizards. Ecology 62: 398-410.
- y G. L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). pp. 211-243 *In* J. W. Wright y L. J. Vitt (Eds.), Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma.
- , P. A. Zani, J. P. Caldwell y R. D. Durtsche. 1993. Ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus deppii* on a tropical beach. Can. J. Zool. 71: 2391-2400.
- y C. M. de Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. Copeia 1995: 305-329.
- y J. P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. J. Zool. Lond. 234: 463-476.
- y P. A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. Can. J. Zool. 74: 1313-1335.
- y P. A. Zani. 1998. Prr use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. J. Trop. Ecol. 14: 537-559.
- Vogt, R. C. y R. L. Hinc. 1982. Evaluation of techniques for assessment of amphibian and reptile populations in Wisconsin: pp. 201-217 *In* N. J. Scott, Jr. (Ed.), Herpetological Communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologist' League. U. S. Fish and Wildlife Service. Wild. Res. Rep. 13. Washington, D.C.
- Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. Am. Sci. 65: 510-597.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. pp. 27-81 *In* J. W. Wright y L. J. Vitt (Eds.), Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman, Oklahoma.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey.

APÉNDICES

APÉNDICE 1.- Actividad diaria y estacional de *Sceloporus variabilis* (Sv), en las dunas. N= Número de individuos;%= Porcentaje.

Horas	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
8-9	0	0	7	10	1	.48	0	0	8	1.2
9-10	14	5	13	18.5	32	15.6	4	5.4	63	10
10-11	44	15.8	10	14.2	28	13.6	16	21.9	98	15.6
11-12	44	15.8	4	5.7	38	18.5	11	15	97	15.5
12-13	41	14.8	3	4.2	34	16.5	14	19.1	92	14.7
13-14	22	7.9	1	1.42	24	11.7	6	8.2	53	8.4
14-15	33	11.9	16	22.8	25	12.1	6	8.2	80	12.8
15-16	31	11.1	16	22.8	8	3.9	10	13.6	65	10.4
16-17	44	15.8	0	0	8	3.9	6	8.2	58	9.2
17-18	4	.14	0	0	7	3.4	0	0	11	1.7
Total	277	44.3	70	11.2	205	32.8	73	11.6	625	99.5

APÉNDICE 2.- Actividad diaria y estacional de *Cnemidophorus deppi* (Cd) en las dunas. N= Número de individuos; %= Porcentaje.

Hora	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
8-9	0	0	4	6.1	0	0	0	0	4	.6
9-10	7	2.6	21	32.3	44	18.1	2	2.5	74	11.3
10-11	16	6	8	12.3	47	19.4	5	6.2	76	11.6
11-12	39	14.7	4	6.1	33	13.6	3	3.7	79	12.1
12-13	71	26.8	3	4.6	63	26	17	21.2	154	23.6
13-14	48	18.1	2	3	22	9	14	17.5	86	13.2
14-15	52	19.6	14	21.5	21	8.6	29	36.2	116	17.8
15-16	20	7.5	9	13.8	3	1.2	5	6.2	37	5.6
16-17	11	4.1	0	0	7	2.8	5	6.2	23	3.5
17-18	0	0	0	0	2	.8	0	0	2	.3
Total	264	40.5	65	9.9	242	37.1	80	12.2	651	99.6

APÉNDICE 3.- Actividad diaria y estacional de *Cnemidophorus guttatus* (Cg) en las dunas. N= Número de individuos; %= Porcentaje.

Hora	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
8-9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9-10	0	0	1	20	7	21.2	0	0	8	14.2
10-11	2	18.1	1	20	2	6	2	28.5	7	12.5
11-12	1	9	2	40	5	15.1	1	14.2	9	16
12-13	5	45.4	0	0	6	18.1	3	42.8	14	25
13-14	0	0	0	0	5	15.1	0	0	5	8.9
14-15	0	0	0	0	5	15.1	1	14.2	6	10.7
15-16	0	0	1	20	1	3	0	0	2	3.5
16-17	2	18.1	0	0	2	6	0	0	4	7.1
17-18	1	9	0	0	0	0	0	0	1	1.7
Total	11	19.6	5	8.9	33	58.9	7	12.5	56	99.6

APÉNDICE 4.- Actividad diaria y estacional de *Sceloporus variabilis* (Sv) en la selva. N= Número de individuos; % = Porcentaje.

