



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

INSTITUTO DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADEMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y

CONSERVACIÓN

Diversidad funcional del ensamble de lagartijas de la

región de Chamela, Jalisco, México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN

CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PRESENTA

Christian Said Berriozabal Islas

Director: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

Codirectora: Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

2014



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Área Académica de Biología
 Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado “Diversidad funcional del ensamble de lagartijas de la región de Chamela, Jalisco, México”, que presenta el alumno de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **Biól. Christian Said Berriozabal Islas**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

- PRESIDENTE:** Dra. Claudia E. Moreno Ortega
- SECRETARIO:** Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo
- VOCAL:** Dr. Aurelio Ramírez Bautista
- PRIMER SUPLENTE:** Dr. Gerardo Sánchez Rojas

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
 Mineral de la Reforma, Hgo. a 01 de octubre del 2014.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 DIRECTOR I.C.B.I.



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 66744
 Maestria-biodiversidad@hotmail.com



DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado de manera muy especial a mi abuela Rosa Castillo Lara, que descansa en paz. Que me enseñó a salir adelante por muy difícil que resultaran los obstáculos por medio de honestidad, compromiso y deseo de superación en todos los ámbitos.

(1942-2014)

A mis hijas Lia Victoria Berriozabal Varela y Ana Paula Berriozabal Varela quienes son el motor de mi vida y que amo tanto.

A mi madre María de los Milagros Islas Castillo porque gracias a ella cumpla una meta más en mi vida. Gracias por tu apoyo y cariño.

A mi tía Rosa Martha Espinosa Durán y a Leticia Espinosa Durán por su paciencia y apoyo recibido durante todo este tiempo.

A Dennis Varela Espinosa, mi compañera y madre de mis hijas por su apoyo y paciencia.

Finalmente a mis hermanos Sebastián Islas Castillo y Jonathan David Berriozabal Islas por su apoyo y confianza.

AGRADECIMIENTOS

Principalmente a mi profesor y amigo Aurelio Ramírez Bautista por su confianza y apoyo durante este tiempo, por ser parte importante en mi formación académica y personal, pero sobre todo por su amistad. Gracias por tus consejos, eres un gran ser humano.

A la Dra. Claudia E. Moreno Ortega por su confianza y apoyo en todos los temas académicos, sus comentarios fueron muy importantes para este trabajo, así como sus buenos consejos y palabras.

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas por formar parte de mi comité tutorial, ya que sus comentarios y sugerencias permitieron mejorar mi proyecto de tesis.

Al Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo por ser también parte de mi comité tutorial y dedicarle tiempo a mi proyecto para mejorarlo con sus comentarios y sugerencias.

A mis colegas y amigos que me ayudaron con mi trabajo de campo y en el laboratorio: José Daniel Lara Tufiño, Uriel Hernández Salinas, Luis Manuel Badillo Saldaña, Diego Juárez Escamilla, Raciél Cruz Elizalde, Raquel Hernández Austría, Itzel Magno Benítez, Ismael Reaño Hernández, Ricardo Luría Manzano, Aron García Rosales, Melisa Hernández Velasco, Abraham Lozano y Jorge Luis Becerra López.

A mis amigos Alana Pacheco y Peter Heimes por el material fotográfico.

A las autoridades de la Estación Biológica Chamela

A mis tíos Guillermo Castillo Lara, Martha Calzada y a toda su familia.

A la Sra. Elia González y a toda su familia, por brindarnos su casa.

Finalmente, todo este trabajo no hubiera sido posible sin el financiamiento del CONACyT a través del programa de Becas Nacionales (N. de apoyo: 337199).

CONTENIDO

1. Resumen	1
2. Introducción	2
3. Antecedentes	6
3.1. Ecología del grupo de estudio	9
4. Justificación	13
5. Hipótesis	14
6. Objetivos	15
6.1. General	15
6.2. Particulares	15
7. Métodos	16
7.1. Área de estudio	16
7.1.1. Descripción de los sitios analizados	17
7.1.1.1.. Selva baja caducifolia	17
7.1.1.2. Ambientes modificados	18
7.2. Muestreo de saurios	19
7.3. Análisis de datos	22
7.3.1. Diversidad de especies	22
7.3.1.1. Completitud de los inventarios	22
7.3.1.2.2. Riqueza de especies	23
7.3.1.3. Estructura y equidad	23
7.3.1.4. Diversidad de especies	23
7.3.2. Medición de la diversidad funcional	24

7.3.2.1. Rasgos funcionales	24
7.3.2.2. Cuantificación de las medidas de diversidad funcional	27
8. Resultados	32
8.1. Diversidad de especies	32
8.1.1. Resultados generales y completitud de los inventarios de cada ambiente	32
8.1.2. Riqueza de especies	35
8.1.3. Estructura y equidad	37
8.1.4. Diversidad	39
8.2. Diversidad funcional	40
8.2.1. Rasgos funcionales	40
8.2.2. Diversidad funcional de selva baja caducifolia y ambientes modificados, así como en temporadas	42
9. Discusión	43
9.1. Riqueza y diversidad de especies entre ambientes	43
9.1.2. Riqueza y diversidad estacional	46
9.2. Diversidad funcional	47
9.2.1. Riqueza funcional <i>F_{Dc}</i>	47
9.2.2. Equidad funcional <i>F_{Eve}</i>	49
9.2.3. Dispersión funcional <i>F_{Dis}</i>	51
10. Conclusiones	54
11. Literatura citada	55

CONTENIDO DE FIGURAS

Figura 1. Fotografías de las 16 especies de lagartijas consideradas para esta tesis, que ocurren en Chamela, Jalisco_____	12
Figura 2. Ubicación de la Reserva Biológica de Chamela_____	16
Figura 3. Vista panorámica de la vegetación de selva baja caducifolia durante las temporadas de lluvias (A) y seca (B)_____	18
Figura 4. Vista de los ambientes modificados, carretera (A), campos agrícolas y ganaderos (B)_____	19
Figura 5. Ubicación de los 16 trayectos en selva baja caducifolia y 16 trayectos en ambientes modificados_____	21
Figura 6. Clasificación de los índices de diversidad funcional_____	28
Figura 7. Equidad funcional_____	29
Figura 8. Dispersión funcional_____	30
Figura 9. Curvas de acumulación de especies de lagartijas en selva baja caducifolia (A) y ambientes modificados (B)_____	34
Figura 10. Curvas de acumulación de especies de lagartijas durante la temporada de lluvias (A) y durante la temporada seca (B)_____	34
Figura 11. Curvas de rarefacción de lagartijas de selva baja caducifolia y ambientes modificados_____	35
Figura 12. Curvas de rarefacción de temporadas de lluvias y seca_____	36
Figura 13. Curvas de rango-abundancia de saurios por ambientes en selva baja caducifolia y ambientes modificados_____	37
Figura 14. Curvas de rango-abundancia de saurios por temporadas de Lluvias y seca_____	38

CONTENIDO DE CUADROS

Cuadro 1. Rasgos funcionales utilizados para evaluar la diversidad funcional del ensamble de lagartijas de Chamela	26
Cuadro 2. Lista de especies de lagartijas registradas durante el trabajo de campo	33
Cuadro 3. Especies de lagartijas registradas, con su número de individuos y biomasa en zonas de selva baja caducifolia y ambientes modificados	40
Cuadro 4. Rasgos funcionales de lagartijas	41
Cuadro 5. Diversidad funcional de lagartijas en ambientes de selva baja caducifolia y ambientes modificados. Así como para las temporadas de lluvias y seca	42

1. Resumen

En este trabajo se exploró la respuesta del ensamble de lagartijas ante las modificaciones de la selva baja caducifolia causadas por la agricultura y la ganadería en la región de Chamela, Jalisco, México. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) Evaluar y comparar la riqueza, abundancia y estructura del ensamble de saurios en dos ambientes: selva baja caducifolia (SBC) y ambientes modificados (AM), así como en las estaciones de lluvias y seca; y (2) determinar la diversidad funcional del ensamble de saurios para ambos ambientes y temporadas del año, mediante la riqueza funcional (*FDC*), equidad funcional (*FEve*) y dispersión funcional (*FDis*). Se realizaron muestreos diurnos, crepusculares y nocturnos en trayectos de 1000 x 6 m para registrar las especies de saurios en los diferentes tipos de microhábitats. Los rasgos funcionales de cada especie se obtuvieron por medio del trabajo de campo y literatura, y fueron, la biomasa, longitud hocico cloaca de cada individuo adulto de cada especie, así como su actividad, hábitos, tipo de forrajeo y dieta. Se obtuvieron porcentajes altos de completitud de los inventarios para ambos ambientes, los AM presentaron la mayor abundancia de individuos por especie. Las estructuras de los ensambles de saurios fueron equitativamente similares en la SBC y los AM, siendo esta mayor en la temporada de lluvias. Finalmente, los valores de diversidad de especies resultaron ser muy similares para ambos ambientes. La riqueza y equidad funcional fueron más altas en la SBC; sin embargo, la dispersión funcional resultó ser más alta en los AM. La temporada de lluvias presentó los valores más altos en los tres componentes de la diversidad funcional. Los resultados de este estudio muestran que a pesar de que la riqueza y diversidad de especies resultan ser similares, funcionalmente no lo son. Además la diversidad funcional disminuye cuando el hábitat es modificado por factores antrópicos, como se reporta para otros grupos biológicos.

2. Introducción

Durante las últimas seis décadas, la degradación de los sistemas naturales en México ha ocurrido de forma acelerada, provocada por diferentes actividades humanas, como son la contaminación, deforestación, sobreexplotación, introducción de especies exóticas, entre otros. El principal factor que parece afectar a la biodiversidad es el cambio de uso de suelo (Challenger y Dirzo, 2009), que a su vez ha generado alteraciones diferenciales en las comunidades biológicas (Swihart *et al.*, 2003; Bell y Donnelly, 2006).

La pérdida o alteración de las propiedades físicas y ecológicas de los ecosistemas compromete la capacidad de los mismos para generar recursos y servicios ambientales para el ser humano (Chapin *et al.*, 2000). Así, los ecosistemas tropicales destacan por mantener una gran diversidad de especies, sin embargo, la expansión de cultivos y pastizales para la producción ganadera ha sido la principal causa de su degradación (Ceballos y García, 1995; Porter-Bolland *et al.*, 2012). Las selvas secas de México presentan un alto número de endemismos, a pesar de esto, son consideradas como uno de los tipos de vegetación más amenazados del país (Ceballos y García, 1995; Arias *et al.*, 2002).

Considerando el efecto del deterioro del ambiente, se plantean interrogantes acerca de ¿Cómo responden las especies a los cambios ambientales? Para responder a esta pregunta se han propuesto estudios enfocados al manejo y protección de la biodiversidad de forma prioritaria (Primack *et al.*, 2001; Curtin, 2002; Berkes, 2003). Además, se buscan propuestas dirigidas al conocimiento de la biodiversidad que integren el papel que las comunidades y ensambles biológicos desempeñan en los ecosistemas (Vilà, 1998; Halffter y Moreno, 2005; Moreno *et al.*, 2011), ya que su presencia y conformación puede contribuir a mantener el equilibrio de los sistemas naturales (Chapin *et al.*, 2000; Martín-

López *et al.*, 2007; Martínez Ramos, 2008; Balvanera y Cotler, 2009; Barragán *et al.*, 2011).

La composición de los ensambles animales determinados por su distribución, interacciones ecológicas, uso de recursos y las relaciones evolutivas entre especies (Ricklefs y Miller, 1999), no son el resultado de fenómenos aleatorios derivados del uso de los recursos entre especies (Winemiller y Pianka, 1990), sino que factores ecológicos, como la competencia, uso del hábitat y depredación pueden ser determinantes en la conformación de los mismos (Diamond, 1978). Por lo tanto, se esperaría que la alteración ambiental modifique la estructura y composición de los ensambles animales, así como la pérdida selectiva de cualidades (rasgos), pues las características intrínsecas de cada una de las especies que los conforman presentan una estrecha relación con la dinámica de su entorno (Dirzo y Mendoza, 2001; Barbaro *et al.*, 2014).

La diversidad funcional (*DF*) de las comunidades y ensambles se refiere a las diferencias existentes en las características genéticas, morfológicas, fisiológicas o conductuales que describen a su vez el grado de diferenciación funcional entre las especies, mediante los diferentes rasgos que han sido moldeados a través de la historia evolutiva de las mismas (Petchey y Gaston, 2002; Gaston y Spicer, 2004; Pla *et al.*, 2012). Por lo tanto, la *DF* resulta ser explicativa, ya que toma en cuenta la diversidad de especies y la identidad de cada especie en base a sus propiedades (Miles y Dunham, 1992; Petchey y Gaston, 2002; Poos *et al.*, 2009). Estas propiedades permiten hacer predicciones de las consecuencias ante los cambios ambientales causadas por los seres humanos (Batalha *et al.*, 2010).

El grupo de los saurios se destaca por presentar características ecológicas, fisiológicas y conductuales que les permiten explotar diferencialmente los distintos tipos de hábitats y microhábitats (*sensu* Vitt, 1995; Vitt y Caldwell, 2009). Se sabe que una alta diversidad de lagartijas son capaces de permanecer en áreas antrópicas, ya que estas aprovechan los nuevos tipos de microhábitats generados por las diferentes actividades humanas, como escombros, rocas, árboles caídos, etc., que resguardan humedad y condiciones de temperatura óptimas que favorecen la concentración de especies que pueden explotar estas nuevas alternativas (Gutiérrez-Mayén y Salazar-Arenas, 2006; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008).

Las lagartijas también presentan una gran diversidad de historias de vida que les permiten hacer frente a las diferentes condiciones ambientales (Clobert *et al.*, 1994; Vitt, 1995), por ejemplo, las especies de tallas pequeñas presentan tasa de crecimiento rápido y madurez temprana; mientras que el grupo de especies de talla mediana o grande, presentan tasa de crecimiento lento, madurez tardía y baja fecundidad (Ramírez-Bautista, 2004). En el ensamble de lagartijas de la región de Chamela existen especies arborícolas, terrestres y saxícolas, así como diferentes modos de forrajeo, dieta y actividad (García y Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994; Vitt, 1995), que se traducen en funciones ecológicas particulares intrínsecas de cada especie.

En este sentido, se sabe que la selva de la región de Chamela es estacionalmente contrastante a lo largo del año, por lo que los factores físicos influirán de forma significativa en la estructura del ensamble (Ramírez-Bautista 2004). En este trabajo se evalúa la *DF* del ensamble de saurios de la región de Chamela, Jalisco, en zonas de selva

baja caducifolia y ambientes modificados, para determinar si la perturbación ambiental conlleva a la disminución de la *DF*.

3. Antecedentes

Las relaciones entre funcionamiento ecológico y biodiversidad han sido abordadas desde distintas aproximaciones, por ejemplo, el pensamiento en la ecología funcional fue visualizado mediante la clasificación de grupos o tipos funcionales ecológicamente similares (Cummins, 1973; Reynolds, 1980), o bajo el número de especies (Naeem *et al.*, 1994), en otros casos, la atención se ha enfocado en la identificación de especies clave (Walker, 1992). Recientemente, algunos de los índices más usados en los estudios de *DF* han sido el índice de diversidad de atributos funcionales propuesto por Walker *et al.* (1999) y el dendograma funcional de Petchey y Gaston (2002).

Más tarde surgió la necesidad de integrar métodos multivariados de ordenación de las especies con base en sus diferentes rasgos funcionales (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté y Legendre, 2010). Los rasgos funcionales se definen como cualquier característica fenotípica o fisiológica medible a nivel de individuo, que de alguna manera influye o que potencialmente interviene en el desempeño, crecimiento, reproducción y supervivencia del mismo. Los rasgos funcionales no hacen referencia al medio ambiente o cualquier otro nivel de organización, pero estas características de alguna manera determinan la riqueza y cantidad de espacio funcional de una comunidad o ensamble (Villéger *et al.*, 2008; Zheng *et al.*, 2009; Weiher, 2011).

