



EDUCACIÓN
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA



TECNOLÓGICO
NACIONAL DE MÉXICO

Instituto Tecnológico de Cd. Victoria

División de Estudios de

Posgrado e Investigación

TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO

Campus:

INSTITUTO TECNOLÓGICO DE CIUDAD VICTORIA

Programa:

DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIOLOGÍA

Tesis

**RESPUESTA COMUNITARIA Y POBLACIONAL DE
LAGARTIJAS DE BOSQUE TROPICAL A LO
LARGO DE UN GRADIENTE DE DISTURBIO**

Presenta:

SERGIO ALEJANDRO TERÁN JUÁREZ

Para obtener el grado de

DOCTOR EN CIENCIAS EN BIOLOGÍA

Director

DR. CRYSTIAN SADIEL VENEGAS BARRERA

Ciudad Victoria, Tamaulipas

Mayo 2021



Blvd. Emilio Portes Gil No. 1301, Cd. Victoria, Tamaulipas.
Tel. 01 (834) 153-2000, Ext. 180
e-mail: posgrado.biologia@cdvictoria.tecnm.mx
www.tecnm.mx | cdvictoria.tecnm.mx





Instituto Tecnológico de Cd. Victoria
División de Estudios de Posgrado e Investigación

Ciudad Victoria, Tam. 19/Abril/2021
No. de oficio: DEPI-0042/2021

ASUNTO: Autorización de impresión de tesis

C. SERGIO ALEJANDRO TERÁN JUÁREZ
Estudiante de Doctorado en Ciencias en Biología
No. de control: G-14381000
Presente

Conforme a los numerales 2.15.4 y 2.15.5 de los Lineamientos para la Operación de Estudios de Posgrado en el TecNM (ver. 2018) y por recomendación del H. Comité Tutorial, ésta división le **AUTORIZA** imprimir y reproducir digitalmente la Tesis: **"Respuesta comunitaria y poblacional de lagartijas de bosque tropical a lo largo de un gradiente de disturbio"**, que tuvo a bien desarrollar en la División de Estudios de Posgrado e Investigación de éste instituto.

Ruego a Usted dar puntual seguimiento al formato en vigor que, para tal caso, indica las características de diseño que deberá contener tan importante documento.

ATENTAMENTE
Excelencia en Educación Tecnológica
"Verdad, Honestidad y Servicio"

INSTITUTO TECNOLÓGICO
DE CD. VICTORIA
DEPARTAMENTO DE
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE
POSGRADO E INVESTIGACIÓN

DR. AUSENCIO AZUARA DOMÍNGUEZ
Jefe de la División de Estudios de Posgrado e Investigación

ccp.- Dr. José Antonio Rangel Lúcio. Coordinador del programa de Doctorado en Ciencias en Biología. ITC Victoria. Presente.
ccp.- Expediente del estudiante. Presente.
ccp.- Archivo DEPI. ITC Victoria.



Blvd. Emilio Portes Gil No. 1301, Cd. Victoria, Tamaulipas.
01 (834) 153-2000, Ext. 180
e-mail: dir_cd victoria@tecnm.mx
www.tecnm.mx | cdvictoria.tecnm.mx





Ciudad Victoria, Tam. 24/Marzo/2021

DEPENDENCIA: DEPI
S/N de oficio

ASUNTO: Carta de Autorización

Dr. Ausencio Azuara Domínguez
Jefe de la División de Estudios de Posgrado e Investigación
Presente

At'n: José Antonio Rangel Lucio
Coordinador Doctorado en Ciencias en Biología

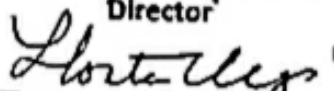
Los numerales 2.15.4 y 2.15.5 de los Lineamientos para la Operación de Estudios de Posgrado en el TecNM (2018), establecen los requisitos para la obtención del examen de grado de Doctorado en Ciencias. En tal sentido, el H. Comité Tutorial del C. Sergio Alejandro Terán Juárez, estudiante del programa de Doctorado en Ciencias en Biología, con No. de control G-14381000, después de haber realizado la revisión del contenido y formato de la tesis: "RESPUESTA COMUNITARIA Y POBLACIONAL DE LAGARTUAS DE BOSQUE TROPICAL A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE DISTURBIO", tiene a bien emitir su APROBACIÓN a fin de continuar el proceso de obtención del grado académico correspondiente.

Por ese motivo se le pide a Usted, autorizar al C. Sergio Terán la impresión y reproducción electrónica de la tesis *in comento*.

ATENTAMENTE

Excelencia en Educación Tecnológica
"Verdad, Honestidad y Servicio"


Dr. Crystlan S. Venegas Barrera
Director


Dr. Jorge Víctor Horta Vega
Asesor


Dr. José Rogello Cedeño Vázquez
Asesor


Dr. Alfonso Correa Sandoval
Asesor


Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo
Asesor

CCP.- Expediente de Sergio Alejandro Terán Juárez. Estudiante. Presente.
CCP.- Archivo. DEPI. Tec. Victoria



Bvd. Emilio Portes Gil No. 1301, Cd. Victoria, Tamaulipas.
Tel. 01 (834) 153-2000, Ext. 180
e-mail: posgrado.biologia@cdvictoria.tecnm.mx
www.tecnm.mx | cdvictoria.tecnm.mx





CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALÍAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACIÓN

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Tecnológico Nacional de México, campus Instituto Tecnológico de Cd. Victoria, el(la) que suscribe, **Sergio Alejandro Terán Juárez** como estudiante de **Doctorado en Ciencias en Biología** de esta Institución, con No. de Control **G-14381000**, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas o académicas, de procedencia nacional o internacional, que deriven del trabajo de investigación que realicé bajo la dirección del Profesor, Dr. **Crystian Sadiol Venegas Barrera**. Por tal motivo, OTORGO LOS DERECHOS DE AUTORÍA DE MI TESIS **"RESPUESTA COMUNITARIA Y POBLACIONAL DE LAGARTIJAS DE BOSQUE TROPICAL A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE DISTURBIO"** y de LOS PRODUCTOS DE DICHA INVESTIGACIÓN al Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. Las patentes y secretos industriales que deriven de la tesis, serán registrados a nombre del Tecnológico Nacional de México-Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria y las regalías económicas distribuidas equitativamente entre ésta Institución, el Director de la Tesis y quien suscribe, de acuerdo con las negociaciones entre las tres partes. También, ME COMPROMETO A NO REALIZAR NINGUNA ACCIÓN que dañe el proceso de aprovechamiento comercial de dichos productos a favor de ésta misma Institución.

Cd. Victoria, Tamaulipas, México, a 12 de mayo de 2021.

Sergio Alejandro Terán Juárez
Nombre del estudiante

Vo. Bo.

Crystian Sadiol Venegas Barrera
Nombre del Director de Tesis





CERTIFICADO

C. SERGIO ALEJANDRO TERÁN JUÁREZ
Estudiante de Doctorado en Ciencias en Biología
Presente

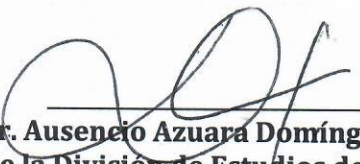
Resulta grato informar a Usted, que después de haber realizado un contraste entre los trabajos publicados y su tesis desarrollada en éste instituto: **"Respuesta comunitaria y poblacional de lagartijas de bosque tropical a lo largo de un gradiente de disturbio"**, se encontró que su trabajo presenta una probabilidad de 7 % de contenido similar a otras publicaciones, producto del análisis desarrollado en el servicio de prevención de plagio Turnitin, LLC. El límite máximo acordado por el Claustro Doctoral es 25%.

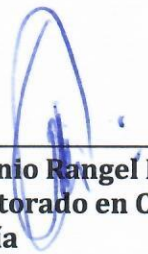
Por tal motivo, se le extiende el presente **CERTIFICADO DE NO PLAGIO** en Ciudad Victoria, Tamaulipas, a los diecinueve días del mes de Abril de Dos Mil Veintiuno.

ATENTAMENTE
Excelencia en Educación Tecnológica
"Verdad, Honestidad y Servicio"



INSTITUTO TECNOLÓGICO
DE CD. VICTORIA
DEPARTAMENTO DE
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE
POSGRADO E INVESTIGACIÓN


Dr. Ausencio Azuara Domínguez
Jefe de la División de Estudios de Posgrado
e Investigación


Dr. José Antonio Rangel Lucio
Coordinador Doctorado en Ciencias en
Biología

ccp.- Archivo. DEPI. Presente
ccp.- Expediente de la estudiante.



Blvd. Emilio Portes Gil No. 1301, Cd. Victoria, Tamaulipas.
01 (834) 153-2000, Ext. 180
e-mail: dir_cd victoria@tecnm.mx
www.tecnm.mx | cdvictoria.tecnm.mx



AGRADECIMIENTOS

Al Tecnológico Nacional de México, campus Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria y al programa de Doctorado en Ciencias en Biología, por brindarme la oportunidad de continuar mi formación académica y por las facilidades en el uso de infraestructura, equipo y servicios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo recibido como becario Número 273197, durante los años 2014-2018.

Agradezco a la Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente de Tamaulipas por su consentimiento (oficio No. SEDUMA/SSMA/0990/2015) para realizar el estudio.

Agradecimiento especial al Dr. Crystian Sadiel Venegas Barrera, por dirigir esta tesis, por su amistad, apoyo, paciencia y por la orientación en mi formación como investigador. A los miembros del jurado, el Dr. Eduardo Pineda, Dr. Rogelio Cedeño, Dr. Jorge Horta, Dr. Alfonso Correa, por el tiempo que me dedicaron y por los atinados comentarios y observaciones.

A mis padres, Sergio Terán de la Fuente y María Cruz Juárez Aragón, por brindarme su apoyo incondicional. A mis hermanos, Miguel Ángel y Bahdir Arín, por su compañía, los buenos momentos y las tantas distracciones.

A mis compañeros de posgrado, principalmente a Christian, Julio, Itzel, Martha, Melissa, Alejandra y Max por su amistad, consejos, ayuda en campo y por hacer más grata mi estancia en el Instituto.

A Mario Álvarez y familia, por su amistad, las facilidades brindadas y por su invaluable ayuda para llevar a bien mi trabajo de campo. Agradezco también la ayuda de Luis Martínez, Alberto y Alan Córdova, quienes fueron de vital ayuda durante el trabajo de campo.

Esta investigación fue otorgada por Fondo Mixto SEP-CONACYT y forma parte del Proyecto: CB-2013-01 / 219583 (Cambios en la abundancia y composición de

especies de vertebrados e invertebrados en fragmentos de vegetación con distinto tiempo de perturbación dentro de la Reserva “El Cielo”, Tamaulipas, México).

A Alexandra Elbakyan, la Robin Hood de la ciencia, por hacer más accesible la información científica que contribuyó sustancialmente a terminar esta investigación.

DEDICATORIA

A mis padres,
Sergio y Maricruz,
la memoria de mis antepasados.

ÍNDICE

	Pág.
AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIA	iii
ÍNDICE DE TABLAS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
RESUMEN GENERAL	1
ABSTRACT	3
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	4
I. INTRODUCCIÓN	4
II. REVISIÓN DE LITERATURA	6
2.1 Efecto del disturbio	6
2.1.1 Riqueza de especies	7
2.1.2 Respuesta diferencial ante el disturbio y cambios en la composición de especies	9
2.1.3 Segregación de hábitat	11
2.2 La Reserva de la Biosfera El Cielo	14
2.2.1 El bosque tropical y su transformación	15
2.3 Las lagartijas como modelo biológico	19
2.3.1 La diversidad de lagartijas de El Cielo	21
2.3.2 La comunidad de lagartijas del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo	23
III. LITERATURA CITADA	24
CAPITULO 2: EFECTO DEL DISTURBIO SOBRE LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE LAGARTIJAS TERRESTRES EN EL BOSQUE TROPICAL DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO	35
RESUMEN	35
ABSTRACT	36
I. INTRODUCCIÓN	37
1.1 Hipótesis	39

1.2	Objetivos	40
1.2.1	Objetivo General	40
1.2.2	Objetivos Específicos	40
II.	MATERIALES Y MÉTODOS	40
2.1	Área de estudio	40
2.2	Elección de los sitios de muestreo y características principales	41
2.3	Evaluación	43
2.3.1	Transectos	43
2.3.2	Caracterización ambiental	43
2.4	Muestreo de lagartijas	47
2.5	Análisis de datos	48
2.5.1	Riqueza de especies	48
2.5.2	Estructura de los ensambles	49
2.5.3	Composición de los ensambles	50
2.5.4	Segregación micro-ambiental de las especies	50
2.5.5	Relación atributos comunitarios y condiciones ambientales	51
III.	RESULTADOS	52
3.1	Riqueza de especies	52
3.2	Estructura de los ensambles	53
3.3	Composición de especies	55
3.4	Segregación micro-ambiental de las especies	55
3.5	Relación atributos comunitarios y condiciones ambientales	58
IV.	DISCUSIÓN	59
V.	CONCLUSIONES	63
VI.	LITERATURA CITADA	64
	CAPITULO 3: USO Y SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT DE DOS ESPECIES DE LAGARTIJAS CON DIFERENTES REQUERIMIENTOS DE NICHOS EN UN GRADIENTE DE DISPONIBILIDAD DE RECURSOS	70
	RESUMEN	70
	ABSTRACT	71

I. INTRODUCCIÓN	72
1.1 Hipótesis	74
1.2 Objetivos	75
1.2.1 Objetivo General	75
1.2.2 Objetivos Específicos	75
II. MATERIALES Y MÉTODOS	75
2.1 Especies de estudio	75
2.1.1 <i>Sceloporus variabilis</i>	75
2.1.2 <i>Lepidophyma sylvaticum</i>	76
2.2 Área de estudio	77
2.3 Elección de los sitios de muestreo y características principales	78
2.4 Caracterización del gradiente	80
2.5 Muestreo de lagartijas	84
2.6 Análisis de datos	85
III. RESULTADOS	87
3.1 Uso de hábitat	87
3.2 Selección de microhábitat en <i>S. variabilis</i>	87
3.3 Selección de microhábitat en <i>L. sylvaticum</i>	89
IV. DISCUSIÓN	93
V. CONCLUSIONES	96
VI. LITERATURA CITADA	97
CAPITULO 4: DISCUSIÓN GENERAL	103
I. LITERATURA CITADA	106
ANEXOS	108

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla No.:	Título	Pág.
1	Lista taxonómica de las lagartijas (Squamata: Sauria) de la Reserva de la Biosfera El Cielo, su distribución por tipo de vegetación y categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Abreviaciones: BT: bosque tropical; BHM: bosque húmedo de montaña; BMEP: bosque mixto de encino-pino; ME: matorral esclerófilo; Pr: Protección especial; A: Amenazada.	22
2	Principales características biológicas y ecológicas de las especies de lagartijas del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo.	23
3	Características bióticas y abióticas de cuatro tipos de ambientes que caracterizan un gradiente de disponibilidad de recursos en el bosque tropical en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. La tabla muestra los valores promedio de las variables $\pm$ ES, los valores de la prueba de F y los valores de significancia del ANOVA derivado del análisis de agrupamiento K-medias generalizado.	45
4	Frecuencia de siete especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.	52
5	Valores de F en la diagonal superior y valores de P en la diagonal inferior de la prueba de PERMANOVA. Los valores en negritas representan significancia estadística.	55
6	Valores de inercia (Iner0), índice de marginalidad media (OMI), tolerancia (Tol) y tolerancia residual (TolR) de cinco especies de lagartijas registradas en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los valores en negritas indican significancia estadística.	56

7	Características bióticas y abióticas de cuatro tipos de ambientes que caracterizan un gradiente de disponibilidad de recursos en las tierras bajas de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. La tabla muestra los valores promedio de las variables $\pm$ ES, los valores de la prueba de F y los valores de significancia del ANOVA derivado del análisis de agrupamiento K-medias generalizado.	83
8	Frecuencia de <i>S. variabilis</i> y <i>L. sylvaticum</i> en cuatro tipos de ambientes del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los valores entre paréntesis indican el aporte a la prueba de Chi-cuadrada (X^2) y los valores en negritas corresponden a las categorías más usadas.	87
9	Valores de probabilidad (P , diagonal superior) y radio de F (F , diagonal inferior) de las comparaciones entre los microhábitats disponibles (D) y usados (U) por <i>S. variabilis</i> en cuatro tipos de ambientes.	88
10	Valores promedio ($\pm$ ES) para las variables del microhábitat disponible (D) y usado (U) por <i>Sceloporus variabilis</i> en cuatro tipos de ambientes y estructura de factores para las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes.	89
11	Valores de probabilidad (P , diagonal superior) y radio de F (F , diagonal inferior) de las comparaciones entre los microhábitats disponibles (D) y usados (U) por <i>Lepidophyma sylvaticum</i> en tres tipos de ambientes.	90
12	Valores promedio ($\pm$ SE) para las variables del microhábitat disponible (D) y usado (O) por <i>Lepidophyma sylvaticum</i> en tres tipos de ambientes y estructura de factores para las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes.	91

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura No.:	Título	Pág.
1	(A) Ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo en el estado de Tamaulipas, México y (B) distribución espacial de localidades por número de habitantes e intervalo altitudinal.	15
2	Vista panorámica de un cultivo de nopal (<i>Nopalea cochenilifera</i>) en los alrededores de la comunidad Nuevo Pensar del Campesino, ubicada al sur este de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Gómez Farías, Tamaulipas, México.	16
3	Parcela manejada bajo el método de agricultura itinerante (roza, tumba y quema), ubicada en los alrededores de Nuevo Pensar del Campesino, Gómez Farías, Tamaulipas, México; nótese la acumulación de madera en diversos sitios.	17
4	Dinámica de cambio de uso de suelo (1975-1986-1996-2009-2014) en los alrededores de los principales centros de población en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Abreviaturas: C = cultivo; F = forestal.	18
5	Ubicación de cuatro sitios de estudio con distinto tiempo de disturbio y en colindancia con bosque conservado en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.	42
6	Registrador HOBO Pro v2 (OnSet) sujeto a una estaca y colocado a 10 cm sobre el suelo en el sitio con cultivo de nopal.	44
7	Caracterización del área de estudio: (A) ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México; (B) ubicación del paisaje de estudio; (C) principales tipos de cobertura de suelo y disposición espacial de los transectos de muestreo; y (D) tipos de ambientes que conforman el gradiente estudiado.	46

- 8 Transecto de 100 m de largo x 8 m de ancho dispuesto perpendicularmente al borde, 30 m en el área modificada y 70 m en el bosque conservado. El transecto está dividido en 10 cuadrantes de 10 m de largo x 8 m de ancho, cada uno de ellos contiene una trampa de pozo (cubeta de 4 L = ●) y un refugio artificial (teja de barro = ■) a cada lado del transecto, de manera alternada. 48
- 9 Riqueza de especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México. AAM áreas abiertas modificadas, BA bosque abierto, BMD bosque medio denso y BNPD bosque no perturbado denso. Las barras muestran los intervalos de confianza al 95%. 53
- 10 A: Especies comunes y dominantes de una comunidad de lagartijas en cuatro tipos de ambientes presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México. Las barras muestran los intervalos de confianza al 95%. B: Curvas de rango-abundancia de especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes. AAM: áreas abiertas modificadas; BA: bosque abierto; BMD: bosque medio denso; y BNPD bosque no perturbado denso. Las letras sobre las curvas de rango abundancia indican las especies (ver códigos en la Tabla 4). 54
- 11 Ordenación de las variables ambientales a lo largo de un gradiente de perturbación para los primeros dos ejes canónicos extraídos del índice de marginalidad (OMI) para tres especies de lagartijas en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. El diámetro de los círculos corresponde a la abundancia de lagartijas registradas en el sitio. Las líneas rectas representan vectores y se proyectan desde el centroide de la especie a los diferentes sitios donde 57

	se registró la especie. Las elipses representan la amplitud de las variables utilizadas por cada especie.	
12	Posición promedio de las cinco especies de lagartijas en el espacio canónico del análisis de marginalidad en las variables de porcentaje de suelo desnudo (A), dosel (B) y rocas (C) en bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los códigos de las especies se encuentran en la Tabla 4.	58
13	Análisis de cuadrados mínimos parciales en dos dimensiones donde se muestra la relación de cinco atributos comunitarios con las condiciones ambientales presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México.	59
14	Ejemplar macho adulto de <i>Sceloporus variabilis</i> .	76
15	Ejemplar adulto de <i>Lepidophyma silvaticum</i> .	77
16	Caracterización del área de estudio: (A) ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo en Tamaulipas, México; (B) ubicación del paisaje de estudio; (C) principales tipos de uso de suelo y cobertura vegetal y disposición espacial de los transectos de muestreo; y (D) tipos de ambientes que conforman el gradiente estudiado.	79
17	Posición de los centroides de las características de los microhábitats disponibles y usados por los individuos de <i>S. variabilis</i> (A) y <i>L. silvaticum</i> (B) en cuatro tipos de ambientes. Los contornos muestran la interpolación del porcentaje de cobertura de hojarasca (A) y la cobertura de rocas (B) en el espacio canónico que diferencia a los microhábitats utilizados por las dos especies de reptiles.	92

RESUMEN GENERAL

Los disturbios antropogénicos afectan la diversidad de especies tanto de forma positiva como negativa a través de cambios en distintos atributos comunitarios. El presente estudio evaluó las respuestas comunitarias e individuales de lagartijas ante un gradiente de disturbio del bosque tropical en la Reserva de la Biosfera El Cielo, en Tamaulipas, México. De manera particular, se propuso evaluar: 1) las variaciones de la riqueza, estructura y composición de especies a lo largo del gradiente de disturbio y 2) el uso de hábitat y selección de microhábitat de dos especies con distintos requerimientos de nicho a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos. El trabajo de campo se realizó durante 2016 y 2017 y el gradiente de disturbio se definió en cuatro tipos de condiciones ambientales a partir de sus diferencias climáticas (temperatura y humedad) y estructurales (incluidas diferentes medidas de cobertura de suelo, sustrato y vegetación); particularmente la cobertura de dosel. La evaluación incluyó técnicas de muestreo indirectas y directas para incrementar el éxito de captura. Para cada lagartija registrada directamente en las evaluaciones se tomó información de 11 variables relacionadas con la estructura del microambiente. La información obtenida se analizó mediante diversas técnicas estadísticas para realizar las comparaciones y analizar las relaciones entre las condiciones ambientales y la respuesta comunitaria e individual de las especies. La selección de microhábitats para cada tipo de ambiente a lo largo del gradiente se determinó y comparó mediante análisis discriminante. Los resultados mostraron un patrón general de pérdida de especies en el ambiente más perturbado del gradiente, con cambios en la estructura de la comunidad, así como en la composición de especies. La riqueza de especies se incrementó a un nivel de disturbio intermedio, mientras que la composición de especies de lagartijas fue similar a través de los ambientes forestales del gradiente. Los cambios en la complejidad estructural del ambiente a lo largo del gradiente de disturbio se relacionaron con la respuesta individual de las especies. Por ejemplo, *Sceloporus variabilis*, una especie que utiliza una amplia gama de recursos que puede seleccionar diferentes microhábitats a lo largo del gradiente; mientras que

Lepidophyma sylvaticum, especie con un uso restringido de recursos, selecciona microhábitats con características específicas similares y evita áreas perturbadas con escasa cobertura de dosel. Esta respuesta diferencial estuvo relacionada con el grado de especificidad en la selección de recursos y las restricciones fisiológicas de cada especie.

ABSTRACT

Anthropogenic disturbances affect species diversity both positively and negatively through changes in different community attributes. The present study evaluated the community and individual responses of lizards to a disturbance gradient of the tropical forest in El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. It was proposed to evaluate: 1) variations in richness, structure and species composition along a disturbance gradient and 2) the use of habitat and microhabitat selection of two species with different niche requirements along of a resource availability gradient. Surveys were conducted during 2016 and 2017 and the gradient was grouped in four environmental types in the function of climatic (temperature and humidity) and structural variables (included different measures of soil, substrate, and vegetation coverage); particularly canopy coverage. Field evaluations included indirect and direct sampling techniques to increase capture success. For each lizard recorded directly in the field, information was taken from 11 variables related to the structure of the microenvironment. Information obtained was analyzed using various statistical techniques to make comparisons and analyze the relationships between environmental conditions and the community and individual species response. Microhabitat selection for each environment type along the gradient was determined and compared via discriminant analysis. The results showed a general pattern of species loss at the most disturbed environment of the gradient, with changes in community structure, as well as in its species composition. Species richness increased at an intermediate level of disturbance, while lizard species composition was similar across the forest areas of the gradient. Individual species response was related to changes in the structural complexity of the environment along the disturbance gradient. For example, *Sceloporus variabilis*, a species that uses a wide range of resources, can select different microhabitats along the gradient; while *Lepidophyma sylvaticum*, a species with a restricted use of resources, select microhabitats with similar specific characteristics and avoided disturbed areas with scarce canopy cover. This differential response was related to the degree of specificity in resources selection and physiological restrictions of each species.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

I. INTRODUCCIÓN

Los disturbios naturales y antropogénicos sobre el ambiente biótico o abiótico afectan la estructura de las comunidades ecológicas (Krebs, 2001; Smith y Smith, 2007), por lo que influyen en la conservación y el manejo de los recursos naturales. Los disturbios son eventos discretos e independientes a la escala espacial o temporal que alteran los sistemas naturales, remueven organismos y afectan distintos aspectos de la biodiversidad (Reice, 1994). Las tendencias sobre el impacto de la actividad antropogénica en la biodiversidad global exponen resultados contradictorios. Por ejemplo, una respuesta positiva en la riqueza de especies puede resultar en una respuesta negativa en otros aspectos de la estructura de las comunidades (p. ej., dominancia y composición de especies) (Dornelas *et al.*, 2014; Supp y Ernest, 2014). Por lo tanto, para evaluar las tendencias del efecto de los disturbios sobre la biodiversidad es necesario considerar múltiples aspectos ecológicos de las comunidades (McGill *et al.*, 2015; Newbold *et al.*, 2015).

La riqueza de especies es el atributo comunitario más utilizado para evaluar el impacto de los disturbios en las comunidades biológicas y a partir de su estudio se han planteado algunas relaciones ecológicas. Por ejemplo, la hipótesis del disturbio intermedio sugiere que la riqueza de especies está determinada por la frecuencia de los disturbios (Connell, 1978). Donde las comunidades expuestas a disturbios frecuentes o muy poco frecuentes pueden conducir a una riqueza de especies baja, mientras que en comunidades con grados de disturbio intermedio la riqueza tiende a incrementarse (p. ej., Molino y Sabatier, 2001; Wright, 2002; Vandermeer y Granzow de la Cerda, 2004). En términos generales, las especies con requerimientos de nicho específicos tienden a disminuir sus poblaciones por los disturbios (Clavel *et al.*, 2011), mientras que las especies con requerimientos de nicho amplios utilizan una mayor variedad de recursos, lo cual les permite persistir, e incluso prosperar en ambientes perturbados (Wong y Candolin, 2015).

La magnitud del efecto de los disturbios sobre las especies animales depende del grupo taxonómico. Tal es el caso de los reptiles, organismos que presentan una mayor vulnerabilidad en comparación con otros grupos de vertebrados (Gardner *et al.*, 2007a). Algunos atributos de las comunidades de reptiles varían a lo largo de gradientes de disturbio, debido a las variaciones que se presentan en la estructura física del ambiente (p. ej., cobertura de dosel, rocas, materia orgánica, entre otras) y en el ambiente térmico (Vega *et al.*, 2000; Sutton *et al.*, 2014; Grundel *et al.*, 2015). Los reptiles de tamaño pequeño son particularmente susceptibles a los cambios que se presentan en el ambiente, debido a su limitada capacidad de dispersión y a que dependen de las características térmicas del entorno para realizar sus actividades biológicas (Vitt y Caldwell, 2014). En particular, las especies de lagartijas dependen de características micro-ambientales específicas para satisfacer sus requerimientos de nicho (Heatwole, 1977; Huey, 1991; Smith y Ballinger, 2001). A pesar de lo anterior, aún son pocos los estudios orientados a comprender el impacto antropogénico sobre las comunidades y especies de reptiles (Gardner *et al.*, 2007a). Comprender cómo responden las comunidades y especies de lagartijas a través de un gradiente de disturbio explicado a partir de las relaciones con la estructura del ambiente será de utilidad para regular las actividades humanas en áreas donde se busca la conservación de la biodiversidad.

Los bosques tropicales albergan la mayor diversidad biológica sobre la superficie terrestre del planeta y se encuentran entre los ambientes más amenazados por la actividad humana (Geist y Lambin, 2002). En México, donde los bosques neotropicales alcanzan su distribución más boreal, extensas zonas prioritarias para su conservación continúan perdiéndose y sólo una pequeña porción de su superficie se encuentra protegida (Koleff *et al.*, 2012). Tal es el caso de la Reserva de la Biosfera El Cielo, en Tamaulipas, México, en donde la cobertura del bosque tropical se ha reducido como resultado del establecimiento de diversos cultivos. La actividad antropogénica se concentra en las tierras bajas de la reserva, en donde existen distintos cultivos, incluido el nopal (*Nopalea cochenillifera*) es el que ocupa una mayor extensión. Esta actividad generó un mosaico de ambientes

con vegetación de bosque tropical con distinto tiempo de perturbación y distintas áreas de cultivo. El efecto del gradiente ambiental entre las áreas conservadas y modificadas sobre las de la reserva es prácticamente desconocido.

