



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Comparación de dos especies de lagartijas de ambiente
insular y continental: Evolución de algunas
características de historias de vida**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A

Uriel Hernández Salinas

Director de tesis: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

2014



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Área Académica de Biología

Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

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

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado **“Comparación de dos especies de lagartijas de ambiente insular y continental: Evolución de algunas características de historias de vida”**, que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, **M. en C. Uriel Hernández Salinas**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

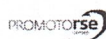
A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

- PRESIDENTE:** Dr. Numa P. Pavón Hernández
- SECRETARIO:** Dr. Juan J. Morrone Lupi
- VOCAL:** Dr. Aurelio Ramírez Bautista
- SUPLENTE:** Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco

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

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
 Mineral de la Reforma, Hgo., a 31 de julio del 2014.

DR. ORLANDO AVILA 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 6674
 doctorado-biodiversidad@hotmail.com



AGRADECIMIENTOS

A los miembros de mi comité total:

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, gracias por todo lo que me has enseñado en la parte académica y humana a lo largo de todo este tiempo; gracias también por apoyarme durante el desarrollo de este trabajo, siempre tuviste y has tenido una gran disposición para ayudarme a resolver mis dudas y discutir cualquier aspecto de la tesis. Muchas gracias Aurelio!

Al Dr. Numa P. Pavón, por las asesorías en los distintos análisis estadísticos, por los comentarios y revisión de este trabajo y por tener siempre el tiempo para charlar sobre diversos aspectos de la tesis. Muchas gracias Doc!

Al Dr. Fernando Rosas Pacheco, por las recomendaciones, sugerencias y revisión a mi trabajo. Gracias también por la disposición de tiempo que siempre tuviste para tratar diversos puntos de esta tesis. Muchas gracias Fer!

Al Dr. Juan J. Morrone, por los comentarios y sugerencias a mi trabajo, muchas gracias también por siempre tener el tiempo para atenderme. Muchas gracias Doc!

A mis compañeros, Diego Juárez, Christian S. Berriozabal, Daniel Lara Tufiño y Luis D. Badillo Saldaña, muchas gracias por su apoyo en campo, sus esfuerzos son el reflejo en la terminación de este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio Raciél Cruz, Itzel Magno, Melisa Hernández, Raquel Austria, Diego Juárez, Christian S. Berriozabal, Daniel Lara Tufiño, Luis D. Badillo Saldaña, Aarón García, Ricardo Luria, Abraham Lozano y Jorge Becerra, muchas gracias por brindarme su amistad, y gracias también por ayudarme a resolver diversos trámites administrativos durante mi partida del CIB. Muchas gracias!

A la Señora Elia González y a toda su familia, por brindarnos su casa al llegar a Chamela sin siquiera conocernos. Muchísimas gracias Elia, eres un gran ser humano.

A las autoridades de la Estación Biológica de Chamela, por todas las facilidades para el buen desarrollo del trabajo de campo de este trabajo.

A Abraham Lozano, por el apoyo en los diversos análisis estadísticos.

Al Dr. Daniel González de la Facultad de Ciencias UNAM y al Dr. Leonardo Chapa del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, por el apoyo estadístico en los análisis de supervivencia.

Al Dr. Raúl Ortiz Pulido, por sus diversos puntos de vista y charlas para la mejora de mi trabajo.

A la M. en C. Guadalupe Gutiérrez Mayén de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla por las sugerencias a mi trabajo.

Al Dr. Barry Stephenson del Department of Biology, Mercer University por disponer parte de su tiempo en la revisión del inglés de algunos textos de este trabajo.

A la Dra. Leticia Rivermar, quien leyó de cabo a rabo al menos dos versiones de algunos manuscritos de esta tesis en lo que para ella debió haber sido largas, demandantes y probablemente aburridas sesiones, Muchas gracias Leti.

Al Dr. Juan Márquez durante su tarea como coordinador del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de la UAEH, dedico amplios recursos de tiempo durante los trámites para obtener la beca CONACyT.

A la Dra. Iriana Zuria, coordinadora actual del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de la UAEH, por todo el apoyo que recibí de su parte durante el proceso de titulación y durante mi partida del CIB. Muchas gracias Dra.

Al M en C. Jesús Castillo director del Centro de Investigaciones Biológicas, por su siempre buena disposición en apoyar los diversos proyectos de Aurelio de los cuales yo me he beneficiado.

Este trabajo no hubiera sido posible sin el financiamiento del CONACYT a través del programa de Becas Nacionales (N. de apoyo: 317727), y el apoyo de CONABIO HP001, JM001 y FOMIX-CONACyT Hidalgo 191908 “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)”. También agradezco al departamento de movilidad académica de la UAEH por el apoyo que me brindo para una breve estancia de investigación.

CONTENIDO

Cuadro sinóptico	
Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	4
Hipótesis	6
Objetivos	6
General	6
Particulares	6
Especies de estudio	7
<i>Anolis nebulosus</i>	7
<i>Aspidoscelis lineattissima</i>	8
Ubicación del área de estudio	8
Estructura de la tesis	10
Capítulo I	
Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico	16
Capítulo II	
Variación de las características reproductivas de las hembras de <i>Aspidoscelis lineattissima</i> entre una población insular y una continental en el Pacífico Mexicano	43
Capítulo III	
Temporal variation in feeding habits of the arboreal lizard <i>Anolis nebulosus</i> (Squamata: Dactyloidea), from island and mainland in Mexican Pacific	58
Variación estacional en la dieta de <i>Aspidoscelis lineattissima</i> de un ambiente insular y continental del Pacífico Mexicano	77
Capítulo IV	
Survival in the arboreal lizard <i>Anolis nebulosus</i> from island and mainland populations in the Mexican Pacific	100
Capítulo V	
Discusión general	120
Anexo	134

Comparación insular y continental en *Anolis nebulosus* y *Aspidoscelis lineattissima*

Género *Anolis*

Mayor presencia de especies de este género solo en islas del Caribe (Losos, 2009).

Isla

Continente

Competidores	Cinco especies de lagartijas	Mayor número de competidores
Posibles depredadores	Aves y serpientes	Mayor número de depredadores

Machos y hembras son más grandes en la isla

- Whittaker y Fernández-Palacios (2010) Especies de mayor tamaño en islas son las que arribaron primero.
- La intensidad de depredación posiblemente no es tan intensa en esta especie.

Grupo de lagartijas con mayor investigación en islas.
 -- Williams (1972) identificó 6 ecómorfos
 -- Losos (2009) relaciona estos ecómorfos con distintos microhábitat.

Un solo estudio sobre homogeneidad genética en *Aspidoscelis cozumela* de la Isla Cozumel (Manriquez-Morán et al., 2008)

Género *Aspidoscelis*

Mayor presencia de especies partenogenéticas de este género en islas, pocas gonocóricas (Isla Isabel: *A. costata*)

Isla

Continente

Competidores	Tres especies de lagartijas	Mayor número de competidores
Posibles depredadores	Aves	Mayor número de depredadores

Machos son más grandes en la isla y hembras son de la misma talla

- Las tasas de crecimiento posiblemente son distintas entre sexos (más lenta en machos y rápida en hembras).
- La presión de depredación pudiera ser más intensa en las hembras.

TAMAÑO CORPORAL

Características reproductivas

Dimorfismo sexual

Hembras

- Diferencias en todas las características reproductivas
- Tamaño y volumen de huevo mayor en isla.
 - Crías más grandes en isla.
 - Madurez temprana en continente y tardía en isla.
 - Rápida tasa de crecimiento en el continente y lenta en la isla (Andrews, 1979).
- Posiblemente las hembras en el continente crecen más rápido que en la isla, lo que les ayudaría a alcanzar la LHC mínima a una talla más pequeña para evadir la depredación.

Isla San Pancho
Machos más grandes que hembras

Continente
Machos igual en tallas que hembras

La ausencia de dimorfismo sexual en la población de machos y hembras de *A. nebulosus* del continente podría ser explicada por la escasa interacción agonística (peleas macho-macho) por el acceso a las hembras debido a que la proporción de sexos es 1:1, o posiblemente a que existe suficiente recurso alimento en el ambiente, lo que hace que no exista competencia hembra-macho por este recurso

Hembras

- Pocas diferencias en características reproductivas.
- Mismo tamaño de la puesta.
 - Misma LHC mínima a la madurez.
 - Misma Frecuencia de la puesta.
 - Diferencias en peso y volumen del huevo.
 - Diferencias en la Masa relativa de la puesta (MRP)
- Posiblemente muestren una tasa de crecimiento similar, además se puede asumirse que las hembras experimenten una presión de depredación semejante, por lo que, deban alcanzar una LHC mínima a la madurez a una misma talla.

Isla Cocinas
Machos más grandes que hembras

Continente
Machos más grandes que las hembras solo en: LHC, LC, AC, LB y LA

Tres hipótesis que podrían explicar el Dimorfismo Sexual

- Si el recurso espacio y alimento es limitado, y la población de machos es densa, entonces puede haber una competencia intrasexual, los individuos de tallas más grandes son mejores competidores por estos recursos. Según la hipótesis de divergencia de nicho (Schoener 1967, Hierlihy et al. 2013).
- Si la talla a la madurez sexual es mayor en los machos que en las hembras, entonces los machos deben tener una tasa de crecimiento mayor y más rápida para defender el territorio y reproducirse con éxito.
- Si la proporción sexual está dirigida hacia los machos, entonces deben existir interacciones agonísticas en las que los machos se ven obligados a luchar por el acceso a las hembras durante la estación reproductora.

Hábitos alimentarios

A. nebulosus

Isla San Pancho vs. Continente

Tipos de presas	11	13
Presas más importantes	Coleoptera: adulto Hymenoptera: No Formicidae Orthoptera Araneae	Araneae Coleoptera: adulto Hymenoptera: No Formici Hymenoptera: Formici

- Machos y hembras de la isla consumen menor número de tipos de presas.
- Proporciones volumétricas de las presas consumidas son mayores en la isla.

A. lineattissima

Isla Cocinas vs. Continente

Tipos de presas	19	19
Presas más importantes	Coleoptera: adulto Hymenoptera: No Formicidae Orthoptera Araneae	Isoptera Araneae Coleoptera: adulto Hymenoptera: Formici

- Machos y hembras de la isla se alimentan de un mayor número tipos de presas.
- Durante las lluvias, las proporciones volumétricas en las presas consumidas son mayores en la isla, y durante las secas en el continente.

Compuestos por las clases Araneae e Insecta

- Case (1978) y Meiri (2007) aseguran que los grandes tamaños corporales de lagartijas en islas se debe a que éstas tienen dietas herbívoras.
- Los resultados del presente trabajo contradicen esta hipótesis, ya que ambas especies en islas son consideradas generalistas, oportunistas y completamente insectívoras.
- Se ignora que tanto valor energético representan los tipos de presas más consumidos por cada sexo, población y especie, por lo que este punto debe ser estudiado con mayor atención, tal como Floyd y Jenssen (1983) lo hicieron con *A. opalinus* al identificar que los tipos de presas con cuerpos blandos (orugas y larvas) aportan mayor cantidad energética dirigida a la regeneración de tejidos, al crecimiento y a la reproducción.

Supervivencia

- Las tasas de supervivencia y recaptura en la isla fueron mayores en ambos sexos y clases de edad (juveniles y adultos).
- Diversos estudios han considerado que la supervivencia y el crecimiento en lagartijas es una función dependiente de la disponibilidad del alimento, pues se relaciona con la rapidez en la que machos y hembras crecen (Gadsden-Esparza et al., 2006).
- Las probabilidades de supervivencia observadas en este estudio, posiblemente son un factor que promueve los tamaños corporales grandes y han logrado moldear las características reproductivas observadas en hembras de ambas poblaciones. Sin embargo, resulta complicado medir de forma directa (en campo) como la depredación afecta las características reproductivas y de historias de vida en ambas especies de lagartijas de este estudio (Meiri, 2007; Gadsden-Esparza, 2006).
- Por lo anterior, las simulaciones de supervivencia obtenidas con el programa Mark pueden ser acompañados con experimentos de jardín que corroboren tales resultados, por ejemplo, el desarrollado por Sinervo et al. (1991), estos autores intensificaron la depredación de las hembras grávidas de *Sceloporus occidentales* incluyendo serpientes del género *Thamnophis*. Identificaron que el éxito reproductivo (tamaño de la puesta) revela un costo (*trade-off*) importante en la supervivencia, señalando que el alto peso en la puesta hace a las hembras poco ágiles y vulnerables (e.g. a mayor éxito reproductivo menor supervivencia; Stearns, 1992).

Género *Anolis*, muestra alta plasticidad fenotípica en islas

Género *Aspidoscelis*, muestra poca plasticidad fenotípica

RESUMEN

Los resultados de este estudio mostraron que hembras y machos de *A. nebulosus* de la isla fueron más grandes que los del continente. Mientras que machos de *A. lineattissima* de ambiente insular fueron más grandes que los del continente, excepto en el largo del antebrazo y tibia; las hembras de esta especie en ambas condiciones (isla vs continente) fueron similares en tallas. Las poblaciones de isla de ambas especies presentaron dimorfismo sexual, los machos son más grandes que las hembras, mientras que en el continente, los machos de *A. lineattissima* fueron más grandes que las hembras sólo en largo de la cabeza, ancho cabeza, largo antebrazo y tibia, y en *A. nebulosus* no se observó dimorfismo sexual. El tamaño y volumen del huevo y LHC mínima a la madurez para las hembras de *A. nebulosus* de la isla fueron de mayor tamaño que en las hembras de la población del continente, únicamente la frecuencia de la puesta fue mayor en las hembras de esta última población. En *A. lineattissima*, la LHC mínima a la madurez, tamaño de la puesta y frecuencia de la puesta fueron similares entre poblaciones (isla-continente), sin embargo, el peso y volumen del huevo, así como masa relativa de la puesta fueron mayores en la población del continente. En *A. nebulosus*, los datos numéricos y volumétricos de las distintas presas consumidas indicaron que no existen cambios ontogenéticos en la dieta de esta especie, pero sí un alto solapamiento alimentario entre sexos y clases de edad principalmente en la temporada de secas, mientras que en *A. lineattissima* el solapamiento alimentario alcanzó valores próximos a 1 en lluvias en la población del continente, además en esta población fue posible observar ciertos cambios ontogenéticos en la dieta, los juveniles se alimentan de diferentes presas que los adultos. Las probabilidades de supervivencia y recaptura para *A. nebulosus* fueron mayores en la población de la isla que en el continente. Las variaciones morfológicas, ecológicas, reproductivas y demográficas de las especies de lagartijas tratadas en este estudio, parecen adquirir distintos grados de importancia en la determinación de patrones del tamaño corporal entre poblaciones (isla vs. continente). Por lo que, los resultados de este trabajo sugieren que cada ambiente puede presentar un tamaño corporal óptimo que refleja posibles *trade-off* respecto a diversas presiones selectivas (disponibilidad de alimento, supervivencia, tamaños poblacionales) reflejando variación fenotípica entre distintos escenarios ambientales.

ABSTRACT

This research showed that females and males of *A. nebulosus* from island were larger in all morphological characteristics than those of the mainland. Males of *A. lineattissima* from insular environment were larger than males from mainland, except in forearm and tibia length; while females from both environments (island vs mainland) were similar in morphological traits. Males and females of both species from island showed sexual dimorphism in all traits, male-biased; while in mainland, males of *A. lineattissima* were larger than females only in head length, head width, forearm and tibia length, but in *A. nebulosus* no sexual dimorphism was observed. Egg size and volume and size at sexual maturity for females of *A. nebulosus* from island were larger than from mainland; clutch frequency was higher in mainland than island. In *A. lineattissima*, size at sexual maturity, clutch size and frequency were similar between populations (island and mainland); however, egg mass, egg volume, and relative clutch mass were higher in mainland than island. In *A. nebulosus*, numerical and volumetric data from different prey types showed no ontogenetic changes in the diet of the species, but if a high dietary overlap between sexes and age classes, mainly in the dry season, while in *A. lineattissima* from mainland, food overlap values reached to 1 in wet season. In this population showed ontogenetic changes in the diet, juveniles feed on different prey types than adults. The probabilities of survival and recapture of *A. nebulosus* were higher in island population than mainland population. The morphological, ecological, reproductive, and demographic variations in lizard species treated in this study, acquire different degrees of importance in determining patterns of body size between populations (island vs. mainland). Thereby, the results of this study suggest that lizard species inhabit each environment, should have an optimal body size, which reflects potential trade-off with respect to different selective pressures (food availability, survival, population size), reflecting phenotypic variation among different environmental scenarios.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las islas son consideradas laboratorios naturales (Wittaker y Fernández-Palacios, 2010), donde los procesos evolutivos son más evidentes y acelerados que en el continente, y han atraído la atención de ecólogos evolutivos desde los primeros hallazgos de Darwin en las islas Galápagos (Meyr, 1963). Sin embargo, y debido a que son ambientes con escasa accesibilidad, sus faunas y las interacciones biológicas que éstas desarrollan son poco conocidas (Wittaker y Fernández-Palacios, 2010). En México, los ambientes insulares son diversos, por lo tanto, se esperaría encontrar diversas historias de vida de las faunas que las habitan, semejante a lo que ocurre en el continente (Case, 1978, 2002).

Actualmente, el grupo de las lagartijas ha mostrado ser un modelo ideal para desarrollar estudios ecológico-evolutivos relacionados con aspectos morfológicos, conductuales, fisiológicos e interacciones, etc, ya que sus historias de vida relativamente cortas pueden describir ciertos patrones evolutivos (cambios) que reflejen amplia variación fenotípica (Meiri, 2007); además, desde los trabajos de Ballinger (1983) se ha considerado que las variaciones de las características de historia de vida dentro y entre especies de lagartijas en un mismo ambiente o entre ambientes se ha ido comprendiendo mejor, por lo que se considera que la causa de estas variaciones pueden ser dadas por la filogenia, y/o por las adaptaciones genéticas a causa del ambiente.

Por lo anterior, se han planteado hipótesis (MacArthur y Wilson, 1967; Van Valen, 1973; Novosolov et al., 2013) y predicciones que han logrado explicar desde un panorama evolutivo como es que las lagartijas en islas presentan variaciones en su morfología y en algunas características de historias de vida como, reproductivas (ciclos reproductivos, edad a la madurez, tamaño de la puesta y cría), ecológicas (hábitos alimentarios) y demográficas (supervivencia, crecimiento); variaciones que dirige a las especies hacia una máxima adecuación y éxito reproductivo, bajo distintas presiones del ambiente (Huey y Berrigan, 2001; Novosolov et al., 2013).

Diversos autores como Andrews (1979); Owens et al. (1999), Boback (2003) y Meiri et al. (2012), atribuyen que las variaciones morfológicas y de historia de vida (reproducción: tamaño de la puesta, huevo y crías, frecuencia de la puesta, masa relativa de la puesta; demográficas: supervivencia, crecimiento) observadas en lagartijas de islas son resultado de la relajación de depredación, ya que genera cambios conductuales que revelan variaciones fenotípicas entre poblaciones (Dobzhaski et al., 1980). Damme

(1999) menciona que éstas variaciones son el resultado de *trade-off* que se da entre estas características y algunas presiones del ambiente (presión de depredación, escases de alimento).

Por lo antes mencionado, se ha probado que cuando una especie arriba a una isla, y cuando mayor es la distancia entre isla y continente, más intensas pueden ser las variaciones sobre algunas características reproductivas, morfológicas, fisiológicas y/o conductuales (Dobzhaski et al., 1980; Leo-Smith et al., 2001; Vitt et al., 1997), por ejemplo, Williams (1972) y Losos (2009) observaron diversos ecomórfo en algunas especies de lagartijas del género *Anolis* de las Grandes Antillas, los cuales son el resultado de como las especies han logrado explotar de diferente forma los recursos (espacio, alimento), por lo que, cada ecomórfo logró diseñar sus propias características de historia de vida que son explicadas bajo un contexto de plasticidad fenotípica (Dobzhaski et al., 1980). Así también, Van Valen (1973) y actualmente Novosolov et al. (2013) han etiquetado esta variación morfológica con el nombre de “la regla y el síndrome de la isla”, considerados patrones de evolución universal en vertebrados que habitan islas, los cuales plantean que los individuos de una especie al invadir una isla paulatinamente cambiaran de tamaño; los más grandes adoptarían tamaños pequeños y los más pequeños evolucionarían a tallas grandes (Novosolov et al., 2013). Estos patrones son señalados como un conjunto de características adquiridas fenotípicamente (habilidad de un genotipo a producir diferentes fenotipos a través de un gradiente ambiental, Dobzhaski et al., 1980) a causa de combinaciones de algunos factores ambientales (depredación, alimento, interacciones) a nivel intra o inter-poblacional (MacArthur y Wilson, 1967; Novosolov et al., 2013). Bajo este contexto, las poblaciones de vertebrados insulares han sido objeto de numerosos estudios ecológico-evolutivos, desde los clásicos trabajos de Darwin (Meyr, 1963), Van Valen (1973) y Foster (1964), quienes consideran que las islas poseen grupos de animales con pocas semejanzas a los del continente, por lo que, la Isla San Pancho y Cocinas (sitios de estudio de este trabajo) pudieran constituir un ejemplo de microevolución logrando promover cambios en algunas características de historia de vida, morfológicos, dieta y conductuales de las especies de lagartijas que las habitan, tal como se ha mencionado en otros grupos de vertebrados en islas (MacArthur y Wilson, 1967; Van Valen, 1973; Foster, 1964).

Con la intención de poner a prueba la idea que se tiene de que las poblaciones de ambientes insulares han evolucionado en tener distintas características de historia de

vida (talla a la madurez sexual, tamaño del huevo y cría, etc), dieta y tasas de supervivencia, el presente estudio tiene como objetivo responder las siguientes preguntas: 1) ¿Existen diferencias en el tamaño corporal entre poblaciones de lagartijas (*Anolis nebulosus* y *Aspidoscelis lineattissima*) insulares con respecto a las continentales?, 2) Existen diferencias en cuanto a algunas características de historia de vida (tamaño de la puesta, tamaño y volumen del huevo, etc; ambas especies) y tasas de supervivencia entre poblaciones de isla y continente (solo para *A. nebulosus*)? 3) ¿Es diferente el tipo de dieta que consumen las lagartijas en ambientes insulares respecto al continente?

Hipótesis

El tamaño corporal en *A. nebulosus* y *A. lineattissima* en islas está dado por el efecto filogenético, no por las presiones del ambiente. Por lo que, las características de historia de vida mostradas en las poblaciones de isla, no deberán ser diferentes a las poblaciones del continente.

Objetivos

General

Evaluar si el tamaño corporal influye sobre algunas características de historia de vida (tamaño de la puesta, tamaño y volumen del huevo, supervivencia, etc), en poblaciones de *A. nebulosus* y *A. lineattissima* en un ambiente insular y continental.

Particulares

1. Evaluar si existen diferencias en algunas características morfológicas entre poblaciones de *A. nebulosus* y *A. lineattissima* en isla respecto a poblaciones del continente, y conocer a su vez, si éstas están moldeando algunas características de historia de vida.
2. Determinar y comparar si existen diferencias en algunas características de historia de vida (LHC mínima a la madurez, tamaño y volumen del huevo, frecuencia de la puesta) entre hembras de ambas poblaciones de *A. nebulosus* y *A. lineattissima*.
3. Identificar el tipo de dieta de ambas especies y poblaciones (islas y continente).
4. Evaluar y comparar la tasa de supervivencia de ambos sexos y clases de edad (juveniles y adultos) en *A. nebulosus* de ambas poblaciones.

Especies de estudio

Anolis nebulosus

Es una especie endémica a México, es de talla pequeña y arborícola, ovípara, diurna e insectívora (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista, 2000; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001). Se distribuye a lo largo de las costas del Pacífico Mexicano, llegando al centro de México en los estados de Morelos, Puebla y Estado de México. La longitud hocico cloaca (LHC) de las hembras adultas va de los 35 a 45 mm y en machos de los 32 a 50 mm. La especie presenta un cuerpo alargado y esbelto con una cabeza triangular; las escamas dorsales están fuertemente quilladas y son más pequeñas que las ventrales (Fig. 1). Una característica conspicua en los machos, es que presentan un abanico gular más grande que las hembras, el color de éste es generalmente naranja bordeado de blanco, mientras que en las hembras es muy pequeño y opaco (Ramírez-Bautista, 1994, 1995; Fig. 1). El patrón de coloración de *A. nebulosus* es generalmente castaño claro, pardo o gris con un patrón de dibujos en la región dorsal muy variable, así como una línea interorbital de color pardo oscuro. Habita principalmente bosque tropical caducifolio y subperenifolio (Fig. 1). En la región de Chamela, suele encontrarse en zonas abiertas o en los bordes de los bosques, sitios de cultivo y zonas perturbadas; individuos de esta especie suelen ser muy difícil de ubicar en el interior del bosque (Ramírez-Bautista, 1994, 1995).

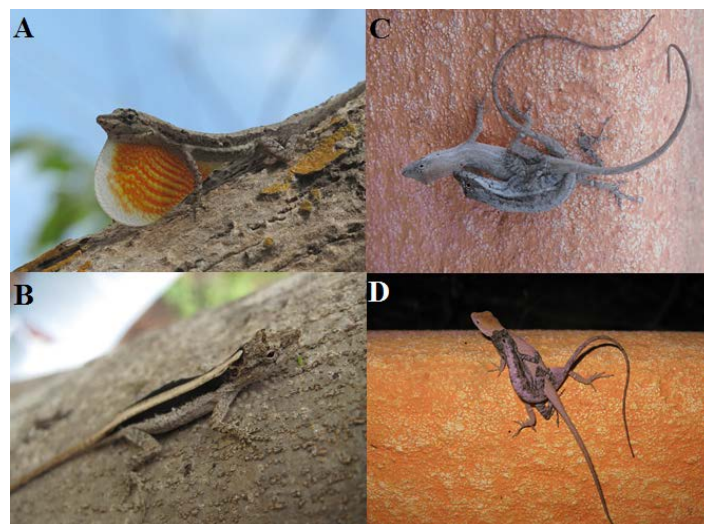


Figura 1. A) macho y B) hembra de *A. nebulosus*. En C y D se muestra algunos eventos de apareamiento en la población continental.

Aspidoscelis liniattissima

Especie endémica a México, ovípara y de hábitos diurnos, terrestre e insectívora, con un modo de forrajeo activo característico de la familia Teiidae. La cabeza es de forma triangular y el hocico termina en punta (Fig. 2). El cuerpo es alargado y las patas cortas y robustas (Duellman y Wellman, 1960). En la región ventral de las extremidades posteriores, presenta de 30 a 33 poros femorales, los cuales son más conspicuos en machos adultos que en hembras. En la región dorsal presenta aproximadamente 11 franjas longitudinales de color claro cubiertas de escamas granulares a diferencia de la parte ventral que presenta escamas cuadrangulares (Balderas-Valdivia, 1996; Fig. 2).



Figura 2. A) macho y B) hembra de *A. lineattissima*.

En la región ventral los machos adultos presentan un intenso color azul con manchas negras a los costados que los diferencian de las hembras. La especie se distribuye a lo largo de las costas del Pacífico, desde Nayarit hasta Michoacán; habita principalmente bosque tropical caducifolio, bosque tropical subperennifolio, matorral espinoso, matorral xerófilo y dunas. En la región de Chamela, es común encontrar poblaciones de esta especie en áreas abiertas (Balderas-Valdivia, 1996).

Ubicación del área de estudio

El período de estudio se inició en el mes de septiembre de 2011 y finalizó en diciembre de 2012, realizando seis muestreos de 15 días de duración cada uno. Los sitios de muestreo para *Anolis nebulosus* se ubicaron en el polígono de la Estación de Biología Chamela-UNAM [EBCH], 19°31'31.8"N, 105°03'44.5"O a 55 msnm; Fig. 1) y en la Isla San Pancho (19°32'0.45"N, 105°05'2.61"O, 55 msnm; Fig. 1); mientras que

Aspidoscelis lineatissima se ubicó en la localidad de Xametla ($19^{\circ}32'5.15''$ N, $105^{\circ}04'9.53''$ O, a 15 msnm; Fig. 1) y en la Isla Cocinas ($19^{\circ}32'8.07''$ N, $105^{\circ}06.5'8.40''$ O, 55 msnm; Fig. 1). Todas las localidades pertenecen al municipio de la Huerta, Jalisco, México. Todos los individuos de ambas especies fueron marcados mediante el método de captura y recaptura, con el propósito de realizar los análisis correspondientes al objetivo de supervivencia; sin embargo, y debido a la perturbación antropogénica (construcción de casas y hoteles en el continente, y arribo de turistas a la isla) en la localidad de Xametla e Isla Cocinas, el análisis de supervivencia para *A. lineatissima* no fue realizado, ya que desde el segundo muestreo no se recapturó prácticamente ningún individuo marcado, por lo que, este análisis fue eliminado para esta especie.

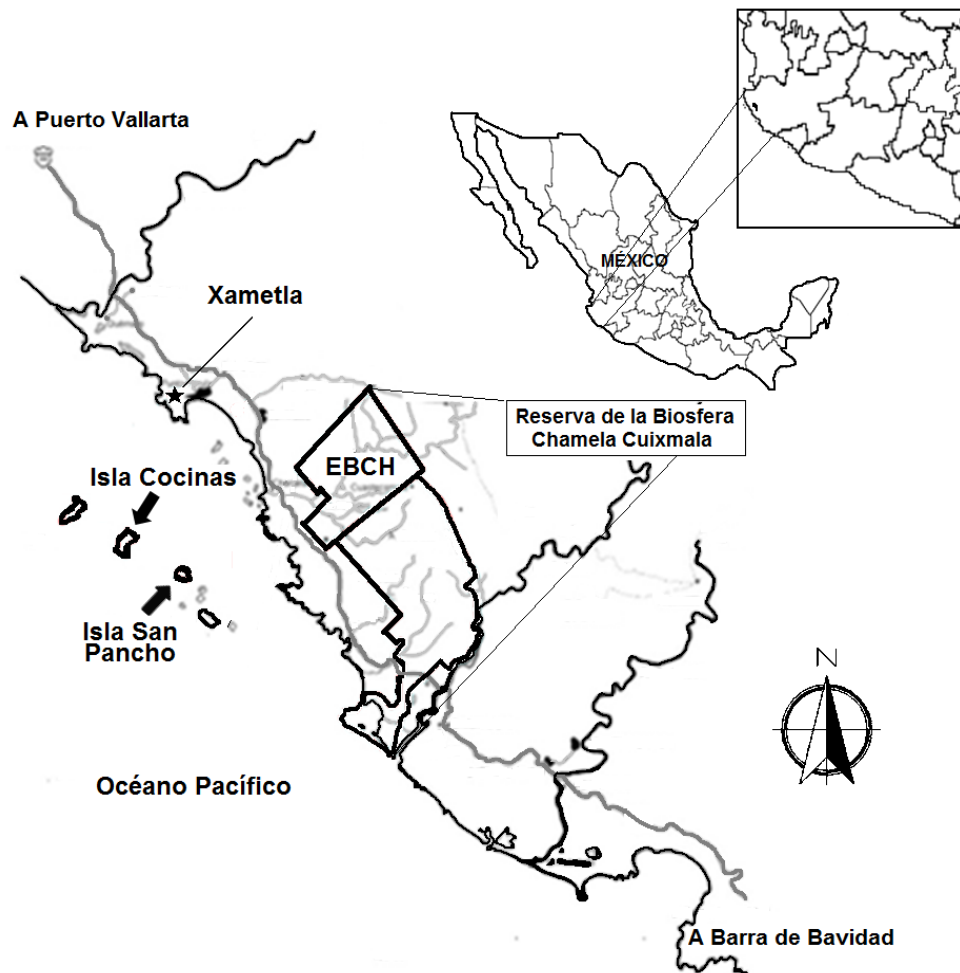


Figura. 3. Ubicación geográfica de la bahía de Chamela donde se ubica la Isla San Pancho y Cocinas. En la zona continental, se observa el polígono de la Estación de Biología Chamela-UNAM y la localidad de Xametla. Mapa modificado de CONANP, 2008.

Estructura de la tesis

El presente trabajo está formado por cuatro capítulos que corresponden a cada uno de los objetivos planteados inicialmente, que a su vez, corresponden a cada uno de los manuscritos elaborados para su publicación, los que se encuentran bajo diferentes estatus (en revisión y en prensa).

El planteamiento general de la tesis fue comparar desde una perspectiva evolutiva, la posible variación que pudiera existir sobre algunas características de historia de vida (tamaño del huevo, LHC mínima a la madurez, frecuencia de la puesta y tamaño de la puesta), demográficas (supervivencia) y aspectos ecológicos (tipo de dieta) de *Anolis nebulosus* y *Aspidoscelis lineattissima* entre poblaciones (isla-continente) con respecto a sus tamaños corporales, ya que se ha considerado que el tamaño corporal influye sobre estas características, tal como se ha observado en otras especies de lagartijas de islas (Meiri, 2007; Novosolov et al., 2013).

Para cumplir con el capítulo I, se realizó una comparación morfológica entre sexos y poblaciones (insulares y continentales) de ambas especies, considerando variables morfológicas como longitud hocico cloaca (LHC; mm), largo-cabeza (LC), ancho-cabeza (AC), brazo (BZ), antebrazo (AB), fémur (LF), tibia (TB) y cintura pélvica (CP). Los resultados de este capítulo revelaron diferencias morfológicas y de dimorfismo sexual entre poblaciones de cada especie, las que son más evidentes entre poblaciones (isla-continente) de *A. nebulosus* que en *A. lineattissima*. Además se observó un alto número de alometrías negativas en *A. nebulosus* de la Isla San Pancho y continente que en ambas poblaciones de *A. lineattissima*. Estas diferencias en tallas puede ser una combinación de factores que pudieran estar promoviendo variación fenotípica (competencia inter e intra-específica, depredación, disponibilidad de alimento, etc), entre poblaciones.

Así también, en el capítulo II, se desarrolló un análisis comparativo y por separado de las diferentes características reproductivas de las hembras de *A. nebulosus* y *A. lineattissima* entre poblaciones (islas-continente). Se observó que en *A. nebulosus* la LHC mínima a la madurez, peso y volumen de huevo fue mayor en la población de la isla que en el continente, mientras que la frecuencia de la puesta fue mayor en la población del continente. En *A. lineattissima* el tamaño de la puesta, LHC mínima a la madurez y frecuencia de la puesta fueron similares entre poblaciones (isla-continente), sin embargo, el peso y volumen del huevo, así como masa relativa de la puesta fueron ligeramente mayores en la población continental. Los resultados para ambas especies y

poblaciones, sugieren que las presiones ambientales mencionadas anteriormente pueden promover cierta variación fenotípica entre poblaciones de una misma especie. Las características reproductivas observadas en cada especie pueden ser el resultado de diferentes *trade-offs* que desarrollan las hembras como resultado del costo de la reproducción a causa de algunas presiones ambientales como depredación y escases de alimento.

En el capítulo III se analizó y comparó el tipo de dieta de ambas poblaciones (insular y continental) y especies. Los resultados de este capítulo sugieren que ambas especies y poblaciones son consideradas generalistas y oportunistas. En *A. nebulosus* los datos numéricos y volumétricos indicaron que los coleópteros adultos, los formícidos, los ortópteros y las arañas fueron los tipos de presas más consumidas por ambos sexos y clases de edad en cada población, indicando que no existen cambios ontogenéticos en esta especie, pero si un alto solapamiento alimentario, el cual se da con mayor intensidad en la temporada de secas. Así mismo, el mayor número y volumen de presas consumidas por ambos sexos y clases de edad se dio en la temporada de secas. Mientras que los individuos de *A. lineatissima* de la población de la isla se alimenta de un mayor número de tipos de presas que en la población del continente, sin embargo, la abundancia de éstas fue mayor en la población del continente. El grado de solapamiento alimentario para la población del continente fue alto, alcanzando valores próximos a 1 en las lluvias, posiblemente por el alto consumo de termitas por las distintas clases de edad y sexos; en ambas poblaciones de esta especie se observaron ligeros cambios ontogenéticos en la dieta, ya que los juveniles se alimentan de presas distintas que los adultos tanto en lluvias como en secas. Se ha considerado que la variación de la disponibilidad del alimento entre estaciones (lluvias y secas) en una población, entre poblaciones y regiones geográficas puede reflejar cambios sobre algunas características reproductivas y demográficas como el crecimiento.

El capítulo IV corresponde al objetivo de supervivencia, el cual únicamente fue desarrollado para *A. nebulosus*. La población de la isla fue considerada como una población cerrada mientras que la del continente como abierta. El modelo con mejor ajuste a los datos para la población del continente fue aquél que describe que la supervivencia varía entre sexos y considera a las recapturas en función del tiempo [ϕ (Sexo) p (t)]; mientras que en la población de la isla, el mejor modelo considera que la tasa de supervivencia varía respecto a la interacción entre sexo y edad, y considera a las probabilidades de recaptura como constantes [ϕ (Sex:Age) p (.)] (se considera que la

supervivencia y recaptura son constantes en el tiempo cuando los individuos son encontrados durante todo el periodo de muestreo, y en función del tiempo cuando son encontrados solo en algunos muestreos). Todos los grupos evaluados en la población del continente mostraron tasas de supervivencia y recapturas significativamente más bajas respecto a la población de la isla. La variación de la tasa de supervivencia en esta especie y en ambas poblaciones, podría estar dependiendo de la intensidad de depredación sobre ambos sexos y clases de edad, las cuales pueden reflejar variaciones en algunas características reproductivas (LHC mínima a la madurez, tamaño de la puesta, tamaño del huevo y cría al nacer, etc).

Literatura Citada

- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of Anolis lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Balderas-Valdivia, C.J. 1996. Biología reproductiva de *Cnemidophorus lineattissima duodecemlineatus* (Reptilia: Teiidae) en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F.
- Ballinger, R.E. 1983. Life history variations. pp. 214-260. En: R.B. Huey, E.P. Pianka y T.W. Schoener (Eds.). *Lizards Ecology, Studies of a model organism*. Harvars Univ. Press, Cambridge.
- Boback, S.M. 2003. Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia* 1: 81-94.
- Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas (2008) Santuario Islas de La Bahía de Chamela, Jalisco, México. Programa de Conservación y Manejo. México.
- Case, T.J. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59: 1-18.
- Case, T.J. 2002. Reptiles Ecology. pp. 221-270. En: T.J. Case, M.L. Cody y E. Ezcurra (Eds.). *A new island biogeography of the Sea Cortés*. vol. 1, Oxford University Press, New York.
- Damme, R.V. 1999. Evolution of herbivory in lacertid lizards: Effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology* 33: 663-674.
- Dobzhansky, T., F.J. Ayala, G.L. Stebbins. y J.W. Valentine. 1980. *Evolution*. Editorial Omega. Barcelona. 572 p.

- Duellman, W.E. y J.E. Wellman. 1960. A systematic study of the lizards of the *depei* group (Genus *Cnemidophorus*) in Mexico and Guatemala. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology. University of Michigan 111: 1-81.
- Foster, J.B. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-235.
- Huey, R.B. y D. Berrigan. 2001. Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist* 158: 204-210.
- Leo-Smith, R. y T.M. Smith. 2001. *Ecología*. 4ª edición. Pearson Educación, S. A., Madrid.
- Losos, J.B. 2009. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. University of California Press, Berkeley.
- Macarthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16: 702-708.
- Meiri, S., J.H. Brown. y R.M. Sibly. 2012. The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* 21: 592-602.
- Novosolov, M., P. Raia. y S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. *Global ecology and biogeography* 22: 184-191.
- Owens, I.P.F., P.M. Bennett. y P.H. Harvey. 1999. Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology?. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 266: 933-939.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. *Manual y Claves Ilustradas de los Anfibios y Reptiles de la Región de Chamela, Jalisco, México*, Cuadernos 23, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. *Demografía y reproducción de la lagartija arborícola Anolis nebulosus de la región de Chamela, Jalisco*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A. y L.J. Vitt. 1997. reproductive in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia. and L.J. Vitt. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus linetissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 3: 712-722.

- Ramírez-Bautista, A. and M. Benabib. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of México: effect of the reproductive season. *Copeia* 2001:187-193.
- Van Valen, L. 1973 Pattern and balance in nature. *Evolutionary Theory* 1: 31-49.
- Vitt, L.J., J.P. Caldwell, P.A. Zaini. y T.A. Titus. 1997. The Role of Habitat Shift in the Evolution of Lizard Morphology: Evidence from Tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 3828-3883.
- Whittaker, R.J. y J.M. Fernández-Palacios. 2010. *Island Biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- Williams, E.E. 1972. The origin of faunas: evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology* 6: 47-89.

CAPÍTULO I

Morphometric variation in island and mainland populations of two lizard species from the Pacific Coast of Mexico

Uriel Hernández-Salinas^{1,2*}, Aurelio Ramírez-Bautista¹, Numa P. Pavón¹ and Luis F. Rosas Pacheco¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México, A.P. 1-69 Plaza Juárez, C. P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México

²Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango, Sigma 119, Fraccionamiento 20 de Noviembre II, Durango, Durango 34220, México

*Corresponding author: ramibautistaa@gmail.com

Abstract. Body size exerts strong influence on the physiology, morphology, ecology and evolution of other life history traits in vertebrates. We compared the morphometry and allometry of two lizard species (*Anolis nebulosus* and *Aspidoscelis lineattissima*) occurring on mainland and island populations on the Pacific Coast of Mexico in order to understand the effect of an insular environment on body size and other morphometric structures. Results showed that both males and females of *A. nebulosus* from San Pancho Island were larger in body size than those from the mainland. Moreover, males of *A. lineattissima* from Cocinas Island exhibited larger forms of most measured morphometric trait than those from the mainland, whereas females from both island and mainland populations did not differ in body size or in other morphometric traits analyzed. Multivariate allometric coefficients of males and females of *A. nebulosus* from island and mainland populations showed a lower percentage of positive allometries than in *A. lineattissima*, probably because the former species is highly sedentary. Island populations of both species exhibit male-biased sexual dimorphisms in body size and size-adjusted morphometric traits. In contrast to the mainland population, morphometric comparisons of body-size adjusted traits showed that male *A. lineattissima* were larger than females only in head length, head width, forearm length, and tibia length, whereas in *A. nebulosus* sexual dimorphism was observed just in HL. This study supports the hypothesis (Island Rule) that small vertebrates on islands are larger than those of conspecifics on the mainland. In addition, sexual dimorphism observed between males and females of both species and populations could be associated with allometric growth (positive or negative) from some morphometric structures, as well as differences in the growth rates of these organisms.

Key words: allometry, *Anolis nebulosus*, *Aspidoscelis lineattissima*, islands, evolution, sexual dimorphism.