En la actualidad, el concepto de *DF* ha comenzado a visualizarse bajo las perspectivas de la conservación (Batalha *et al.*, 2010; Barragán *et al.*, 2011; Díaz *et al.*, 2011). Algunas medidas de *DF* integran distintos aspectos de la distribución y abundancia de las especies en un espacio funcional (Manson *et al.*, 2005). Sobre el tema que aquí se propone se han realizado trabajos principalmente con plantas en diferentes tipos de hábitats

(Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Molina-Montenegro, 2008; Ward *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2011).

Asimismo, en los animales es posible diferenciar grupos o ensambles funcionales que de alguna manera expresan formas distintas de enfrentar las condiciones físicas adversas de su ambiente o de explotar diferencialmente los recursos (Blaum *et al.*, 2011). Por ejemplo, con invertebrados (Bongers y Bongers, 1998; Barragán *et al.*, 2011) y vertebrados (Stevens *et al.*, 2003; Stevens *et al.*, 2006; Mason *et al.*, 2007; Petchey *et al.*, 2007; Batalha *et al.*, 2010; Guerrero *et al.*, 2011; Safi *et al.*, 2011; Barbaro *et al.*, 2014), que han definido la *DF* como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los caracteres funcionales de las especies o la diversidad de grupos que constituyen parte del ecosistema (Gitay y Noble, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Petchey y Gaston, 2002; Martín-López *et al.*, 2007; Díaz *et al.*, 2011).

Barragán *et al.* (2011) mencionan que los escarabajos coprófagos de tres reservas de México presentan una disminución en su *DF* como resultado de las alteraciones del hábitat, lo cual podría tener repercusiones en la dinámica de los procesos ecológicos que son regulados por este grupo de insectos. Otro caso es el de Batalha *et al.* (2010), quienes mostraron una simulación en la región de Cerrado, Brasil sobre lo que pasaría si se extingue la diversidad de aves del paisaje, determinando que el 59% de la *DF* de aves mantiene áreas como los humedales y pastizales naturales. Por lo tanto, si estas aves desaparecen no podrían mantenerse todos los procesos biológicos de la región de Cerrado, sin embargo, la presencia de especies complementarias podría mantener la dinámica del sistema, lo que hace necesario enfocar la atención en estas especies (Batalha *et al.*, 2010).

Recientemente Cisneros *et al.* (2014) evaluaron la variación taxonómica y dispersión funcional de los ensamblajes de murciélagos a lo largo de un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera del Manu, Perú. En éste determinaron que la dispersión funcional no se encuentra asociada con la elevación, ya que la diversidad de tipos de uso del nicho disminuye a elevaciones altas. Además, mencionan que por sí misma la riqueza de especies no es suficiente para medir la biodiversidad, por lo que, es necesario integrar otras dimensiones de la biodiversidad como la filogenia, la evolución de historias de vida y la diversidad funcional, haciendo que se pueda mejorar la comprensión sobre la contribución de cada uno de estos mecanismos que pueden afectar los patrones espaciales de la riqueza de especies.

En cuanto al grupo de los saurios, no existen estudios en ambientes tropicales que estudien su *DF*. Sin embargo, los trabajos realizados hasta el momento abordan el tema de forma indirecta, por ejemplo, se describen aspectos conductuales y ecológicos de las especies en diferentes ecosistemas, sin considerar la función de éstas en los ambientes o dentro del grupo de estudio (Baird *et al.*, 2003; Losos *et al.*, 2003).

Otros estudios abordan el uso del alimento y su solapamiento temporal (Vitt y Caldwell, 1994; Mesquita *et al.*, 2006), uso del hábitat (Vitt *et al.*, 2007; Logan *et al.*, 2012), características morfológicas (Mesquita *et al.*, 2006), y características de las diferentes historias de vida (Beck y Lowe, 1991; Ramírez-Bautista, 2004). Toda esta información ha permitido ir generando conocimiento sobre la estructura de los ensamblajes de este grupo de vertebrados en ambientes tropicales.

Sin embargo, Violle *et al.* (2007) mencionan que no todos los rasgos son funcionales, ya que hasta el momento, el concepto de rasgo no cumple con las

implicaciones en el contexto funcional del ecosistema. Este tema comienza a tener las bases sólidas que permiten integrar a las especies en la dinámica del ecosistema. Por ejemplo, Valencia-Aguilar *et al.* (2013), mencionan ejemplos específicos sobre el funcionamiento y flujo de energía de anfibios y reptiles hacia el ecosistema.

3.1. Ecología del grupo de estudio

Las investigaciones ecológicas con los ensamblajes de lagartijas se han realizado en diferentes tipos de ecosistemas (Pianka, 1967; Huey y Pianka, 1974; Barbault y Maury, 1981; James, 1991), y algunas se han centrado específicamente en ecosistemas tropicales (e.g. Barbault 1975; Vitt, 1995; Ramírez-Bautista, 2004).

Vitt y Carvalho (1995) reportan que las especies de lagartijas simpátricas se distribuyen en el ecosistema de acuerdo al recurso alimento, tiempo de actividad y el uso de microhábitat mediante la relación que existe entre el uso del nicho, o la combinación de estos tres factores (Pianka, 1973; Toft, 1985). Por lo que la naturaleza de estos patrones varía entre ensamblajes y aún dentro de uno solo, indicando que otros factores ambientales, la historia filogenética y la biogeografía juegan un papel importante en la determinación, composición y funcionamiento de éstos (Cadle y Greene, 1993; Moreno *et al.*, 2007).

Actualmente, los saurios se consideran buenos modelos para plantear hipótesis ecológicas y evolutivas con base en las interacciones que ocurren entre las especies y sus respuestas ante los cambios ambientales y el disturbio antropogénico (Busack y Bury, 1974; Jones, 1981; Vitt, 1995; Brown, 2001; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). Se ha documentado que el grupo de los saurios es muy sensible ante las modificaciones de los ecosistemas, ya sea reflejándose en la disminución de su riqueza, abundancia o en la

alteración de su comportamiento (Pianka, 1966; Jones, 1981; Beck, 2005; Bell y Donnelly, 2006). Por ejemplo, Beck (2005) menciona que *Heloderma horridum* (Figura 1A) es una especie altamente sensible ante los cambios del hábitat generados por la agricultura y el sobrepastoreo.

Sin embargo, en otros casos se ha llegado a la conclusión de que los saurios son más diversos y exitosos en áreas transformadas, como son los cafetales y potreros, por los microhábitats generados como troncos caídos, escombros y paredes de rocas apiladas disponibles como refugios, los cuales se generan por el tipo de manejo del sistema (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). Por ejemplo, la lagartija *Urosaurus bicarinatus* es una especie muy abundante en áreas agrícolas y ganaderas (Ramírez-Bautista, 1994; Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008; Figura 1B).

La diversidad que se presenta en las áreas antrópicas puede resultar engañosa, ya que puede estar dada por la alta abundancia de las especies que son capaces de soportar las condiciones de perturbación (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). De acuerdo a Grime (1998), existen grupos de especies que pueden estar ejerciendo una alta contribución a la dinámica de una comunidad o ensamble, por ejemplo, las especies que resisten las modificaciones antrópicas influirán de formas muy variadas en el funcionamiento y mantenimiento de los paisajes, incluyendo áreas con vegetación nativa y áreas ya transformadas.

Para realizar el presente trabajo, se utilizó el ensamble de saurios de la región de Chamela, del que ya se conocen algunas de las características morfológicas y conductuales (Ramírez-Bautista, 1994, 2004). Este ensamble se reparte el recurso espacio de forma diferente, por ejemplo, *Anolis nebulosus* y *Sceloporus utiformis* son especies arborícolas (Figura 1C y D), *Phrynosoma asio* y *Holcosus undulatus* son especies terrestres (Figura 1E

y F), *Coleonyx elegans* y *Marisora brachypoda* son especies de hábitos fosoriales e hipogeos (Ramírez-Bautista, 1994, 2004; Figura 1G y H). Así como la forma en que pueden obtener su alimento como es el caso de las lagartijas *Aspidoscelis communis* y *A. lineatissima*, que presentan un tipo de forrajeo activo (Figura 1I y J).

Los saurios de Chamela juegan un papel importante en el ecosistema, al mantener la integridad del mismo como consumidores secundarios, especialmente a través del consumo de una gran variedad de presas insectos, como es el caso de las lagartijas *Hemidactylus frenatus*, *Sceloporus melanorhinus* y *Gerrhonotus liocephalus* y materia vegetal en *Iguana iguana* (Figura 1K,L,M y N). Por otro lado, la única especie carnívora es *H. horridum* que consume ratones, ratas, huevos de aves, polluelos y huevos de otras especies de reptiles (Ramírez-Bautista, 1994; Beck, 2005).

La actividad del ensamble de lagartijas de la región es estacional y los picos de actividad durante la temporada de lluvias o temporada seca, son muy específicos. Por ejemplo, *Ctenosaura pectinata* presenta sus picos reproductivos durante la temporada seca, durante los meses de enero-marzo (Figura 1O), por otro lado, *Phyllodactylus lanei* es una especie que se reproduce durante todo el año, y por lo tanto, es fácilmente visible durante las dos estaciones del año (Figura 1P). Otras especies, como *Anolis nebulosus*, *Sceloporus melanorhinus* y *Urosaurus bicarinatus*, son altamente estacionales en su actividad reproductiva (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998).

La variación en el uso de hábitat y microhábitat, así como la repartición del recurso espacio-alimento del ensamble, reflejan la influencia de los rasgos que presenta cada especie y de su historia evolutiva (Vitt, 1992; Ramírez-Bautista, 2004), características que permiten evaluar la información obtenida en el contexto ecológico y funcional y de cómo

estas responden ante las modificaciones humanas, así como la influencia que tienen los mecanismos ambientales sobre las especies.

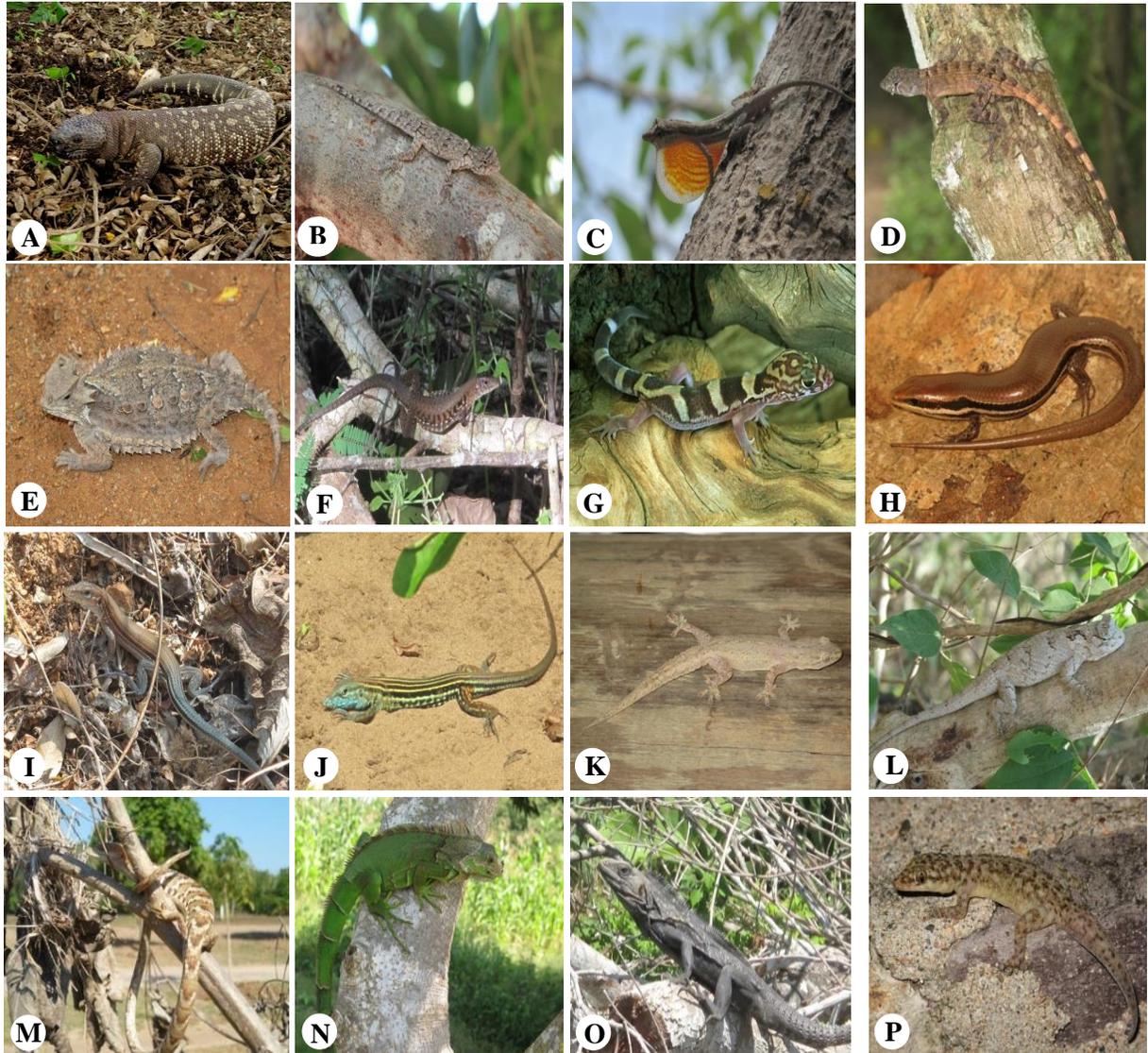


Figura 1. Fotografías de las 16 especies de lagartijas consideradas para esta tesis, que ocurren en Chamela, Jalisco. (A) *H. horridum* 📷 Alana Pacheco, (B) *U. bicarinatus* 📷 Christian Berriozabal Islas, (C) *A. nebulosus* 📷 Diego Juárez Escamilla, (D) *S. utiformis* 📷 C.B.I, (E) *P. asio* 📷 C.B.I, (F) *H. undulatus* 📷 C.B.I, (G) *C. elegans* 📷 Peter Heimes, (H) *M. brachypoda* 📷 C.B.I, (I) *A. communis* 📷 Uriel Hernández Salinas, (J) *A. lineatissima* 📷 C.B.I, (K) *H. frenatus* 📷 C.B.I, (L)

S. melanorhinus  C.B.I, (M) *G. liocephalus*  Luis Manuel Badillo Saldaña, (N) *I. iguana* 
C.B.I, (O) *C. pectinata*  C.B.I. y (P) *P. lanei*  C.B.I.

4. Justificación

El ensamble de lagartijas de la Reserva de la Biosfera Chamela, Jalisco representa un buen modelo para realizar estudios enfocados a la ecología de comunidades, ya que está compuesto por 10 familias, 14 géneros y 18 especies previamente registradas (Ramírez-Bautista, 2004). Esta diversidad de especies representa una gran variedad de formas de vida, así como de características morfológicas, ecológicas y conductuales.

Resultan de gran interés evaluar la *DF* del ensamble de lagartijas en un paisaje tropical estacional de selva baja caducifolia y ambientes modificados caracterizados por la presencia de cultivos y potreros que conforman un mosaico ambiental, en el que se puede obtener un mejor entendimiento de la diversidad, estructura y función dentro del ensamble de saurios de la región.