El presente estudio evaluó las respuestas comunitarias y poblacionales de lagartijas ante un gradiente de perturbación del bosque tropical en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. De manera particular, se propuso evaluar: 1) el efecto del disturbio sobre la diversidad (riqueza y estructura) y la composición de especies a lo largo de un gradiente de perturbación y 2) el uso de hábitat y selección de microhábitat de dos especies con distintos requerimientos de nicho a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Efecto del disturbio

Las definiciones y características de los disturbios son variadas. Pickett y White (1985), definen a un disturbio como “cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que interrumpa la estructura del ecosistema, la comunidad o la población y cambie los recursos, la disponibilidad del sustrato o el entorno físico.” También, los disturbios son definidos como eventos discretos e independientes a la escala espacial o temporal que alteran los sistemas naturales, remueven organismos y afectan distintos aspectos de la biodiversidad (Reice, 1994). En este sentido, la escala espacial a la que se evalúa el efecto del disturbio puede influenciar profundamente las conclusiones que se generan acerca de un sistema bajo estudio, incluso conduce a la identificación de patrones opuestos y procesos diversos a varias escalas (Wiens, 1989; Levin, 1992). Las características y los efectos de los disturbios también dependen de la movilidad del organismo estudiado (Pickett y White, 1985). Por ejemplo, el efecto del disturbio sobre organismos móviles depende tanto del tipo e intensidad de la perturbación en el ambiente como de las características de historia de vida de las especies.

El disturbio afecta a los procesos que intervienen en las distintas escalas que mantienen el funcionamiento de los sistemas biológicos (Krebs, 2001; Smith y Smith, 2007). De forma particular, el disturbio incrementa la heterogeneidad espacial, factor que influye en la colonización y la diversidad biológica en los sistemas naturales. Las medidas de diversidad y cambio en la composición de especies ayudan a priorizar en la selección de sitios de interés para la conservación, para cuantificar el éxito de prácticas de manejo y principalmente, para evaluar el impacto de los disturbios antropogénicos sobre los ecosistemas. Por ejemplo, los gradientes ambientales se caracterizan por conducir a diferentes respuestas entre las especies que componen a las comunidades. Las respuestas involucran cambios en la abundancia y distribución de las especies a través del gradiente y están determinadas por su tolerancia a las variaciones de la estructura física del ambiente. Tales variaciones en el ambiente que resultan de las perturbaciones antropogénicas pueden alterar distintos atributos comunitarios, como son la riqueza, la equitatividad y la composición de especies. A continuación, se revisará la evidencia empírica de los efectos del disturbio sobre la riqueza de especies, la equidad y la composición taxonómica de las comunidades de vertebrados terrestres. También se revisarán las respuestas específicas de las especies a los efectos del disturbio, en particular sobre el uso y selección de hábitat.

2.1.1 Riqueza de especies

La riqueza de especies es la medida más simple de la diversidad biológica, la cual expresa el número de especies en un área dada y el análisis de su variación permite evaluar el impacto de los disturbios sobre el número de especies de una comunidad. El impacto del ser humano sobre la riqueza de especies puede ser tanto negativo como positivo y para una mayor comprensión del fenómeno se requiere analizar la evidencia disponible por tipo de disturbio antropogénico (McGill *et al.*, 2015). Las áreas que experimentan un cambio de uso de suelo comúnmente tienen una baja riqueza de especies (Burke y Nol, 1998; Stevens y Husband, 1998; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Luja *et al.*, 2008; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). El principal mecanismo que conduce a la pérdida de especies está relacionado con los cambios en la

complejidad estructural del ambiente y la respuesta a estos cambios varía según las especies (García-Estrada *et al.*, 2002; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). De tal forma, a medida que la actividad humana explota los recursos y convierte los ambientes nativos en tierras para usos diversos (p. ej., tierras de cultivo, pastoreo de ganado, urbanización), algunas especies experimentan una mayor dificultad para la recolonización de nuevas áreas antropizadas y en consecuencia, tienen una mayor probabilidad de erradicarse localmente.

Diversos estudios muestran que puede existir un nivel de disturbio intermedio que maximice la riqueza de especies, comúnmente por la colonización de especies tolerantes o exóticas que llegan a explotar las áreas perturbadas (Vickers *et al.*, 1985; Laurance, 1991; Laurance y Yensen, 1991; Heinen, 1992; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015). También, el incremento en la riqueza de especies puede deberse a que un alto porcentaje de las especies de la comunidad tienen acceso a una mayor disponibilidad de recursos (Vickers *et al.*, 1985; Mills, 1996; Stevens y Husband, 1998; Sartorius *et al.*, 1999; Schlaepfer y Gavin, 2001; Lehtinen *et al.*, 2003; Dixo y Martins, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2014; Craig *et al.*, 2015; Grundel *et al.*, 2015). Este patrón también es conocido como la hipótesis del disturbio intermedio, en donde, bajo un régimen de disturbio que es intermedio en frecuencia, magnitud e intensidad, algunas especies residentes persisten en el sistema junto con especies colonizadoras, conduciendo a una máxima riqueza de especies. Este patrón está representado por una curva unimodal que predice que la riqueza de especies aumenta en un rango de niveles bajos a medios bajos de disturbio ambiental (probablemente taxón específico), alcanza un valor máximo en niveles intermedios y luego disminuye a medida que la frecuencia o la intensidad de perturbaciones, o ambas se incrementan (Collins *et al.*, 1995; Williams y Marsh, 1998). A pesar de esto, los disturbios no siempre producen una máxima riqueza a niveles intermedios (Wootton, 1998). Sin embargo, este patrón enfatiza la propuesta de que el disturbio ambiental y la heterogeneidad espacial son factores importantes que influyen en la colonización y la diversidad de especies.

La riqueza de especies de un área perturbada tiende a recuperar los valores presentes registrados en áreas nativas a medida que aumenta el tiempo de recuperación (Heinen, 1992; Gascon, 1993; Toral *et al.*, 2002; Bragg *et al.*, 2005; Calderón-Mandujano *et al.*, 2008; Dixo y Martins, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Craig *et al.*, 2015). Por ejemplo, plantaciones de cacao con al menos 20 años de abandono albergan una riqueza de lagartijas similar a la de los ambientes nativos no antropizados (Lieberman, 1986; Heinen, 1992). Por otra parte, también hay ambientes intervenidos que tienen una intensidad de disturbio baja, con características estructurales y climáticas que facilitan el flujo de especies con las áreas nativas conservadas, como es el caso de los sistemas de producción de café (Macip-Ríos y Muñoz, 2008; Rojas-Sánchez *et al.*, 2012). La vegetación secundaria y las áreas con una baja modificación de las características ambientales permiten la presencia de especies con un uso restringido o amplio de los recursos (Bowen *et al.*, 2007; Gardner *et al.*, 2007a; Gardner *et al.*, 2007b; Chazdon *et al.*, 2009) y su efecto se incrementa cuando están próximos al ambiente nativo (Dent y Wright, 2009). Sin embargo, al parecer los bosques secundarios no siempre permiten mantener la riqueza de especies en paisajes modificados por la actividad antropogénica (Luja *et al.*, 2008).

2.1.2 Respuesta diferencial ante el disturbio y cambios en la composición de especies

El efecto del disturbio sobre el listado sistemático de las especies de una comunidad puede analizarse a través del tiempo (p. ej., cuantificando la similitud entre varios periodos de tiempo para una misma comunidad) y el espacio (p. ej., comparando la similitud entre un conjunto de comunidades de distintos sitios en un periodo de tiempo). El impacto humano ha provocado cambios significativos en la composición de especies de diversos taxa (mamíferos, aves, peces, invertebrados y plantas) en los principales biomas del mundo, con un recambio aproximado de 10% por década (Dornelas *et al.*, 2014). Por otra parte, las tendencias de cambio en la composición

de especies a través del espacio tienden a presentar una respuesta variable, debido a que dependen del grado del disturbio (McGill *et al.*, 2015).

La respuesta individual de las especies determina la tendencia comunitaria de los cambios en la composición de especies, debido a que responden diferencialmente a los disturbios ambientales derivados de la actividad humana (Crump, 1971; Lieberman, 1986; Heinen, 1992; Gardner *et al.*, 2007b; Vitt *et al.*, 2007). Algunos estudios identifican grupos de especies que responden de forma similar al disturbio (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015). Por ejemplo, a través de un gradiente de pastizal-borde-bosque se identificaron cinco grupos de ensambles de anfibios y reptiles: 1) especies del pastizal, 2) especies generalistas, 3) especies que usan indistintamente el borde e interior del bosque y evaden el pastizal, 4) especies del borde que tienden a evadir el pastizal y 5) especies del interior del bosque que tienden a evadir el borde (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Las comunidades que se encuentran en sitios con vegetación secundaria tienden a presentar una composición similar a las comunidades de sitios con vegetación primaria, mientras que las comunidades presentes en plantaciones forestales, pastizales y tierras de cultivo suelen presentar una composición diferente (p. ej., Lehtinen *et al.*, 2003; Bragg *et al.*, 2005; Newbold *et al.*, 2015).

La magnitud de los cambios locales en la cobertura vegetal y el uso de suelo determina el grado de las diferencias en la composición de especies, particularmente en vertebrados de tamaño pequeño, como son los pequeños mamíferos (Churchfield *et al.*, 1997), anfibios (Houlahan *et al.*, 2000), anfibios y reptiles (Goldstein *et al.*, 2005). Los cambios en la estructura biótica y abiótica del ambiente conducen a la pérdida de especies de vertebrados pequeños. Los componentes de la estructura del ambiente que están más relacionados con la presencia de especies pequeñas es la cobertura de dosel, la densidad de sotobosque, la cubierta de herbáceas, la profundidad de hojarasca, así como la temperatura y la humedad relativa (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Vitt *et al.*, 2007; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). De forma particular, la disponibilidad de microambientes

determina la composición de especies a través de gradientes de perturbación (Lieberman, 1986; Brown y Nelson, 1993; Vitt y Caldwell, 2001; Bragg *et al.*, 2005; Luja *et al.*, 2008).

Los ambientes modificados dan lugar a condiciones ambientales (p. ej., temperatura y humedad) que facilitan el establecimiento de algunas especies que son tolerantes al disturbio (Berriozabal-Islas *et al.*, 2018). Por ejemplo, áreas con vegetación secundaria y con una cobertura vegetal poco modificada (p. ej., cafetales bajo sombra) proveen microambientes que fungen como reservorios de especies nativas (Crump, 1971; Lieberman, 1986; Heinen, 1992; Gardner *et al.*, 2007b; Pardini *et al.*, 2009). Las condiciones ambientales en las áreas con un grado de perturbación intermedio pueden permitir la presencia tanto de especies que habitan en áreas abiertas modificadas (Lehtinen *et al.*, 2003; Jellinek *et al.*, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Sato *et al.*, 2014) como de especies asociadas a ambientes conservados (Lehtinen *et al.*, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Vitt *et al.*, 2007). Sin embargo, el subconjunto de especies nativas que evitan tanto las áreas con disturbio intermedio, como las modificadas abiertas son más propensas a la extirpación local (Lehtinen *et al.*, 2003; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Craig *et al.*, 2015). Por tanto, ante un gradiente de disturbio, una fracción de las especies estarán presentes en sitios con disturbio, y otras serán comunes en sitios sin disturbio y otras especies serán abundantes en ambientes con y sin disturbio. La alteración antropogénica es un factor que tanto puede incrementar la presencia de distintas especies, como afectar negativamente la permanencia de otras (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008). La permanencia de las especies en los ambientes modificados está determinada por sus capacidades para usar los diferentes tipos de microambientes disponibles y satisfacer sus requerimientos de nicho (Johnston, 1947; Forman y Godron, 1981; Yahner, 1988).

2.1.3 Segregación de hábitat

La comprensión acerca de cómo los animales hacen uso de hábitat ofrece criterios para la conservación efectiva de las poblaciones de fauna silvestre. El hábitat es el

área que provee de recursos (alimento, refugio o agua) y condiciones ambientales (p. ej., temperatura, precipitación, presencia o ausencia de depredadores y competidores) que permiten la presencia y reproducción de individuos de una especie o población (Hall *et al.*, 1997). El hábitat es específico de la especie y representa la suma de los recursos necesarios para su persistencia y reproducción (Krebs, 2001). Por ejemplo, el hábitat de algunas especies puede estar constituido por un único tipo de condiciones ambientales que provee los recursos necesarios, mientras que otras especies requieren ocupar distintos tipos de ambientes para cubrir sus requerimientos (Heatwole, 1977; Smith y Ballinger, 2001).

El uso de hábitat se refiere a la manera en que un animal usa un conjunto de componentes bióticos y físicos dentro de un hábitat (Hall *et al.*, 1997). Por otra parte, la selección de hábitat se define como el proceso jerárquico de decisiones conductuales innatas y aprendidas que resultan en el uso desproporcional de ciertos componentes sobre otros (Johnson, 1980; Hall *et al.*, 1997). La selección de hábitat está determinada por varios factores, como la disponibilidad y calidad de ambientes o elementos particulares (p. ej., alimento, refugio, depredadores potenciales, entre otros), de sus posibilidades de uso efectivo y de la plasticidad fenotípica de los individuos. Tales factores son variables en el tiempo y el espacio, por lo que la selección de hábitat tiende a ser el resultado de una compensación entre los costos y los beneficios percibidos por el animal (Mysterud y Ims, 1998), los cuales pueden ser estudiados en un rango de escalas espaciales y temporales (Godvik *et al.*, 2009); y en consecuencia, los resultados pueden variar.

La interpretación del comportamiento de selección de hábitat depende de la escala espacial. Johnson (1980) reconoce cuatro ordenes jerárquicos de selección de hábitat en función de la escala espacial utilizada para medir el uso y la disponibilidad de recursos, donde cada una determina a la escala espacial inmediata inferior:

- la selección de primer orden corresponde al espacio geográfico de una especie en el planeta;

- la selección de segundo orden determina las áreas donde las poblaciones persisten dentro de la distribución geográfica;
- la selección de tercer orden se refiere al uso que cada individuo realiza del medio del área que ocupa la población a la que pertenece, dentro de los ámbitos hogareños individuales;
- la selección de cuarto orden se refiere al espectro de recursos ambientales que un individuo selecciona dentro de su ámbito hogareño; también conocido como selección de microhábitat.

La magnitud del espacio requerido por un individuo de una especie es un factor que debe considerarse para medir el uso y disponibilidad de recursos para evaluar la selección de hábitat. Por ejemplo, el ámbito hogareño de un ciervo o un ave (p. ej. chipe) es de varias hectáreas (Wenny *et al.*, 1993; Godvik *et al.*, 2009), mientras que el de un roedor o una lagartija es menor a cientos o decenas de metros cuadrados (Gorman y Harwood, 1977; Ruby y Dunham, 1987; Fellers y Drost, 1991; Kingston y Morris, 2000). Por otra parte, debido a que las interpretaciones de la selección de hábitat dependen de la escala espacial jerárquica, se resalta la importancia de abordar más de una escala espacial en los estudios de selección de hábitat (Orians y Wittenberger, 1991).

El estudio de la selección que llevan a cabo los animales sobre el ambiente permite identificar los elementos del entorno a los que se asocia la presencia de las especies y realizar evaluaciones más efectivas de la calidad y la provisión de servicios ecosistémicos (p. ej., almacenamiento y captura de carbono, retención de suelo, entre otros) para la sociedad (Vandermeer y Perfecto, 2007; Gardner *et al.*, 2009). La habilidad de los organismos para responder a los cambios antropogénicos es de particular interés en el área de la ecología, particularmente la identificación de los mecanismos que explican las variaciones en las respuestas observadas (Pulliam y Danielson, 1991; Wenny *et al.*, 1993). Diversos estudios identifican múltiples factores que limitan la persistencia de las especies en ambientes con distinto grado de perturbación (Karr y Freemark, 1983; Carrascal *et al.*, 1989; Bollinger, 1995;

Larivière y Messier, 2000; Binckley y Resetarits, 2009). Sin embargo, el efecto del disturbio sobre la selección de hábitat es de gran importancia para organismos de tamaño pequeño y tiene serias consecuencias en la densidad poblacional (Huey, 1991; Kingston y Morris, 2000; Hibbitts *et al.*, 2013).

Los disturbios antropogénicos ocasionan cambios en las condiciones del ambiente, como aumento de la incidencia solar, temperatura y exposición al viento, que a su vez incrementan la evapotranspiración y reducen la humedad (Saunders *et al.*, 1991). Tales alteraciones afectan directamente la estructura del hábitat a través de cambios en la mortalidad de árboles, en la densidad de árboles jóvenes y en la cobertura del sotobosque, principalmente (Harper *et al.*, 2005). Los disturbios afectan la disponibilidad de recursos que permiten a los individuos satisfacer sus requerimientos de nicho (Adolph, 1990; Asbury y Adolph, 2007; Martín *et al.*, 2013; Díaz-García *et al.*, 2017). Por otra parte, algunas especies, como las invasoras o tolerantes, realizan ajustes conductuales para compensar tales variaciones ambientales, lo que les confiere una mayor capacidad para persistir o colonizar ambientes perturbados (Hibbitts *et al.*, 2013; Losier *et al.*, 2015; Kolbe *et al.*, 2016; Winchell *et al.*, 2018). Por ejemplo, las lagartijas *Anolis cristatellus* y *Anolis stratulus* son frecuentes en áreas urbanas de Puerto Rico, debido a que en estas áreas encuentran los recursos necesarios para satisfacer sus requerimientos de nicho (Winchell *et al.*, 2018). *Anolis stratulus* usa porciones del entorno urbano con mayor disponibilidad de árboles y vegetación cultivada que *A. cristatellus*, debido a que en condiciones nativas *A. stratulus* utiliza perchas más altas que *A. cristatellus* y prefiere microhábitats con una mayor cobertura de dosel y menor temperatura (Winchell *et al.*, 2018).

2.2 La Reserva de la Biosfera El Cielo

La Reserva de la Biosfera El Cielo (RBEC) se ubica en el suroeste del estado de Tamaulipas, México (Figura 1). La RBEC está conformada por porciones de la Sierra de Cucharas (Sierra de Guatemala) y la Sierra Chiquita, las cuales tienen elevaciones que oscilan entre los 200 y los 2323 msnm. El clima es cálido-

subhúmedo en las partes bajas (300 y 800 m de elevación), con una temperatura media del mes más frío mayor de 18°C y una precipitación anual de entre 1500 y 2000 mm (INEGI, 2000). La mayor parte de las tierras bajas están cubiertas por suelos rocosos con menos de 10 cm de espesor (Litosoles) y suelos jóvenes con menos de 50 cm de espesor (Rendzinas), que se encuentran por encima de rocas calcáreas y que tienen una capa superficial rica en materia orgánica y nutrientes (INEGI, 1982). La cobertura vegetal en las partes bajas de la reserva está conformada por bosques tropicales, los cuales presentan algunas variantes en su composición y fisonomía en función de la elevación, el clima, los tipos de suelo y la pendiente.

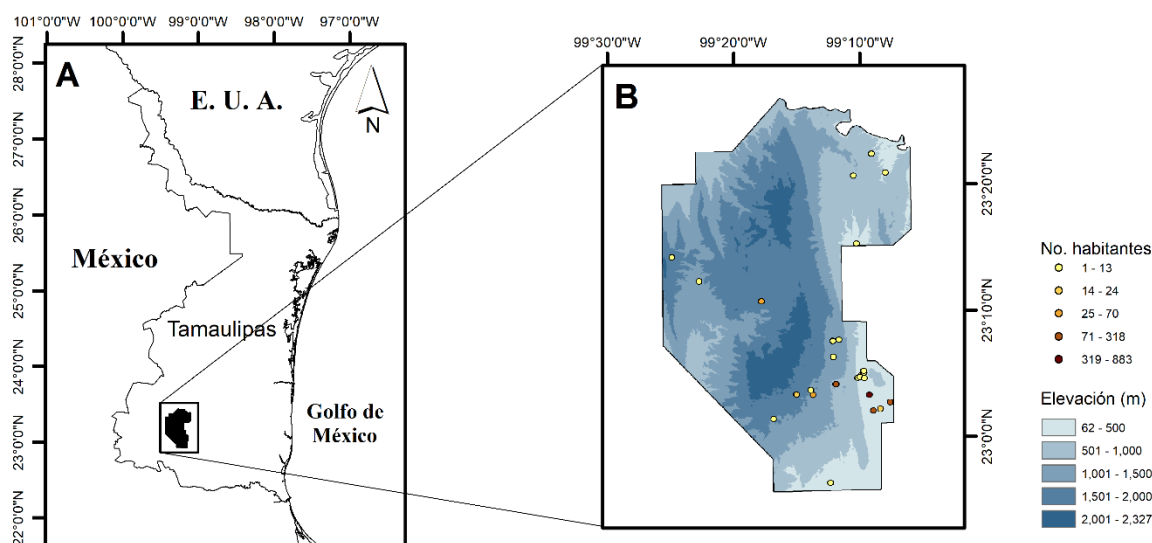


Figura 1. (A) Ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo en el estado de Tamaulipas, México y (B) distribución espacial de localidades por número de habitantes e intervalo altitudinal.

2.2.1 El bosque tropical y su transformación

La RBEC contiene 26 asentamientos humanos y en 2010 había una población total de 1,934 habitantes (INEGI, 2010). Aunque presenta una baja densidad poblacional (84.6% de las localidades tenían entre 1 y 70 habitantes), la población humana ejerce una fuerte influencia en la vegetación de la reserva (González-Medrano, 2005). Los asentamientos con mayor número de habitantes se encuentran en las

localidades de Gómez Farías (380 msnm) y Nuevo Pensar del Campesino (332 msnm), con 883 y 243 habitantes, respectivamente, ambos ubicados en las zonas de menor elevación de la reserva (INEGI, 2010). Las partes bajas de la RBEC fueron transformadas desde hace aproximadamente 250 años, con los inicios de la fundación de Gómez Farías en el año de 1749. La explotación de los bosques templados se extendió a los bosques tropicales a finales de la década de 1970, cerca de la cabecera municipal de Gómez Farías. El cedro (*Cedrela odorata*) constituyó una de las principales fuentes de madera en la región. En los últimos 20 años, la economía de las localidades del municipio de Gómez Farías está basada en la agricultura a pequeña escala, debido a lo irregular de su topografía, la amplia extensión de afloramientos rocosos y a los suelos con poca profundidad (Figura 2).

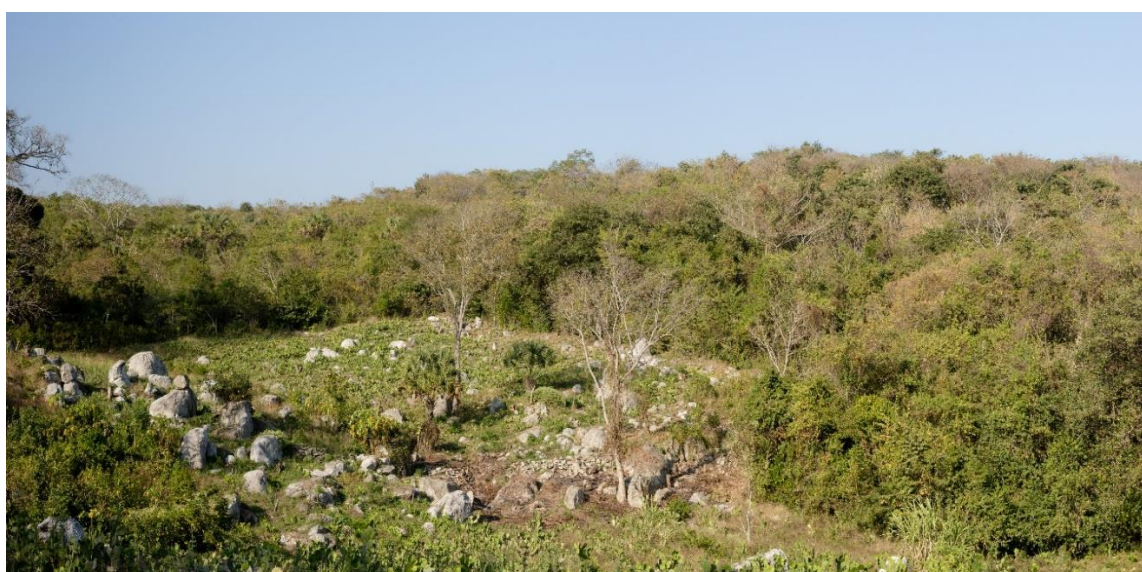


Figura 2. Vista panorámica de un cultivo de nopal (*Nopalea cochenilifera*) en los alrededores de la comunidad Nuevo Pensar del Campesino, ubicada al sur este de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Gómez Farías, Tamaulipas, México.

La agricultura se practica con mayor intensidad en las tierras con poca pendiente, con suelos más profundos y con mayor acceso desde los centros de población (Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, 2013). La actividad agrícola en la periferia de las localidades de Gómez Farías

y Nuevo Pensar del Campesino se concentra en el cultivo de nopal (*Nopalea cochenillifera*), aunque también son comunes las huertas de mango y cítricos. En estas localidades, la agricultura itinerante (roza, tumba y quema) es la actividad principal que conduce a la reducción y fragmentación del bosque tropical (Figura 3).



Figura 3. Parcela manejada bajo el método de agricultura itinerante (roza, tumba y quema), ubicada en los alrededores de Nuevo Pensar del Campesino, Gómez Farías, Tamaulipas, México; nótese la acumulación de madera en diversos sitios.

La mayoría de las áreas desmontadas para las prácticas agrícolas presentan pendientes bajas y tienen poca o moderada cantidad de afloramientos rocosos. Las nopaleras generalmente son explotadas hasta por 10 años, por lo que son abandonadas para permitir que el proceso natural de sucesión suministre los nutrientes necesarios para restaurar la fertilidad del suelo después del cultivo. El tamaño máximo de las áreas de cultivo es cerca de cuatro hectáreas, debido a que la actividad agrícola en Gómez Farías y Nuevo Pensar del Campesino depende de la labor manual de los campesinos. De tal forma, los campesinos cultivan en varias áreas pequeñas con diferentes condiciones ambientales, lo cual mantiene una secuencia de cultivo-barbecho-cultivo. Tal práctica agronómica conduce a un

mosaico conformado por áreas nativas, modificadas y con distinto tiempo de disturbio, que incluye pequeñas áreas desmontadas, tierras de cultivo (0.5 a 4 has) como son las nopaleras, huertas de mango, caña y bosques secundarios que muestran una dominancia variable entre las principales especies tropicales. Las áreas de vegetación nativa que se mantienen en estas localidades se encuentran dentro de parcelas de propiedad privada, las cuales se caracterizan por presentar una pendiente pronunciada y son más frecuentes en los extremos más alejados del área rural. El análisis retrospectivo (1975-1986-1996-2009-2014) de la actividad agrícola en la periferia de Gómez Farías y Nuevo Pensar del Campesino permite identificar áreas forestales que se mantienen sin cambio al menos en los últimos 40 años, así como áreas de cultivo con distinto tiempo de aprovechamiento y abandono (Figura 4; datos no publicados).

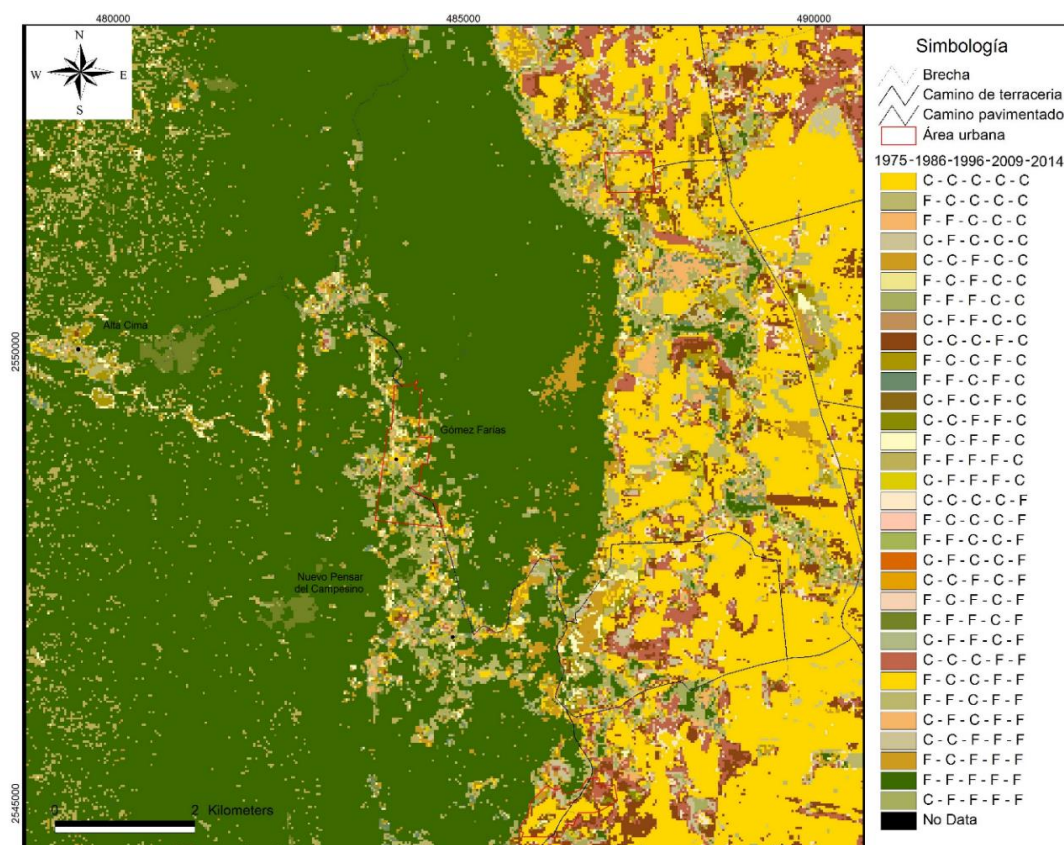


Figura 4. Dinámica de cambio de uso de suelo (1975-1986-1996-2009-2014) en los alrededores de los principales centros de población en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Abreviaturas: C = cultivo; F = forestal.