Introduction

Phenotypic responses in organisms at different spatial and temporal scales reflect a wide range of factors, such as interspecific interactions, resources availability, climate and other environmental variations (Michaud and Echternacht, 1995; Meiri, 2010). Thus, careful study of the phenotype can provide insights on the evolutionary trajectories of morphometric characteristics among populations and species (Sinervo et al., 1991; Michaud and Echternacht, 1995; Meiri, 2010). In many groups of vertebrates, including lizards, the phenotypic responses may be related to body size at sexual maturity, and this in turn with other life history characteristics, such as size at sexual maturity, clutch size or brood size, size at hatching, and other features (Michaud and Echternacht, 1995; Meiri, 2010). Therefore, morphometric and allometric analysis is a fundamental tool in the study of evolutionary ecology, systematics, taxonomy, and comparative biology (Meiri, 2010).

In general, allometry relates morphometric variables (i.e., width and length of the skull, limb length, body weight and volume) with body size of individuals (Feldman and Meiri, 2013). In lizards specifically, body size is associated allometrically with a variety of reproductive traits (e.g., sexual maturity, egg size, size at hatching, and clutch frequency: Ramírez-Bautista and Vitt, 1997; Meiri et al., 2012), aspects of sexual selection (sexual dimorphism, territoriality; Anderson and Vitt, 1990), niche divergence, both between sexes of a single species and across species (Mc Arthur and Levins, 1967) and foraging ecology (i.e., active vs. ambush foraging; Meiri, 2010). Variation in these characteristics have been interpreted as expressions of phenotypic plasticity or reaction norms (Stearns, 1992). Thus, comparative studies among populations and species on life history characteristics have received considerable attention by evolutionary ecologists putting forward hypotheses about differences in the evolution of body size in lizards on island and mainland environments (Feldman and Meiri, 2013). For example, Tinkle and Ballinger (1972) showed that variation in food resource availability and thermal constraint among *Sceloporus undulatus* populations influences growth rate, survival, age and size at maturity in different populations. Other studies have shown that in *Anolis* species allometric trajectories of the head, digital lamellae count, and other morphometric characteristics reflect sexual dimorphism between males and females, and therefore, ecological niche divergence (diet, habitat use and microhabitat; Losos et al., 2003). These divergences are present both among populations of the same species and across species (Andrews, 1976, 1979). Variation in habitat (i.e., islands vs.

mainland environments) promotes variation in population body size, growth rate, age at maturity and other characteristics of life history and ecology of lizard species (Mieri, 2007, 2010). Interpretations of the functional significance of these population-specific variations facilitated the development of several hypotheses or theories collectively known as the Island Rule (Foster, 1964). In general, this rule predicts patterns that of allometric trajectories or scaling relationships in body proportions of species on islands as compared with mainland sites, and arises due to life in an insular environment relatively poor in competitors and predators (Meiri, 2010).

Morphometric and ecological comparisons among populations, both of a single species and across multiple species, suggest that the island rule occurs in all vertebrate groups that inhabit islands with arboreal or terrestrial habits (Novosolov et al., 2013). However, some authors note that not all groups, including at least some lizards, follow the pattern of the rule (Meiri, 2007, 2010). Consequently, this study is grounded on the hypothesis that populations of island environments have diverged on a large scale in shape and size, regardless of their habits (arboreal and terrestrial) of lizards. The aim of this study was to compare the morphometry and allometry of two lizard species that inhabit the same vegetation community on islands as compared with nearby mainland sites. We selected two species, the arboreal *Anolis nebulosus* (Wiegmann, 1834) and the terrestrial *Aspidoscelis lineattissima* (Cope, 1878) for study due to their locally high abundance and occurrence on both island and mainland environments from the Pacific Coast of Mexico. In addition, we asked the following questions: 1) Do populations on islands exhibit larger body size than those from mainland populations? 2) Is there variation in other morphometric characteristics, within and across species between these two sites? 3) Are there differences in the expression of sexually dimorphic traits between males and females of each species between island and mainland populations?

Methods

Study Area

Field work was conducted on islands in Chamela Bay on the Mexican coast of the Pacific Ocean, as well as nearby mainland sites in the Municipality of La Huerta, Jalisco, Mexico (CONANP, 2008). We sampled *A. nebulosus* on San Pancho Island (SPI; 19°32'0.45''N, 105°05'2.61''W; elevation 55 m asl; Fig.1) and at the Biological Field Station Chamela [BFSCH], Universidad Nacional Autónoma de México [UNAM], 19°31'31.8''N, 105°03'44.5''O; elevation 55 m asl; Fig. 1). Studies of *A.*

lineattissima were conducted on Cocinas Island (CI; (19°32'8.07''N, 105°06.5'8.40''O; 55 masl; Fig. 1) and the mainland town of Xametla (19°32'5.15'' N, 105°04'9.53''O; at 15 masl; Fig. 1).

The BFSCH population is located about 1800 m from Chamela Bay while Xametla is located about 500 m from the coast (Fig. 1). The dominant vegetation types of BFSCH are tropical dry forest, patches of deciduous forest and desert scrub (Trejo-Vázquez, 1988). In Xametla, the major vegetation types are tropical dry forest and coastal dunes (Trejo-Vázquez, 1988). San Pancho Island is located 800 m from the mainland, has a total area of 22 ha and its dominant vegetation types are tropical dry forest and desert scrub. Cocinas Island is about 3 km from the mainland, has a total area of 31.7 ha, and is primarily covered by tropical dry forest and coastal dunes (Trejo-Vázquez, 1988).

Field work

We conducted fieldwork during each of six time periods, three during the dry season, and three during the rainy season. Each sample period lasted 16 days, with 3-4 days of fieldwork field at each individual site. Surveys during the dry season occurred in December 2011 and March and December 2012; rainy season surveys took place in June, August and October 2012. In order to observe the statue of lizard populations, we established three study plots of 30 x 60 m² at each site. Each plot was arranged parallel to others at the same site and separated from adjacent plots by 10 m. Using the mark-recapture method (Ramírez-Bautista, 1995) we obtained information on body size and morphometric characteristics for individuals of both *A. nebulosus* and *A. lineattissima*. At each population we marked individuals by toe clipping technique, and the following linear measurements were recorded to ± 1 mm on adult lizards in accordance with Ramírez-Bautista et al. (2013): snout-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), arm length (AL), forearm length (FOL), femur length (FL), tibia length (TL) and pelvic girdle length (PGL).

Data analysis

All morphometric comparisons between populations of each species and sex were performed only on adult lizards. Measures of body size and morphometric variables (SVL, HL, HW, AL, FOL, FL, TL and PGL) were analyzed by sex and population (island vs. mainland); as not all morphometric variables exhibited a normal distribution

(Zar, 1999), we used non-parametric Mann-Whitney *U*-tests. Furthermore, to test if sexual dimorphism exists between males and females from both populations and species, we performed an ANCOVA with SVL as the covariate to compare HL, HW, AL, FOL, FL, TL and PGL between sexes. In addition, we conducted multiple regression analyses to test whether morphometric variables correlated with lizard SVL (Ramírez-Bautista and Pavón, 2009).

To identify an allometric pattern in lizard form (i.e., dimensions of the head and limbs) with respect to SVL of both sexes and populations of each species, we used multivariate allometric coefficients obtained from the loadings of variance-covariance from principal component analysis (PCA). This analysis was performed suggested by Jolicoeur (1963) and Mora et al. (2003), which is based on testing whether the variation explained by PC1 (SVL in this case) is greater than the other components or morphometric variables, because the analysis expresses the relationship between coefficient of each variable with respect to PC1. Depending on the value of the allometric coefficient of each combination (SVL vs. morphometric character), we determined whether there was an isometric or allometric relationship between morphometric variables and body size. Isometry was considered when the allometric coefficient represented values equal to 1, and allometry if the coefficient differed from 1, either positive (> 1) or negative (< 1 ; Huxley and Taissier, 1936). According to PCA and its variance-covariance matrix, we identified those variables that explain most of the variation in the shape (dimensions of the head and limbs) of both males and females from each species and population. We excluded Principal Component 1 (PC1) from hypothesis testing, as it denotes differences with respect to the SVL. Instead, we only conducted analyses with PC 2 and PC3, since our goal was to isolate the overall effect of body size (SVL) and represent the components that show changes in body shape (Mora et al., 2003), factors that should be subject to natural selection. To meet criteria of normality and homogeneity of variances prior to each analysis, all data were transformed to \log_{10} to fit a normal distribution (Zar, 1999). Statistical analyses were performed using Past v. 1.81 (Hammer et al., 2008) and StatView IV (Abacus Concepts, 1992). Means are given ± 1 S.E unless otherwise indicated, and with significance level of 0.05.

Results

We measured a total of 300 adult lizard *A. nebulosus*, 149 from San Pancho Island population (64 females and 85 males) and 151 from the mainland (42 females and 109 males). For *A. lineattissima* we measured 134 lizards, 66 from Cocinas Island (30 females and 36 males) and 68 from the mainland (29 females and 39 males).

Body size

For both males and females of *A. nebulosus*, the size of each morphological trait (SVL, HL, HW, AL, FOL, FL, TL and PGL) was greater in lizards from the island population than those from mainland (Table 1). In female *A. lineattissima* all morphological characteristics were similar between populations (Table 2); however, males of this species from the island population exhibited larger morphological traits than those from mainland for all measured morphological characteristics except FOL and AL (Table 2).

Principal component analysis (PCA) confirms the pattern observed in the morphometric variation between populations of males and females of *A. nebulosus* and *A. lineattissima* (Figs. 2 and 3). In males of *A. nebulosus* from both SPI and BFSCH populations, PC2 and PC3 explained 24.5% and 12.9%, respectively, of the variation. Both components indicate that HL, AL, FL and TL are highly correlated variables that provide the most morphometric variation (Table 3). For females, PC1 and PC2 explained 19.8% and 16.3% of the variation respectively, and reveal that between populations, AL, FL and TL explain this variation (Table 3). These patterns are shown in Fig. 2, in which males (Fig. 2A) and females (Fig. 2B) from SPI are distributed primarily on the right where are located the highest values each component, and those from the mainland on the left.

For males of *A. lineattissima* from both CI and Xametla, PC2 and PC3 explain 22.2% and 18.7% of the variation, respectively; HL, AL, FL and TL showed the greatest morphometric variation between populations. In contrast, for female *A. lineattissima*, PC1 and PC2 explained 17.5% and 12.6% of the total variation respectively; this variation was explained only by FL and TL (Table 3). Morphometric variation observed in both males and females of *A. lineattissima* from both populations is represented in Fig. 3. Males from CI are clustered to the right of both components, whereas males from the mainland (Xametla) are clustered to the left, indicating that males with smaller morphometric dimensions correspond to those from the mainland

population (Fig. 3A). For females from both populations overlapping is extensive (Fig. 3B), indicating little morphometric difference.

Allometry

There are a greater number of negative allometries for *A. nebulosus* than for *A. lineattissima* (Table 4). Multivariate allometric coefficients indicate that in *A. nebulosus* exists 32% of positive allometry in AL, FOL and PGL with respect to SVL males and females which equals to an increase in these morphometric variables with increasing body size (Table 4). While those greater numbers of allometric relationships are targeted in a negative way, showing a greater percentage (68%) and reveal that variables HL, HW, FL and TL decreased proportionally as body size increased in both males and females (Table 4).

In *A. lineattissima* was observed 50% of positive allometric relationships (Table 4). The AL, FOL and TL showed positive allometry with respect to female body size from the island population (CI), whereas HW, AL, FOL, TL and PGL exhibited positive allometry with respect to SVL in females from the mainland (Xametla). For males from CI, positive allometric relationships were found for HW, FOL, TL and PGL with respect to SVL, whereas for males from the mainland, all morphometric variables except HL and FL showed a positive allometric pattern (Table 4). Overall 42% of the allometric relationships in *A. lineattissima* in both sexes and populations were negative, revealing only one isometric relationship in males from mainland, the relationship between femur length (FL) and SVL (Table 4).

Sexual dimorphism

Males of both *A. nebulosus* and *A. lineattissima* from insular environments were larger than females (Table 5). Males and females of *A. nebulosus* from the mainland were similar in all measured morphometric characteristics but less in HL, whereas in *A. lineattissima* from the mainland, males were larger than females in HL, HW and FOL only (Table 5).

In both island and mainland populations of both species, all multiple regression models were significant (Table 6). In *A. nebulosus* from SPI, ANCOVAs showed a higher growth in all morphometric variables in males as compared to females, whereas in mainland populations (BFSC), ANCOVAs revealed no differences between sexes. However, an increase in HL and HW with respect to SVL was found, and which was

larger in males than females (Table 6). A similar pattern was observed in males and females of *A. nebulosus* from the island population (SPI), showing a greater increase in all morphometric variables with respect to SVL (Table 6). Finally, in *A. lineattissima* from the mainland population (Xametla), males were larger in HL, HW, FOL and TL than females (Table 5 and 6).

Discussion

Body size

Results of this study showed that both males and females of *A. nebulosus* from the island population (SPI) were larger in SVL and in other morphometric characteristics than those from the mainland population (BFSCHE). A similar pattern was found in males of *A. lineattissima*, but not in females, which exhibited similar morphological characteristics at both populations. The latter pattern in female *A. lineattissima* can be explained in that the female growth rate of *A. lineattissima* is similar at both CI and Xametla, and females reach sexual maturity at a similar body size (Table 2); a similar pattern has been observed in other lizard species with a broad distribution (Losos et al., 2003). Another explanation could be that the mortality rate in both populations of *A. lineattissima* is higher in females than in males, and that females are responding to this pressure by growing quickly and reaching sexual maturity at a smaller SVL, a strategy observed in other vertebrate groups (Stearns and Koella, 1986).

On the other hand, larger body sizes in both males and females of *A. nebulosus* and in males of *A. lineattissima* from island populations as compared to mainland populations could be explained in that the insular populations have evolved to attain large size as a function of the absence of mainland predators, an hypothesis that has been tested in other lizards from island and mainland habitats (Andrews, 1979; Lister and García, 1992). The absence from SPI of golden-orb weaver spiders (*Nephila*), known predators of *A. nebulosus*, as well as various avian and snake predators of *A. lineattissima* from CI (Ramírez-Bautista and Vitt, 1997; Ramírez-Bautista et al., 2000) could be a factor influencing the evolution of larger body sizes. By reducing the number of predators, lizards can eliminate time and energy costs associated with escape behavior, and therefore direct a greater amount of energy toward growth (Tinkle and Ballinger, 1972; Sinervo et al., 1991). Another explanation could be that lizards with large body size have a higher survival rate during periodic food shortages, because they are able to store more energy as fat bodies (Michaud and Echternacht, 1995). This idea

is also related to the hypothesis that lizards of large body size (by energy storage) can better withstand catastrophic weather events such as hurricanes and storms over longer periods, events that are generally more intense on islands than on the mainland (Wittaker and Fernández-Palacios, 2010).

Allometry

Allometric analysis of males and females of both populations of *A. nebulosus* and *A. lineatissima* revealed a positive or negative trend in growth of the morphometric characters with respect to body size. In lizards, both types of allometry are considered to be adaptive responses to the selective pressures of the environment, such as predation, diet and microhabitat (Vitt and Congdon, 1978; Meiri, 2010; Feldman and Meiri, 2013).

In both populations of *A. nebulosus*, the allometric relationships of HL, HW and SVL, along with anatomical structures that provide agility, such as FL and TL, were negative, which could indicate that in both populations, individuals exhibit limited movement, primarily reduced to foraging, or escape from predators. This suggests that *A. nebulosus* is highly sedentary, a strategy that favors optimal energy expenditure, unlike in other groups such as whiptail lizards, which have large claws, sturdy limbs and a long tail to escape in an agile way from their predators (Aguilar-Moreno et al., 2010). Studies of species in the genus *Anolis* have documented that microhabitat use and/or perch types (i.e., shrubs, brush, trunk-ground, trunk-rock, branches and large rocks) are correlated with different ectomorphs that vary in body size, length of fingers, claws and number of digital lamellae (Butler and Losos, 2002). It has also been proposed that selection of microhabitats by lizards is associated with different types of allometric growth of the locomotory morphometric structures; which could explain differences in *A. nebulosus* populations from the island and mainland (Vitt and Cooper, 1985).

On the other hand, in females of some species of *Anolis*, the relationships between SVL and PGL may have a stable (stable = positive) allometric pattern (Michaud and Echternacht, 1995; Butler and Losos, 2002), for example, in *A. nebulosus*, this morphometric characteristic (PGL) revealed a high allometric growth rate in relation to body size. In some species of *Anolis*, the pelvic girdle is positively correlated with egg size or volume, and with the quantity and quality of food resources in the environment (Michaud and Echternacht, 1995). For example, in *A. carolinensis*, there is a positive allometric relationship between SVL and aperture of the pelvic girdle;

in other words, at greater SVL, there is a greater amplitude of the pelvic girdle. In the northernmost populations, the environment is subject to relatively low temperatures for extended periods of time; such populations have relatively large SVL, perhaps to allow for more storage of energy as fat bodies to help survive harsh winters (see Michaud and Echternacht, 1995).

In *Aspidoscelis lineattissima*, most coefficients of allometry were positive for HW, FOL, AL and TL and SVL, which could indicate that the anterior and posterior limbs are physiologically and/or ecological more functional than those of *A. nebulosus*, enabling greater speed to escape successfully from predators, and also to better explore the litter layer and ground during foraging, behavior that has been observed in most whiptail lizards (Aguilar-Moreno et al., 2010; Mata-Silva et al., 2013). On the other hand, positive allometric relationship in HW with respect to SVL in males from both populations could be related to sexual dimorphism (Aguilar-Moreno et al., 2010). Males exhibited larger heads and jaws than females, which could be explained by male-male combat and/or divergence in prey selection (i.e., males and females may specialize on prey of different sizes).

Sexual dimorphism

According to Andrews (1979), sexual dimorphism in lizard species inhabiting islands is more common and conspicuous than in lizard species from mainland habitats. This asymmetry has been called “ecological relaxation” and has been associated with the decreased interspecific competition and low intensity of predation characteristic of islands (Stone et al., 2003). Ecological relaxation has been observed in some lizard species of the genus *Anolis* and *Microlophus* inhabiting in some islands of the Greater Antilles and the Galapagos; in these species, males are larger than females (Butler and Losos, 2002; Stone et al., 2003). In this study, we found that males of *A. nebulosus* and *A. lineattissima*, from SPI and CI respectively, were larger than conspecific females in all morphometric variables measured (Table 5 and 6). In contrast males of *A. lineattissima* from the mainland were larger than females only in HL, HW, FOL and AL. We observed sexual dimorphism just in HL for *A. nebulosus* from the mainland.

Sexual dimorphism of species from island and mainland could be explained under the assumption that if resources (i.e., space and food) are limited and male populations are locally dense, then there may be intrasexual competition; lizards of large body sizes are better competitors for these resources. The hypothesis of niche

divergence (Schoener, 1967; Hierlihy et al., 2013) suggests that a degree of overlap in diet between males and females results in strong competition for food; thus, a divergence in eating habits may be indicative of sexual dimorphism (Ramírez-Bautista and Pavón, 2009; Aguilar-Moreno et al., 2010; Hierlihy et al., 2013). In addition, if the sex ratio is skewed towards males, then agonistic interactions between males for access to females during reproductive season should be intense; thus, sexual dimorphism would be explained by sexual selection (Hierlihy et al., 2013). Consequently, a large body size and head are morphometric attributes that could generate higher fitness in males, a pattern observed in gonochoristic *Aspidoscelis* species and in most species of *Anolis* from island and mainland populations (Anderson and Vitt, 1990; Losos et al., 2003; Aguilar-Moreno et al., 2010). Finally, if body size at sexual maturity is larger in males than in females, then males should have a higher growth rate and faster to defend territory and reproduce successfully, which would explain why males of *A. nebulosus* and *A. lineatissima* from islands, are larger and have higher growth rates, than males and females from mainland populations (Andrews, 1976).

The absence of sexual dimorphism in *A. nebulosus* from mainland populations could be due to limited male-male agonistic interactions for access to females because the sex ratio is 1:1, or possibly because food resources are sufficiently abundant in the environment that competition is limited. This pattern has been observed in other species of *Anolis* from the Greater Antilles (Losos et al., 2003) and in species of the genus *Sceloporus* (from central Mexico; Ramírez-Bautista and Pavón, 2009; Ramírez-Bautista et al., 2013).

In general, lizards from insular environments are larger than lizards from conspecific mainland populations. However, we still need to evaluate the role of other factors in generating differences between island and mainland populations, such as distance between islands and mainland populations, variation in reproductive characteristics, and differences in feeding habits among populations.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

UHS designed the major part of the methodology, collected and analyzed data, and wrote the first draft of the manuscript. ARB designed part of the methods and helped

with data analysis, and also wrote part of the manuscript, checking the final version. NPP and LFRP helped in most of the statistical analysis, and read the final version.

Acknowledgements

This study is part of Ph.D research by the senior author (UHS), in the program of Doctorate in Biodiversity and Conservation at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico. We thank CONACyT for the scholarship granted to the first author (UHS, #233168), and C. Berriozabal Islas, D. Juárez-Escamilla, L. M. Badillo, A. Lozano and D. Lara-Tufiño for their logistical assistance. B. Stephenson read and improved the manuscript. We also thank three anonymous reviewers who improved the manuscript. We also thank the authorities of the Biological Field Station Chamela (BFSCH) from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for making facilities available during the fieldwork of the study. SEMARNAT provided the scientific permit (No. SGPADGVS/04989/11) to carry out this investigation, and finally projects FB1580/JM001/12 CONABIO and FOMIX-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a stage supported in part the field work.

Literature Cited

- Abacus Concepts. 1992 Statview IV. Abacus Concepts Inc., Berkely, California.
- Aguilar-Moreno, M., F.De.J. Rodríguez-Romero, A. Aragón-Martínez, J.A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González. and O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 585-592.
- Anderson, R.A. and L.J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- Andrews, R.M. 1976. Growth rates in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Butler, M.A. and J.B. Losos. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in greater antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs* 72: 541-559.

- Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas (2008) Santuario Islas de La Bahía de Chamela, Jalisco, México. Programa de Conservación y Manejo. México.
- Feldman, A. and S. Meiri. 2013. Length–mass allometry in snakes. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 161-172.
- Foster, J.B. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-235.
- Hammer, Ø., D. Harper. and P.D. Ryan. 2008. Past palaeontological statistics, version 1.81.
- Hierlihy, C.A., R. Garcia-Collazo, C.B. Chavez Tapia. and F.F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus*: support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1-6.
- Huxley, J.S. y G. Teissier. 1936. Terminology of relative growth. *Nature* 137: 780-781.
- Jolicoeur, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- Lister, B.C. and A. García. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717-733.
- Losos, J.B., M. Butler. and T.W. Schoener. 2003. Sexual dimorphism in body size and shape in relation to habitat use among species of Caribbean *Anolis* lizards. Pp. 356-380 in: S.F. Fox, J.K. McCoy and T.A. Baird (Eds). *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins Press: Baltimore.
- Mata-Silva, V., J.D. Johnson. and A. Ramírez-Bautista. 2013. Comparison of diets of two syntopic lizards, *Aspidoscelis marmorata* and *Aspidoscelis tessellata* (Teiidae), from the northern Chihuahuan Desert of Texas. *The Southwest Naturalist* 58: 209-215.
- Mc Arthur, R.H. and R. Levins. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Naturalist* 101: 377-385.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16: 702-708.
- Meiri, S. 2010. Length-weight allometries in lizards. *Journal of Zoology* 3: 218-226.
- Meiri, S., J.H. Brown. and R.H. Sibly. 2012. The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* 21: 592-602.
- Michaud, J.E. and A.C. Echternacht. 1995. Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *Journal of Herpetology* 29: 86-97.

- Mora, M., A.I. Olivares. and A.I. Vassallo. 2003. Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 78:85-96.
- Novosolov, M. and P. Raia, S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22:184-191.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A. and L.J. Vitt. 1997. Reproductive in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Herpetologica* 53:423-431.
- Ramírez-Bautista, A. and N. Pavón. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 553-563.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia. and L.J. Vitt. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus linetissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 3: 712-722.
- Ramírez-Bautista, A., B.P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde. and U. Hernández-Salinas. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, México. doi: 10.1111/azo.12037
- Schoener, T.W. 1967. The ecological of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science* 155: 474-477.
- Sinervo, B., R. Hedgest. and S.C. Adolph. 1991. Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentals*: variation among populations. *The Journal of Experimental Biology* 155: 323-336.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of live histories*. Oxford University Press, Oxford. USA.
- Stearns, S.C. and J. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions for norms of reaction for age-and size-at-maturity. *Evolution* 40: 893-913.
- Stone, P.A., H.L. Snell. and H.M. Snell. 2003. Island biogeography of morphology and social behavior in the lava lizards of the Galápagos islands. In: Fox SF, McCoy

- JK, Baird TA (Eds) Lizard social behavior. The Johns Hopkins University Press. USA.
- Tinkle, D.W. and R.E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the interespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- Trejo-Vázquez, I. 1988. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y suelo. Tesis Doctoral en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias UNAM, México. DF.
- Vitt, L.J. and J.D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist* 112: 595-608.
- Vitt, L.J. y W.E. Cooper. Jr. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 63: 995-1002.
- Whittaker, R.J. and J.M. Fernández-Palacios. 2010. *Island Biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. USA.

Figures legends

Fig 1. Geographic location of the study area. The map shows San Pancho and Cocinas Islands in Chamela Bay, and the community of Xametla and the Biological Field Station Chamela within the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve.

Fig 2. Principal component analysis comparing the morphometric variables of males (A) and females (B) of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and mainland.

Fig 3. Principal component analysis comparing the morphometric variables of males (A) and females (B) of *Aspidoscelis lineattissima* from Cocinas Island and mainland.

Table 1. Comparisons of morphometric variables of females and males of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and a nearby mainland population BFSCH in Jalisco, Mexico. S.E. = Standard error.

Variables (mm)	Females			Males		
	San Pancho Island	BFSCH	<i>P</i>	San Pancho Island	BFSCH	<i>P</i>
	$\bar{X} \pm \text{S.E. (range)}$			$\bar{X} \pm \text{S.E. (range)}$		
SVL	43.4 ± 0.26 (39.6-48.7)	38.4 ± 0.36 (33.5-43.8)	< 0.05	51.8 ± 0.28 (47.6-59.3)	38.3 ± 0.037 (32.0-48.8)	< 0.05
HL	11.9 ± 0.08 (10.2-13.2)	10.8 ± 0.08 (10.0-12.1)	< 0.05	14.3 ± 0.09 (12.4-16.5)	11.2 ± 0.09 (10.0-12.1)	< 0.05
HW	7.5 ± 0.6 (5.7-7.7)	6.1 ± 0.06 (5.4-7.0)	< 0.05	7.6 ± 0.06 (6.3-9.0)	6.2 ± 0.05 (5.1-7.8)	< 0.05
AL	7.06 ± 0.10 (5.2-9.3)	6.08 ± 0.08 (4.9-7.1)	< 0.05	8.4 ± 0.10 (6.5-10.6)	6.1 ± 0.08 (4.4-8.4)	< 0.05
FOL	6.1 ± 0.06 (5.1-7.9)	5.3 ± 0.07 (4.8-7.0)	< 0.05	7.3 ± 0.06 (5.7-8.5)	5.4 ± 0.06 (3.9-6.8)	< 0.05
FL	9.6 ± 0.09 (8.0-11.8)	8.2 ± 0.08 (7.3-9.6)	< 0.05	11.4 ± 0.09 (9.7-13.5)	8.5 ± 0.09 (6.1-10.6)	< 0.05
TL	9.1 ± 0.09 (7.8-11.7)	8.1 ± 0.08 (6.8-9.1)	< 0.05	10.9 ± 0.07 (8.9-12.7)	8.4 ± 0.08 (6.5-11.7)	< 0.05
PGL	4.9 ± 0.05 (3.0-5.1)	3.4 ± 0.04 (3.1-4.2)	< 0.05	4.6 ± 0.04 (3.8-5.7)	3.3 ± 0.04 (2.1-4.7)	< 0.05

Table 2. Comparisons of morphometric variables of females and males of *Aspidoscelis lineattissima* from Cocinas Island and a nearby mainland population, Xametla in Jalisco, Mexico. S.E. = Standard error.

Variables (mm)	Females		P	Males		P
	Cocinas Island	Xametla		Cocinas Island	Xametla	
	$\bar{X} \pm \text{S.E. (range)}$			$\bar{X} \pm \text{S.E. (range)}$		
SVL	73.9 ± 0.68 (68.6-81.8)	76.4 ± 1.34 (68.0-91.4)	0.43	82.9 ± 1.32 (67.9-101.1)	78.2 ± 1.80 (59.0-105.4)	< 0.05
HL	17.5 ± 0.17 (15.9-19.6)	17.4 ± 0.28 (15.2-20.4)	0.4	20.2 ± 0.36 (16.5-24.8)	18.7 ± 0.41 (14.4-23.7)	< 0.05
HW	9.7 ± 0.09 (8.9-10.8)	9.9 ± 0.18 (8.7-12.4)	0.82	11.8 ± 0.28 (8.6-16.0)	10.9 ± 0.32 (7.9-17.3)	< 0.05
AL	8.7 ± 0.18 (6.5-10.9)	9.1 ± 0.23 (7.0-12.9)	0.32	10.4 ± 0.22 (7.4-13.3)	9.6 ± 0.26 (6.3-13.5)	< 0.05
FOL	8.2 ± 0.15 (5.9-10.3)	8.4 ± 0.19 (6.7-10.6)	0.8	9.6 ± 0.19 (7.0-11.7)	9.2 ± 0.23 (6.7-13.1)	0.18
FL	14.3 ± 0.23 (11.9-17.2)	14.6 ± 0.33 (12.2-19.3)	0.74	16.7 ± 0.31 (12.3-20.5)	15.5 ± 0.43 (9.4-22.1)	< 0.05
TL	13.8 ± 0.23 (11.7-17.5)	13.6 ± 0.33 (10.6-18.8)	0.37	15.9 ± 0.30 (12.1-19.1)	15.3 ± 0.40 (9.5-20.3)	0.33
PGL	6.9 ± 0.10 (5.9-8.1)	7.1 ± 0.16 (4.9-11.2)	0.67	8.1 ± 0.20 (5.6-10.3)	7.4 ± 0.23 (4.9-11.2)	< 0.05

Table 3. Loading scores for PC2 and PC3, showing the variation for each morphometric variable for both males and females between island and mainland populations of *Anolis nebulosus* and *Aspidoscelis lineattissima*.

<i>Anolis nebulosus</i>				
	Males		Females	
Variables (Log)	PC2	PC3	PC2	PC3
HL	0.445	0.716	0.148	0.005
HW	0.141	-0.071	0.044	-0.110
AL	0.512	-0.566	0.088	0.763
FOL	0.327	-0.060	0.265	0.241
FL	0.512	-0.321	0.599	0.338
TL	0.566	0.184	0.717	-0.477
PGL	0.159	0.145	0.158	0.077
Variation explained (%)	24.5	12.9	19.8	16.3

<i>Aspidoscelis lineattissima</i>				
	Males		Females	
Variables (Log)	PC2	PC3	PC2	PC3
HL	0.230	0.899	0.169	0.078
HW	-0.070	0.225	0.102	0.014
AL	0.520	-0.111	0.085	-0.323
FOL	0.254	-0.041	0.244	0.089
FL	0.615	0.027	0.365	0.625
TL	0.680	-0.310	0.614	0.217
PGL	0.151	0.175	0.023	0.198
Variation explained (%)	22.2	18.7	17.5	12.6

Table 4. Multivariate allometric coefficients obtained by PCA for different morphometric variables with respect to SVL for males and females of *Anolis nebulosus* and *Aspidoscelis lineattissima* from both island and mainland populations. Coefficients = 1 indicate isometry. > 1 indicate positive isometry and < 1 indicate negative isometry.

<i>Anolis nebulosus</i>				
Variables (mm)	San Pancho Island		BFSCH	
	Females	Males	Females	Males
HL	0.33	0.55	0.22	0.43
HW	0.76	0.66	0.4	0.92
AL	1.52	1.08	1.06	1.8
SVL vs FOL	1.92	1.3	2.16	1.98
FL	0.75	0.82	0.07	0.94
TL	0.67	0.78	0.44	0.58
PGL	2.6	1.6	2.16	1.9

<i>Aspidoscelis lineattissima</i>				
Variables (mm)	Cocinas Island		Xametla	
	Females	Males	Females	Males
HL	0.37	0.78	0.69	0.7
HW	0.52	1.3	1.3	1.17
AL	2.2	0.66	1.5	1.22
SVL vs FOL	1.52	1.09	1.3	1.2
FL	0.92	0.94	0.92	1
TL	1.3	1.72	1.3	1.31
PGL	0.53	1.6	1.5	1.4

Table 5. Mann-Whitney *U*-tests of comparisons of sexual dimorphism among populations of each species.

Variables (mm)	<i>Anolis nebulosus</i>		<i>Aspidoscelis lineattissima</i>	
	San Pancho Island Females-Males <i>P</i>	BFSCH Females-Males <i>P</i>	Cocinas Island Females-Males <i>P</i>	Xametla Females-Males <i>P</i>
SVL	< 0.05	0.49	< 0.05	0.5
HL	< 0.05	< 0.05	< 0.05	< 0.05
HW	< 0.05	0.19	< 0.05	< 0.05
AL	< 0.05	0.92	< 0.05	0.22
FOL	< 0.05	0.13	< 0.05	< 0.05
FL	< 0.05	0.15	< 0.05	0.09
TL	< 0.05	0.07	< 0.05	< 0.05
PGL	< 0.05	0.11	< 0.05	0.55

Table 6. Multiple regressions and comparison of slopes to assess sexual dimorphism in *Anolis nebulosus* and *Aspidoscelis lineattissima* from both populations.

Variables	San Pancho Island					EBCH				
	<u>Multiple regression model</u>		<u>ANCOVA</u>			<u>Multiple regression model</u>		<u>ANCOVA</u>		
	Females	Males	Comparisons of slopes (between sexes)			Females	Males	Comparisons of slopes (between sexes)		
	$R^2 = 0.65, P < 0.05$	$R^2 = 0.53, P < 0.05$	F	fd	P	R^2	R^2	F	fd	P
HL	0.13	0.22	6.22	1,145	< 0.05	0.29	0.49	0.52	1,47	0.47
HW	0.14	0.33	5.7	1,145	< 0.05	0.41	0.72	1.43	1,48	0.23
AL	0.36	0.23	0.41	1,145	0.84	0.33	0.44	0.75	1,49	0.38
FOL	0.18	0.28	10.1	1,145	< 0.05	0.22	0.45	0.31	1,50	0.57
FL	0.17	0.24	3.39	1,145	< 0.05	0.18	0.56	0.49	1,51	0.48
TL	0.19	0.24	4.96	1,145	< 0.05	0.22	0.49	2.11	1,52	0.14
PGL	0.26	0.46	3.14	1,145	< 0.05	0.29	0.37	2	1,53	0.19

Comparación insular y continental: Evolución de algunas características de historias de vida

Variables	Cocinas Island					Xametla				
	<u>Multiple regression model</u>		<u>ANCOVA</u>			<u>Multiple regression model</u>		<u>ANCOVA</u>		
	Females	Males	Comparisons of slopes (between sexes)			Females	Males	Comparisons of slopes (between sexes)		
	$R^2 = 0.67, P < 0.05$	$R^2 = 0.90, P < 0.05$	F	fd	P	R^2	R^2	F	fd	P
HL	0.33	0.59	7.28	1,62	< 0.05	0.77	0.82	6.32	1,64	< 0.05
HW	0.41	0.81	8.82	1,62	< 0.05	0.79	0.89	4.29	1,64	< 0.05
AL	0.17	0.36	3.11	1,62	< 0.05	0.15	0.62	0.48	1,64	0.82
FOL	0.19	0.51	0.05	1,62	0.94	0.25	0.69	3.23	1,64	< 0.05
FL	0.13	0.58	3.72	1,62	< 0.05	0.51	0.72	0.538	1,64	0.46
TL	0.14	0.34	0.001	1,62	0.98	0.61	0.82	4.38	1,64	< 0.05
PGL	0.42	0.48	1.74	1,62	0.45	0.75	0.78	1.71	1,64	0.22

Figure 1

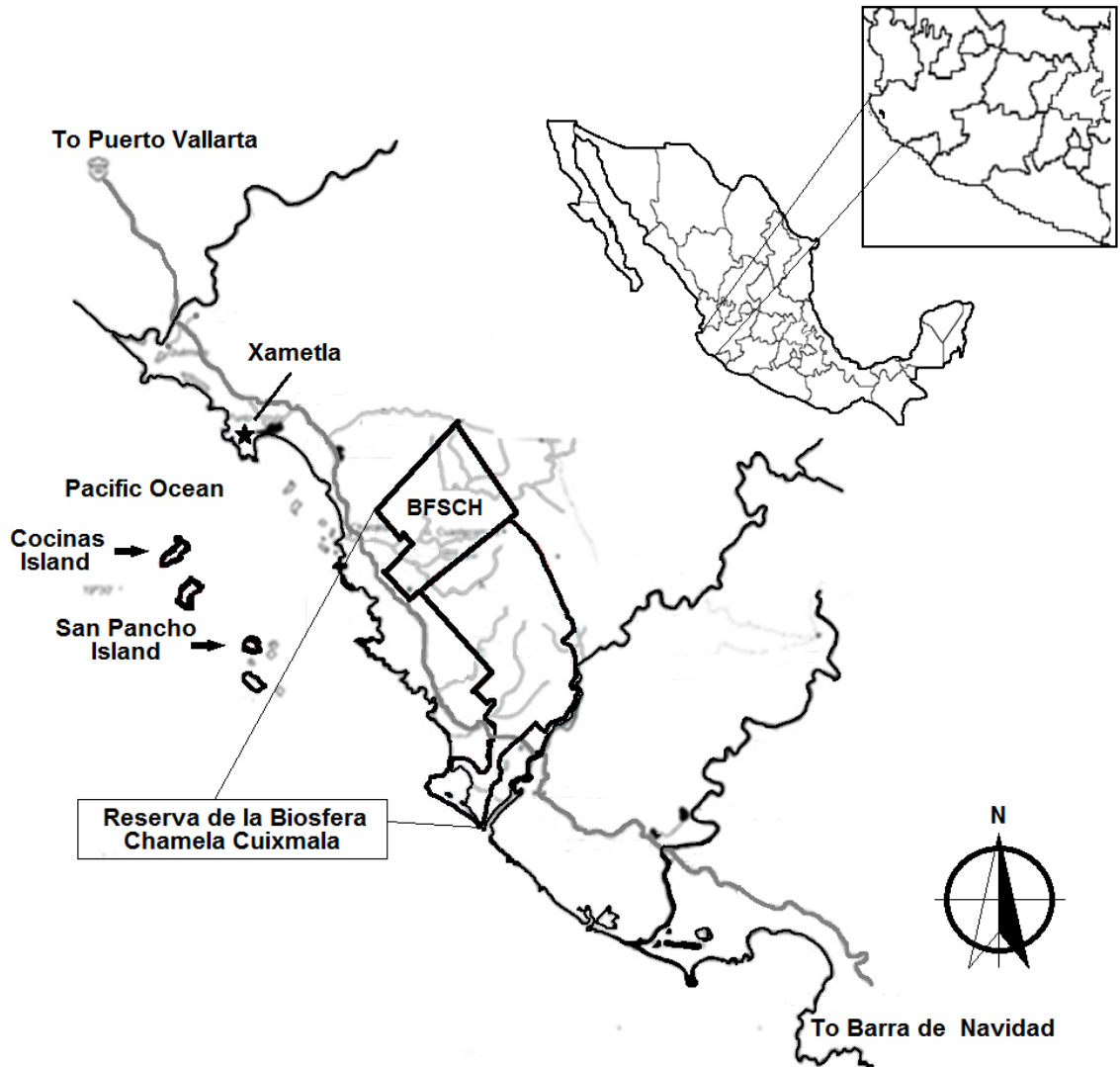
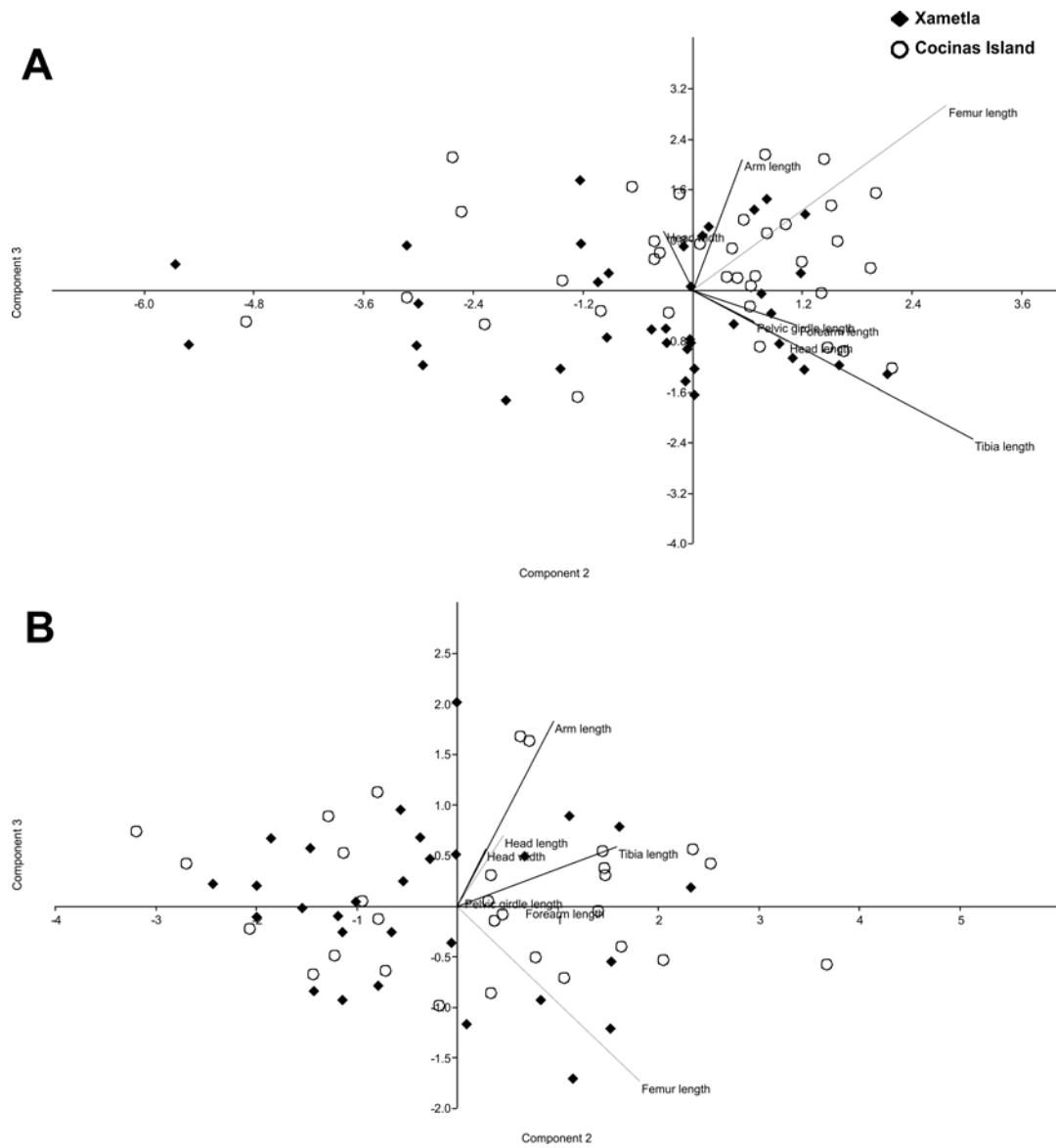


Figure 3



CAPÍTULO II

Variación de las características reproductivas de las hembras de *Aspidoscelis lineattissima* entre una población insular y una continental en el Pacífico Mexicano

Resumen. Numerosos autores han mencionado que las poblaciones de diversos grupos de vertebrados como lagartijas que habitan islas, se caracterizan por presentar variaciones morfológicas y de historia de vida respecto a sus poblaciones hermanas continentales. Observaciones que fueron consideradas para el desarrollo de la teoría de la regla y síndrome de la isla. En este estudio se comparó la morfología y algunas características reproductoras de hembras de la lagartija *Aspidoscelis lineattissima* de una población insular (Isla Cocinas) y continental (Xametla) en el Pacífico Mexicano. No se encontraron diferencias significativas en la LHC, ni en las demás variables morfológicas entre hembras de ambas poblaciones, así también tampoco se observaron diferencias en la LHC mínima a la madurez, las hembras maduran a la misma talla. Sin embargo, si se encontraron diferencias en el peso y volumen del huevo, así como en la masa relativa de la puesta (MRP), las cuales fueron más grandes en la población de Xametla. Las similitudes en las características morfológicas y reproductoras entre poblaciones (isla-continente) son el reflejo de la posible historia evolutiva de la especie, mientras que las diferencias (frecuencia de la puesta, tamaño y volumen del huevo) podrían estar relacionadas con las diferencias en las presiones (depredación, competencia) del ambiente resultando ser más intensas en el continente.