Hora	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
8-9	0	0	5	4.9	3	7.6	0	0	8	1.7
9-10	13	5.2	7	6.8	7	17.9	4	6.2	31	6.8
10-11	43	17.2	3	2.9	0	0	13	20.3	59	12.9
11-12	27	10.8	5	4.9	4	10.2	7	10.9	43	9.4
12-13	36	14.4	13	12.7	3	7.6	7	10.9	59	12.9
13-14	38	15.2	19	18.6	4	10.2	5	7.8	66	14.5
14-15	53	21.2	22	21.5	8	20.5	16	25	99	21.8
15-16	18	7.2	23	22.5	1	2.5	4	6.2	46	10.1
16-17	21	8.4	5	4.9	7	17.9	7	10.9	40	8.8
17-18	0	0	0	0	2	5.1	1	1.5	3	.6
Total	249	54.8	102	22.4	39	8.5	64	14	454	99.5

APÉNDICE 5.- Actividad diaria y estacional de *Cnemidophorus guttatus* (Cg) en la selva. N= Número de individuos; % = Porcentaje.

Hora	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
8-9	0	0	0	0	0	0	4	6.2	4	.3
9-10	18	6.3	10	2.3	10	2.2	6	9.3	44	3.6
10-11	45	15.8	33	7.8	46	10.4	5	7.8	129	10.6
11-12	32	11.2	90	2.1	70	15.9	6	9.3	198	16.3
12-13	44	15.4	72	17.1	101	22.9	4	6.2	221	18.2
13-14	56	19.7	116	27.5	128	29	24	37.5	324	26.7
14-15	49	17.2	76	18	63	14.3	12	18.7	200	16.5
15-16	21	7.3	24	5.7	17	3.8	3	4.6	65	5.3
16-17	19	6.6	0	0	5	1.1	0	0	24	1.98
17-18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	284	23.4	421	34.8	440	36.3	64	5.2	1209	99.4

APÉNDICE 6.- Distribución de los individuos de *Sceloporus variabilis* (Sv) en las dunas, por estación y anual. N= Número de individuos; %= Porcentaje; CT= Cuadrantes.

CT	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	0	0	1	1.4	0	0	0	0	1	.24
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	1	.4	1	1.3	2	.48
4	0	0	9	13.2	6	2.9	0	0	15	3.6
5	0	0	2	2.9	8	3.9	1	1.3	11	2.6
6	2	2.8	3	4.4	10	4.9	1	1.3	16	3.8
7	0	0	2	2.9	10	4.9	2	2.7	14	3.4
8	0	0	1	1.4	2	.9	1	1.3	4	.97
9	0	0	1	1.4	4	1.9	0	0	5	1.2
10	1	1.4	0	0	2	.9	1	1.3	4	.97
11	0	0	0	0	1	.4	0	0	1	.24
12	0	0	1	1.4	2	.9	2	2.7	5	1.2
13	1	1.4	1	1.4	8	3.9	1	1.3	11	2.6
14	0	0	1	1.4	6	2.9	3	4.1	10	2.4
15	1	1.4	5	7.3	6	2.9	4	5.5	16	3.8
16	0	0	2	2.9	5	2.4	5	6.9	12	2.9
17	3	4.3	0	0	0	0	2	2.7	5	1.2
18	8	11.5	4	5.8	3	1.4	2	2.7	17	4.1
19	5	7.2	4	5.8	8	3.9	5	6.9	22	5.3
20	4	5.7	4	5.8	15	7.4	5	6.9	28	6.8
21	3	4.3	2	2.9	14	6.9	1	1.3	20	4.8
22	2	2.8	2	2.9	7	3.4	3	4.1	14	3.4
23	0	0	2	2.9	7	3.4	1	1.3	10	2.4
24	4	5.7	0	0	6	2.9	7	9.7	17	4.1
25	1	1.4	2	2.9	3	1.4	4	5.5	10	2.4
26	0	0	2	2.9	1	.4	3	4.1	6	1.4
27	2	2.8	1	1.4	6	2.9	0	0	9	2.1
28	0	0	0	0	5	2.4	3	4.1	8	1.9
29	4	5.7	1	1.4	7	3.4	0	0	12	2.9
30	0	0	2	2.9	7	3.4	2	2.7	11	2.6
31	2	2.8	0	0	1	.4	1	1.3	4	.97
32	5	7.2	1	1.4	3	1.4	29	2.7	11	2.6
33	1	1.4	2	2.9	2	.9	1	1.3	6	1.4
34	1	1.4	2	2.9	3	1.4	0	0	6	1.4
35	1	1.4	1	1.4	4	1.9	0	0	6	1.4
36	2	2.8	0	0	8	3.9	0	0	10	2.4
37	3	4.3	0	0	2	.9	2	2.7	7	1.7
38	6	8.6	1	1.4	1	.4	1	1.3	9	2.1
39	2	2.8	0	0	3	1.4	2	2.7	7	1.7
40	5	7.2	6	8.8	17	8.4	3	4.1	31	7.5
Total	69	98.3	68	98.4	202	98.3	72	97.8	411	98.7