5. Hipótesis

H1. Dado que la selva baja caducifolia presenta una mayor complejidad estructural, así como de microhábitats, se espera que ésta presente mayor riqueza, abundancia y diversidad de lagartijas que los ambientes modificados. Además, por las diversas formas y características en que las lagartijas explotan los recursos espacio-alimento en la selva baja caducifolia de la región, el ensamble presentará mayores valores de diversidad funcional.

H2. Los ambientes modificados de la región son zonas en donde existe una alta diversidad de especies que son capaces de permanecer en estos sitios, por lo que estas especies determinarán una moderada o alta diversidad funcional, similar a la de los sitios de selva baja caducifolia.

6. Objetivos

6.1. General

Evaluar y comparar la diversidad de especies y la diversidad funcional del ensamble de lagartijas en dos ambientes: selva baja caducifolia y ambientes modificados de la región de Chamela, Jalisco, México.

6.2. Particulares

- 1.** Comparar la riqueza, abundancia, equidad y diversidad de especies del ensamble de lagartijas entre los dos ambientes, así como entre la temporada de lluvias y seca.
- 2.** Determinar y comparar la riqueza funcional, equidad funcional y dispersión funcional del ensamble de lagartijas entre los dos ambientes y ambas temporadas.

7. Métodos

7.1. Área de estudio

La región de Chamela se encuentra ubicada al suroeste de la costa del estado de Jalisco (entre 19°29' y 19°34' N y 104°58 y 105°04' O; Figura 2). El área se encuentra dentro del Municipio La Huerta, delimitada al sur por el Río Cuixmala y al norte por los ejidos San Mateo, Tomatlán y Villa Purificación; al este con Casimiro Castillo, Cuautitlán de García Barragán y Cihuatlán; al oeste con Tomatlán y el Océano Pacífico (INEGI, 2009; Figura 2).

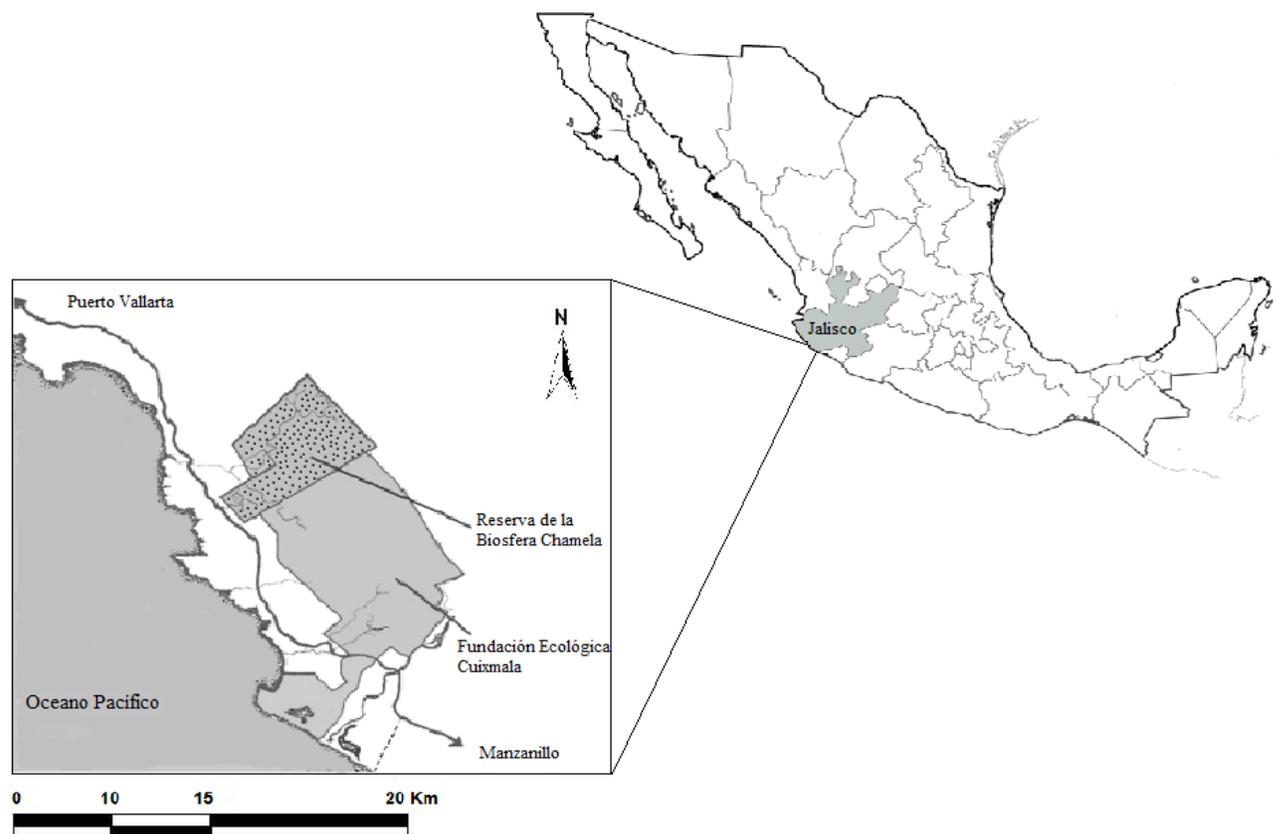


Figura 2. Ubicación de la Reserva Biológica de Chamela (zona punteada), en la costa sur-oeste del estado de Jalisco, tomado y modificado de García y Cabrera-Reyes (2008).

7.1.1. Descripción de los sitios analizados

7.1.1.1 Selva baja caducifolia

La región de Chamela alberga una gran riqueza vegetal con distribución restringida y endémica. Además concentra las extensiones más grandes de selva baja caducifolia del país que presenta un buen estado de conservación. (Figura 3A y B).

En menor extensión pueden distinguirse otros tipos de vegetación como manglar, selva espinosa, bosque tropical mediano subperennifolio y vegetación riparia (Durán *et al.*, 2002). La característica más evidente de la selva baja caducifolia es la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles durante la temporada seca (Figura 3B). En general, la selva constituye un bosque cuya altura oscila entre los cinco y 10 metros, aunque se observan notables variaciones en el dosel de diferentes localidades (Durán *et al.*, 2002). La forma de la copa de los árboles generalmente es convexa, y el dosel es semi cerrado o cerrado con cactáceas arborescentes.

La mayoría de los árboles tienen hojas pequeñas y sus troncos son delgados y poco ramificados, en la base sus contrafuertes son pequeños y escasos; mientras que las formas arbustivas que ocupan el sotobosque no sobrepasan los cinco metros de altura, y los principales géneros son *Acalypha*, *Croton*, *Phyllanthus* entre otros, las plantas herbáceas son más evidentes durante la temporada de lluvias (Durán *et al.*, 2002).

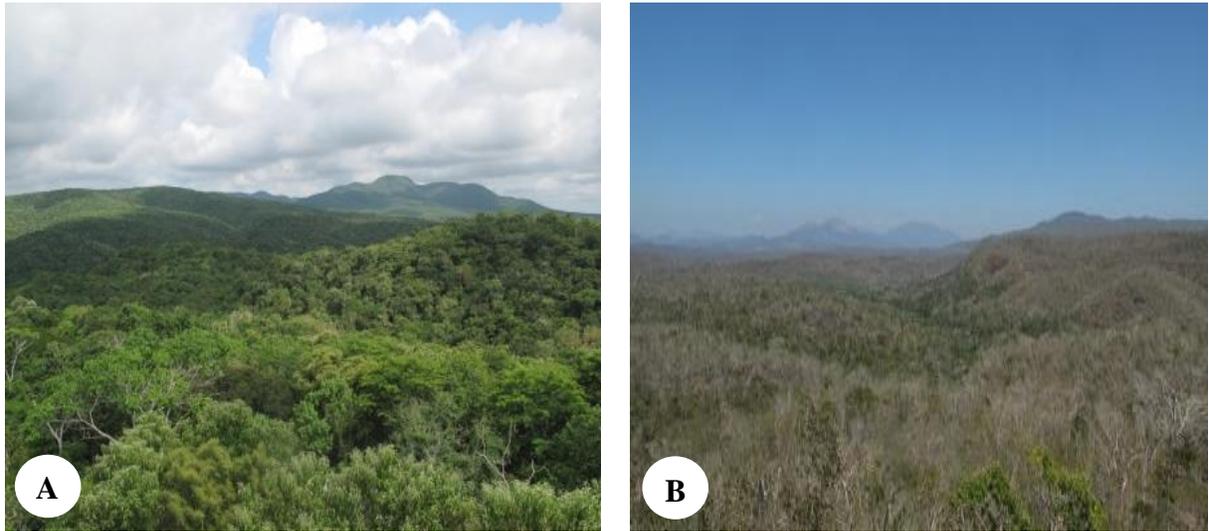


Figura 3. Vista panorámica de la vegetación de selva baja caducifolia durante las temporadas de lluvias (A) y seca (B). 📷 C.B.I.

7.1.1.2. Ambientes modificados

La selva baja caducifolia es uno de los tipos de vegetación más afectados por las actividades humanas (Ceballos y García, 1995). La vegetación nativa de la región se ve afectada por la ganadería, la agricultura, urbanización y el turismo, por lo que, grandes extensiones se encuentran conformadas por vegetación secundaria o zonas totalmente deforestadas, en las que se encuentran pastizales inducidos y diferentes tipos de cultivos de coco, mango, pepino, jitomate y chile (INEGI, 2009; Figura 4A y B).

La perturbación de las comunidades vegetales puede dar lugar a por lo menos tres procesos interconectados: 1) el cambio en la composición de especies, 2) el cambio estructural, y 3) la interrupción de los procesos ecológicos (Franklin *et al.*, 2002). Estos procesos son difíciles de evaluar, por lo que, para este estudio se consideró la presencia de los siguientes elementos como factores de disturbio que dan lugar a ambientes modificados:

asentamientos rurales concentrados, áreas urbanizadas, cultivos, ganado vacuno, carreteras, ecoturismo, especies invasoras exóticas (gramíneas) y basura sólida (Nicholson *et al.*, 2009), entendidos como factores que pueden causar el cambio y alteración en la composición de especies, cambio estructural y la interrupción de los procesos ecológicos (Franklin *et al.*, 2002).



Figura 4. Vista de los ambientes modificados, carretera abandonada (A), campos agrícolas y ganaderos (B). 📷 Christian Berriozabal Islas.

7.2. Muestreo de saurios

Para el registro de las especies de lagartijas se efectuaron dos visitas durante el año 2012, una durante el mes de junio (estación seca) y otra en el mes de noviembre (estación de lluvias), cada una con una duración de 16 días. Se establecieron 16 trayectos en cada tipo de ambiente, cada trayecto se recorrió una vez en la temporada seca y una vez en la temporada de lluvias, de esta manera se obtuvieron al final del muestreo un total de 32 recorridos al final del año. Los cuales se diseñaron, de 1000 m de largo y seis m de ancho,

separados por dos y tres km (Figura 5). Los trayectos se recorrieron de forma sistemática, es decir, el mismo número de personas y horas durante todo el estudio en la búsqueda de lagartijas (Gallina-Tessaro *et al.*, 2003, Santoyo-Brito y Lemos-Espinal, 2010). En cada trayecto se realizaron recorridos diurnos, crepusculares y nocturnos para registrar el mayor número de individuos de cada especie, así como registrar las horas de actividad de las mismas. Se invirtió un solo día de muestreo para visitar un trayecto de selva baja caducifolia y un de ambiente modificado, así como el mismo número de horas (dos horas diurnas, dos crepusculares y dos nocturnas). En cada trayecto se revisaron todos los tipos de microhábitats terrestres (troncos caídos, rocas, madrigueras y suelo), arborícolas (en la corteza de los árboles, ramas y cavidades de troncos), hipogeos y fosoriales (en madrigueras y cavidades en la tierra; Casas-Andreu *et al.*, 1991).

Para seleccionar a cada uno de los ambientes, se revisaron sitios con vegetación nativa de la región la cual estuviera conformada al 100% de selva la baja caducifolia, mientras que los ambientes modificados, éstos estuvieran conformados en su mayoría por cultivos como: pepino, jitomate, mango, coco y chile 40%, áreas ganaderas 30%, zonas rurales 20% y áreas urbanizadas 10% (Figuras 5).

La búsqueda de los organismos se basó en las horas de actividad que presentan las especies, por ejemplo, las lagartijas del género *Aspidoscelis* y *Anolis* presentan actividad diurna, de 09:00 am a 17:00 hrs, mientras que otras especies de los géneros *Hemidactylus* y *Phyllodactylus* presentan actividad crepuscular y nocturna de 18:00 pm a las 24:00 h (Ramírez-Bautista, 1994; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Balderas-Valdivia y Ramírez-Bautista, 2002; Ramírez-Bautista, 2002).

Cada una de las lagartijas que se registraron durante el estudio se les tomó las medidas morfométricas, como la longitud hocico cloaca (LHC) y peso (g) para posteriormente liberarlas en el sitio de captura (Ramírez-Bautista, 1995). Para este trabajo se siguió la nomenclatura taxonómica más reciente en reptiles, por ejemplo, Wilson *et al.* (2013a), sin embargo, no considera a las especies de origen exótico como *H. frenatus* y *P. lanei*.



Figura 5. Ubicación de los 16 trayectos en selva baja caducifolia (puntos verdes) y 16 trayectos en ambientes modificados (puntos amarillos), imagen tomada de Google Earth.

7.3. Análisis de datos

7.3.1. Diversidad de especies

7.3.1.1. Completitud de los inventarios

Para evaluar si los inventarios de especies incluyen una representación completa del ensamble en cada ambiente, se realizaron curvas de acumulación de especies con el programa EstimateS V.750 (Colwell, 2005). Para esto, se utilizaron los estimadores no paramétricos ACE y Chao 1, por ser estimadores que toman en cuenta la abundancia de individuos pertenecientes a cada especie de una muestra dada, además de que evalúan de forma diferente a las especies raras y abundantes (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), considerando a las especies representadas por sólo un individuo (*singletons*) o dos individuos (*doubletons*) en la muestra (Colwell y Coddington, 1994).

ACE divide a las especies de una muestra en abundantes (r_{abun} , cuando posee más de k individuos en la muestra) y raras (r_{rara} , aquellas con k o menos individuos), de tal forma que r es la riqueza observada en la muestra y k se toma como base empírica al número de individuos ($k=10$). Por lo tanto, la estimación del número de especies ausentes, está basado enteramente en las especies consideradas raras, ya que las abundantes serán observadas en toda la muestra (Chao y Shen, 2003). Por otra parte, Chao 1 es un estimador que está basado en los pocos individuos de la muestra, es decir, en las especies raras, esto en comparación a las especies que pueden estar representadas por numerosos individuos (Chao y Shen, 2003).

7.3.1.2.2. Riqueza de especies

Para comparar la riqueza de especies entre los dos tipos de ambientes, se realizaron curvas de rarefacción mediante el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001), las que permiten hacer comparaciones de la riqueza de especies entre comunidades. Las curvas se graficaron de acuerdo al algoritmo de la proporción de cada especie $p(n/N)$.

7.3.1.3. Estructura y equidad

Para comparar visualmente la distribución de la abundancia entre las especies de cada comunidad vegetal, así como su equidad, se generaron curvas de Whittaker o de rango-abundancia (Magurran, 1998; Feinsinger, 2003), las cuales consideran tanto el número de especies como de individuos registrados por especie en base al $\log_{10}(P_i)$.

7.3.1.4. Diversidad de especies

La diversidad de especies se midió como ${}^1D = \exp(H')$, donde 1D es la diversidad verdadera, y $\exp(H')$ es el exponencial del valor del índice de entropía de Shannon (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). Para comparar que tan diferente es la diversidad entre comunidades se expresó: si la comunidad A tiene una diversidad D_A mayor que la diversidad D_B de la comunidad B, entonces la comunidad B tendrá solamente un porcentaje $(D_B \times 100)/D_A$ de la diversidad que tiene la comunidad A (Moreno *et al.*, 2011).