Palabras clave: Reproducción, *Aspidoscelis lineattissima*, masa relativa de la puesta, isla, continente.

Introducción

Estudios sobre conducta, forrajeo y reproducción en especies del género *Aspidoscelis* de ambientes continentales son bien conocidos, pero no así para poblaciones de islas (Pianka, 1992; Reeder et al., 2002; Ramírez-Bautista y Pardo-De la Rosa, 2002).

Existen diversos estudios que han probado variaciones en las características de historias de vida entre poblaciones de especies de lagartijas del continente (Ramírez-Bautista et al., 1995). En éstas se han encontrado variaciones en el tamaño y volumen del huevo y frecuencia de puesta (*Anolis carolinensis*; Michaud y Ethernecht, 1995), tamaño de la puesta (*Urosaurus ornatos*; Dunham, 1982), tamaño de la camada (*Sceloporus grammicus*; Ramírez-Bautista et al., 2010), entre otras. Sin embargo, en especies del género *Aspidoscelis*, muy pocos estudios comparativos existen sobre estas características reproductivas entre poblaciones de ambientes contrastantes (isla y continente) (Vitt y Breitenback, 1993).

Algunos estudios herpetofaunísticos en diversas islas del Pacífico Mexicano han descrito parte de la historia natural de algunas especies del género *Aspidoscelis*, entre estos se encuentran los trabajos de Stejneger (1899) y Saldívar Rae et al. (2000) con *A. costata* en la Isla Isabel, y Casas-Andreu, (1992) con *A. communis* y *A. lineatissima* en las Islas Tres Marías. Sin embargo, bajo un contexto reproductivo se cuenta solo con el trabajo de Saldívar Rae et al. (2008) con *A. costata* de la Isla Isabel, y el de Hernández-Gallegos et al. (1998) con *A. rodecki* en Isla Contoy.

Por otro lado, se ha considerado que la actividad reproductiva en lagartijas, está asociada con la temperatura, precipitación y fotoperiodo (Marion, 1982). Estos factores juegan un papel importante en el inicio y final de la actividad reproductiva en especies de ambientes tropicales estacionales, como en *Anolis nebulosus* (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), *Urosaurus bicarinatus* (Ramírez-Bautista y Vitt, 1998), *Sceloporus melanorhinus* (Ramírez-Bautista et al., 2006), y *A. communis* (Ramírez-Bautista y Pardo de la Rosa, 2002). Así también otros factores ecológicos pueden influir en la reproducción de las especies de lagartijas, por ejemplo, la disponibilidad del recurso alimento en el ambiente (Ballinger, 1977), depredación (Andrews, 1979) e interacciones con otras especies de lagartijas (Andrews, 1982; Smith y Ballinger, 1994), por lo que, las fluctuaciones de estos factores pueden ser el reflejo de las variaciones tanto morfológicas como de historias de vida (reproducción, demografía) en las lagartijas que habitan ambientes contrastantes (Andrews, 1982; Smith y Ballinger, 1994).

Actualmente, estudios comparativos que documenten las variaciones morfológicas y reproductivas entre poblaciones de isla y continente en *A. lineattissima* son prácticamente nulos; por lo que se espera que exista amplia variación respecto a estas características de historias de vida, tal como ha sido observado en *Anolis nebulosus* en la misma zona insular (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2014). Estas posibles variaciones fenotípicas pudieran estar relacionadas con el efecto de la variación de alimento, la competencia intra o interespecifica, y la magnitud de la depredación de cada ambiente (Andrews, 1979; Vitt et al., 2000). Por lo tanto, el objetivo de este estudio es comparar algunas características reproductivas de *A. lineattissima* de la Isla Cocinas y del continente (Xametla) en las costas del Pacífico México.

Materiales y métodos

Zona de estudio

La población insular se ubica en la Isla Cocinas (Fig 1), y forma parte de la Bahía de Chamela (CONANP, 2008), localizada a más de 2 km de distancia al continente (19° 32' 49" N y 105° 06' 35" O); presenta una altitud máxima de 55 msnm y un diámetro de 69 ha. El tipo de vegetación que predomina en la isla es bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo de acantilado y duna costera (Fig. 1). Mientras que la población de Xametla (19°32'5.15" N, 105°04'9.53"O), se ubica de 0 a los 120 msnm, y se ubica a poco más de 300 m en línea recta de distancia a las costas, el tipo de vegetación en Xametla es principalmente bosque tropical caducifolio y duna costera (Trejo-Vázquez, 1988; García, 2003). Tanto la Isla Cocinas como Xametla se localizan en el municipio de la Huerta, Jalisco, México (Fig. 1).

Trabajo de campo

Los muestreos se iniciaron en el mes de diciembre de 2011, y continuaron en los meses de marzo, junio, agosto, octubre y diciembre de 2012. Cada muestreo tuvo una duración de 10 días, cinco en la Isla Cocinas y cinco en Xametla donde fueron recolectados 55 hembras sexualmente maduras, de éstas, 26 corresponden a la población de la isla y 29 a la del continente. Todos los ejemplares fueron recolectados bajo el permiso de recolecta científica SGPA-DGVS/04989/11, emitido por SEMARNAT y avalado por las autoridades de la Estación de Biología "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Análisis morfológicos y reproductivos

Los ejemplares recolectados fueron sacrificados por medio del método de congelación, éste reduce la tasa metabólica y mueren sin sentir dolor (Ramírez-Bautista et al., 2013). Una vez sacrificados, se obtuvieron diversas medidas morfológicas tales como: longitud hocico-cloaca (LHC; mm), largo-cabeza (LC), ancho-cabeza (AC), brazo (BZ), antebrazo (AB), fémur (LF), tibia (TB) y cintura pélvica (CP). Éstas fueron tomadas con ayuda de un calibrador digital marca Vernier (precisión 0.1 mm), el peso se obtuvo con una pesola graduada (precisión 0.1 g). Una vez que los ejemplares fueron medidos y pesados, se fijaron con una solución de formol al 10% y preservados en alcohol al 70% (Ramírez-Bautista et al., 2008; Hernández-Salinas et al., 2010). Todos los ejemplares fueron depositados en la colección de anfibios y reptiles del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Todas las hembras utilizadas en este estudio fueron sexualmente maduras, a éstas se les realizó una incisión en la región ventral para identificar las distintas clases de folículos como: vitelogénicos (FV) y huevos (H). La talla mínima a la madurez sexual fue considerada como la talla más pequeña en las hembras que presentaban FV en el ovario o H en el oviducto (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997, 1998). Todas las clases de folículos fueron removidos y pesados a una precisión de 0.0001 g con ayuda de una balanza analítica para realizar los análisis y comparaciones posteriores (Ramírez-Bautista et al., 2008; Hernández-Salinas et al., 2010).

Para determinar el volumen del huevo entre poblaciones (isla-continente), se aplicó la fórmula de una elipsoide $V = 4/3 \pi (\text{largo}/2) (\text{ancho}/2)^2$ (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), utilizando el largo y ancho de cada huevo o FV, estas medidas fueron obtenidas con ayuda de un calibrador digital marca Vernier (precisión 0.1 mm). El tamaño de la puesta fue determinando por medio del conteo por separado de FV en el ovario o H en el oviducto de las hembras durante la estación reproductora; mientras que el potencial reproductor se estableció como el promedio del conteo del número de huevos en el oviducto y folículos vitelogénicos (Ramírez-Bautista y Pardo-De la Rosa, 2002). La frecuencia de la puesta fue determinada promediando el número de puestas de cada hembra considerando el total de FV y huevos en el oviducto (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997).

Por último, la masa relativa de la puesta (MRP) fue calculada como una medida adicional al esfuerzo reproductor de las hembras, utilizando el peso del huevo / (peso de la hembra-peso de la puesta) (Vitt y Congdon, 1978; Ramírez-Bautista et al., 2002).

Diseño estadístico

En ambas poblaciones, las descripciones y comparaciones se restringen únicamente a hembras sexualmente maduras. Para conocer si existen diferencias entre diversas variables morfológicas (LHC, LC, AC, LB, LA, LF, LT y CP) entre poblaciones (isla-continente), se realizaron comparaciones usando pruebas no paramétricas de *U* de Mann-Whitney (Zar, 1999). Para determinar diferencias en las variables peso y volumen del huevo, frecuencia de la puesta y LHC mínima a la madurez sexual entre poblaciones, se utilizaron pruebas paramétricas o no paramétricas según sea el caso, ya que la mayoría de las variables reproductivas no cumplieron con los supuestos de normalidad, por lo que fueron transformados a log 10 (Zar, 1999).

Todos los resultados se muestran ± 1 EE a menos que se indique lo contrario. Los análisis estadísticos fueron elaborados con ayuda del programa Statistica 7.0 (StatSoft Inc, 2004).

Resultados

Tamaño del cuerpo y madurez sexual

La LHC media de las hembras de la población de Xametla fue ligeramente mayor ($\bar{X} = 77.3 \pm 1.52, n = 29$) que en las hembras de la población de la Isla Cocinas ($\bar{X} = 74.3 \pm 0.92, n = 26$); sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas, y tampoco en las demás características morfológicas (Cuadro 1).

Por otro lado, tampoco se observaron diferencias en la LHC mínima a la madurez entre poblaciones, las hembras de la Isla Cocinas y Xametla se reproducen a la misma LHC (Xametla, $\bar{X} = 68.0 \pm 1.52, n = 29$; Isla Cocinas, $\bar{X} = 68.6 \pm 0.92, n = 26$; *U* Mann-Whitney = 325, *P* = 0.380).

Tamaño de la puesta y tamaño del huevo

Considerando sólo huevos en el oviducto, el tamaño medio de la puesta para las hembras de la población de Xametla fue similar ($\bar{X} = 2.0 \pm 0.01$ huevos, 2-2, *n* = 15) a la población de la isla ($\bar{X} = 2.2 \pm 0.11, 2-3, n = 16, U$ Mann-Whitney = 82.5, *P* = 0.213); pero no con folículos vitelogénicos, donde el tamaño de puesta fue mayor en las hembras de Xametla ($\bar{X} = 2.9 \pm 0.1, 2-4, n = 12$) que en las hembras de la isla ($\bar{X} = 1.9 \pm 0.16, 1-3, n = 11, U$ Mann-Whitney = 14.5, *P* = 0.001).

Por otro lado, el valor medio del peso del huevo en la población de Xametla fue mayor ($\bar{x} = 0.766 \pm 0.02$, 0.625-0.875, $n = 15$) que en la población de la isla ($\bar{x} = 0.643 \pm 0.01$, 0.555-0.702, $n = 16$; U Mann-Whitney = 40.0, $P = 0.0016$). Asimismo, el volumen medio del huevo de las hembras de la población de Xametla resultó también ser mayor ($\bar{x} = 640.5 \pm 23.5$, 519.8-785.4, $n = 15$) que para las hembras de la población de la isla ($\bar{x} = 483.2 \pm 27.4$, 293.1-683.4, $n = 16$; U Mann-Whitney = 36.0, $P = 0.0009$). El peso medio de folículos vitelogénicos en la población de Xametla también fue mayor ($\bar{x} = 0.082 \pm 0.034$, 0.013-0.412, $n = 12$) que en la población de la isla ($\bar{x} = 0.063 \pm 0.018$, 0.013-0.229, $n = 11$); sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (U Mann-Whitney = 57, $P = 0.579$); por último, el volumen medio de los folículos vitelogénicos fue ligeramente mayor en la población de isla ($\bar{x} = 73.3 \pm 22.3$, 9.69-233.4, $n = 11$) que en Xametla ($\bar{x} = 71.7 \pm 30.7$, 6.91-373.1, $n = 12$), pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (U Mann-Whitney = 48.0, $P = 0.267$).

Frecuencia de la puesta, potencial reproductor y masa relativa de la puesta

La frecuencia de la puesta entre hembras de ambas poblaciones durante la estación reproductora fue similar (U Mann-Whitney = 352.1, $P = 0.67$), ya que el valor medio para las hembras de la población de Xametla fue de $\bar{x} = 2.1 \pm 0.06$ (1-2, $n = 24$), y para las hembras de la Isla Cocinas de $\bar{x} = 2.03 \pm 0.03$ (1-2, $n = 26$). Tampoco se observaron diferencias en el potencial reproductor de las hembras entre poblaciones considerando solo folículos vitelogénicos y huevos, aunque el valor medio para las hembras de la población de Xametla fue ligeramente mayor ($\bar{x} = 2.7 \pm 0.19$, 2-5, $n = 24$) a las hembras de la población de la isla ($\bar{x} = 2.1 \pm 0.12$, 1-4, $n = 26$, U Mann-Whitney = 220.5, $P = 0.07$); en general, el potencial reproductivo total en la población de Xametla fue de 5.4 y para la población de la Isla Cocinas fue de 4.2 huevos. La masa relativa de la puesta (MRP) fue mayor en la población del continente ($\bar{x} = 0.07 \pm 0.004$; 0.47-0.105, $n = 15$) que en la isla ($\bar{x} = 0.06 \pm 0.003$; 0.048-0.093, $n = 16$, $t_{1,29} = 2.20$, $P = 0.03$).

Discusión

Tamaño del cuerpo y madurez sexual

Teorías sobre evolución en islas como “la regla de la isla” (Van Valen, 1973) y “Síndrome de la isla” (Novosolov et al., 2013), plantean una tendencia de gigantismo o

enanismo una vez que diferentes grupos de vertebrados como aves, mamíferos y reptiles han colonizado una isla (Foster, 1964; Van Valen 1973; Lomolino, 1985, 2005; Meiri et al., 2008; Welch, 2009). Sin embargo, recientes estudios han demostrado que la regla de la isla debe ser corroborada con un mayor número de estudios, ya que en pequeños mamíferos, esta regla no es consistente (Meiri et al., 2006; Welch, 2009). En lagartijas, Meiri (2007) ha mencionado que esta regla es muy evidente, principalmente en el género *Anolis* (Schwartz y Henderson, 1991); pues se ha observado que el fenotipo de algunas especies de este género en islas es muy plástico, logrado generar diferentes ecómorfos en función a la preferencia de perchas, tipos de microhábitat y alimento (Schwartz y Henderson, 1991; Irschick et al., 1997).

A la fecha, son escasos los estudios sobre reproducción en especies gonocóricas del género *Aspidoscelis* de ambientes insulares (Gallegos-Hernández et al., 1998; Elizalde-Rocha, 2007; Saldívar Rae et al., 2008). Los estudios de este género están dirigidos principalmente a especies partenogénicas de zonas insulares del sureste de México (Elizalde-Rocha et al., 2008). En otras especies de lagartijas se ha documentado amplia variación entre poblaciones de isla y continente; por ejemplo, en poblaciones de *Anolis nebulosus* (Hernández-Salinas y Ramírez-Bautista, 2014), y en especies de *Anolis* de islas del Caribe y continente (Andrews, 1979), en los que se analizan las diferencias en las características de historias de vida entre poblaciones y especies, las cuales son reflejo de las presiones del ambiente en que habitan (Andrews, 1979). En el mismo contexto se podría analizar las similitudes encontradas en la LHC de las hembras de *A. lineatissima* de ambas poblaciones, es decir, ser del mismo tamaño podría ser que están sometidas a las mismas presiones ambientales, o bien, que a esta talla les permite alcanzar la LHC mínima a la madurez sexual más pronto que a una talla mayor, y si el tamaño de la puesta por frecuencia está optimizada (entre 2 y 3 huevos), esto les favorece a tener una mayor frecuencia, como ocurre en especies *Anolis nebulosus* (Ramírez-Bautista y Vitt, 1997), y *Urosaurus bicarinatus* (Ramírez-Bautista y Vitt, 1998). Lo anterior sugiere que las hembras de ambas poblaciones, al inicio de su vida, la energía la dedican más al crecimiento, y a alcanzar la LHC mínima a la madurez más rápido, y posteriormente a esto, la energía la reparten al tamaño de la puesta y a la frecuencia de puesta, como sucede en otras especies del continente (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997).

Tamaño de la puesta y tamaño del huevo

La actividad reproductora en las hembras de *A. lineattissima* en la población de Xametla como en la Isla Cocinas comenzó al inicio del periodo de lluvias y terminó al inicio de las secas. Este patrón de actividad es similar a lo reportado por Ballinger y Schrank (1972) con *A. gularis* en el sureste de Texas, por Ramírez-Bautista et al. (2000) con *A. communis* en la región de Chamela, México, y por Zaldívar-Rae et al. (2008) con *A. costata* en la Isla Isabel en el Pacífico Mexicano. En la población de Xametla, siete hembras del mes de junio 2012 presentaron huevos en el oviducto y siete FV, mientras que en el mes de septiembre del mismo año, ocho hembras mostraron huevos y cinco FV. La producción de huevos y FV coincide con los mismos meses en los que Ramírez-Bautista et al. (2000) describiera la actividad reproductiva para *A. communis* de la misma zona de estudio. En contraste, en la Isla Cocinas, en el mes de marzo 2012, dos y tres hembras presentaron huevos y FV, respectivamente; en junio del mismo año, siete hembras mostraron huevos y FV: El número de hembras con huevos y FV incrementó en el mes de septiembre, y disminuyó en el mes de diciembre, sólo una hembra mostró huevos y otra FV. Esto indica que la actividad reproductiva de las hembras de *A. lineattissima* de la isla pudiera ser más larga que la del continente.

Es complicado explicar la similitud en el tamaño de la puesta y la LHC de las hembras entre poblaciones (isla-continente); sin embargo, considerando que el tamaño del huevo y la MRP es menor en la isla, implicaría que las hembras de cada población viven en ambientes con diferentes presiones durante la estación reproductiva, pero también es conocido que una puesta pequeña, volumen del huevo y una MRP pequeña favorece a las especies de forrajeo activo, las cuales presentan un cuerpo alargado y aplanado dorsoventralmente para escapar con éxito a los depredadores (Vitt y Congdon, 1978). Estas características también son menores a las encontradas en poblaciones del continente, lo que indica que las poblaciones varían entre estaciones y años, reflejo de las variaciones ambientales, principalmente en las fluctuaciones del recurso alimento (Ballinger, 1977; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista et al., 2000).

Los valores de la MRP podrían representar una restricción filogenética en el género *Aspidoscelis*, debido a que presenta un tipo de forrajeo activo y un rápido escape a los depredadores, tal como fue demostrado por Vitt y Congdon (1978) quienes sugieren que las especies ágiles y de forrajeo activo filogenéticamente presentan una MRP pequeña. Sin embargo, esta característica reproductiva fue diferente entre poblaciones, y mayor en la población de Xametla lo que indica que si el tamaño del

huevo fue mayor en la población de Xametla las crías al nacer serán de mayor talla que las crías de la isla, por lo que, podríamos sugerir que las crías de esta población pueden ser más exitosas al escape de los depredadores que los de la población de la isla, donde la MRP fue menor, indicando que posiblemente la intensidad de la depredación y la competencia son menos intensas.

Agradecimientos.- Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de Uriel Hernpandez Salinas (UHS) estudiante del programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Beca CONACyT (# 233168) y financiamiento del proyecto FB1580/JM001/12 CONABIO. Se agradece a Christian Berriosabal Islas, Diego Juárez, Luis. M. Badillo, Abraham Lozano y Daniel Lara Tufiño por la colaboración en campo y apoyo logístico. Asimismo, se le agradece a las autoridades de la Estación de Biológica "Chamela" y la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por todas las facilidades brindadas en campo y a SEMARNAT por proporcionar el permiso de investigación (# SGPA DGVS/04989/11), así como al proyecto FOMIX-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a etapa por proporcionar recursos para el trabajo de campo.

Literatura Citada

- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Andrews, R.M. 1982. Spatial variation in egg mortality of the lizard *Anolis limifrons*. *Herpetologica* 38: 165-171.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Casas-Andreu, G. 1992. Anfibios y reptiles de las Islas Marías y otras islas adyacentes a la costa de Nayarit, México. Aspectos sobre su biogeografía y conservación. Universidad Nacional Autónoma de México. *Anales del Instituto de Biología* 63: 95-112.
- Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas (2008). Santuario Islas de La Bahía de Chamela Islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y

- Submarino en la Bahía de Chamela, Jalisco, México” Programa de Conservación y Manejo. México.
- Elizalde-Rocha, S.P. 2007. Evolución y sistemática de las lagartijas partenogenéticas del género *Aspidoscelis* (Squamata: Taiiidae) de la península de Yucatán, México. Tesis de Licenciatura, facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Estado de México, México.
- Foster, J.B. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-235.
- García, A. 2003. Biogeography, ecology and conservation of tropical dry forest herpetofauna in Western Mexico. Tesis Doctoral. University of New Mexico. Albuquerque. USA.
- Hernández-Gallegos, O., N.L. Manríquez-Morán, R.R. Méndez-de la Cruz, M. Villgrán-Santa Cruz M. y O. Cuellar. 1998. Histocompatibility in parthenogenetic lizards of the *Cnemidophorus cozumela* complex from the Yucatan Peninsula of México. *Biogeographica* 74: 117-124.
- Hernández-Salinas, U., y A. Ramírez-Bautista. 2014. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zoologica* doi: 10.1111/azo.12086.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, A. Leyte-Manrique. y G.R. Smith. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, México. *Herpetologica* 66: 12-22.
- Irschick, D.J., J.L. Vitt, P. Zani. y J.B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191-2203.
- Leyte-Manrique, A. y A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 55: 98-103.
- Lomolino, M.V. 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125: 310-316.
- Lomolino, M.V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683-1699.
- Marion, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperature reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizards *Sceloporus undulates*. *Herpetologica* 38: 26-39.

- Mata-Silva, V. y A. Ramírez-Bautista. 2005. Reproductive characteristics of two syntopic, widely foraging lizards, *Aspidoscelis deppii* and *Aspidoscelis guttata* from Oaxaca, México. *The Southwestern Naturalist* 50: 262-267.
- Meiri, S., T. Dayan. y D. Simberloff. 2006. The generality of the island rule re-examined. *Journal of Biogeography* 33: 1571-1577.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16: 702-708.
- Meiri, S., N. Cooper. y A. Purvis. 2008. The island rule: made to be broken? *Proceeding The Royal Society B* 275: 141-148.
- Murphy, R.W. y F.R. Mendez De La Cruz. 2010. The herpetofauna of Baja California and its associated islands. pp. 239-273. En: L.D. Wilson, J.H. Townsend y J.D. Johnson (Eds). *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Utah: Eagle Mountain Publishing, LC.
- Novosolov, M., P. Raia. y S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22: 184-191.
- Pianka, E.R. 1992. A land of lizards. *Landscape* 7: 10-16.
- Ramírez-Bautista, A. 2004. Diversidad de estrategias reproductivas en un ensamblaje de lagartijas de una región tropical de la estacional de las costas del pacífico mexicano. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 12: 7-16.
- Ramírez-Bautista, A. y J.L. Vitt. 1997. Reproductive in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista A. y J.L. Vitt. 1998. Reproductive Biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *The Southwestern Naturalist* 43: 381-390.
- Ramírez-Bautista, A. y D. Pardo-De la Rosa. 2002. Reproductive cycle and characteristics of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, México. *The Southwestern Naturalist* 47: 205-214.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia. y J.L. Vitt. 2000. Reproductive ecology of the echiotail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 3: 712-722.
- Reeder, T.W., C.J. Cole. y H.C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365: 1-61.

- Schwartz, A. y R.W. Henderson. 1991. Amphibians and reptiles of the west Indies: Descriptions, distributions and natural history, University of Florida Press, Gainesville.
- Smith, G.R. y R.E. Ballinger. 1994). Variation in individual growth rates in the tree lizards, *Urosaurus ornatus*: effects of food and density. *Acta Oecologica* 15: 317-324.
- Statsoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stejneger, L. 1899. Reptiles of the Tres Mariás and Islands. *North America Fauna* 14: 63-71.
- Trejo-Vázquez, I. 1988. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y suelo. Tesis Doctoral en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias UNAM, México. DF.
- Van Valen, L. 1973. Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27: 27-35.
- 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.
- Vitt, J.L. y G.L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). pp. 211-243. En: J.W. Wright y L.J. Vitt LJ (Eds.). *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman.
- Vitt, L.J., T.C.S. Avila-Pires, P.A. Zani. y M.C.E. 2002. Life in shade: The ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to Ecologically Similar Anoles. *Copeia* 2: 275-286.
- Welch, J.J. 2009. Testing the island rule: primates as a case study. *Proceedings of The Royal Society B* 276: 675-682.
- Zaldívar-Rae, J., H. Drummond, S. Ancona-Martínez, N.L. Manríquez-Morán. y F.R. Méndez-De La Cruz. 2008. Seasonal Breeding in the Western Mexican Whiptail Lizard *Aspidoscelis costata* on Isla Isabel, Nayarit, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53: 175-184.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Zweifel, R.G. 1960. Results of the puritan-American museum of natural history expedition to western Mexico. Herpetologi of the Tres Marías Islands. Bulletin of the American Museum of Natural History 119: 77-128.

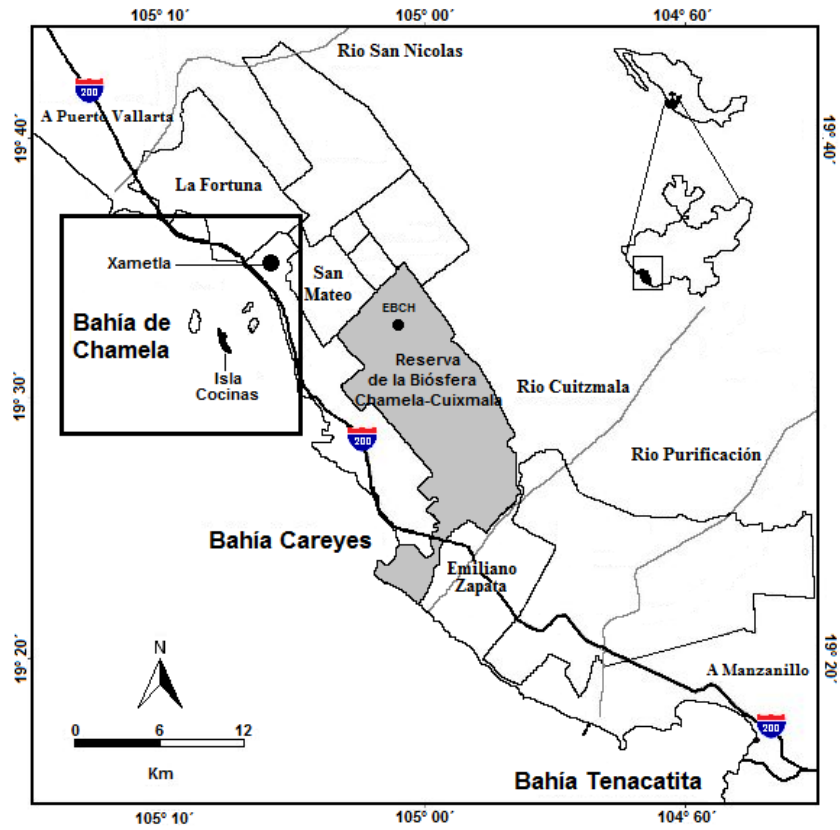
Leyenda de figura

Fig 1. Ubicación de las áreas de estudio. En el recuadro superior izquierdo se señala la ubicación de la isla Cocinas en la Bahía de Chamela, así como la localidad de Xametla.

Cuadro 1. Estadísticos de las pruebas de U de Mann-Whitney para la comparación morfológica de las hembras de *Aspidoscelis lieattissima* de la población de Xametla e Isla Cocinas.

Variables (mm)	Xametla			Isla Cocinas			U	P >
	$\bar{X} \pm EE$	Min	Max	$\bar{X} \pm EE$	Min	Max		
LHC	77.3 ± 1.52	68	95.1	74.3 ± 0.92	68.6	87.6	325	0.38
LC	17.5 ± 0.34	15.2	22.6	17.3 ± 0.16	15.9	19.4	348	0.62
AC	9.9 ± 0.19	8.7	12.8	9.7 ± 0.09	8.9	10.6	355	0.71
LB	9.0 ± 0.24	6.7	12.3	8.7 ± 0.22	5.8	10.9	336	0.48
AB	8.5 ± 0.23	6.5	11.9	8.2 ± 0.17	5.9	10.3	321.5	0.34
FM	14.5 ± 0.31	12.2	18.6	14.0 ± 0.21	11.9	15.7	339	0.52
TB	13.6 ± 0.35	10.6	18.3	13.6 ± 0.22	11.7	15.7	345	0.58
CP	7.1 ± 0.19	5.1	9.5	6.9 ± 0.59	5.9	8.1	349.5	0.47

Figura 1



CAPÍTULO III

Temporal variation in feeding habits of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidea), from island and mainland in Mexican Pacific

Abstract. Previous studies have shown that diet may vary among age classes in lizard species that inhabit contrasting environments, because they feed on different prey types/ sizes. The purpose of this study is to compare the feeding habits among seasons, sexes, and age classes of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* from two contrasting environments: island (San Pancho Island, SPI) and mainland (Biological Field Station Chamela, BFSC), on the Pacific Coast of Mexico. Feeding habits of *A. nebulosus* from SPI and BFSC were generalist and insectivorous. During dry season, prey number consumed by lizards from SPI was lower than that of lizards from BFSC. In both populations (SPI and BFSC), most numerical and volumetric data of prey items consumed by females and males for both age classes (adults and juveniles) were adult coleopters, formicids, orthopterans and spiders. These results are indicative that there are no ontogenetic changes in the diet of *A. nebulosus*, but present a high dietary overlap in both populations. Selection of this kind of preys by lizards from both age classes could be an overall trend of the most species of *Anolis*, or opportunistic behavior toward the most abundant prey types that occur among seasons and years. However, studies that verify these results, and demonstrate how energy is partitioned in foraging activities (territorial defense, escape, mating, and reproduction) for each population.

Key words: Feeding habits, age classes, *Anolis nebulosus*, island, mainland, Mexico.

Introduction

Insular biota is considered as reference for comparisons of continental biota, due to the phenotypic changes in ecological features that occur in this, such as body size, reproduction, behavior, and feeding habits (Losos et al., 1991; Clegg and Owens, 2002). Regarding to trophic ecology, it has been documented that in lizard species with high population densities (Schoener and Schoener, 1980), low food availability (Andrews, 1979), hard drought (Olesen and Valido, 2003), and low risk of predation (Novosolov et al., 2013) are the main factors on the variation of the feeding habits. In lizards, empirical studies have tested that herbivory is associated with insular environments and large body sizes (Damme, 1999). An explanation for this hypothesis is based on that lower availability of arthropods exists in islands than in mainland; therefore, lizards from islands should exploit other feeding resources, such as seeds, leaves, flowers, and stems as supplementary diet (Dutra et al., 2011). However, herbivory has evolved in lizards of large body size, but this hypothesis has not been tested in islands (Cooper and Vitt, 2002). Instead, it has been shown that densities of arthropods in islands are high. These densities vary with the conditions of the environments (i.e., amount of precipitation among years), which lead to a competition or overlap of feeding niche between sexes, age classes, and species (Paulissen, 1987; Dutra et al., 2011).

Lizard species of the *Anolis* genus (361 species; Losos et al., 2006) are arboreal and inhabit in open areas of insular (155 species; Losos et al., 2006) and mainland environments (206 species; Losos and Ricklefs, 2009). Studies focused on species of this genus from insular environments have been addressed on evolution of morphological characters in relation to their ecological function (Irschick et al., 1997), behavior (Losos et al., 1991), reproduction (Andrews, 1979; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997), and demography (Andrews, 1976; Andrews and Nichols, 1990; Ramírez-Bautista, 1995). However, nothing is known about comparisons on feeding habits between island and mainland populations of a single species of *Anolis*. Therefore, the aims of this study are: 1) to analyze and compare the diet among seasons, age classes, and sexes of *A. nebulosus* from island and mainland of the Mexican Pacific Coast; and 2) to recognize whether exist ontogenetic changes in the diet of this species, such as has been suggested in other lizard species (Floyd and Jenssen, 1983).

Material and Methods

Study area

This study was carried out in two different environments belonging to the municipality of La Huerta, Jalisco, Mexico: San Pancho Island (SPI; (19°32'0.45''N, 105°05'2.61''O; 55 m elevation) at 800 m from the continent, and mainland, Biological Field Station Chamela (BFSCH) (19°31'31.8''N, 105°03'44.5''O, Datum WGS84; 55 m elevation). The former locality has a vegetation type of tropical dry forest and xeric scrublands, while the latter is tropical dry forest, patches of deciduous forest, and thorny scrub (García, 2003; CONANP, 2008).

Fieldwork

Six samplings were conducted in this study, three during dry season and three in wet season. The surveys in the dry season were made in December 2011, and March and December 2012; and in the wet season were in June, August, and October 2012. In these periods, adult males and females, and juveniles from both sexes were collected. Samplings were made at midday, in which lizards had enough time to foraging and feeding. After collects, lizards were killed by freezing to avoid digestion (Luria-Manzano, 2013). Later in the laboratory, all lizards were fixed (10% formalin) and preserved in ethylic alcohol (70%). All specimens were housed in the collection of amphibians and reptiles from Centro de Investigaciones Biológicas (CIB), of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Analysis

The following linear measurements were taken to the nearest of 0.01 mm on necropsied lizards: snout-vent length (SVL), and head width (HW), in order to relate these morphological variables with prey characteristics (Leyte-Manrique and Ramírez-Bautista, 2010). The stomach contents of all specimens collected in both populations were analyzed. Insects and arachnids were removed (from the stomach contents) and weighed to the nearest of 0.0001 g. Later, the prey items were placed in a petri dish, where the length, width and height of each prey item was measured with a caliper, when it was possible (0.01 mm; Luria-Manzano, 2013). All prey items (integers and semi digested) eaten by the lizards were identified to order level based in keys for this kind insects (Morón et al., 1997; Triplehorn and Johnson, 2005); Hymenoptera order was divided in two groups: formicids (ants) and non-formicids (wasps and bees; Luria-Manzano, 2013). Other prey

items such as Coleoptera, Hymenoptera and Lepidoptera were identified as larvae or adult; in addition, the presence of vegetable matter, such as leaves, seeds, stems and/or fruit, and inorganic materials (rock) was recorded. We determined the abundance of each prey item eaten by males and females from each age classes (number of individuals each prey category), occurrence frequency (proportion of stomachs containing certain category of prey), and volume (mm^3) by using the formula for volume of an ellipsoid (Duré et al., 2009): $V = 4/3 \pi (\text{length}/2) (\text{width}/2)^2$.

With abundance, volume, and frequency data, we obtained the importance food value from each prey item in the diet of each age class from both sexes, according to the formula by Biavati et al. (2004): $I = (F\% + N\% + V\%) / 3$, where F = occurrence percentage, N = numerical percentage, and V = volumetric percentage. Furthermore, we performed two-factor ANOVA's in order to identify for differences in the number of prey consumed or the volume of the stomach contents of adult males and females, between populations (island-mainland) and seasons (dry-wet). However, for young individuals one-factor ANOVA was performed to test the effect of dry season on the diet. On the other hand, a Spearman's rank correlation was performed (Luria-Manzano, 2013) in order to test for a relationship between morphology of the predators (SVL vs HW) and number and volume of prey. Finally, to determine whether there are differences in the use of food resource between season (dry-wet), sex, and age classes in each population, we calculated the food resource overlap among all possible combinations by using Pianka O_{jk} index (Pianka, 1973): $O_{jk} = \sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik} / \sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}$, where P_{ij} and P_{ik} are the proportions used by i resource by species j and k , respectively. This index is from 0 when the overlap is zero, when the type of diet is distinct between age classes and/or sexes, and 1 if the overlap of the food is identical between pairs (Pianka, 1973). This analysis was performed using the program Ecological Methodology ver. 7.0.

Mean values are presented ± 1 SE and significance was set as $P < 0.05$. All data were log transformed in order to adjust them to a normal distribution (Zar, 1999). Statistical analyses were performed using Statistica ver. 7.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

Results

Seasonal diet composition

A total of 162 individuals of *Anolis nebulosus* were collected, of these, 77 from SPI and 85 from BFSC. In the dry season, 49 adult lizards (24 males and 25 females) and 10 juveniles (females)

were collected in SPI; while in BFSCH, 62 adult lizards (41 males and 21 females) and 13 juveniles (7 males and 6 females) were collected.

During the wet season, the lowest number of lizards in both populations was recorded, which all were adult: 8 males and 10 females from SPI, and 5 males and 5 females from BFSCH. Males (Mann-Whitney $U = 1.91.0$, $P = 0.0015$) and females (Mann-Whitney $U = 130.0$, $P = 0.0001$) from SPI were larger in SVL than those of BFSCH.

Vegetable matter was found in the stomach contents in 5 adult males and 3 females from SPI, and 5 males and 2 females from BFSCH. The diet of both sexes and age classes (juveniles and adults) was composed by 12 prey items for SPI, and 14 prey items for BFSCH; from these, a total of 560 and 908 preys were recorded, respectively, which belong to the class Insecta and Arachnida (Tables 1-3). In the dry season, adult males from both populations feed on a larger number of prey items than during the wet season. In addition, higher values of importance food index, numerical, frequency and volumetric showed that adult coleopteran and orthopteran were the most consumed preys by males from both populations during the dry season (Table 1 and 2). Moreover in the wet season, the most abundant and greater volume of prey items in the diet of adult males from SPI were adult coleopteran and lepidopteran larvae, whereas for BFSCH were spiders and coleopteran larvae (Table 2). Also, the importance food index in this season revealed that lepidopteran larvae were the main preys in SPI and spiders in BFSCH (Table 1 and 2).

In the dry season, females from SPI were fed with a higher prey items than those of the wet season (Table 1); similar pattern to the adult males from both populations, but different for females from BFSCH (Table 2). During dry season, numerical, frequency and volumetric data in the diet of adult females from SPI showed that ants (Hymenoptera, Formicidae), orthopteran and adult coleopteran were the most consumed prey items by lizards (Table 1); whereas for females from BFSCH were adult coleopteran, orthopteran and hymenopteran (no Formicidae; Table 2). Concerning importance food index during dry season, grasshoppers and adult coleopteran were the prey items most consumed by lizards from SPI and BFSCH, respectively (Table 2). In the wet season, according to numerical, frequency and volumetric data, spiders were the prey item most consumed by lizard females in SPI, but not for females from BFSCH, that preferred hymenopteran (no Formicidae; Table 2).

Finally, prey for juvenile (males and females) from both populations was similar to adults, adult coleopteran and formicids were well represented as numerical and frequency, whereas

orthopterans as volumetrically (Table 3). With regard to the importance food index, diet of juvenile females from SPI was similar to juvenile males from BFSCH (Table 3), both groups preferred for their food to the hymenopteran (Formicidae) and adult coleopteran, whereas juvenile females from BFSCH, adult coleopterans and hymenopteran no formicids were the most preferred (Table 3).

Variation between number and volume of prey consumed

There was no difference between seasons or populations in the prey number consumed by adult females and males; however, a significant difference was found for both seasons and populations in the volume of stomach contents of both sexes (Table 4). In addition, any interaction was found between seasons and populations in the prey number consumed, or volume of stomach consumed for both sexes (Table 4). In juveniles, significant differences were found in prey number consumed by lizards between populations ($F_{2,31} = 3.70$; $P = 0.03$), but not in the volume of stomach contents ($F_{2,31} = 2.47$; $P = 0.10$).

Only the correlation between SVL vs prey number consumed and SVL vs volume of stomach contents in adults females from BFSCH was significant, likewise HW vs larger prey in males from BFSCH, and SVL vs prey number consumed in males from SPI was significant (table 5).

Food overlap

Even though food overlap from both populations was higher in the dry season, this overlap was even slightly higher in SPI than BFSCH population (Table 6). In the dry season, all ages classes (adult and juveniles) and sex (males and females) showed the highest values of food overlap; while in mainland the lower value of food overlap between adult females and males was observed during the wet season (Table 6).

Discussion

Ecological response in lizards from islands has evolved according to the prey diversity available in the habitat, and the variation in diversity of preys that occurs among islands and mainland (Pérez-Mellado and Corti, 1993). Although has been mentioned that feeding habits of most lizard species from islands are related to herbivory (Case, 1978; Damme, 1999), this study showed that

A. nebulosus diet from SPI and BFSCH populations is generalist, opportunistic and strongly insectivorous. This pattern is similar to other species of the genus *Anolis*, such as *A. oculatus*, *A. limifrons* and *A. humilis* from island and mainland populations reported by Andrews (1979). This author found that males and females of *A. oculatus* were fed with higher frequency by ants and adult coleopteran; while *A. limifrons* by lepidopteran larvae, ants and spiders; and *A. humilis* by lepidopteran larvae, ants and holometabolous larvae. Scarce resource of arthropods in islands has been suggested as an environmental pressure that is able to force one or two lizard species to undergoing an intense intraspecific and intrageneric competition by the environmental resources (Floyd and Jenssen, 1983; Damme, 1999; Dutra et al., 2011). Thus, these lizards adopt another foraging strategy, such as herbivory (Olesen and Valido, 2003). However, our results no support this hypothesis, because males and females from different age classes of *A. nebulosus* are insectivorous; such as has been documented for *Anolis* species that inhabit islands and mainland (Schoener, 1968; Floyd and Jenssen, 1983, 1984). We consider that scarce vegetation matter found in the stomach contents of males and females from both populations of this study is considered as accidental.