2.3 Las lagartijas como modelo biológico

Las lagartijas son un grupo de organismos vulnerables a las alteraciones en el ambiente, debido a que tienen una limitada capacidad de dispersión limitada y dependen de fuentes de calor externas para llevar a cabo sus actividades biológicas cotidianas (Vitt y Caldwell, 2014). Las lagartijas tienen una alta especialización a su medio, debido a su estrecha relación con el ambiente, lo que se refleja en sus estrategias fisiológicas, morfológicas y conductuales. Por ejemplo, la actividad de las lagartijas está limitada por las características térmicas de los ambientes (Adolph y Porter, 1993), lo cual contrasta con la capacidad de las aves y mamíferos para ampliar su actividad en periodos de clima inclemente o en ambientes perturbados (Pough, 1983). La menor movilidad y la capacidad de dispersión de las lagartijas, en comparación con las aves o los mamíferos, aumenta su riesgo de extirpación local (Mac Nally y Brown, 2001). Por estas razones, la conversión de los ambientes nativos y la sobreexplotación de los bosques son las principales amenazas para la conservación de los reptiles en el mundo (Gibbons *et al.*, 2000; Böhm *et al.*, 2013).

Los cambios en la distribución de las especies de lagartijas a través de ambientes sin disturbio y en ambientes con distinto grado de perturbación (gradiente ambiental de disturbio) resultan de las alteraciones en la temperatura, humedad relativa, cubierta vegetal, así como, por la disponibilidad de alimento, refugio y ambientes adecuados para su reproducción (Vickers *et al.*, 1985; Sartorius *et al.*, 1999; Lehtinen *et al.*, 2003; Schlaepfer, 2003; Jellinek *et al.*, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Pardini *et al.*, 2009; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015; Craig *et al.*, 2015). En consecuencia, las variaciones en la riqueza, composición y estructura de las comunidades de lagartijas dependen de la respuesta individual de las especies, la cual varía en función del grado de tolerancia fisiológica y su plasticidad para satisfacer sus requerimientos de nicho (Vickers *et al.*, 1985; Gascon, 1993; Lehtinen *et al.*, 2003; Jellinek *et al.*, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Santos-Barrera y Urbina-Cardona, 2011; Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015). Las especies de lagartijas tienden a usar y seleccionar microhábitats específicos de los

disponibles en el ambiente que satisfacen sus requerimientos de termorregulación, forrajeo, búsqueda de parejas, disponibilidad de refugio y protección contra depredadores (Heatwole, 1977-1978; Huey, 1991; Burrow *et al.*, 2001; Green *et al.*, 2001; Smith y Ballinger, 2001; Rodríguez-Robles *et al.*, 2005; Greenville y Dickman, 2009; Lisboa y Freire, 2012; Martín *et al.*, 2013; Newbold y MacMahon, 2014; Allen *et al.*, 2015). Por ejemplo, los requerimientos térmicos de algunas especies de lagartijas diurnas las hace dependientes de la disponibilidad de sitios soleados para obtener energía del sol y así mantener una temperatura corporal relativamente constante cuando están activas (Hertz *et al.*, 1994; Goller *et al.*, 2014; Newbold y MacMahon, 2014). Las lagartijas del género *Sceloporus* utilizan áreas abiertas para mantener una temperatura corporal alta, que les permite realizar sus actividades primarias y que en promedio es de hasta cinco grados por encima de la temperatura ambiental (Adolph, 1990; Huey, 1991). Otras especies, como las sedentarias o nocturnas, son más dependientes de la complejidad estructural del hábitat, en particular a la disponibilidad de refugios para protegerse de los depredadores (Downes y Shine, 1998; Webb y Shine, 2000; Kearney, 2002; Souter *et al.*, 2004; Lisboa y Freire, 2012; Allen *et al.*, 2015). Por ejemplo, las especies del género *Lepidophyma* y en general, las especies de la familia Xantusiidae, restringen su actividad a sitios con una alta densidad de refugios (Zweifel y Lowe, 1966; Mautz y Lopez-Forment, 1978; Mautz *et al.*, 1992) y son particularmente sensibles a los cambios en la temperatura ambiental (Brusch *et al.*, 2016).

Las características biológicas de las especies son un factor que determina la respuesta a los disturbios ambientales. Por ejemplo, el éxito reproductivo de las especies vivíparas depende de los ajustes conductuales que realiza la hembra para mantener una temperatura corporal que le permite el desarrollo de los huevos que retiene en el útero (Guillette, 1993). Tales ajustes se reflejan en la selección de microambientes que incrementan su adecuación, debido a que debe equilibrar sus necesidades térmicas con la disponibilidad de alimento y protección contra depredadores. En contraste, el éxito de la puesta en las especies ovíparas requiere de la selección de los sitios de ovoposición que ofrezcan una humedad, temperatura

y protección que permita que los huevos eclosionen. Los ambientes modificados con una mayor exposición solar pueden reducir el tiempo de eclosión en comparación con sitios que presentan una mayor cobertura de dosel (Schlaepfer, 2003). La evidencia sugiere que las especies de lagartijas con un modo reproductor de tipo vivíparo pueden incrementar su vulnerabilidad a los cambios en el ambiente (Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2015). Por otra parte, las especies ovíparas y heliotérmicas presentan una plasticidad alta en el uso de los recursos que les permite una capacidad mayor de persistir en ambientes modificados o colonizar nuevos ambientes adyacentes. Las diferencias interespecíficas en las preferencias de las lagartijas sugieren que la alteración de los ambientes naturales afecta la respuesta de las especies en función de su capacidad para satisfacer sus requerimientos de nicho (Vega *et al.*, 2000; Amo *et al.*, 2007; Hibbitts *et al.*, 2013; Sutton *et al.*, 2014; Winchell *et al.*, 2018), por lo que las especies pueden exhibir un éxito diferencial en ambientes modificados.

2.3.1 La diversidad de lagartijas de El Cielo

La diversidad de lagartijas que habitan en la RBEC puede abordarse a partir del trabajo de Martin (1958) sobre biogeografía de la herpetofauna de la región. Sin embargo, aún se requiere de un estudio sistemático de esta fauna para el área, debido a que: 1) en el trabajo de Martin (1958) se incluyen especies de diversas zonas fuera de la reserva; 2) los cambios en la taxonomía afectan las estimaciones del número de especies; y 3) nuevos registros de especies no reportadas previamente. Por lo tanto, actualmente la riqueza y composición de lagartijas que habitan la RBEC incluye a 13 familias, 15 géneros y 25 especies (Martin, 1958; García-Padilla y Villegas, 2010; Terán-Juárez *et al.*, 2015; Terán-Juárez *et al.*, en preparación). *Xenosaurus platyceps* es la única especie endémica de Tamaulipas y *Hemidactylus frenatus* es la única especie exótica con presencia en dicho estado (Terán-Juárez *et al.*, 2016). La mayor riqueza de especies se encuentra en los bosques tropicales y bosques mixtos de pino-encino. El 36% de las especies de lagartijas se encuentra en alguna de las categorías de riesgo según la Norma Oficial Mexicana 059 (Tabla 1).

Tabla 1. Lista taxonómica de las lagartijas (Squamata: Sauria) de la Reserva de la Biosfera El Cielo, su distribución por tipo de vegetación y categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Abreviaciones: BT: bosque tropical; BHM: bosque húmedo de montaña; BMEP: bosque mixto de encino-pino; ME: matorral esclerófilo; Pr: Protección especial; A: Amenazada.

Taxón	BT	BHM	BMEP	ME	NOM-059
Anguidae					Pr
<i>Abronia taeniata</i>		X			
<i>Gerrhonotus ophiurus</i>	X				
<i>Gerrhonotus infernalis</i>			X		
Corytophanidae					
<i>Laemactus serratus</i>	X				Pr
Crotaphytidae					
<i>Crotaphytus collaris</i>				X	A
Dactyloidea					
<i>Norops sericeus</i>	X	X			
Dibamidae					
<i>Anelytropsis papillosus</i>	X				A
Gekkonidae					
<i>Hemidactylus frenatus</i>	X				
Iguanidae					
<i>Ctenosaura acanthura</i>	X				Pr
Phrynosomatidae					
<i>Sceloporus cyanogenys</i>	X	X			
<i>Sceloporus grammicus</i>			X		Pr
<i>Sceloporus minor</i>			X		
<i>Sceloporus olivaceus</i>				X	
<i>Sceloporus parvus</i>			X		
<i>Sceloporus scalaris</i>			X		
<i>Sceloporus spinosus</i>			X		
<i>Sceloporus torquatus</i>			X		
<i>Sceloporus variabilis</i>	X	X	X		
Scincidae					
<i>Plestiodon dicei</i>		X	X		
<i>Plestiodon tetragrammus</i>	X				
Sphenomorphidae					
<i>Scincella silvicola</i>	X	X	X		A
Teiidae					
<i>Aspidoscelis gularis</i>	X			X	
<i>Holcosus undulatus</i>	X				

Tabla 1. Continuación.

Taxón	BT	BHM	BMEP	ME	NOM-059
Xantusidae					
<i>Lepidophyma sylvaticum</i>	X	X	X		Pr
Xenosauridae					
<i>Xenosaurus platyceps</i>	X		X		Pr
Total	14	7	12	3	9

2.3.2 La comunidad de lagartijas del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo

La riqueza y composición de lagartijas que habitan los bosques tropicales de la RBEC incluye a 13 géneros y 14 especies, las cuales se encuentran distribuidas en 12 familias. La siguiente información de sus principales características biológicas y ecológicas se obtuvo de Martin (1958), Lemos-Espinal y Dixon (2014), Reaño-Hernández *et al.* (2015), Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista (2016) y Terán-Juárez *et al.* (2017). El 88% de las especies obtiene su calor por exposición al sol y el 12% por conducción. Las especies poseen hábitos arborícolas (14%), semi-arborícolas (29%), terrestres (50%) y fosoriales (7%); tanto el forrajeo activo como el sedentario son igual de frecuentes entre las especies. La mayor actividad de las especies es diurna (86%) y crepuscular y nocturna en menor proporción (Tabla 2).

Tabla 2. Principales características biológicas y ecológicas de las especies de lagartijas del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo.

Taxón	LHC* máx. (mm)	Tipo de termorregulación	Hábito	Estrategia de forrajeo	Patrón de actividad
Anguidae					
<i>G. ophiurus</i>	200	heliotermia	sub-arborícola	Activo	diurna
Corytophanidae					
<i>L. serratus</i>	190	heliotermia	arborícola	Sedentario	diurna
Dactyloidea					
<i>A. sericeus</i>	50	heliotermia	sub-arborícola	Sedentario	diurna
Dibamidae					
<i>A. papillosus</i>	180	tigmotermia?	fosorial	¿?	
Gekkonidae					
<i>H. frenatus</i>	60			Sedentario	nocturna

Tabla 2. Continuación.

Taxón	LHC* máx. (mm)	Tipo de termorregulación	Hábito	Estrategia de forrajeo	Patrón de actividad
Iguanidae					
<i>C. acanthura</i>	313	heliotermia	arborícola	Activo	diurna
Phrynosomatidae					
<i>S. cyanogenys</i>	113	heliotermia	sub-arborícola	Sedentario	diurna
<i>S. variabilis</i>	72	heliotermia	sub-arborícola	Sedentario	diurna
Scincidae					
<i>P. tetragrammus</i>	74	heliotermia	terrestre	Activo	diurna
Sphenomorphidae		heliotermia	terrestre		Diurna
<i>S. silvicola</i>	50	heliotermia	terrestre	Activo	Diurna
Teiidae					
<i>A. gularis</i>	115	heliotermia	terrestre	Activo	diurna
<i>H. amphigrammus</i>	130	heliotermia	terrestre	Activo	diurna
Xantusidae					
<i>L. sylvaticum</i>	110	tigmotermia	terrestre	Sedentario	crepuscular
Xenosauridae					
<i>X. platyceps</i>		tigmotermia	terrestre	Sedentario	diurna

*LHC máx. = longitud hocico-cloaca máxima.

III. LITERATURA CITADA

- Adolph SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* **71** (1): 315-327.
- Adolph SC, WP Porter (1993) Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* **142** (2): 273-295.
- Allen KE, KJA Rodríguez, DA Eifler, R Powell (2015) Social and environmental factors influence microhabitat selection in the Brown-Speckled Sphaero, *Sphaerodactylus notatus* (Squamata: Sphaerodactylidae). *Journal of Herpetology* **49** (2): 165-169.
- Amo L, P López, J Martín (2007) Natural oak forest vs. ancient pine plantations: lizard microhabitat use may explain the effects of ancient reforestations on distribution and conservation of Iberian lizards. *Biodiversity and Conservation* **16** (12): 3409-3422.
- Asbury DA, SC Adolph (2007) Behavioural plasticity in an ecological generalist: microhabitat use by western fence lizards. *Evolutionary Ecology Research* **9** 801-815.
- Berriozabal-Islas C, LM Badillo-Saldaña, A Ramírez-Bautista, CE Moreno (2017) Effects of Habitat Disturbance on Lizard Functional Diversity in a Tropical Dry Forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science* **10** 1-10.
- Berriozabal-Islas C, A Ramírez-Bautista, R Cruz-Elizalde, U Hernández-Salinas (2018) Modification of landscape as promoter of change in structure and taxonomic diversity of reptile's

communities: an example in tropical landscape in the central region of Mexico. *Nature Conservation* **28** 33-49.

Binckley CA y WJ Resetarits (2009) Spatial and temporal dynamics of habitat selection across canopy gradients generates patterns of species richness and composition in aquatic beetles. *Ecological Entomology* **34** (4): 457-465.

Böhm M, B Collen, JEM Baillie, P Bowles, J Chanson, N Cox, G Hammerson, M Hoffmann, SR Livingstone, M Ram, AGJ Rhodin, SN Stuart, PP van Dijk, BE Young, LE Afuang, A Aghasyan, A García, C Aguilar, R Ajtic, F Akarsu, LRV Alencar, A Allison, N Ananjeva, S Anderson, C Andrén, D Ariano-Sánchez, JC Arredondo, M Auliya, CC Austin, A Avci, PJ Baker, AF Barreto-Lima, CL Barrio-Amorós, D Basu, MF Bates, A Batistella, A Bauer, D Bennett, W Böhme, D Broadley, R Brown, J Burgess, A Captain, S Carreira, MdR Castañeda, F Castro, A Catenazzi, JR Cedeño-Vázquez, DG Chapple, M Cheylan, DF Cisneros-Heredia, D Cogalniceanu, H Cogger, C Corti, GC Costa, PJ Couper, T Courtney, J Crnobrnja-Isailovic, P-A Crochet, B Crother, F Cruz, JC Daltry, RJR Daniels, I Das, A de Silva, AC Diesmos, L Dirksen, TM Doan, CK Dodd Jr., JS Doody, ME Dorcas, J Duarte de Barros Filho, VT Egan, EH El Mouden, D Embert, RE Espinoza, A Fallabrino, X Feng, Z-J Feng, L Fitzgerald, O Flores-Villela, FGR França, D Frost, H Gadsden, T Gamble, SR Ganesh, MA Garcia, JE García-Pérez, J Gatus, M Gaulke, P Geniez, A Georges, J Gerlach, S Goldberg, J-CT Gonzalez, DJ Gower, T Grant, E Greenbaum, C Grieco, P Guo, AM Hamilton, K Hare, SB Hedges, N Heideman, C Hilton-Taylor, R Hitchmough, B Hollingsworth, M Hutchinson, I Ineich, J Iverson, FM Jaksic, R Jenkins, U Joger, R Jose, Y Kaska, U Kaya, JS Keogh, G Köhler, G Kuchling, Y Kumlutaş, A Kwet, E La Marca, W Lamar, A Lane, B Lardner, C Latta, G Latta, M Lau, P Lavin, D Lawson, M LeBreton, E Lehr, D Limpus, N Lipczynski, AS Lobo, MA López-Luna, L Luiselli, V Lukoschek, M Lundberg, P Lymberakis, R Macey, WE Magnusson, DL Mahler, A Malhotra, J Mariaux, B Maritz, OAV Marques, R Márquez, M Martins, G Masterson, JA Mateo, R Mathew, N Mathews, G Mayer, JR McCranie, GJ Measey, F Mendoza-Quijano, M Menegon, S Métrailler, DA Milton, C Montgomery, SAA Morato, T Mott, A Muñoz-Alonso, J Murphy, TQ Nguyen, G Nilson, C Nogueira, H Núñez, N Orlov, H Ota, J Ottenwalder, T Papenfuss, S Pasachnik, P Passos, OSG Pauwels, N Pérez-Buitrago, V Pérez-Mellado, ER Pianka, J Pleguezuelos, C Pollock, P Ponce-Campos, R Powell, F Pupin, GE Quintero Díaz, R Radder, J Ramer, AR Rasmussen, C Raxworthy, R Reynolds, N Richman, EL Rico, E Riservato, G Rivas, PLB da Rocha, M-O Rödel, L Rodríguez Schettino, WM Roosenburg, JP Ross, R Sadek, K Sanders, G Santos-Barrera, H H Schleich, BR Schmidt, A Schmitz, M Sharifi, G Shea, H-T Shi, R Shine, R Sindaco, T Slimani, R Somaweera, S Spawls, P Stafford, R Stuebing, S Sweet, E Sy, HJ Temple, MF Tognelli, K Tolley, PJ Tolson, B Tuniyev, S Tuniyev, N Üzümlü, G van Buurt, M Van Sluys, A Velasco, M Vences, M Veselý, S Vinke, T Vinke, G Vogel, M Vogrin, RC Vogt, OR Wearn, YL Werner, MJ Whiting, T Wiewandt, J Wilkinson, B Wilson, S Wren, T Zamin, K Zhou, G

- Zug (2013). The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* **157** 372-385.
- Bollinger EK (1995) Successional changes and habitat selection in Hayfield bird communities. *The Auk* **112** (3): 720-730.
- Bowen ME, CA McAlpine, APN House, GC Smith (2007) Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. *Biological Conservation* **140** (3): 273-296.
- Bragg JG, JE Taylor, BJ Fox (2005) Distributions of lizard species across edges delimiting open-forest and sand-mined areas. *Austral Ecology* **30** (2): 188-200.
- Brown GW, JL Nelson (1993) Influence of successional stage of *Eucalyptus regnans* (mountain ash) on habitat use by reptiles in the Central Highlands, Victoria. *Australian Journal of Ecology* **18** (4): 405-417.
- Brusch GA, EN Taylor, SM Whitfield (2016) Turn up the heat: thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia* **180** (2): 325-334.
- Burke DM, E Nol (1998) Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk* **115** 96.
- Burrow AL, RT Kazmaier, EC Hellgren, DC Ruthven (2001) Microhabitat selection by Texas horned lizards in southern Texas. *The Journal of Wildlife Management* **65** (4): 645-652.
- Calderón-Mandujano RR, C Galindo-Leal, JR Cedeño-Vázquez (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* **24** (1): 95-114.
- Carrascal LM, JA Díaz, C Cano (1989) Habitat selection in Iberian *Psammmodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* **10** (3): 231-242.
- Carvajal-Cogollo J, N. Urbina-Cardona (2015) Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation* **24** (5): 1109-1130.
- Chazdon RL, CA Peres, D Dent, D Sheil, AE Lugo, D Lamb, NE Stork, SE Miller (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology* **23** (6): 1406-1417.
- Churchfield S, J Hollier, VK Brown (1997) Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology* **242** (3): 519-530.
- Clavel J, R Julliard, V Devictor (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* **9** (4): 222-228.
- Collins SL, SM Glenn, DJ Gibson (1995) Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* **76** (2): 486-492.
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** (4335): 1302-1310.

- Craig MD, VL Stokes, GES Hardy, RJ Hobbs (2015) Edge effects across boundaries between natural and restored jarrah (*Eucalyptus marginata*) forests in south-western Australia. *Austral Ecology* **40** (2): 186-197.
- Crump ML (1971) Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas* **3**: 1-62.
- Cruz-Elizalde R, A Ramírez-Bautista (2016) Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* **6** (6): 1753-1768.
- Dent DH, SJ Wright (2009) The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* **142** (12): 2833-2843.
- Díaz-García JM, E Pineda, F López-Barrera, CE Moreno (2017) Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation* **26** (11): 2569-2589.
- Dixo M, M Martins (2008). Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? *Journal of Tropical Ecology* **24** (05): 551-554.
- Dornelas M, NJ Gotelli, B McGill, H Shimadzu, F Moyes, C Sievers, AE Magurran (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* **344** (6181): 296-299.
- Downes S, R Shine (1998) Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour* **55** (5): 1387-1396.
- Fellers GM, CA Drost (1991) Ecology of the Island Night Lizard, *Xantusia riversiana*, on Santa Barbara Island, California. *Herpetological Monographs* **5** 28-78.
- Forman RTT, M Godron (1981) Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* **31** (10): 733-740.
- García-Estrada C, MdL Romero-Almaraz, C Sánchez-Hernández (2002) Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **85** 153-168.
- García-Padilla E, RF Villegas (2010) Distribution Notes. *Gerrhonotus ophiurus* (Snake Lizard). *Herpetological Review* **41** (4): 512.
- Gardner TA, J Barlow, R Chazdon, RM Ewers, CA Harvey, CA Peres, NS Sodhi (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* **12** (6): 561-582.
- Gardner TA, J Barlow, CA Peres (2007a) Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* **138** (1): 166-179.
- Gardner TA, MA Ribeiro-Júnior, JOS Barlow, TCS Avila-Pires, MS Hoogmoed, CA Peres (2007b). The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology* **21** (3): 775-787.
- Gascon G (1993) Breeding-habitat use by five Amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity & Conservation* **2** (4): 438-444.

- Geist HJ, EF Lambin (2002) Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* **52** (2): 143-150.
- Gibbons JW, DE Scott, TJ Ryan, KA Buhlmann, TD Tuberville, BS Metts, JL Greene, T Mills, Y Leiden, S Poppy, CT Winne (2000) The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *BioScience* **50** (8): 653-666.
- Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT (2013) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Cielo. Ed. Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, Cd. Victoria, Tamaulipas.
- Godvik IMR, LE Loe, JO Vik, V Veiberg, R Langvatn, A Mysterud (2009) Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* **90** (3): 699-710.
- Goldstein MI, RN Wilkins, TE Lacher Jr. (2005) Spatiotemporal responses of reptiles and amphibians to timber harvest treatments. *Wildlife Management* **69** (2): 525-539.
- Goller M, F Goller, SS French (2014) A heterogeneous thermal environment enables remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution* **4** (17): 3319-3329.
- González-Medrano F (2005) La vegetación. pp. 88-105 *In*: G Sánchez-Ramos, P Reyes-Castillo, R Dirzo (Eds). *Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México*. Ed. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Hong Kong. 732 p.
- Gorman GC, R Harwood (1977) Notes on population density, vagility, and activity patterns of the Puerto Rican Grass Lizard, *Anolis pulchellus* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* **11** (3): 363-368.
- Green GA, KB Livezey, RL Morgan (2001) Habitat selection by Northern Sagebrush lizards (*Sceloporus graciosus graciosus*) in the Columbia Basin, Oregon. *Northwestern Naturalist* **82** (3): 111-115.
- Greenville AC, CR Dickman (2009) Factors affecting habitat selection in a specialist fossorial skink. *Biological Journal of the Linnean Society* **97** (3): 531-544.
- Grundel R, DA Beamer, GA Glowacki, KJ Frohnapple, NB Pavlovic (2015) Opposing responses to ecological gradients structure amphibian and reptile communities across a temperate grassland–savanna–forest landscape. *Biodiversity and Conservation* **24** (5): 1089-1108.
- Guillette LJ (1993) The evolution of viviparity in lizards. *BioScience* **43** (11): 742-751.
- Hall LS, PR Krausman, ML Morrison (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* (1973-2006) **25** (1): 173-182.
- Harper KA, SE Macdonald, PJ Burton, J Chen, KD Brososke, SC Saunders, ES Euskirchen, DAR Roberts, MS Jaiteh, P-A Esseen (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19** (3): 768-782.
- Heatwole H (1977-1978) Habitat selection in reptiles. pp. 137-155 *In*: C Gans, DW Tinkle (Eds). *Biology of the Reptilia*. Ed. Academic Press, New York. Estados Unidos.

- Heinen JT (1992) Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some implications for faunal restoration. *Biotropica* **24** (3): 431-439.
- Hertz PE, LJ Fleishman, C Armsby (1994) The influence of light intensity and temperature on microhabitat selection in two *Anolis* lizards. *Functional Ecology* **8** (6): 720-729.
- Hibbitts TJ, WA Ryberg, CS Adams, AM Fields, D Lay, ME Young (2013) Microhabitat selection by a habitat specialist and a generalist in both fragmented and unfragmented landscapes. *Herpetological Conservation and Biology* **8** (1): 104-113.
- Houlahan JE, CS Findlay, BR Schmidt, AH Meyer, SL Kuzmin (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* **404** (6779): 752-755.
- Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* **137** S91-S115.
- Jellinek S, DA Driscoll, JB Kirkpatrick (2004) Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral Ecology* **29** (3): 294-304.
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61** (1): 65-71.
- Johnston VR (1947) Breeding birds of the forest edge in Illinois. *Condor* **49** 45.
- Karr JR, KE Freemark (1983) Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* **64** (6): 1481-1494.
- Kearney M (2002) Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* **27** (3): 205-218.
- Kingston SR, DW Morris (2000) Voles looking for an edge: habitat selection across forest ecotones. *Canadian Journal of Zoology* **78** (12): 2174-2183.
- Kolbe JJ, AC Battles, KJ Avilés-Rodríguez (2016) City slickers: poor performance does not deter *Anolis* lizards from using artificial substrates in human-modified habitats. *Functional Ecology* **30** (8): 1418-1429.
- Koleff P, T Urquiza-Haas, B Contreras (2012) Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Revista Ecosistemas* **21** (1-2): 6-20.
- Krebs CJ (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 5th Ed. Ed. Benjamin Cummings, San Francisco, California. Estados Unidos.
- Larivière S, F Messier (2000) Habitat selection and use of edges by striped skunks in the Canadian prairies. *Canadian Journal of Zoology* **78** (3): 366-372.
- Laurance WF (1991) Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* **57**: 205.
- Laurance WF, E Yensen (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* **55** (1): 77-92.

- Lehtinen RM, J-B Ramanamanjato, JG Raveloarison (2003) Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* **12** (7): 1357-1370.
- Lemos-Espinal JA, JR Dixon (2014) *Amphibians and Reptiles of San Luis Potosí*. Ed. Eagle Mountain Publishing, LC, Eagle Mountain, Utah. Estados Unidos.
- Levin SA (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture **73** (6): 1943-1967.
- Lieberman SS (1986) Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana* **15** 1-72.
- Lisboa CMCA, EMX Freire (2012) Population density, habitat selection and conservation of *Coleodactylus natalensis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in an urban fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* **7** (2): 181-190.
- Losier CL, S Couturier, MH St-Laurent, P Drapeau, C Dussault, T Rudolph, V Brodeur, JA Merkle, D Fortin, J Rhodes (2015) Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* **52** (2): 496-504.
- Luja VH, S Herrando-Pérez, D González-Solís, L Luiselli (2008) Secondary rain forests are not havens for reptile species in tropical Mexico. *Biotropica* **40** (6): 747-757.
- MacNally R, GW Brown (2001) Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia* **128** (1): 116-125.
- Macip-Ríos R, A Muñoz (2008) Diversidad de lagartijas en cafetales y bosque primario en el Soconusco chiapaneco. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79** 185-195.
- Martín J, P López, LV García (2013) Soil characteristics determine microhabitat selection of the fossorial amphisbaenian *Trogonophis wiegmanni*. *Journal of Zoology* **290** (4): 265-272.
- Martin PS (1958) A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* (101): 1-102.
- Mautz WJ, CB Daniels, AF Bennett (1992) Thermal dependence of locomotion and aggression in a Xantusiid Lizard. *Herpetologica* **48** (3): 271-279.
- Mautz WJ, W Lopez-Forment (1978) Observations on the activity and diet of the cavernicolous lizard *Lepidophyma smithii* (Sauria: Xantusiidae). *Herpetologica* **34** (3): 311-313.
- McGill B J, M Dornelas, NJ Gotelli, AE Magurran (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **30** (2): 104-113.
- Mills LS (1996) Fragmentation of a natural area: dynamics of isolation for small mammals on forest remnants. pp. 199-218 *In*: E. G. Wright (Eds). *National parks and protected areas: their role in environmental protection*. Ed. Blackwell Sci. Pub., Estados Unidos.
- Molino J-F, D Sabatier (2001) Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* **294** (5547): 1702-1704.