7.3.2. Medición de la diversidad funcional

7.3.2.1. Rasgos funcionales

Killingbeck (1986) menciona que se deben considerar cuatro criterios que ayudan a elegir los rasgos funcionales de las especies: estos deben carecer de ambigüedad, ser simples y descriptivos, así como tener clara su función. Así también, Violle *et al.* (2007) sugiere que los rasgos deben ser caracterizados a nivel de individuo para que de esta manera logren mostrar diferencias a lo largo de un gradiente ambiental o en el tiempo (Lavorel *et al.*, 1997) y en una pequeña escala (Violle *et al.*, 2007).

Por ejemplo, en los animales los rasgos funcionales se evalúan mediante el desempeño y supervivencia del organismo, ya sea por medio de su comportamiento, el tamaño, la edad a la madurez sexual o las características morfológicas (Le Galliard *et al.*, 2004). Tales rasgos tiene una influencia directa e indirecta en la supervivencia de los saurios, por ejemplo, al evaluar el desempeño locomotor de los lagartos, el rendimiento de velocidad (rasgo de rendimiento) puede tener un impacto directo en el aumento de la supervivencia al escapar exitosamente de los depredadores (Wikelski y Romero, 2003).

Para este trabajo, las características de las especies (rasgos funcionales) se obtuvieron por medio de dos vías: mediante trabajos ya publicados (García y Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994, 2004; Lee, 1996; Ramírez-Bautista y Vitt, 1998; Beck, 2005; Castro-Franco y Bustos Zagal, 2006; Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010), y de la información generada durante el trabajo de campo de este estudio. Para todas las especies registradas, se tomaron los rasgos funcionales que pueden reflejar la forma de aprovechar y hacer frente a las condiciones ambientales en cada tipo de ambiente, además podrían presentar una relación positiva entre

las características, interacciones y el uso del hábitat (Cuadro 1; Vitt y Congdon, 1978; Vitt, 1981; Rivera *et al.*, 2009; Casanoves *et al.*, 2011).

Las medidas de diversidad funcional se estimaron a partir de la información de cuatro rasgos funcionales y dos características morfométricas: el tamaño de la LHC, y la biomasa de individuos adultos de cada especie (Cuadro1).

1 *La biomasa* se obtuvo por medio del peso en vivo promedio de cada especie. El peso en vivo se midió en todos los individuos registrados en cada uno de los trayectos.

2 *La longitud hocico-cloaca* se obtuvo como el promedio de esta longitud para cada especie, a partir de los valores de todos los individuos registrados en campo.

3 *Preferencia de alimento* (dieta), este rasgo refleja en mayor medida la función de cada una de las especies basado en la preferencia del alimento dentro del mismo ensamble.

4 *El tipo de forrajeo*, fue determinado por medio en la forma en que las especies consiguen su alimento, por ejemplo, las especies catalogadas como de forrajeo activo, gran parte del día se encuentran recorriendo el sotobosque en busca de presas.

5 *Hábitos*, en la región se presenta una alta diversidad de especies que habitan el mismo ecosistema, sin embargo, cada una de las especies tiene preferencia por microhábitats específicos, lo cual refleja una gran variedad de formas de explotar su ambiente.

6 *El periodo de actividad* se clasificó según las horas de mayor actividad que presentan cada una de las especies, ya sea durante la noche o durante ciertas horas del día (Cuadro 1).

Cuadro 1. Rasgos funcionales utilizados para evaluar la diversidad funcional del ensamble de lagartijas de Chamela.

Rasgos	Tipo de variable y niveles
Dieta	Categórica: 1 insectívora, 2 herbívora, 3 omnívora, 4 carnívora
Forrajeo	Categórica: 1 activo, 2 sentar y esperar
Hábito	Categórica: 1 saxícola, 2 fosorial, 3 terrestre, 4 arborícola
Actividad	Categórica: 1 diurna, 2 crepuscular y 3 nocturna
Biomasa	Continua: Promedio del peso en vivo de cada especie
Longitud hocico cloaca (LHC)	Continua: Promedio de la LHC de cada especie

7.3.2.2. Cuantificación de las medidas de diversidad funcional

Existen dos aproximaciones principales para expresar la *DF*, la primera engloba las medidas discontinuas, las cuales consideran la riqueza de grupos o tipos funcionales en una comunidad, y las medidas continuas, que consideran la medición de la diversidad funcional a partir de índices (Petchey y Gaston, 2006; Mlambo, 2014) y el punto crítico para el cálculo de los índices es la elección de los rasgos funcionales apropiados.

Para obtener los valores de *DF* se calcularon tres medidas como variables de respuesta de la diversidad funcional por medio de métodos multivariados: una que utiliza la información presencia-ausencia de cada especie, riqueza funcional (*FDC*), y dos medidas que incorporan información sobre la abundancia de las especies, equidad funcional (*FEve*) y dispersión funcional (*FDis*; Figura 6). La caracterización funcional del ensamble se alcanza al considerar en forma conjunta estos tres componentes (Manson *et al.*, 2005; Villeger *et al.*, 2008), de allí su clasificación como índices multidimensionales (Figura 6; Laliberté y Legendre, 2010; Pla *et al.*, 2012), índices que están basados en el perfil de los rasgos de cada especie. Para obtener los índices se calcularon las matrices usando la distancia de Gower ya que se tienen datos categóricos y numéricos en el software *FDiversity* (Casanoves *et al.*, 2011).

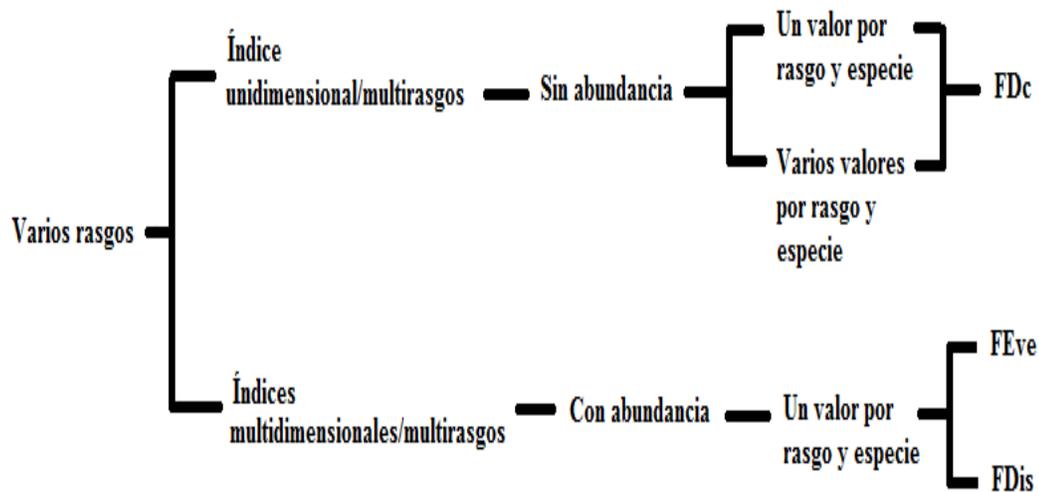


Figura 6. Clasificación de los índices usados en este estudio, basados en el número de rasgos utilizados para el cálculo de los índices, tomada y modificada de Pla *et al.* (2011).

La riqueza funcional (*FDc*) propuesta por Petchey y Gaston (2006) está definida como la suma de la longitud de las ramas de un dendrograma funcional elaborado a través de un análisis de conglomerados (Petchey y Gaston, 2002, 2006). El agrupamiento jerárquico se construye a partir del conjunto de especies presentes en la comunidad, la *FDc* incorpora la variabilidad interespecífica cuando se dispone de más de un valor para los rasgos medidos, en otras palabras toma en cuenta las diferencias (rasgos) existentes entre las distintas especies de la comunidad o ensamble.

La equidad funcional (*FEve*) propuesta por Villéger *et al.* (2008) mide la regularidad con que la abundancia de las especies se distribuye en el espacio de los rasgos. La estimación de *FEve* requiere de: el trazado de un árbol de distancias mínimas, las cuales unen a las especies dentro de un espacio funcional. Este índice varía entre cero cuando carece completamente de equidad y uno cuando existe una equidad completa, es decir, una

comunidad tendrá mayor equidad funcional cuando las distancias entre sus especies sean similares y la abundancia este distribuida uniformemente entre las especies. El valor del índice decrece cuando la abundancia de las especies es menos uniformemente distribuida y cuando la distancias entre ellas son irregulares (Figura 7; Villéger *et al.*, 2008).

Cuando el árbol de distancias mínimas tenga segmentos largos y cortos y la abundancia se concentre en pocas especies, la comunidad tendrá baja equidad funcional (Figura 7).

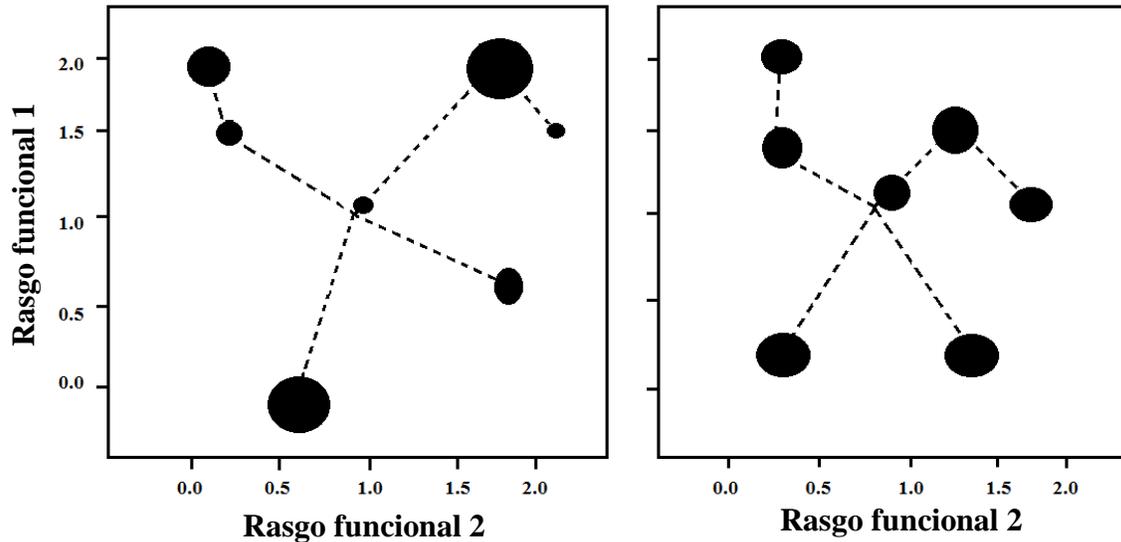


Figura 7. La equidad funcional de una comunidad en el espacio funcional definido por los rasgos funcionales, donde el tamaño de los puntos está determinado por la abundancia de las especies. La comunidad de la izquierda (A) representa una menor equidad funcional por la irregularidad de las longitudes de los segmentos del árbol de distancias mínimas y distribución de las abundancias; mientras que la comunidad de la derecha (B) representa una mayor equidad funcional. Figura tomada y modificada de Villéger *et al.* (2008)

Finalmente, la dispersión funcional (*FDis*) propuesta por Laliberté y Legendre, 2010, es la distancia promedio de cada especie al centroide del ensamble en el espacio de los rasgos, teniendo en cuenta la abundancia para el cálculo del centroide (centroide ponderado). (Villéger *et al.*, 2008; Laliberté y Legendre, 2010).

Cuando la abundancia difiere entre las especies, la posición del centroide se desplaza, acercándose hacia las especies más abundantes. De esta manera, la dispersión funcional es cero en comunidades con una sola especie, y no tiene un límite superior (Figura 8; Laliberté y Legendre, 2010).

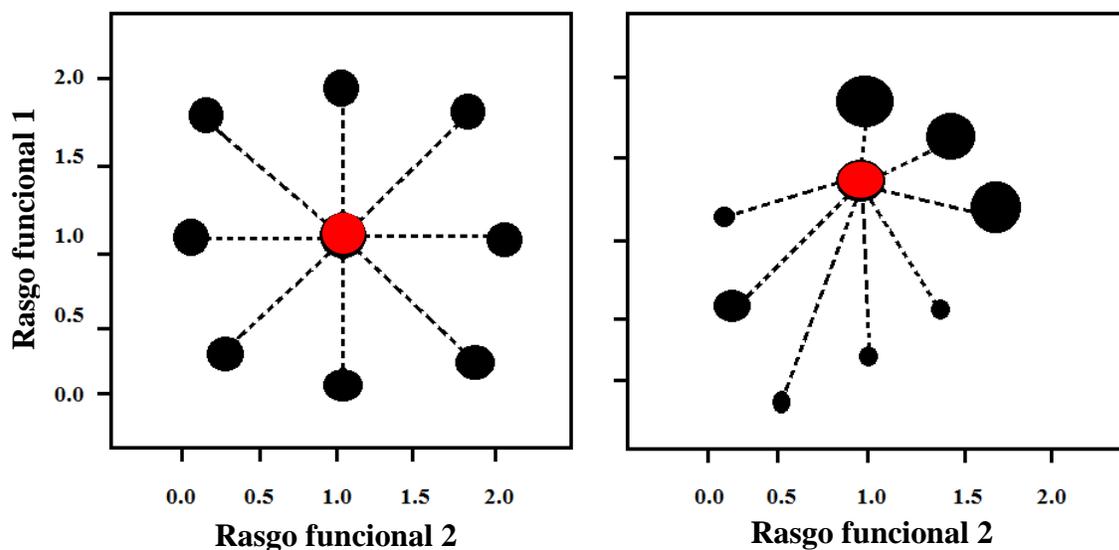


Figura 8. Dispersión funcional de una comunidad, el tamaño y la cercanía de los puntos (especies) hacia el centroide (punto rojo) medida por la abundancia de cada una de las especies, indica la dispersión funcional. La comunidad de la izquierda (A) tiene menor dispersión funcional, medida como la distancia promedio de las especies con respecto al centroide; mientras que la comunidad de la derecha (B) tiene mayor dispersión funcional. Figura tomada y modificada de Laliberté y Legendre (2010).

Para estimar los tres componentes de la diversidad funcional, se usaron dos tipos de datos: categóricos y continuos (Ver cuadro 1 anterior), cada atributo funcional fue asignado para cada especie, cada uno de estos reflejan el nicho particular de los componentes funcionales de la biodiversidad de lagartijas.

Se formaron bases de datos para cada condición en particular, ya sea selva conservada o ambientes perturbados. Las categorías para cada atributo categórico de cada especie recibieron “1” si ésta exhibe la característica, o “0” si ésta no la presenta. Para los datos numéricos se obtuvo un valor promedio para cada especie con base en las hembras y machos adultos de cada especie, cabe mencionar que algunas especies presentan más de una categoría por rasgo. Finalmente, para calcular los tres índices de la diversidad funcional se usó el programa *FDiversity* (Casanoves *et al.*, 2011).

8. Resultados

8.1. Diversidad de especies

8.1.1. Resultados generales y completitud de los inventarios de cada ambiente

Durante el periodo de muestreo se registró un total de 415 individuos pertenecientes a 16 especies, 10 familias y 14 géneros (Cuadro 2). En la selva baja caducifolia se encontraron 14 especies, mientras que en los ambientes modificados se encontraron 12 especies. Los ambientes modificados presentaron la mayor completitud de especies, del 100%, mientras que en la selva baja caducifolia, la completitud fue menor, del 95% con base en los valores generados con los estimadores ACE y Chao 1, respectivamente (Figura 9A y B). Los inventarios no fueron completos en la temporada de lluvias pero si en la temporada seca (Figura 10A y B). En términos generales, se registra la mayoría de las especies reportadas previamente para la región de Chamela, excepto *Basiliscus vittatus*, *Eumeces parvus*, *Sphenomorphus assatus* y *Sceloporus horridus*.