Diet of males and females from both age classes and populations were based on arthropods, the consumption was different, and it means this varied between males and females and populations (Table 1-3). During dry season, number and volume of prey items consumed by lizards from SPI and BFSCH were higher than those from wet season. Same pattern showed the diet of males and females of *A. oculatus* from Dominica Island, which was composed by high insect diversity in the dry season, and was related to emergence of green vegetation (Janzen and Schoener, 1968; Andrews, 1979). Likewise, Floyd and Jenssen (1983) observed that during dry season, *A. opalinus* were fed by a high number of prey items, but of smaller sizes, whereas in the wet season, lizards ate preys of larger sizes. These authors suggest that availability of prey sizes in the environment respond to the nutrient changes, humidity and temperature of the environment.

No differences were found between seasons or populations in the prey number consumed by lizards. In contrast, significant differences were found between seasons and populations in the total prey volume consumed by adult males and females. These differences could be due to different factors, such as to the differential availability of consumption of prey types for each population, reproductive activity (Gadsden et al., 2006), or variation on prey selection by lizards

(Bonansea and Vaira, 2007; Luria-Manzano, 2013). Higher prey volume in stomach contents of males and females from both SPI and BFSCH populations coincides with non-reproductive season (dry season), in which both sexes foraging as they are able to do in order to store fat bodies and use them in the next reproductive season (wet season, Ramírez-Bautista and Vitt, 1997). In addition, the number and volume of prey are low during reproductive season, and females and males feeding less because they spend more time reproducing than foraging (May-June, Ramírez-Bautista and Vitt, 1997).

Numerical and volumetric values indicated that the adult coleopteran, hymenopteran (formicids and no formicids), lepidopteran larvae, orthopteran and spiders were the most prey items consumed by males and females from both age classes and populations. These data suggest that these kinds of preys provide a great deal and quality of energy to the lizards to growth, survival and reproduction (Floyd and Jenssen, 1983; Paulissen, 1987). Likewise, the prey items eaten by juveniles and adult lizards from both populations could be related with foraging and perch schedules during both wet and dry seasons, which may also reveal differences in food overlap (Schoener, 1968; Floyd and Jenssen, 1983). Accordingly, Lister and García (1992) in a population of *A. nebulosus* showed that during dry season, adult males and females foraging after juveniles, and sub-adults did on leaf litter; the authors connect this behavior to the high density of predators (spiders of the genus *Nephila*) during wet season.

The highest values of importance food index of adult males and females from both populations indicate that adult coleopteran, orthopteran, lepidopteran larvae, hymenopteran (no formicids) and spiders are the most consumed prey types (Table 1 and 2); and for juvenile lizards, were hymenopteran (formicids and no formicids) and adult coleopteran the most important food during both seasons (Table 3). These data indicate that there are no ontogenetic changes in the diet from juveniles to adult, because this study showed that juveniles may feed of the same prey types than adults in both wet and dry seasons. Our results are consistent with those of Floyd and Jenssen (1983), who identified that juveniles and sub-adults of *A. opalinus* were fed by a greater number and quantity of prey types than adults. However, even though were not observed ontogenetic changes in the diet of *A. nebulosus* from both SPI and BFSCH populations, the similarities of preferences of prey by males and females and age classes from each population could result in a high grade of food overlap between seasons (wet and dry). Such is the case for other lizard species from island and mainland (Andrews, 1979; Garda et al., 2012).

The grade of food overlap could be for shortage of food, which causes an intense intraspecific competition between sexes and age classes (Floyd and Jenssen, 1983); and because larger predators in SVL eat greater number and volume of prey (Schoener, 1974). Dietary overlap observed in both populations was higher compared with other species of the genus previously analyzed (Andrews, 1979). The high degree of overlap in the population of the SPI could be related to the similar amount of frequency and volume of the prey consumed between sexes and age classes. Butler et al. (2000) have mentioned that the sexual dimorphism observed in populations from islands (males larger than females) is related to the high similarity in eating habits between sexes. In contrast, in the continental population, the lowest degree of dietary overlap can be represented by higher prey abundance, such as has been observed in the mainland, where there is a greater availability of these (Andrews, 1979). In addition, Ramírez-Bautista and Vitt (1997) found that the scarcity of sexual dimorphism could be given in response to a lower intensity of competition for food between sexes, such as was observed in a mainland population of *A. ventrimaculatus* from a tropical environment of Colombia (Barragán-Contreras and Calderón-Espinosa, 2013).

Few significant relationships were found in SVL vs prey number consumed, SVL vs volume of stomach contents, and HW vs larger prey volume in males and females adults of both populations (Table 5), therefore, it suggest that both juvenile and adult lizards consumed similar prey items in number and sizes, which confirms a high overlapping in the alimentary niche of lizards. Schoener (1974) and Andrews (1979) found no relationships between morphological features (SVL) and prey size in *A. limifrons* and *A. humilis*, however, these characteristics were related in *A. oculatus*, being larger in SVL than former species. Andrews (1979) showed that larger anoles in SVL monopolize the larger prey items, but it was not the case for larger anoles from SPI in this study, because adult females and juvenile individuals ate similar prey sizes.

In conclusion, the results of this study showed that *A. nebulosus* diet from both populations is generalist, opportunistic and strongly insectivorous, and that abundance of insects consumed was lower in SPI than BFSCH populations, a similar pattern found in other studies from islands (Andrews, 1979; Floyd and Jenssen, 1983). However, although prey items more consumed by males and females of both age classes and populations were similar, they were different in importance food index. Additionally, no ontogenetic changes were found in the diet from juveniles to adult, because juveniles may feed of the same prey types than adults in both wet

and dry seasons. In addition, it is important to test the influence of the food as energy in the variation of life history such as growth rate, survivorship, egg/breeding size, clutch/litter size, size at hatching in lizard species, as is the case of *A. nebulosus*.

Acknowledgments

This study is part of the Ph.D. research by the senior author (UHS), in the Program of Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. Thank C. Berriozabal-Islas, D. Juárez-Escamilla, L.M. Badillo, and D. Lara-Tufiño for their logistical assistance. Also thank the authorities of the Biological Field Estation Chamela from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for making facilities available during this study. Also acknowledge SEMARNAT for providing the scientific permit (No. SGPA DGVS/04989/11) to carry out this investigation. Thank to the scholarship granted to the first author (UHS, Number 233168) by CONACyT and the projects CONABIO JM001 and FOMIX-CONACyT Hidalgo 191908 “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (tercera etapa)” for supporting the field work.

Literature Cited

- Andrews, R. M. 1976. Growth Rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Andrews, R.M. and J.D. Nichols. 1990. Temporal and spatial variation in survival rates of the tropical lizard *Anolis limifrons*. *Oikos* 57: 215-221.
- Barragán-Contreras, L.A and M.L.Calderón-Espinosa. 2013. What do *Anolis* eat?: evaluation of sexual dimorphism and geographic variation in the diet of *Anolis ventrimaculatus* (Squamata: Dactyloidae) in Colombia. *Actual Biology* 99: 199-208.
- Biavati, G.M., H.C. Wiederhecker and G.R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 38: 510-518.
- Bonanse, M.I. and M. Vaira. 2007. Geographic variation of the diet of *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) in northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 41: 231-236.

- Butler, M.A., T.W. Schoener, and J.B. Losos. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54: 259–272.
- Case, T.J. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59: 1–18.
- Clegg, S.M. and I.P.F. Owens. 2002. The ‘island rule’ in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269: 1359-1365.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2008. Santuario Islas de La Bahía de Chamela Islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino en la Bahía de Chamela, Jalisco, México” Programa de Conservación y Manejo. México.
- Cooper, W. E., Jr., and Vitt, L. J. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology* 57:487-517.
- Damme, R.V. 1999. Evolution of herbivory in lacertid lizards: Effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology* 33: 663-674.
- Duré, M.I., A.I. Kehr and E.F. Schefer. 2009. Niche overlap and resource partition among five sympatric bufonids (Anura: Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa* 8: 27-39.
- Dutra, F., C.C. Siqueira, D.Vrcibradic, M.C.Kiefer and C.F.D. Rocha. 2011. Plant consumption of insular and mainland populations of a tropical lizard. *Herpetologica* 67: 32-45.
- Floyd, H.B and T.A. Jenssen. 1983. Source Food Habits of the Jamaican Lizard *Anolis opalinus*: Resource partitioning and seasonal effects examined. *Copeia* 2: 319-331.
- Floyd, H. B., and T. A. Jenssen. 1984. Prey diversity comparisons between stomach and hindgut of the lizard, *Anolis opalinus*. *Journal of Herpetology* 18:204-205.
- Gadsden, H., M.L. Dávila-Carrasco and R. Gil-Martínez. 2006. Reproduction in the arenicolous mexican lizard *Uma exsul*. *Journal of Herpetology* 40: 117-122.
- García, A. 2003. Biogeography, ecology and conservation of tropical dry forest herpetofauna in Western Mexico. Ph.D. University of New Mexico. Albuquerque. USA.
- Garda, A.A., G.C. Costa, F.G.R. França, L.G. Giugliano, G.S. Leite, D.O. Mesquita, C. Nogueira, L. Tavares-Bastos, M.M. Vasconcellos, G.H.C. Vieira, L.J. Vitt, F.P. Werneck, H.C. Wiederhecker and G.R. Colli. 2012. Reproduction, body size, and diet of *Polychrus*

- acutirostris* (Squamata: Polychrotidae) in two Contrasting environments in Brazil. *Journal of Herpetology* 46: 2-8.
- Irschick, D.J., L.J. Vitt, P. Zani and J.B. Losos. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191-2203.
- Janzen, D. H. and T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Leyte-Manrique, A. and A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Southwestern Association of Naturalists* 55: 98-103.
- Lister, B. and A. García. 1992. Seasonality, predation and, behavior of a mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733.
- Losos, J.B., O.J. Sexton, R.M. Andrews, and A.L. Schuler. 1991. Behavior, Ecology, and Locomotor Performance of the Giant Anole, *Anolis frenatus*. *Caribbean Journal of Science* 27: 173-179.
- Losos, J.B., R.E. Glor, J.J. Kolbe, and K. Nicholson. 2006. Adaptation, speciation, and convergence: a hierarchical analysis of adaptive radiation in Caribbean *Anolis* lizards. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:24-33.
- Losos, J.B. and R.E. Ricklefs. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457: 830-836.
- Luria-Manzano, R. 2013. Ecología trófica del ensamble de anuros tiparios de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla, México. Master's Thesis, Universidad Autónoma del Estrado de Hidalgo, México. p 80.
- Morón, M.A., B.C. Ratcliffe and C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleóptera: Lamellicornia. Vol. I Familia Melolothidae. CONABIO, México.
- Novosolov, M., P. Raia and S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22: 184-191.
- Olesen, J.M. and A. Valido. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.
- Paulissen, M.A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia* 71: 439-446.

- Pérez-Mellado, V. and C. Corti. 1993. Dietary adaptations and herbivory in lacertid lizards of the genus *Podarcis* from western Mediterranean islands (Reptilia:Sauria). *Bonner Zoologische Beiträge* 44: 193-220.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. PhD dissertation. Universidad nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A., and L. J. Vitt. 1997. Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of México. *Herpetologica*, 53(4): 423-431.
- Schoener, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704–726.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener, T.W. and A. Schoener. 1980. Densities, sex ratios, and population structure in four species of Bahamian *Anolis* lizards. *Journal of Animal Ecology* 49: 19-53.
- Triplehorn, C.A. and N.F. Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects, 7th Edition. Brooks/Cole Cengage Learning. E.U.A.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. USA.

Table 1. Diet composition by adult males and females from San Pancho Island (SPI) during wet and dry season. Mean value of lizard snout vent length (SVL) and range in parentheses; importance food index (IA), abundance (Ab), and volume (Vol) each prey category.

SPI												
SVL Prey item	Males						Females					
	wet			dry			wet			dry		
	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
	$\bar{X} = 49.6 (32-56)$						$\bar{X} = 41.9 (40-47)$					
Araneae	11.9	2	103.1	8.9	14	291.6	27.3	13	674.2	8.9	9	340.3
Coleoptera												
Adult	19.1	5	127.7	20.2	29	1899.7	26.7	18	305.7	15.7	33	343.9
Larvae				4.8	7	107.3				2.4	2	81.7
Hymenoptera												
Formicidae	4.2	1	0.5	17.3	62	298.9	11.9	15	38.2	21.4	48	593.1
No Formicidae	17.4	4	111.5	6.8	12	300.5	23.5	14	506.7	19.1	30	1235.9
Isoptera				9.4	27	655.4				3.1	3	1.6
Lepidoptera												
Adult				1.3	1	113.1						
Larvae	25.6	5	309.9	1.6	4	78.5						
Orthoptera	17.6	4	29.3	18.9	17	3745.9	10.5	3	258.1	25.6	23	2550.3
Diptera												
Adult	4.2	1	2.1	5.2	10	860.6				2.9	15	0.5
Larvae				5.6	7	434				1.1	1	8.4
Total	100	22	684.2	100	190	8785.4	100	63	1782.9	100	164	5155.6

Table 2. Diet composition by adult males and females from Biological Field Station Chamela (BFSCH) population during wet and dry season. Mean value of lizard snout vent length (SVL) and range in parentheses; importance food index (IA), abundance (Ab), and volume (Vol) each prey category.

BFSCH													
SVL Prey item	Males						Females						
	wet			dry			wet			dry			
	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	
	$\bar{X} = 38.8 (32-47)$						$\bar{X} = 39.6 (34-44)$						
Araneae	59.3	8	247.1	12.7	20	633.4	16.3	5	201.5	17.7	23	352.8	
Coleoptera													
Adult	16.1	2	23.6	27.6	64	962.1	20.4	9	237.7	23.9	45	499.9	
Larvae	9.3	1	25.1	0.9	1	23.6	7.4	2	153.9				
Hymenoptera													
Formicidae				13.3	38	245	8.9	6	28.3	21	51	361.7	
No Formicidae				16.8	46	1142.2	26.8	15	367.5	14	20	385.8	
Isoptera				5.9	45								
Lepidoptera													
Larvae				1.1	2	47.1	9	3	117.8	1.8	1	56.5	
Orthoptera	7.2	1	2.1	14.7	13	1211.3	7.9	2	107.3	16.5	13	788.9	
Diptera													
Adult				2.9	7	207.3				1.4	1	9.4	
Larvae				3.3	6	165.9				3.7	21	9.4	
Isopoda						234.5							
Hemiptera	8.3	1	14.1										
Chilopoda				0.9	1	33.5	3.2	1	25.1				
Total	100	13	312	100	243	4906	100	43	1239.1	100	175	2464.5	

Table 3. Diet composition by juvenile males and females from San Pancho Island (SPI) and BFSCH (Biological Field Station Chamela) during dry season. Mean value of lizard SVL and range in parentheses; importance food index (IA), abundance (Ab), and volume (Vol) each prey category.

SVL Prey item	SPI			BFSCH					
	Females dry			Males dry			Females dry		
	\bar{x} = 40.9 (29-39)			\bar{x} = 32.8 (22-31)			\bar{x} = 33.0 (25-34)		
	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
Araneae	10.5	6	65.4	10.9	3	342.9	12.3	6	133
Coleoptera									
Adult	25.3	44	312.5	19.2	25	155.5	23	28	251.3
Larvae	5.7	2	235.6	2.9	2	65.4	8.1	11	92.1
Hymenoptera									
Formicidae	27	47	243.4	37.2	258	216.2	13.8	13	140.8
No Formicidae	6.8	3	368.5	18.1	18	316.2	14.7	14	184.3
Isoptera	4.8	11	183.2				13.7	43	205.2
Lepidoptera									
Larvae	2	1	1				3.1	1	42.4
Orthoptera	16	6	1058.5	7.2	3	219.3	11.3	3	388.4
Diptera									
Adult				2.8	5	50.3			
Homoptera	2	1	0.5	1.7	1	0.5			
Total	100	121	2468.7	100	315	1366.3	100	119	1437.4

Table 4. Two-way ANOVA's comparing total number of prey consumed by adult males and females between seasons (wet-dry) and populations (San Pancho Island and Biological Field Station Chamela).

	Interaction (Seasons * populations)	Seasons (wet-dry)	Populations (island-mainland)
Consumed prey			
Males	$F_{1,68} = 1.02; P = 0.31$	$F_{1,68} = 4.54; P = 0.36$	$F_{1,68} = 1.64; P = 0.20$
Females	$F_{1,52} = 1.67; P = 0.20$	$F_{1,52} = 1.99; P = 0.16$	$F_{1,52} = 3.17; P = 0.80$
Volume of stomach contents			
Males	$F_{1,68} = 1.49; P = 0.22$	$F_{1,68} = 8.4; P = 0.005$	$F_{1,68} = 10.0; P = 0.002$
Females	$F_{1,52} = 2.12; P = 0.15$	$F_{1,52} = 3.78; P = 0.05$	$F_{1,52} = 6.36; P = 0.04$

Table 5. Spearman's rank correlations between snout-vent length (SVL) vs. prey number consumed, SVL vs. volume of stomach contents and head width (HW) vs. larger prey eaten by males and females for each population (San Pancho Island = SPI; Biological Field Station Chamela = BFSCH. A = adult, J = juvenile, *n* = sample size).

		Correlations			
		SVL vs. prey number	SVL vs vol stm cont	HW vs. larger prey	<i>n</i>
Males-A	SPI	$r = -0.38; P = 0.02$	$r = 0.19; P = 0.28$	$r = 0.26; P = 0.14$	32
	BFSCH	$r = 0.052; P = 0.72$	$r = 0.28; P = 0.06$	$r = 0.35; P = 0.01$	46
Females-A	SPI	$r = -0.14; P = 0.40$	$r = -0.27; P = 0.10$	$r = 0.29; P = 0.08$	35
	BFSCH	$r = -0.57; P = 0.002$	$r = -0.40; P = 0.04$	$r = -0.37; P = 0.71$	26
Males-J	BFSCH	$r = 0.03; P = 0.93$	$r = -0.34; P = 0.45$	$r = -0.72; P = 0.06$	7
Females-J	SPI	$r = 0.51; P = 0.12$	$r = 0.28; P = 0.42$	$r = -0.20; P = 0.57$	10
	BFSCH	$r = 0.60; P = 0.20$	$r = -0.40; P = 0.39$	$r = -0.39; P = 0.44$	6

Table 6. Food overlap between adults and juveniles by seasons (wet-dry) and populations. Biological Field Station Chamela (BFSCH), San Pancho Island (SPI), A = adult, J = juvenile.

Population/season	Sex/age class	Food overlap			
		Male-A	Female-A	Male-J	Female-J
BFSCH (dry)	Male-A	1			
	Female-A	0.87	1		
	Male-J	0.83	0.72	1	
	Female-J	0.71	0.54	0.3	1
SPI (dry)	Male-A	1			
	Female-A	0.89	1		
	Female-J	0.91	0.85	-	1
BFSCH (wet)	Male-A	1			
	Female-A	0.38	1		
SPI (wet)	Male-A	1			
	Female-A	0.7	1		

Variación estacional en la dieta de *Aspidoscelis lineattissima* de un ambiente insular y continental del Pacífico Mexicano

Resumen. En este estudio se comparó la dieta de la lagartija *Aspidoscelis lineattissima* de la Isla Cocinas y de una población continental (Xametla) en el estado de Jalisco, México. Se encontró que la dieta de ambos sexos y clases de edad (crías, juveniles y adultos) en ambas poblaciones se compone de la clase Insecta y Arachnida. Esta especie es considerada generalista y oportunista, ya que tanto en lluvias como en secas se alimenta del tipo de presa más abundante en el ambiente. En ambas estaciones machos y hembras de Xametla se alimentaron de un menor número de presas que en la Isla Cocinas, sin embargo, la abundancia de artrópodos fue más alto en Xametla que en la isla. El grado de solapamiento alimentario para la población de Xametla alcanzó valores próximos a 1 en la estación de lluvias, posiblemente por un alto consumo de termitas por las distintas clases de edad y sexos. La LHC y el volumen del contenido estomacal de las lagartijas (hembras y machos) en ambas poblaciones estuvieron positivamente correlacionados, lo que sugiere que a medida que los individuos crecen, el volumen de presas que consumen es mayor. La comparación alimentaria entre dos poblaciones de la misma especie en ambientes contrastantes, proporciona evidencia sobre el posible cambio trófico (consumo y uso de diferentes presas) de los individuos hacia una variación del recurso alimento y da una idea sobre el efecto que tiene éste sobre algunas características reproductivas como una respuesta fenotípica a las presiones selectivas.

Palabras clave: *Aspidoscelis lineattissima*, isla, continente, dieta, solapamiento alimentario.

Introducción

Diversos grupos de vertebrados que habitan en islas, como reptiles, mamíferos y aves, difieren substancialmente de sus parientes continentales sobre algunas características de historia de vida, hábitos alimentarios y comportamiento (Van Valen, 1973; Damme, 1999; Price, 1992; Meiri, 2007; Novosolov et al., 2013). Se ha documentado que en lagartijas de ambientes insulares, la escases del alimento es una presión que ocasiona cambios en sus hábitos alimentarios dirigiéndolos e a explotar nuevos microhábitats en busca de alimento (Olesen y Valido, 2003). Además se ha reportado que especies de lagartijas insectívoras al invadir ambientes insulares tienden a cambiar paulatinamente su tipo de dieta, consumiendo un alto porcentaje de materia vegetal (Dutra et al., 2011).

En lagartijas, el alimento es un factor que influye en el crecimiento, reparación de tejidos y supervivencia, pues proporciona la energía necesaria para llevar a cabo estas actividades (Ramírez-Bautista, 1995). Por otro lado, los factores ambientales, como la precipitación, el fotoperiodo y la humedad, influyen directamente sobre la disponibilidad y abundancia del recurso alimento en el ambiente, por lo que, la variación anual del alimento pueden influir en ciertas características de historia de vida, como ciclos reproductivos, frecuencia de la puesta, tamaño de la puesta y crías al nacer, entre otras (Ballinger, 1977; Magnusson, 1987; Ramírez-Bautista, 1995).

La disponibilidad del recurso alimento en el ambiente varía entre estaciones (lluvias y secas) y años; por ejemplo, Taylor et al. (2011) encontraron que machos y hembras de *Aspidoscelis tessellata* y *A. sexlineata* en tres localidades del Valle Ninemile en Colorado, al inicio de la temporada de lluvias la biomasa de ortópteros era alta, y era cuando ambas especies aprovechan este abundante recurso, por lo que, la composición de sus dietas exhibió un alto grado de solapamiento entre sexos y especies. Por otro lado, Mata-Silva et al. (2013) encontraron un alto solapamiento alimentario en *A. tessellata* y *A. marmorata* de la región norte del Desierto Chihuahuense. Señalan que sus resultados contradicen la hipótesis de que en ambas especies no existe solapamiento trófico, y concluyen que los organismos deben generar estrategias para explotar más eficientemente el alimento en el ambiente cuando existir una alta competencia interespecifica, lo cual los lleva a evolucionar basándose en su potencial de plasticidad fenotípica y dirigiéndolos en algunos casos a la máxima adecuación (Anderson, 2007).

En México, las lagartijas del género *Aspidoscelis* están bien representadas (más de 30 especies), y muestran una amplia distribución en ambientes xerófilos, templados y tropicales (Wilson et al., 2013). Las especies de este género, como *A. lineatissima* de la

región continental, son totalmente insectívoras, y particularmente en esta especie se sabe muy poco sobre sus hábitos alimentarios tanto en ambientes de isla como en el continente. Con la finalidad de comparar entre estaciones (lluvias-secas) la dieta de dos poblaciones de *A. lineatissima* (isla y continente), en este estudio se plantean las siguientes preguntas: 1) ¿La dieta de los machos y las hembras de la población insular es similar en composición y diversidad de presas a la del continente?, 2) Si teóricamente se sabe que la disponibilidad del alimento es menor en un ambiente insular que en el continente, entonces se espera un mayor solapamiento alimentario entre sexos y clases de edad en la isla que en el continente.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los muestreos para la toma de datos de este estudio se iniciaron en el mes de septiembre de 2011 y finalizó en diciembre de 2012. Éstos fueron realizados cada dos meses con una duración de tres días cada uno en ambas poblaciones (Isla Cocinas y Xametla). La Isla Cocinas es de origen continental (CONAP, 2008) y se localiza en la parte media de la Bahía de Chamela en el Pacífico Mexicano ($19^{\circ}32'49''\text{N}$ y $105^{\circ}06'35''\text{O}$) (Fig. 1), presenta una superficie de 31.69 hectáreas, una altura máxima de 55 msnm, y se ubica a menos de tres kilómetros de distancia al continente (CONAP, 2008). El tipo de vegetación que predomina en la isla es bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo de acantilado y duna costera (Trejo-Vázquez, 1988; García, 2003). La población de Xametla ($19^{\circ}31'31.8''\text{N}$, $105^{\circ}03'44.5''\text{O}$) se sitúa a 300 m en línea recta de las costas de la Bahía de Chamela y se encuentra a 15 msnm; el tipo de vegetación que predomina es bosque tropical caducifolio y parches de selva mediana subcaducifolia y matorral espinoso (Trejo-Vázquez, 1988; García, 2003). Ambos sitios de muestreo pertenecen al municipio de La Huerta en el estado de Jalisco, México (Fig. 1).

Especie de estudio

Aspidoscelis liniatissima es una especie endémica a México, es ovípara, de hábitos diurnos y terrestre, presenta un modo de forrajeo activo que es característico de la familia Teiidae (Ramírez-Bautista, 1994). Morfológicamente la cabeza tiene forma triangular y el hocico termina en punta; el cuerpo es alargado y los miembros anteriores y posteriores son cortos y robustos (Duellman y Wellman, 1960). En la región dorsal del cuerpo presenta aproximadamente once franjas longitudinales de color claro

cubiertas de escamas granulares a diferencia de la parte ventral que presenta escamas cuadrangulares (Balderas-Valdivia, 1996). Se distribuye a lo largo de las costas del Pacífico Mexicano, desde Nayarit hasta Michoacán. Habita principalmente bosque tropical caducifolio, bosque tropical subperennifolio, matorral espinoso, matorral xerófilo y dunas (Duellman y Wellman, 1960).

Trabajo de campo

En ambas poblaciones (Isla Cocinas y Xametla) se recolectaron ejemplares de distintas clases de edad (crías, juveniles y adultos), con ayuda de bandas de hule. La recolecta de los ejemplares se realizó durante el mediodía, de tal forma que tuvieran tiempo suficiente para forrajear; posteriormente y sin que haya pasado mucho tiempo a la recolecta, todos los ejemplares fueron sacrificados mediante el método de congelamiento para evitar la digestión (Luria-Manzano, 2013). Los ejemplares fueron fijados con una solución de formol al 10% y preservados en alcohol al 60% para los respectivos análisis, una vez examinados fueron depositados en la colección de anfibios y reptiles del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Análisis del recurso alimento y estadísticos

Previo a la fijación, a todos los ejemplares se les tomó algunas medidas morfológicas como: longitud hocico cloaca (LHC), ancho cabeza (AC) y largo cabeza (LC) con ayuda de un vernier digital (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). Posteriormente a cada organismo se le realizó una incisión en la región ventral para extraer el estómago, que fue pesado con ayuda de una balanza analítica con una precisión de 0.0001g. El contenido estomacal, así como cada tipo de presa fueron colocados y expandidos en una caja Petri, y con ayuda de un vernier digital se obtuvo el largo y ancho de éstos (Luria-Manzano, 2013). Por otro lado, de cada presa presente en los contenidos estomacales de cada sexo y clase de edad se obtuvo su número (Abundancia: cantidad de individuos de cada categoría de presa), volumen y frecuencia de ocurrencia (número de estómagos con al menos un individuo de esa categoría). El volumen (mm^3) de cada presa se obtuvo con ayuda de la fórmula de una elipsoide ($V = 4/3 \pi (\text{largo}/2) (\text{ancho}/2)^2$) (Duré y Kehr 2004; Duré et al., 2009).

Todos los insectos (enteros y/o semi-digeridos) fueron identificados a nivel de orden con ayuda de claves convencionales, por ejemplo: Triplehorn y Johnson (2005) y

Morón et al. (1997). Únicamente el Orden Hymenóptera se dividió en dos grupos, formícidos y no formícidos, las etapas larvarias de éste fueron consideradas como tales. Adicionalmente, se contabilizó la presencia de materia vegetal, como hojas, semillas y frutos, así como materia inorgánica (rocas).

Utilizando los datos numéricos, volumétricos y de frecuencia durante las lluvias como secas y en ambas poblaciones se obtuvo el valor de importancia alimentaria de cada tipo de presa en la dieta de ambos sexos y clase de edad, para esto se utilizó la fórmula de Biavati et al. (2004) $I = (F\% + N\% + V\%) / 3$, donde F es el porcentaje de ocurrencia, N= porcentaje numérico y V= porcentaje volumétrico, los valores de este índice se representan en porcentaje.

Por otro lado, para comprobar si existe relación entre la morfología de los depredadores (lagartijas de cada clase de edad) y sus presas, se realizó una correlación de Spearman entre el tamaño de las lagartijas (LHC) y el número de presas consumidas, así como entre el ancho de la mandíbula y tamaño de las presas más grandes. Las correlaciones fueron realizadas para ambos sexos y clases de edad (adultos, juveniles y crías), los datos de juveniles y crías de ambos sexos fueron analizados de forma conjunta. Por último, se analizó si existen diferencias en el número de presas consumidas y volumen del contenido estomacal por las distintas clases de edad, sexo y temporada, para esto se utilizó un análisis de varianza ANOVA de tres vías, usando las clases de edad, sexo y temporada como factor y el número y tamaño de las presas (volumen) como variables de respuesta (Zar, 1999).

Finalmente, para determinar si existen diferencias en el uso del recurso alimento entre clases de edad de cada población, se calculó el solapamiento del recurso alimento de todas las posibles combinaciones entre clases de edad por estación (lluvias y secas), mediante el índice de Ojk de Pianka (Pianka, 1973) usando la siguiente fórmula $O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}}$, donde P_{ij} y P_{ik} que son las proporciones de utilización del recurso i , por la especie j y k , respectivamente, este análisis se realizó con la ayuda del programa *Ecological Methodology* versión 7.0.

Los valores medios de los resultados se presentan ± 1 error estándar a menos que se indique lo contrario. Todos los datos se transformaron a \log_{10} para ajustarlos a una distribución normal (Zar, 1999). Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa *Statistica Version 7.0*, considerando un nivel de significancia de 0.05.

Resultados

Generalidades de cada población

Durante el trabajo de campo, se logró recolectar un total de 203 ejemplares de ambas poblaciones y de distintas clases de edad (adultos, juveniles y crías). En la población de Xametla se recolectaron 98 individuos, 36 machos adultos (29 en lluvias y 7 en secas), 31 hembras adultos (26 en lluvias y 5 en secas), solo 2 machos juveniles (secas), 20 hembras juveniles (5 en lluvias y 15 en secas), y 9 crías (6 machos y 3 hembras en secas). Mientras que en la población de la Isla Cocinas se recolectó un total de 105 ejemplares, 34 machos adultos (22 en lluvias y 12 en secas), 26 hembras adultas (14 en lluvias y 12 en secas), 6 machos juveniles en secas y 23 hembras juveniles (15 en lluvias y 8 en secas), y 16 crías en secas (9 machos y 7 hembras).

La descripción de los hábitos alimentarios para machos juveniles, y crías (ambos sexos) de cada población corresponde únicamente a la temporada de secas ya que no se logró recolectar ejemplares en lluvias.

En 24 estómagos (35.8%) revisados entre machos y hembras adultos ($n = 67$) de la población de Xametla se encontraron rocas, y en 19 de éstos (28 %) materia vegetal; entre los individuos machos ($n = 2$) y hembras ($n = 20$) juveniles de esta misma población, 6 de éstos (27%) presentaron rocas y solo 1 (5%) presentó materia vegetal, y únicamente 6 crías (67%) presentaron rocas. Por otro lado, en la población de la Isla Cocinas, 20 individuos (33%) entre machos y hembras adultos ($n = 60$) presentaron muestras de rocas y 7 de estos (12%) materia vegetal como parte de su contenido estomacal, mientras que 17 juveniles (59%) entre machos y hembras ($n = 29$) presentaron rocas, y 4 (14%) materia vegetal; 10 de las crías de esta población (63%) presentaron muestras de rocas.

El total de presas consumidas por los ejemplares de Xametla sumó 2655 presas, agrupadas en 18 categorías (Cuadro 1-3). Mientras que en la población de la Isla Cocinas se contabilizó un total de 1341 presas agrupadas en 20 categorías (Cuadro 1-3).

Comparación y composición de la dieta

La dieta de los machos adultos se compone por 15 categorías de presas en Xametla y 17 en la Isla Cocinas que corresponden a la clase Insecta y Arachnida (Cuadro 1). Tanto en lluvias como en secas, los machos de Xametla se alimentaron de 11 categorías de presas, mientras que en la Isla Cocinas se alimentaron de 15 y 10 categorías, respectivamente (Cuadro 1). Del número total de tipos de presas consumidas por los

machos de Xametla, las termitas son las presas más importantes en ambas temporadas (lluvias-secas, Cuadro 1), en segundo lugar, se encuentran los coleópteros adultos en lluvias y Dermaptera en secas, y en tercer lugar, las arañas, las cuales estuvieron bien representadas en ambas temporadas (Cuadro 1). Mientras, que en la Isla Cocinas, los machos adultos se alimentaron principalmente de coleópteros adultos en ambas temporadas (lluvias y secas; Cuadro 1), y en segundo y tercer lugar de importancia alimentaria en lluvias se encuentran los lepidópteros (larvas) y las termitas (Cuadro 1), mientras que en secas figuraron los himenópteros (no Formicidae) y las hormigas (Cuadro 1).

En contraste, en el caso de las hembras adultas de ambas poblaciones, su dieta se compone de los mismos tipos de presas que los machos (Insecta, Arachnida y Sauria, Fig. 2). En ambas temporadas (lluvias-secas), las hembras de Xametla se alimentaron de 13 categorías de presas y de 14 en la Isla Cocinas (Cuadro 1). De igual forma que en los machos adultos de Xametla, las hembras se alimentaron de una alta proporción de termitas (Isoptera) tanto en lluvias como en secas (Cuadro 1); en segundo y tercer lugar, durante las lluvias se encuentran los coleópteros adultos y los ortópteros, mientras que en secas fueron las hormigas y las arañas (Cuadro 1). En el caso de las hembras de la Isla Cocinas, los coleópteros adultos fueron el tipo de presa más consumido en ambas estaciones, en segundo lugar en lluvias fueron las arañas y en tercero los lepidópteros (larva) (Cuadro 1); mientras que en secas las cochinillas (Isopoda) se encontraron en segundo (I= 15) y los himenópteros (no Formicidae) en tercer lugar (Cuadro 1).

Durante las secas en la población de Xametla, observamos cuatro crías semidigeridas como parte del contenido estomacal de los adultos (3 machos y 1 hembra). Este comportamiento de canibalismo también fue observado en la Isla Cocinas donde tres individuos adultos (1 macho y 2 hembras) presentaron restos de lagartijas como parte de su contenido estomacal (Cuadro 1).

Respecto a los organismos juveniles de ambas poblaciones, su dieta estuvo compuesta por la clase Insecta y Arachnida (Cuadro 2). De los dos únicos machos juveniles capturados en Xametla en las secas, su dieta se compone de 6 tipos de presas, de las cuales las arañas, los hemípteros y las hormigas fueron las presas más consumidas (Cuadro 2). Por otro lado, la dieta de los machos juveniles de la Isla Cocinas estuvo compuesta de 6 categorías de presas, donde las arañas forman el tipo de presa más consumido, le siguen los coleópteros adultos y los himenópteros (no Formicidae) (Cuadro 2).

La dieta de las hembras juveniles en la población de Xametla se compuso de 13 categorías de presas y de 12 en la Isla Cocinas (Cuadro 2). En Xametla tanto en lluvias como en secas la hembras juveniles se alimentaron de un alto número de termitas (Cuadro 2), lo que pudiera reflejar altos valores de solapamiento alimentario respecto a los adultos; en segundo lugar de importancia alimentaria se encontraron los himenópteros (no Formicidae) en lluvias, y las arañas y coleópteros adultos en secas (Cuadro 2). Por otro lado, en el caso de las hembras juveniles de la Isla Cocinas, a diferencia de las hembras de Xametla, las presas más consumidas fueron los coleópteros adultos y las arañas en ambas estaciones, y en tercer lugar, en lluvias fueron las larvas de coleópteros y en secas los himenópteros (no Formícidos) (Cuadro 2).

Finalmente, la composición de la dieta de las crías (machos y hembras de ambas poblaciones) se compuso de la clase Insecta y Arachnida. Los machos de Xametla se alimentan de ocho categorías de presa y siete en los machos de la Isla Cocinas (Cuadro 3). En los machos de Xametla, los coleópteros adultos, los ortópteros y las arañas fueron las presas más consumidas e importantes de su dieta; mientras que en los machos de la Isla Cocinas, los coleópteros adultos, las arañas y los himenópteros (no Formicidae) representaron las presas más consumidas (Cuadro 3). Por último, en las hembras de Xametla, las presas más importantes de su dieta fueron las arañas, las termitas y los coleópteros adultos; mientras que en las hembras de la Isla Cocinas, sus principales presas fueron los coleópteros adultos, las arañas y los himenópteros (no Formicidae) (Cuadro 3).

Solapamiento alimentario entre clases de edad

Durante la temporada de lluvias en la población de Xametla, una ANOVA de tres vías no mostró diferencias significativas en el número de presas consumidas y volumen del contenido estomacal entre clases de edad ($F_{2,56} = 1.28$, $P = 0.28$) y sexos ($F_{2,56} = 0.54$, $P = 0.58$), pero si en la temporada de secas entre clases de edad ($F_{4,62} = 10.7$, $P = 0.01$) y sexos ($F_{2,31} = 5.03$, $P = 0.01$); por otro lado, también se observaron diferencias en la población de la Isla Cocinas durante las lluvias en el número de presas consumidas y volumen del contenido estomacal entre clases de edad ($F_{2,47} = 3.26$, $P = 0.04$) pero no entre sexos ($F_{2,47} = 0.27$, $P = 0.75$), este patrón fue similar a la estación de secas, donde se observaron diferencias entre clases de edad ($F_{4,120} = 9.71$, $P = 0.001$) pero no entre sexos ($F_{2,60} = 0.88$, $P = 0.41$).

En general, el solapamiento alimentario fue más alto en la población de Xametla que en la Isla Cocinas (Cuadro 4). Durante las lluvias, el solapamiento fue alto, alcanzando valores próximos a 1 en Xametla, donde los valores más altos se observaron entre machos adultos y el resto de grupos. Por el contrario, en esta misma temporada y población, los valores más bajos se presentaron entre el grupo de las hembras adultas y los machos crías, así como entre hembras juveniles y machos crías (Cuadro 4). En la población de la Isla Cocinas durante las lluvias, el valor más alto de solapamiento se dio entre machos y hembras adultos, así como entre hembras adultas y juveniles, mientras que para la temporada de secas, la relación entre machos adultos y machos juveniles presentó el valor más bajo de solapamiento alimentario (Cuadro 4), en contraste, en hembras adultas y machos juveniles se dio un valor alto (Cuadro 4). Por último la combinación entre machos y hembras juveniles en secas, reveló un bajo valor de solapamiento indicando que el tipo de dieta de cada grupo (machos-hembras) es poco parecido (Cuadro 4).

Relaciones morfológicas y dieta

La relación entre la LHC de las lagartijas y el volumen del contenido estomacal en machos adultos mostró una correlación significativa en la población de Xametla ($r_s = 0.77$, $P = 0.03$, $n = 36$) y en la Isla Cocinas ($r_s = 0.46$, $P = 0.006$, $n = 34$), no así entre el ancho de la cabeza y el volumen de la presa más grande en Xametla ($r_s = 0.04$, $P = 0.83$, $n = 27$) ni en la Isla Cocinas ($r_s = 0.41$, $P = 0.12$, $n = 17$). En el caso de las hembras adultas de Xametla, se observó un patrón similar al de los machos, en el cual se observó una correlación positiva entre la LHC y el volumen del contenido estomacal ($r_s = 0.39$, $P = 0.02$, $n = 31$), pero no en la Isla Cocinas ($r_s = 0.02$, $P = 0.89$, $n = 26$); respecto al ancho de la cabeza y volumen de la presa más grande en la población de Xametla, esta correlación no fue significativa ($r_s = 0.20$, $P = 0.41$, $n = 18$) pero sí en la Isla Cocinas ($r_s = 0.54$, $P = 0.04$, $n = 13$).

Los machos y las hembras juveniles (juntos) de Xametla mostraron una correlación positiva entre la LHC y volumen del contenido estomacal ($r_s = 0.60$, $P = 0.002$, $n = 22$), así como en la Isla Cocinas ($r_s = 0.50$, $P = 0.004$, $n = 29$); en cuanto a la relación entre el ancho de la cabeza y volumen de la presa más grande, no se observó ninguna correlación positiva en la población de Xametla ($r_s = 0.40$, $P = 0.17$, $n = 13$) ni en la Isla Cocinas ($r_s = 0.28$, $P = 0.34$, $n = 13$).

Por último, en el caso de las crías machos y hembras juntos de ambas poblaciones, la relación entre la LHC y el volumen del contenido estomacal mostró una correlación significativa en la Isla Cocinas ($r_s = 0.48$, $P = 0.05$, $n = 15$) pero no en Xametla ($r_s = 0.11$, $P = 0.96$, $n = 9$), tampoco se observó una correlación significativa entre el ancho de la cabeza y volumen de la presa más grande en ambas poblaciones ($r_s = 0.44$, $P = 0.32$, $n = 7$; Xametla) y ($r_s = 0.11$, $P = 0.77$, $n = 9$; Isla Cocinas).

Discusión

Actualmente, pocos son los trabajos que tratan sobre la variación anual y estacional en el uso del recurso alimento de una especie de lagartija que habita simultáneamente ambientes insulares y continentales (Andrews, 1971, 1979; Jenssen et al., 1988).