APÉNDICE 7.- Distribución de los individuos de *Cnemidophorus deppii* (Cd) en las dunas por estación y anual. CT= Cuadrantes; N= Número de individuos; %= Porcentaje.

CT	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	1.5	1	.3	0	0	2	.44
4	0	0	4	6.1	8	3.1	0	0	12	2.6
5	2	4.6	6	9.2	2	.7	1	1.2	11	2.4
6	5	11.6	1	1.5	8	3.1	2	2.4	16	3.5
7	0	0	2	3	6	2.3	2	2.4	10	2.2
8	0	0	1	1.5	5	1.9	1	1.2	7	1.5
9	0	0	1	1.5	1	.3	2	2.4	4	.89
10	0	0	0	0	0	0	2	2.4	2	.44
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	2	3	6	2.3	1	1.2	9	2
13	1	2.3	5	7.6	7	2.7	3	3.6	16	3.5
14	1	2.3	3	4.6	15	5.8	2	2.4	21	4.6
15	3	6.9	2	3	12	4.6	2	2.4	19	4.2
16	1	2.3	1	1.5	10	3.8	3	3.6	15	3.3
17	3	6.9	1	1.5	9	3.5	3	3.6	16	3.5
18	1	2.3	1	1.5	4	1.5	3	3.6	9	2
19	4	9.3	10	15.3	7	2.7	0	0	21	4.6
20	1	2.3	2	3	5	1.9	1	1.2	9	2
21	3	6.9	0	0	11	4.2	2	2.4	16	3.5
22	0	0	0	0	12	4.6	2	2.4	14	3.1
23	1	2.3	1	1.5	8	3.1	2	2.4	12	2.6
24	4	9.3	6	9.2	6	2.3	0	0	16	3.5
25	0	0	0	0	5	1.9	3	3.6	8	1.7
26	0	0	1	1.5	1	.3	3	3.6	5	1.1
27	2	4.6	2	3	6	2.3	2	2.4	12	2.6
28	1	2.3	0	0	4	1.5	3	3.6	8	1.7
29	0	0	0	0	7	2.7	2	2.4	9	2
30	1	2.3	2	3	17	6.6	7	8.5	27	6
31	2	4.6	1	1.5	8	3.1	3	3.6	14	3.1
32	0	0	2	3	2	.7	4	4.8	8	1.7
33	0	0	2	3	3	1.1	4	4.8	9	2
34	1	2.3	1	1.5	5	1.9	4	4.8	11	2.4
35	3	6.9	0	0	8	3.1	1	1.2	12	2.6
36	0	0	1	1.5	11	4.2	2	2.4	14	3.1
37	0	0	0	0	3	1.1	7	8.5	10	2.2
38	1	2.3	0	0	6	2.3	0	0	7	1.5
39	1	2.3	1	1.5	11	4.2	1	1.2	14	3.1
40	1	2.3	2	3	17	6.6	2	2.4	22	4.9
Total	43	99.2	65	98.5	257	97	82	96.8	447	98.0

APÉNDICE 8.- Distribución de los individuos de *Cnemidophorus guttatus* (Cg) en las dunas, por estación y anual.
 CT= Cuadrantes; N= Número de individuos; %= Porcentaje.