- Mysterud A, R Ims (1998) Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79** (4): 1435-1441.
- Newbold T, LN Hudson, SLL Hill, S Contu, I Lysenko, RA Senior, L Börger, DJ Bennett, A Choimes, B Collen, J Day, A De Palma, S Díaz, S Echeverria-Londoño, MJ Edgar, A Feldman, M Garon, MLK Harrison, T Alhusseini, DJ Ingram, Y Itescu, J Kattge, V Kemp, L Kirkpatrick, M Kleyer, DLP Correia, CD Martin, S Meiri, M Novosolov, Y Pan, HRP Phillips, DW Purves, A Robinson, J Simpson, SL Tuck, E Weiher, HJ White, RM Ewers, GM Mace, JPW Scharlemann, A Purvis (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* **520**: 45.
- Newbold TAS, JA MacMahon (2014) Determinants of habitat selection by desert horned lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): the importance of abiotic factors associated with vegetation structure. *Journal of Herpetology* **48** (3): 306-316.
- Orians GH, JF Wittenberger (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* **137** S29-S49.
- Pardini R, D Faria, GM Accacio, RR Laps, E Mariano-Neto, MLB Paciencia, M Dixo, J Baumgarten (2009) The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* **142** (6): 1178-1190.
- Pickett STA, PS White (1985) Patch dynamics: a synthesis. pp. 371-384 *In*: S T A Pickett, P S White (Eds). *The ecological of natural disturbance and patch dynamics*. Ed. Academic Press, Estados Unidos.
- Pough FH (1983) Amphibians and reptiles as low-energy systems. pp. 141-188 *In*: W P Asprey, S I Lustick (Eds). *Behavioral energetics: the cost of survival in vertebrates*. Ed. Columbus: Ohio State University Press, Estados Unidos.
- Pulliam HR, BJ Danielson (1991) Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *The American Naturalist* **137** S50-S66.
- Reaño-Hernández I, LD Wilson, A Ramírez-Bautista, F Torres-Angeles (2015) Other Contributions. *Gerrhonotus ophiurus*. *Reproduction. Mesoamerican Herpetology* **2** (3): 338-339.
- Reice SR (1994) Nonequilibrium determinants of biological community structure. *American Scientist* **82** (5): 424-435.
- Rodríguez-Robles JA, M Leal, JB Losos (2005) Habitat selection by the Puerto Rican yellow-chinned anole, *Anolis gundlachi*. *Canadian Journal of Zoology* **83** (7): 983-988.
- Rojas-Sánchez A, K Hartman-Ulloa, R Almonacid-Márquez (2012) El impacto de la producción de café sobre la biodiversidad, la transformación del paisaje y las especies exóticas invasoras. *Ambiente y Desarrollo* **16** (30): 93-104.
- Ruby DE, AE Dunham (1987) Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Oecologia* **71** (3): 473-480.

- Santos-Barrera G, JN Urbina-Cardona (2011) The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 679-687.
- Sartorius SS, LJ Vitt, GR Colli (1999) Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* **90** (2): 91-101.
- Sato C, J Wood, M Schroder, D Michael, W Osborne, K Green, D Lindenmayer (2014) Designing for conservation outcomes: the value of remnant habitat for reptiles on ski runs in subalpine landscapes. *Landscape Ecology* **29** (7): 1225-1236.
- Saunders DA, RJ Hobbs, CR Margules (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5** 18-32.
- Schlaepfer MA (2003) Successful lizard eggs in a human-disturbed habitat. *Oecologia* **137** (2): 304-311.
- Schlaepfer MA, TA Gavin (2001) Edge effects on lizards and frogs in tropical forest fragments. *Conservation Biology* **15** (4): 1079-1090.
- Silva D, M Santos-Filho, G Canale (2014) The importance of remnant native vegetation of Amazonian submontane forest for the conservation of lizards. *Brazilian Journal of Biology* **74** (3): 523-528.
- Smith GR, RE Ballinger (2001) The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology* **2001** (3): 1-13.
- Smith TM, RL Smith (2007) *Ecología*. Ed. Pearson Educación S.A., Madrid, España.
- Souter NJ, C Michael Bull, MN Hutchinson (2004) Adding burrows to enhance a population of the endangered pygmy blue tongue lizard, *Tiliqua adelaidensis*. *Biological Conservation* **116** (3): 403-408.
- Stevens SM, TP Husband (1998) The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* **85** (1): 1-8.
- Suazo-Ortuño I, J Alvarado-Díaz, M Martínez-Ramos (2008) Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. *Conservation Biology* **22** (2): 362-374.
- Supp SR, SM Ernest (2014) Species-level and community-level responses to disturbance: a cross-community analysis. *Ecology* **95** (7): 1717-1723.
- Sutton WB, Y Wang, CJ Schweitzer, DA Steen (2014) Lizard microhabitat and microclimate relationships in southeastern pine-hardwood forests managed with prescribed burning and thinning. *Forest Science* **60** (1): 180-190.
- Terán-Juárez SA, E García-Padilla, FE Leyto-Delgado, LJ García-Morales (2015) New records and distributional range extensions for amphibians and reptiles from Tamaulipas, Mexico. *Mesoamerican Herpetology* **2** (2): 208-214.

- Terán-Juárez SA, E García-Padilla, V Mata-Silva, JD Johnson, LD Wilson (2016) The herpetofauna of Tamaulipas, Mexico: composition, distribution, and conservation. *Mesoamerican Herpetology* **3** 43-113.
- Terán-Juárez SA, JD Lara-Tufiño, A Ramírez-Bautista (2017) Other Contributions. *Lepidophyma sylvaticum*. Captive birth. *Mesoamerican Herpetology* **4** (1): 176-177.
- Toral CE, P Feinsinger, ML Crump (2002) Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conservation Biology* **16** (3): 735-744.
- Urbina-Cardona JN, M Olivares-Pérez, VH Reynoso (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **132** (1): 61-75.
- Vandermeer J, I Granzow de la Cerda (2004). Height dynamics of the thinning canopy of a tropical rain forest: 14 years of succession in a post-hurricane forest in Nicaragua. *Forest Ecology and Management* **199** (1): 125-135.
- Vandermeer J, I Perfecto (2007) The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* **21** (1): 274-277.
- Vega LE, PJ Bellagamba, LA Fitzgerald (2000) Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal of Zoology* **78** (9): 1653-1660.
- Vickers CR, LD Harris, BF Swindel (1985) Changes in herpetofauna resulting from ditching of cypress ponds in coastal plains flatwoods. *Forest Ecology and Management* **11** (1–2): 17-29.
- Vitt LJ, JP Caldwell (2001) The effects of logging on reptiles and amphibians of tropical forests. pp. 239-260 *In: (Eds). The Cutting Edge*. Ed. Columbia University Press, Estados Unidos.
- Vitt LJ, JP Caldwell (2014) *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edición Ed. Academic Press, Estados Unidos.
- Vitt LJ, GR Colli, JP Caldwell, DO Mesquita, AA Garda, FGR França (2007) Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology* **41** (4): 654-663.
- Webb JK, R Shine (2000) Paving the way for habitat restoration: can artificial rocks restore degraded habitats of endangered reptiles? *Biological Conservation* **92** (1): 93-99.
- Wenny DG, RL Clawson, J Faaborg, S L Sheriff (1993) Population density, habitat selection and minimum area requirements of three forest-interior warblers in central Missouri. *The Condor* **95** (4): 968-979.
- Wiens JA (1989) Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* **3** (4): 385-397.
- Williams SE, H Marsh (1998) Changes in small mammal assemblage structure across a rain forest/open forest ecotone. *Journal of Tropical Ecology* **14** (2): 187-198.
- Winchell KM, EJ Carlen, AR Puente-Rolón, LJ Revell (2018) Divergent habitat use of two urban lizard species. *Ecology and Evolution* **8** (1): 25-35.

- Wong BBM, U Candolin (2015) Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* **26** (3): 665-673.
- Wootton JT (1998) Effects of disturbance on species diversity: A multitrophic perspective. *The American Naturalist* **152** (6): 803-825.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* **130** (1): 1-14.
- Yahner RH (1988) Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* **2** 333.
- Zweifel RG, CH Lowe (1966) The ecology of a population of *Xantusia vigilis*, the Desert Night Lizard. *American Museum Novitates* **2247** 1-57.

CAPITULO 2: EFECTO DEL DISTURBIO SOBRE LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE LAGARTIJAS TERRESTRES EN EL BOSQUE TROPICAL DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA EL CIELO

RESUMEN

Los disturbios antropogénicos afectan la diversidad de especies tanto de forma positiva como negativa a través de cambios en la complejidad estructural del ambiente. El presente estudio evaluó las respuestas comunitarias de lagartijas ante un gradiente de disturbio del bosque tropical en la Reserva de la Biósfera El Cielo, en Tamaulipas, México. El objetivo del estudio fue evaluar la relación de los cambios ambientales derivados del disturbio sobre la riqueza, estructura y composición de especies a lo largo del gradiente de disturbio, así como la segregación micro-ambiental de las especies y la relación de los atributos comunitarios y las condiciones ambientales. El trabajo de campo se realizó durante 2016 y 2017 y el gradiente de disturbio se definió en cuatro tipos de condiciones ambientales a partir de sus diferencias climáticas (temperatura y humedad) y estructurales (incluidas diferentes medidas de cobertura de suelo, sustrato y vegetación); particularmente la cobertura de dosel. La evaluación incluyó técnicas de muestreo indirectas y directas para incrementar el éxito de captura. La información obtenida se analizó mediante diversas técnicas estadísticas para realizar las comparaciones y analizar las relaciones entre las condiciones ambientales y la respuesta comunitaria de las especies. La muestra obtenida fue de 278 individuos y se registraron siete especies de lagartijas. Los resultados muestran un patrón general de pérdida de especies en el ambiente más perturbado del gradiente, con un incremento de la riqueza a un nivel de disturbio intermedio. La estructura de la comunidad también varió entre los ambientes, con un número de especies comunes menor en el área más perturbada del gradiente y los ambientes con un nivel de perturbación intermedio presentaron un mayor número de especies dominantes. La composición de especies de lagartijas en el área más perturbada del gradiente varió con la presente en los otros tres ambientes y fue similar a través de los ambientes forestales del gradiente. Las especies *Sceloporus variabilis*, *Lepidophyma sylvaticum* y *Scincella silvicola* se encontraron en condiciones micro-ambientales específicas. Finalmente, la relación de los atributos comunitarios y las condiciones ambientales muestran que el índice de Menhinick y la riqueza de especies tuvieron una relación positiva con la cobertura del dosel, la humedad relativa y el diámetro a la altura del pecho de < 3.1-9.5 cm. El estudio mostró que las especies tienen una respuesta diferencial a lo largo del gradiente de perturbación, la cual estuvo relacionada con el grado de especificidad en la selección de recursos y las restricciones fisiológicas de cada especie.

ABSTRACT

Anthropogenic disturbances affect species diversity both positively and negatively through changes in the structural complexity of the environment. The present study evaluated the community responses of lizards to a gradient of tropical forest disturbance in El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. The objective of the study was to evaluate the relationship of environmental changes derived from disturbance on species richness, structure and composition along the disturbance gradient, as well as the micro-environmental segregation of species and the relationship of community attributes and environmental conditions. Fieldwork was conducted during 2016 and 2017 and the disturbance gradient was defined across four types of environmental conditions based on their climatic (temperature and humidity) and structural (including different measures of ground, substrate and vegetation cover) differences; particularly canopy cover. The evaluation included indirect and direct sampling techniques to increase capture success. The information obtained was analyzed using various statistical techniques to make comparisons and analyze the relationships between environmental conditions and community response of the species. The sample obtained was 278 individuals and seven species of lizards were recorded. The results show a general pattern of species loss in the most disturbed environment of the gradient, with an increase in richness at an intermediate level of disturbance. Community structure also varied among environments, with a lower number of common species in the most disturbed area of the gradient and environments with an intermediate level of disturbance presented a higher number of dominant species. The species composition of lizards in the most disturbed area of the gradient varied with that present in the other three environments and was similar across the forest environments of the gradient. The species *Sceloporus variabilis*, *Lepidophyma sylvaticum* and *Scincella silvicola* were found in specific micro-environmental conditions. Finally, the relationship of community attributes and environmental conditions show that Menhinick index and species richness had a positive relationship with canopy cover, relative humidity and diameter at breast height < 3.1-9.5 cm. The study showed that species have a differential response along the disturbance gradient, which was related to the degree of resource selection specificity and physiological constraints of each species.

I. INTRODUCCIÓN

La conversión y la degradación de la cobertura forestal constituyen el principal disturbio antropogénico que impacta en la cantidad, configuración y calidad del ambiente en los paisajes (Fahrig, 2003) y son la principal causa de pérdida de biodiversidad en el mundo (Dirzo y Raven, 2003). Tales tipos de disturbios antropogénicos cambian la complejidad estructural del ambiente (Saunders *et al.*, 1991; Saunders *et al.*, 1999) y afectan la diversidad de especies a través de distintos atributos comunitarios de forma tanto positiva como negativa (Dornelas *et al.*, 2014; McGill *et al.*, 2015). Las áreas que experimentan un cambio de uso de suelo comúnmente tienen una riqueza de especies baja y una comunidad dominada por especies tolerantes al disturbio antropogénico (Stevens y Husband, 1998; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Luja *et al.*, 2008; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). Sin embargo, la riqueza de especies es un atributo que tiende a recuperarse relativamente rápido a través de gradientes de disturbio (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2015; Díaz-García *et al.*, 2017) y puede incrementarse en sitios con niveles intermedios de disturbio que incrementan la heterogeneidad ambiental (Germaine y Wakeling, 2001; Smart *et al.*, 2005). Por otra parte, la composición de especies es un atributo que muestra una recuperación más lenta que la riqueza de especies y tal respuesta se puede relacionar con la disponibilidad de microhábitats que se crean a medida que el proceso de sucesión forestal continua (Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2015).

Los bosques tropicales de América Latina experimentaron una pérdida neta de 179,405 km² entre 2001 y 2010, principalmente por la conversión a sistemas agropecuarios y el aprovechamiento forestal (Aide *et al.*, 2013). El efecto de los cambios en la cobertura vegetal derivados del disturbio sobre los vertebrados de bosques tropicales puede ser mayor en anfibios, reptiles y pequeños mamíferos, debido a que tienen menor movilidad que mamíferos medianos y aves (Pough, 1980; Block *et al.*, 1998). En específico, las lagartijas son susceptibles a los cambios ambientales, debido a su limitada capacidad de dispersión y a que dependen de las

condiciones térmicas para realizar sus actividades diarias (Vitt y Caldwell, 2014). Los estudios sobre el efecto del disturbio en la fauna de lagartijas son escasos y muestran resultados neutrales o contrastantes (Luja *et al.*, 2008; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008), por lo que es necesario analizar el impacto del disturbio sobre características clave de la diversidad de lagartijas, como son la riqueza, la estructura y la composición específica a través de un gradiente de perturbación.

El presente estudio se llevó a cabo en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, en Tamaulipas, México. La reserva El Cielo comprende un área de 1,445.3 km² y además de poseer una alta diversidad biológica, brinda diversos servicios ecosistémicos a las comunidades humanas que la habitan (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005). No obstante, la cobertura forestal de algunas áreas fue modificada por la actividad humana durante los años de 1970, antes de la designación de Reserva de la Biósfera (González-Medrano, 2005). El bosque tropical de la reserva fue uno de los ecosistemas más degradados y en el área de la cabecera municipal de Gómez Farías el paisaje está conformado por un mosaico de ambientes que incluyen parcelas de cultivo, bosques secundarios que crecen en antiguas plantaciones y áreas de bosque tropical donde usualmente se extrae madera y roca para la construcción local. Tal mosaico de condiciones ambientales permite estudiar la respuesta de una comunidad de especies de lagartijas con distintos requerimientos de nicho a los cambios en la disponibilidad de recursos derivados del disturbio. La actividad antropogénica altera la dinámica de los bosques tropicales, así como la provisión de servicios y funciones ecosistémicas (Lewis *et al.*, 2015). Por lo tanto, para la adecuada administración de los recursos naturales es necesario tener una mayor comprensión del efecto de las actividades antropogénicas sobre el ambiente abiótico y biótico (Menzel *et al.*, 1999).

El diseño del estudio permitió evaluar las variaciones ambientales que se presentan a través de un mosaico de ambientes que incluyen parcelas de cultivo, bosques secundarios que crecen en antiguas plantaciones y áreas de bosque tropical sin disturbio. Las bases teóricas indican que los cambios en las condiciones

ambientales causan cambios en la riqueza, estructura y composición de especies de lagartijas (Churchfield *et al.*, 1997; Burke y Nol, 1998; Stevens y Husband, 1998; Houlahan *et al.*, 2000; Goldstein *et al.*, 2005; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Luja *et al.*, 2008; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). También sugieren que las áreas con un régimen de disturbio intermedio pueden maximizar la riqueza de especies (hipótesis del disturbio intermedio), al brindar condiciones ambientales que permiten la presencia de especies tanto tolerantes al disturbio como especialistas (Germaine y Wakeling, 2001; Smart *et al.*, 2005). Por otro lado, el tiempo de recuperación de un área modificada influye positivamente en la riqueza de especies (Heinen, 1992; Gascon, 1993; Toral *et al.*, 2002; Bragg *et al.*, 2005; Calderón-Mandujano *et al.*, 2008; Dixo y Martins, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Craig *et al.*, 2015). La abundancia de las especies que habitan los bosques secundarios puede ser mayor que la que se observa en los bosques primarios y se presenta una alta dominancia (Lieberman, 1986; Heinen, 1992) o menor (Gardner *et al.*, 2007). Por lo tanto, el gradiente de perturbación que se analiza en el presente estudio (caracterizado por diferencias climáticas, estructurales y principalmente de cobertura de dosel) permitirá probar si existen diferencias entre las condiciones ambientales que se presentan a través de áreas modificadas a áreas sin disturbio.

1.1 Hipótesis

Las especies responden diferencialmente a los impactos del disturbio en función de los cambios ambientales que afectan sus requerimientos de nicho y a un nivel de disturbio intermedio en el que a menudo se observa un incremento en la riqueza de especies. Por lo tanto, se espera que los extremos del gradiente presenten diferencias en su diversidad, estructura y composición de especies y tales diferencias se minimizan a medida que se reduce el contraste estructural del hábitat, con un potencial incremento en la riqueza en las áreas intermedias del gradiente.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Evaluar la relación de los cambios ambientales derivados del disturbio sobre la riqueza, estructura y composición de especies de lagartijas en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.

1.2.2 Objetivos Específicos

1. Analizar los cambios de la riqueza de especies a través de las variaciones de las características ambientales
2. Estimar los cambios de la estructura (equidad y dominancia) de la comunidad y su relación con las características ambientales.
3. Evaluar el recambio de especies en la composición de la comunidad con base en una medida de distancia.
4. Estimar la segregación micro-ambiental de las especies a lo largo de las condiciones ambientales.
5. Identificar las variables ambientales que influyen en los atributos comunitarios estudiados.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

La Reserva de la Biosfera El Cielo se localiza en el suroeste de Tamaulipas, en la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental, en el noreste de México (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005). El estudio se llevó a cabo al este y sur de la localidad Nuevo Pensar del Campesino, donde se presenta un mosaico compuesto por ambientes conservados y por ambientes modificados por la actividad antropogénica. La vegetación original se encuentra modificada por la actividad agrícola, principalmente por el cultivo de nopal (*Nopalea cochenillifera*) y donde se incrementan las áreas de vegetación secundaria sobre las parcelas de nopal que fueron abandonadas después de varios años de explotación. La distribución de las parcelas de nopal y los bosques secundarios se reduce hacia el sur, donde colindan con extensas áreas

de bosque tropical conservado. El bosque tropical es de tipo subcaducifolio, con un estrato arbóreo de 12 a 15 m de altura en promedio y la mayoría de los árboles pierden las hojas durante la estación seca (Valiente-Banuet *et al.*, 1995). Las lianas y epífitas son moderadamente abundantes. El clima es semi-cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 24.6 a 26.5° C y una precipitación anual de entre 788 mm a 1044 mm (Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, 2013). Los suelos están conformados por litosoles y rendzinas poco profundos, con abundantes afloramientos de roca calcárea y una capa superficial rica en materia orgánica (INEGI, 1982).

2.2 Elección de los sitios de muestreo y características principales

La elección de sitios de evaluación se realizó a partir de la clasificación de escenas satelitales LANDSAT de los años 1975, 1986, 1996, 2009 y 2014, las cuales fueron obtenidas de Global Visualization Viewer (GLOVIS, glovis.usgs.gov/). Las escenas satelitales permitieron identificar cuatro sitios con distinto tiempo de disturbio: Sitio 1: 5 años; Sitio 2: 12 años; Sitio 3: 28 años; y Sitio 4: 30 años (Figura 5). Las unidades de muestreo se establecieron en los principales tipos de uso de suelo y cobertura vegetal en el paisaje, incluyendo un cultivo de nopal (Sitio 1), tres sitios de bosque secundario (Sitios 2, 3 y 4) y el bosque sin disturbio. Los sitios tuvieron un área mayor de una hectárea, una pendiente menor de 10° y más de 150 m de perímetro adyacente al bosque tropical sin disturbio al menos durante los últimos 40 años. La parcela de cultivo de nopal presentó algunos árboles dispersos a través del área. El suelo estuvo cubierto por afloramientos de rocas calcáreas con acumulaciones de troncos caídos en algunas zonas y con escasa cobertura de materia orgánica. Los sitios de bosque secundario fueron parcelas en las que se cultivó nopal durante aproximadamente 10 años y fueron abandonadas en las últimas décadas. En estas áreas, existe una abundante capa de materia orgánica sobre el suelo y la cobertura de rocas en los tres sitios es escasa, debido a que fueron removidas durante el mantenimiento de las parcelas. Finalmente, el bosque

conservado incluyó áreas que no presentaron cambios en su cobertura al menos en los últimos 40 años.

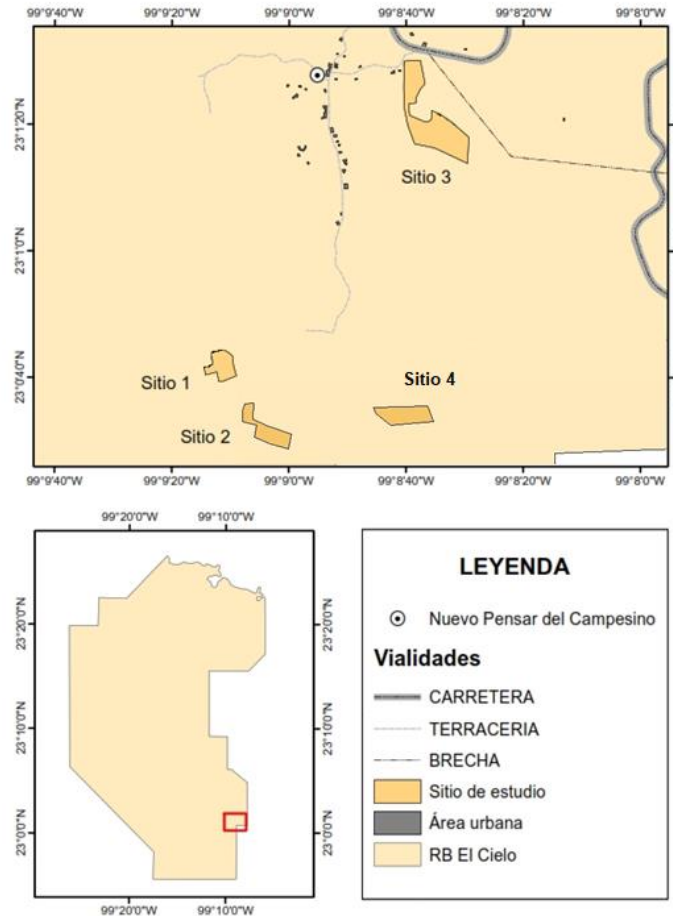


Figura 5. Ubicación de cuatro sitios de estudio con distinto tiempo de disturbio y en colindancia con bosque conservado en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.

Sin embargo, estos bosques están sometidos a extracción selectiva de recursos pétreos y forestales que se emplean localmente para la construcción o como combustible. La cobertura del dosel fue evaluada debido a que existen variaciones resultado de la baja densidad de árboles que crecen en áreas con densos afloramientos rocosos, a la caída de árboles y ramas, así como a la extracción selectiva de árboles. Los troncos en descomposición son abundantes. Las rocas calcáreas son regularmente constantes y el suelo está cubierto por una capa gruesa de materia orgánica.

2.3 Evaluación

2.3.1 Transectos

Los sitios de muestreo fueron caracterizados a partir de tres transectos por sitio, en los cuales se evaluó la disponibilidad de recursos estructurales que potencialmente usan las especies de lagartijas. El diseño permitió evaluar las variaciones ambientales que se presentan a través de un sitio modificado a uno sin disturbio. Los transectos tuvieron 100 m de largo por 8 m de ancho y una separación mínima entre sí de 40 m, de los cuales 30 m se encontraron en el área modificada y 70 m en el bosque sin disturbio. Los transectos del sitio de cultivo y de los tres sitios de bosque secundario se establecieron desde el área modificada hacia el interior del bosque sin disturbio adyacente. Los transectos del bosque sin disturbio se establecieron a partir de una distancia mínima de 70 m con respecto al borde más cercano. Los transectos fueron divididos en 10 cuadrantes (10 m × 8 m) para estimar las variaciones en la disponibilidad de recursos a lo largo de los transectos.

2.3.2 Caracterización ambiental

En los cuadrantes se evaluaron dos variables micro-climáticas y 12 de la estructura del ambiente. Las variables micro-climáticas incluyeron a la temperatura y la humedad relativa, las cuales reflejan las variaciones de los ambientes térmico e hídrico (Vitt y Caldwell, 2014). La temperatura y la humedad relativa fueron obtenidas a partir de interpolaciones elaboradas mediante distancia inversa ponderada en ArcMap con datos de 13 registradores automáticos HOBO Pro v2 (OnSet) distribuidos en el área de los transectos (aprox. 34,000 m², resolución espacial de 1 m) de cada sitio. Los registradores fueron colocados a 10 cm sobre el suelo sujetos a una estaca, separados 30 m entre sí (cinco en el transecto central y cuatro en los transectos laterales) y programados para registrar datos en intervalos de 15 min (Figura 6). El conjunto de datos de estas variables se restringió a las horas de actividad de las lagartijas en el área (0900-1700 horas), durante el periodo del 16 de febrero al 10 de julio de 2016 y del 11 de febrero al 24 de septiembre de 2017. Los atributos de la estructura del ambiente incluyeron la cobertura de rocas,

escombros leñosos (cubierta superficial de ramas y troncos), materia orgánica, suelo desnudo, vegetación (herbácea y arbustiva), número de troncos caídos, afloramientos de rocas (sobresalen > 1 m por encima del suelo), árboles con una circunferencia a la altura del pecho (CAP) < 10 cm, 10-30 cm, 30-100 cm, > 100 cm y la cobertura del dosel. Tales variables reflejan las características ambientales de los sitios en donde las especies son activas, los refugios potenciales y el hábitat (Martin, 1958; Fitch, 1973; Lemos-Espinal y Dixon, 2014; Powell *et al.*, 2016). La estimación de la cobertura de rocas, escombros leñosos, materia orgánica, suelo desnudo y vegetación en los cuadrantes, se realizó visualmente en los cuadrantes como porcentajes, los cuales fueron divididos en cuatro segmentos de 2.5×2.5 m. El número de troncos caídos, afloramientos de rocas y árboles con distinta CAP se contó directamente en el cuadrante. Por último, la cobertura del dosel se calculó a partir de una fotografía hemisférica obtenida al centro del cuadrante con un lente ojo de pescado (Canon EF 8-15mm F/4L USM) adaptado a una cámara digital (Canon 6D) y procesada con el software ImageJ (Abràmoff *et al.*, 2004).



Figura 6. Registrador HOBO Pro v2 (OnSet) sujeto a una estaca y colocado a 10 cm sobre el suelo en el sitio con cultivo de nopal.

Los cuadrantes evaluados ($n = 150$) fueron agrupados en función de las variables ambientales a las que se asociaron con el análisis de k-medias generalizado, el cual busca la combinación de objetos para formar grupos que maximicen la diferencia entre ellos (McGarigal *et al.*, 2000). Las variables que se utilizaron fueron aquellas que tuvieron una correlación menor de 0.63 para reducir la redundancia de información, por lo que se excluyeron las variables número de afloramientos de rocas y la humedad relativa. El análisis generó cuatro grupos de cuadrantes (tipos de ambientes) que maximizaron las variaciones en la disponibilidad de recursos, donde la cobertura del dosel fue la variable que aportó las mayores variaciones. Por lo tanto, los grupos reflejaron un gradiente de densidad del bosque que permitió denominar a los ambientes como “área abierta modificada”, “bosque abierto”, “bosque medio denso” y “bosque no perturbado denso” (Tabla 3, Figura 7).

Tabla 3. Características bióticas y abióticas de cuatro tipos de ambientes que caracterizan un gradiente de disponibilidad de recursos en el bosque tropical en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. La tabla muestra los valores promedio de las variables $\pm$ ES, los valores de la prueba de F y los valores de significancia del ANOVA derivado del análisis de agrupamiento K-medias generalizado.

Variable	Tipo de ambiente*				F	P
	AAM	BA	BMD	BNPD		
Cobertura de dosel (%)	8.6 $\pm$ 4.5	54.6 $\pm$ 3.1	70.2 $\pm$ 1.8	77.2 $\pm$ 1.3	91.8	0.000
Cobertura de rocas (%)	46.1 $\pm$ 5.4	19.3 $\pm$ 2.7	12.9 $\pm$ 1.2	42.2 $\pm$ 1.2	82.5	0.000
Cobertura de materia orgánica (%)	15.3 $\pm$ 2.1	23.0 $\pm$ 2.2	49.4 $\pm$ 1.1	27.2 $\pm$ 1.1	75.0	0.000
Cobertura de vegetación (%)	23.3 $\pm$ 4.0	48.8 $\pm$ 2.2	31.3 $\pm$ 1.2	23.8 $\pm$ 0.7	57.9	0.000
Cobertura de suelo desnudo (%)	10.3 $\pm$ 3.5	0.4 $\pm$ 0.2	0.3 $\pm$ 0.1	0	44.4	0.000
Temperatura ambiental (°C)	31.3 $\pm$ 0.5	28.3 $\pm$ 0.1	27.7 $\pm$ 0.1	27.8 $\pm$ 0.1	39.2	0.000
Árboles con CAP** < 10 cm	2.3 $\pm$ 0.7	31.8 $\pm$ 2.7	37.3 $\pm$ 2.0	22.6 $\pm$ 1.1	31.0	0.000
Número de troncos caídos	6.1 $\pm$ 1.0	3.2 $\pm$ 0.4	2.0 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.11	25.9	0.000
Árboles con CAP 10-30 cm	0.1 $\pm$ 0.1	11.0 $\pm$ 0.8	13.3 $\pm$ 0.9	9.0 $\pm$ 0.3	25.0	0.000
Cobertura de troncos/ramas caídas (%)	4.8 $\pm$ 1.0	8.2 $\pm$ 0.4	5.9 $\pm$ 0.2	6.5 $\pm$ 0.2	8.0	0.000
Árboles con CAP > 100 cm	0	0.3 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.08	7.0	0.000

* AAM: Área abierta modificada; BA: Bosque abierto; BMD: Bosque medio denso; BNPD: Bosque no perturbado denso. ** CAP: Circunferencia a la altura del pecho.