La dieta de *Aspidoscelis lineattissima* de la Isla Cocinas y Xametla se compone principalmente de la clase Aranea e Insecta, característico de los integrantes de la familia Teiidae (Bostic, 1966; Paulissen, 1987). Tanto crías, juveniles y adultos de ambas poblaciones, pueden ser consideradas como generalistas y oportunistas (Taylor et al., 2011; Mata-Silva et al., 2013), ya que se alimentan de un importante número de tipos de presas aprovechando el recurso más abundante entre estaciones (Taylor et al., 2011; Mata-Silva et al., 2013). En la población de la Isla Cocinas, los adultos se alimentan de un mayor número de tipos de presas que en Xametla, este patrón es consistente con lo que se ha observado en otras especies del género *Aspidoscelis* en diversos ambientes continentales, por ejemplo, en *A. marmorata*, *A. tessellata* (Mata-Silva et al., 2013) y *A. sexlineata* (Taylor et al., 2011) de ambientes áridos, *A. sacki* (Aldape-López et al., 2009) y *A. communis* (Pardo de la Rosa, 2006) de ambientes tropicales.

A pesar de que el número de tipos de presas fue más alto en la Isla Cocinas que en Xametla, la abundancia de éstas fue mayor en Xametla, lo cual indica que la densidad de las presas en la población continental puede deberse a las fluctuaciones estacionales y anuales en la temperatura, precipitación, tasa de descomposición y fotoperiodo (Ballinger, 1977, 1979; Dunham, 1982; Clerke y Alford, 1993), tal como fue observado por Andrews (1979) al describir las diferencias en la dieta de dos poblaciones de *Anolis oculatus* en la Isla Dominica y en un ambiente continental de Costa Rica, este trabajo reveló amplias diferencias en el recurso alimentario entre estaciones (lluvias y secas). Ramírez-Bautista (1995) también observó que la biomasa de presas consumidas por *A. nebulosus* varió entre años, y menciona que la variación

anual en la cantidad del recurso alimento entre años puede ser la causa de las diferencias en ciertas características reproductivas, tales como tamaño de la puesta y cría, tasa de crecimiento y ciclos reproductivos de muchas especies de lagartijas en diversos ambientes (Fitch, 1970, 1982; Magnusson, 1987).

Por otro lado, en la Isla Cocinas, durante el trabajo de campo se logró observar tanto en la temporada de lluvias como en secas, varios individuos juveniles y adultos forrajeando en las ramas de los árboles a una altura de 2.5 metros, por lo que, esta conducta puede reflejar una reducción en la intensidad de competencia intra-especifica disminuyendo con ello el solapamiento alimentario, y así permitir un reparto equitativo del recurso alimento considerando que en la isla existe una menor abundancia de tipos de presas en el suelo, lo que surge la necesidad de explotar un mayor número de micro-hábitats, tal como ha sido documentado en otras especies de lagartijas de la familia Gekkonidae, Scincidae y Xantusiidae de ambientes insulares en Nueva Zelanda (Olesen y Valido, 2003), Brasil (*Tropidurus torquatus*: de las costas de Brasil; Dutra et al., 2011), desiertos de México (*Uma parapygas* y *Sceloporus undulatus* del desierto de Mapimí; Gadsden y Palacios-Orona, 1995, 1997) y en las Grandes Antillas (especies del género *Anolis* s Grandes Antillas; Schoener, 1968).

Con relación a lo anterior, y contrario a lo que se esperaba, el mayor grado de solapamiento alimentario se observó en Xametla, alcanzando valores próximos a 1 durante el periodo de lluvias. Esto puede estar relacionado con el alto consumo de termitas por las diferentes clases de edad y sexos en esta población (Cuadro 1 y 2), patrón que coincide con otras especies de lagartijas del género *Aspidoscelis* en las que se ha mostrado que los adultos reflejan una alta preferencia por los isópteros, que corresponde también con la temporada de lluvias, que es cuando estas presas alcanzan altas densidades (Paulissen, 1987; Mata-Silva et al., 2013). Así mismo, se ha observado que la abundancia de termitas en el ambiente puede ser un factor limitante en la distribución de algunas especies de *Aspidoscelis* hacia altas latitudes, por ejemplo, en *A. costata* y *A. calidipes* (Güisado-Rodríguez, 2012).

Por lo anterior, el menor grado de solapamiento entre clases de edad y sexos en la población de la Isla Cocinas, refleja un patrón contrario a lo que ocurre en Xametla, ya que los machos y hembras adultos se alimentaron con mayor frecuencia de distintos grupos que las crías y juveniles. Esto confirma la idea que en la población de la Isla Cocinas pudiera existir un alto reparto en el consumo de recursos, o bien pudiera ocurrir una mayor actividad de búsqueda de alimento por ambas clases de edad hacia otros

tipos de microhábitats, semejante a lo que Schoener (1968) encontrará en cuatro especies de *Anolis* en la Isla Bimini, según éste autor, el reparto del alimento se da junto con el reparto de microhábitat, altura y diámetro de la percha. Además, estas diferencias en el consumo de los tipos de presas por las distintas clases de edad reflejan posibles cambios ontogénicos en esta especie, sin embargo, es necesario un mayor número de estudios dirigidos a corroborar estas observaciones.

Se ha mencionado que las dimensiones de la cabeza y mandíbula de los individuos adultos del género *Aspidoscelis*, en especial los machos pudieran estar correlacionados con el número y volumen de presas consumidas. Autores como Pailissen (1987), Aldape-López et al. (2009) y Mata-Silva et al. (2013) probaron este supuesto y correlacionaron el volumen del contenido estomacal con la LHC y volumen de la presa más grande con el ancho de la cabeza de los depredadores; sin embargo, en algunos casos no encontraron correlaciones positivas, y sugieren que el no encontrar tal correlaciones se debe principalmente a un tamaño de muestra pequeño, por lo que, se limitan a describir relaciones tróficas entre sexos. En el presente estudio, todas las correlaciones entre el volumen del contenido estomacal y la LHC de las lagartijas en ambas poblaciones fueron positivas, lo que sugiere que a medida que los individuos crecen, el volumen de presas que consumen es mayor, aunque estas observaciones suelen ser frecuentes, proporciona evidencias tanto en la elección y número de presas consumidas por cada clase de edad y sexo, así como al posible aporte energético y a ciertos cambios ontogénicos en la composición de la dieta de esta especie (Paulissen, 1978; Aldape-López et al., 2009; Mata-Silva et al., 2013).

Por último, es notable que *A. lineatissima* en ambas poblaciones es una especie generalista y oportunista pero con mayor intensidad en la población de Xametla, sin embargo, aún faltan estudios para confirmar esta idea, y se considera que la carencia de información sobre precipitación, fotoperiodo y temperatura, principalmente de la isla, pueden indicar el efecto en las fluctuaciones del recurso alimento en el ambiente.

La comparación alimentaria entre dos poblaciones de la misma especie en ambientes contrastantes, proporciona evidencias evolutivas sobre la variación en la utilización del recurso alimento, y proporciona una idea sobre el efecto que tiene el alimento en algunas características reproductivas de esta especie en cada ambiente, consideradas como respuestas fenotípicas por las presiones selectivas.

Agradecimientos.-Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de Uriel Hernández Salinas (UHS) estudiante del programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Beca CONACyT (# 314427) y financiamiento del proyecto FB1580/JM001/12 CONABIO. Se agradece a Gabriel Hernández y Araceli Hernández por el apoyo logístico. Asimismo, se agradece a las autoridades de la Estación de Biológica "Chamela" y de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por todas las facilidades brindadas en campo y a SEMARNAT por proporcionar el permiso de investigación (# SGPA DGVS/04989/11).

Literatura Citada

- Aguilar-Moreno, M., F.DE. J. Rodríguez-Romero, A. Aragón-Martínez, J.A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González. y O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 585-592.
- Aldape-López, C.T., E. Lazcano-Hernández. y M.S. Martínez Coronel. 2009. Composición de la dieta de *Aspidoscelis sacki* de Zaachila, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 17: 73-87.
- Andrews, R.M. 1971. Structural Habitat and Time Budget of a Tropical Anolis Lizard. *Ecology* 52: 262-270.
- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Balderas-Valdivia, C.J. 1996. Biología reproductiva de *Cnemidophorus lineattissimus* (Reptilia:Teiidae) en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Biavati, G.M., H.C. Wiederhecker. y G.R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 38: 510-518.
- Bostic, D.L. 1966. Food and feeding behavior of the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. *Herpetologica* 22: 23-31.
- Chu, H.F. 1949. How to know the immature insects. Brown Company Publisher. Iowa, E. U.A.

- Clerke, R.B. y R.A. Alford. 1993. Reproductive biology of four species of tropical australian lizards and comments on the factors regulating lizard reproductive cycles. *Journal of Herpetology* 27: 400-406.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2008. Santuario de las islas de La Bahía de Chamela: islas Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, e islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino, Jalisco, México. Programa de Conservación y Manejo.
- Damme, R.V. 1999. Evolution of Herbivory in Lacertid Lizards: Effects of Insularity and Body Size. *Journal of Herpetology* 33: 663-674.
- Duellman, W.E. y J.E. Wellman. 1960. A systematic study of the lizards of the *Deppei* group (Genus *Cnemidophorus*) in Mexico and Guatemala. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology. University of Michigan* 111: 1-81.
- Duré, M. I. y A.I. Kehr. 2004. Influence of microhábitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica* 60: 295-303.
- Duré, M.I., A.I. Kehr. y E.F. Schefer. 2009. Niche overlap and resource partition among five sympatric bufonids (Anura:Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa* 8: 27-39.
- Dutra, F., C.C. Siqueira, D. Vrcibradic, M.C. Kiefer. y C.F.D. Rocha. 2011. Plant Consumption of Insular and Mainland Populations of a Tropical Lizard. *Herpetologica* 67: 32-45.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. The University of Kansas Museum of Natural History. *Miscellaneous Publication* 52: 1-247.
- Fitch, H. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* 96: 1-53.
- Gadsden-Esparza, H. y L.E. Palacios-Orona. 1995. Variación de la alimentación de *Sceloporus undulatus consobrinus* (Reptilia:Phrynosomatidae) en el Bolson de Mapími, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6: 32-39.
- Gadsden-Esparza, H. y L.E. Palacios-Orona. 1997. Seasonal dietary patterns of the mexican fringe-toed lizard (*Uma paphygas*). *Journal of Herpetology* 31: 1-9.
- García, A. 2003. Biogeography, ecology and conservation of tropical dry forest herpetofauna in Western Mexico. Tesis Doctoral. University of New Mexico. Albuquerque. USA.

- Gillespie, R.G y G.K. Roderick. 2002. Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annual Review of Entomology* 47: 595-632
- Jaques, H.E. 1947. How to know the insects. Brown Company Publisher. Iowa, E.U.A.
- Jenssen, T.A., D.L. Marcellini. y E.P. Smith. 1988. Seasonal Micro-Distribution of Sympatric *Anolis* Lizards in Haiti. *Journal of Herpetology* 22: 266-274.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Leyte-Manrique, A. y A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of Two Populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Southwestern Association of Naturalists* 55: 98-103.
- Lister, B.C. y A. García Aguayo. 1992. Seasonality, Predation, and the Behaviour of a Tropical Mainland Anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717-733.
- Losos, J.B., O.J. Sexton, R.M. Andrews. y A.L. Schuler. 1991. Behavior, ecology, and locomotor performance of the giant anole, *Anolis frenatus*. *Caribbean Journal of Science* 27: 173-179.
- Luria-Manzano, R. 2013. Ecología trófica del ensamble de anuros tiparios de San Sebastián Tlacotepec, Sierra Negra de Puebla, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estrado de Hidalgo, México.
- Magnusson, W. 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian Savanna. *Journal of Herpetology* 21: 307-316.
- Mata-Silva, V., J.D. Johnson. y A. Ramírez-Bautista. 2013. Comparison of diets of two syntopic lizards, *Aspidoscelis marmorata* and *Aspidoscelis tessellata* (Teiidae), from the northern Chihuahuan Desert of Texas. *The Southwestern Naturalist* 58: 209-215.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16: 702-708.
- Meiri, S., D. Simberloff. y T. Dayan. 2005. Insular carnivore biogeography: Island area and mammalian optimal body size. *The American Naturalist* 165: 505-514.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda, y N.M. Pavón. 2011. Re análisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
- Morón, M.A., B.C. Ratcliffe. y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I Familia Melolothidae. CONABIO, México.

- Novosolov, M., P. Raia. y S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22: 184-191.
- Olesen, J.M. y A. Valido. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 177-181.
- Pardo de la Rosa, D. 2006. Estudio comparativo de las historias de vida y algunos aspectos ecológicos de dos especies simpátricas (Sauria:Teiidae) en un ambiente tropical estacional. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Paulissen, M.A. 1987. Diet of adult and juvenile six-lined racerunners, *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria:Teiidae). *The Southwestern Naturalist* 32: 395-397.
- Peterson, A. 1962. Larve of insects. Parte I y II. Edwards Brothers. Ohio. E.U.A.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Price, A.H. 1992. Comparative behavior in lizards of the genus *Cnemidophorus* (Teiidae), with comments on the evolution of parthenogenesis in reptiles. *Copeia* 1992: 323-331.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y Claves Ilustradas de los Anfibios y Reptiles de la Región de Chamela, Jalisco, México, Cuadernos 23, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Universidad nacional Autónoma de México, México.
- Shannon, C.E. y W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communications. Universitu Illinois Press. Illinois, E.U.A.
- Sokol, O.M. 1967. Herbivory in lizards. *Evolution* 21: 192-194.
- Szarski, H. 1962. Some remarks on herbivorous lizards. *Evolution* 16: 529.
- Taylor, H. L., M.A. Paulissen, J. M. Walker. y J.E. Cordes. 2011. Breadth and overlap of diet between syntopic populations of parthenogenetic *Aspidoscelis tessellata* and gonochoristic *Aspidoscelis sexlineata* (Squamata: Teiidae) in southeastern colorado. *The Southwestern Naturalist* 56: 180-186.
- Trejo-Vázquez. I. 1988. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y suelo. Tesis Doctoral en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias UNAM, México. DF.

Triplehorn, C.A. y N.F. Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects. Séptima edición. Brooks/Cole Cengage Learning. E.U.A.

Van Valen, L. 1973 Pattern and balance in nature. *Evolutionary Theory* 1: 31-49.

Vitt, L.J., G.R. Colli, A.A. Garda, J.P. Caldwell, D.O. Mesquita. 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.

Wilson, L.D., V. Mata-Silva. y J.D. Johnson. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation* 7: 1-47.

Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, 4th Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. USA.

Leyenda de figura

Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de estudio. En éste se muestra la isla Cocinas dentro de la Bahía de Chamela y la Estación de Biología Chamela (EBCH) que se encuentra ubicada dentro del polígono de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

Cuadro 1. Tipos de presas para los machos y las hembras adultos de la población de Xametla e Isla Chamela. Se muestra el índice de importancia alimentaria (IA) para cada categoría de presa, abundancia (Nb) y Volumen (Vol) para cada temporada.

Xametla												
LHC	Machos						Hembras					
	lluvias			secas			lluvias			secas		
	IA	Ab	VoL	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
Tipos de presas	$\bar{X} = 78.4 (59.8-105.4)$						$\bar{X} = 76.2 (62.8-91.4)$					
Araneae	12	28	10119.1	16.7	8	1134.8	11.5	82	4318.6	11.8	9	2991.6
Blattodea	7.5	12	12339.2	2.7	1	14.6	0.8	2	131.9	11.1	15	11450.8
Coleoptera												
Adulto	20	38	14483.3	7.5	15	1063.6	21.2	40	24699.8	6.9	6	536.03
Larva	4.2	17	2076.1	2.7	1	1.04	3.9	14	2625.7	6.7	4	406.2
Hymenoptera												
Formicidae	3.3	49	760.6	6	5	12.5	2.6	8	67	12.8	5	16.7
No Formicidae	11	16	34369.9				9.6	29	23567.1			
Isoptera	28.3	705	20015.3	19.1	57	636.01	25.5	642	16300.3	29.6	196	2051.9
Lepidoptera												
Adulto	0.7	1	14.1	7.6	1	2237.8						
Larva	5.3	8	5083.9				3.4	5	988.8	3.3	1	207.2
Orthoptera	6.2	13	6087.9				19.4	13	82009.2			
Dermaptera				18.8	6	1099.2						
Diptera												
Adulto				3.1	3	14.1				3.1	1	4.1
Larva				2.9	2	1.04	0.8	2	6.2			
Isopoda												
Sauria				12.4	3	1920.6				10.4	1	6599.8
Decapoda										3.7	1	950.09
Neuroptera	1.5	6	3779.4									
Hemiptera												
Chilopoda							0.8	2	78.5			
Total	100	893	109129.1	99.5	102	8135.7	99.5	839	154793.4	99.4	239	25214.9

Continuación Cuadro 1.

LHC	Isla Cocinas											
	Machos						Hembras					
	lluvias			secas			lluvias			secas		
Tipos de presas	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
	$\bar{X} = 80.3 (61.8-95.5)$						$\bar{X} = 73.7 (68.6-81.8)$					
Araneae	11.1	11	8552	5.7	5	54.4	9.7	5	3159.6	3.5	3	209.3
Blattodea							2	1	402	1.5	1	8.3
Coleóptera												
Adulto	18	31	17314	26.2	32	2186.5	31.5	35	6988.8	23.6	27	4439.5
Larva	3.2	7	208.3	11.6	15	603.5	6.6	11	438.1	6.3	11	714.5
Hymenoptera												
Formicidae	7.4	82	1994	14.3	16	905.6	6.7	22	224	8.4	25	493.1
No Formicidae	1.1	3	282.6	16	28	2324.2	5.2	3	408.8	12.3	12	1622.2
Isóptera	15	201	8246				8.3	25	1421.7			
Lepidóptera												
Adulto	1.2	2	680.5									
Larva	14.3	19	16749				9.3	6	4044.3	8.2	22	2500.6
Orthoptera	9	12	3799	5.6	4	70.6	6.4	2	3230.8	7.4	4	741.2
Dermáptera	1	1	78.5									
Díptera												
Adulto	7	10	2237	7.3	36	732.8	8.3	10	824.4	4	8	300.9
Larva				2.5	8	4.1						
Isópoda	1	2	6.2	7.8	58	131.9				15	155	134
Sauria				2.5	1	268				4.3	2	759
Decápoda	2.2	3	965.2									
Neuróptera							1.6	1	14.1			
Hemíptera	7.6	25	20522				3.9	6	56	5	4	152.3
Chilopoda	0.9	1	12.5									
Total	100	410	81649	99.5	203	7281.9	99.5	127	21213	99.5	274	12075.3

Cuadro 2. Tipos de presas ingeridas por los machos y hembras juveniles de la población de Xametla e Isla Chamela. Se muestra el índice de importancia alimentaria (IA) para cada categoría de presa, abundancia (Nb) y Volumen (Vol) para cada temporada.

LHC	Xametla									Isla Cocinas								
	Machos			Hembras						Machos			Hembras					
	secas			lluvias			secas			secas			lluvias			secas		
	$\bar{X} = 52.4 (52.1-52.7)$			$\bar{X} = 50.9 (39.6-68.4)$						$\bar{X} = 46.1 (42.9-50.3)$			$\bar{X} = 57.2 (41.7-67.7)$					
Tipos de presas	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
Aránea	26.1	2	833.3	4.8	1	18.8	16.4	17	2398.5	42.9	46	2376.5	17.8	13	3878.3	13.2	3	951.1
Blattodea							1.4	1	117.7	4.2	1	18.8						
Coleóptera																		
Adulto	11	1	131.9	12.8	3	1676.6	14.7	28	2557.1	37.3	10	4995.9	32.4	33	6390.5	40.6	27	1771.9
Larva							6.8	7	275.8	4.2	1	4.1	12.3	51	895.1			
Hymenoptera																		
Formicidae	18	4	575.8	5.4	3	67	5.7	6	389.9							3.8	3	4.1
No Formicidae	12.4	2	205.1	20	4	5661.8				5.8	2	424				11.1	8	424.5
Isóptera	12	3	23.5	34.7	68	4152.1	28.7	324	2680.6				3.4	4	69			
Lepidóptera							6.3	4	859	5.3	3	131.9	9	12	1297.1	4	3	32.9
Larva																		
Orthoptera				12.3	3	1389.2	10	9	1570.9				10.3	9	1644.2			
Dermáptera																		
Díptera																		
Adulto							1.3	1	50.2				11.2	6	3964.2	3.3	1	23.5
Larva							3.6	25	904.5									
Isópoda																6.7	12	33.5
Hemíptera	20.5	2	179	9.8	2	100.5	2	2	516.6				1.5	1	18.8	7.2	3	78.5
Chilopoda							2.6	4	31.9				1.7	2	18.8	9.7	20	131.9
Total	100	14	1948.8	99.8	84	13066	99.5	428	12353.3	99.7	63	7951.4	99.6	131	18176.4	99.6	80	3452.2

Cuadro 3. Tipos de presas ingeridas por los machos y las hembras crías de la población de Xametla e Isla Chamela. Se muestra el índice de importancia alimentaria (IA) para cada categoría de presa, abundancia (Nb) y Volumen (Vol) para secas.

LHC	Xametla						Isla Cocinas					
	Machos			Hembras			Machos			Hembras		
	secas			secas			secas			secas		
	\bar{X}			\bar{X}			\bar{X}			\bar{X}		
Tipos de presas	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol	IA	Ab	Vol
	$\bar{X} = 36.2 (34.3-37.5)$			$\bar{X} = 40.3 (38.4-42.6)$			$\bar{X} = 35.2 (30.7-39.3)$			$\bar{X} = 35.9 (32.8-38.4)$		
Aránea	16.5	6	37.6	25.5	6	585.2	23.9	7	329.2	20.3	7	106.7
Coleóptera												
Adulto	23.5	4	474.2	21.4	4	281.6	31.6	7	464.3	40.3	9	887.2
Larva	8	1	150.7	6.4	1	37.6						
Hymenoptera												
Formicidae	12.9	3	52.3	7	3	14.1						
No Formicidae	6	1	41.8	7.8	2	131.9	16.1	4	42.9	16.8	9	209.3
Isóptera				25.4	20	502.5	5.2	2	18.8			
Lepidóptera												
Larva	8	1	205.1				4	1	14.1			
Orthoptera	19.1	2	979.9	6.1	1	14.1				4.1	1	0.5
Díptera												
Adulto										8.6	1	301.5
Hemíptera	6	1	41.8				4.1	1	18.8	9.6	3	41.8
Odonata							14.6	1	678.4			
Total	100	19	1983.9	99.6	37	1567.2	99.5	23	1566.7	99.7	30	1547.3

Cuadro 4. Comparación estacional del solapamiento alimentario entre las distintas clases de edad para cada población. A = adultos, J = juveniles, C = crías.

	Xametla (Lluvias)			Isla Cocinas (Lluvias)		
	Machos (A)	Hembras (A)	Hembras (J)	Machos (A)	Hembras (A)	Hembras (J)
Machos (A)	1			1		
Hembras (A)	0.94	1		0.73	1	
Hembras (J)	0.97	0.91	1	0.22	0.59	1

	Xametla (Secas)					
	Machos (A)	Hembras (A)	Machos (J)	Hembras (J)	Machos (C)	Hembras (C)
Machos (A)	1					
Hembras (A)	0.96	1				
Machos (J)	0.59	0.52	1			
Hembras (J)	0.97	0.99	0.52	1		
Machos (C)	0.24	0.06	0.62	0.09	1	
Hembras (C)	0.97	0.94	0.69	0.95	0.36	1

	Isla Cocinas (Secas)					
	Machos (A)	Hembras (A)	Machos (J)	Hembras (J)	Machos (C)	Hembras (C)
Machos (A)	1					
Hembras (A)	0.81	1				
Machos (J)	0.17	0.09	1			
Hembras (J)	0.61	0.47	0.24	1		
Machos (C)	0.41	0.15	0.75	0.61	1	
Hembras (C)	0.49	0.16	0.59	0.62	0.92	1

CAPÍTULO IV

Survival in the arboreal lizard *Anolis nebulosus* from island and mainland populations in the Mexican Pacific

Abstract. Survival rates of *Anolis nebulosus* from island (San Pancho, ISP) and mainland [(Biological Field Station Chamela [BFSC])] populations on the Pacific coast was studied during a period of one year. In this study we assessed survival and recapture rates for adult and juveniles *A. nebulosus* from SPI and BFSC populations. By means of capture-recapture method and by using Mark program, different models were development to describe survival rate and recapture for both sexes and ages clases (juveniles and adults). SPI population was considered as a closed population, while mainland population as open. The model with the best fit to the data from BFSC population was one that describes that survival varies between sexes and consider recaptures in function of time [ϕ (Sex) p (t)]; while SPI population, the best model consider that survival rate varies with respect to the interaction between sex and age, and considers to the probability of recapture as constants [ϕ (Sex: Age) p (.)]. Considering both models is presented the survival rate of the lizards for both BFSC and SPI populations, survival was higher in SPI ($\phi = 0.64$) than BFSC ($\phi = 0.21$) population, well as the probability of recapture in island resulting be higher. All assessed groups from BFSC population showed survival rates and recapture significantly lower compared to SPI. Survival rates response for both lizard populations could be related to the body sizes, differences in predation pressures, and food availability each environments (island-mainland).

Key words: Survival, capture-recapture, island, mainland, *Anolis nebulosus*

Introduction

In *Anolis* genus, two major patterns have been recognized (Andrews, 1979). In populations from the mainland tropics survival is typically lower, with individuals living up to one year (Andrews, 1979; Fitch, 1973; Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995). Research on populations of *A. limifrons* from central Panama found a mean annual survival rate of just 3% (Wright et al., 1984). Low survival rates were also documented in a mainland population of *Anolis nebulosus* ($\phi = 0.45$; Ramírez-Bautista, 1995). In contrast, in island populations from the West Indies survival is higher, with 21-28% of the population living longer than one year (Schoener and Schoener, 1982). The differences in survival of *Anolis* species from mainland and islands habitats appears a function of predation intensity and density of the population (Andrews and Nichols, 1990; Ramírez-Bautista, 1995).

Survivorship is considered as a life history characteristic that is reflected in the seasonal and annual changes of the population, and therefore to the reproduction and fecundity of a species in a given environment (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997). In addition, survival is a component of the individuals' fitness whether natural selection is intensified on some most vulnerable age class to predation (Ramírez-Bautista, 1995). Lower survivorship of *Anolis* species from mainland occurs on eggs and hatchlings, while after sexual maturity adults experience higher rates of survival, until after reproduction (Ramírez-Bautista, 1995). These species are characterized by small-size, fast growth, short-life spans, a clutch size with one egg per reproductive episode with multiple episodes followed by adult death due to the intense effort allocated to reproduction (Andrews, 1979; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997), and with the population being maintained by the turnover of new generation (hatchlings; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997). This pattern might be repeated in populations from islands, survivorship can vary in different age classes among months and years because predation intensity is lower on islands than mainland.

Over the last two decades several studies have aimed to understand demographic characteristics, such as survival, of lizard populations in mainland environments (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Vitt, 1997; Zúñiga-Vega et al., 2008; Molina-Zuluaga et al., 2013). However, very few studies have examined demography and reproductive characteristics of *Anolis* in island populations from Mexico. In island populations from Central America, research has found that lizard populations have

comparatively lower mortality rates of juveniles, a slower growth rate, late maturity and low reproductive effort (Andrews, 1976, 1979; Ramírez-Bautista, 1995).

Some authors suggested that predation intensity is a selective factor favoring small sizes in lizards (Andrews, 1976, 1979; Wright et al., 1984; Lister and García, 1992; Schoener and Schoener, 1982). Since predation pressures are higher on the mainland, presumably effecting different age classes (hatchlings, juveniles, adults), our hypothesis is that survival rates from an island populations of *Anolis nebulosus* will be higher than mainland populations. Further we expect that the survivorship of juveniles and adults of both males and females also be greater than mainland.

Methods

Study species

Anolis nebulosus is a small arboreal lizard that inhabits the understory of tropical dry forest from the Pacific coast of Mexico, from Sinaloa to the Isthmus of Tehuantepec (Smith and Taylor, 1950). Populations also occur on islands from Chamela Bay, Jalisco (Lister and García, 1992). There are difference in adult size between populations with mainland females and males ranging from SVL of 35-45 mm and 32-47 mm respectively (Ramírez-Bautista and Vitt, 1997), while islands populations range from 40-47 and 36-56 mm for females and males respectively (Hernandez-Salinas and Ramirez-Bautista, 2014). This species is insectivorous and oviparous; its reproduction occurs during wet season, during which a single egg is laid per reproductive episode. Females have multiples clutches (mean = 16 eggs) during the reproductive period, alternating their ovaries between episodes (Ramírez-Bautista and Vitt, 1997).

Study Area

We studied two populations of *A. nebulosus* from the state of Jalisco, Mexico: one from the mainland at Biological Field Station Chamela-UNAM (BFSCH) in the Municipality of La Huerta (19°31'31.8"N, 105°03'44.5'E). This site is located less than 1.8 km northwest of the Mexican Pacific occurring at elevation 55 masl in tropical dry forest and thorn scrub. The rainy season occurs in late spring and summer, with rainfall averaging 748 ± 119 annually, and a mean annual temperature of 24.9°C (range 585-961 mm; Bullock, 1988). The second population occurred in the San Pancho Island (SPI; Fig. 1) in Chamela Bay (19°32'0.45"N, 105°05'2.61"E; CONANP, 2008), at an elevation of 0-55 masl, and at a distance of 800 m from the mainland. The mean annual

temperature of was 26.2 °C during the fieldwork (measurement taken with a quick reading thermometer-0-50°C). Vegetation type is tropical dry forest and desert scrub (CONANP, 2008).

Fieldwork

Fieldwork was conducted during 6 surveys, three corresponding to the dry season (December 2011, March, and December 2012), and three from rainy season (June, August, and October 2012). To search for the lizards we established a transect at each site, which occurred in all microhabitats types (on ground, trunk of tree, canopy of the tree, branches). In BFSCH the transect was 1200 m long x 20 m wide, the transects were surveyed from 08:00 to 12:00 h and from 17:00 to 20:00 h in both populations BFSCH and SPI according to the method used by Ramírez-Bautista (1995). We conducted a mark-recaptured study to evaluate demographic parameters (survival). Lizards were captured by hand and individuals were marked by toe-clipping upon first captures and released in the same place where they were found (Tinkle, 1967; Ramírez-Bautista, 1995). For each captured lizard we took the following measurements: sex, snout-vent length (SVL mm), tail length (TL mm) and body mass (BM g). Lizards also were temporally marked on the back of the body with a small brand of indelible paint in order to ease future identification and to avoid disturbing them by recapturing (Ramírez-Bautista, 1995).

For designing survival models we considered two age classes: juveniles and adults, for males and females for each population. Females were considered juveniles if their SVL ranged from 25-35 mm in BFSCH populations and 29-39 mm in SPI populations, whereas adults ranged from 35 mm and 40 mm, for each population respectively. Collected females with larger SVL range in both BFSCH and SPI populations during reproductive season were considered sexually mature because all of them have early or late vitellogenic follicles and oviductal eggs (Ramírez-Bautista and Vitt, 1997; Hernández-Salinas and Ramírez-Bautista, 2014). To confirm these size class reproductive characteristics for our study, we collected three females from off our transect (6 km, Town Chamela); however for SPI population were extracted from far site of sampling. Males were considered juveniles if their SVL ranged 22-31 mm in BFSCH and 24-35 mm in SPI, whereas adults were 32-47 mm and 36-56 mm, for each respective population. We confirmed sexual maturity for size classes by removing

gonads and noting epididymis and elongated testes with sperm production for both populations (Lozano, 2013).

Data analyses

Estimation capture-recapture model

Using the mark-recapture data we estimated demographic parameters including survival rate (ϕ) and recapture rate (p). Each parameter is estimated using different models that consider specific biological hypotheses regarding how they may vary (Lebreton et al., 1992). For example, as ϕ as p are constant over time (.) or vary a function of time (t) and among groups. Island population was considered as closed population, while mainland as open population (Santos Moreno et al., 2007), this is one of the reasons that in both populations the size population changes by the number births, deaths, immigration and migration, so that, such that survival analyzes were conducted in a separated way (Lebreton et al., 1992). Survival rates for both sexes and age classes from island population were estimated by using the closed robust design (Pradel, 1996; Santos Moreno et al., 2007), while mainland population was analyzed by using the model Cormack Jolly Seber (Lebreton et al., 1992). Both analysis were performed with the program Mark. v. 6.0 (White and Burham, 1999).

We generated a general model to examine whether survival rate and recapture rate differ among age classes in males and females, and populations [ϕ (group*time) p (group*time)] = probability of survival, and recapture rate are different among groups along the different periods of time. The encounter stories were generated using the six sampling period, which were analyzed and modeling according to software Mark 6.0 (White and Burham, 1999), and by using the function of robust design (closed population = island) and alive recaptures (open populations = mainland) to obtain estimates of survival rates and recapture rates (Lebreton et al., 1992).

The selected model was the most parsimonious, and is that best fit to the observed frequency distribution for the capture and recapture with a lower value Akaike of information criterion (AIC), defined as the probability of obtaining the observed data if the model is correct when there is a difference between the values of AIC in two models less than 2, then is assumed that both models have approximately the same setting in the data. In contrast, when this difference is greater than 2, then there is sufficient evidence that there is a real difference between the two models in its level of fit to the data (Burnham and Anderson, 2002; Johnson and Omland, 2004). So, the most

parsimonious model and the best that was adjusted to the data was in which was obtained the survival and recapture rate with a confidence of 95%.

Results

Capture and recapture

A total of 368 lizards were captured during the study period; 165 from BFSC and 203 from SPI. Number marked lizard from BFSC population by sex and age class was 83 adult males (22 recaptured = 27%), 29 adult females (8 recaptures = 28%), 22 juveniles males (6 recaptures = 27%), and 31 juveniles females (12 recaptures = 39%). While in SPI population, lizards marked and recaptured by sex and age classes were higher, marked 116 adult males (35 recaptured = 30%), 35 adult females (15 recaptured = 43%), 24 juveniles males (8 recaptured = 33%), and 28 juveniles females (9 recaptured = 32%).

Survival and recapture

We developed a set of models used to analyze the survival rate and recapture for different groups of stocks of each population. The best-fitting model for BFSC was the one who described that survival varies between sexes, and considers that recaptures are in function of time [ϕ (Sexo) p (t)] (Table 1); while SPI population, the best model considers that survival rate varies with respect to the interaction between sex and age, and considers to the probabilities of recaptures as constant [ϕ (Sex: Age) p (.)] (Table 2). The model that described both demographic parameters for BFSC population showed an AIC value of 139.51, a difference of AIC (Δ_i) of 0, and a weight of W_i of 0.33 (Table 1). While for island population, the best model showed a value of AIC of 648.47, a difference of AIC (Δ_i) of 0, and a weight of W_i of 0.60.

By means the estimates from the first and best model was estimated the survival and recapture rates for each sex and age classes in both BFSC and SPI populations. In general, the survival rate for SPI population was higher ($\phi = 0.64$) than BFSC population ($\phi = 0.21$; Table 3), and also showed the highest values in the recapture probability (Table 3). The individual values by sex and age class are shown in the figures 2 and 3, with a confidence interval of 95%.

Survival rates for both sexes and age classes in SPI population showed the highest values with respect to the mainland population (Fig. 1).

Discussion

Anolis nebulosus is a short-lived, fast growing, early-maturing lizard with a short life expectancy as predicted for oviparous species by Tinkle et al. (1970). Therefore, survival of this species is often age dependent (Hutchinson, 1978; Andrews and Nichols, 1990; Ramírez-Bautista, 1995). To date it is known that variation in survival rate in lizard species from island and mainland depends on the intensity of predation on different age classes (Waidae and Reagan, 1983; Wright et al., 1984; Andrews and Nichols, 1990). Our results showed that *A. nebulosus* from different age classes and sexes for both BFSCH and SPI populations have different survival probability, such as occur in other lizard species from temperate (Zuñiga-Vega et al., 2008; Molina-Zuluaga et al., 2013) and tropical environments (Andrews and Nichols, 1990; Ramírez-Bautista, 1995). Other studies have considered that dry and wet seasons from any environment are factors affecting survival of hatchlings and juveniles, because during the births period (wet season) and the high availability of food resources in the environment, densities of the populations are higher (Andrews and Nichols, 1990; Ramírez-Bautista, 1995; Molina-Zuluaga et al., 2013), but a high mortality rate occurs in dry season, decreasing the population size by the low survival (Ramírez-Bautista, 1995).

In this study, one of the most interesting result was that survival rate of the juvenile males and females from SPI population, these high survival rates have been observed in island and mainland environments from other studies, where predation intensity appears to be more intensive in hatchlings and juveniles than adults, however, this pattern is not consistent with other lizard species from island, for example, Hasegawa (1994) described that survival rates in *Eumeces okadae* from near Japan were higher in hatchlings and juveniles than adults. Therefore, the explanation of the result of this study may be due mainly to a relaxation of the predation in SPI. Similar pattern was observed in other studies of *Anolis* genus (Andrews, 1979; Andrews and Nichols, 1990), wherein found that survival rates of juveniles of *A. limifrons* from two environments were high when population density was low. However, in this study, we cannot ensure that the population density could have a direct effect on the vulnerability of lizards, especially in juveniles. Medel et al. (1990) showed in four lizard species of the genus *Liolemus* from arid environments of Chile, that relative abundance is not a variable to determine patterns of predation none of the sites studied.

In addition, juveniles males and females from BFSCH population showed low survival rate, similar to adults males and females, this could indicate that both groups

experience high mortality rates, such that the hypothesis is that differences in the abundance of predators play a crucial role on the high rates of mortality in mainland population. However, other studies have recorded that during rainy season adult lizards are displaced at larger distances for feeding or for mating, therefore, this behavior influence on a high mortality rate (Lister and García, 1992). This information was similar to that observed in our fieldwork from BFSC population, during which time most adult males moved larger distances among trees (300 m). This pattern was similar in *A. limifrons* (Andrews and Rand, 1983), *Norops oxilopus* (Vitt et al., 1995) y *A. nebulosus* (Ramírez-Bautista, 1995). Another alternative explanation is that adult males of *Anolis* genus exhibit polygamy during the reproductive season (Andrews and Nichols, 1990; Lister and García, 1992). Polygamy also occurs in *A. nebulosus*, with adult males moving at longer distances to search for additional mating opportunities, which promoting a higher rate of predation (Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995).

Adult females of *A. nebulosus* are more sedentary than adult males during rainy and dry seasons, with smaller home ranges, and use less time for foraging which may explain differences in survival rates among females and males (Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995).

Theory predicts that patterns of survival rate should differ between short-lived and longer-lived species (Tinkle et al., 1970; Stearns, 1992). Accordingly, differential growth rate among age classes among species should differ, but it also depends from other factors, such as predation pressure, food availability and competition (Andrews and Nichols, 1990; Stearns, 1992; Ramírez-Bautista, 1995). On the other hand, body size is another explanation to the survival rates; *Anolis* species from island are larger in SVL than mainland species (Andrews, 1979; Irschick et al., 2000). This prediction was observed in our study populations, where lizards from SPI were larger than lizards from BFSC. therefore, lizards from SPI could have a lower growth rate, longer-life, late maturity, lower fecundity and higher survival rates than lizards from BFSC population, predictions mentioned in life-history evolution of lizard species (Tinkle et al., 1970; Andrews, 1976; Stearns, 1992). These life history characteristics explain the evolution of survival rate of the lizards from SPI population, which implies to males and females invest more energy to growth and survival than reproduction, opposite to males and females from BFSC population (Andrews, 1976).

Survival rates varied among population (Table 3). Comparing our results with those obtained by Ramírez-Bautista (1995), the survival rate of *A. nebulosus* from BFSCH was almost 50% lower than reported nearly 20 years (Ramírez-Bautista, 1995). This suggests that survival rate, predation and intensity of predation pressure vary among years and seasons. These patterns have been tested in other vertebrates, such as migratory birds (Sillett and Holms, 2002), mammals (Crespin and Lima, 2006), and other lizard species (Molina-Zuluaga et al., 2013).

In summary, this study showed a higher survival rate for lizards from island than mainland. Our results showed that survival rate was very similar to other populations of *Anolis* species from mainland tropical environments, such as *A. mariarum* (Bock et al., 2010), *A. limifrons* and *A. humilis* (Andrews, 1979). Survival rates patterns could be discussed under diverse hypotheses (population density, population structure, diseases, food shortages; McCaffery and Lips, 2013); however, the hypothesis that has explained better the survival rate in any species population has been predation intensity (Andrews and Nichols, 1990; Lister and García, 1992). For example, in the mainland there is a higher diversity of predator than island. In BFSCH, during the wet season (September-October), only were recaptured two adult males, while were recorded 289 spiders (*Nephila*) and snakes (*Oxybelis aeneus*, *Salvadora mexicana*) that are natural predator of *A. nebulosus*. These data are supported by similar records by Ramírez-Bautista (1995), who observed five spiders capturing individuals of *A. nebulosus* in its cobweb. These data suggest that spiders are the higher predators in BFSCH population (Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995). Regenerate tails and scars are signs of predation (Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995). During our work field, in BFSCH were recorded a higher number of lizards with signs of predation, from 165 marked juvenile and adult lizards, 17 (10%) showed scars, whereas in SPI, of the 203 marked individuals, 12 (6%) presented regenerated tails, which lower than BFSCH ($X^2 = 4.8$, $P = 0.05$). These observations support our results of survival rates for both populations, which indicates that predation pressure is higher in mainland than island (Andrews, 1979; Case, 1982; Schoener and Schoener, 1982; Smith, 1992).

Perch height differences between dry and wet season could explain also the variation in survival rates in island and mainland population (Ramírez-Bautista and Benabib, 2001). In rainy season, lizards from BFSCH feeding on the trunk of tree, over 3 meters up (Lister and García, 1992; Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista and Benabib, 2001). Males used higher perch than females during wet and dry season

(Ramírez-Bautista and Benabib, 2001), therefore, this behavior makes more visible to the males than females to the predator. However, in island, lizards spend more time (90%) on the ground, foraging on litter, and this behavior not only indicates low food availability but also scarce predator (Schoener and Schoener, 1982). These could be a similar interpretation for survival rates from island and mainland population of *A. nebulosus*, but needed more studies to support these ideas, mainly by focusing growth and survival on the impact of life-history in lizards from islands and mainland (age at maturity, SVL at sexual maturity, fecundity, egg size; Ramírez-Bautista, 1995). Studies designed to set question about life-history in island and mainland populations of *A. nebulosus* are currently in progress.

Acknowledgments.- This paper is part of the doctoral thesis of the graduate student UHS at the Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación program from the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, CONACyT fellowship (#233168), and the projects CONABIO FB1580/JM001/12 and Fomix-CONACyT-191909 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a for supporting in part fieldwork. We thank to Leonardo Chapa from Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica and Daniel González from Instituto de Biología, UNAM for their logistic help. To the authorities from Biological Field Station “Chamela”, Universidad Nacional Autónoma de México for logistic support, project FOMIX-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a stage supported in part the field work, and SEMARNAT for the research permit (# SGPA/DGVS/04989/11).