CT	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	1	16.6	0	0	0	0	1	2.1
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	2	7.1	0	0	2	4.2
17	0	0	0	0	1	3.5	0	0	1	2.1
18	0	0	1	16.6	1	3.5	0	0	2	4.2
19	0	0	0	0	3	10.7	0	0	3	6.3
20	0	0	0	0	0	0	1	14.2	1	2.1
21	0	0	0	0	1	3.5	0	0	1	2.1
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	1	16.6	0	0	1	3.5	0	0	2	4.2
36	0	0	0	0	1	3.5	0	0	1	2.1
37	1	16.6	1	16.6	1	3.5	0	0	3	6.3
38	1	16.6	0	0	7	25	3	42.8	11	23.4
39	0	0	0	0	2	7.1	1	14.2	3	6.3
40	3	50	3	50	8	28.5	2	28.5	16	34
Total	6	99.8	6	99.8	28	99.4	7	99.7	47	99.4

APÉNDICE 9.- Distribución de los individuos de *Cnemidophorus guttatus* (Cg) en la selva por estación y anual. CT= Cuadrantes; N= Número de individuos; %= Porcentaje.

CT	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	6	2.13	9	1.63	0	0	0	0	15	1.10
2	9	3.20	16	2.90	9	1.93	1	1.69	35	2.58
3	11	3.91	20	3.63	7	1.50	1	1.69	39	2.88
4	6	2.13	18	3.27	9	1.93	2	3.38	35	2.58
5	9	3.20	40	7.27	15	3.23	3	5.08	67	4.94
6	6	2.13	27	4.90	15	3.23	2	3.38	50	3.69
7	8	2.84	16	2.90	9	1.93	2	3.38	35	2.58
8	7	2.49	12	2.18	11	2.37	3	5.08	33	2.43
9	7	2.49	23	4.18	16	3.44	1	1.69	47	3.47
10	6	2.13	18	3.27	16	3.44	2	3.38	42	3.10
11	6	2.13	18	3.27	11	2.37	1	1.69	36	2.65
12	6	2.13	15	2.72	13	2.80	3	5.08	37	2.73
13	8	2.84	13	2.36	10	2.15	2	3.38	33	2.43
14	7	2.49	12	2.18	11	2.37	2	3.38	32	2.36
15	8	2.84	9	1.63	10	2.15	1	1.69	28	2.06
16	9	3.20	12	2.18	14	3.01	1	1.69	36	2.65
17	6	2.13	24	4.36	8	1.72	2	3.38	40	2.95
18	6	2.13	14	2.54	8	1.72	1	1.69	29	2.14
19	6	2.13	19	3.27	8	1.72	1	1.69	33	2.43
20	10	3.55	13	2.36	12	2.58	2	3.38	37	2.73
21	7	2.49	23	4.18	21	4.52	2	3.38	53	3.91
22	8	2.84	17	3.09	20	4.31	3	5.05	48	3.54
23	8	2.84	16	2.90	16	3.44	2	3.38	42	3.10
24	7	2.49	64	11.63	42	9.05	2	3.38	115	8.49
25	7	2.49	21	3.81	14	3.01	1	1.69	43	3.17
26	11	3.91	10	1.81	23	4.95	2	3.38	46	3.39
27	6	2.13	12	2.18	29	6.25	1	1.69	48	3.54
28	8	2.84	12	2.18	12	2.58	2	3.38	34	2.51
29	11	3.91	9	1.63	15	3.23	1	1.69	36	2.65
30	10	3.55	7	1.27	15	3.23	2	3.38	34	2.51
31	9	3.20	6	1.09	10	2.15	1	1.69	26	1.92
32	9	3.20	1	0.18	17	3.66	2	3.38	29	2.14
33	8	2.84	2	0.36	9	1.93	2	3.38	21	1.55
34	7	2.49	1	0.18	5	1.07	1	1.69	14	1.03
35	7	2.49	2	0.36	4	0.86	1	1.69	14	1.03
36	8	2.48	0	0	0	0	1	1.69	9	0.66
37	3	1.06	0	0	0	0	0	0	3	0.22
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	281	99.8	550	99.8	464	99.8	59	99.7	1354	99.8