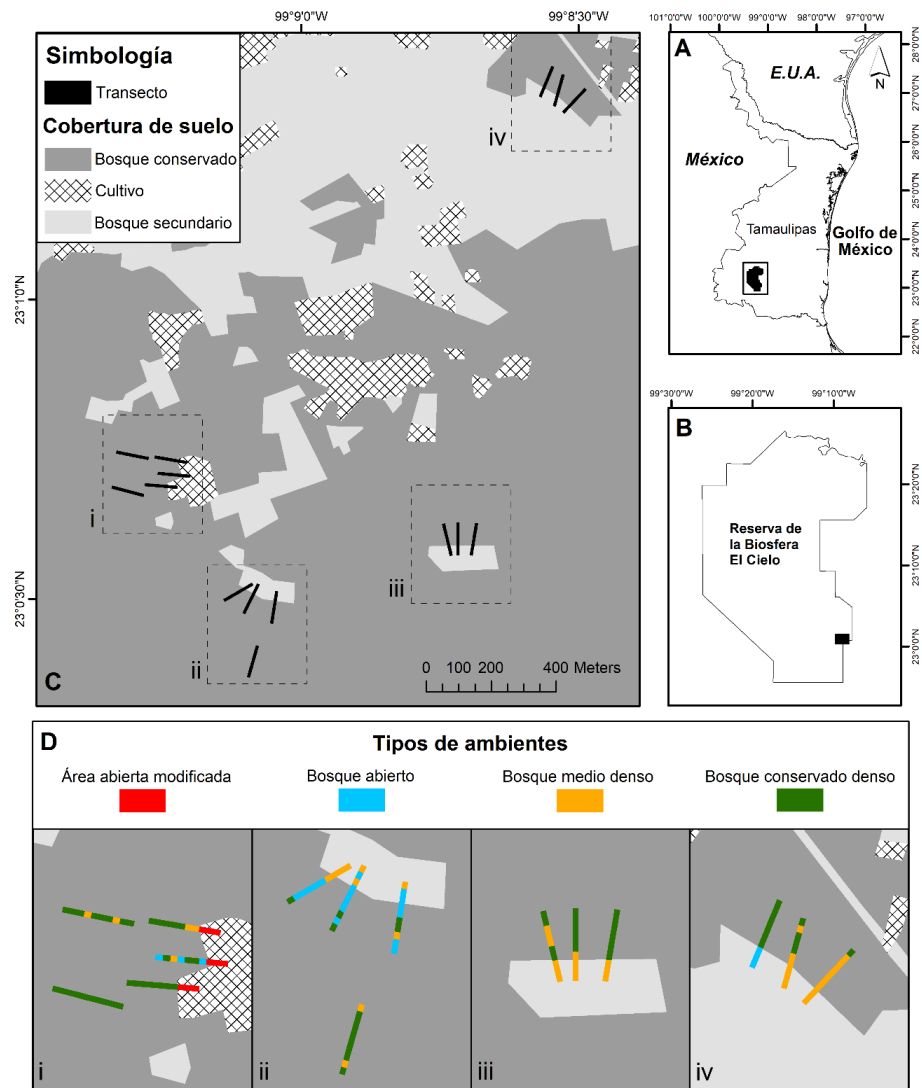


Figura 7. Caracterización del área de estudio: (A) ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México; (B) ubicación del paisaje de estudio; (C) principales tipos de cobertura de suelo y disposición espacial de los transectos de muestreo; y (D) tipos de ambientes que conforman el gradiente estudiado.

El área abierta modificada (AAM, Figura 7Di; $n = 9$ cuadrantes) fue el ambiente con más disturbio, el cual presentó una escasa cobertura de dosel, la mayor cobertura de rocas, la menor cobertura de vegetación, la mayor cobertura de suelo desnudo, una alta temperatura ambiental, el menor número de árboles y el

mayor número de troncos caídos. El bosque abierto (BA, Figura 7Di, ii, iv; $n = 23$ cuadrantes) fue un ambiente con moderada cobertura de dosel, la mayor cobertura vegetal y con la mayor cobertura de troncos y ramas caídas en el suelo. El bosque medio denso (BMD, Figura 7Di, ii, iii, iv; $n = 43$ cuadrantes) se caracterizó por una alta cobertura de dosel, la menor cobertura de rocas, la mayor cobertura de materia orgánica, la menor temperatura ambiental y el mayor número de árboles jóvenes (DAP de $< 3.1-9.5$ cm). Por último, el bosque no perturbado denso (BNPD, Figura 7Di, ii, iii, iv; $n = 75$ cuadrantes) correspondió a sitios con la mayor cobertura de dosel, una alta cobertura de rocas, el menor número de troncos caídos y el mayor número de árboles grandes (DAP > 31.8 cm); este fue el ambiente con menos disturbio en el gradiente.

2.4 Muestreo de lagartijas

El muestreo de lagartijas se realizó durante los años 2016 (marzo-mayo, julio y agosto-octubre; 30 días de muestreo) y 2017 (abril, junio y septiembre; 16 días de muestreo). La evaluación se realizó en los 15 transectos establecidos para la caracterización del gradiente de perturbación (Figura 7C), a partir de técnicas de muestreo directas (censos visuales y búsqueda directa) e indirectas (trampas de caída y uso de refugios artificiales). Los diseños que emplean técnicas complementarias son más eficientes en el muestreo de comunidades de reptiles y permiten realizar inferencias sobre la riqueza y abundancia relativa de las especies (Jones, 1986; Foster, 2012). Los censos visuales se realizaron simultáneamente por dos personas y consistieron en caminar lentamente a lo largo de los transectos para registrar los individuos visibles (Guyer y Donnelly, 2012). La técnica de censos visuales se complementó con la búsqueda activa de los individuos en microambientes específicos (p. ej., grietas, bajo troncos, en vegetación etc.). Por otra parte, se instaló en cada uno de los cuadrantes de los transectos una trampa de caída (cubeta de 4 L enterrada a nivel del suelo) y un refugio artificial (teja de barro colocada sobre el suelo). De esta manera, cada transecto tuvo 10 trampas de caída y 10 refugios artificiales (Figura 8).

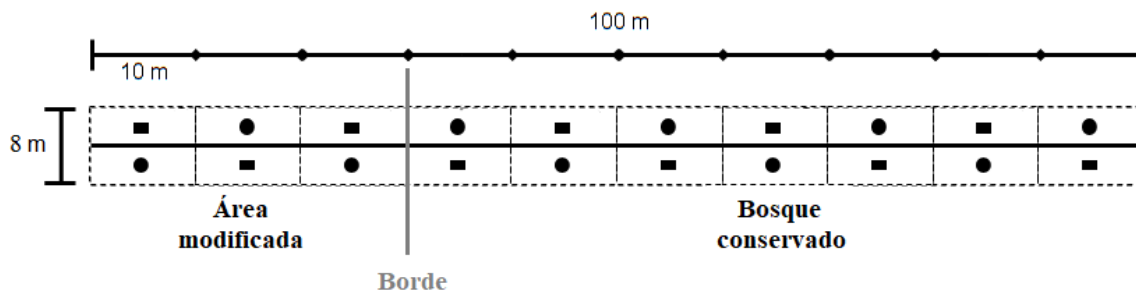


Figura 8. Transecto de 100 m de largo x 8 m de ancho dispuesto perpendicularmente al borde, 30 m en el área modificada y 70 m en el bosque conservado. El transecto está dividido en 10 cuadrantes de 10 m de largo x 8 m de ancho, cada uno de ellos contiene una trampa de pozo (cubeta de 4 L = ●) y un refugio artificial (teja de barro = ■) a cada lado del transecto, de manera alternada.

Los sitios, transectos y los puntos de inicio de los transectos (p. ej., norte-sur o este-oeste y viceversa) fueron muestreados en orden aleatorio con una función de aleatorización en Excel. A cada individuo observado se registró la especie y el tipo de ambiente (área abierta modificada, bosque abierto, bosque medio denso o bosque no perturbado denso). Los registros incluyeron sólo a las lagartijas observadas a 4 m de cada lado del transecto y hasta 4 m de altura para minimizar el sesgo de la variación en la visibilidad de las especies. El muestreo se realizó de las 0900 a las 1700 h y cada uno de los 15 transectos fue evaluado en aproximadamente 120 min. Los transectos fueron evaluados/explorados en 10 ocasiones a lo largo del estudio y se invirtió un esfuerzo de muestreo total de 600 horas-persona.

2.5 Análisis de datos

2.5.1 Riqueza de especies

La riqueza de especies se estimó con base en datos de incidencia y se utilizó orden 0 de los números de Hill, que utilizan el número efectivo de especies como unidad de medida (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). La riqueza de especies se comparó entre las comunidades presentes en los tipos de ambientes, a partir de un mismo

nivel de eficiencia de inventario, o cobertura de muestreo ($\hat{Cn}$). La cobertura de muestreo es una medida de la completitud de una muestra con respecto al tamaño de la comunidad (Chao y Jost, 2012). Los valores de diversidad verdadera y cobertura de muestreo se obtuvieron utilizando el paquete iNEXT (Chao *et al.*, 2016; disponible en <http://chao.stat.nthu.edu.tw/inext/>), configurado en 40 nudos y 300 bootstraps. La comparación estadística de este método se basa en el traslape de los intervalos de confianza al 95% para los números de Hill; se consideran diferencias significativas cuando el 95% de los intervalos de confianza no se sobreponen.

2.5.2 Estructura de los ensambles

La estructura de los conjuntos de especies se estimó con base en los números de Hill, que utilizan el número efectivo de especies como unidad de medida (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). El número de especies comunes (orden 1 = q_1) y el número de especies dominantes (orden 2 = q_2) se estimó para cada comunidad (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). El número de especies comunes y el número de especies dominantes se comparó entre los tipos de ambientes con base en un mismo nivel de cobertura de muestreo (Chao y Jost, 2012). Los valores calculados se obtuvieron utilizando el paquete iNEXT (Chao *et al.*, 2016), configurado en 40 nudos y 300 bootstraps. La comparación estadística de este método se basa en el traslape de los intervalos de confianza al 95% para los números de Hill.

La abundancia de lagartijas para cada tipo de ambiente fue el número de individuos registrados en los n cuadrantes por tipo de ambiente durante el transcurso de los 10 muestreos. Los patrones de distribución de la abundancia de las especies entre tipos de ambientes se ilustraron a partir del uso de curvas de rango-abundancia. Las curvas se obtuvieron al ordenar jerárquicamente a las especies presentes en los tipos de ambientes en función de la proporción con la que la especie contribuye a la abundancia total (Magurran, 2004). La especie con la mayor abundancia se colocó primero y con base en esta ordenación se obtuvo un

perfil de abundancias por rango. La curva se presenta en escala logarítmica (base 10) y se sumó una unidad para mostrar números positivos.

2.5.3 Composición de los ensambles

Las diferencias en la composición de especies entre tipos de ambientes se estimaron con un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA) de una vía. El análisis de PERMANOVA es una prueba no paramétrica que permite estimar diferencias entre y dentro de los grupos, a partir de una medida de distancia (Anderson, 2001). Las variables para estimar las diferencias fueron las abundancias de cada taxón en las unidades de muestreo y la variable agrupadora entre los tipos de ambientes. El análisis PERMANOVA se utilizó para probar la similitud entre los distintos tipos de ambientes, donde la hipótesis nula fue que las disimilitudes entre grupos son mayores que las existentes dentro de los grupos. El análisis se realizó en el paquete estadístico PAST 2.17b (Hammer *et al.*, 2001), utilizando como medida de distancia el índice de Sørensen modificado por Chao, el cual reduce la subestimación al considerar la presencia de especies raras no registradas en el muestreo y que pueden ser comunes entre muestras (Chao *et al.*, 2015). La significancia estadística fue analizada con 9,999 permutaciones, estableciendo un valor de $\alpha = 0.05$ como límite para valores significativos.

2.5.4 Segregación micro-ambiental de las especies

La segregación de las especies de lagartijas y su grado de diferenciación a través de un gradiente de disturbio ambiental se estimó a partir del índice de marginalidad media (Outlying Mean Index, OMI) usando el programa ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997). El análisis es una técnica de ordenación multivariada creado para relacionar conjuntos de especies con su entorno y para ello analiza de forma simultánea dos matrices para descomponer la inercia asociada con la distribución de cada especie a lo largo de las condiciones ambientales (Dolédec *et al.*, 2000). El OMI descompone la varianza en tres componentes, la marginalidad, la tolerancia y la tolerancia residual para analizar la distancia promedio de cada especie en el espacio multidimensional (centroide) con respecto a la condición promedio de todas las

unidades de muestreo (centro de gravedad). La marginalidad es la distancia entre la condición promedio de los sitios de evaluación y la condición media utilizada por las especies; la tolerancia es el equivalente de la amplitud de nicho (intervalo de condiciones que utiliza la especie) y la tolerancia residual es la variación en la presencia de especies no explicada por la marginalidad o la tolerancia (Dolédec *et al.*, 2000).

Los atributos ambientales de los sitios de evaluación representan una de las matrices y la otra contiene la presencia de las especies en los mismos sitios. La matriz ambiental que se utilizó en el análisis incluyó información de once variables (porcentaje de rocas, troncos, hojarasca, suelo desnudo y vegetación, número de troncos, cúmulo de rocas, CAP 1, cobertura de dosel, temperatura ambiental y humedad relativa) que se registraron en los sitios de evaluación y la matriz de las especies tuvo 99 observaciones para cinco especies de lagartijas. Las especies *G. ophiurus* y *H. undulatus* fueron removidas del análisis debido a su baja frecuencia (un individuo cada especie) en el estudio. Las especies con altos valores de marginalidad se encuentran en condiciones micro-ambientales distantes a la condición promedio y una baja marginalidad sucede cuando una especie se presenta en sitios cercanos a las condiciones promedio. La tolerancia es una función del número de sitios con los que se asocia una especie y puede ser equivalente a la amplitud de nicho de la especie a lo largo del gradiente ambiental. La significancia estadística del OMI se obtuvo con una prueba de permutación de Monte Carlo realizando 1,000 permutaciones al azar; el umbral de rechazo fue <0.05 , y se analizó cada especie.

2.5.5 Relación atributos comunitarios y condiciones ambientales

La asociación de la variabilidad ambiental y atributos comunitarios (número de especies, abundancia total de individuos, índice de riqueza de Menhinick, dominancia de Berger-Parker y equidad de Buzas y Gibson) se realizó a partir del análisis de cuadrados mínimos parciales en el programa PAST 2.17b (Hammer *et al.*, 2001). El análisis de cuadrados mínimos parciales es una técnica multivariada

que permite explorar asociaciones entre conjuntos de datos y puede ser visto como un método de ordenación comparable con el análisis de componentes principales, pero tiene el objetivo de maximizar la covarianza entre dos conjuntos de variables. El primer conjunto de datos incluyó a once variables ambientales que describen las características ambientales de los segmentos donde se registraron lagartijas y el segundo conjunto de datos contuvo 99 observaciones con los valores de los cinco atributos comunitarios. El análisis muestra el porcentaje de contribución de las dimensiones al análisis, así como el coeficiente de determinación (r^2).

III. RESULTADOS

3.1 Riqueza de especies

La muestra obtenida con el diseño de muestreo fue de 278 individuos y se registraron siete especies de lagartijas (Tabla 4). El 78.4% de las lagartijas se registraron en el bosque sin disturbio denso ($n = 144$) y en el área abierta modificada ($n = 74$). El 26% de los individuos fueron de *Sceloporus variabilis* en el área modificada y el 24% de *Lepidophyma sylvaticum* en el bosque sin disturbio denso.

Tabla 4. Frecuencia de siete especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.

Código	Taxa	Gradiente ambiental				Total
		AAM	BA	BMD	BNPD	
	SQUAMATA (Lacertilia)					
	Anguidae					
Go	<i>Gerrhonotus ophiurus</i>			1		1
	Dactyloidae					
As	<i>Anolis sericeus</i>		7	9	20	36
	Phrynosomatidae					
Sv	<i>Sceloporus variabilis</i>	73	7	9	40	129
	Sphenomorphidae					
Ss	<i>Scincella silvicola</i>	1	3	1	14	19
	Teiidae					
Hu	<i>Holcosus undulatus</i>		1			1
	Xantusiidae					
Ls	<i>Lepidophyma sylvaticum</i>		8	13	67	88

Tabla 4. Continuación.

Código	Taxa	Gradiente ambiental				Total
		AAM	BA	BMD	BNPD	
Xp	Xenosauridae					
	<i>Xenosaurus platyceps</i>		1		3	4
	Abundancia	74	27	33	144	278
	Riqueza específica	2	6	5	5	7

AAM = área abierta modificada; BA = bosque abierto; BMD = bosque medio denso; BNPD = bosque no perturbado denso.

La cobertura de muestreo fue mayor de 93% para los cuatro ambientes. La riqueza varió de dos a seis especies y fue estadísticamente diferente entre los ambientes (Figura 9).

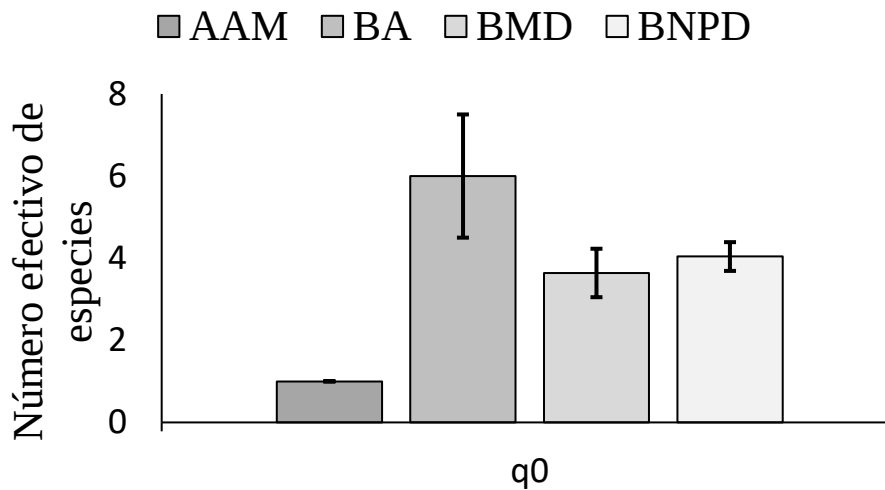


Figura 9. Riqueza de especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México. AAM áreas abiertas modificadas, BA bosque abierto, BMD bosque medio denso y BNPD bosque no perturbado denso. Las barras muestran los intervalos de confianza al 95%.

3.2 Estructura de los ensambles

El número de especies comunes fue significativamente menor en el área abierta modificada ($q_1 = 1$), en comparación con el bosque abierto ($q_1 = 4.71$), el bosque medio denso ($q_1 = 3.16$) y el bosque no perturbado denso ($q_1 = 3.23$) (Figura 10A).

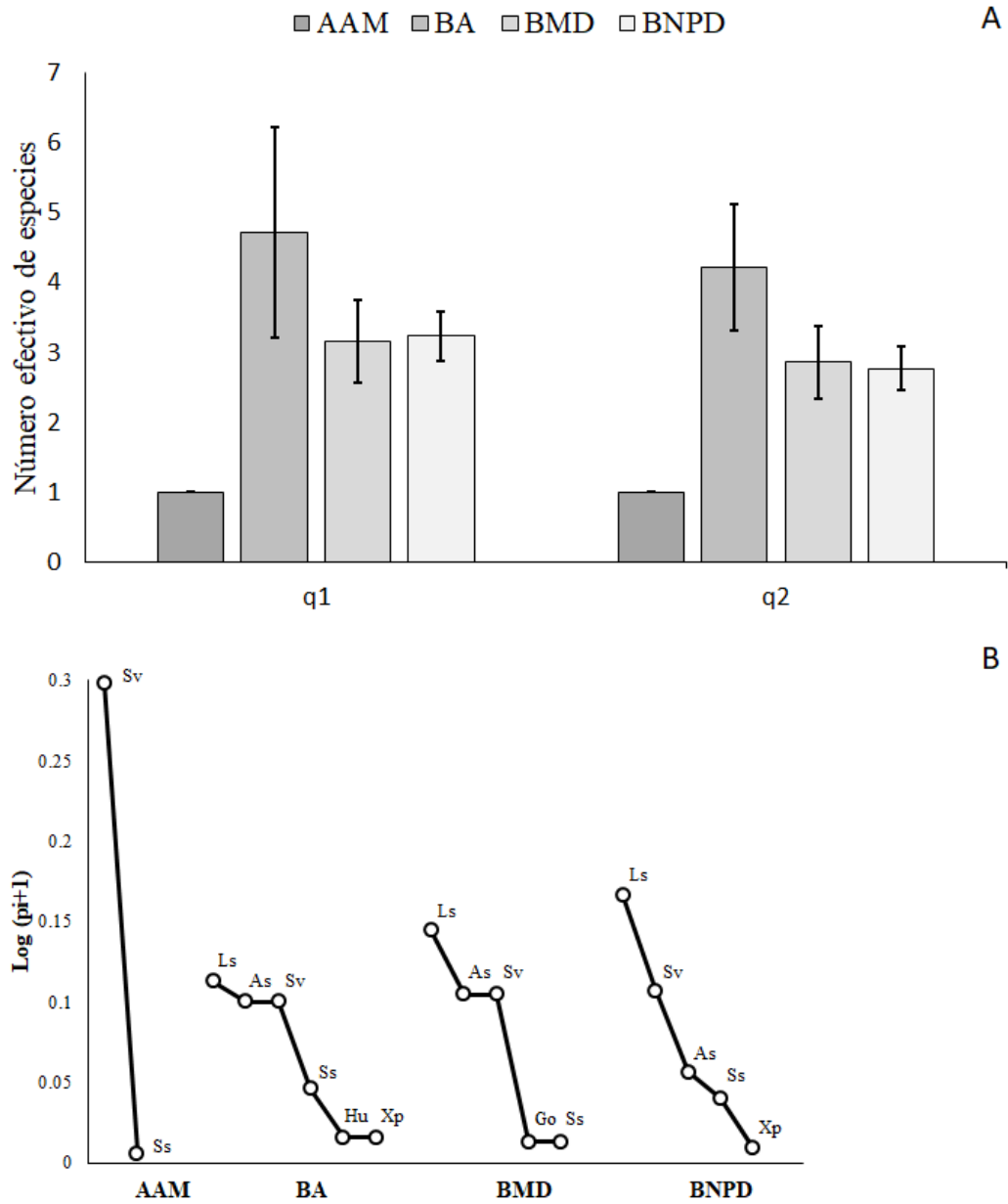


Figura 10. A: Especies comunes y dominantes de una comunidad de lagartijas en cuatro tipos de ambientes presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México. Las barras muestran los intervalos de confianza al 95%. B: Curvas de rango-abundancia de especies de lagartijas en cuatro tipos de ambientes. AAM: áreas abiertas modificadas; BA: bosque abierto; BMD: bosque medio denso; y BNPD bosque no perturbado denso. Las letras sobre las curvas de rango abundancia indican las especies (ver códigos en la Tabla 4).

El número de especies dominantes del bosque abierto ($q_2 = 4.21$) fue mayor que el del área abierta modificada ($q_2 = 1$) y el bosque no perturbado denso ($q_2 = 2.77$), pero fue similar a la del bosque medio denso. El bosque no perturbado denso, el bosque medio denso y el bosque abierto tuvieron a *L. sylvaticum* como la especie dominante, mientras que en las áreas abiertas modificadas la fue *S. variabilis* (Figura 10B).

3.3 Composición de especies

La composición de especies de lagartijas en las áreas abiertas modificadas varió con los otros tres ambientes ($F = 5.082$, $P = 0.0001$). El bosque no perturbado denso, el bosque medio denso y el bosque abierto presentaron una composición de especies similar (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de F en la diagonal superior y valores de P en la diagonal inferior de la prueba de PERMANOVA. Los valores en negritas representan significancia estadística.

	AAM	BA	BMD	BNPD
AAM		10.43	13.98	13.87
BA	0.0001		0.7094	1.351
BMD	0.0001	0.5476		0.445
BNPD	0.0001	0.2487	0.7587	

3.4 Segregación micro-ambiental de las especies

La prueba global de la marginalidad promedio de todas las especies fue significativa ($P < 0.001$). Los dos primeros ejes explicaron el 97% de la variación de los datos. Las especies *Sceloporus variabilis*, *Lepidophyma sylvaticum* y *Scincella silvicola* presentaron una separación de las condiciones promedio en las que fueron registradas con respecto al centro de gravedad (Tabla 6). Cabe indicar que *Gerrhonotus ophiurus* y *Holcosus undulatus* fueron excluidas del análisis debido a su baja aportación de inercia (cada especie estuvo representada solo por un individuo).

Tabla 6. Valores de inercia (Iner0), índice de marginalidad media (OMI), tolerancia (Tol), tolerancia residual (TolR) y contribución de marginalidad a la inercia de cinco especies de lagartijas registradas en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los valores en negritas indican significancia estadística.

Especie	Iner0	OMI	Tol	TolR	D2	Tol	TolR	P
<i>A. sericeus</i>	9.66	0.52	0.54	8.59	54	56	889	0.082
<i>L. sylvaticum</i>	7.15	0.88	1.47	4.79	124	206	670	0
<i>S. variabilis</i>	21.75	3.07	8.47	10.21	141	390	469	0
<i>Sc. silvicola</i>	8.06	1.68	1.4	4.97	209	174	617	0.028
<i>X. platyceps</i>	3.28	1.25	0.29	1.73	383	89	528	0.79

La especie *Sc. silvicola* se encontró en las condiciones más específicas. *Sceloporus variabilis* presentó la mayor amplitud de nicho (Tol = 8.47), mientras que *L. sylvaticum* y *Sc. silvicola* tuvieron valores intermedios (Tabla 6, Figura 11). Las especies *L. sylvaticum* y *Sc. silvicola* presentaron la mayor variación que no fue explicada por el índice de marginalidad y la tolerancia (Tabla 6).

Sceloporus variabilis estuvo asociada a sitios con un alto porcentaje de suelo desnudo y rocas, así como a una mayor temperatura ambiental y densidad de troncos (Figura 12). Por otra parte, *L. sylvaticum* y *Sc. silvicola* estuvieron asociadas a sitios con alto porcentaje de cobertura de dosel y una alta humedad relativa (Figura 12).

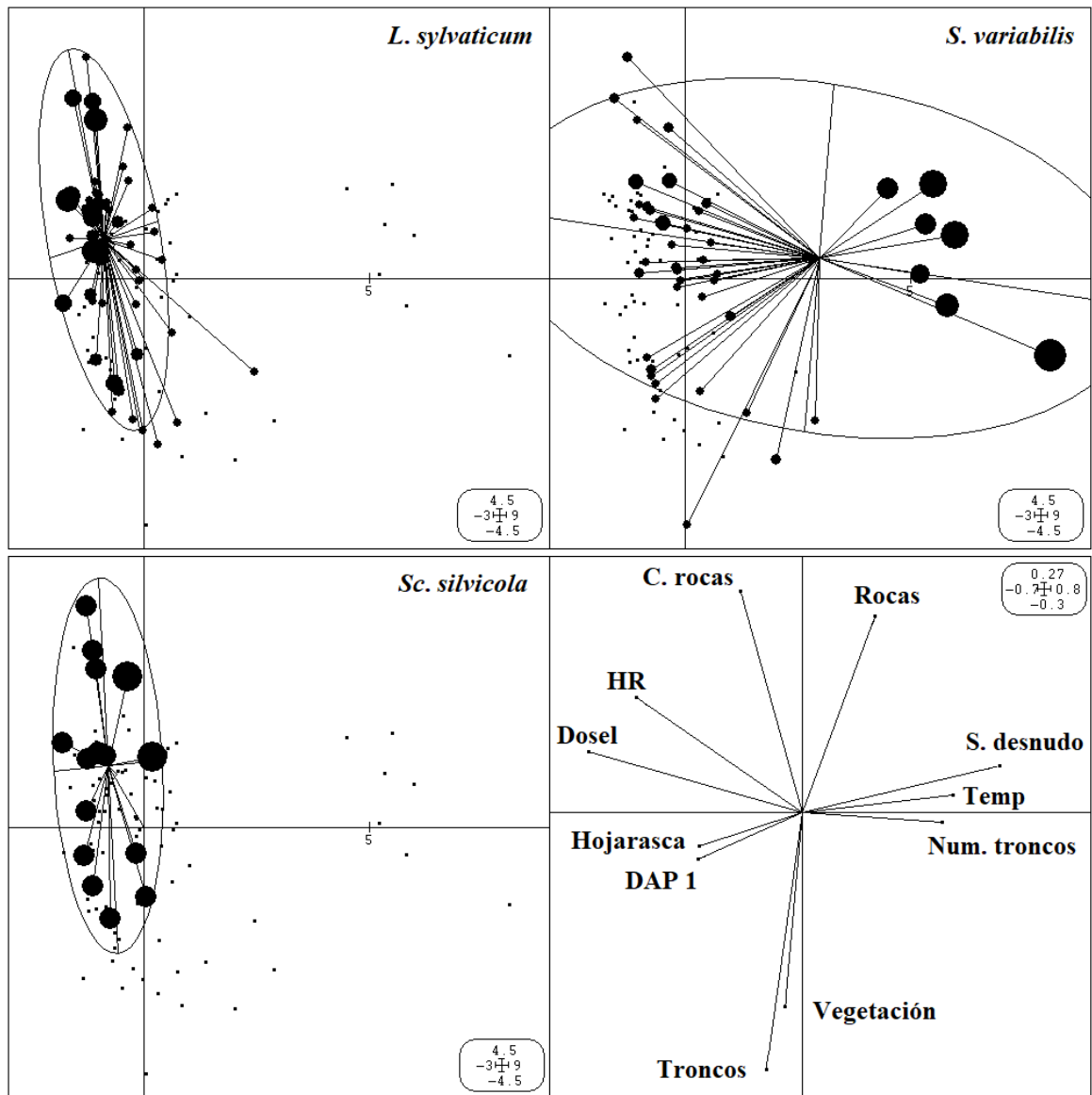


Figura 11. Ordenación de las variables ambientales a lo largo de un gradiente de perturbación para los primeros dos ejes canónicos extraídos del índice de marginalidad (OMI) para tres especies de lagartijas en el bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. El diámetro de los círculos corresponde a la abundancia de lagartijas registradas en el sitio. Las líneas rectas representan vectores y se proyectan desde el centroide de la especie a los diferentes sitios donde se registró la especie. Las elipses representan la amplitud de las variables utilizadas por cada especie.