Literature Cited

- Andrews, R.M. 1976. Growth rates in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Andrews, R.M. and A.S. Rand. 1983. Seasonal breeding and long-term population fluctuations in the lizard *Anolis limifrons*. pp. 405-412. In: E.G. Leigh, A.S. Rand and D.M. Windsor (Eds.). *The ecology of a Tropical Rainforest*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Andrews, R.M. and J.D. Nichols. 1990. Temporal and spatial variation in survival rates of the tropical lizard *Anolis limifrons*. *Oikos* 57: 215-221.
- Bock, B.C, A.M. Zapata. and V.P. Páez. 2010. Survivorship rates of adult *Anolis mariarum* (Squamata: Polychrotidae) in two populations with differing mean and asymptotic body sizes. *Papeís Avulsos de Zoologia* 50: 43-50.
- Bullock, S.T. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17.
- Burnham, K.P. and D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (Second edition). Springer-Verlag, New York.
- Case, T.J. 1982. Ecology and evolution of the insular giant chuckawallas, *Sauromalus hispidus* and *Sauromalus varius*. pp. 184-212. In: G.M. Burghardt and A.S. Rand (Eds.). *Iguanas of the world: their behaviour, ecology and conservation*. Noyes Publications, New Jersey.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2008. Santuario Islas de La Bahía de Chamela Islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino en la Bahía de Chamela, Jalisco, México” Programa de Conservación y Manejo. México.
- Crespin, L. and M. Lima. 2006. Supervivencia adulta y dinámica poblacional del lauchón orejudo *Phyllotis darwini* en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 295-308.
- Fitch, H.S. 1973. Observations on the population ecology of the Central American iguanid lizard, *Anolis cupreus*. *Caribbean Journal of Science* 13:215-230.
- Hasegawa, M. 1994. Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia* 3: 732-747.
- Hernández-Salinas, U. and A. Ramírez-Bautista. 2014. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific coast. *Acta Zoologica* doi: 10.1111/azo.12086.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, Yale.

- Irschick, D.J., T. Macrini, S. Koruba. and J. Forman J. 2000. Ontogenetic differences in morphology, habitat use, behavior, and sprinting capacity in two West Indian *Anolis* lizard species. *Journal of Herpetology* 34: 444-451.
- Johnson, J.B. and K.S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- Lebreton, J.D, K.P. Burnham, J. Clobert. and D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- Lister, B.C. and A. García. 1992. Seasonality, Predation, and the Behaviour of a Tropical Mainland Anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717-733.
- Lozano, A. 2013. Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- McCaffery, R. and K. Lips. 2013. Survival and Abundance in Males of the Glass Frog *Espararana (Centrolene) prosoblepon* in Central Panama. Source: *Journal of Herpetology* 47: 162-168.
- Medel, R.G., P.A. Marquet, S.F. Fox. and F.M. Jaksic. 1990. Depredación sobre lagartijas en Chile central: importancia relativa de atributos ecológicos y morfológicos. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 261-266.
- Molina-Zuluaga, C., P.F. Doherty Jr, J.J. Zúñiga-Vega. and J.G. Zamora-Abrego. 2013. Survivorship, Growth, and Detection of a Knob-scaled Lizard in Queretaro, Mexico. Source. *Journal of Herpetology* 47: 156-161.
- Pradel, R. 1996. Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics* 52: 703-709.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Universidad nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A. and L.J. Vitt. 1997. Reproductive in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A. and M. Benabib. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of México: Effect of the reproductive season. *Copeia* 2001: 187-193.

- Santos Moreno, A., M.A. Briones Salas. and R. López Wilchis. 2007. Diferencias en algunos parámetros demográficos de *Oryzomys chapmani* (Rodentia: Muridae) asociadas a tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 23: 123-137.
- Schoener, T.W. and A. Schoener. 1982. The ecological correlates of survival in some Bahamian *Anolis* lizards. *Oikos* 39: 1-16.
- Sillett, T.S. and R.T. Holmes. 2002. Variation in survivorship of a migratory songbird through its annual cycle. *Journal of Animal* 71: 296-308.
- Smith, F.A. 1992. Evolution of body size among woodrats from Baja California, Mexico. *Functional Ecology* 6: 265-273.
- Smith, H.M. and E.H. Taylor. 1950. Types localities of Mexican reptiles and amphibians. *The University of Kansas Science Bulletin* 33: 313-380.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, USA.
- Tinkle, D.W. 1967. The life and demography of the Side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, No. 132.
- Tinkle, D.W., H.M. Wilbur. and S.G. Tilley. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Vitt, L.J., P.A. Zani. and R.D. Durtsch. 1995. Ecology of the lizard *Norops oxylophus* (Polychrotidae) in lowland forest of southeastern Nicaragua. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1918-1927.
- Waide, R.B. and D.P. Reagan. 1983. Competition between West Indian anoles and birds. *The American Naturalist* 121: 133-138.
- White, G.C. and K.P. Burnham. 1999. Program Mark: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46: 120-138.
- Wright, S.J., R. Kimsey. and C.J. Campbell. 1984. Mortality Rates of Insular *Anolis* Lizards: A Systematic Effect of Island Area?. *The American Naturalist* 123: 134-142.
- Zúñiga-Vega, J.J., F.R. Méndez-De La Cruz. and O. Cuellar. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1397-1409.

Figures legends

Figure 1. Study area. Map shows sampling sites, Island San Pancho (ISP) into the Chamela Bay, and Biological Field Stations Chamela (BFSCH), the latter corresponds to the Biosphere Reserve Chamela-Cuixmala, both localities belong to Municipality of La Huerta, Jalisco, Mexico.

Figure 2. Estimation of the survival rate values (ϕ) showing confidence intervals to 95% for males and females, juvenile and adults from BFSCH (A) and ISP (B) populations. J = juvenile, A = adult.

Figure 3. Estimation of the recapture rate value (p) showing confidence intervals to 95% for juveniles and adult males and females from BFSCH (A) and ISP (B) populations. J = juvenile, A = adult.

Table 1. Set of models developed to estimate the Survival rate (ϕ) and recapture (p) from juvenile and adult males and females of *Anolis nebulosus* from Biological Field Station of Chamela (BFSCH) performed with the model Cormack Jolly Seber by using Mark program. The most parsimonious model for our data is presented with smaller AIC. Δ_i = difference of AIC, W_i = wight of AIC, k = number of parameters.

Model	Description	AIC	Δ_i	w_i	K
ϕ (Sex) p (t)	Survival probability varies between sexes, recapture varies with time	139.57	0	0.33	2
ϕ (Sex:Age) p (t)	Probabilities survival varies in the interaction between sex and age, recapture varies with time	140.47	0.86	0.27	3
ϕ (Age) p (t)	Probability of survival varies with age, recapture varies with time	141.3	0.9	0.25	3
ϕ (Sex+Age) p (t)	Probability survival varies between sex and age, recapture varies with time	140.8	1.27	0.17	2
ϕ (t) p (.)	Probabilities survival varies with time and constant recapture	143.86	4.28	0.03	8
ϕ (g*t) p (g*t)	Probability of survival and recapture rate are different between groups over different time periods	148.12	8.54	0.004	10
ϕ (t) p (Age)	Probability of survival varies with time and recapture vary with age	149.55	5.64	0.002	8
ϕ (Sex+Age) p (.)	Probability of survival varies between sex and age, constant recapture	150.4	10.83	0.001	2
ϕ (Sex) p (.)	Probability of survival varies between sexes, constant recapture	151.11	11.54	0.001	2
ϕ (Sex:Age) p (.)	Probability of survival varies in the interaction between sex and age constant recapture	153.12	12	0.003	4

Table 2. Set of models developed to estimate the Survival rate (ϕ) and recapture (p) from juvenile and adult males and females of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island. Models were designed under the closed robust model implemented in the program Mark (Pradel, 1996). The most parsimonious model for our data is presented with smaller AIC. Δ_i = difference of AIC, W_i = wight of AIC, k = number of parameters.

Model	Description	AIC	Δ_i	w_i	K
ϕ (Sex:Age) p (.)	Probability of survival varies in the interaction between sex and age constant recapture	648.4	0	0.6	5
ϕ (Sex) p (.)	Probability of survival varies between sexes, constant recapture	650.5	2.01	0.22	6
ϕ (Sex+Age) p (.)	Probability of survival varies between sex and age, constant recapture	652.51	4.03	0.08	7
ϕ (t) p (Age)	Probability of survival varies with time and recapture vary with age	654.12	5.64	0.03	12
ϕ (t) p (.)	Probabilities survival varies with time and constant recapture	655.66	7.18	0.01	13
ϕ (Age) p (t)	Probability of survival varies with age, recapture varies with time	655.72	7.21	0.01	14
ϕ (Sex:Age) p (t)	Probabilities survival varies in the interaction between sex and age, recapture varies with time	656.52	8.04	0.01	14
ϕ (Sex+Age) p (t)	Probability survival varies between sex and age, recapture varies with time	657.83	9.35	0.05	15
ϕ (Sex) p (t)	Survival probability varies between sexes, recapture varies with time	658.62	10.14	0.03	15
ϕ (g*t) p (g*t)	Probability of survival and recapture rate are different between groups over different time periods	662.58	14.1	0.005	19

Table 3. Survival probability (ϕ) and total recapture (p) for BFSCH and SPI populations. Standard Error (SE) represent 95% of confidence interval.

Populations	Rate of ϕ total	SE	Rate of p total	SE
BFSCH	0.21	0.02	0.13	0.27
SPI	0.64	0.86	0.55	0.06

Figure 1

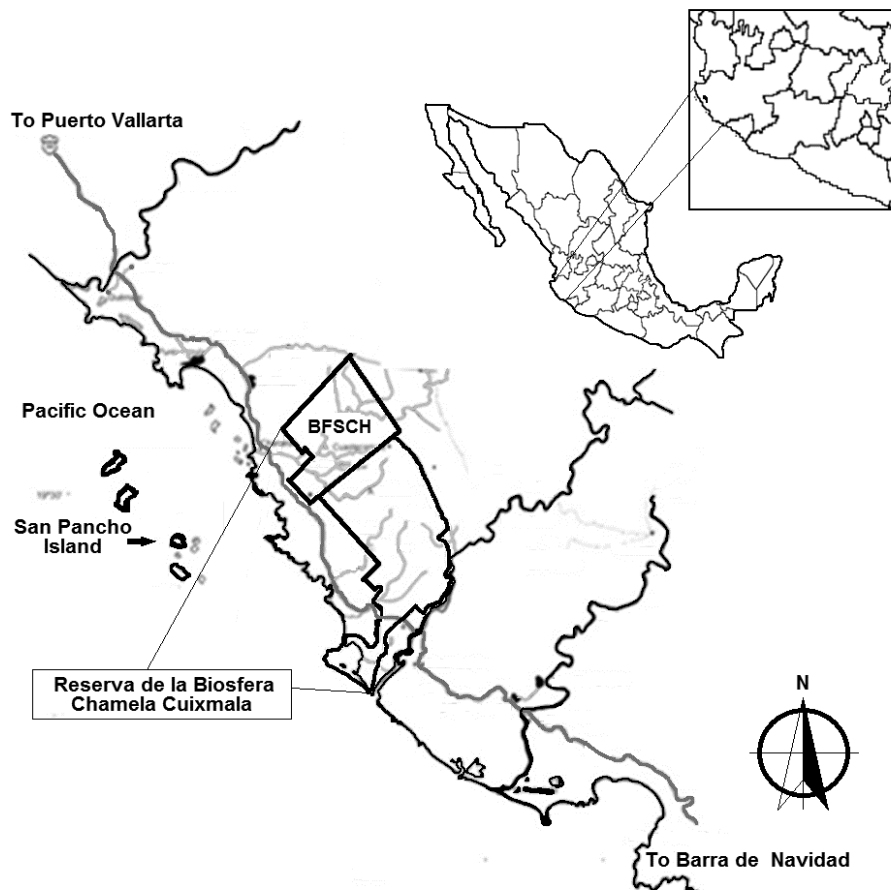


Figure 2

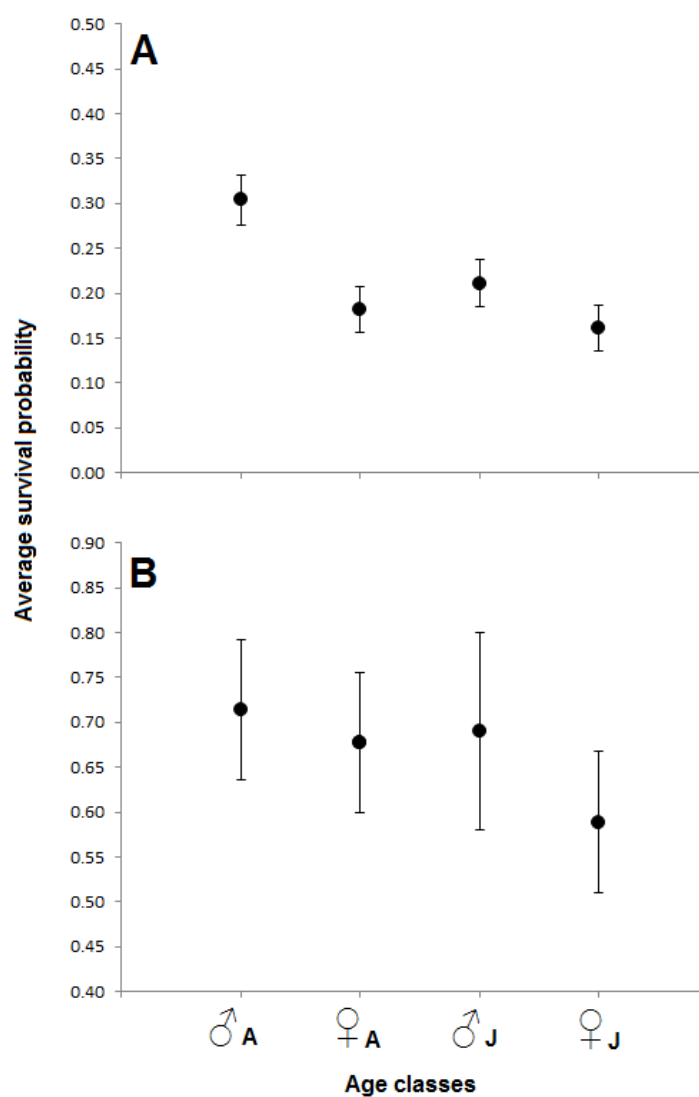
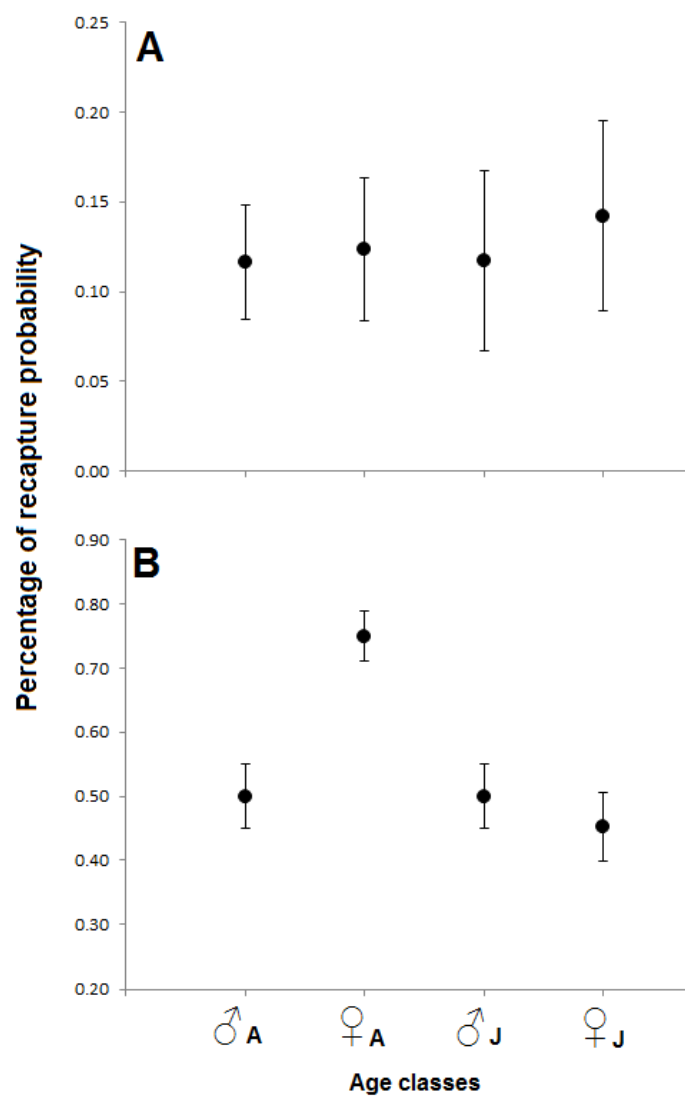


Figure 3



CAPÍTULO V

DISCUSIÓN GENERAL

La idea principal y eje vertebral del presente trabajo fue identificar si el tamaño corporal en machos y hembras de *Anolis nebulosus* y *Aspidoscelis lineattissima* de poblaciones de isla y continente influye en la variación de algunas características de historias de vida (reproducción, edad y talla a la madurez sexual, tasa de crecimiento, dieta, supervivencia, etc.) entre poblaciones. Se considera que la talla del cuerpo es una característica importante y conspicua que está fuertemente asociado con la variación fenotípica de las historia de vida en lagartijas (Huey et al., 1981; Tinkle, 1969; Charnov, 1993; Ramírez-Bautista et al., 2013), y se ha señalado que los individuos de islas pueden diferir significativamente de sus parientes continentales respecto a sus hábitos alimentarios, ecología funcional e interacciones (zonas de percha; Andrews, 1979), por lo que, bajo el supuesto que se tiene, de que entre poblaciones de una misma especie pueden existir variaciones fenotípicas al encontrarse en ambientes contrastantes. Este estudio prueba esta predicción en dos especies de lagartijas que habitan en diferentes ambientes (Ramírez-Bautista et al., 2013). En el presente trabajo se considera que algunas características reproductivas (tamaño del huevo, frecuencia de la puesta, LHC a la madurez, etc), ecológicas (hábitos alimentarios) y demográficas (tasa de supervivencia) presentes en poblaciones de islas deberán ser distintas a las poblaciones del continente, comprobando entonces que las predicciones de la regla y síndrome de la isla (Van Valen, 1973; Novosolov et al., 2013) son evidencias de cambio entre poblaciones.

Este estudio mostró que las hembras y los machos de *A. nebulosus* de la población de la Isla San Pancho fueron más grandes en la LHC y en las demás características morfológicas que en las hembras y machos del continente (ver primer capítulo). Asimismo, los machos de *A. lineattissima* de la Isla Cocinas fueron más grandes que los del continente, no así las hembras, las cuales no mostraron diferencias con respecto a las del continente. Las similitudes encontradas en la morfología de las hembras de *A. lineattissima* entre poblaciones podrían deberse a que éstas están sometidas a las mismas presiones ambientales (misma depredación) o bien, que pueden crecer a tasas semejantes, permitiendo alcanzar la madurez sexual más pronto que los machos, además, si el tamaño del cuerpo o talla es semejante entre hembras, esto pudiera ser evidencia de que el tamaño de la puesta por frecuencia esta optimizada (dos o tres huevos, ver capítulo de reproducción), favoreciendo en tener una MRP pequeña,

lo que permite a las hembras escapar con mayor agilidad de sus depredadores (Vitt y Congdon, 1978). Se ha observado que tamaños de puesta pequeños responden a un *trade-off* o costo que las hembras pagan por adquirir mayor supervivencia, es decir, a un bajo esfuerzo reproductivo (baja fecundidad) mayor supervivencia y viceversa (Stearns, 1992; Sinervo et al., 1991).

Por otro lado, los grandes tamaños corporales en los machos y en las hembras de *A. nebulosus* y en los machos de *A. lineattissima* en isla, podrían ser explicados a que éstos han evolucionado con estas tallas por la ausencia de sus depredadores continentales, hipótesis que fue documentada por primera vez por Foster (1964), quien argumentó que la relajación de depredación en islas hace que diversos grupos de mamíferos incrementen o disminuyan en tallas (Van Valen, 1973; Lomolino, 2005). Case (1978) argumentó que el tamaño del cuerpo en lagartijas de islas ha evolucionado en respuesta a la disponibilidad del alimento. Mientras que, Williamson (1981) sugiere que los tamaños corporales grandes de lagartijas herbívoras en islas, es el resultado de la incorporación de grandes cantidades de materia vegetal a sus dietas, debido a la reducida abundancia de insectos o por la baja productividad primaria en una isla (escases de alimento y competencia interespecífica) que permite a las especies insulares modificar sus historias de vida (hábitos alimentarios, tamaños corporales y características reproductivas; Stearns, 1992). El presente estudio contradice los supuestos de este autor, ya que *A. nebulosus* y *A. lineattissima* de islas presentan dietas completamente insectívoras, por lo que, se considera que la ausencia de sus depredadores del continente, como arañas del género *Nephila*, aves y serpientes (Lister y García, 1992; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista et al., 2000) podrían ser el factor principal que influya directamente en su tamaño corporal, ya que se ha observado que al disminuir el número de depredadores en algunas especies de *Anolis*, éstas logran aumentar de tallas y forrajean con mayor libertad y por más tiempo en el suelo (Lister y García, 1991; Losos, 2010; García et al., 2014).

Por lo anterior, interesantes ejemplos sobre variaciones morfológicas, reproductivas y conductuales de islas (Foster, 1964) han sido causa de importantes investigaciones en la mayoría de los grupos bilógicos (Palkovacs, 2003). Al respecto existe amplia evidencia empírica en algunos grupos sobre ciertos factores de selección (depredación escases de alimento, competencia) que pueden explicar las variaciones morfológicas (Foster, 1964).

Se ha observado que en serpientes (Boback, 2003) y mamíferos carnívoros de islas (Meiri, 2007) tienden a disminuir de tamaño corporal, mientras que las especies de lagartijas con dietas herbívoras e insectívoras (en algunos casos), muestran un aumento en el tamaño del cuerpo (Case, 1978). El aumento o disminución en las proporciones corporales está fuertemente asociado a algunas características de historias de vida, por ejemplo, con el dimorfismo sexual (Meiri, 2010), el cual según Andrews (1979), es más frecuente y evidente en especies de lagartijas de islas que en especies del continente, los machos por lo general son más grandes que las hembras (mejores competidores por el recurso alimento y espacio; Floyd y Jenssen, 1983), esta asimetría suele ser un signo de la escases del recurso alimento en islas, tal como se ha reportado en *A. opalinus* en Jamaica (Floyd y Jenssen, 1983). En este estudio el dimorfismo sexual se relacionó ampliamente con el tamaño corporal (Mahler et al., 2013). Los machos de *A. nebulosus* y *A. lineatissima* de las poblaciones de isla fueron más grandes que las hembras en todas las variables morfológicas, mientras que los machos de esta última especie en la población del continente fueron más grandes sólo en algunas características morfológicas, mientras que *A. nebulosus* de este ambiente no presentó dimorfismo sexual.

El dimorfismo sexual observado en las poblaciones de isla y continente puede ser explicado bajo los siguientes supuestos: si el recurso espacio y alimento es limitado y la población de machos es densa, entonces puede haber una competencia intrasexual, los individuos de tallas más grandes son mejores competidores por estos recursos. La hipótesis de divergencia de nicho (Schoener, 1967; Hierlihy et al., 2013) sugiere que una alta similitud en la dieta entre machos y hembras, da como resultado una competencia por el recurso, por lo que, esta similitud en los hábitos alimentarios puede estar representando dimorfismo sexual (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009; Aguilar-Moreno et al., 2010; Hierlihy et al., 2013). Así mismo, si la proporción sexual es mayor en los machos, entonces deben existir interacciones agonísticas en las que los machos se ven obligados a luchar por el acceso a las hembras durante la estación reproductora, por lo tanto, el dimorfismo sexual estaría explicado por selección sexual (Hierlihy et al., 2013). Consecuentemente, un cuerpo y cabeza grandes son atributos morfológicos que han logrado explicar una mayor adecuación de los machos, patrón que ha sido observado en especies gonocóricas del género *Aspidoscelis* y en la mayoría de las especies del género *Anolis* de poblaciones de isla y continente (Anderson y Vitt, 1990; Losos et al., 2003; Aguilar-Moreno et al., 2010). Una razón más para lograr explicar el

dimorfismo sexual es, si la talla a la madurez sexual fuera mayor en los machos que en las hembras, entonces los machos deberían tener una tasa de crecimiento mayor y más rápida para defender el territorio y reproducirse con éxito, lo que explicaría por qué los machos de *A. nebulosus* y *A. lineattissima* de islas son más grandes que las hembras (Andrews, 1976).

Por lo anterior, aún falta evaluar otros factores de cada ambiente, por ejemplo, la distancia de la isla al continente, para lograr explicar con mayor claridad la evolución del tamaño corporal y su posible efecto sobre el dimorfismo sexual en ambas especies de lagartijas en islas, tal como lo hiciera Meiri (2007) con diversos grupos monofiléticos de lagartijas de islas. Aunque el presente trabajo no cuenta con información suficiente que sustente que las dimensiones y distancias de ambas islas (San Pancho y Cocinas) al continente son factores que explican la variación del tamaño del cuerpo y de algunas características de historia de vida en *A. nebulosus* y *A. lineattissima* pueden proporcionar cierta evidencia; por ejemplo, Hasegawa (1994) en un estudio con *Eumeces okadae* de un archipiélago cercano a Japón, señaló que la tasa de mortalidad, la abundancia de recursos y algunas características de historia de vida mostraban amplia variación fenotípica entre islas. Identificó que las islas más cercanas al continente presentaban mayor número de depredadores (mamíferos carnívoros, serpientes y aves), por lo que, la depredación en estas islas sobre esta especie de lagartija fue intensa. Mientras que en las islas con distancias intermedias y con serpientes y aves como depredadores, mostraron un nivel intermedio de depredación, y en las islas más alejadas con aves solamente, la depredación era intensa en crías pero baja en adultos. Este autor logró identificar que la disponibilidad del alimento era mayor en islas más alejadas del continente. Concluyo que las poblaciones de lagartijas en las islas más cercanas al continente presentaban bajas densidades poblacionales y mostraban ciertas similitudes con poblaciones del continente (tamaño corporal pequeño, tamaño de puesta grande y tamaño de huevo pequeño), mientras que en islas más alejadas, las lagartijas presentaban altas densidades poblacionales y mostraban amplia variación en las características de historia de vida a las poblaciones continentales, lo que indica que seguían las predicciones de la regla de la isla (tamaño corporal grande, pequeño tamaño de la puesta y tamaño de huevo grande). En conclusión, este autor señaló que las presiones selectivas en cada isla dependen de la cercanía al continente, y menciona que es necesario realizar estudios filogenéticos y trasplantes (injertos) de individuos entre islas para demostrar con mayor exactitud si la distancia al continente

promueve tal variación o existe un reciente proceso de especiación alopátrica en cada isla.

Boback (2003) con el grupo de serpientes, identificó que la distancia de la isla al continente no es el factor principal que promueve variación en el tamaño corporal, por el contrario, menciona que los eventos vicariantes son los factores más importantes en la evolución del tamaño del cuerpo en este grupo, ya que a medida que las poblaciones se aíslan, las presiones selectivas como la disponibilidad del alimento promueven distintos tamaños corporales. Concluye que la hipótesis “alteración de la dieta” es la idea más adecuada para señalar los cambios en el tamaño del cuerpo en serpientes debido a que el tamaño y la disponibilidad de las presas en las islas ejercen una fuerte presión selectiva sobre el tamaño de los depredadores.

Respecto a lo anterior, pocos son los trabajos dirigidos a conocer la evolución de las historias de vida (tasa de crecimiento, supervivencia y frecuencia de puesta) en lagartijas del género *Anolis* y *Aspidoscelis* de ambientes insulares, entre éstos están los trabajos pioneros de Andrews (1971, 1976, 1979) con algunas especies de *Anolis*, que mencionan que las especies que habitan en islas difieren significativamente de sus congéneres continentales. No obstante, en regiones continentales, varios estudios sobre historias de vida en algunas especies de ambos géneros han revelado variaciones geográficas en el tamaño de la camada (especies vivíparas) y puesta (especies ovíparas), tamaño del huevo, tamaño de las crías, frecuencia de la puesta, fecundidad y edad a la madurez sexual entre poblaciones (Ramírez-Bautista, 1995; Ramírez-Bautista et al., 2000).

Los resultados de la sección de reproducción de este estudio describen que el peso y volumen del huevo fueron más grandes en hembras de *A. nebulosus* de la isla, mientras que la frecuencia de la puesta resultó ligeramente mayor en la población del continente, esta dicotomía podría apoyar la hipótesis de que las hembras de la isla presentan una relajación en la intensidad de depredación, así como una limitada disponibilidad del alimento, como se ha observado en el capítulo de dieta de este estudio y en otros trabajos con lagartijas en islas (Andrews, 1976, 1979). Por otro lado, los resultados de la actividad reproductiva en las hembras de *A. lineatissima* de la población de la Isla Cocinas y continente no revelaron diferencias respecto al tamaño corporal, ni en el tamaño de la puesta (isla-continente), pero si en el tamaño del huevo y masa relativa de la puesta, estos últimos fueron mayores en las hembras del continente que en la isla. Lo anterior indica que las hembras de cada población viven en ambientes

con altas presiones selectivas durante la estación reproductiva (Vitt y Congdon, 1978). La semejanza de estas características reproductivas es similar a otras especies de *Aspidoscelis* del continente (Ramírez-Bautista et al., 2000), indicando que las diferencias en ciertas características reproductivas pueden variar entre años y/o estaciones, reflejo de las posibles variaciones en el recurso alimento, fotoperiodo, precipitación, temperatura o una combinación de dichos factores en cada ambiente (Ballinger, 1977; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Ramírez-Bautista et al., 2000, 2012). Por lo anterior, la flexibilidad en la variación de esas características reproductoras también suelen relacionarse con el potencial fenotípico y posibles *trade-offs* que las hembras desarrollan en cada ambiente. Un alto nivel de plasticidad fenotípica significa que los factores ambientales tienen una fuerte influencia sobre un fenotipo en particular, por lo tanto, observar amplias diferencias en las características de historia de vida en las hembras de *A. nebulosus* entre poblaciones, demuestra que esta especie presentan una alta plasticidad, y que ciertas presiones ambientales han logrado establecer costos y beneficios en sus características reproductivas, tal como se ha observado en otras especies de lagartijas, como *Sceloporus occidentalis* (Sinervo et al., 1991). En esta especie las hembras exhiben una flexibilidad fenotípica extrema sobre el tamaño de la puesta, situación que hace que las hembras deban perder cierta cualidad a cambio de otra cualidad (fecundidad vs. supervivencia; *trade-offs*) como una respuesta de su ambiente (depredación y baja calidad del alimento); lo anterior son estrategias particularmente importantes en organismos ectotérmicos con complejos ciclos de vida como es el caso de *A. lineattissima* y *A. nebulosus* de islas y continente (Andrews y Rand, 1974).

Las estrategias de historias de vida observadas junto con la supervivencia de ambas especies y poblaciones han evolucionado conjuntamente y han sido moldeadas por la selección natural, por lo tanto, pueden ser estudiadas desde un contexto de *trade offs* (rápido crecimiento vs. bajo peso y volumen de huevo, alta fecundidad vs. baja supervivencia, grandes tallas en crías vs. poco número de crías). Sin embargo, es importante reconocer qué carácter o característica de historia de vida ha sido perjudicada o inhibida por el beneficio de otra, de esta forma desarrollar predicciones relacionadas entre características reproductivas y presiones ambientales (Stearns, 1992).

Los atributos ecológicos y morfológicos de ambas especies y poblaciones parecen adquirir distintos grados de importancia en la determinación de patrones de depredación. Se ha sugerido que los tamaños corporales grandes en la mayoría de

especies del género *Anolis* de ambientes de isla, no se relacionan positivamente con la intensidad de depredación (Andrews, 1979), también se ha señalado que la mayor intensidad de depredación se dirige hacia las clases de edad más vulnerables como crías y juveniles (Andrews y Nichols, 1990), mientras que los organismos de mayor talla (adultos) muestran altas probabilidades de sobrevivir durante periodos de escases de alimento, alta intensidad de depredación, y a eventos catastróficos como huracanes, inundaciones y capacidades superiores de inmigración, los que son más frecuentes e intensos en islas que en el continente (Wittaker y Fernández-Palacios, 2010).

Los resultados sobre tasas de supervivencia en este trabajo indican que en la población continental de *A. nebulosus* machos y hembras juveniles exhibieron una supervivencia más alta que los adultos, esto sugiere que éstos últimos (machos y hembras adultos) pudieran experimentar una mayor depredación, ya que se ha reportado que suelen desplazarse largas distancias de la zona de percha habitual (refugios) exponiéndose así a sus depredadores, comportamiento que fue observado por Lister y García (1992) con esta misma especie en un ambiente estacional continental. Estos autores observaron que durante la temporada de secas, los machos tienden a desplazarse más que las hembras en la búsqueda de recurso alimento y parejas. Por otro lado, Andrews y Nichols (1990) y Ramírez-Bautista (1995), mencionan que los machos adultos de diversas especies de *Anolis* tienen un comportamiento polígamo que hace que los machos busquen maximizar su éxito reproductivo al tratar de copular con el mayor número posible de hembras, por lo tanto, presenten mayor intensidad de depredación. En el caso de las hembras adultas, Andrews y Rand (1974) y Lister y García (1992) observaron que éstas son más sedentarias que los machos, tanto en la temporada de lluvias como en secas; además, utilizan rangos hogareños más estrechos y utilizan más tiempo en forrajear que los machos, por lo tanto, este tipo de conducta más sedentaria en hembras y activa en machos adultos de *A. nebulosus* en el continente puede promover una tasa de supervivencia relativamente baja, semejante a lo que Andrews y Rand (1974) observaran con hembras de diversas especies de *Anolis*, al probar que largos periodos de forrajeo pueden minimizar las probabilidades de sobrevivir al ser vistos por sus depredadores.

En la población de la Isla San Pancho, machos y hembras juveniles y adultos mostraron tasas de supervivencia altos (cerca de 1). Estas semejanzas son el reflejo de una “población cerrada” donde la supervivencia de las distintas clases de edad es muy cercana a 1, producto de una baja intensidad de depredación, tal como fue descrito por

Andrews y Nichols (1990) en *A. limifrons* de la Isla Barro Colorado en Panamá; estos autores discuten que la supervivencia en este tipo de poblaciones puede ser una función dependiente de la relajación de depredación y competencia en islas (Andrews y Nichols, 1990; Hasegawa, 1994). En términos generales, estos resultados revelan que ambas clases de edad (juveniles y adultos) y sexos de la Isla San Pancho presentan probabilidades mayores de supervivencia, no obstante, los resultados para la Isla San Pancho considerada como población cerrada, deben ser tomados con cierta cautela, ya que bajo los supuestos de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1963, 1967), las poblaciones insulares no pueden ser consideradas como poblaciones cerradas, pues presentan tasas de inmigración, migración, extinción, nacimientos y muertes, características demográficas presentes en poblaciones continentales, pero difieren en cuanto a su intensidad.

Los resultados de supervivencia de *A. nebulosus* de la isla pueden ser discutidos bajo la teoría de evolución de historias de vida de Stearns y Koella (1986), quienes señalan que individuos de tallas grandes (poblaciones de islas) evolutivamente deberán tener pocas crías pero de tallas grandes, de tal modo que sean más competitivas y logren escapar con mayor agilidad de sus depredadores, por lo que deban exhibir altas probabilidades de sobrevivir (Ramírez-Bautista, 1995).

Resulta complicado medir de forma directa (en campo) como afecta la depredación a algunas características de historias de vida de ambas especies de lagartijas de este estudio (Meiri, 2007; Gadsden et al., 2006). Las simulaciones de supervivencia desarrolladas con el programa Mark generan predicciones evolutivas que deben ser corroboradas con un mayor número de datos y experimentos de jardín como el que fue desarrollado por Sinervo et al. (1991) al identificar que un alto éxito reproductivo (tamaño de la puesta) de las hembras grávidas de *Sceloporus occidentales* revela un costo (*trade-off*) importante en la baja supervivencia de las hembras, señalan que el alto peso de la puesta hace más lentas y vulnerables a las hembras que con un peso menor (e.g., el beneficio es el mayor éxito reproductivo, y el costo, menor supervivencia; Stearns, 1992).

Diversos estudios han considerado que la supervivencia y el crecimiento en lagartijas es una función dependiente de la disponibilidad del alimento, ya que se relaciona con la velocidad en que los machos y hembras crecen (Gadsden et al., 2006). Schoener y Schoener (1978) en un experimento de laboratorio encontraron que las hembras de algunas especies de lagartijas del género *Anolis* con una dieta escasa en

energía crecieron más lentamente, maduraron a una talla mayor y presentaron un tamaño y peso menor de huevo que las hembras con una dieta altamente energética. Estos autores mencionan que los períodos de sequías extremas en las islas o en regiones continentales hace que las especies de lagartijas exhiban amplias variaciones en sus características reproductivas (tamaño y volumen de huevo, LHC a la madurez) e incluso algunas lagartijas que suelen reproducirse normalmente una vez al año dejen de hacerlo por uno o más años, como se ha registrado en otras especies del continente como: *Sceloporus orcutti* (Mayhew, 1963), *Uma notata* (Mayhew, 1966a), *U. scoparia* (Mayhew, 1966b) y *Sauromalus obesus* (Nagy, 1973).

Los hábitos alimentarios en lagartijas está ampliamente relacionado con diversas características de historias de vida (reproducción y crecimiento), ya que es la fuente de energía obtenida para desarrollar estas actividades mediante los nutrientes que ingieren, digieren y asimilan (Gadsden et al., 2006). Las comparaciones de los tipos de dieta entre poblaciones de una misma especie entre ambientes contrastantes (isla vs. continente) han encaminado a realizar observaciones sobre patrones evolutivos del tamaño corporal, reproductivos, estrategias de forrajeo y reparto de recursos (solapamiento alimentario; Floyd y Jenssen, 1983). En *A. nebulosus* y *A. lineattissima* se encontró que la dieta de ambos sexos y clases de edad (crías, juveniles y adultos) y poblaciones, se basa principalmente de artrópodos de las clases Aranaea e Insecta, por lo que, son considerados generalistas, oportunistas y completamente insectívoras, ya que se encontró bajos porcentajes de materia vegetal en la dieta de ambas poblaciones y especies, patrón observado por Andrews (1979) en *A. oculatus*, *A. limifroms* y *A. humilis* en poblaciones de isla y continente en Costa Rica, y por Paulissen (1987) con *Cnemidophorus* (= *Aspidoscelis*) *sexlineatus*.

Durante la estación de secas, ambos sexos y clases de edad de *A. nebulosus* de la Isla San Pancho consumieron un menor número de presas que en el continente, esto sugiere que la densidad poblacional de los distintos tipos de presas es menor que en el continente, por lo que, puede ser el resultado de la alta competencia intraespecífica por el alimento, como sucede en *Anolis opalinus* en Jamaica (Floyd y Jenssen, 1983), y en otras especies de lagartijas de islas (Dutra et al., 2011). En contraste, machos y hembras adultos de *A. lineattissima* de la Isla Cocinas se alimentaron de un mayor número de tipos de presas que en la población del continente, patrón que concuerda con lo que Hasegawa (1994) encontró en *Eumeces okadae*, quien indicó que la mayor disponibilidad de alimento ocurre en islas más alejadas al continente, en este caso la

población de *A. lineattissima* de la Isla Cocinas es la más alejada al continente, y es donde se observó la mayor cantidad de presas comparativamente a la Isla San Pancho.

Como se mencionó, los hábitos alimentarios de ambas especies están compuestos por insectos, por lo que, estos resultados no apoya la hipótesis de Case (1978) ni Meiri (2008), quienes aseguran que los grandes tamaños corporales de lagartijas en islas se debe a que éstas tienen dietas herbívoras. Por otro lado, aún se ignora qué tanto valor energético representan los tipos de presas más consumidos por cada sexo y clases de edad en cada población y especie, por lo que, este tema debe ser atendido con mayor cuidado tal como Floyd y Jenssen (1983) lo hicieron con *A. opalinus* al identificar que los tipos de presas con cuerpos blandos (orugas y larvas) son los que aportan mayor cantidad energética dirigida a la regeneración de tejidos, al crecimiento y a la reproducción.

Finalmente, en este estudio se encontró que el tamaño del cuerpo y otras características morfológicas entre poblaciones de *A. nebulosus* y *A. lineattissima* de isla y continente varían: los machos y las hembras de la primera especie de islas son más grandes en todas las características morfológicas que las del continente, y similares en hembras de *A. lineattissima* entre poblaciones. Esto prueba que los resultados de este trabajo son consistentes con los supuestos de la regla de la isla (Van Valen, 1973) y síndrome de la isla (Novosolov et al., 2013) que consideran que los grandes tamaños corporales en islas están relacionados positivamente con cambios en algunas características de historia de vida, y que posiblemente la intensidad de depredación y escases de alimento han logrado moldear las características reproductivas analizadas. Así también, se sabe que los reptiles, especialmente las lagartijas han desarrollado estrategias de supervivencia y reproducción que los dirige a una óptima adecuación en ambientes estables o impredecibles. Einum y Fleming (2000) mostraron que la variación del tamaño de la puesta entre años es una estrategia adaptativa que hace a las hembras repartir su esfuerzo reproductivo en tiempo y espacio distinto, cuando las condiciones del ambiente son desfavorables (*bet-hedging*); estrategia que direcciona a diferentes grupos de animales hacia un proceso evolutivo basado en su potencial de plasticidad fenotípica, adquiriendo distintos hábitos alimentarios y estrategias de historias de vida que difieren considerablemente entre especies y poblaciones (Ballinger, 1977; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010).

Literatura Citada

- Aguilar-Moreno, M., F. De. J. Rodríguez-Romero, A. Aragón Martínez, J.A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González. y O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 585-592.
- Anderson, R.A. y L.J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- Andrews, R.M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* lizard. *Ecology* 52: 262-270.
- Andrews, R.M. 1976. Growth rates in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976: 477-482.
- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories: a comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454: 1-51.
- Andrews, R. y A.S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- Andrews, R.M. y J.D. Nichols. 1990. Temporal and spatial variation in survival rates of the tropical lizard *Anolis limifrons*. *Oikos* 57: 215-221.
- Boback, S.M. 2003. Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia* 1: 81-94.
- Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Case, T.J. 1978. A general explanation for insular body size trends in terrestrial vertebrates. *Ecology* 59: 1-18.
- Charnov, E.L. 1993; *Life History Invariants*. Oxford University Press, Oxford. *Journal of Evolutionary Biology* 7: 399-400.
- Dutra, F., C.C. Siqueira, D.Vrcibradic, M.C. Kiefer. y C.F.D. Rocha. 2011. Plant consumption of insular and mainland populations of a tropical lizard. *Herpetologica* 67: 32-45.
- Einum, S. y I.A. Fleming. A. 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximise fitness. *Nature* 405: 565-567.
- Floyd, H.B. y T.A. Jenssen. 1983. Source Food Habits of the Jamaican Lizard *Anolis opalinus*: Resource partitioning and seasonal effects examined. *Copeia* 2: 319-331.