Cuadro 2 Lista de especies de lagartijas registradas durante el trabajo de campo.

Familia/Especie
Anguidae
<i>Gerrhonotus liocephalus</i>
Dactyloidae
<i>Anolis nebulosus</i>
Eublepharidae
<i>Coleonyx elegans</i>
Helodermatidae
<i>Heloderma horridum</i>
Iguanidae
<i>Ctenosaura pectinata</i>
<i>Iguana iguana</i>
Mabuyidae
<i>Marisora brachypoda</i>
Phrynosomatidae
<i>Phrynosoma asio</i>
<i>Sceloporus melanorhinus</i>
<i>S. utiformis</i>
<i>Urosaurus bicarinatus</i>
Gekkonidae
<i>Hemidactylus frenatus</i>
Phyllodactylidae
<i>Phyllodactylus lanei</i>
Teiidae
<i>Aspidoscelis communis</i>
<i>A. lineattissima</i>
<i>Holcosus undulatus</i>

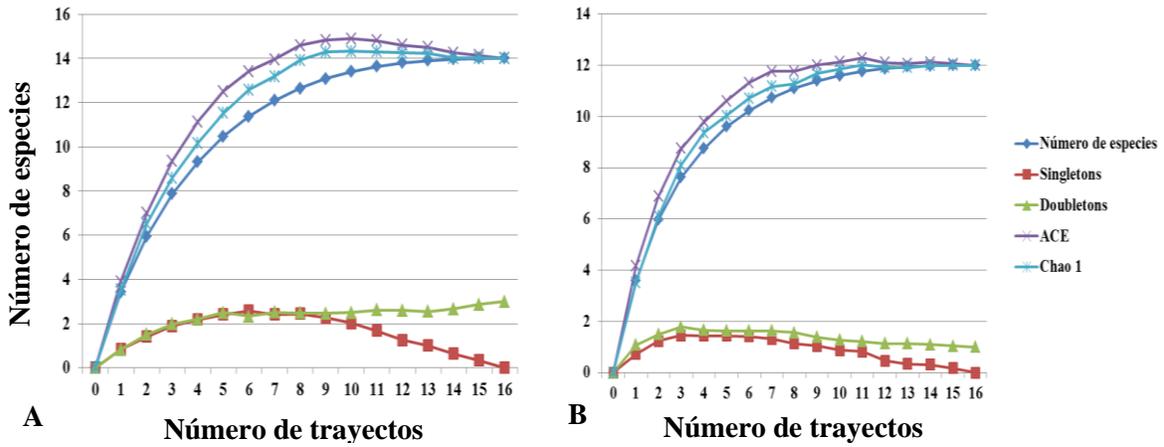


Figura 9. Curvas de acumulación de especies de lagartijas en selva baja caducifolia (A) y ambientes modificados (B) en la región de Chamela.

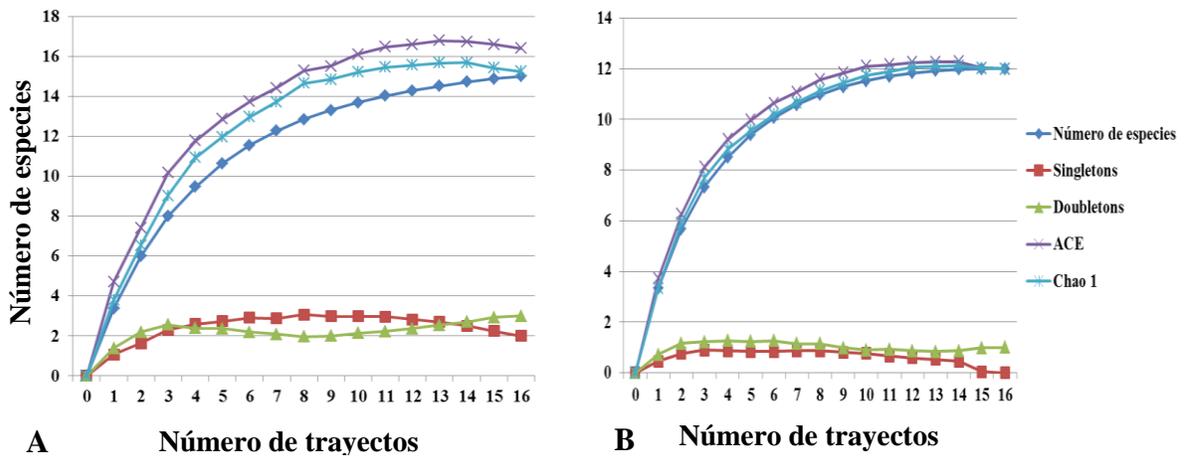


Figura 10. Curvas de acumulación de especies de lagartijas durante la temporada de lluvias (A) y durante la temporada seca (B) en la región de Chamela.

8.1.2. Riqueza de especies

Mediante las curvas de rarefacción se comparó la riqueza de especies entre los dos tipos de ambiente. Éstas indican que a un mismo número de individuos (188), la selva baja caducifolia resultó tener el mayor número de especies (14), mientras que en los ambientes modificados hubo una menor riqueza (12) (Figura 11).

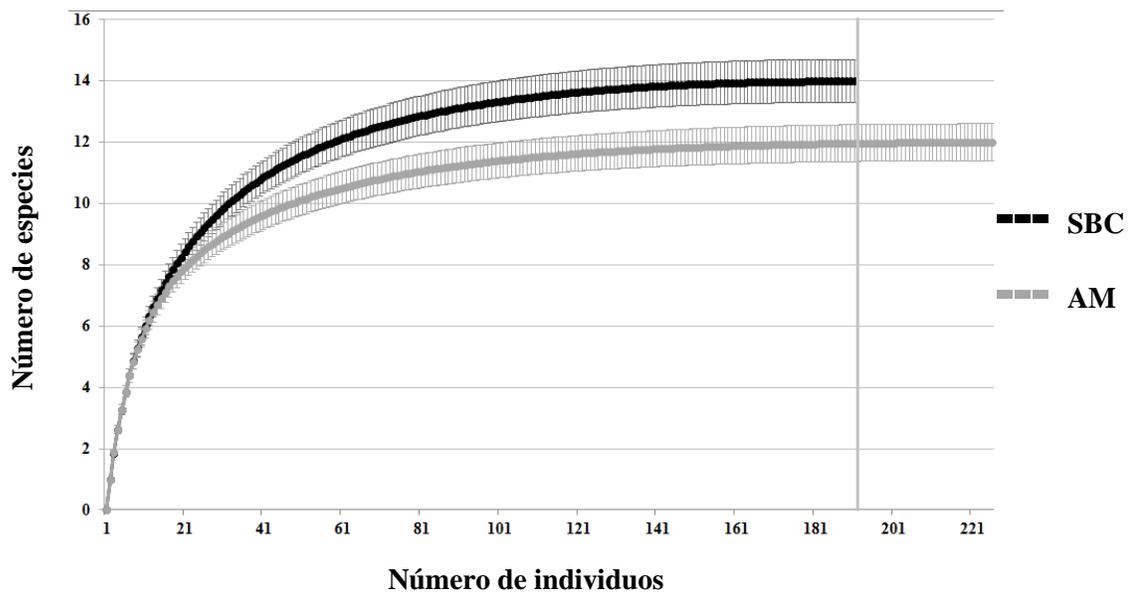


Figura 11. Curvas de rarefacción de lagartijas donde se comparan la riqueza de especies entre los ambientes (SBC = selva baja caducifolia y AM = ambientes modificados). La línea vertical representa el corte al tamaño de muestra de un mismo número de individuos. Se indica el valor promedio estimado, en negro el de SBC y en gris el de AM, en ambos se indica el intervalo de confianza al 95 %.

Mediante las curvas de rarefacción se comparó la riqueza de especies entre las dos temporadas del año. Éstas indican que a un mismo número de individuos (143), la temporada de lluvias resultó tener la mayor riqueza de especies (15), mientras que en la temporada de lluvias resultó tener la mayor riqueza de especies (15), mientras que en la temporada seca hubo una menor riqueza de especies (12) (Figura 12).

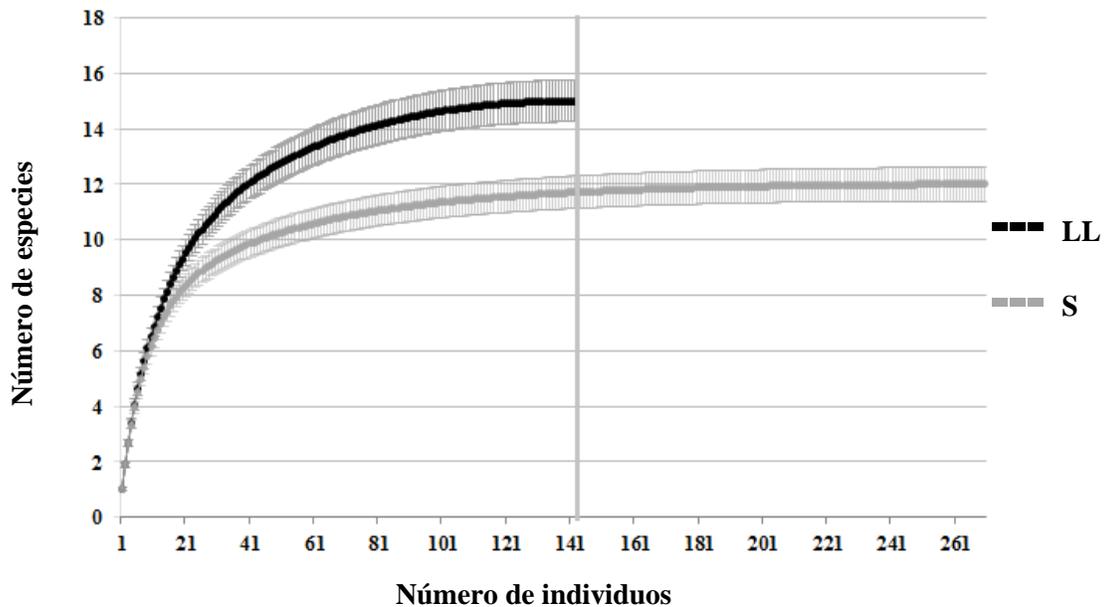


Figura 12. Curvas de rarefacción del ensamble de lagartijas donde se compara la riqueza de especies entre temporadas (LL = lluvias y S = seca). La línea vertical representa el corte al tamaño de muestra de un mismo número de individuos. Se indica el valor promedio estimado, en negro la temporada de lluvias y en gris la temporada seca, en ambos se indica el intervalo de confianza al 95%.

8.1.3. Estructura y equidad

La estructura y equidad fueron similares en los dos tipos de ambiente. En la selva baja caducifolia, las especies *A. communis* y *A. lineattissima* fueron las especies dominantes, mientras que *A. nebulosus* y *A. lineattissima* lo fueron para las zonas de ambientes modificados. En contraste, las especies de lagartijas poco comunes o raras para la selva baja caducifolia fueron *P. asio*, *C. elegans* y *H. horridum*, para los ambientes modificados *H. undulatus* y *G. liocephalus* (Figura 13).

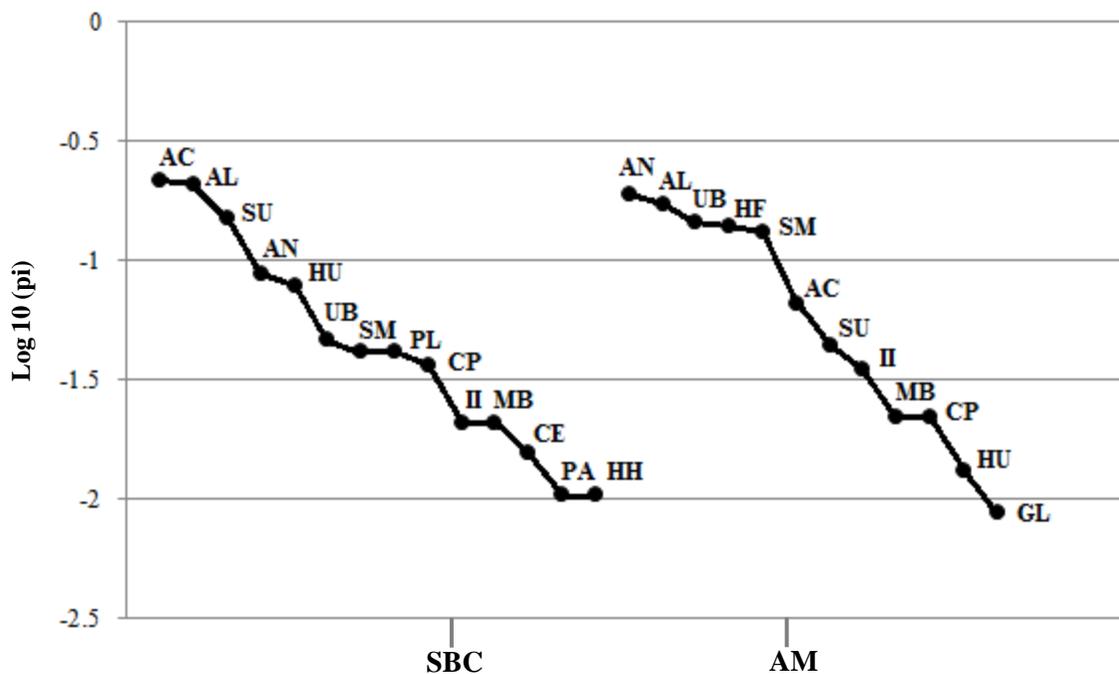


Figura 13. Curvas de rango-abundancia de saurios por ambiente (SBC = selva baja caducifolia y AM = ambientes modificados). Las letras representan a cada especie en cada una de las curvas (AC = *Aspidoscelis communis*, AL = *Aspidoscelis lineattissima*, SU = *Sceloporus utiformis*, AN = *Anolis nebulosus*, HU = *Holcosus undulatus*, UB = *Urosaurus bicarinatus*, SM = *Sceloporus melanorhinus*, PL = *Phyllodactylus lanei*, CP = *Ctenosaura pectinata*, II = *Iguana iguana*, MB = *Marisora brachypoda*, CE = *Coleonyx elegans*, PA = *Phrynosoma asio*, HH = *Heloderma horridum*, HF = *Hemidactylus frenatus* y GL = *Gerrhonotus liocephalus*).

La estructura y equidad fueron diferentes durante las dos temporadas del año. En la temporada húmeda, las especies *A. lineattissima* y *A. communis* fueron especies dominantes, mientras que *A. lineattissima* y *A. nebulosus* lo fueron para la temporada seca.

En contraste, las especies de lagartijas poco comunes para la temporada húmeda fueron *G. liocephalus* y *H. horridum*, para la temporada seca *P. lanei* y *M. brachypoda* (Figura 14).