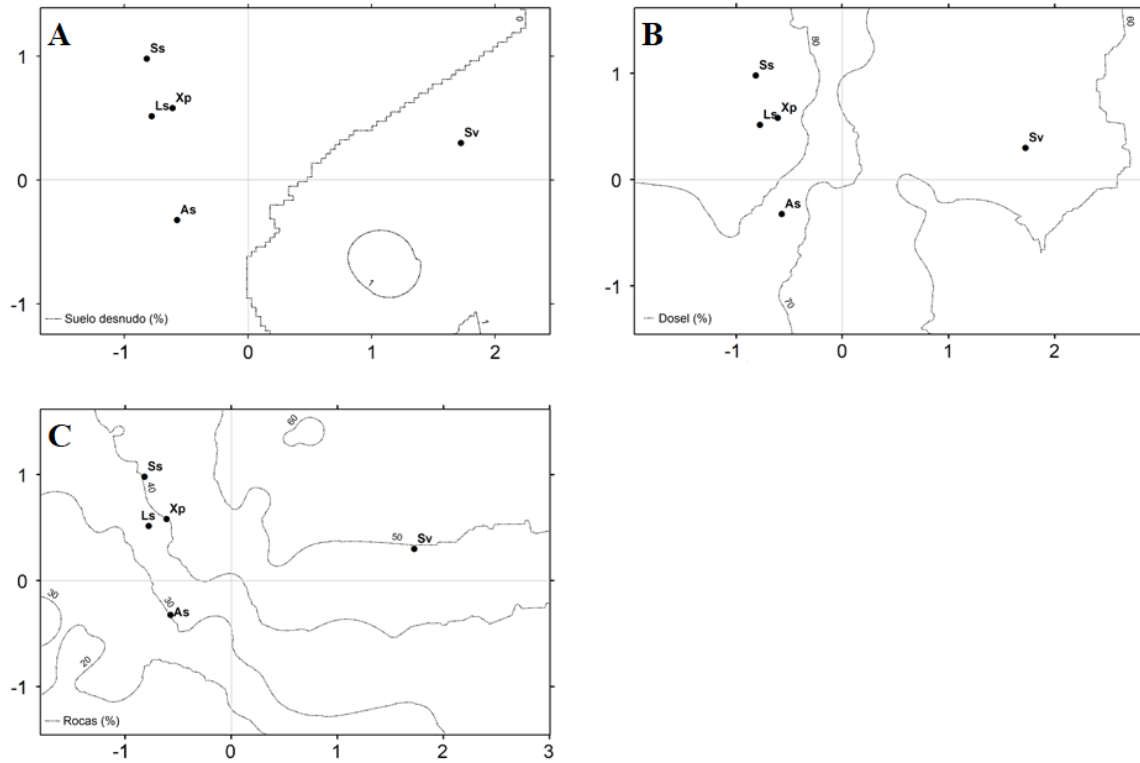


Figura 12. Posición promedio de las cinco especies de lagartijas en el espacio canónico del análisis de marginalidad en las variables de porcentaje de suelo desnudo (A), dosel (B) y rocas (C) en bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los códigos de las especies se encuentran en la Tabla 4.

3.5 Relación atributos comunitarios y condiciones ambientales

El porcentaje general de varianza de las condiciones ambientales y los atributos comunitarios que explicaron las dos primeras dimensiones del análisis de CMP fue de 98.77%. El coeficiente de determinación entre las condiciones ambientales y los atributos comunitarios fue de 0.62. El índice de Menhinick y la riqueza específica se relacionaron positivamente con la cobertura del dosel, la humedad relativa y el DAP1. Por otra parte, los índices de dominancia de Berger-Parker y Sheldon se relacionaron positivamente con el número de troncos, temperatura promedio y el porcentaje de suelo desnudo (Figura 13).

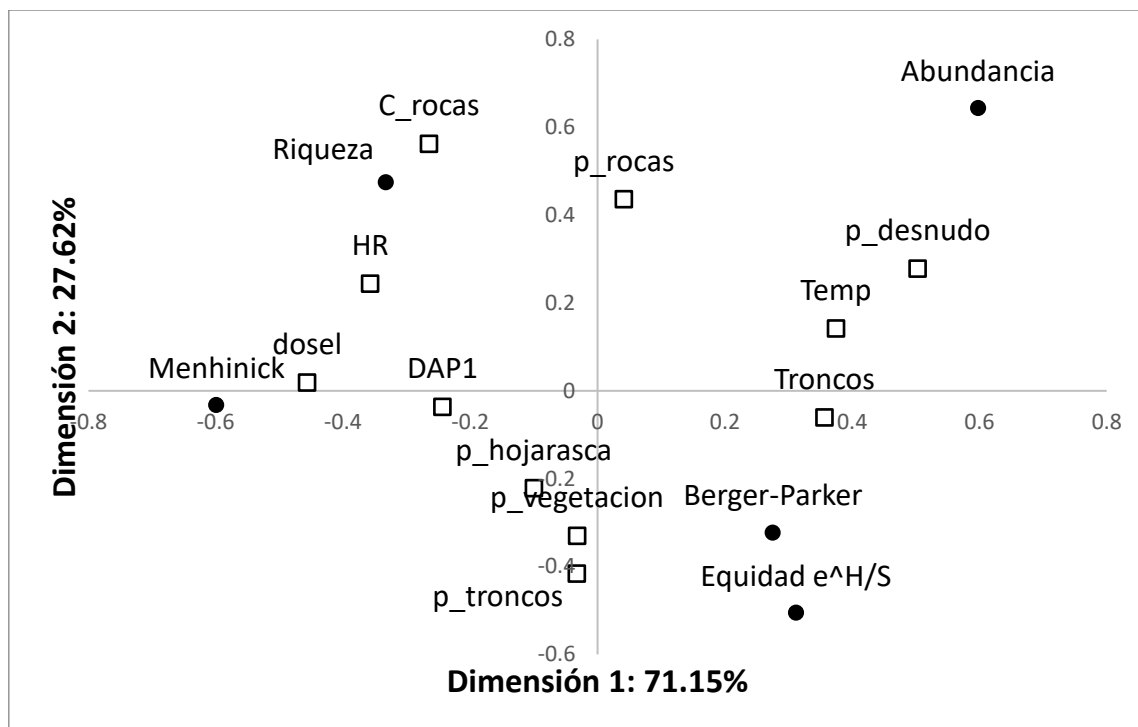


Figura 13. Análisis de cuadrados mínimos parciales en dos dimensiones donde se muestra la relación de cinco atributos comunitarios con las condiciones ambientales presentes a lo largo de un gradiente de perturbación en el bosque tropical de El Cielo, Tamaulipas, México.

IV. DISCUSIÓN

El presente estudio postuló que los extremos del gradiente de disturbio presentarían diferencias en su riqueza, estructura y composición de especies y tales diferencias se minimizan a medida que se reduce el contraste estructural del ambiente, con un potencial incremento de la riqueza en las áreas intermedias del gradiente. Los resultados obtenidos mostraron un patrón general de pérdida de especies en el extremo perturbado del gradiente, con cambios en la estructura de la comunidad, así como en su composición de especies. También se observó un incremento en la riqueza de especies a un nivel de disturbio intermedio, por lo que se acepta la hipótesis planteada.

La hipótesis del disturbio intermedio establece que la diversidad es mayor en un régimen de disturbio intermedio y es menor en sitios con niveles de disturbio muy altos o bajos (Connell, 1978). Algunas comunidades de lagartijas que experimentan niveles intermedios de disturbio antropogénico pueden incrementar su riqueza de especies (Germaine y Wakeling, 2001; Smart *et al.*, 2005). Los resultados de este estudio parecen respaldar este patrón en la riqueza de especies, ya que el mayor valor se presentó en el bosque abierto, una condición ambiental intermedia a través del gradiente de disturbio. El bosque abierto se caracterizó por presentar una cobertura de dosel cercana al 50%, mayor cobertura de vegetación arbustiva y herbácea, así como una mayor cobertura de troncos/ramas caídas.

Los claros en la cobertura de dosel pueden afectar la distribución de muchas especies de reptiles, ya sea facilitando la colonización de especies comunes de áreas abiertas adyacentes (Sartorius *et al.*, 1999), o limitando la ocupación de ciertas especies en sitios con una cobertura de dosel densa (Vitt *et al.*, 1998; Vitt y Caldwell, 2001). Las características del bosque abierto permitieron la presencia tanto de especies asociadas a áreas abiertas (*S. variabilis*, *A. sericeus*, *H. undulatus*) y especies asociadas al interior de la cobertura forestal densa (*L. sylvaticum*, *Sc. silvicola*, *X. platyceps*). Por otra parte, la riqueza de especies fue similar entre el bosque no perturbado denso y el bosque medio denso.

Los disturbios afectan la estructura de las comunidades de anfibios y reptiles a partir de cambios en la abundancia y dominancia de las especies (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Luja *et al.*, 2008; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2019). En este estudio se evidenció que el cultivo de nopal, un área abierta modificada, mantiene un número bajo de especies de lagartijas comunes y la abundancia de lagartijas se concentra en una especie dominante. Las especies asociadas a áreas abiertas que llegan a colonizar los sitios modificados pueden considerarse pioneras, las cuales suelen presentar un mayor rango de tolerancia ambiental con respecto al resto de las especies de la comunidad local (Heinen, 1992; Luja *et al.*, 2008). Nuestro estudio sugiere que *S. variabilis*, la especie dominante en las áreas abiertas modificadas,

puede verse beneficiada por el disturbio antropogénico, experimentando un incremento en su abundancia a medida que la cobertura del suelo se vuelve más escasa. Por otra parte, el bosque abierto, el bosque medio denso y el bosque no perturbado denso tuvieron un número similar de especies comunes, pero el bosque abierto presentó un mayor número de especies dominantes que el bosque no perturbado denso. La especie dominante entre estos ambientes forestales fue *L. sylvaticum*, la cual incrementó su abundancia paulatinamente en el bosque medio denso y el bosque no perturbado denso.

Los disturbios antropogénicos ocasionan cambios en la composición de especies (García-Estrada et al., 2002; Urbina-Cardona et al., 2006; Berriozabal-Islas et al., 2017), tal como se observó en este estudio. Las áreas abiertas modificadas solo tuvieron un subconjunto de las especies que están presentes en los ambientes forestales del gradiente, los cuales muestran una composición de especies similar. La recuperación de las áreas modificadas tiende a incrementar la heterogeneidad y la complejidad estructural de la vegetación (Harper et al., 2005), las variaciones extremas en el microclima disminuyen (Saunders et al., 1999) y tales condiciones pueden facilitar el establecimiento de especies con requerimientos de nicho específicos (Craig et al., 2015). La cobertura de dosel, la temperatura ambiental, la densidad de árboles con una CAP de entre 10-30 cm, así como la cobertura de materia orgánica en el suelo del bosque abierto y el bosque medio denso fueron similares a las condiciones que se presentaron en el bosque no perturbado denso. El incremento en la similitud estructural de los ambientes modificados con respecto a los bosques no perturbados puede promover la formación de microhábitats adecuados para el establecimiento de algunas especies de reptiles típicas de bosques conservados (Vitt y Caldwell, 2001; Bragg et al., 2005). Por lo tanto, las características ambientales del bosque abierto y el bosque medio denso pudieron haber facilitado la recolonización de *L. sylvaticum* y *Sc. silvicola*, las cuales son consideradas especies residentes del bosque tropical (Urbina-Cardona et al., 2006).

El proceso de recolonización natural por la fauna está influenciado por la proximidad del área modificada a las poblaciones de origen de los animales, la matriz circundante, las condiciones bióticas y abióticas, así como la capacidad de los animales para desplazarse entre ambientes poco óptimos (Gardner *et al.*, 2007; Dent y Wright, 2009; Pardini *et al.*, 2009). En este estudio, las áreas modificadas estuvieron cerca de las áreas de bosque no perturbado, lo que probablemente facilitó la colonización de especies en el bosque abierto y el bosque medio denso. En este sentido, la recolonización natural de las especies residentes del bosque en áreas modificadas con algún grado de recuperación destaca la importancia de mantener y proteger los remanentes no perturbados del bosque (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2007; Suazo-Ortuño *et al.*, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2014). Las áreas modificadas con cierto grado de recuperación pueden brindar condiciones adecuadas para restablecer y mantener un ensamble típico de especies de lagartijas a través del paisaje (Heinen, 1992; Calderón-Mandujano *et al.*, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Hernández-Ordóñez *et al.*, 2015; Díaz-García *et al.*, 2017).

Los resultados obtenidos permitieron identificar las características ambientales relacionadas con la abundancia de las especies de lagartijas más comunes. Las especies de lagartijas tienden a usar microambientes específicos de los disponibles en el ambiente que satisfacen sus requerimientos de termorregulación, forrajeo, búsqueda de parejas, disponibilidad de refugio y protección contra depredadores (Heatwole, 1977-1978; Huey, 1991; Smith y Ballinger, 2001). Por lo tanto, los requerimientos ecológicos y tolerancias de las especies varían significativamente y las diferencias en morfología, fisiología y conducta resultan en diferentes capacidades para usar distintos recursos. El análisis OMI permitió identificar las variables de la estructura del hábitat que determinan la abundancia de algunas especies a través del gradiente de perturbación. *Lepidophyma sylvaticum* fue la especie dominante en los ambientes forestales y junto con *Sc. silvicola* se asociaron a una alta cobertura de dosel, rocas y hojarasca, así como a una alta humedad relativa. Estas relaciones explican porqué se

encontraron asociadas al bosque no perturbado denso. Aunque *L. sylvaticum* estuvo presente en el bosque abierto y el bosque medio denso, estos ambientes tuvieron una baja cobertura de rocas, lo que explicaría la baja abundancia de esta especie en estos ambientes. De tal forma que la colonización de *L. sylvaticum* en áreas modificadas con algún tiempo de recuperación pueden ser un indicador de la recuperación de la estructura del microhábitat forestal. Por otra parte, *S. variabilis* se ve beneficiada por los disturbios que reducen la cobertura forestal (Urbina-Cardona *et al.*, 2006) y puede ser considerada una especie generalista asociada a sitios con una alta temperatura ambiental, así como con una alta cobertura de rocas y densidad de troncos en descomposición.

Finalmente, es necesario resaltar la necesidad de incorporarse métodos de muestreo complementarios para evaluar la respuesta de lagartijas subterráneas y arborícolas, ya que en este estudio estuvieron subrepresentadas. Aunque las especies de lagartijas arborícolas del área de estudio (*Laemantus serratus*, *Ctenosaura acanthura* y *Sceloporus cyanogenys*) no fueron consideradas en este trabajo, se espera que disturbios como el cambio de uso de suelo y la sobrecosecha de madera afecten negativamente a estas especies. También, se requieren de estudios que evalúen los cambios en la biodiversidad derivados de los disturbios y estos deben de combinar análisis de la diversidad de especies y otros métodos complementarios, como sería la diversidad funcional (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017).

V. CONCLUSIONES

En este estudio se documentó que la diversidad, estructura y composición de especies de lagartijas del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo responde a la variación ambiental detectada en un gradiente de perturbación. También se demuestra que las especies tienen una respuesta diferencial a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos originado por la perturbación antropogénica. Los resultados apoyan la evidencia que sugiere que el cambio de uso de suelo es la principal actividad antropogénica que afecta la diversidad y

estructura de las comunidades biológicas. La heterogeneidad ambiental derivada del disturbio es uno de los principales factores que determinan la estructura de una comunidad biológica, en donde los ambientes más heterogéneos muestran una amplia variedad de microhábitats que favorecen una mayor riqueza de especies. Además, los patrones espaciales de la comunidad de lagartijas permitieron evidenciar diferencias en la composición de especies que resultan de las variaciones en la complejidad de los ambientes. Finalmente, el estudio encontró que las especies con requerimientos de nicho específicos son más vulnerables a los cambios en el ambiente, en comparación con las especies que tienen una mayor amplitud en el uso de los recursos.

VI. LITERATURA CITADA

- Abràmoff MD, PJ Magalhães, SJ Ram (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* **11** 36-42.
- Aide TM, ML Clark, HR Grau, D López-Carr, MA Levy, D Redo, M Bonilla-Moheno, G Riner, MJ Andrade-Núñez, M Muñiz (2013) Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* **45** (2): 262-271.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26** 32-46.
- Berriozabal-Islas C, LM Badillo-Saldaña, A Ramírez-Bautista, CE Moreno (2017) Effects of Habitat Disturbance on Lizard Functional Diversity in a Tropical Dry Forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science* **10** 1-10.
- Block WM, ML Morrison, PE Scott (1998) Development and evaluation of habitat models for herpetofauna and small mammals. *Forest Science* **44** (3): 430-437.
- Bragg JG, JE Taylor, BJ Fox (2005) Distributions of lizard species across edges delimiting open-forest and sand-mined areas. *Austral Ecology* **30** (2): 188-200.
- Burke DM, E Nol (1998) Influence of food abundance, nest-site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. *Auk* **115**: 96.
- Calderón-Mandujano RR, C Galindo-Leal, JR Cedeño-Vázquez (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* **24** (1): 95-114.
- Chao A, RL Chazdon, RK Colwell, TJ Shen (2015) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology letters* **8** (2): 148-159.

- Chao A, L Jost (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* **93** (12): 2533-2547.
- Chao A, KH Ma, TC Hsieh (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Churchfield S, J Hollier, VK Brown (1997) Community structure and habitat use of small mammals in grasslands of different successional age. *Journal of Zoology* **242** (3): 519-530.
- Connell JH (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** (4335): 1302-1310.
- Craig MD, VL Stokes, GES Hardy, RJ Hobbs (2015) Edge effects across boundaries between natural and restored jarrah (*Eucalyptus marginata*) forests in south-western Australia. *Austral Ecology* **40** (2): 186-197.
- Dent DH, SJ Wright (2009) The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* **142** (12): 2833-2843.
- Díaz-García JM, E Pineda, F López-Barrera, CE Moreno (2017) Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation* **26** (11): 2569-2589.
- Dirzo R, PH Raven (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* **28** (1): 137-167.
- Dixo M, M Martins (2008) Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? *Journal of Tropical Ecology* **24** (05): 551-554.
- Dolédec S, D Chessel, C Gimaret-Carpentier (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* **81** (10): 2914-2927.
- Dornelas M, NJ Gotelli, B McGill, H Shimadzu, F Moyes, C Sievers, AE Magurran (2014) Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science* **344** (6181): 296-299.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **34** 487.
- Fitch HS (1973) A field study of Costa Rican lizards. *The University of Kansas Science Bulletin* **50** (2): 39-126.
- Foster MS (2012) Standar techniques for inventory and monitoring. pp. 205-271 *In*: RW McDiarmid, MS Foster, C Guyer, JW Gibbon, N Chernoff (Eds). *Reptile Biodiversity: Standar Methods for Inventory and Monitoring*. Ed. University of California Press, Estados Unidos.
- García-Estrada C, MdL Romero-Almaraz, C Sánchez-Hernández (2002) Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeartern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* **85** 153-168.
- Gardner TA, MA Ribeiro-Júnior, JOS Barlow, TCS Avila-Pires, MS Hoogmoed, CA Peres (2007) The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology* **21** (3): 775-787.
- Gascon G (1993) Breeding-habitat use by five Amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity & Conservation* **2** (4): 438-444.

- Germaine SS, BF Wakeling (2001) Lizard species distributions and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation* **97** (2): 229-237.
- Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT (2013) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Cielo. Ed. Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, Cd. Victoria, Tamaulipas.
- Goldstein MI, RN Wilkins, TE Lacher Jr. (2005) Spatiotemporal responses of reptiles and amphibians to timber harvest treatments **69** (2): 525-539.
- González-Medrano F (2005) La vegetación. pp. 88-105 *In*: G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (Eds). *Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México*. Ed. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Hong Kong.
- Guyer C, MA Donnelly (2012) Standard techniques for inventory and monitoring; Visual encounter surveys. pp. 218-220 *In*: R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (Eds). *Reptile biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring*. Ed. University of California Press, California, USA.
- Hammer Ø, DAT Harper, PD Ryan (2001) Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4** (1): 1-9.
- Harper KA, SE Macdonald, PJ Burton, J Chen, KD Brosnoks, SC Saunders, ES Euskirchen, DAR Roberts, MS Jaiteh, P-A Esseen (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* **19** (3): 768-782.
- Heatwole H (1977-1978) Habitat selection in reptiles. pp. 137-155 *In*: C. Gans y D. W. Tinkle (Eds). *Biology of the Reptilia*. Ed. Academic Press, New York.
- Heinen JT (1992) Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some implications for faunal restoration. *Biotropica* **24** (3): 431-439.
- Hernández-Ordóñez O, N Urbina-Cardona, M Martínez-Ramos (2015) Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica* **47** (3): 377-388.
- Hernández-Ordóñez O, BA Santos, RA Pyron, V Arroyo-Rodríguez, JN Urbina-Cardona, M Martínez-Ramos, G Parra-Olea, VH Reynoso (2019) Species sorting and mass effect along forest succession: Evidence from taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of amphibian communities. *Ecology and Evolution* **9** (9) 5206-5218.
- Houlahan JE, CS Findlay, BR Schmidt, AH Meyer, SL Kuzmin (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* **404** (6779): 752-755.
- Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* **137** S91-S115.

- Jones KB (1986) Amphibians and reptiles. pp. 276-290 *In*: AY Cooperrider, RJ Boyd, HR Stuart (Eds). *Inventory and Monitoring of Wildlife Habitat*. Ed. U.S. Dept. Interior, Bureau of Land Manage, Service Center, Denver, Co. Estados Unidos.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* **113** (2): 363-375.
- Lemos-Espinal JA, JR Dixon (2014) Amphibians and Reptiles of San Luis Potosi. Ed. Eagle Mountain Publishing, LC, Eagle Mountain, Utah, Estados Unidos.
- Lewis SL, DP Edwards, D Galbraith (2015) Increasing human dominance of tropical forests. *Science* **349** (6250): 827-832.
- Lieberman SS (1986) Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoológica Mexicana* **15** 1-72.
- Luja VH, S Herrando-Pérez, D González-Solís, L Luiselli (2008) Secondary rain forests are not havens for reptile species in tropical Mexico. *Biotropica* **40** (6): 747-757.
- Magurran AE (2004) Measuring Biological Diversity. Ed. Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Martin PS (1958) A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* (101): 1-102.
- McGarigal K, S Stafford, S Cushman (2000) Discriminant Analysis. pp. 129-187 *In*: (Eds). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Ed. Springer New York, New York, NY. Estados Unidos.
- McGill BJ, M Dornelas, NJ Gotelli, AE Magurran (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **30** (2): 104-113.
- Menzel MA, WM Ford, J Laerm, D Krishon (1999) Forest to wildlife opening: habitat gradient analysis among small mammals in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* **114** (2-3): 227-232.
- Moreno CE, F Barragán, E Pineda, NP Pavón (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82** 1249-1261.
- Pardini R, D Faria, GM Accacio, RR Laps, E Mariano-Neto, MLB Paciencia, M Dixo, J Baumgarten (2009) The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* **142** (6): 1178-1190.
- Pough FH (1980) The Advantages of Ectothermy for Tetrapods. *The American Naturalist* **115** (1): 92-112.
- Powell R, R Conant, JT Collins (2016) Peterson Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern and Central North America. 4th Ed. Ed. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, New York. Estados Unidos.

- Sánchez-Ramos G, P Reyes-Castillo, R Dirzo (2005) Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Ed. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Instituto de Ecología, Cd. Victoria, Tamaulipas. México.
- Sartorius SS, LJ Vitt, GR Colli (1999) Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* **90** (2): 91-101.
- Saunders DA, RJ Hobbs, CR Margules (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5** 18-32.
- Saunders SC, J Chen, TD Drummer, TR Crow (1999) Modeling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management* **117** (1–3): 17-31.
- Silva D, M Santos-Filho, G Canale (2014) The importance of remnant native vegetation of Amazonian submontane forest for the conservation of lizards. *Brazilian Journal of Biology* **74** (3): 523-528.
- Smart R, MJ Whiting, W Twine (2005) Lizards and landscapes: integrating field surveys and interviews to assess the impact of human disturbance on lizard assemblages and selected reptiles in a savanna in South Africa. *Biological Conservation* **122** (1): 23-31.
- Smith GR, RE Ballinger (2001) The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology* **2001** (3): 1-13.
- Stevens SM, TP Husband (1998) The influence of edge on small mammals: evidence from Brazilian Atlantic forest fragments. *Biological Conservation* **85** (1): 1-8.
- Suazo-Ortuño I, J Alvarado-Díaz, M Martínez-Ramos (2008) Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. *Conservation Biology* **22** (2): 362-374.
- Thioulouse J, C Daniel, S Dolédec, JM Olivier (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7** (1): 75-83.
- Toral CE, P Feinsinger, ML Crump (2002) Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conservation Biology* **16** (3): 735-744.
- Urbina-Cardona JN, M Olivares-Pérez, VH Reynoso (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **132** (1): 61-75.
- Valiente-Banuet A, F González-Medrano, D Piñero-Dalmau. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* **33**: 1-36.
- Vitt LJ, TCS Avila-Pires, JP Caldwell, VRL Oliveira (1998) The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology* **12** (3): 654-664.

- Vitt LJ, JP Caldwell (2001) The effects of logging on reptiles and amphibians of tropical forests. pp. 239-260 *In*: RA Fimbel, A Grajal, JG Robinson (Eds). *The Cutting Edge*. Ed. Columbia University Press, Nueva York. Estados Unidos.
- Vitt LJ, JP Caldwell (2014) *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edición Ed. Academic Press. Estados Unidos.

CAPITULO 3: USO Y SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT DE DOS ESPECIES DE LAGARTIJAS CON DIFERENTES REQUERIMIENTOS DE NICHOS EN UN GRADIENTE DE DISPONIBILIDAD DE RECURSOS

RESUMEN

Las alteraciones que realiza el hombre sobre su medio modifican la disponibilidad de los recursos que usan y seleccionan de su hábitat. Por lo tanto, es necesario identificar los recursos que determinan la ocurrencia de las especies en paisajes modificados para proveer de bases para esfuerzos futuros de conservación. El estudio evaluó la selección y uso de microhábitat de dos especies de lagartijas con diferentes requerimientos de nicho en un gradiente de cobertura vegetal generado por el disturbio en un bosque tropical. Las evaluaciones se realizaron en la reserva de la Biósfera El Cielo, México, entre los años de 2016 y 2017. El gradiente fue caracterizado con dos variables climáticas y seis variables estructurales de vegetación y cuatro variables ambientales. EL tipo de sustrato de percha y once variables relacionadas con la estructura del microambiente fueron registradas de cada lagartija. La selección de microhábitat para cada tipo de ambiente a lo largo del gradiente fue comparada con el análisis de funciones discriminantes. Los resultados sugieren que la especie que utiliza un amplio espectro de recursos (*Sceloporus variabilis*) puede seleccionar diferentes microambientes a lo largo del gradiente, mientras que la especie con un uso restringido de recursos (*Lepidophyma sylvaticum*) selecciona microambientes con características similares y evita áreas con dosel escaso. Las respuestas diferentes son relacionadas con el grado de especificidad en la selección de los recursos y las restricciones fisiológicas de cada especie.

ABSTRACT

Human alteration of the environment modifies the availability of resources that species use and select in their habitat. Thus, it is necessary to identify the resources that determine species occurrence in modified landscapes to provide the basis for future conservation efforts. We evaluated the microhabitat use and selection of two lizard's species with different niche requirements in a vegetational cover gradient that was derived from the disturbance of the tropical forest. Surveys were conducted in El Cielo Biosphere Reserve, Mexico, between the years 2016 and 2017. The gradient was characterized by two climatic and six vegetation structure variables, and four environmental types were defined. For each lizard, the perch substrate and 11 variables related to the microhabitat structure were recorded. Microhabitat selection for each environment type along the gradient was determined and compared via discriminant functional analysis. The results showed that species that use a wide range of resources (*Sceloporus variabilis*) can select different microhabitats along the gradient, while the species with a restricted use of resources (*Lepidophyma sylvaticum*) select microhabitats with similar specific characteristics and avoided areas with scarce canopy. This differential response was related to the degree of specificity in resources selection and physiological restrictions of each species.