- Foster, J. B. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* 202: 234-235.
- Gadsden, H., Dávila-Carrasco, M.L. y R. Gil-Martínez. 2006. Reproduction in the arenicolous mexican lizard *Uma exsul*. *Journal of Herpetology* 40: 117-122.
- García, A., P. Colangelo, F. Annesi. y N. Castile. 2014. Morphometric and genetic divergence in island and mainland populations of *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) from Jalisco (Mexico): an instance of insular gigantism. *Italian Journal of Zoology* 81: 204-214
- Hasegawa, M. 1994. Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia* 3: 732-747.
- Hierlihy, C.A., R. Garcia-Collazo, C.B. Chavez Tapia. y F.F. Mallory. 2013. Sexual dimorphism in the lizard *Sceloporus siniferus*: support for the intraspecific niche divergence and sexual selection hypotheses. *Salamandra* 49: 1-6.
- Huey, R. B., Schneider, W., Erie, G. L. y R.D. Stevenson. 1981. A field-portable racetrack and timer for measuring acceleration and speed of small cursorial animals. *Experientia* 37: 1356-1357.
- Leyte-Manrique, A. y A. Ramírez-Bautista. 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Southwestern Association of Naturalists* 55: 98-103.
- Lister, B.C. y A. García. 1992. Seasonality, Predation, and the Behaviour of a Tropical Mainland Anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717-733.
- Lomolino, M.V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683-1699.
- Losos, J.B. 2010. Adaptive radiation, ecological opportunity, and evolutionary determinism. *The American Naturalist* 175: 623-639.
- Losos, J.B, M. Butler. y T.W. Schoener. 2003. Sexual domorphism in body size and shape in relation to habitat use among species of Caribbean Anolis lizards. pp. 356-350. En: S.F. Fox, J.K McCoy y T.A. Baird (Eds.). *Lizard social behavior*:. The Johns Hopkins University Press.
- Macarthur, R.H. y E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- Macarthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mayhew, W.W. 1963. Reproduction in the granite spiny lizard *Sceloporus orcutii*. *Copeia* 1963: 144-152.

- Mayhew, W.W. 1966a. Reproduction in the psammophilous lizard *Uma scoparia*.
Copeia 1966: 114-122.
- Mayhew, W.W. 1966b. Reproduction in the arenicolous lizard *Uma notata*. Ecology 47:
9-18.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. Global Ecology and Biogeography 16:
702-708.
- Meiri, S. 2008. Evolution and ecology of lizard body sizes. Global
Ecology and Biogeography 17: 724-734.
- Meiri, S. 2010. Length-weight allometries in lizards. Journal of Zoology 281: 218-226.
- Nagy, K.R. 1973. Behavior, diet and reproduction in a desert lizard, *Sauromalus obesus*.
Copeia 1973: 93-102.
- Novosolov, M., P. Raia. y S. Meiri. 2013. The island syndrome in lizards. Global
Ecology and Biogeography 22: 184-191.
- Palkovacs, E.P. 2003. Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history
approach. Oikos 103: 37-44.
- Paulissen, M.A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard
Cnemidophorus sexlineatus. Oecologia 71: 439-446.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis
nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis Doctoral. Universidad
Nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A. y L.J Vitt. 1997. Reproductive in the lizard *Anolis nebulosus*
(Polychrotidae) from the pacific coast of Mexico. Herpetologica 53: 423-431.
- Ramírez-Bautista, A. y N. Pavón. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in
the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata:
Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. Revista Chilena de Historia
Natural 82: 553-563.
- Ramírez-Bautista, A., C. Balderas-Valdivia. y L.J. Vitt. 2000. Reproductive ecology of
the whiptail lizard *Cnemidophorus linetissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical
dry forest. Copeia 3: 712-722.
- Ramírez-Bautista, A., B.P. Stephenson, A. Lozano, H. Uribe-Rodríguez. y A. Leyte
Manrique. 2012. Atypical reproductive cycles in a population of *Sceloporus
grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. Ecology
and Evolution 2: 1903-1913.

- Ramírez-Bautista, A., B.P. Stephenson, C. Serrano Muñoz, R. Cruz-Elizalde. y U. Hernández-Salinas. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, Mexico. *Acta Zoologica* (doi: 10.1111/azo.12037).
- Schoener, T.W. 1967. The ecological significance of sexual di-morphism in size in the lizard *Anolis conspersuis*. *Science* 155: 474-477.
- Schoener, T.W. y A. Schoener. 1978. Inverse relation of survival of lizards with island size and avifaunal rich-ness. *Nature* 274: 685-687.
- Sinervo, B., R. Hedges. y S.C. Adolph. 1991. Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentalis*: variation among populations *Journal experimental Biology* 155: 323-336.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of live histories*. Oxford University Press, Oxford. USA.
- Stearns, S.C. y J.C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893-913.
- Tinkle, D.W. 1969. The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *American Naturalist* 103: 501-516.
- Van Valen, L. 1973. Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27: 27-35.
- 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.
- Williamson, M. 1981. *Island populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R.J. y J.M. Fernández-Palacios. 2010. *Island Biogeography: ecology, evolution, and conservation*, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.

ANEXO

Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico

Uriel Hernández-Salinas^{1,2} and Aurelio Ramírez-Bautista¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, A.P. 1-69 Plaza Juárez, C. P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México;

²Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango, Sigma 119, Fraccionamiento 20 de Noviembre II, Durango, 34220, México

Keywords:

Anolis nebulosus, reproduction, morphology, island, mainland, Mexico

Accepted for publication:

12 May 2014

Abstract

Hernández-Salinas, U. and Ramírez-Bautista, A. 2014. Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico.

—*Acta Zoologica* (Stockholm) **00**: 000–000.

We present a comparative analysis of the morphological and reproductive characteristics of adult female *Anolis nebulosus*, an arboreal lizard found on both mainland and insular habitats near the Pacific Coast of Mexico. Females from San Pancho Island were larger in all measured morphological variables than females from Biological Field Station Chamela (BFSCCH) on the mainland, and those also reproduced at smaller body size (snout-vent length, SVL: range = 35–44, \bar{X} = 39 mm) than females on San Pancho Island (range = 40–47, \bar{X} = 43 mm). Egg mass and egg volume were also greater on San Pancho Island, but clutch frequency was higher on BFSCCH during breeding season; in this place, one egg every 8 days over a period of 4 months (123 days) versus one egg every 10 days over a period of 4 months (130 days) on San Pancho Island. Thus, we conclude that certain characteristics related to reproduction (e.g. size at sexual maturity, egg mass and egg volume) in *A. nebulosus* with populations inhabiting islands and mainland, vary primarily in accordance with female SVL. These variations are most likely a response to the different pressures where *A. nebulosus* inhabits on environments the islands and mainland near the Pacific Coast of Mexico.

Uriel Hernández-Salinas, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, A.P. 1-69 Plaza Juárez, C. P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México. E-mail: uherndez3@gmail.com

Introduction

Morphological variations among species and populations of a single species of vertebrates that inhabit different environments are due to adaptive response (Michaud and Echternacht 1995; Roff 2000). For example, variations in body size influence several life history characteristics, such as egg size, offspring size, clutch size, clutch frequency, SVL at sexual maturity and survivorship (Stearns 1992, 2000). These reproductive characteristics can vary among species, populations of the same species, and within and across years of a single population (Andrews 1979; Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Stearns 2000). Therefore, variations

in the life history characteristics of organisms inhabiting islands in tropical and temperate environments could be larger (Vitt 1981a,b; Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Hernández-Salinas *et al.* 2010).

Life history variations have been studied in some lizard species, mainly from tropical (Benabib 1994; Michaud and Echternacht 1995; Ramírez-Bautista 1995) and temperate environments (Dunham 1982; Ramírez-Bautista *et al.* 2008, 2011, 2013; Hernández-Salinas *et al.* 2010). However, in the genus *Anolis* from Mexico, very little is known about life history characteristics in general (Jenssen 1970; Campbell *et al.* 1989; Ramírez-Bautista 1995) as well as differences in life history traits among populations on the mainland and those from

offshore islands (Andrews 1979; Irschick *et al.* 1997; Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Novosolov *et al.* 2013). The lack of studies on reproductive characteristics in lizard species from islands is largely due to the limited accessibility of many insular environments (Andrews 1979; Meiri 2007). However, there was a pioneering study on life history from matched Caribbean island and mainland habitats (Andrews 1979), which described little variation in egg size, clutch frequency and sexual dimorphism among populations of two species of the genus *Anolis*. In this study, the variations in life history characteristics between populations on an island versus mainland sites are discussed in the context of environmental pressures, such as predation, food availability and shortage of ecological niches (Andrews 1979; Stearns 2000).

Theory on life history evolution of organisms predicts that those characteristics are selected to maximize the efficacy and fitness under certain environmental pressures (Stearns 2000). Therefore, under this hypothesis, Andrews (1979) and Novosolov *et al.* (2013) suggested that on islands, lack of predators, food availability, and inter and intraspecific interactions are the causes for selection promoting phenotypic expression associated with environment factors (Stearns 2000). Under this theory, predictions made indicate that lizard populations inhabiting saturated environments, such as on islands, will evolve to have larger eggs and offspring size than those from mainland populations (non-saturated environments) to cope

with high population densities (Pianka 1972; Novosolov *et al.* 2013). Therefore, the objective of this study was to compare some reproductive characteristics, such as egg size, clutch frequency and SVL at sexual maturity between island and mainland populations of *Anolis nebulosus* near the Pacific Coast of Mexico.

Material and Methods

Study area

This study was carried out from December 2011 to December 2012 during 10-day sampling periods. For reproductive analyses, three adult females of *A. nebulosus* from both island (San Pancho) and mainland (Biological Field Station Chamela [BFSCH], Universidad Nacional Autónoma de México [UNAM]). These sites were surveyed each month during the study period (Fig. 1). San Pancho Island (19°32'0.45"N, 105°05'2.61"W) has a maximum elevation of 55 m and a diameter of 22 ha. Its dominant vegetation types are mainly tropical dry forest and xeric scrubland; rainy season is from late spring through late summer (Trejo-Vázquez 1988; García 2006). This island forms part of Chamela Bay in the coastal zone within the Municipality of La Huerta, Jalisco, Mexico [CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) 2008]. BFSCH also is in the Municipality of La Huerta,

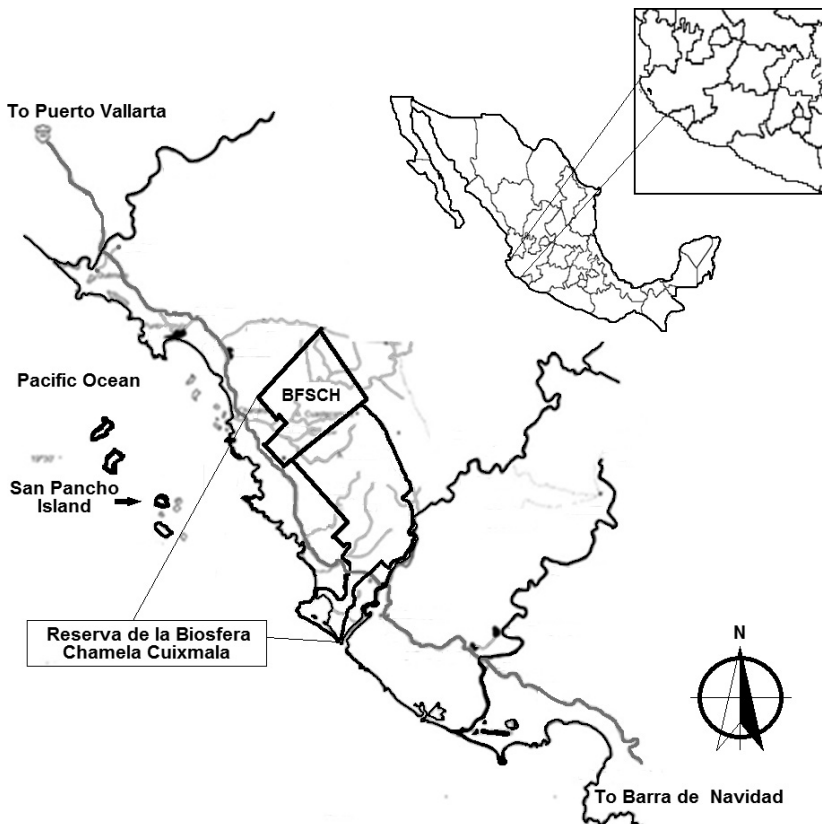


Fig. 1—Study area shows San Pancho Island and the Reserve of the Biosphere Chamela-Cuixmala (Biological Field Station Chamela [BFSCH]) in mainland.

Jalisco (19°31'31.8"N, 105°03'44.5"W), and it has a maximum elevation of 55 m, is primarily covered by tropical dry forest and has the same rainy season as San Pancho Island (Trejo-Vázquez 1988; García 2006).

Reproductive analysis

A total of 55 adult females were collected; 22 from San Pancho Island; and 33 from BFSC. All specimens were collected under scientific collecting permit #SGPA-DGVS/04989/11, issued by SEMARNAT and assessed by the authorities of BFSC from UNAM.

Lizards were anesthetized in the laboratory by lowering body temperature and quickly killed by injection of a dose of 10% formalin behind the skull on the neck. Specimens were fixed in 10% formalin (Ramírez-Bautista *et al.* 2002, 2008) and kept in the laboratory from Populations Ecology, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, Mexico, where gonadal studies were subsequently performed. The following linear measurements were recorded to ± 1 mm on adult lizards in accordance with Ramírez-Bautista *et al.* (2013): snout-vent length (SVL), head length (HL), head width (HW), arm length (AL), forearm length (FOL), femur length (FL), tibia length (TL) and pelvic girdle length (PGL). We also recorded length and width of left or right vitellogenic follicles (VF), and freshly ovulated eggs (E; Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). The volume of vitellogenic follicles (within an ovary) or a single egg (within the oviduct) was estimated with the formula for a prolate spheroid: $V = 4/3\pi(1/2L)(1/2W)^2$, where W is width and L is length (Vitt *et al.* 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). Gonadal mass was determined for females by weighing the largest egg (VF and E) to 0.0001 g (Ramírez-Bautista *et al.* 2008; Hernández-Salinas *et al.* 2010). The smallest female containing enlarged vitellogenic follicles (in ovary) or an oviductal egg was used to estimate minimum body size at sexual maturity. The mean total number of eggs that could be produced by individual females during the reproductive season (reproductive potential) was estimated by totalling the number of non-vitellogenic follicles (NVF), vitellogenic follicles (VF) and/or oviductal eggs for each female early in the reproductive season (June) prior to deposition of any egg (according to method used by Ramírez-Bautista and Vitt 1997), and assuming that each female would use all of their eggs in a single reproductive season, as occurs in other species of *Anolis* with small body sizes (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997).

This number was determined based on the dates in which females were collected with evidence (presence or absence of corpora lutea) that they had not yet laid an egg in early June, or with assurance that females had at least laid one or two eggs, as indicated by the presence of corpora lutea in late October when most females reveal any kind of vitellogenic follicles in the ovary, or egg in the oviduct (Ramírez-Bautista 1995). The gestation period was estimated as the time interval

in which females laid their first egg in June and the date when the first offspring was recorded (Ramírez-Bautista and Vitt 1997). This assumption for *Anolis* appears valid, because no females survived to a second season based on a long-term capture–recapture study by Ramírez-Bautista (1995).

Statistical analyses

For both populations, descriptions and comparisons are restricted to sexually mature females only (Ramírez-Bautista and Vitt 1997, 1998). Prior to analyses, all morphological and reproductive variables were transformed to \log_{10} to ensure normality and homogeneity (Zar 1999). To analyse differences in morphological and reproductive variables between populations, we performed either *t*-tests or Mann–Whitney *U*-tests depending on whether data met conditions for parametric testing or not (Zar 1999). In addition, we used principal components analysis (PCA) to sort and compare graphically the morphological variables. Means are presented ± 1 SE unless otherwise indicated. Statistical analyses were performed with Statistica 7.0 (Statsoft Inc. 2004).

Results

Female body size

Sexually mature females of *A. nebulosus* from both populations varied in SVL (Table 1). Females from San Pancho Island reached sexual maturity at larger size (range = 40–47 mm, $\bar{X} = 43 \pm 0.63$ mm, $n = 22$) than females from BFSC (35–44 mm, $\bar{X} = 39 \pm 0.48$, $n = 33$; *U* Mann–Whitney = 68, $P = 0.0001$).

Females from San Pancho Island showed larger morphological traits for all measured features than females from the BFSC population (Table 1). Female from San Pancho Island were almost 10% large in SVL and 16% larger in other morphological characteristics (HL, FL, AL, FOL, TL and PGL) than females from BFSC (Table 1). Figure 2 shows

Table 1 Comparisons of morphological characteristics (mean values \pm SE) of females of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and the BFSC populations

Variable (mm)	San Pancho Island ($\bar{X} \pm$ SE)	BFSC	Difference %	<i>U</i>	<i>P</i>
SVL	43.4 \pm 0.63	39.2 \pm 0.48	9.7	68	0.0001
HL	11.6 \pm 0.10	10.6 \pm 0.13	8.7	83.5	0.0001
HW	6.6 \pm 0.08	6.3 \pm 0.08	4.6	254.5	0.06
AL	7.1 \pm 0.10	6.2 \pm 0.10	12.8	77	0.0001
FOL	5.9 \pm 0.09	5.0 \pm 0.09	15.9	65.5	0.0001
FL	9.7 \pm 0.14	8.3 \pm 0.12	14.5	60	0.0001
TL	9.0 \pm 0.12	8.0 \pm 0.12	11.2	94.5	0.0001
PGL	3.8 \pm 0.05	3.3 \pm 0.05	13.2	92	0.0001

these differences: PCA groups with larger SVL from San Pancho Island are on the right side of the figure, and smaller lizards from BFSCH on the left. Ellipsoids that enclose females from each population show only slight contact, indicating low similarity in body size between both populations (Fig. 2). Likewise, morphological characteristics (HL, AL, FOL, FL, TL, PGL) compared between females from San Pancho Island and BFSCH were different, as indicated in PC1 (Fig. 2). PC2 shows differences in SVL.

PC1 and PC2 explain the majority of variation in morphological characteristics between females from San Pancho Island and the BFSCH. PC1 explained 83.6% and PC2 6.6% of the variation morphological between populations. In addition, the analysis indicated that all morphological variables for female *A. nebulosus* from both populations were highly correlated.

Life history characteristics

Clutch size in *A. nebulosus* is a single egg per episode for both San Pancho Island and BFSCH. Mean of egg mass and volume of females from San Pancho Island were larger than in females from the BFSCH population (Fig. 3, Table 2). PCA placed egg mass and egg volume at different sites, revealing the differences between populations (Fig. 3). On the PCA, the females from San Pancho Island are grouped to the right (Fig. 3), while females from the BFSCH group are to the left (Fig. 3). The location of both populations in the PCA shows there is variation in the mass and volume of egg between

populations. In PC1 (Fig. 3), females from San Pancho Island are placed at the top, which indicates higher values of the mass and volume of eggs, in contrast to the females from BFSCH that are observed with negative values on PC2. The mean of these values is shown in the Table 2. PC1 and PC2 explain 89.2% and 6.3% of the variation between mass and volume of the eggs (Fig. 3), respectively.

For both populations, the reproductive period was from June (time in which any females have laid eggs) to late October when most females only had an oviductal egg and another developing. Females from San Pancho Island lay one egg every 10 days, while females from BFSCH lay one egg every 8 days; therefore, reproductive activity of females from both populations lasts about 4 month (Table 3). Furthermore, the gestation period of the eggs occurs in about 115 days on San Pancho Island and 105 days on BFSCH. Gestation periods at both sites were determined according to the date of capturing the first female in June, with evidence that females had not laid any egg before, to the date that the first offspring were observed in October.

Discussion

Female body size

Van Valen (1973) and Meiri (2007) noted that several groups of vertebrates (birds, mammals, reptiles) tend to exhibit larger body size on islands as compared to sister mainland populations. Females of *A. nebulosus* from San Pancho Island

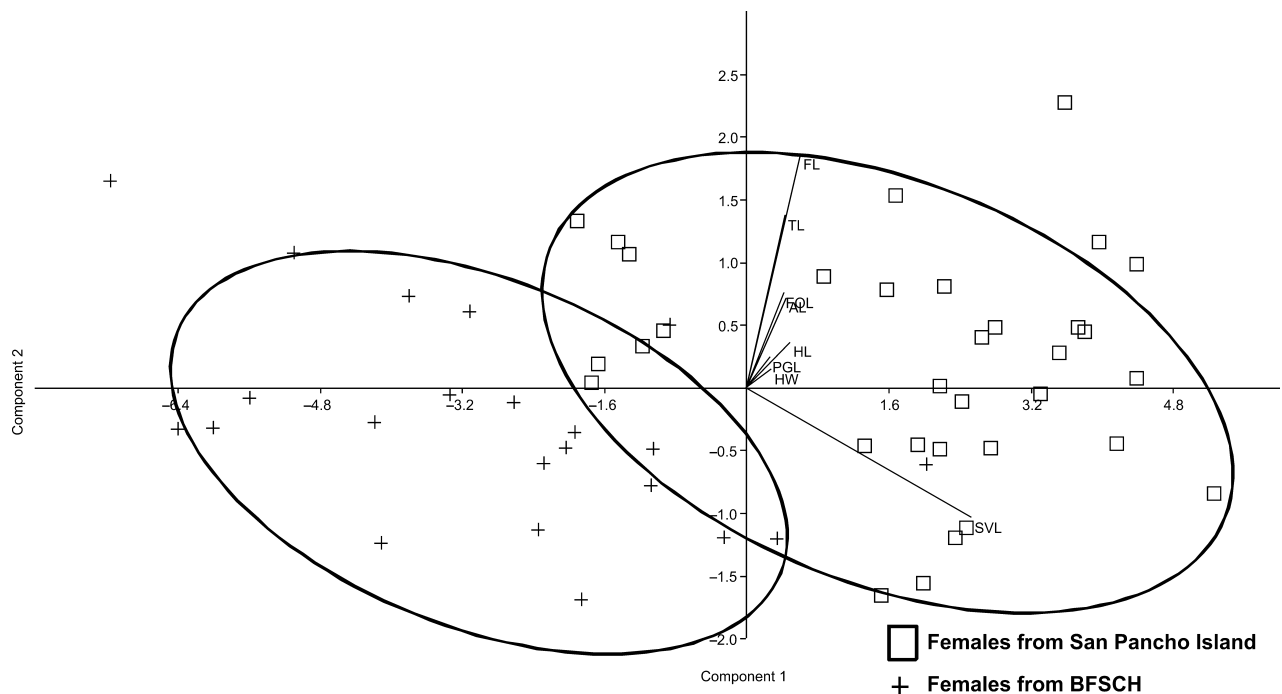


Fig. 2—Plot of first two principal components from PCA of morphological characteristics of females of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and BFSCH populations. Lines representing each morphological variable show the direction of larger size.

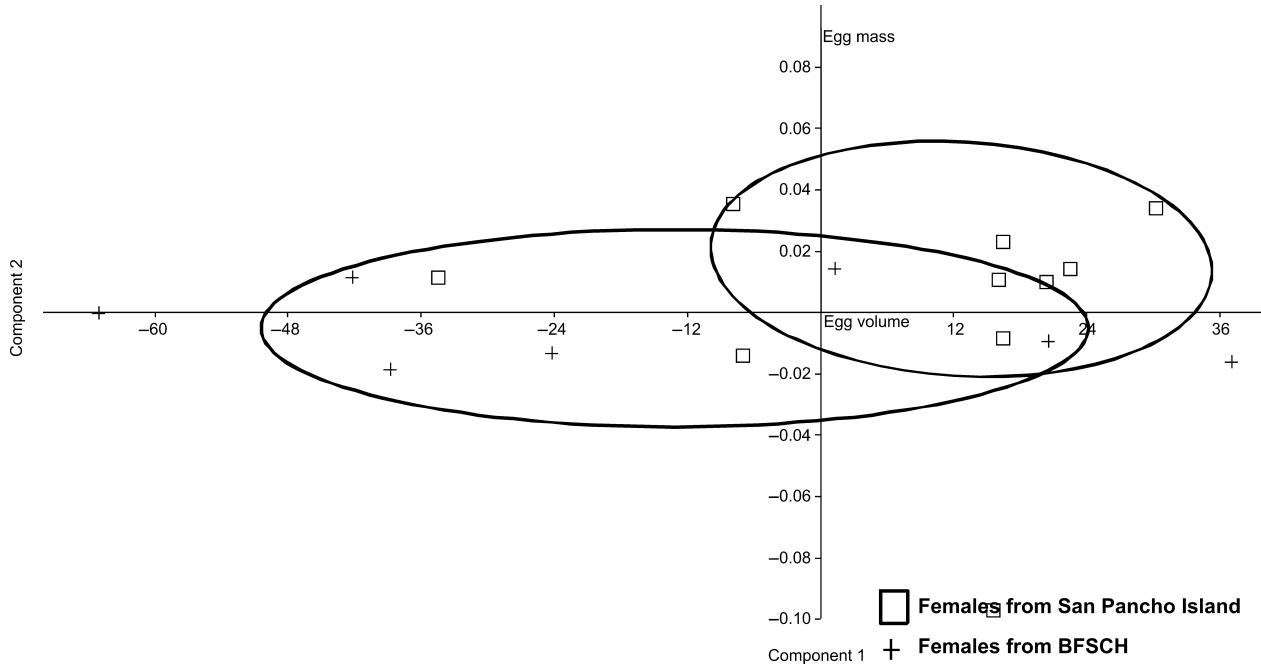


Fig. 3—Plot of first two principal components from PCA of egg mass and volume of female *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and the BFSCH populations. Directions of the symbols of egg mass show the direction of larger size.

Table 2 Egg mass (g) and volume (mm³) of females of *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and the BFSCH populations. Value of significance (*P*), the statistics tests (*t* and Mann–Whitney), and standard error (SE)

	San Pancho Island	BFSCH	San Pancho Island	BFSCH
Weight			Volume	
Egg	0.107 ± 0.011, <i>n</i> = 11	0.089 ± 0.007, <i>n</i> = 7	121.0 ± 5.69, <i>n</i> = 11	95.0 ± 13.9, <i>n</i> = 7
Test	<i>t</i> ₁₆ = 1.19, <i>P</i> = 0.05		Mann–Whitney = 17, <i>P</i> = 0.05	

exhibited larger body size and other morphological characteristics than females from BFSCH population. These results are consistent with the island rule described by Foster (1964) as a pattern of evolution within insular environments. According to Meiri and Raia (2010), food and microhabitat availability and the presence, or lack thereof, of competitor species in an insular environment are the main factors that influence evolution of body sizes (increasing or decreasing size), as exhibited by larger females *A. nebulosus* on San Pancho Island.

An additional mechanism that could explain larger body size in female *A. nebulosus* from San Pancho Island compared with BFSCH is the theory of co-evolutionary processes of invasive species, an idea invoked to explain similar patterns by other island *Anolis* species (Roughgarden and Pacala 1989). Species that first colonize an island are able to evolve larger body sizes due to the absence of competitor species.

Table 3 Mean values of clutch frequency for female *Anolis nebulosus* from San Pancho Island and the BFSCH populations. Non vitellogenic follicle (NVF), vitellogenic follicle (VF), and egg (E)

	San Pancho Island ($\bar{X} \pm SE$)	BFSCH
Clutch frequency	13.0 ± 0.45, <i>n</i> = 22	15.0 ± 0.83, <i>n</i> = 33
Test	<i>U</i> Mann–Whitney = 333.0, <i>P</i> = 0.05	
NVF	10 December 2011 08 March 2012 22 June 2012	03 December 2011 05 March 2012
VF	08 June 2012 30 August 2012 15 October 2012	18 June 2012 01 September 2012 18 October 2012
Egg	08 June 2012 30 August 2012 06 September 2012 15 October 2012	18 June 2012 30 August 2012 01 September 2012 18 October 2012

Maximum size may be reduced later following invasion and corresponding competition from other species, but commonly both competitors achieve larger body sizes than those on the mainland.

Although it is conceivable that this could be a contributing factor to the large body size of *A. nebulosus* from San Pancho Island, we note that resource competition likely persists, because four other lizard species inhabit the island (*Aspidoscelis lineattissima*, *Hemidactylus frenatus*, *Phylodactylus lanei* and *Urosaurus bicarinatus*; U. Hernández-Salinas,

A. Ramírez-Bautista and V. Mata-Silva in review), although the amount of niche overlaps between these species needs to be investigated.

Another explanation for the larger body sizes of lizards on islands is provided by Lomolino (2005) and Meiri (2007), who noted that the same pattern of change occurs in birds, snakes, turtles and lizards inhabiting islands (island rule). However, Meiri *et al.* (2008) examined more than 250 species of mammals on islands and found that this pattern is not observed in all species. Those authors concluded that body size evolution is highly dependent on life history characteristics of individual species, such as population density (Meiri *et al.* 2008). Although the precise mechanisms that have contributed to increased body size in *A. nebulosus* from San Pancho Island remain unclear, it is likely that other factors, such as environmental temperature and food availability, influence females to reach larger sizes on islands than in other lizards on the mainland (Gadsden *et al.* 2006). For example, Dunham *et al.* (1989) and Adolph and Porter (1993, 1996) reported that temperature is a key factor influencing body growth in mainland lizards, because it controls metabolic rate and also regulates quickness of digestion, which can impact many life history traits, including minimum SVL at sexual maturity (Gadsden *et al.* 2006). In addition, the larger body size seen among populations of the same species is an adaptation to different conditions inhabited by these populations (Benabib 1994; Ramírez-Bautista *et al.* 2011). Michaud and Echternacht (1995) indicated that populations of females of *Anolis carolinensis* from higher latitudes are larger in SVL than those at lower latitudes. Larger SVL was correlated with increase in pelvic girdle size at higher latitudes, which is associated with periods of heavy frosts, so larger females have higher survival rates and are more successful because they are able to store more energy in their fat bodies, thereby allowing them to better tolerate freezing conditions (Michaud and Echternacht 1995).

Life history characteristics

Snout-vent length at sexual maturity. The minimum SVL at sexual maturity is defined as the smallest size at which organisms reproduce for the first time (Stearns 1992; Roff 2000). Cost and benefits are associated with the extent to which females reproduce earlier or later in life; this is reflected in the distribution of energy for reproduction, mainly in clutch size and offspring SVL at hatching (Stearns 1992; Roff 2000). *Anolis nebulosus* females from San Pancho Island reproduce at a larger body size than females from BFSCH. This difference in a life history characteristic suggests that both populations are responding differently to environmental factors of each site. One possible factor is that predation pressure is only moderate or low on San Pancho Island, but high on the BFSCH mainland population (Andrews 1979; Lister 1991). Any number of other environmental factors can contribute to body size at maturity, in addition to genetic make-up (Stearns

2000). In this context, several studies have indicated that low interaction between competitor species and an increase in the number of predators promotes low growth and late maturity in both female and male *Sceloporus undulatus*. This pattern occurs in other mainland lizard species (Stearns 1992, 2000; Ramírez-Bautista and Vitt 1997) and could also explain body size patterns reflected by female *A. nebulosus* in this study. Furthermore, larger SVL at sexual maturity in females from San Pancho Island could indicate that females spend more energy on growth than on reproduction, which was implied by a lower frequency of egg laying there than on BFSCH. In addition, BFSCH lizards may select for earlier reproduction in response to higher predation and only survive for a single reproductive period (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997).

Egg size. In general, egg masses and volumes from females from both San Pancho Island and BFSCH sites from this study were smaller than that reported for mainland *A. nebulosus* by Ramírez-Bautista (1995) and Ramírez-Bautista and Vitt (1997). It is well documented that extensive variation in life history characteristics exists in lizards, not just between individual species but also among populations of the same lizard species (Andrews 1979; Ramírez-Bautista and Vitt 1997; Ramírez-Bautista *et al.* 2011). Differences in egg sizes from islands and the mainland can be explained by two major factors: (i) food availability (less diverse, but more abundant on islands; Andrews 1979), and (ii) competition and predation (lower on islands than on the mainland) that allow for more foraging time per day, thereby permitting a greater accumulation of energy for reproduction (Andrews 1979; Lister 1991; Novosolov *et al.* 2013). For example, well-fed females have been reported to attain larger body sizes at reproduction and have larger clutch sizes, eggs and offspring at hatching than smaller females (Andrews 1979; Vitt *et al.* 1995).

With respect to life history theory (Stearns 1992; Roff 2000), the results of our study indicate that if the egg masses and volumes are higher for females from San Pancho Island than those from BFSCH, offspring sizes at hatching should also be larger on San Pancho Island, which is indeed the case. This is documented because during sampling, we recorded two offspring from San Pancho Island measuring 22 mm SVL and three measuring 19 mm SVL on BFSCH, which is consistent with the hypothesis that larger offspring are more competitive than smaller ones. Larger sizes could also be the result of interspecific competition on San Pancho Island, because that island contains four other species of lizards that are potential competitors (U. Hernández-Salinas, A. Ramírez-Bautista and V. Mata-Silva, in review). However, the level of interspecific competition between those four species is questionable because the amounts of niche overlap between them are unknown at this point.

Within the genus *Anolis*, all species lay a single egg at a time, but there is nevertheless significant variation in reproductive output within and among species due to

differences in clutch frequency (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). This is a potential strategy for *A. nebulosus* to spread reproductive effort in time and space for increased survival (Andrews 1979; Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). Clutch frequency in females from San Pancho Island was lower than for those on BFSCH from the mainland, and also lower than that reported in other studies of *A. nebulosus* from elsewhere on the mainland (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). The observed variation in clutch frequency also varied among years and seasons within both populations, thereby being consistent with patterns observed in *A. limifrons* and *A. polilepis* from tropical environments (Andrews and Rand 1974) and *A. oxylophus* from a tropical wet forest (Vitt *et al.* 1995). Such variation has been described as genetic or plastic responses to several environmental factors, such as temperature, precipitation, food availability and extension of reproductive period (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997). On both San Pancho Island and BFSCH, reproductive activity started on 12 June, early in the rainy season (Table 3), and ended when females no longer exhibited VF and egg production (October 2012). Females from San Pancho Island laid one egg every 10 days for a period of 4 months (130 days) (Table 3), while females from BFSCH laid one egg every eight or 9 days, also during a period of 4 months (123 days; Table 3). The latter pattern is similar to that reported in previous studies for *A. nebulosus* (Ramírez-Bautista 1995; Ramírez-Bautista and Vitt 1997), but not for other species of *Anolis* (Andrews and Rand 1974; Andrews 1979).

Summary and future directions. As we mentioned earlier, there are few ecological studies on species of the genus *Anolis* from mainland Mexico, and even fewer from its offshore islands. Therefore, it is difficult to confirm that predation is the primary variable driving reproductive characteristics of *A. nebulosus* from San Pancho Island and BFSCH, as suggested for other lizard species from mainland Mexico (Lister and García 1992). However, it is understood that lizards have evolved many strategies to help promote survival and reproductive success in extreme environments, with species distributing their reproductive effort in different ways for allocating more or less energy to reproduction (*bet-hedging*). These strategies have not yet been established for many lizard species (Dunham 1982; Sinervo *et al.* 1991) and even fewer in species of *Anolis* (Andrews 1979; Ramírez-Bautista 1995). It is also unknown whether observed differences in reproductive characteristics between populations studied here reflect a general plastic response to variable environmental conditions associated with each study site. However, the findings that female *A. nebulosus* from San Pancho Island were larger in all reproductive characteristic than lizards from BFSCH population are consistent with predictions of Van Valen (1973) and Meiri (2007). Further investigations on the ecology and evolution of life history strategies in other *Anolis* populations should be revealing with respect to these issues.

Acknowledgements

This study is part of the Ph.D. research by the senior author (UHS), in the Program of Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. We thank C. Berriozabal-Islas, D. Juárez-Escamilla, L.M. Badillo, B. Stephenson, A. Lozano and D. Lara-Tufiño for their logistical assistance. Thanks to two anonymous reviewers, who improved this manuscript. We also thank the authorities of the Biological Field Station Chamela from the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for making facilities available during this study. We also acknowledge SEMARNAT for providing the scientific permit (No. SGPA DGVS/04989/11) to carry out this investigation. We thank for the scholarship granted to the first author (UHS, Number 233168) by CONACyT and the projects FB1580/JM001/12 CONABIO and Fomix-CONACyT-191908 Biodiversidad del Estado de Hidalgo-3a for supporting the field work.

References

- Adolph, S. C. and Porter, W. P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* **142**: 273–295.
- Adolph, S. C. and Porter, W. P. 1996. Growth, seasonality and lizard life histories: Age and size at maturity. *Oikos* **77**: 267–278.
- Andrews, R. M. 1979. Evolution of life histories: A comparison of *Anolis* lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* **454**: 1–51.
- Andrews, R. and Rand, A. S. 1974. Reproductive effort in Anole lizard. *Ecology* **55**: 1317–1327.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical population of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* **8**: 160–180.
- Campbell, J. A., Formanowicz, D. R. Jr and Medley, P. B. 1989. The reproductive cycle of *Norops uniformis* (Sauria: Iguanidae) in Veracruz, México. *Biotropica* **21**: 237–243.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2008. Santuario Islas de La Bahía de Chamela Islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino en la Bahía de Chamela, Jalisco, México” Programa de Conservación y Manejo. México.
- Dunham, A. E. 1982. Demographic and life-history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: Implication for study of life-history phenomena in lizards. *Herpetologica* **38**: 208–221.
- Dunham, A. E., Grant, B. W. and Overall, K. L. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* **62**: 335–355.
- Foster, J. B. 1964. Evolution of mammals on islands. *Nature* **202**: 234–235.
- Gadsden, H., Dávila-Carrasco, M. L. and Gil-Martínez, R. 2006. Reproduction in the arenicolous mexican lizard *Uma exsul*. *Journal of Herpetology* **40**: 117–122.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* **130**: 25–46.

- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A. and Smith, G. R. 2010. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) from Hidalgo, México. *Herpetologica* 66: 12–22.
- Irschick, D. J., Vitt, L. J., Zani, P. and Losos, J. B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and West Indian *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191–2203.
- Jenssen, T. A. 1970. Ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 4: 1–38.
- Lister, B. C. 1991. Effects of predators on prey behaviour and ecology. *Advances in Ecology Research* 1: 73–106.
- Lister, B. C. and García, A. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61: 717–733.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683–1699.
- Meiri, S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16: 702–708.
- Meiri, S. and Raia, A. 2010. Reptilian all the way?. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: E27.
- Meiri, S., Cooper, N. and Purvis, A. 2008. The island rule: Made to be broken?. *Proceeding the Royal Society B* 275: 141–148.
- Michaud, J. E. and Echternacht, A. C. 1995. Geographic variation in the life history of the lizard *Anolis carolinensis* and support for the pelvic constraint model. *Journal of Herpetology* 29: 86–97.
- Novosolov, M., Raia, P. and Meiri, S. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22: 184–191.
- Pianka, E. R. 1972. *r* and *K* selection or *b* and *d* selection?. *American Naturalist* 106: 581–588.
- Ramírez-Bautista, A. 1995. Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. PhD dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ramírez-Bautista, A. and Vitt, L. J. 1997. Reproductive in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the pacific coast of Mexico. *Herpetologica* 53: 423–431.
- Ramírez-Bautista, A. and Vitt, L. J. 1998. Reproductive Biology of *Urosaurus bicarinatus* (Sauria: Phrynosomatidae) from a tropical dry forest of México. *The Southwestern Naturalist* 43: 381–390.
- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O. and Sites, J. W. Jr 2002. Reproductive cycle of the spiny lizard *Sceloporu jarrovii* (Sauria: Phrynosomatidae) from north-central México. *Journal of Herpetology* 36: 225–233.
- Ramírez-Bautista, A., Ramos-Flores, O., Stephenson, B. P. and Smith, G. R. 2008. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of *Sceloporus minor* of the Guadalcázar region, San Luis Potosí, Mexico. *Herpetological Journal* 18: 121–127.
- Ramírez-Bautista, A., Leyte-Manrique, A., Marshall, J. C. and Smith, G. R. 2011. Effects of elevation on litter-size variation among lizard populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Phrynosomatidae) in Mexico. *Western North American Naturalist* 71: 215–221.
- Ramírez-Bautista, A., Stephenson, B. P., Serrano Muñoz, C., Cruz-Elizalde, R. and Hernández-Salinas, U. 2013. Reproduction and sexual dimorphism in two populations of the polymorphic spiny lizard *Sceloporus minor* from Hidalgo, Mexico. *Acta Zoologica* doi: 10.1111/azo.12037
- Roff, D. A. 2000. Life History Evolution. University of California, Riverside; Sinauer Associates, Inc., USA.
- Roughgarden, J. and Pacala, S. 1989. Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: Review of evidence. In: Otte, D. and Endler, J. A. (Eds.): Speciation and its Consequences, pp. 403–432. Sinauer Associates, Sunderland.
- Sinervo, B., Hedges, R. and Adolph, S. C. 1991. Decreased sprint speed as a cost of reproduction in the lizard *Sceloporus occidentalis*: Variation among populations. *The Journal of Experimental Biology* 155: 323–336.
- Statsoft Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), Version 7. www.statsoft.com.
- Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Live Histories. Oxford University Press, Oxford, USA.
- Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87: 476–486.
- Trejo-Vázquez, I. 1988. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y suelo. PhD dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias UNAM, México, DF.
- Van Valen, L. 1973. Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* 27: 27–35.
- Vitt, L. J. 1981a. Lizard reproduction on relative clutch mass. *American Naturalist* 117: 506–514.
- Vitt, L. J. 1981b. Lizard reproduction: Habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *American Naturalist* 117: 506–514.
- Vitt, L. J., Zani, P. A. and Durtsche, R. D. 1995. Ecology of lizard *Norops oxilophus* (Polychrotidae) in lowland forest of southeaster Nicaragua. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1918–1927.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis, 4th edn. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

First records of *Urosaurus bicarinatus* (Duméril, 1856) (Squamata: Phrynosomatidae) from Cocinas Island, Chamela Bay, Jalisco, Mexico

Uriel Hernández-Salinas, Aurelio Ramírez-Bautista*, Christian Berriozabal-Islas and Diego Juárez-Escamilla

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas (CIB). A.P. 1-69 Plaza Juárez, Pachuca, Hidalgo, Mexico.
* Corresponding author. E-mail: ramibautistaa@gmail.com

ABSTRACT: We report the first records of *Urosaurus bicarinatus* from Cocinas Island in Chamela Bay, Jalisco, Mexico. Four adult males were found in tropical deciduous forest on 7 and 10 December 2012.