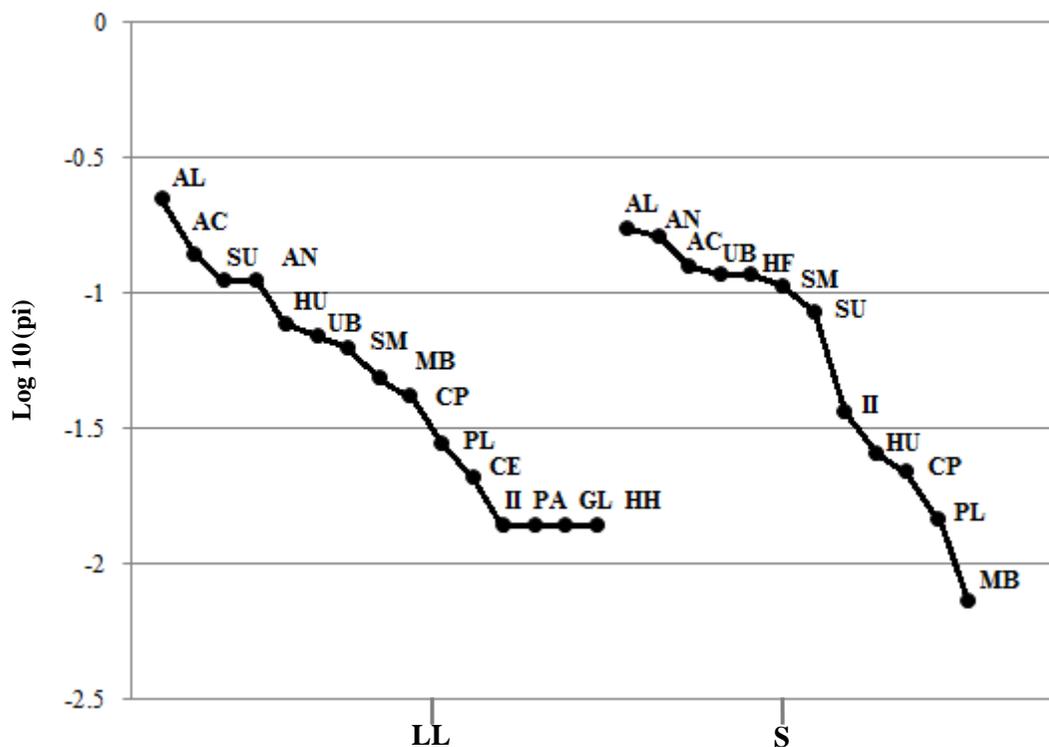


Figura 14. Curvas de rango-abundancia de saurios por temporadas (Lluvias y seca). Las letras representan a cada especie en cada una de las curvas (AC = *Aspidoscelis communis*, AL = *Aspidoscelis lineattissima*, SU = *Sceloporus utiformis*, AN = *Anolis nebulosus*, HU = *Holcosus undulatus*, UB = *Urosaurus bicarinatus*, SM = *Sceloporus melanorhinus*, PL = *Phyllodactylus lanei*, CP = *Ctenosaura pectinata*, II = *Iguana iguana*, MB = *Marisora brachypoda*, CE = *Coleonyx elegans*, PA = *Phrynosoma asio*, HH = *Heloderma horridum*, HF = *Hemidactylus frenatus* y GL = *Gerrhonotus liocephalus*).

8.1.4. Diversidad

La selva baja presentó el valor más alto de diversidad de especies de lagartijas (${}^1D = 9.2$), mientras que en los ambientes modificados, se obtuvo un valor menor (${}^1D = 8.6$), por lo que, las áreas transformadas tienen solo un 7% menos de la diversidad de lagartijas que la selva baja. Por otro lado, la temporada de lluvias presentó una mayor diversidad (${}^1D = 10.6$), mientras que en la temporada seca, se obtuvo un valor menor (${}^1D = 9.1$). Por lo que, se puede decir que la temporada seca se puede detectar un 15% menos de la diversidad de lagartijas que en la temporada de lluvias.

8.2. Diversidad funcional

8.2.1. Rasgos funcionales

El número de individuos por especie varió desde dos hasta 42 en la selva baja caducifolia y 43 en los ambientes modificados. En la selva baja la especie de mayor tamaño fue *C. pectinata*, mientras que en los ambientes modificados fue *I. iguana* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies de lagartijas registradas, con su número de individuos y biomasa en zonas de selva baja caducifolia y ambientes modificados (datos ordenados de mayor a menor).

Especie/selva baja caducifolia	Número de individuos	Biomasa promedio (mg)	LHC promedio (mm)	Especie/ambientes modificados	Número de individuos	Biomasa promedio (mg)	LHC promedio (mm)
<i>A. communis</i>	42	1654.3	127.7	<i>A. nebulosus</i>	43	89.4	37.9
<i>A. lineatissima</i>	40	635.6	80.8	<i>A. lineatissima</i>	39	693.8	80.7
<i>S. utiformis</i>	29	278.7	67.9	<i>U. bicarinatus</i>	33	87.4	41.6
<i>A. nebulosus</i>	17	37.2	39.1	<i>H. frenatus</i>	32	211.5	49.2
<i>H. undulatus</i>	15	876.4	107.4	<i>S. melanorhinus</i>	30	652.2	84.8
<i>U. bicarinatus</i>	9	36.9	42.5	<i>A. communis</i>	15	465.3	120.6
<i>S. melanorhinus</i>	8	197.4	87.1	<i>S. utiformis</i>	10	116.4	67.4
<i>P. lanei</i>	8	61.8	78.9	<i>I. iguana</i>	8	12354.2	730.3
<i>C. pectinata</i>	7	9901.9	828.2	<i>M. brachypoda</i>	5	29.5	62.8
<i>I. iguana</i>	4	5752.5	742.8	<i>C. pectinata</i>	5	7502.3	658.5
<i>M. brachypoda</i>	4	21.5	63.1	<i>H. undulatus</i>	3	174.9	98.8
<i>P. asio</i>	2	298.4	98.4	<i>G. liocephalus</i>	2	134.6	167.8
<i>C. elegans</i>	3	46.6	87.2	Total	225		
<i>H. horridum</i>	2	2500.6	524.9				
Total	190						

De un total de 16 especies registradas, 13 resultaron ser insectívoras, dos omnívoras, una herbívora y dos carnívoras. Nueve son de forrajeo activo y siete de sentarse y esperar. Diez especies presentan hábitos arborícolas, siete terrestres, tres fosoriales y cuatro saxícolas. Finalmente, 13 presentan actividad diurna, cuatro nocturna y cuatro crepuscular (Cuadro 4).

Cuadro 4. Rasgos funcionales de lagartijas (INS=insectívora, CAR= carnívora, ONM= omnívora, HER= herbívora, ACT= activo, SE= sentar y esperar, ARB= arborícola, FOS= fosorial, TE= terrestre, SAX= saxícola, DIU= diurna, NOC= nocturna y CRE= crepuscular).

Especie	Dieta	Forrajeo	Hábitos	Actividad
<i>Gerrhonotus liocephalus</i>	INS	ACT	ARB	DIU
<i>Coleonyx elegans</i>	INS	ACT	FOS/TE	NOC/CRE
<i>Heloderma horridum</i>	CAR	ACT	FOS/TE/SAX	DIU/NOC
<i>Ctenosaura pectinata</i>	OMN	ACT	ARB/SAX	DIU
<i>Iguana iguana</i>	HER/INS	ACT	ARB	DIU
<i>Phrynosoma asio</i>	INS	SE	TE	DIU
<i>Sceloporus melanorhinus</i>	INS	SE	ARB	DIU
<i>Sceloporus utiformis</i>	INS	SE	ARB	DIU
<i>Urosaurus bicarinatus</i>	INS	SE	ARB	DIU
<i>Hemidactylus frenatus</i>	INS	SE	SAX/ARB	CRE/NOC
<i>Phyllodactylus lanei</i>	INS	SE	SAX/ARB	CRE/NOC
<i>Anolis nebulosus</i>	INS	SE	ARB	DIU
<i>Marisora brachypoda</i>	INS	ACT	FOS/TE	CRE/DIU
<i>Holcosus undulatus</i>	OMN	ACT	TE	DIU
<i>Aspidoscelis communis</i>	INS	ACT	TE	DIU
<i>Aspidoscelis lineattissima</i>	INS/CAR	ACT	TE/ARB	DIU

8.2.2. Diversidad funcional de selva baja caducifolia y ambientes modificados, así como en temporadas

En cuanto a la diversidad funcional, ésta varió entre ambientes, presentándose valores bajos en las zonas agrícolas y ganaderas, excepto por la dispersión funcional. La selva baja caducifolia presentó el valor más alto de riqueza funcional, así como de equidad funcional (Cuadro 5). Por otro lado, la diversidad funcional cambió entre temporadas, presentándose los valores más altos en la temporada de lluvias, para los tres componentes de la diversidad funcional analizados

Cuadro 5. Diversidad funcional (*F_{Dc}* = riqueza funcional, *F_{Eve}* = equidad funcional y *F_{Dis}* = dispersión funcional) de lagartijas en ambientes de selva baja caducifolia y ambientes modificados de la región de Chamela. Así como para las temporadas de lluvias y seca.

	<i>F_{Dc}</i>	<i>F_{Eve}</i>	<i>F_{Dis}</i>
Selva baja caducifolia	5.61	0.58	4.66
Ambientes modificados	4.47	0.47	5.08
Temporada de lluvias	6.01	0.57	4.85
Temporada seca	4.08	0.42	4.79

9. Discusión

9.1. Riqueza y diversidad de especies entre ambientes

Actualmente, las poblaciones de reptiles están experimentando un declive a nivel mundial, asociado con la pérdida del hábitat, cambio climático y contaminación (Araujo *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2013). En este sentido, existen algunos trabajos que mencionan el efecto de las modificaciones del hábitat sobre las comunidades de saurios, por ejemplo, Bury y Busack (1974) encontraron que en parcelas sin pastoreo, el número y densidad de lagartijas de una región del desierto de Mohave fue dos veces mayor que en parcelas con pastoreo. Sin embargo, en este trabajo se presentaron valores similares en cuanto a la abundancia de individuos por especie, siendo estos mayores en los ambientes modificados. Así como los valores de diversidad que no difirieron, probablemente por la alta abundancia de ciertas especies como *A. nebulosus*, *H. frenatus* y *U. bicarinatus* que son abundantes en los ambientes modificados.

En este mismo sentido, Jones (1981) menciona que el grado de pastoreo, ya sea ligero o intenso tiene implicaciones diferenciales sobre la abundancia, diversidad y comportamiento de las lagartijas de la región este de Arizona. Por otro lado, en el presente trabajo las respuestas de los saurios resultaron ser similares, ya que al verse la selva transformada por factores antrópicos, la abundancia y la posición jerárquica de las especies de lagartijas se reestructura. El patrón de respuesta de los saurios en este trabajo puede estar dado por las diferencias interespecificas e intraespecificas en la utilización de los recursos, espacio-alimento a lo largo de tres componentes como: el alimento, el uso de microhábitat y el tiempo de actividad de cada especie (Pianka, 1969).

El entendimiento del uso de los recursos y las competencias entre especies son cruciales para poder explicar la distribución de las especies ante los cambios estructurales de su hábitat, así como la capacidad de las especies para permanecer en ambientes cada vez más homogéneos y con recursos más limitados.

Los resultados de riqueza y abundancia de especies obtenidos en el presente, posiblemente se deben a que la pérdida de la complejidad estructural de la vegetación, implica la reducción de microhábitats disponibles para los saurios que se presentan en la selva baja caducifolia principalmente para las especies grandes o especies especialistas por ejemplo: *H. horridum*, *C. pectinata*, *P. asio*, *S. utiformis*, *M. brachypoda*, *H. undulatus* y *A. communis*, que presentan características de hábitat particulares como una mayor cobertura del dosel, arbustos y hojarasca disponible, así como una especificidad alimentaria. En este mismo sentido, Pianka (1966) menciona que la complejidad estructural de la vegetación es determinante en la diversidad de saurios, siendo mayor la riqueza específica en aquellos hábitats más heterogéneos, por ejemplo un pastizal tendrá menos especies que un bosque adyacente. O en la selección de nuevos microhábitats como los escombros y troncos que se encuentran en los ambientes modificados.

Sin embargo, esto no se cumple en la zona de estudio, probablemente porque los ambientes modificados se encuentran bordeados por selva baja caducifolia y las especies se desplazan de un fragmento a otro ocasionando que estas se localicen tanto en las áreas de selva baja caducifolia como en las de los ambientes modificados. Mientras que las especies de tallas pequeñas, *A. nebulosus*, *U. bicarinatus*, *H. frenatus* son especies comunes en áreas antrópicas, por lo que, podrían ser especies resistentes ante las perturbaciones ambientales (Macip-Ríos y Muñoz-Alonso, 2008). Ya que, en los ambientes modificados se observaron

pocos microhábitats disponibles y una homogenización en estos, que pocas especies son capaces de aprovechar.

Suazo-Ortuño *et al.* (2008) registraron la mayor diversidad de saurios en sitios perturbados de la región de Chamela Jalisco, del mismo modo, los autores mencionan que esta alta diversidad de especies está dada solo por algunas especies de lagartijas, mas no por una reorganización en la estructura del ensamble. Esto hace referencia a la alta abundancia o dominancia de las especies que se ven favorecidas en los ambientes perturbados, ya sea por el incremento de los sitios para la termorregulación y el fotoperiodo determinados por el incremento de la temperatura y luz en estos sitios (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008), condición que está fuertemente relacionada con la supervivencia y las tasas reproductivas para las especies de la región de Chamela (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998; Ramírez-Sandoval *et al.*, 2006).

Los valores de diversidad para ambos ambientes selva baja caducifolia y ambientes modificados resultaron ser similares, esto hace referencia a que los mosaicos de vegetación perturbada que conforman la región pueden dar lugar a una gran diversidad de micro hábitats que favorecen la persistencia de las especies de lagartijas. Sin embargo, en estos ambientes la ausencia de ciertas especies, como *C. elegans*, *P. asio* y *H. horridum* puede deberse a que ciertas propiedades del hábitat se pierden. Por ejemplo, si bien es cierto que la lagartija *H. horridum* se alimenta de roedores y que las poblaciones de ratones aumentan en áreas agrícolas, los microhábitats que *H. horridum* necesita se pierden cuando el ecosistema es alterado, ya que esta especie habita los ambientes más conservados (Reiserer *et al.*, 2013).

La complejidad estructural de la vegetación, si bien es determinante en la diversidad de especies de lagartijas, que podrían mantener una mayor diversidad de éstas. Al alterarse la vegetación aparecen nuevas condiciones microclimáticas (*ej.* mayor insolación) que favorece la presencia de ciertas especies. También es posible que exista un flujo de especies entre zonas perturbadas y zonas boscosas (Martínez-Castellanos y Muñoz-Alonso, 1998) echo que es factible ya que la mayoría de las especies registradas en zonas de selva baja caducifolia también existen en los ambientes modificados.

9.1.2. Riqueza y diversidad estacional

La estacionalidad y las fluctuaciones anuales influyen en la estructura de las comunidades y ensambles animales y vegetales, así como en la disponibilidad de los recursos (espacio y alimento), ocasionando que las especies sincronicen aspectos en su biología y ecología tales como: la reproducción, alimentación, crecimiento, actividad y distribución espacial (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; García y Cabrera-Reyes, 2008). En el presente trabajo se puede observar el patrón de respuesta del ensamble ante estos cambios ambientales, ya que, durante la temporada seca se registró un menor número de especies así, como de mayores valores de completitud del inventario durante este periodo.

Esto podría deberse a la combinación de un conjunto de factores ecológicos y físicos, tales como la disminución del alimento y escondites, así como de humedad necesarios para que algunas especies puedan desarrollar sus actividades. Por ejemplo, Lara-López y González-Romero (2002) mencionan que la mayor parte de los vegetales consumidos por la especie *I. iguana* provienen de las hojas que las plantas herbáceas y árboles proveen. Además, los autores indican que el 100% del consumo de hojas se da

durante la temporada de verano (lluvias), disminuyendo su consumo hacia el otoño, invierno y primavera correspondiente a la época seca.

Por otro lado, la reproducción de algunas de las especies de la región de Chamela es durante todo el año y en algunos casos la actividad reproductiva se encuentra asociada solo con la temporada de lluvias (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997).