I. INTRODUCCIÓN

La selección de hábitat sucede cuando un componente se usa de forma desproporcionada a su disponibilidad (Johnson, 1980). La alteración que realiza el humano sobre el ambiente cambia la disponibilidad de recursos que las especies usan y seleccionan en su medio. Las especies potencialmente más afectadas tienden a ser aquellas con requerimientos de nicho específicos (Clavel *et al.*, 2011), mientras que las especies con requerimientos de nicho amplios tienen una mayor flexibilidad en el uso de los recursos, que les permiten persistir, e incluso prosperar, en ambientes modificados (Wong y Candolin, 2015). Sin embargo, la respuesta de las especies a los cambios graduales ha sido poco explorada en ambientes alterados por el humano. Por lo tanto, es importante realizar estudios que permitan identificar las características específicas del hábitat que determinan la presencia de una especie en un área particular, así como evaluar su capacidad para utilizar otros tipos de recursos en ambientes heterogéneos (Martín y Lopez, 2002; Amo *et al.*, 2007).

Los reptiles de tamaño pequeño son animales particularmente susceptibles a los cambios en el ambiente, debido a que tienen una limitada capacidad de dispersión y dependen de las condiciones del ambiente térmico para llevar a cabo sus actividades (Vitt y Caldwell, 2014). Tal es el caso de las especies de lagartijas que son sensibles a las alteraciones en las características del suelo, la estructura vegetal y el microclima (Vega *et al.*, 2000; Amo *et al.*, 2007; Hibbitts *et al.*, 2013; Sutton *et al.*, 2014). Además, las especies de lagartijas responden de manera diferente, de tal forma que mientras algunas son afectadas negativamente por cambios en características ambientales específicas, otras tienen una respuesta neutral o incluso positiva (Jellinek *et al.*, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). A escala de ámbito hogareño, las lagartijas usan y seleccionan microhábitats específicos de los disponibles en el ambiente que satisfacen sus requerimientos de termorregulación, forrajeo, búsqueda de parejas, disponibilidad de refugio y protección contra depredadores (Heatwole, 1977-1978; Huey, 1991; Smith y

Ballinger, 2001). Esta selección de microhábitat es un mecanismo de termorregulación de numerosas especies de lagartijas diurnas, ya que regulan su temperatura corporal al seleccionar microhábitats que les permiten absorber calor directamente del sol (heliotermia) y de los sustratos (tigmotermia) que utilizan (Hertz *et al.*, 1994; Goller *et al.*, 2014; Newbold y MacMahon, 2014). Esta conducta termorreguladora conduce a variaciones interpoblacionales en el uso de un microhábitat en respuesta a la heterogeneidad térmica que experimentan (Adolph, 1990; Asbury y Adolph, 2007). Por otra parte, las especies de lagartijas con un modo de vida sedentario o con una actividad nocturna prefieren microhábitats con una alta disponibilidad de refugios que brindan protección contra depredadores y gran parte de la absorción de calor la obtienen de los sustratos que utilizan (Downes y Shine, 1998; Kearney, 2002; Lisboa y Freire, 2012; Allen *et al.*, 2015).

Las diferencias en las preferencias de las lagartijas sugieren que la alteración del hábitat afecta la respuesta de las especies en función de su capacidad para satisfacer sus requerimientos de nicho (Vega *et al.*, 2000; Amo *et al.*, 2007; Hibbitts *et al.*, 2013; Sutton *et al.*, 2014; Winchell *et al.*, 2018). Por ejemplo, *Anolis cristatellus* y *Anolis stratulus* pueden habitar en el área urbana de Puerto Rico, en donde seleccionan microhábitats alternativos (p. ej., artificiales) con características similares a los que prefieren en los ambientes forestales (Winchell *et al.*, 2018). *Anolis stratulus* prefiere microhábitats con una mayor cobertura de dosel y menor temperatura que *A. cristatellus* en el ambiente forestal, por lo que usa porciones del entorno urbano con mayor disponibilidad de árboles y vegetación cultivada que *A. cristatellus* (Winchell *et al.*, 2018). Aunque diversos estudios reportan respuestas diferenciales entre especies de lagartijas a la alteración del ambiente, se tiene una comprensión limitada de cómo los cambios en las características ambientales afectan la selección de microhábitat a través de diferentes tipos de hábitat a una escala local.

El presente estudio evaluó el uso del hábitat y la selección de microhábitat de dos especies de lagartijas con requerimientos de nicho diferentes en un gradiente

de disponibilidad de recursos en la Reserva de la Biosfera El Cielo (RBEC), en el noreste de México. Las especies consideradas fueron la lagartija espinosa de panza rosada (*Sceloporus variabilis*) y la lagartija nocturna de montaña (*Lepidophyma sylvaticum*), que coexisten en el área de estudio, tienen distintos requerimientos de nicho (Martin, 1958) y que pueden responder diferencialmente al disturbio antropogénico. En la RBEC, *S. variabilis* se localiza en áreas abiertas y caminos, mientras que *L. sylvaticum* comúnmente se restringe a bosques densos con alta humedad (Martin, 1958). Para comprender cómo los cambios en la disponibilidad de recursos afectan la abundancia y distribución de estas dos especies de lagartijas, nuestros objetivos fueron: 1) determinar las variaciones en el uso de diferentes tipos de ambientes presentes en el gradiente; 2) determinar si cada especie seleccionó características de microhábitats específicas de las disponibles en sitios aleatorios; y 3) determinar si tales preferencias cambiaron según los diferentes tipos de ambientes del gradiente. La evaluación de la selección de microhábitat se enfocó sobre la escala de ámbito hogareño (selección de tercer orden; sensu Johnson, 1980), la cual está vinculada a la actividad diaria del animal. *Lepidophyma sylvaticum* es una especie endémica a México bajo “Protección especial” en la NOM-059 (SEMARNAT, 2010) y la selección de microhábitat de esta especie se desconoce. Por lo tanto, es necesario realizar estudios que identifiquen características específicas del hábitat que determinen la presencia de especies y evalúen su capacidad de respuesta a cambios ambientales locales en la disponibilidad de recursos. Tal información permitirá identificar las condiciones ambientales que deben ser conservadas, restauradas o facilitar la inmigración o reintroducción de especies (Stamps y Swaisgood, 2007).

1.1 Hipótesis

El estudio propuso que *S. variabilis*, la especie que utiliza un amplio rango de recursos cambiaría la selección de microhábitats entre un gradiente de diferentes tipos de condiciones ambientales. Por otra parte, se propuso que *L. sylvaticum*, la especie con un uso más restringido de recursos podría ser más selectiva en el uso del microhábitat dentro de cada ambiente del gradiente.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Evaluar el uso de hábitat y selección de microhábitat de *S. variabilis* y *L. sylvaticum* a través de un gradiente de disponibilidad de recursos e identificar las características ambientales que se relacionan con su distribución y abundancia.

1.2.2 Objetivos Específicos

1. Determinar las variaciones en el uso de diferentes tipos de ambientes presentes en el gradiente.
2. Determinar si cada especie selecciona características de microhábitat específicas de aquellas disponibles en sitios aleatorios.
3. Determinar si las preferencias de las especies cambian dependiendo de los diferentes ambientes del gradiente.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Especies de estudio

2.1.1 *Sceloporus variabilis*

Sceloporus variabilis es una lagartija diurna de tamaño pequeño [máxima longitud hocico cloaca (max. LHC) = 72 mm] que se distribuye desde el sur de Texas en EUA, a través del este y sur de México hasta el noroeste y centro de Costa Rica (Chaves *et al.*, 2013). La especie usa una amplia variedad de ambientes tanto naturales como modificados, incluyendo playas, dunas costeras, pastizales, matorrales, bosques tropicales, bosques de niebla y bosques templados (Martin, 1958; Fitch, 1973; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Powell *et al.*, 2016). Los individuos mantienen una temperatura corporal alta (31-36° C) cuando están activos y ocupan gran parte de su tiempo exponiéndose al sol para ganar calor (Bogert, 1949; Fitch, 1973; Benabib y Congdon, 1992). Los individuos presentan ámbitos hogareños pequeños (normalmente se mantienen dentro de un radio de 15 m) y son principalmente terrestres, aunque pueden trepar sobre rocas, troncos caídos,

árboles, así como paredes de construcciones humanas (Martin, 1958; Fitch, 1973; Powell *et al.*, 2016). La especie presenta un dimorfismo sexual, donde los machos tienen una coloración rosada en los costados del cuerpo y parches azules en el vientre (Figura 14). Los machos adultos realizan despliegues conductuales relacionados con la defensa de territorio y el cortejo, principalmente sobre objetos que los hagan más evidentes ante sus congéneres. Las hembras de *S. variabilis* son ovíparas y pueden depositar hasta tres puestas a lo largo del año, cada una de 2-7 huevos (Cruz-Elizalde y Ramírez-Bautista, 2016).



Figura 14. Ejemplar macho adulto de *Sceloporus variabilis*.

2.1.2 *Lepidophyma sylvaticum*

Lepidophyma sylvaticum es una lagartija de tamaño mediano (max. LHC = 110 mm) (Figura 15), con actividad tanto diurna como nocturna. Habita en bosques de galería, bosques tropicales y bosques templados desde Nuevo León hasta Veracruz a través de la Sierra Madre Oriental de México (Martin, 1958; Mendoza-Quijano, 2007;

Lemos-Espinal y Dixon, 2014; Arenas-Moreno *et al.*, 2018). Es una especie de hábitos reclusivos y se encuentra comúnmente debajo de troncos en descomposición, oquedades, así como en grietas de roca (Martin, 1958; Mendoza-Quijano, 2007; Lemos-Espinal y Dixon, 2014). Los individuos mantienen una temperatura corporal de entre 22-28° C (Arenas-Moreno *et al.*, 2018). El dimorfismo sexual no es apreciable externamente y se sugiere que aparentemente no existe una estructura social definida. Las hembras de *L. sylvaticum* son vivíparas y la camada oscila entre 1-7 neonatos que nacen durante primavera y verano (Ramírez-Bautista *et al.*, 2008; Terán-Juárez *et al.*, 2017).



Figura 15. Ejemplar adulto de *Lepidophyma sylvaticum*.

2.2 Área de estudio

La Reserva de la Biósfera El Cielo (RBEC) se localiza en el suroeste de Tamaulipas, en la provincia fisiográfica Sierra Madre Oriental, en el noreste de México. El estudio se llevó a cabo en el sureste de la RBEC, en los alrededores de la localidad Nuevo

Pensar del Campesino, donde se presenta un mosaico de ambientes sin perturbar y otros modificados por la actividad antropogénica. La vegetación original se encuentra modificada por la actividad agrícola, principalmente por el cultivo de nopal (*Nopalea cochenillifera*) y áreas de vegetación secundaria crecen en las parcelas de nopal que fueron abandonadas después de varios años de explotación. La distribución de las parcelas de nopal y los bosques secundarios se reduce hacia el sur, donde colindan con extensas áreas de bosques sin perturbar. El bosque se clasifica como bosque tropical subcaducifolio, donde el estrato arbóreo tiene una altura promedio de 12 a 15 m y la mayoría de los árboles pierden las hojas durante la estación seca (Valiente-Banuet *et al.*, 1995). Las especies más representativas son *Bursera simaruba*, *Lysiloma divaricata*, *Savia sessiliflora*, *Drypetes lateriflora*, *Aphananthe monioca*, *Guazuma ulmifolia*, *Wimmeria concolor*, *Exostema mexicanum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus* spp. y *Beucarnea inermis*. La cubierta de arbustos es usualmente densa y las principales especies del sotobosque son *Randia laetevirens*, *Pisonia aculeata*, *Chamaedorea radicalis*, *Bromelia pinguin* y *Syngonium podophyllum*. Las lianas y epífitas son moderadamente abundantes. El clima es semi-cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 24.6° a 26.5° C y una precipitación anual de entre 788 mm a 1044 mm (Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, 2013). Los suelos están conformados por litosoles y rendzinas poco profundos, con abundantes afloramientos de roca calcárea y una capa superficial rica en materia orgánica (Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, 2013).

2.3 Elección de los sitios de muestreo y características principales

La elección de los sitios de muestreo se realizó a partir de la clasificación de escenas satelitales LANDSAT de los años 1975, 1986, 1996, 2009 y 2014, las cuales fueron obtenidas de Global Visualization Viewer (GLOVIS, glovis.usgs.gov/). Los sitios de muestreo incluyeron un cultivo de nopal, tres sitios de bosque secundario y un sitio no perturbado que representan los principales tipos de uso de suelo y cobertura vegetal en el paisaje (Figura 16C). El cultivo y los sitios de bosques secundario

tuvieron un área mayor de una hectárea, una pendiente menor de 10° y más de 150 m de perímetro adyacente al bosque no perturbado. El nopal es cultivado con el método de roza tumba y quema con algunos árboles dispersos a través del área de cultivo. El suelo está cubierto por afloramientos de rocas calcáreas con acumulaciones de troncos caídos en algunas zonas y con escasa cobertura de materia orgánica. El crecimiento de la maleza se controla manualmente y con ayuda de agroquímicos.

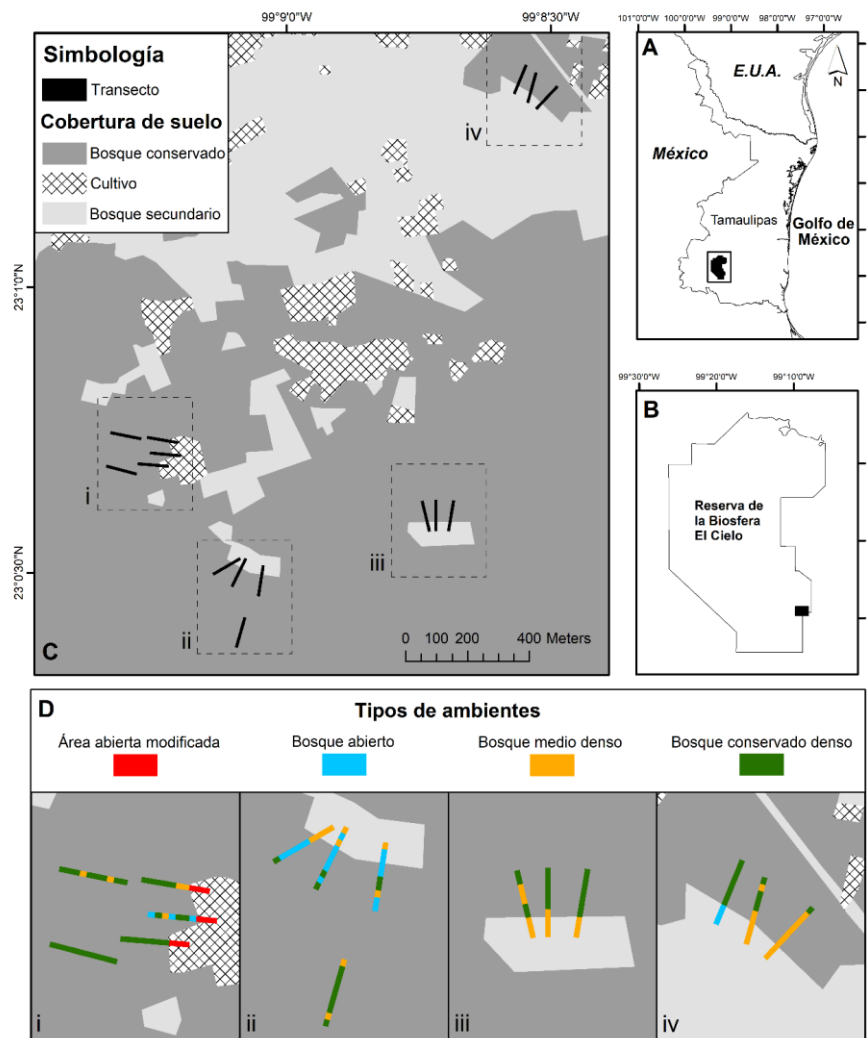


Figura 16. Caracterización del área de estudio: (A) ubicación de la Reserva de la Biosfera El Cielo en Tamaulipas, México; (B) ubicación del paisaje de estudio; (C) principales tipos de uso de suelo y cobertura vegetal y disposición espacial de los transectos de muestreo; y (D) tipos de ambientes que conforman el gradiente estudiado.

Los sitios de bosque secundario fueron parcelas en las que se cultivó nopal durante aproximadamente 10 años, pero fueron abandonadas en las últimas décadas (12-18 años). En estas áreas, existe una abundante capa de materia orgánica sobre el suelo y la cobertura de rocas en los tres sitios es escasa, debido a que fueron removidas durante el mantenimiento de las parcelas. Finalmente, el bosque no perturbado incluyó áreas que no presentaron cambios en su cobertura al menos en los últimos 40 años. Sin embargo, estos bosques están sometidos a extracción selectiva de recursos pétreos y forestales que se emplean localmente para la construcción o como combustible. La cobertura del dosel es variable, debido a la baja densidad de árboles que crecen en áreas con densos afloramientos rocosos, a la caída de árboles y ramas, así como a la extracción selectiva de árboles. Los troncos en descomposición son abundantes, las rocas calcáreas se encuentran regularmente y el suelo está cubierto por una gruesa capa de materia orgánica.

2.4 Caracterización del gradiente

Los cambios en la selección de microhábitat de las lagartijas a lo largo del gradiente de perturbación se evaluaron a partir de la identificación de cuadrantes con características ambientales diferentes. Los sitios con diferente tiempo de perturbación fueron caracterizados a partir de tres transectos por sitio, en los cuales se evaluó la disponibilidad de recursos estructurales que potencialmente experimentan las especies de lagartijas. Los transectos tuvieron 100 m de largo por 8 m de ancho y una separación mínima entre sí de 40 m. Los transectos en el sitio de cultivo de nopal y en los tres sitios de bosque secundario se establecieron desde el área modificada hacia el interior del bosque no perturbado adyacente; cada transecto incluyó 30 m del área modificada y 70 m del bosque no perturbado. Los transectos en el bosque no perturbado se establecieron a partir de una distancia mínima de 70 m con respecto al borde más cercano.

Este diseño permite identificar las variaciones ambientales que se presentan a través de un sitio modificado a uno no perturbado. Cada transecto fue dividido en 10 cuadrantes (10 m × 8 m) para estimar las variaciones en la disponibilidad de recursos. En cada cuadrante se registraron dos variables micro-climáticas y 12 de la estructura del ambiente. Las variables micro-climáticas incluyeron a la temperatura y humedad relativa, las cuales reflejan las variaciones del ambiente térmico e hídrico (Vitt y Caldwell, 2014). Estas dos variables fueron obtenidas a partir de interpolaciones elaboradas mediante distancia inversa ponderada en ArcMap con datos de 13 registradores automáticos HOBO Pro v2 (OnSet) distribuidos en el área de los transectos (aprox. 34,000 m², pixel = 1 m) de cada sitio. Los registradores fueron colocados a 10 cm sobre el suelo sujetos a una estaca, separados 30 m entre sí (cinco en el transecto central y cuatro en los transectos laterales) y programados para registrar datos en intervalos de 15 min. El conjunto de datos de estas variables se restringió a las horas de actividad de las lagartijas en el área (Vitt *et al.*, 1998) y fueron obtenidos durante el periodo de muestreo de lagartijas de las 0900-1700 horas.

Las variables de la estructura del ambiente incluyeron la cobertura de rocas, escombros leñosos (cubierta superficial de ramas y troncos), materia orgánica, suelo desnudo y vegetación (herbácea y arbustiva); el número de troncos caídos, afloramientos de rocas (sobresalen > 1 m por encima del suelo) y árboles con una circunferencia a la altura del pecho (CAP) < 10 cm, 10-30 cm, 30-100 cm, > 100 cm; así como la cobertura del dosel. Tales variables reflejan las características ambientales de los sitios en donde las especies son activas, los refugios potenciales y el hábitat (Martin, 1958; Fitch, 1973; Lemos-Espinal y Dixon, 2014; Powell *et al.*, 2016). La estimación de la cobertura de rocas, escombros leñosos, materia orgánica, suelo desnudo y vegetación se realizó visualmente en los cuadrantes como porcentajes y el error de estimación se minimizó al dividir el cuadrante en cuatro segmentos de 2.5 × 2.5 m; todas las estimaciones fueron hechas por el mismo observador. El número de troncos caídos, afloramientos de rocas y árboles con distinta CAP se contaron directamente en el cuadrante. Por último, la cobertura

del dosel se calculó a partir de una fotografía hemisférica obtenida al centro del cuadrante con un lente ojo de pescado (Canon EF 8-15mm F/4L USM) adaptado a una cámara digital (Canon 6D) y procesada con el software ImageJ (Abràmoff *et al.*, 2004).

Los cuadrantes evaluados ($n = 150$) fueron agrupados en función de las características ambientales con el análisis de k-medias generalizado. Este análisis busca la combinación de objetos para formar grupos que minimicen la varianza dentro de los grupos y maximicen la varianza entre ellos; es una prueba análoga a una “ANOVA en reversa”, en donde la prueba de significancia en el ANOVA evalúa la variabilidad entre grupos contra la variabilidad dentro del grupo (McGarigal *et al.*, 2000). Previo al análisis, se examinó la correlación entre variables para evitar la colinealidad. Las variables con los valores más altos de correlación fueron el número de afloramientos de rocas con la cobertura de rocas (Correlación de Spearman $r_s = 0.63$, $p < 0.01$) y la humedad relativa con la cobertura del dosel (Correlación de Spearman $r_s = 0.59$, $p < 0.01$). Las variables número de afloramientos de roca y la humedad relativa fueron excluidas del análisis. El número de grupos fue definido por un análisis de agrupación aglomerativo usando distancias Euclidianas y la regla de amalgamación de Ward. Se determinaron cuatro grupos a partir de los pasos de agrupamiento sucesivos del gráfico de distancias de unión. El análisis de k-medias validó los cuatro grupos de cuadrantes (tipos de ambientes) que maximizaron la variabilidad en la disponibilidad de recursos de los transectos evaluados, donde la cobertura del dosel fue la variable que aportó las mayores variaciones. Por lo tanto, los grupos reflejaron un gradiente de densidad del bosque con tipos de ambientes denominados a continuación como: 1) área abierta modificada, 2) bosque abierto, 3) bosque medio denso y 4) bosque no perturbado denso (Tabla 7, Figura 16D).

Tabla 7. Características bióticas y abióticas de cuatro tipos de ambientes que caracterizan un gradiente de disponibilidad de recursos en las tierras bajas de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. La tabla muestra los valores promedio de las variables $\pm$ ES, los valores de la prueba de F y los valores de significancia del ANOVA derivado del análisis de agrupamiento K-medias generalizado.

Variable	Tipo de ambiente*				F	p
	1	2	3	4		
Cobertura de dosel (%)	8.6 $\pm$ 4.5	54.6 $\pm$ 3.1	70.2 $\pm$ 1.8	77.2 $\pm$ 1.3	91.8	0.000
Cobertura de rocas (%)	46.1 $\pm$ 5.4	19.3 $\pm$ 2.7	12.9 $\pm$ 1.2	42.2 $\pm$ 1.2	82.5	0.000
Cobertura de materia orgánica (%)	15.3 $\pm$ 2.1	23.0 $\pm$ 2.2	49.4 $\pm$ 1.1	27.2 $\pm$ 1.1	75.0	0.000
Cobertura de vegetación (%)	23.3 $\pm$ 4.0	48.8 $\pm$ 2.2	31.3 $\pm$ 1.2	23.8 $\pm$ 0.7	57.9	0.000
Cobertura de suelo desnudo (%)	10.3 $\pm$ 3.5	0.4 $\pm$ 0.2	0.3 $\pm$ 0.1	0	44.4	0.000
Temperatura ambiental (°C)	31.3 $\pm$ 0.5	28.3 $\pm$ 0.1	27.7 $\pm$ 0.1	27.8 $\pm$ 0.1	39.2	0.000
Árboles con CAP < 10 cm	2.3 $\pm$ 0.7	31.8 $\pm$ 2.7	37.3 $\pm$ 2.0	22.6 $\pm$ 1.1	31.0	0.000
Número de troncos caídos	6.1 $\pm$ 1.0	3.2 $\pm$ 0.4	2.0 $\pm$ 0.2	1.8 $\pm$ 0.11	25.9	0.000
Árboles con CAP 10-30 cm	0.1 $\pm$ 0.1	11.0 $\pm$ 0.8	13.3 $\pm$ 0.9	9.0 $\pm$ 0.3	25.0	0.000
Cobertura de escombros leñosos (%)	4.8 $\pm$ 1.0	8.2 $\pm$ 0.4	5.9 $\pm$ 0.2	6.5 $\pm$ 0.2	8.0	0.000
Árboles con CAP > 100 cm	0	0.3 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.08	7.0	0.000

* 1: Área abierta modificada; 2: Bosque abierto; 3: Bosque medio denso; 4: Bosque no perturbado denso

El área abierta modificada (Figura 16Di; $n = 9$ cuadrantes) fue el ambiente más perturbado debido a la práctica de roza y quema. Esta área presentó una escasa cobertura de dosel, la mayor cobertura de rocas, la menor cobertura de vegetación, la mayor cobertura de suelo desnudo, una alta temperatura ambiental, el menor número de árboles y el mayor número de troncos caídos. El bosque abierto (Figura 16Di, ii, iv; $n = 23$ cuadrantes) fue un ambiente con moderada cobertura de dosel, la mayor cobertura vegetal y con la mayor cobertura de escombros leñosos en el suelo. El bosque medio denso (Figura 16Di, ii, iii, iv; $n = 43$ cuadrantes) se caracterizó por una alta cobertura de dosel, la menor cobertura de rocas, la mayor cobertura de materia orgánica, la menor temperatura ambiental y el mayor número de árboles jóvenes (CAP de < 10-30 cm). Por último, el bosque no perturbado denso

(Figura 16Di, ii, iii, iv; $n = 75$ cuadrantes) correspondió a sitios con la mayor cobertura de dosel, una alta cobertura de rocas, el menor número de troncos caídos y el mayor número de árboles grandes ($CAP > 100$ cm); este es el ambiente menos perturbado en el gradiente.

2.5 Muestreo de lagartijas

El muestreo de lagartijas se realizó durante los años 2016 (febrero-abril y agosto-octubre) y 2017 (abril, junio y septiembre). La evaluación se realizó simultáneamente por dos personas e incluyó el uso de censos visuales de intensidad media, que consistieron en caminar a lo largo de los transectos para registrar los individuos visibles (Guyer y Donnelly, 2012), y búsqueda activa de individuos en microambientes específicos (p. ej., grietas, bajo troncos caídos, en vegetación etc.). Los registros incluyeron sólo a las lagartijas observadas a 4 m de cada lado del transecto y hasta 4 m de altura para minimizar el sesgo de la variación en la detección de las especies. El muestreo se realizó de las 0900 a las 1700 h y cada uno de los 15 transectos fue evaluado en aproximadamente 120 min. Los transectos fueron recorridos en 10 ocasiones a lo largo del estudio (= 20 horas por persona), dando un esfuerzo de muestreo total fue de 300 horas por persona. Los sitios, transectos y los puntos de inicio de los transectos (p. ej., norte-sur o este-oeste y viceversa) fueron muestreados en orden aleatorio con una función de aleatorización en Excel.

La información que se registró de cada individuo observado de *S. variabilis* y *L. sylvaticum* incluyó el tipo de ambiente (área abierta modificada, bosque abierto, bosque medio denso o bosque no perturbado denso), el tipo de microambiente (rocas, troncos, grieta, entre otros) en el que fue observado por primera vez y las características del microhábitat en cuadrantes de 1 m x 1 m (Hibbitts *et al.*, 2013). La caracterización de los microhábitats se realizó a partir de nueve variables que reflejan la estructura física y biótica que influyen en la selección que experimentan los individuos: 1) número de arbustos con diámetro basal (DB) ≥ 1 cm y altura ≥ 1 m, 2) profundidad de materia orgánica (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Carvajal-

Cogollo y Urbina-Cardona, 2015), 3-7) porcentaje de cubierta de herbáceas, hojarasca, rocas, troncos caídos y suelo desnudo (Castilla y Bauwens, 1992; Newbold y MacMahon, 2014; Peñalver-Alcázar *et al.*, 2016); así como 8) la distancia más cercana al primer árbol, 9) la distancia más cercana al segundo árbol (cubierta vegetal protectora, Martín y Salvador, 1995) con CAP ≥ 10 cm. La caracterización de los microhábitats potencialmente disponibles se realizó a partir del muestreo de 335 cuadrantes elegidos al azar con una separación mínima aproximada de 4 m, a lo largo de los transectos.

2.6 Análisis de datos

El uso de hábitat fue evaluado al comparar la frecuencia observada de individuos de cada especie en los tipos de ambientes con respecto a la frecuencia esperada si se distribuyeran homogéneamente, a partir de la prueba de Chi cuadrada (X^2). La hipótesis nula fue que la frecuencia observada de lagartijas en cada tipo de ambiente fue similar al promedio (Zar, 2007). Las diferencias en el uso de los tipos de ambientes se determinaron cuando se rechazó la hipótesis nula. La contribución de cada categoría a la prueba de X^2 se reportó para identificar los tipos de ambientes que fueron usados con mayor frecuencia de lo esperado.