Urosaurus bicarinatus is a small size arboreal lizard; males from mainland reach a SVL from 46 to 50 mm. This species presents a wide distribution that ranges from the state of Sonora to Michoacan (Ramírez-Bautista 1994). To date, this species has not been recorded in any of the islands located on the Pacific Coast of Mexico (García and Ceballos 1994; Ramírez-Bautista 1994).

Ramírez-Bautista (1994) reported that the herpetofauna from Chamela region, Jalisco, Mexico, consisted of 64 species; however, that number was expected to increase. Among the numerous Pacific islands near Chamela, inventories of amphibians and reptiles are incomplete due to the uneasy access the islands and, until recently, to the limited attention by herpetologists (García and Ceballos 1994). To have a better assessment of the situation, we began conducting field surveys of the herpetofauna on different islands located in Chamela Bay, which lie in the state of Jalisco. On 7 and 10 December 2012, we visited Cocinas Island, the largest island within the bay, which is located 3 km west of the mainland (19°32'49" N, 105°06'35" W; Figure 1). Cocinas is of continental origin, and is presently covered by tropical deciduous forest, xerophytic scrub, and coastal dunes cliff scrub (CONANP 2008; Figure 2). During our survey of this island, we recorded for the first time the arboreal lizard, *Urosaurus bicarinatus*. Four male individuals were collected and later deposited in the Colección Herpetológica del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CIB 4291, 4292, 4293, 4294). The color pattern of the collected specimens is gray to white yellowish (Figure 3). The base of the tail is robust and the body rugose. The enlarged dorsals scales are strongly carinate and prominently mucronate. The tubercles of the lateral and dorsolateral folds are well developed and the ventral scales are mucronate. Males have two abdominal blue patches and with an orange or yellow throat (Ramírez-Bautista 1994). Snout-vent lengths (SVL) of these specimens ranged from 30–43 mm ($x = 35.5 \pm 2.8$ mm), and body mass ranged from 1.2 - 1.6 g ($x = 1.3 \pm 0.08$ g).

Two of the four specimens collected were perching in rocky areas; however, Ramírez-Bautista (1994) and

Canseco-Márquez and Gutiérrez-Mayén (2010) mentioned that this species is mainly of arboreal habits, and it is unusual to see them on rocks. Compared to populations of *Urosaurus bicarinatus* from mainland that display mostly an arboreal behavior, the presence of these individuals perching on rocks in the island was very likely due to feeding activity; that is, the individuals came down from the nearby trees to find food on the ground or on rocks. The latter observation could be explained also if food on the islands is scarcer than it is on mainland, and consequently the individuals might exploit a broader microhabitat range.

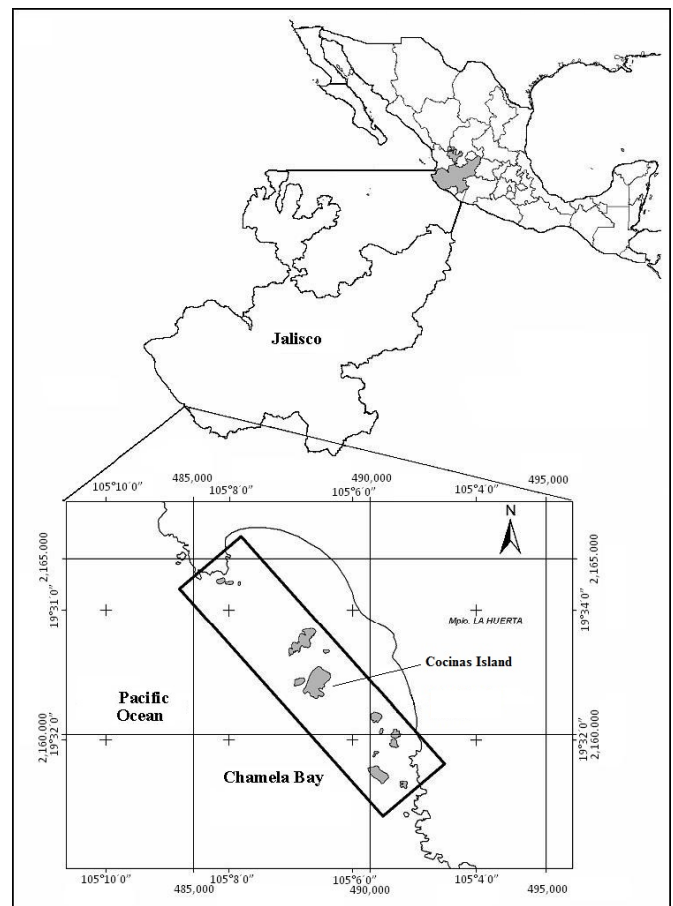


FIGURE 1. Map of Jalisco, México showing the location of Cocinas Island within Chamela Bay.



FIGURE 2. Vegetation types within dry forest during the early dry season in Cocinas Island. Photo by U. Hernández-Salinas.



FIGURE 3. Adult male *Urosaurus bicarinatus* from Cocinas Island. Specimen (CIB 4291) perching at the base of a 2 m height cactus. Photo by U. Hernandez-Salinas.

As mentioned above, these observations represent the first definitive record of *Urosaurus bicarinatus* on Cocinas Island, although CONANP (2008), in a technical report, mentioned the possibility that this species occurred on the island. Currently there are several hypotheses for the arrival and colonization of flightless vertebrate groups in islands; and probably this was also the case for *U. bicarinatus* (Casas-Andreu 1992). First, this species was present along an outer portion of the Pacific-facing mainland that later did separate during a tectonically active period that eventually formed the island (Carlquist 1965); second, this species actively dispersed to the island from mainland when a land bridge formed during the Pleistocene (Casas-Andreu 1992); third, many small species of reptiles and mammals such as *U. bicarinatus*

may have passively dispersed over water to Cocinas Island by rafting on floating objects originating in mainland (Carlquist 1965); and lastly, is possible that lizards were recent invaders brought to the island directly by human intervention (Andrews 1979; Whittaker and Fernández-Palacios 2010).

Currently, *Urosaurus bicarinatus* is the only species recorded for Cocinas Island; however, with a higher sampling effort, we could possibly find a greater species richness of reptiles, including amphibians too. Additionally, it is important to mention that the population size of *U. bicarinatus* from Cocinas Island is not very abundant because we observed only four individuals during the length of our study.

ACKNOWLEDGMENTS: We thank the authorities from the Biological Field Station "Chamela" and the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for logistic support, and SEMARNAT for the research permit (# SGPA/DGVS/04989/11). We thank B. Stephenson, V. Mata-Silva, and L. D. Wilson, for their comments on this note, and to the project CONABIO FB1580/JM001/12. The first author (UHS) acknowledges a CONACYT fellowship (# 233168). The lizards were collected with permission provided by the Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental-Dirección General de Vida Silvestre (permit # SGPA/DGVS/01902/11).

LITERATURE CITED

- Andrews, RM. 1979. Evolution of life histories: a comparison of Anolis lizards from matched island and mainland habitats. *Breviora Museum of Comparative Zoology* 454(1): 1-51.
- Carlquist, S. 1965. *Island Life: A Natural History of the Islands of the World*. New York: Natural History Press. 436 p.
- Canseco-Márquez, L. and M.G. Gutiérrez-Mayén. 2010. *Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Puebla, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fundación para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán A.C, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. 302 p.
- Casas-Andreu, G. 1992. Anfibios y reptiles de las Islas Marias y otras islas adyacentes a la costa de Nayarit, México. Aspectos sobre su biogeografía y conservación. *Anales del Instituto de Biología* 63 (1): 95-112.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2008. *Santuario de la Bahía de Chamela, Jalisco, México: Programa de Conservación y Manejo*. Versión 2008. Electronic access at <http://www.conanp.gob.mx>. Captured on 10 November 2012.
- García, A. and G. Ceballos. 1994. *Guía de Campo de los Reptiles y Anfibios de la Costa de Jalisco, México*. México, D. F: Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 184 p.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. *Manual y Claves Ilustradas de los Anfibios y Reptiles de la Región de Chamela, Jalisco, México*. México, D. F: Cuadernos 23 del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 127 p.
- Whittaker, RJ. and JM. Fernández-Palacios. 2007. *Island biogeography. Ecology, evolution, and conservation*. Nueva York: Oxford University Press. Second Edition. 401 p.

RECEIVED: December 2012

ACCEPTED: April 2013

PUBLISHED ONLINE: June 2013

EDITORIAL RESPONSIBILITY: Pedro M. S. Nunes



Revista Chilena de Historia Natural

SOCIEDAD DE BIOLOGÍA DE CHILE

<http://www.revchilhistnat.com>

Junio 3 de 2014

Dr. Uriel Hernández-Salinas

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

México

Estimado Dr. Hernández-Salinas,

Tenemos el agrado de informarle que su manuscrito

Código	Autor(es)	Título abreviado
RCHN 13-74	Hernández-Salinas & Ramírez-Bautista	Variación morfológica en lagartijas

ha sido **aceptado para publicación en la Revista Chilena de Historia Natural.**

A fin de generar la prueba de página de su artículo, le solicitamos preparar una **versión final** del manuscrito en formato electrónico.

Junto a esta carta encontrará: una lista de los cambios que debe incorporar en la versión final; instrucciones para preparar y enviar los archivos electrónicos del trabajo; información pertinente para proceder al pago del costo de publicación (tasa: US\$ 50 más IVA (19 %) por página publicada) cuyo monto exacto se le informará una vez que tengamos diagramada su prueba de página.

Además le informo que RCHN desde enero de 2014 está siendo publicada por la Editorial internacional Springer. Este cambio ha significado varias modificaciones en el proceso de publicación de nuestros artículos, siendo la principal la imposibilidad de publicar trabajos en idioma español. Por esta causa debemos solicitarle que por favor traduzca su artículo a idioma inglés, **ya que en caso contrario no podremos publicarlo.**

En cualquier caso, le solicitamos que por favor nos comunique su decisión y en caso de seguir adelante con el proceso editorial del trabajo, nos haga llegar su versión final traducida a pojeda@bio.puc.cl cc: pauli.arancibia@gmail.com ya que nosotros debemos hacer la transferencia a la plataforma SpringerOpen, sistema que generará la prueba de página.

Esperando su comprensión, le saluda cordialmente,

Dr. Patricio Ojeda
Editor-in-Chief

pojeda@bio.puc.cl

Species Richness of Squamate Reptiles from two Islands in the Mexican Pacific

Uriel Hernández-Salinas^{1,2}, Aurelio Ramírez-Bautista^{2,*}, and Vicente Mata-Silva³

¹Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango, Sigma 119, Fraccionamiento 20 de Noviembre II, Durango, Durango 34220, México.

²Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas. A. P. 1-69 Plaza Juárez. C. P. 42001, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

³Department of Biological Sciences, The University of Texas at El Paso, Texas 79968.

* Corresponding autor. E-mail: ramibautistaa@gmail.com

Abstract. Cocinas and San Pancho Islands, located in the Bay of Chamela, Jalisco, México, are two of the few island ecosystems with little ecological disturbance nowadays. We studied both islands aiming to assess their reptiles richness. Because the environment in Chamela is seasonal, we conducted biodiversity surveys during six samplings, three in the dry season and three in rain. We found seven reptile species on Cocinas and San Pancho Islands representing the first description of the herpetofauna from these islands. We recorded four species (*Aspidoscelis lineattissima*, *Hemidactylus frenatus*, *Iguana iguana*, and *Urosaurus bicarinatus*) on Cocinas Island, and six species (*A. lineattissima*, *Phyllodactylus lanei*, *H. frenatus*, *Anolis nebulosus*, *Urosaurus bicarinatus*, and *Boa constrictor*) on San Pancho Island. Species richness in Cocinas showed a higher evenness than in San Pancho Island. Finally, *A. lineattissima* and *A. nebulosus* were the dominant species on the Islands Cocinas and San Pancho, respectively.

Introduction

Species richness is defined as the number of species in a community or a geographical area (Whittaker, 1972; Magurran, 2004). This measure has been used as an indicator of the biodiversity in islands and mainland environments (Hortal et al., 2009); in addition have been developed statistical tools for a better estimation and understanding of comparisons among communities (Gotelli and Chao, 2013). Species richness of reptiles, amphibians, mammals, and birds is the best studied topic for islands and mainland environments (Magurran, 2004); however, there still exist regions where species inventories are incomplete or there is nothing about that (Whittaker and Fernández-Palacios, 2010).

Species richness of reptiles from Mexico has been the best studied group in almost all environments (Flores-Villela and García-Vázquez, 2014). The high diversity of reptiles in the country has been commented as one of the most important of the world (Wilson et al., 2013). This diversity (1227 species; Wilson et al., 2013) and its endemic species (57%; Wilson et al., 2013; Flores-Villela and García-Vázquez, 2014) is a reflection of the topographic and physiographic complexity that Mexico presents (Wilson et al., 2013).

Currently, there are few studies addressed on species richness of reptiles from some islands of the Pacific Coast of Mexico (Ramírez-Bautista 1994). However, the few studies that exist only gave the species number without an analysis of its richness by using different statistical tools. For example, Stejneger (1899) reported 13 reptile species from Isabel Island; later, Uribe-Peña and Gaviño de la Torre (1978) recorded only two lizard and one snake species for same island. Other studies from Tres Mariás Islands carried out by Zweifel (1960), recorded three turtles, one crocodile, five lizards, and twelve snake species, and Casas-Andreu (1992) recorded nine species of lizards. The best studied islands about their herpetofauna are located on the Pacific Ocean of northern Mexico, mainly from the Sea of Cortez and Southern Baja California (Grismer, 2002; Murphy and Mendez de la Cruz, 2010). However, currently there is a very scarce or no knowledge exists on species richness of some islands from Chamela Bay (Anegados, Pajarera, Novillas, Cocinas, Mamut, Colorada, La Mosca, San Agustín, San Pancho, San Andrés and La Negrita, Figure 1) in the Pacific Coast of Jalisco, Mexico. The National Commission of Natural Protected Areas from the Mexican government (CONANP, 2008) proposed Chamela Bay as a Protected Natural Area; however, at the present there is little information about the vertebrate communities of this place, in

particular from San Pancho and Cocinas Islands. Therefore, information provided herein (species richness) represents the first in depth assessment of reptiles inhabiting both Islands.

Methods

Study site

Cocinas and San Pancho Islands are located in the Chamela Bay, in La Huerta, Jalisco, Mexico (Figure 1). Cocinas Island is located in the middle of the bay ($19^{\circ}32'49''\text{N}$, $105^{\circ}06'35''\text{W}$; datum: WGS84), being one of the largest of the islands of the bay. It measures ca. 32 ha, and has a maximum elevation of 55 meters; this Island is separated from the mainland by ca 2.17 km (CONANP, 2008). The Cocinas Island has two main vegetation types: tropical deciduous forest and xerophytic scrub (CONANP, 2008). San Pancho Island is on the southern portion of Chamela Bay ($19^{\circ}33'15''\text{N}$, $105^{\circ}07'44''\text{W}$; datum: WGS84; Figure 1), with an area of ca. 22.52 ha, and a maximum elevation of 52 meters. The maximum length of this island is slightly over 430 m and its width is slightly greater than 50 m; it is separated from the mainland by ca 1.20 km (CONANP, 2008). Two main vegetation types are reported for San Pancho Island: tropical deciduous forest and xerophytic scrub (CONANP, 2008).

Sampling design

Because the environment is seasonal Chamela, samples in this study were conducted in December 2011 and March and December 2012 which correspond to dry, while the months of June, August and October 2012 to rain. We conducted fieldwork for 14 days on Cocinas Island (6–8 December 2011, 18–20 March, 8–10 June, 29–31 August, and 17–19 October 2012), and for 13 days on San Pancho Island (18–20 December 2011, 24–26 March, 22–24 June, and 2–4 August and 21–23 October 2012). Searches were conducted by walking in straight-line transects across each island, recording any observed species (on ground and/or vegetation), their habitats and microhabitats, and behavior during daylight from 09:00–13:00 h, and between 19:00–22:00 h at night. We also lifted logs and other ground debris, and raked through leaf litter to uncover hidden animals if present (Moreno, 2001). When we found individuals of an unknown species, we collected for vouchers no more than two specimens of each species on both islands, in accordance with the law of the Secretaría de Gestión para La Protección Ambiental, Dirección General de Vida Silvestre. These were killed by the freezing method, fixed in

10% formalin solution, and permanently preserved them in 70% ethanol (Casas-Andreu et al., 1991). We deposited all voucher specimens in the Herpetology Collection of the Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mexico.

Data analysis

We constructed species accumulation curves in order to assess completeness of the species inventory on each island (local species richness) by using the nonparametric estimators ACE and Chao1, which are based on abundance estimates (Moreno, 2001; Hortal et al., 2006). By using the two estimators allows a more accurate assessment the completeness of the inventories, because to find small differences of completeness is assumed that both estimators evaluate similarly the species richness from each locality (Moreno, 2001). In order to compare the species richness between the two islands a rarefaction curve was elaborated, which was based on species richness and number of individuals recorded for each species, on the assumption that the areas being compared are of different sizes (Gotelli and Colwell, 2001). These curves were performed by using Species Richness and Diversity Program IV 4.1.2. While the abundance of reptiles for each island was assessed using Whittaker or rank-abundance curves (Moreno, 2001; Feinsinger, 2003); therefore, was used the species number and number of individuals each species from both islands. The curves were plotted according to the logarithm of the ratio from each species p (n/N), and the data were sorted with respect to the most abundant and least abundant species (Moreno, 2001).

The sampling effort applied to calculate species richness and diversity on both islands was standardized to survey hours, which meant always three persons per number of hours that sampling lasted following the methodology proposed by Moreno (2001) (e.g., 4 hours per 3 persons = 12 survey hours).

Results

Species richness

In order to estimate species richness for each island, we obtained an effort of 93 sampling hours per area. Overall, we collected seven species on both islands, of which six were from San Pancho Island and four from the Cocinas Island (Table 1; Figures 2 and 3). San Pancho Island had greater reptile family and species richness than Cocinas Island (Table 1). The lizards that we recorded on San Pancho Island included

representatives of the Phyllodactylidae, Gekkonidae, Phrynosomatidae, Dactyloidae, and Teiidae families; we also observed a snake of the family Boidae (Table 1). On Cocinas Island we recorded representatives of only four reptile families: Gekkonidae, Iguanidae, Phrynosomatidae, and Teiidae (Table 1).

The species accumulation curves showed an asymptote on San Pancho Island (Figure 4A), but not on Cocinas Island. This suggests that additional species remain to be found on Cocinas Island (Figure 4B). The nonparametric estimator (ACE) showed a completeness of 100% for San Pancho Island and only 77% for Cocinas Island (Figure 4 A and B). Inventory completeness estimated by Chao1 showed el 85% for both San Pancho and Cocinas Islands (Figure 4A and B), showing for both cases an acceptable estimate according to the sampling effort for this group. By means rarefaction curves was compared the species richness of reptiles present in each island, which were based on samples with confidence intervals of 95%, showing marked differences in the number of species and individuals of each species between islands compared (Figure 5). The differences of rarefaction curves lies in the number of species and the average of the density of each species from each island, resulting the rarefaction curve from San Pancho Island is more pronounced or larger than that of Cocinas Island (Figure 5). The rank abundance curve for San Pancho Island showed higher evenness than in Cocinas Island (Figure 6). On Cocinas Island *A. lineattissima* Cope, 1878 was the dominant species, and *H. frenatus* Schlegel, 1836, *U. bicarinatus* (Duméril, 1856) and *I. iguana* (Linnaeus, 1758) were rare species (Figure 6). On San Pancho Island, the dominant species was *A. nebulosus* (Wiegmann, 1832), and the rarest species were *U. bicarinatus*, *P. lanei* Smith, 1935, and the snake *Boa constrictor* Linnaeus, 1758 (Figure 6).

Discussion

Species richness

The overall number species recorded on both islands was higher than in other continental islands larger in area from the Mexican Pacific Coast, for example, Marías Islands (Zweifel, 1960), Isabel Island (Uribe Peña and Gaviño de la Torre, 1978), islands from Baja California (Grismer, 1993), and Gulf of California (Murphy and Crabtree, 1985). The species richness recorded was higher in San Pancho Island than that of Cocina Island. This result could be explained under the hypothesis of habitat diversity (Hortal et al., 2009), indicating that larger islands have greater environmental heterogeneity than smaller islands. We calculated, however, that species richness

estimators predict that Cocinas Island holds at least two additional species, and further sampling may therefore provide support for the habitat diversity hypothesis. The lower number of species observed in Cocinas Island could be due to being located further far from the mainland (2.170 km) than San Pancho Island. In addition, it could also indicate poor quality environments in the context of resources (low environmental heterogeneity). Both San Pancho and Cocinas Islands are smaller and have fewer species than Tres Marías and some islands from the Gulf of California (Grismer, 2002), supporting the idea that species number and are related to island size (Boback, 2003). The effect of the structural complexity of the vegetation on the richness and diversity of species on islands is a phenomenon widely recognized in several studies aimed at understanding of the richness and diversity of species in island environments (Hortal et al., 2009) and fragmented areas of the mainland (Whittaker and Fernández-Palacio, 2010).

On the other hand, under the assumptions of the theory of island biogeography, the most distant islands to the mainland should hold fewer species number than nearby islands to the mainland (MacArthur and Wilson, 1963). Therefore, our results in species number from each island this assumption is fulfilled; because San Pancho Island is smaller and closer to the mainland, presenting a higher species richness of reptiles than that of Cocinas Island, whereby the distance from an island to mainland has effects on species richness on any biological group (Whittaker and Fernández-Palacios, 2010).

Conservation

Four of the seven species of reptiles found in our study (*A. lineattissima*, *A. nebulosus*, *P. lanei*, and *U. bicarinatus*) are endemic to Mexico; this stresses the need to keep intact and preserved some islands of the central Mexican Pacific (Hernández-Salinas et al., 2013). CONANP (2008) listed *A. lineattissima* and *A. nebulosus* from the Chamela Bay, but did not specify which islands. The partiality in our knowledge of the herpetofauna inhabiting the Chamela Bay islands is largely due to their inaccessibility. CONANP's proposal to make the Chamela Bay a Natural Protected Area was based mainly on the plant diversity of its islands and the presence of critical habitat for populations of breeding birds and bats (CONANP, 2008). Therefore, our study represents baseline information of the herpetofauna from two of the 11 islands in the Chamela Bay. Based on our results, the reptile species richness on San Pancho and particularly on Cocinas Islands seem to be rather low, even though both islands are fairly close to the adjacent

mainland (2.2 km and 1.2 km, respectively), and both contain significantly fewer species than in adjacent mainland areas (64 species: Ramírez-Bautista, 1994). At this point, it should be noted that the results from our study couldn't be considered an accurate estimate of the entire diversity of the herpetofauna of Cocinas and San Pancho Islands. Before definitive evaluations of the herpetofaunal richness of the islands can be completed, we propose more sampling effort across all seasons, and surveying as much area as possible.

Another important point is that both San Pancho and Cocinas Islands hold important ecological places of nesting for a large number of sea bird species, serve as important refuges for bats, and provide suitable habitat for a large number of arthropods (CONANP, 2008). Therefore, these islands should be protected and access to tourism should be restricted in order to expose these islands to as little human disturbance as possible. Given their relatively small size, these islands represent very fragile environments; thus, human related activities (if left unregulated) could lead to altered ecological interactions with unpredictable consequences for the native island biota.

Conclusions

Although San Pancho Island is the smaller in size than Cocinas Island, it held greater species richness, possibly due to the fact that the former is closer to the mainland than the latter (Macarthur and Wilson, 1967; Lomolino and Weiser, 2001). Larger islands are hypothesized to have more habitats and microhabitats than smaller islands and thus, harbor more species (Macarthur and Wilson, 1967; Case, 2002). Therefore, we interpret that distance from continental mainland may be playing a stronger role than island area in determining species richness on these islands. Nevertheless, distance from the mainland is not very different, so it is somewhat counterintuitive that San Pancho, the smaller island and less habitat diversity, contained more than twice as many reptile species than the larger Cocinas Island.

Our results provide new reptile species records that previously had not been studied for Cocinas and San Pancho Islands from the Chamela Bay, Jalisco, Mexico. In addition, our results can be used as baseline information for more in-depth ecological studies on reptile populations on these two islands. Increased efforts to document the herpetofauna found on Cocinas and San Pancho Islands, could be useful for a more thorough testing of ecological, evolutionary, and biogeographic hypotheses (Lomolino and Weiser, 2001; Whittaker et al., 2008).

Acknowledgements: This paper is part of the doctoral thesis of the graduate student UHS at the Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación of the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, CONACyT fellowship (#233168), and the projects CONABIO FB1580/JM001/12 and Fomix-CONACyT-191908. We thank B. Stephenson and J. D. Johnson for their comments on this manuscript. Also, we thank the authorities from the Biological Field Station “Chamela” and the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) for logistic support, and SEMARNAT for the research permit (# SGPA/DGVS/04989/11).

Literature Cited

- Boback, S.M. 2003. Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia* 1: 81-94.
- Casas-Andreu, G., G. Valenzuela-López. and A. Ramírez-Bautista. 1991. *Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.
- Casas-Andreu, G. 1992. Anfibios y reptiles de las Islas Marías y otras islas adyacentes a la costa de Nayarit, México. Aspectos sobre su biogeografía y conservación, Universidad Nacional Autónoma de México. *Anales del Instituto de Biología* 63: 95-112.
- Case, T.J. 2002. Reptiles ecology. pp. 221-270. In: T.J. Case, M.L. Cody and E. Ezcurra (Eds.). *A new island biogeography of the Sea Cortés*. vol. 1. New York: Oxford University Press.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2008: Programa de conservación y manejo del santuario de las islas de la bahía de Chamela Jalisco: México.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudio de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN (Fundación Amigos de la Naturaleza). Santa Cruz de la Sierra: Bolivia.
- Flores-Villela, O. and U.O. García-Vázquez. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 467-475.
- Gotelli, N.J. and A. Chao. 2013. Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. pp. 195-211. In: S.A. Levin

- (Ed.). Encyclopedia of Biodiversity, Second Edition, vol. 5. Waltham: Academic Press.
- Gotelli, N.J. and R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Grismer, L.L. 1993. The insular herpetofauna of the Pacific coast of Baja California, México. *Herpetological Natural History* 2: 1-10.
- Grismer, L.L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California: including its Pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. Los Angeles: University of California Press.
- Hernández-Salinas, U., A. Ramírez-Bautista, C. Berriozabal-Islas and D. Juárez Escamilla. 2013. First records of *Urosaurus bicarinatus* (Duméril, 1856) (Squamata: Phrynosomatidae) from Cocinas island, Chamela Bay, Jalisco, Mexico. *Check List* 9: 649-650.
- Hortal, J., P.A.V. Borges. and C. Gaspar. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75: 274-287.
- Hortal, J., K.A. Triantis, S. Meiri, E. Thébault. and S. Sfenthourakis. 2009. Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist* 174: 205-217.
- Lomolino, M.V. and M.D. Weiser. 2001. Towards a more general species-area relationship: diversity on all islands great and small. *Journal of Biogeography* 28: 431-445.
- Macarthur, R.H. and E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-387.
- Macarthur, R.H. and E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. New Jersey: Princeton University Press.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell. 256 pp.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa, vol. 1.

- Murphy, R.W. and B. Crabtree. 1985. Genetic relationship of the Santa Catalina Island rattle less rattlesnake, *Crotalus catalinensis* (Serpentes: Viperidae). *Acta Zoologica Mexicana* 9: 1-16.
- Murphy, R.W. and F.R. Méndez De La Cruz. 2010. The herpetofauna of Baja California and its associated islands. pp. 239-273. In: L.D.Wilson, J.H. Townsend and J.D. Johnson (Eds.). *A conservation assessment and priorities*, vol. 1. Utah: Eagle Mountain Publishing.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. *Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México*. Cuadernos 23. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Stejneger, L. 1899. Reptiles of the Tres Marías and islands. *North American Fauna* 14: 63-71.
- Uribe Peña, Z. and G. Gaviño De La Torre. 1978. Reptiles de las islas Tres Marías, Jalisco, México, Universidad Nacional Autónoma de México. *Anales del Instituto de Biología* 52: 428-438.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R.J. and J.M. Fernández-Palacios. 2010. *Island biogeography: Ecology, evolution y conservation*. Second edition. Oxford: Oxford University Press.
- Whittaker, R.J., K.T. Triantis. and R.J. Ladle. 2008. Original article: a general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35: 977-994.
- Wilson, L.D., V. Mata-Silva. and J.D. Johnson. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation* 7: 1-47.
- Zweifel, R.G. 1960. Results of the puritan-American museum of natural history expedition to western Mexico. Herpetology of the Tres Isla Marias. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 119: 77-128.

Legend figures

Figure 1. Geographic location of Chamela Bay, showing Cocinas and San Pancho Islands in Jalisco, México. Mapa tomado de CONANP (2008) y modificado por el primer autor.

Figure 2. Reptile especies inhabiting San Pancho and Cocinas Islands from Chamela Bay, Jalisco, Mexico. (A) *Phyllodactylus lanei*, (B) *Hemidactylus frenatus*, (C) *Iguana iguana*, (D) *Urosaurus bicarinatus*, and (E) *Anolis nebulosus*.

Picture Credits: (A) by Uriel Hernández-Salinas; (B) by Cristian Berriosabal-Islas; (C) by Daniel Lara-Tufiño; (D) by Cristian Berriosabal-Islas; (E) by Uriel Hernández-Salinas.

Figure 3. Reptil especies inhabiting San Pancho and Cocinas Islands from Chamela Bay, Jalisco, Mexico. (A) *Aspidoscelis lineattissima* y (B) *Boa constrictor*.

Picture Credits: (A) by Uriel Hernández-Salinas; (B) by Cristian Berriosabal-Islas.

Figure 4. Species accumulation curves for reptiles on San Pancho Island (A) and Cocinas Island (B) of Chamela Bay, Jalisco, Mexico

Figure 5. Rarefaction curves comparing the richness and the total number of individuals of different species on of San Pancho and Cocinas Islands, curves were plotted with 95% confidence intervals.

Figure 6. Rank-abundance curves of reptile species on San Pancho and Cocinas Islands in Chamela, Jalisco, Mexico.

Table 1. Species list from Cocinas and San Pancho Islands, Chamela Bay, Jalisco, Mexico. * = Species endemic to Mexico.

Class Reptilia; Order Squamata	Cocinas Island	San Pancho Island
Family Phyllodactylidae		
<i>Phyllodactylus lanei</i> *		X
Family Gekkonidae		
<i>Hemidactylus frenatus</i>	X	X
Family Iguanidae		
<i>Iguana iguana</i>	X	
Family Phrynosomatidae		
<i>Urosaurus bicarinatus</i> *	X	X
Family Dactyloidae		
<i>Anolis nebulosus</i> *		X
Family Teiidae		
<i>Aspidoscelis lineattissima</i> *	X	X
Family Boidae		
<i>Boa constrictor</i>		X

Figure 1

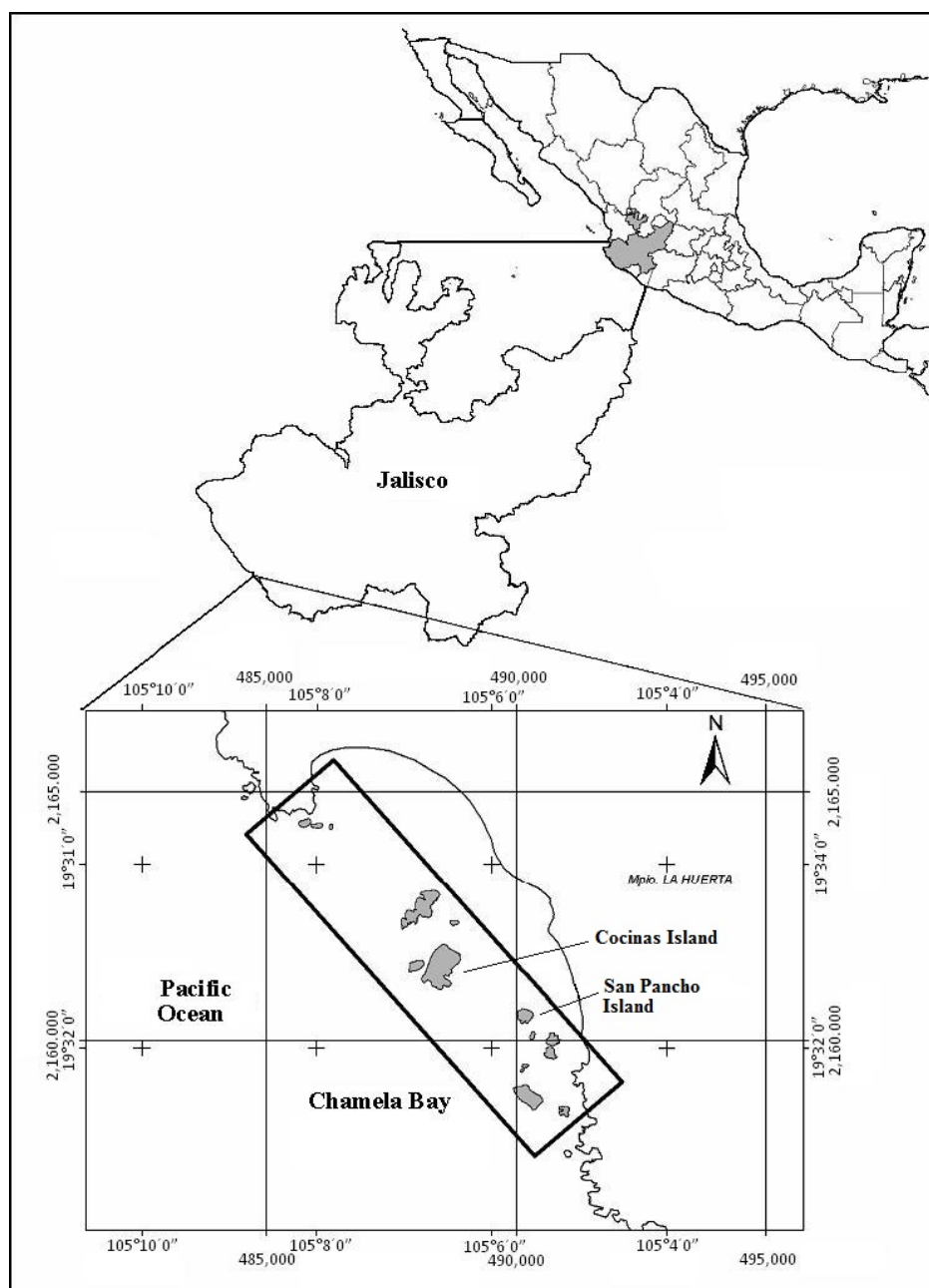


Figure 2

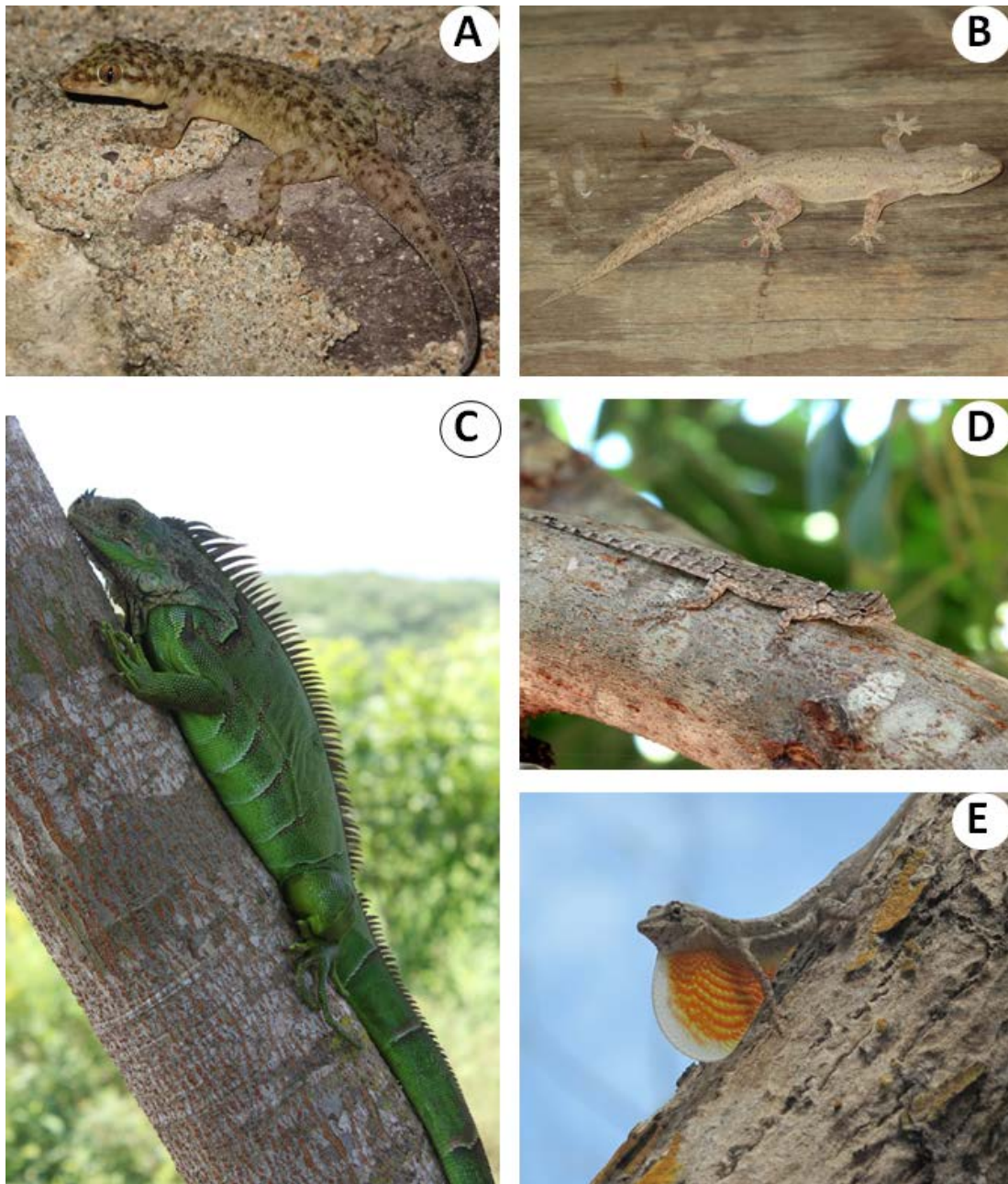


Figure 3

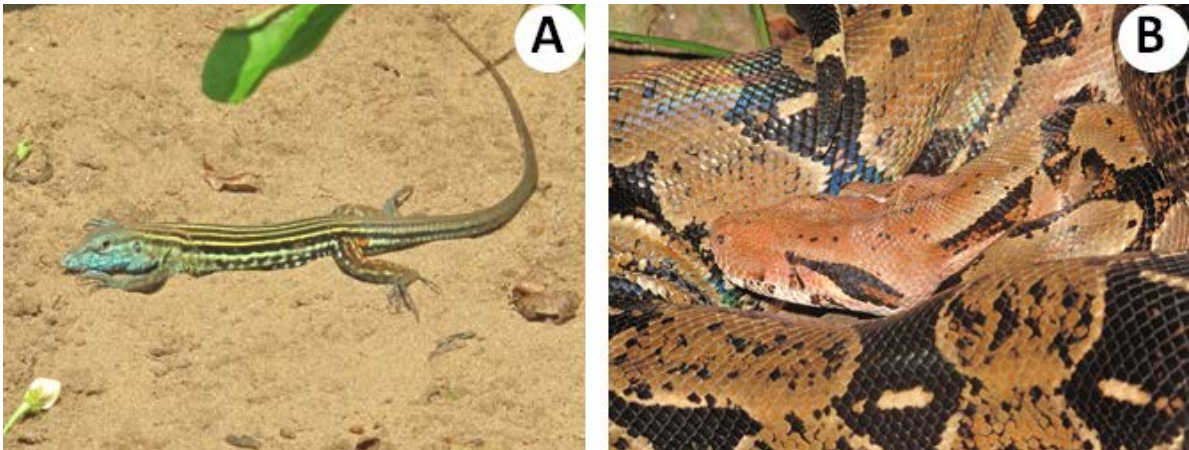


Figure 4

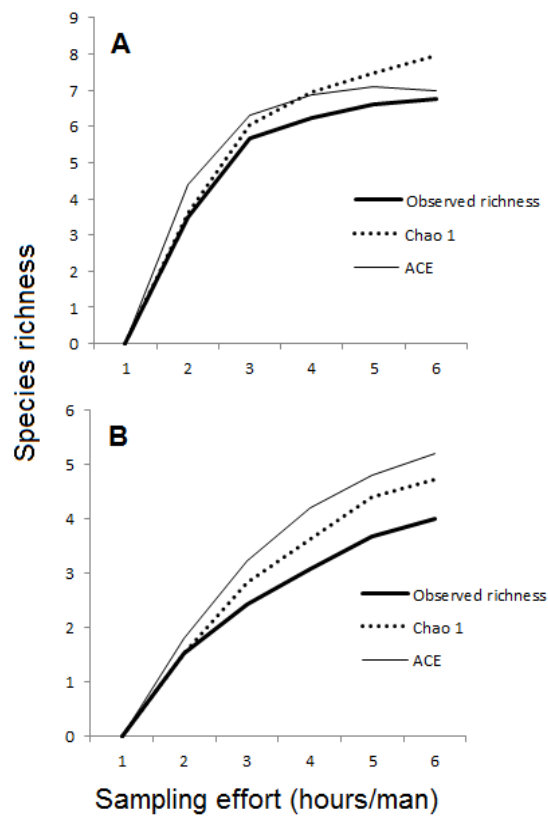


Figure 5

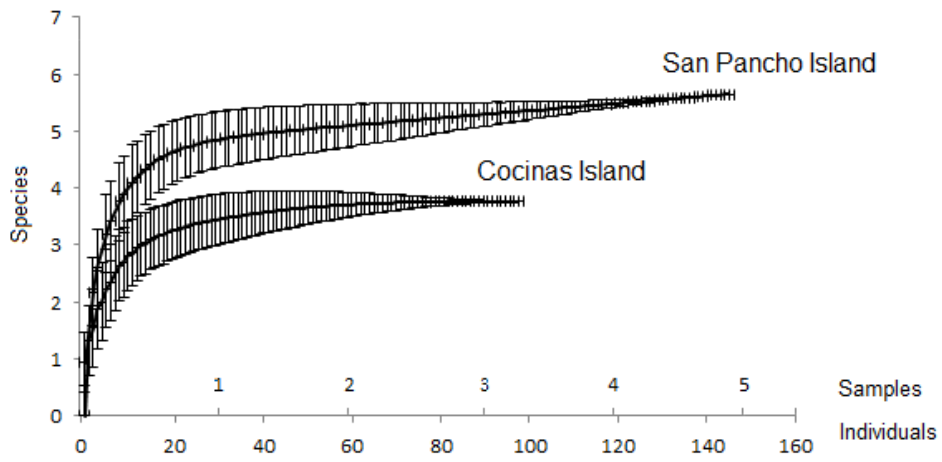


Figure 6