APÉNDICE 10.- Distribución de los individuos de *Sceloporus variabilis* (Sv) en la selva por estación y anual. CT= Cuadrantes; N= Número de individuos; %= Porcentaje.

CT	Invierno		Primavera		Verano		Otoño		Anual	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
1	2	1.02	2	1.92	0	0	0	0	4	0.97
2	4	2.04	4	3.84	0	0	1	1.49	9	2.19
3	4	2.04	7	6.73	2	4.65	2	2.98	15	3.65
4	3	1.53	4	3.84	1	2.32	2	2.98	10	2.43
5	4	2.04	4	3.84	3	6.97	1	1.49	12	2.92
6	5	2.55	3	2.88	1	2.32	2	2.98	11	2.68
7	4	2.04	4	3.84	3	6.97	1	1.49	12	2.92
8	4	2.04	3	2.88	2	4.65	2	2.98	11	2.68
9	5	2.55	3	2.88	1	2.32	1	1.49	10	2.43
10	7	3.57	2	1.92	2	4.65	2	2.98	13	3.17
11	6	3.06	6	5.76	1	2.32	2	2.98	15	3.65
12	5	2.55	2	1.92	2	4.65	2	2.98	11	2.68
13	4	2.04	4	3.84	2	4.65	1	1.49	11	2.68
14	3	1.53	3	2.88	0	0	2	2.98	8	1.95
15	3	1.53	4	3.84	2	4.65	2	2.98	11	2.68
16	5	2.55	3	2.88	0	0	3	4.47	11	2.68
17	4	2.04	2	1.92	2	4.65	3	4.47	11	2.68
18	3	1.53	3	2.88	0	0	2	2.98	8	1.95
19	4	2.04	3	2.88	1	2.32	2	2.98	10	2.43
20	5	2.55	2	1.92	2	4.65	1	1.49	10	2.43
21	5	2.55	3	2.88	1	2.32	2	2.98	11	2.68
22	5	2.55	2	1.92	2	4.65	2	2.98	11	2.68
23	5	2.55	3	2.88	2	4.65	1	1.49	11	2.68
24	6	3.06	2	1.92	1	2.32	2	2.98	11	2.68
25	8	4.08	4	3.84	1	2.32	1	1.49	14	3.41
26	7	3.57	2	1.92	0	0	2	2.98	11	2.68
27	6	3.06	3	2.88	1	2.32	1	1.49	11	2.68
28	8	4.08	2	1.92	0	0	2	2.98	12	2.92
29	5	2.55	2	1.92	1	2.32	2	2.98	10	2.43
30	6	3.06	3	2.88	1	2.32	1	1.49	11	2.68
31	6	3.06	2	1.92	0	0	2	2.98	10	2.43
32	6	3.06	2	1.92	1	2.32	2	2.98	11	2.68
33	5	2.55	1	0.96	0	0	3	4.47	9	2.19
34	5	2.55	1	0.96	1	2.32	2	2.98	9	2.19
35	6	3.06	1	0.96	1	2.32	2	2.98	10	2.43
36	6	3.06	1	0.96	0	0	1	1.49	8	1.95
37	4	2.04	1	0.96	1	2.32	2	2.98	8	1.95
38	5	2.55	1	0.96	1	2.32	2	2.98	9	2.19
39	4	2.04	0	0	1	2.32	1	1.49	6	1.46
40	4	2.04	0	0	0	0	0	0	4	0.97
Total	196	99.96	104	99.8	43	99.88	67	99.8	410	99.81