9.2. Diversidad funcional

9.2.1. Riqueza funcional *FDC*

Para poder evaluar los efectos de la perturbación del hábitat sobre la diversidad funcional de los ensamblajes de reptiles, es necesario definir y medir los rasgos de las especies. No en todas las especies la perturbación influye de la misma manera, puesto que su vulnerabilidad ante las perturbaciones depende en gran medida de los rasgos que éstas presenten, ya que estos les permitirán o no, hacer frente a las condiciones que se presenten en el ambiente (Hooper *et al.*, 2005).

La riqueza funcional (*FDC*) resulto ser más alta en la selva baja caducifolia, esto sugiere que podría existir una relación de las características del hábitat y los rasgos de las especies, pues algunos de estos se encuentran estrechamente asociados a lugares con mayor grado de conservación, resultando en que algunos de estos sean más vulnerables a las perturbaciones, que influyen en las respuestas y estructura del ensamble de saurios, es decir, el ensamble de saurios está estrictamente en función de las características del hábitat (Brown, 2001).

Los atributos del hábitat influyen en la biología de las especies de saurios, por ejemplo, en la selección del hábitat y disponibilidad de los recursos espacio-alimento

(Conroy, 1999). Lunney *et al.* (1997), resaltan dos rasgos como de alta importancia: el tamaño del cuerpo y la amplitud de la dieta. En este sentido, en el presente trabajo se sugiere que la permanencia de diferentes especies en los ambientes modificados puede estar determinada por el tamaño (LHC), el tipo de dieta y el tipo de hábito, ya que las especies que presentaron una mayor variación en las categorías por rasgo, es decir presentan más rasgos funcionales por ejemplo, *A. lineatissima* y *H. frenatus* (Cuadro 4) pueden permanecer en áreas con actividad agrícola y ganadera. Por ejemplo, en los tipos de ambientes abiertos se registraron abundancias altas de individuos de las especies *U. bicarinatus*, *H. frenatus* y *A. nebulosus*.

Por lo contrario, para otras especies probablemente estos mismos rasgos pudieran determinar la ausencia de las mismas en los ambientes modificados, tales como *H. horridum*, *P. asio*, *S. utiformis*, *H. undulatus* o que aunque ocasionalmente también se pueden encuentran en ambientes modificados, éstas se presentan en muy bajas abundancias. Cabe mencionar que estas mismas especies también fueron registradas por Suazo-Ortuño *et al.* (2008) en áreas perturbadas, de igual manera con bajas abundancias de individuos por especie.

H. horridum se ha documentado que es altamente sensible ante las modificaciones del hábitat, por sus diferentes características (rasgos), como el tamaño, sus hábitos y el tipo de dieta, así como la agresión humana directa (Reiserer *et al.*, 2013). Otro caso es el de la lagartija *P. asio* que presenta hábitos alimentarios muy específicos, ya que su dieta consta exclusivamente de hormigas.

Esto podría provocar que la diversidad de rasgos funcionales (riqueza funcional) y número de especies disminuya cuando la selva baja caducifolia es transformada en áreas

agrícolas y ganaderas, ya que la disponibilidad de microhabitats para las especies disminuye (Bell y Donnelly, 2006). En este mismo sentido, Rodríguez-Robles (2002) menciona que las especies que presentan una dieta reducida o específica, son más propensas a los efectos demográficos negativos por la disminución en la disponibilidad de presas específicas.

Posiblemente para las lagartijas tanto las características del hábitat, su estructura y la disponibilidad de recursos, podrían ser determinantes en la riqueza de especies para los sitios analizados, sin embargo, la importancia relativa de los procesos bióticos y abióticos en la estructuración de la biodiversidad de saurios sigue siendo poco conocida.

9.2.2. Equidad Funcional *FEve*

En el presente trabajo los valores más altos de equidad resultaron en la selva baja caducifolia, esto posiblemente se debe a que las distancias de rasgos entre las especies resultaron similares, así como la abundancia que reflejó ser más uniforme entre las mismas.

El número de individuos puede ser el reflejo de la filogenia del grupo, así como de la salud del ambiente reflejado en la capacidad de carga del mismo (Ramírez-Bautista, 2004), es decir, que tan adaptadas están las especies en el ambiente natural donde siempre han coexistido, ya que a nivel regional, la biodiversidad está determinada por eventos históricos evolutivo biogeográficos (Moreno *et al.*, 2007), así como por la repartición del espacio-alimento y uso del nicho.

En este mismo sentido, Barbaro *et al.* (2014) determinaron la diversidad funcional de los ensamblajes de aves insectívoras en los bosques de Francia y Nueva Zelanda. Estos autores registraron los mayores valores de equidad funcional y dispersión funcional en los

bordes de los bosques de Nueva Zelanda, sin embargo, en Francia estos fueron más altos en el interior del bosque, así como en la riqueza funcional. Los autores mencionan que estas discrepancias se deben a la reorganización taxonómica, dada por las especies exóticas que conforman los ensamblajes de aves de Nueva Zelanda.

Por lo contrario, en el presente trabajo que es a una menor escala (nivel local); esta misma respuesta pudiera estar ocurriendo en Chamela, por ejemplo, la especie exótica *H. frenatus* es un típico representante de los sitios ganaderos, agrícolas y urbanos, por lo que ésta y otras especies pudiera estar ejerciendo una baja equidad funcional dentro de la selva baja caducifolia, ya que muy pocas especies de saurios son altamente beneficiados en sitios perturbados.

Mason *et al* (2005) mencionan que la equidad funcional puede ser vista como el grado en el que la biomasa de una comunidad es distribuida en el espacio del nicho, permitiendo la utilización efectiva de toda la gama de recursos disponibles, sin embargo, si asumimos la disponibilidad de recursos del nicho con una baja equidad funcional, entonces solo algunas partes del espacio son ocupadas, o si bien están ocupadas, no se están utilizando óptimamente. Esto tiene implicaciones importantes en la conservación y manejo de la biodiversidad ya que, cuando disminuye la productividad y capacidad del ecosistema para autorregularse, aumentan las oportunidades para las especies invasoras.

Este mismo patrón de respuesta se presentó en este estudio, ya que la especie *H. frenatus* que es una especie exótica invasora (Álvarez-Romero *et al.*, 2008), resultó ser muy exitosa en los ambientes modificados, con una alta incidencia de individuos. Si bien, *H. frenatus* se encuentra explotando los recursos espacio-alimento de estos lugares, esta especie posiblemente no esté cumpliendo con una función efectiva en el consumo de

artrópodos, ya que las especies de insectos que se presentan en los cultivos son producto selectivo de los pesticidas y agroquímicos (Álvarez-Romero *et al.*, 2008).

No se sabe con certeza de dónde provino *H. frenatus*, pero se cree que se propagó a partir de la isla de Java, Indonesia. Además no existe evidencia del efecto negativo de esta especie sobre las poblaciones de saurios locales, aunque esta sí podría tener un efecto negativo, ya que sus hábitos alimentarios pueden ser muy similares a los de las especies nativas, propiciando situaciones de competencia, por otro lado los adultos de esta especie pueden llegar a depredar a juveniles de otras lagartijas (Aguirre Muñoz *et al.*, 2009).

9.2.3. Dispersión funcional *FDis*

La manera en que un conjunto de mecanismos afectan la estructura de los ensambles dependerá de la naturaleza de los componentes (rasgos funcionales), ya que un mecanismo podría causar un incremento en la dispersión de un rasgo o una disminución en la dispersión de otro. En consecuencia la dispersión basada en la variación de múltiples rasgos refleja la interacción de distintos mecanismos, de hecho en el caso particular de este trabajo no varió mucho entre ambientes, sin embargo la dispersión funcional resultó ser mayor en los ambientes modificados.

Puesto que la dispersión funcional no se relaciona con la riqueza de especies, sino con la abundancia de las mismas, es de esperarse que ésta resultara más alta en los ambientes modificados a pesar de que hay menos especies. Resultados que pueden estar dados por la alta abundancia de las especies y que además presentan una amplia gama de rasgos funcionales que les permiten establecerse y permanecer en los lugares antrópicos.

Estos patrones son consistentes con el panorama general existente, donde se menciona que las perturbaciones del hábitat y cambios ambientales provocan cambios para la mayoría de los ensambles (Şekercioğlu *et al.*, 2004; Cisneros *et al.*, 2014; Ménard *et al.*, 2014).

De acuerdo con Grime (1998), existen especies que pueden ejercer una alta contribución al rendimiento de una comunidad o ensamble, tal es el caso de las especies resistentes o dominantes, por ejemplo, las especies que resisten las modificaciones antrópicas influirán de formas muy variadas en el funcionamiento y mantenimiento de los paisajes, ya que éstas presentan características o rasgos que les permiten persistir en estos ambientes adversos. Esto concuerda con el valor obtenido de dispersión funcional que se presentó en este trabajo, donde en los ambientes modificados se obtuvieron los valores más altos. Dado que las especies en estos sitios presentan una gran variedad de formas (rasgos) diferentes de aprovechar los recursos espacio-alimento, es decir, pocas especies presentan una mayor variedad de formas de explotar los recursos, por ejemplo, *H. frenatus* presenta seis categorías de rasgo que le permiten a la especie permanecer con mayor facilidad en los ambientes perturbados (Cuadro 4), además, este mayor valor puede estar dado por una marcada preferencia de los saurios por los sitios para termoregular (Navarro-García *et al.*, 2008).

En el presente trabajo, los resultados indican que la transformación del bosque tropical seco resulta en cambios en la composición estructural del ensamble de saurios, abundancia y diversidad funcional ante las modificaciones ambientales, difiriendo las respuestas entre especies. Esto implica que para la conservación, no solo de los diferentes ensambles de reptiles si no de los diferentes grupos biológicos, es imprescindible conocer

los atributos (rasgos) de las especies asociados a la extinción o su persistencia en áreas antrópicas (Barbaro *et al.*, 2014).

En general, la descomposición de la diversidad funcional en sus distintos componentes (riqueza funcional, equidad funcional y dispersión funcional) ofrece un amplio marco metodológico para cuantificar un acercamiento al papel que cumplen las especies, dentro de los sistemas naturales y antrópicos. Estos componentes no son redundantes, ya que evalúan los distintos aspectos de la estructura de las comunidades y ensambles ecológicos, además, en conjunto con los análisis tradicionales de diversidad de comunidades permite evaluar la diversidad biológica para contribuir al conocimiento de la teoría ecológica y contar con parámetros que permitan tomar decisiones en favor de la conservación biológica y el bienestar humano (Chapin *et al.*, 2000).

En resumen, la riqueza de especies, así como la diversidad funcional de lagartijas que se presentan en este estudio, muestra la importancia de los análisis integrales que muestran las respuestas de este grupo de vertebrados en particular. En cuanto a la conservación de las diferentes especies de lagartijas de la región es necesario que se mantenga un mosaico de vegetación que involucre áreas de uso agrícola y ganadero, así como las mayores extensiones de selva baja caducifolia que sean posibles, aunque se presentó una reducción en el número de especies en la selva baja caducifolia, muchas de estas son exitosas en los ambientes modificados y estos podrían estar ejerciendo servicios indirectos como el control de plagas en éstas áreas.

10. Conclusiones

- La transformación de la selva baja caducifolia en ambientes modificados, no provoca una disminución clara de la riqueza, abundancia y diversidad de especies de lagartijas, sin embargo la diversidad funcional si se ve disminuida, ya que se pierden rasgos funcionales.
- La temporada de lluvias presentó la mayor riqueza, abundancia y diversidad de especies. La estructura del ensamble de saurios, de la región de Chamela, si bien muestra tendencias espaciales y temporales relacionadas con las fluctuaciones estacionales, muestra que la diversidad funcional se reduce durante la temporada seca.
- La riqueza funcional y la equidad funcional resultaron ser mayores en la selva baja caducifolia, sin embargo la dispersión funcional fue mayor en los ambientes modificados.

11. Literatura citada

- Aguirre Muñoz, A., R. Mendoza Alfaro *et al.* 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía: 277-318. *En:* Dirzo, R., R. Gonzáles, e I.J. March (Comp.). Capital natural de México, vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Álvarez-Romero, J.G., R.A. Medellín, A. Oliveras de Ita, H. Gómez de Silva, y O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 366 p.
- Araújo, M.B., W. Thuiller y R.G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*. 33: 1712-1728.
- Arias, D., O. Dorado, y B. Maldonado. 2002. Biodiversidad e importancia de la selva baja caducifolia: la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. CONABIO. *Biodiversitas*. 45: 7-12.
- Baird, T.A., D.K. Timanus, y C.L. Sloan. 2003. Intra-and intersexual variation in social behavior: 7-46. *En:* Fox, S.F., J.K. McCoy, y T.A. Baird. (Eds.). *Lizard Social Behavior*. The Johns Hopkins University Pres. Baltimore and London.
- Balderas-Valdivia, C.J., y A. Ramírez-Bautista. 2002. *Cnemidophorus lineatissimus*: 281-284. *En:* Noguera, F.A., J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. México.

- Balvanera, P., y H. Cotler *et al.* 2009. Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos: 185-245. *En:* Dirzo, R., R. Gonzáles, e I.J. March (Comp.). Capital natural de México, vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Barbault, R. 1975. Observations ecologiques sur la reproduction des lézards tropicaux: Les stratégies de ponte en forêt en une savane. *Bulletin de la Société Zoologique de France*. 100: 153-168.
- Barbault, R., y Maury. M.E. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan Desert lizard community. *Oecologia*. 51: 335-342.
- Barbaro, L., B. Giffard, Y. Charbonnier, I. Halder y E.G. Brockerhoff. 2014. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*. 20: 149-159.
- Barragán, F., C.E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter, y D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS ONE*. 6: 1-8.
- Batalha, M.A., M.V. Cianciaruso, y J.C. Motta-Junior. 2010. Consequences of simulated loss of Open Cerrado areas to bird functional diversity. *Natureza & Conservação*. 8: 34-40.
- Beck, D.D. 2005. Biology of gila monsters and beaded lizards. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, and London. 211 p.
- Beck, D.D., y C.H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, México. *Journal of Herpetology*. 25: 395-406.

- Bell, K.E., y M.A. Donnelly. 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology*. 20: 1750-1760.
- Berkes, F. 2003. Rethinking community-based conservation. *Conservation Biology*. 18: 621-630.
- Blaum, N., E. Mosner, M. Schwager y F. Jeltsch. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation*. 20: 2333-2345.
- Bongers, T., y M. Bongers. 1998. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*. 10: 239-251.
- Brown, G.W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation*. 10: 161-176.
- Bury, R.B., y S.D. Busack. 1974. Some effects of off-road vehicles and sheep grazing on lizard populations in the Mohave Desert. *Biological Conservation*. 6: 179-183.
- Cadle, J.E., y H.W. Greene. 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages: 281-293. *En: Ricklefs, R.E., y D. Schluter (Eds.). Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives.* University of Chicago Press.
- Canseco-Márquez, L., y M.G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A.C, y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 302 p.

- Casanoves, F., L. Pla, J.A. Di Rienzo, A. Chan-Dzul, D. Bermeo, D. Delgado, y B. Finegan. 2011. Identificación y caracterización de tipos funcionales: 9-32. *En:* Casanoves, F., L. Pla, y J.A. Di Rienzo. (Eds.). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE Turrialba, Costa Rica.
- Casanoves, F., L. Pla, J.A. Di Rienzo, y S. Díaz. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 2: 233-237.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López, y A. Ramírez-Bautista. 1994. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos del Instituto de Biología 10. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 68 p.
- Castro-Franco, R., y M.G. Bustos Zagal. 2006. Herpetofauna de las áreas naturales protegidas corredor biológico Chichinautzin y la Sierra de Huautla, Morelos, México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 109 p.
- Ceballos, G., y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: The role of dry forests in western Mexico. *Conservation Biology*. 9: 1349-1356.
- Challenger, A., y R. Dirzo *et al.* 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad: 37-73. *En:* Dirzo, R., R. Gonzáles, e I.J. March (Comp.). Capital natural de México, vol II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

- Chao, A., y T.J. Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics*. 10: 429-443.
- Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405:234-242.
- Cisneros, L.M., K.R. Burgio, L.M. Dreiss, B.T.Klingbeil, B.D. Patterson, S.J. Presley, y M.R. Willig. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology*. 1111: 1365-2656.
- Clobert, J., M. Massot, J. Lecomte, G. Sorci, M. de Fraipont, y R. Barbault. 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study: 183-206. *En: Vitt, L.J., and E.R. Pianka (Eds.). Lizard Ecology Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimations of species richness and shared species from samples. Version 7.5.
- Colwell, R.K, y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transaction: Biological Sciences of the Royal Society of London. (Series B)*. 345: 101-118.
- Conroy, S. 1999. Lizard assemblage response to a forest ecotone in Northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology*. 33: 409-419.
- Cummins, K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*. 18: 183-206.

- Curtin, C.G. 2002. Integration of science and community-based conservation in the Mexico/U.S. borderlands. *Conservation Biology*. 16: 880-886.
- Díaz, S., J.A. Di Rienzo, L. Pla, y F. Casanoves. 2011. Introducción: 1-4. *En*: Casanoves, F., L. Pla, y J.A. Di Rienzo (Eds.). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE Turrialba, Costa Rica.
- Dirzo, R., y E. Mendoza. 2001. Extinciones de procesos ecológicos: las interacciones entre plantas y mamíferos tropicales: 153-155. *En*: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, y F. Massardo (Eds.). Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Diamond, J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist* 66: 322-331.
- Durán, E., P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas, y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación: 443-472. *En*: Noguera, F.A., J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño (Eds.). Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. México.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 243 p.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Universidad Nacional Autónoma de México. 439 p.

- Franklin, J.F., T.A. Spies, R.V. Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible, y J. Chen. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*. 155: 399-423.
- Gallina-Tessaro, P., A. Castellanos-Vera, E. Troyo D, G. Arnaud F, y A. Ortega-Rubio. 2003. Lizard assemblages in the Vizcaino Biosphere Reserve, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 12:1321–1334.
- García, A., y A. Cabrera-Reyes. 2008. Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 24: 91-115.
- García, A., y G. Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C. Instituto de Biología UNAM. México D.F. 184 p.
- Gaston, K.J., y J.I. Spicer. 2004. Biodiversity: an introduction. Blackwell Publishing, Malden, USA. 183 p.
- Gitay, H., y Noble I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them?. Pp. 3-19. *En* Smith, T. M., H. H. Shugart, y F. I. Woodward (Eds.). Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. 86: 902-910.

- Guerrero, I., M.B. Morales, J.J. Oñate, T. Aavik, J. Bengtsson, F. Berendse, L.W. Clement, C. Dennis, S. Eggers, M. Emmerson, C. Fischer, A. Flohre, F. Geiger, V. Hawro, P. Inchausti, A. Kalamees, R. Kinks, J. Liira, L. Meléndez, T. Pärt, C. Thies, T. Tscharncke, A. Olszewski, y W.W. Weisser. 2011. Taxonomic and functional diversity of farmland bird communities across Europe: effects of biogeography and agricultural intensification. *Biodiversity and Conservation*. 20: 3663-3681.
- Gutiérrez-Mayén, Ma.G., y J. Salazar-Arenas. 2006. Herpetofauna de los municipios de Camocuautla, Zapotitlán de Méndez y Huitzilán de Serdán, de la Sierra Norte de Puebla: 197-223. *En*: Ramírez-Bautista, A., L. Canseco-Márquez, y F. Mendoza-Quijano (Eds.). Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad. Sociedad Herpetológica Mexicana. México, D.F. y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Halfpeter, G., y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma: 5-18. *En*: Halfpeter, G., J. Soberón., P. Koleff, y A. Melic (Eds.). Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografías Tercer Milenio, vol. 4. Sociedad Entomológica Aragonesa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Grupo DIVERSITAS & Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología. Zaragoza, España.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4: 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hooper, D.U., F.S. Chapin III, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D.M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J.

- Vandermeer y D.A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75: 3-35.
- Huey, R.B., y E.R. Pianka. 1974. Ecological character displacement in a lizard. *American Zoologist*. 14: 1127-1136.
- INEGI. 2009. Puntuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos. La Huerta, Jalisco.
- James, C.D. 1991. Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia*. 85: 553-561.
- Jiménez-Valverde, A., y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151-161.
- Jones, K.B. 1981. Effects of grazing on lizard abundance and diversity in Western Arizona. *The Southwestern Naturalist*. 26:107-115.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. 113: 363-375.
- Killingbeck, K.T. 1986. The terminological jungle revisited: making a case for use of the term resorption. *Oikos*. 46: 263-264.
- Lara-López, Ma del S., y A. González-Romero. 2002. Alimentación de la iguana verde *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) en la Mancha, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 85: 139-152.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg y T.D.A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*. 12: 474-478.

- Laliberté, E., y P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 91: 299-305.
- Lee, J.C. 1996. The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula. Cornell University Press. New York. 500 p
- Le Galliard, J.F., J. Clobert, y R. Ferrière. 2004. Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature*. 432: 502-505.
- Logan, M.L., C.E. Montgomery, S.M. Boback, R.N. Reed, y J.A. Campbell. 2012. Divergence in morphology, but not habitat use, despite low genetic differentiation among insular populations of the lizard *Anolis lemurinus* in Honduras. *Journal of Tropical Ecology*. 28:215-222.
- Losos, J.B., M. Butler, y T.W. Schoener. 2003. Sexual dimorphism in body size and shape in relation to habitat use among species of Caribbean *Anolis* lizards: 356-380. *En*: Fox, S.F., J.K. McCoy, y T.A. Baird (Eds.). Lizard Social Behavior. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Lunney, D., C. Esson, C. Moon, M. Ellis, y A. Matthews. 1997. A community-based survey of the koala, *Phascolarctos cinereus*, in the Eden region of south-eastern New South Wales. *Wildlife Research*. 24: 111-128.
- Macip-Ríos, R., y A. Muñoz-Alonso. 2008. Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79: 185-195.
- Magurran, A. 1998. Ecological biodiversity and its measurement. First edition. Princeton University Press. New York. USA. 179 p.

- Martín-López, B., J.A. González, S. Díaz, I. Castro y M. García-Llorente. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas*. 16: 69-80.
- Martínez-Castellanos, R., y A. Muñoz-Alonso. 1998. La herpetofauna de la Reserva El Ocote, Chiapas, México: Una comparación y análisis de su distribución por tipos de vegetación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 8: 1-14.
- Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales: 365-412. *En*: Soberón, J., G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (Comp.). *Capital Natural de México*, vol 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- Martínez-Yrizar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*. 6:433-444.
- Mason, N.W.H., C. Lanoiselée, D. Mouillot, P. Irz y C. Argillier. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*. 153: 441-452.
- Mason, N.W.H., D. Mouillot, W.G. Lee, y J.B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. 111: 112-118.
- Ménard, N., A. Foulquier, D. Vallet, M. Qarro, P. Le Gouar, y J.S. Pierre. 2014. How tourism and pastoralism influence population demographic changes in a threatened large mammal species. *Animal Conservation*. 17: 115-124.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli, F.G.R. França, y L.J. Vitt. 2006. Ecology of a Cerrado Lizard Assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*. 2006:460-471.

- Miles, D.B., y A.E. Dunham. 1992. Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *The American Naturalist*. 139: 848-869.
- Mlambo, M.C. 2014. Not all traits are 'functional': insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation*. 23: 781-790.
- Molina-Montenegro, M.A. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas*. 17: 146-154.
- Moreno, C.E., Barragán. F., E. Pineda, y N.P. Pavón. 2011. Reanálisis la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82:1249-1261.
- Moreno, C.E., J.R. Verdú y H.T. Arita. 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades: 179-192. *En: M. Zunino, y A. Melic (Eds.). Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo. Monografías Tercer Milenio, vol. 7. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.*
- Naeem, S., L.J. Thompson, S.P. Lawler, J.H. Lawton, y R.M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*. 368:734-737.
- Navarro-García, J.C., A. García, y F.R. Méndez de la Cruz. 2008. Estacionalidad, eficiencia termorreguladora de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y la calidad térmica del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México. 79: 413-419.

- Nicholson, E., D.A. Keith, y D.S. Wilcove. 2009. Assessing the threat status of ecological communities. *Conservation Biology*. 23: 259-274.
- Noguera, F.A., J.H. Vega Rivera, y A.N. García Aldrete. 2002. Introducción. Pp 10-16. *En* Noguera, F.A., J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología.
- Petchey, O.L., y K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741-758.
- Petchey, O.L., y K.J. Gaston. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*. 5:402-411.
- Petchey, O.L., K.L. Evans, I.S. Fishburn y K.J. Gaston. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*. 76: 977-985.
- Pianka, E.R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*. 47: 1055-1059.
- Pianka, E.R. 1967. On Lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*. 48: 333-351.
- Pianka, E.R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology*. 50: 1012-1030.
- Pianka, E.R. 1973. Th structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53-74.

- Pineda-Diez de Bonilla, E., J.L. León-Cortés, y J.L. Rangel-Salazar. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 28:369-376.
- Pla, L., F. Casanoves, y J.A. Di Rienzo. 2011. Cuantificación de la diversidad funcional: 33-45. *En*: Casanoves, F., L. Pla, y J.A. Di Rienzo (Eds.). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE Turrialba, Costa Rica.
- Pla, L., F. Casanoves, y J. Di Rienzo. 2012. Quantifying functional biodiversity. SpringerBriefs in Environmental Science. 97 p.
- Porter-Bolland, L., E.A. Ellis., M.R. Guariguata., I. Ruiz-Mallén., S. Negrete-Yankelevich, y V. Reyes-García. 2012. Community managed forests and forest protected areas: An assessment of their conservation effectiveness across the tropics. *Forest Ecology and Management*. 268: 6-17.
- Poos, M.S., S.C. Walker, y D.A. Jackson. 2009. Functional-diversity indices can be driven by methodological choices and species richness. *Ecology*. 90: 341-374.
- Primack, R., R. Rozzi, R. Dirzo, y F. Massardo. 2001. Extinciones: 133-159. *En*: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, y F. Massardo (Eds.). Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna Austria, ISBN 3-900051-07, URL <http://www.R-project.org>.

- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología 23. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. 127 p.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 106 p.
- Ramírez-Bautista, A. 2002. *Anolis nebulosus* (Wiegmann 1834) Lagartija arborícola: 269-271. En: Noguera, F.A., J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño (Eds.). Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología.
- Ramírez-Bautista, A. 2004. Diversidad de estrategias reproductivas en un ensamble de lagartijas de una región tropical estacional de las costas del Pacífico de México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 12: 7-16.
- Ramírez-Bautista, A., y L.J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica*. 53:423-431.
- Ramírez-Bautista, A., y L.J. Vitt. 1998. Reproductive biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 43: 381-390.
- Ramírez-Sandoval, E., A. Ramírez-Bautista, y L.J. Vitt. 2006. Reproduction in the lizard *Phyllodactylus lanei* (Squamata: Gekkonidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Copeia*. 1: 1-9.

- Reiserer, R.S., G.W. Schuett, y D.D. Beck. 2013. Taxonomic reassessment and conservation status of the beaded lizard, *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae). *Amphibian & Reptile Conservation*. 7: 74-96.
- Reynolds, C.S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography*. 3: 141-159.
- Ricklefs, R.E., y G.L. Miller. 1999. Ecology. 4 th edn. W.H. Freeman and Company, New York.
- Rivera, J., P. Miramontes, F. Méndez y D. Piñero. 2009. ¿Es posible caracterizar el espacio fenotípico a partir de las relaciones entre elementos de un plan corporal?. Un análisis sistémico en la lagartija *Uta stansburiana*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 807-816.
- Rodríguez-Robles, J.A. 2002. Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 77: 165-183.
- Safi, K., M.V. Cianciaruso, R.D. Loyola, D. Brito, K. Armour-Marshall y J.A.F. Diniz-Filho. 2011. Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Science*. 366: 2536-2544.
- Santoyo-Brito, E., y J.A. Lemos-Espinal. 2010. Reparto de recursos de los gremios de lagartijas en el Cañón de Chínipas, Chihuahua, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 26:435-450.

- Şekercioğlu, C.H., G.C. Daily, y P.R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101: 18042-18047.
- Stevens, R.D., S.B. Cox, R.E. Strauss y M.R. Willig. 2003. Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*. 6: 1099-1108.
- Stevens, R.D., M.R. Willig y R.E. Strauss. 2006. Latitudinal gradients in the phenetic diversity of New World bat communities. *Oikos*. 112: 41-50.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, y M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*. 22: 362-374.
- Swihart, R.K., T.M. Gehring., M.B. Kolozsvary, y T.E. Nupp. 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity and Distributions*. 9:1-18.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*. 405:208-211.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 227: 1300-1032.
- Tinkle, D.W., H.M. Wilbur, y S.G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*. 24:55-74.
- Toft, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*. 1985: 1-21.
- Valencia-Aguilar, A., A.M. Cortés-Gómez, y C.A. Ruiz-Agudelo. 2013. Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems.

- International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management.*
9: 257-272.
- Vilà, M. 1998. Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*. 13:105-117.
- Villéger, S., N.W.H. Mason, y D. Mouillot. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. 89: 2290-2301.
- Vitt, L.J. 1981. Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist*. 117: 506-514.
- Vitt, L.J. 1992. Diversity of reproduction strategies among Brazilian lizards and snakes: the influence of lineage and adaptation: 135-149. *En*: Hamlett, W.C. (Ed.). Reproductive biology of South American vertebrates. Springer-Verlag, New York.
- Vitt, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1: 1-29.
- Vitt, L.J., y J.P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*. 234: 463-476.
- Vitt, L.J. y J.P. Caldwell. 2009. Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles. Third edition. Academic Press, New York. 697 p.
- Vitt, L.J. y C.M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: Lizards in the Labrado area of northern Brazil. *Copeia*. 1995: 305-329.
- Vitt, L.J., G.R. Colli, J.P. Caldwell, D.O. Mesquita, A.A. Garda, y F.G.R. França. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*. 41: 654-663.

- Vitt, L.J., y J.D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist*. 112: 595-608.
- Violle, C., N. Marie-Laure, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, y E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*. 116: 882-892.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*. 6: 18–23.
- Walker, B., A. Kinzig, y J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 2: 95-113.
- Ward, S.E., R.D. Bardgett., N.P. McNamara, y N.J. Ostle. 2009. Plant functional group identity influences short-term peatland ecosystem carbon flux: evidence from a plant removal experiment. *Functional Ecology*. 23: 454-462.
- Weiher, E. 2011. A primer of trait and functional diversity. Pp. 175-193. En: Magurran, A.E., y B.J. McGill (Eds.). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford, University Press.
- Wikelski, M., y L.M. Romero. 2003. Body size, performance and fitness in Galapagos marine iguanas. *Integrative and Comparative Biology*. 43: 376-386.
- Wilson, L.D., V. Mata-Silva, y J.D. Johnson. 2013a. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian & Reptile Conservation*. 7: 1-47.
- Winemiller, K.O., y E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*. 60: 27-55.

Zheng, L., A.R. Ives, T. Garland Jr, B.R. Larget, Y. Yu, y K. Cao. 2009. New multivariate tests for phylogenetic signal and trait correlations applied to ecophysiological phenotypes of nine *Manglietia* species. *Functional Ecology*. 23: 1059-1069.