La selección de microhábitat se determinó a partir de la comparación de las características de los microhábitats donde fueron observadas las lagartijas con respecto a las características de los microhábitats disponibles (Johnson *et al.*, 2006). El concepto de microhábitat adoptado en este estudio se define como los recursos y condiciones presentes en un área que permiten la presencia de un organismo de una especie particular (Hall *et al.*, 1997). La comparación se realizó con el análisis de funciones discriminantes (AFD), el cual es un análisis multivariado que genera funciones ortogonales (raíces) que concentran la mayor variación a partir de la combinación lineal de las variables originales para discriminar entre las observaciones de los grupos (McGarigal *et al.*, 2000). La selección sucedió cuando las características estructurales del microhábitat observado fueron estadísticamente diferentes de las características de los microhábitats potencialmente disponibles

para cada tipo de ambiente. La significancia estadística de la discriminación entre grupos se determinó a partir del valor de F (variación dentro y entre grupos) y su correspondiente valor de P (probabilidad de que la hipótesis nula fue cierta). La comparación entre las medias de las variables canónicas de cada uno de los grupos (centroides) se realizó a partir de los valores de F asociados a las distancias de Mahalanobis y sus respectivos valores de P .

La interpretación de los resultados se realizó sólo con las raíces que aportaron variación significativa a la discriminación entre grupos, las cuales fueron determinadas por la prueba sucesiva de Chi cuadrada. Esta prueba evalúa la significancia de todas las raíces combinadas, después de remover la primera raíz y estimar la significancia de las raíces restantes, etc. Los atributos de microhábitat que discriminaron mejor entre grupos fueron identificados por los valores de la estructura de factores, que indican la correlación entre el valor de las variables originales con respecto a las raíces. Los centroides se graficaron a lo largo de los ejes de las raíces para ilustrar la separación entre los grupos comparados. Se evaluó el supuesto de normalidad multivariada para cada grupo (tipos de ambientes usados y disponibles) de ambas especies usando el coeficiente de Mardia de asimetría y curtosis, y la prueba de Doornik y Hansen. La normalidad multivariada no se cumplió ($P = < 0.001$) para las observaciones del área abierta modificada ($n = 56$) y el bosque no perturbado denso ($n = 36$) para *S. variabilis*; el bosque no perturbado denso ($n = 61$) para *L. sylvaticum*; y en los cuatro tipos de ambientes ($n = 51-150$) para los microhábitats disponibles. Sin embargo, el AFD no hace fuertes suposiciones de normalidad como otros métodos estadísticos y un tamaño de muestra de al menos 20 observaciones suele ser adecuado para garantizar la solidez de cualquier prueba inferencial (© StatSoft, Inc. 2018). Se analizó el conjunto de datos para cada especie, debido a que la selección de microhábitat no difirió entre las estaciones seca y húmeda para *S. variabilis* (AFD: $P = 0.2575$) y para *L. sylvaticum* (AFD: $P = 0.7080$). El análisis de los datos se realizó utilizando el software Statistica 12.0 (© StatSoft, Inc. 2018). Para la significancia estadística de los análisis calculados se consideró una $\alpha = 0.05$.

III. RESULTADOS

3.1 Uso de hábitat

El número total de lagartijas observadas fue de 182, de las cuales 104 individuos fueron de *S. variabilis* y 78 de *L. sylvaticum*. El 84% de las lagartijas se registraron en el bosque no perturbado denso ($n = 97$) y en el área abierta modificada ($n = 56$). La frecuencia de individuos entre los tipos de ambientes fue estadísticamente diferente, tanto para *S. variabilis* ($X^2 = \text{g.l.} = 3 \text{ } 69.3, P < 0.001$) como para *L. sylvaticum* ($X^2 = \text{g.l.} = 2 \text{ } 70.69, P < 0.001$). *Sceloporus variabilis* fue más frecuente en el área abierta modificada, donde hubo una alta exposición solar (8% de cubierta de dosel) y una temperatura ambiental cercana a los 31°C. *Lepidophyma sylvaticum* fue más frecuente en el bosque no perturbado denso, caracterizado por áreas con una alta cobertura de dosel (77%), una temperatura ambiental de aproximadamente 27°C y una alta cobertura de rocas ($> 40\%/m^2$). Además, *L. sylvaticum* estuvo ausente en el área abierta modificada. La frecuencia de ambas especies en el bosque abierto y el bosque medio denso fue baja (Tabla 8).

Tabla 8. Frecuencia de *S. variabilis* y *L. sylvaticum* en cuatro tipos de ambientes del bosque tropical de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Los valores entre paréntesis indican el aporte a la prueba de Chi-cuadrada (X^2) y los valores en negritas corresponden a las categorías más usadas.

Categoría	<i>S. variabilis</i>	<i>L. sylvaticum</i>
Tipo de ambiente	$X^2 = 69.3, P < 0.001$	$X^2 = 70.69, P < 0.001$
Área abierta modificada	56 (34.61)	-
Bosque abierto	7 (13.88)	9 (11.11)
Bosque medio denso	5 (16.96)	8 (12.46)
Bosque no perturbado denso	36 (3.84)	61 (47.11)

3.2 Selección de microhábitat en *S. variabilis*

Las lagartijas de la especie *S. variabilis* realizaron una selección del microhábitat, debido a que los atributos de los microhábitats donde fueron observadas fueron

diferentes a las características de los microhábitats disponibles (Wilks' lambda = 0.2047, $F_{35,1798} = 23.53$, $P < 0.001$). La selección del microhábitat se observó en los cuatro tipos de ambientes, los cuales tuvieron microhábitats disponibles diferentes entre sí (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de probabilidad (P , diagonal superior) y radio de F (F , diagonal inferior) de las comparaciones entre los microhábitats disponibles (D) y usados (U) por *S. variabilis* en cuatro tipos de ambientes.

Grupo	D1	D2	D3	D4	U1	U2	U3	U4
D1 Área abierta modificada		0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 1	0.000 0	0.000 0
D2 Bosque abierto	67.6 2		0.002 1	0.000 0	0.000 0	0.001 2	0.000 6	0.000 0
D3 Bosque medio denso	90.2 2	3.81		0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0
D4 Bosque no perturbado denso	92.2 3	9.67	9.85		0.000 0	0.000 2	0.000 0	0.000 0
U1 Área abierta modificada	6.78	76.33	107.7 9	107.8 0		0.000 2	0.000 0	0.000 0
U2 Bosque abierto	4.99	4.09	6.57	4.93	4.85		0.293 9	0.019 3
U3 Bosque medio denso	8.48	4.37	6.74	6.81	6.70	1.23		0.000 3
U4 Bosque no perturbado denso	36.3 1	15.17	20.30	8.47	35.99	2.72	4.67	

Las primeras tres raíces del AFD aportaron variación significativa en la discriminación de los atributos de los microhábitats usados y disponibles en los cuatro tipos de ambientes (Raíz 1: Eigenvalor = 2.3994, $X^2_{35} = 684.42$, $P < 0.001$; Raíz 2: Eigenvalor = 0.2358, $X^2_{24} = 156.43$, $P < 0.001$; Raíz 3: Eigenvalor = 0.1275, $X^2_{15} = 65.07$, $P < 0.001$). La interpretación de los resultados se realizó con las dos primeras raíces, debido a que explicaron el 94.2% de la variación de los datos. Las variables del microhábitat que fueron incluidas en el modelo fueron la cobertura de rocas, troncos caídos y hojarasca, la profundidad de materia orgánica y el número de arbustos (Tabla 10). Las variables que discriminaron entre los microhábitats utilizados y disponibles fueron la cobertura de hojarasca para la Raíz 1 y la cobertura de rocas y profundidad de la materia orgánica para la Raíz 2 (Tabla 10).

Los microhábitats disponibles fueron diferentes entre los cuatro ambientes, donde los sitios del bosque abierto presentaron la mayor cobertura de hojarasca (más del 70%), mientras que el área abierta modificada fue en donde se presentó la menor cobertura de hojarasca. Los microhábitats en donde se observó *S. variabilis* fueron diferentes entre los cuatro ambientes, excepto entre el bosque medio denso y el bosque abierto. Los microhábitats disponibles y seleccionados en los distintos tipos de ambientes fueron diferentes en el porcentaje de la cobertura de hojarasca (Tabla 10, Figura 17A). Los microhábitats seleccionados por *S. variabilis* presentaron un menor porcentaje de hojarasca, menor profundidad de materia orgánica y mayor cobertura de rocas que en comparación con los microhábitats disponibles (Tabla 10).

Tabla 10. Valores promedio ($\pm$ ES) para las variables del microhábitat disponible (D) y usado (U) por *Sceloporus variabilis* en cuatro tipos de ambientes y estructura de factores para las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes.

Tipo de ambiente		Variable de microhábitat				
		Hojarasca (%)	Profundidad de materia orgánica (mm)	Rocas (%)	Troncos caídos (%)	Número de arbustos
Área abierta modificada	D	20.14 $\pm$ 2.50	1.0 $\pm$ 0.07	37.65 $\pm$ 3.75	8.27 $\pm$ 1.35	1.78 $\pm$ 0.26
	U	11.82 $\pm$ 1.85	0.78 $\pm$ 0.08	53.30 $\pm$ 3.80	11.68 $\pm$ 2.10	1.17 $\pm$ 0.16
Bosque abierto	D	72.90 $\pm$ 2.88	2.02 $\pm$ 0.06	16.11 $\pm$ 2.70	7.44 $\pm$ 1.54	3.72 $\pm$ 0.42
	U	48.0 $\pm$ 9.88	1.45 $\pm$ 0.15	29.35 $\pm$ 11.27	9.50 $\pm$ 4.97	1.14 $\pm$ 0.34
Bosque medio denso	D	82.29 $\pm$ 1.80	2.40 $\pm$ 0.09	6.37 $\pm$ 1.42	6.52 $\pm$ 1.16	3.27 $\pm$ 0.41
	U	56.20 $\pm$ 17.33	1.12 $\pm$ 0.19	19.0 $\pm$ 12.12	21.0 $\pm$ 17.38	1.0 $\pm$ 0.31
Bosque no perturbado denso	D	64.37 $\pm$ 1.92	2.55 $\pm$ 0.05	26.38 $\pm$ 1.95	5.70 $\pm$ 0.78	2.56 $\pm$ 0.20
	U	43.0 $\pm$ 3.79	2.38 $\pm$ 0.14	39.91 $\pm$ 4.02	12.86 $\pm$ 3.28	1.30 $\pm$ 0.23
Promedio		54.56 $\pm$ 1.52	2.0 $\pm$ 0.04	27.46 $\pm$ 1.29	7.96 $\pm$ 0.61	2.43 $\pm$ 0.12
Raíz (loadings)	1	0.740	0.628	-0.333	-0.086	0.170
	2	-0.552	0.625	0.645	0.067	-0.374

3.3 Selección de microhábitat en *L. sylvaticum*

Lepidophyma sylvaticum mostró selección del microhábitat (Wilks' lambda = 0.4635, $F_{20,1168} = 15.24$, $P < 0.001$). La selección del microhábitat se observó en los tres

tipos de ambientes, los cuales presentaron diferencias con respecto a sus microhábitats disponibles (Tabla 11).

Tabla 11. Valores de probabilidad (P , diagonal superior) y radio de F (F , diagonal inferior) de las comparaciones entre los microhábitats disponibles (D) y usados (U) por *L. sylvaticum* en tres tipos de ambientes.

Grupo	D1	D2	D3	U1	U2	U3
D1 Bosque abierto		0.0017	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
D2 Bosque medio denso	4.39		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
D3 Bosque no perturbado denso	9.05	10.82		0.0004	0.0007	0.0000
U1 Bosque abierto	7.80	11.11	5.13		0.6481	0.2156
U2 Bosque medio denso	7.62	9.53	4.92	0.62		0.1651
U3 Bosque no perturbado denso	52.47	67.42	42.08	1.45	1.63	

Las primeras dos raíces del AFD fueron significativas (Raíz 1: Eigenvalor = 0.9654, $X^2_{20} = 272.95$, $P < 0.001$; Raíz 2: Eigenvalor = 0.0685, $X^2_{12} = 33.07$, $P < 0.001$) y en conjunto explicaron el 97.4% de la variación de los datos. Las variables del microhábitat que fueron incluidas en el modelo fueron la cobertura de rocas y herbáceas, la profundidad de materia orgánica y el número de arbustos. Las variables que discriminaron entre los microhábitats utilizados y disponibles fueron el porcentaje de rocas para la Raíz 1 y la profundidad de materia orgánica, para la Raíz 2 (Tabla 12).

Los microhábitats disponibles fueron diferentes entre los tres ambientes, donde los sitios del bosque no perturbado denso presentaron el mayor porcentaje de rocas (más del 25 %), mientras que en el bosque abierto se presentó el menor porcentaje de rocas. Los microhábitats utilizados por *L. sylvaticum* fueron similares entre los tipos de ambientes. Los microhábitats disponibles y los seleccionados por *L. sylvaticum* en los tres tipos de ambientes fueron diferentes en el porcentaje de la cobertura de rocas (Tabla 12, Figura 17B). Los microhábitats seleccionados por *L. sylvaticum* presentaron un mayor porcentaje de rocas y herbáceas, así como una

menor cantidad de arbustos en comparación con los microhábitats disponibles (Tabla 12).

Tabla 12. Valores promedio ($\pm$ SE) para las variables del microhábitat disponible (D) y usado (O) por *Lepidophyma sylvaticum* en tres tipos de ambientes y estructura de factores para las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes.

Tipo de ambiente		Variable de microhábitat			
		Rocas (%)	Número de arbustos	Profundidad de materia orgánica (mm)	Herbáceas (%)
Bosque abierto	D	16.11 $\pm$ 2.70	3.72 $\pm$ 0.42	2.02 $\pm$ 0.06	3.12 $\pm$ 0.28
	U	53.33 $\pm$ 8.36	0.77 $\pm$ 0.32	2.04 $\pm$ 0.14	3.22 $\pm$ 1.25
Bosque medio denso	D	6.37 $\pm$ 1.42	3.27 $\pm$ 0.41	2.40 $\pm$ 0.09	4.21 $\pm$ 0.53
	U	48.87 $\pm$ 12.85	0.75 $\pm$ 0.31	2.08 $\pm$ 0.40	6.0 $\pm$ 2.23
Bosque conservado denso	D	26.38 $\pm$ 1.95	2.56 $\pm$ 0.20	2.55 $\pm$ 0.05	3.51 $\pm$ 0.26
	U	65.17 $\pm$ 2.93	0.55 $\pm$ 0.13	2.45 $\pm$ 0.12	4.33 $\pm$ 0.52
Promedio		28.34 $\pm$ 1.53	2.48 $\pm$ 0.15	2.39 $\pm$ 0.04	3.77 $\pm$ 0.19
Raíz (loadings)	1	0.916	-0.397	0.049	0.064
	2	0.139	0.216	-0.973	-0.131

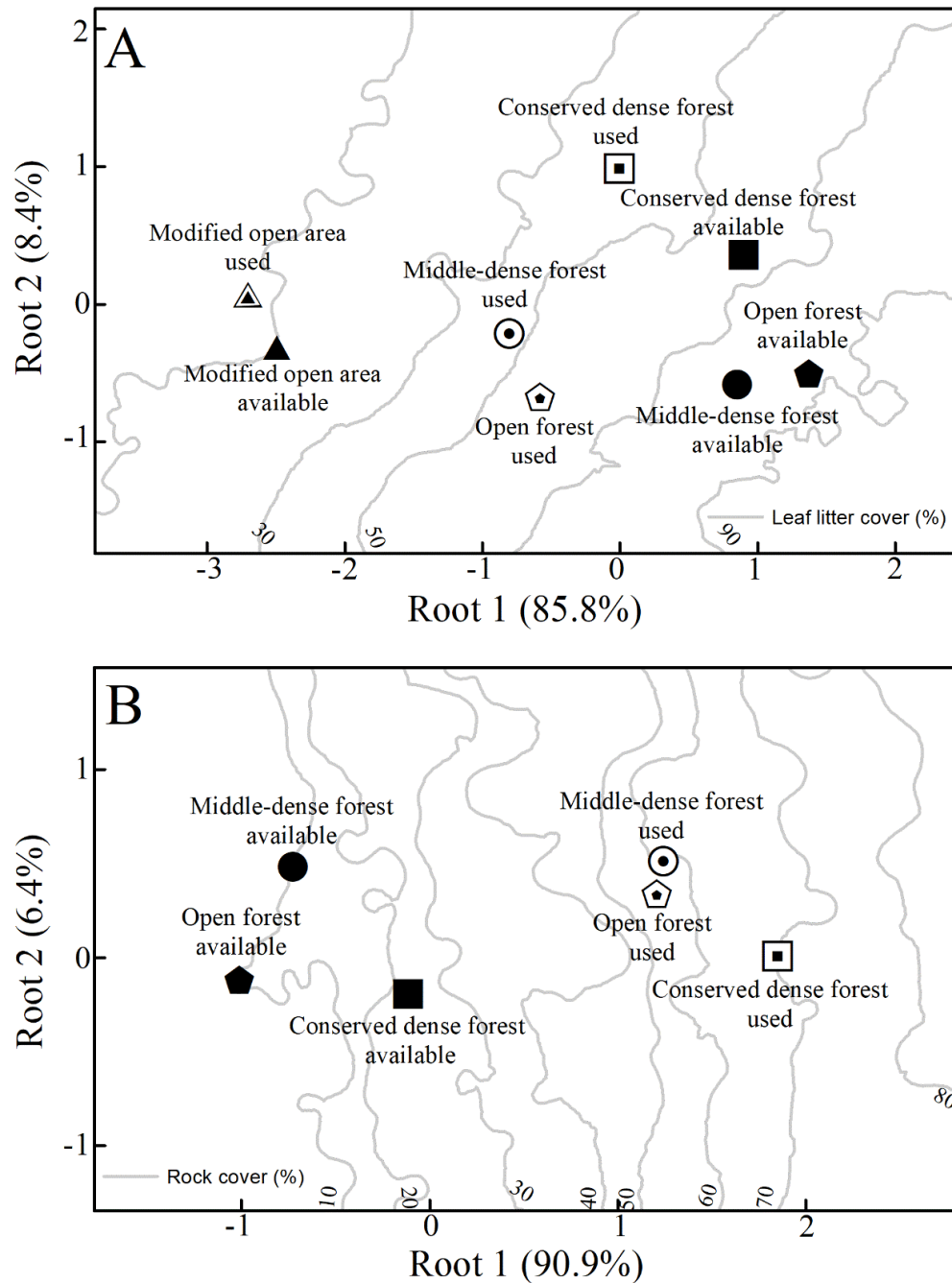


Figura 17. Posición de los centroides de las características de los microhábitats disponibles y usados por los individuos de *S. variabilis* (A) y *L. sylvaticum* (B) en cuatro tipos de ambientes. Los contornos muestran la interpolación del porcentaje de cobertura de hojarasca (A) y la cobertura de rocas (B) en el espacio canónico que diferencia a los microhábitats utilizados por las dos especies de reptiles.

IV. DISCUSIÓN

Este estudio documentó una respuesta opuesta de dos especies de lagartijas con diferentes requerimientos de nicho a la disponibilidad de las características del hábitat en un paisaje alterado por el humano. El presente estudio postuló que habría diferencias en las abundancias de *S. variabilis* y *L. sylvaticum* entre ambientes no alterados y modificados, debido a que *S. variabilis* utiliza una variedad de recursos más amplia que *L. sylvaticum* (Martin, 1958; Fitch, 1973; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Powell *et al.*, 2016). Sin embargo, probamos si la selección de hábitat de las dos especies con diferentes requerimientos de nicho cambia a lo largo de un gradiente de disturbio o si tal selección permanece constante. Encontramos que *S. variabilis* seleccionó microhábitats con diferentes características a lo largo del gradiente ambiental, mientras que *L. sylvaticum* sólo seleccionó microhábitats con características ambientales similares entre sí. Las especies limitan su actividad a sitios con características ambientales particulares y son sensibles a la perturbación ambiental (Vega *et al.*, 2000; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Hibbitts *et al.*, 2013; Sutton *et al.*, 2014). Las especies que habitan en ambientes modificados a menudo usan microhábitats alternativos que ofrecen condiciones estructurales y térmicas similares a aquellos que ocupan en ambientes naturales (Winchell *et al.*, 2018). *Sceloporus variabilis* usa diferentes características del microhábitat en ambientes modificados y no perturbados (Martin, 1958; Fitch, 1973; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Powell *et al.*, 2016), mientras que como ya se mencionó antes *L. sylvaticum* usa características de microhábitat similares. Por lo tanto, la plasticidad de la selección de hábitat podría contribuir a las diferencias de abundancia entre *S. variabilis* y *L. sylvaticum*.

Los resultados son consistentes con estudios previos donde muestran que la estructura del ambiente biótico y abiótico son componentes importantes que afectan la abundancia y distribución espacial de los reptiles (Jellinek *et al.*, 2004; Barrows *et al.*, 2006; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). La variación en la cobertura de dosel fue

el principal determinante de la respuesta diferencial de las especies. *Lepidophyma sylvaticum* evitó las áreas abiertas modificadas y fue más abundante hacia el interior del bosque, mientras que una alta abundancia de *S. variabilis* se observó en áreas abiertas modificadas.

Las lagartijas del género *Sceloporus* (incluyendo *S. variabilis*) usan áreas modificadas con abundantes restos leñosos caídos y/o una reducida cobertura de dosel (Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Sutton *et al.*, 2014). Esta estrategia incrementa su exposición a radiación solar y les permite absorber calor desde varios tipos de sustratos rocosos o leñosos, los cuales permiten mantener su temperatura corporal preferida (Bogert, 1949; Fitch, 1973; Benabib y Congdon, 1992). Además, los machos adultos usan diversos objetos para ser más conspicuos ante sus congéneres y muestran un comportamiento agonista para defender su territorio o cortejar hembras (Martins, 1993). Las lagartijas heliotérmicas experimentan una reducción de la abundancia hacia el interior del bosque, debido a que las oportunidades de termorregulación dependen de la presencia de claros en el dosel para elevar su temperatura corporal (Vitt *et al.*, 1998; Sartorius *et al.*, 1999; Vitt y Caldwell, 2001; Vitt *et al.*, 2009).

La selección de hábitat tiene consecuencias directas sobre los procesos fisiológicos que afectan el desempeño individual (Huey, 1991), por lo tanto, se esperaba que los cambios bióticos y abióticos en las características del hábitat impactaran las poblaciones de lagartijas. La conversión del bosque y los disturbios de la cobertura del dosel modifican el ambiente térmico local y las lagartijas que usan hábitat abiertos tienden a ser afectadas positivamente mientras que las lagartijas que requieren de hábitats con una cobertura forestal cerrada tienden a ser afectadas negativamente (Smith y Ballinger, 2001). Encontramos que *S. variabilis* incrementó sus abundancias en áreas forestadas modificadas, contrario a *L. sylvaticum* que se vió afectada negativamente por esta práctica de uso de suelo. Hacia el interior del bosque, las lagartijas heliotérmicas experimentan una disminución en la abundancia porque sus oportunidades de termorregulación

dependen de los claros del dosel (Vitt *et al.*, 1998; Sartorius *et al.*, 1999; Vitt y Caldwell, 2001; Vitt *et al.*, 2009). En contraste, las especies del género *Lepidophyma* habitan el piso de bosques densos o en cuevas y su temperatura corporal es influenciada importantemente por las variaciones térmicas del ambiente (Brusch *et al.*, 2016; Arenas-Moreno *et al.*, 2018); estas lagartijas pueden tener una capacidad reducida para adaptarse fisiológicamente al cambio ambiental (Brusch *et al.*, 2016). Las rocas parecen ser otro factor limitante, ya que las áreas forestales con condiciones térmicas apropiadas, pero con una baja cobertura de rocas, rara vez fueron usadas por *L. sylvaticum*. La conectividad entre poblaciones de *L. sylvaticum* rodeadas de bosques modificados podría verse favorecida en áreas con un alto porcentaje de rocas, cubierta vegetal y un dosel > 50%/m².

La especificidad de microhábitat de *L. sylvaticum* puede explicar su baja abundancia en los ambientes modificados, los cuales presentaron significativamente una menor cobertura de rocas que la disponible en el bosque no perturbado denso. Algunas especies de ectotermos nocturnos se encuentran restringidas a grietas de rocas (Croak *et al.*, 2008, 2012), debido a que proporcionan protección contra depredadores, sitios de percha y un microhábitat térmicamente adecuado (Downes y Shine, 1998; Kearney, 2002; Lisboa y Freire, 2012; Allen *et al.*, 2015). Encontramos que la mayoría de los individuos de *L. sylvaticum* se encontraron reclusos en sus refugios o en otros sustratos al menos a 30 centímetros de distancia de grietas de roca. *Lepidophyma sylvaticum* probablemente tiene un ámbito hogareño pequeño, ya que algunos de los individuos se observaron en las mismas grietas a lo largo del estudio y este hábito parece ser una característica de otras lagartijas de la familia Xantusiidae (Fellers y Drost, 1991). Por lo tanto, la disponibilidad de sitios de refugio adecuados es un factor importante que determina la distribución y abundancia de *L. sylvaticum* a escala local.

La variabilidad ambiental es a menudo ignorada en los estudios que analizan cambios en la abundancia de las especies a escala local (p. ej. Bragg *et al.*, 2005; Hitchen *et al.*, 2011). Este estudio respalda otras investigaciones que muestran

asociaciones entre la heterogeneidad ambiental espacial y la presencia de especies con base en el uso de diferentes variables estructurales y microclimáticas (Jellinek *et al.*, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006). El análisis de funciones discriminantes (AFD) pueden identificar condiciones ambientales asociadas con la presencia de las especies, así como predecir las áreas potenciales de ocupación (Rubio y Carrascal, 1994; Block *et al.*, 1998). Las funciones de selección de recursos y la regresión logística condicional son otro conjunto de técnicas alternativas para cuantificar la selección del hábitat (Manly *et al.*, 2002; Keating y Cherry, 2004). Sin embargo, estas herramientas pueden ser inapropiadas para estimar la selección de hábitat en estudios donde se comparan las características de microhábitat usadas y disponibles (Keating y Cherry, 2004). Nuestro diseño de uso-disponible produce una muestra aleatoria de características de microhábitat utilizadas por las especies de lagartijas y una segunda muestra aleatoria de microhábitats potenciales disponibles en el área de estudio, pero no sabemos si las lagartijas utilizan los microhábitats disponibles. Estudios recientes muestran que un diseño de caso-control es un mejor enfoque en la evaluación de la selección de hábitat, porque las probabilidades de uso se estiman para las condiciones disponibles de cada lugar utilizado (Duchesne *et al.*, 2010; Ortega *et al.*, 2019). En este estudio no se encontraron diferencias temporales en la selección de hábitat; sin embargo, representa una fracción de la actividad diurna de *S. variabilis* y *L. sylvaticum*. Por lo tanto, es necesario desarrollar estudios conductuales para analizar los cambios diurnos de la selección de hábitat. También se necesita más trabajo para contribuir al conocimiento de cómo los cambios en la disponibilidad de recursos influyen en la selección del hábitat en paisajes modificados, lo que facilitará la toma de decisiones por parte de los administradores de recursos naturales.

V. CONCLUSIONES

El presente estudio provee información sobre la respuesta de dos especies de lagartijas con diferentes requerimientos de nicho a cambios en la disponibilidad de recursos en un gradiente causado por la perturbación antropogénica. Se encontró

que las variaciones en las coberturas de dosel, rocas, materia orgánica y la temperatura ambiental son importantes conductores de la respuesta de las lagartijas. La especie con un uso extensivo de los recursos, *S. variabilis*, selecciona diferentes microhábitats a lo largo del gradiente; mientras que *L. sylvaticum* selecciona microhábitats con condiciones similares a lo largo del gradiente. Esta respuesta diferencial se relacionó con la disponibilidad espacial de los recursos que las especies prefieren y su grado de flexibilidad en la selección del microhábitat. Los resultados apoyan la evidencia que sugiere que las especies con requerimientos de nicho específicos son más vulnerables a los cambios en el ambiente, en comparación con las especies que tienen una mayor amplitud en el uso de los recursos. Este estudio identificó las características de microhábitat asociadas a la abundancia y el uso de hábitat de dos especies de lagartijas a través de un gradiente ambiental. Esta información puede ser usada como indicador de la restauración del hábitat en áreas modificadas por la actividad antropogénica.

VI. LITERATURA CITADA

- Abràmoff MD, PJ Magalhães, SJ Ram (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* **11** 36-42.
- Adolph SC (1990) Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* **71** (1): 315-327.
- Allen KE, KJA Rodríguez, DA Eifler, R Powell (2015) Social and environmental factors influence microhabitat selection in the Brown-Speckled Sphaero, *Sphaerodactylus notatus* (Squamata: Sphaerodactylidae). *Journal of Herpetology* **49** (2): 165-169.
- Amo L, P López, J Martín (2007) Natural oak forest vs. ancient pine plantations: lizard microhabitat use may explain the effects of ancient reforestations on distribution and conservation of Iberian lizards. *Biodiversity and Conservation* **16** (12): 3409-3422.
- Arenas-Moreno DM, R Santos-Bibiano, FJ Muñoz-Nolasco, P Charruau, FR Méndez-de la Cruz (2018) Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: Xantusiidae: *Lepidophyma*) from Mexico. *Journal of Thermal Biology* **75** 97-105.
- Asbury DA, SC Adolph (2007) Behavioural plasticity in an ecological generalist: microhabitat use by western fence lizards. *Evolutionary Ecology Research* **9** 801-815.

- Barrows CW, MF Allen, JT Rotenberry (2006) Boundary processes between a desert sand dune community and an encroaching suburban landscape. *Biological Conservation* **131** (4): 486-494.
- Benabib M, JD Congdon (1992) Metabolic and water-flux rates of free-ranging tropical lizards *Sceloporus variabilis*. *Physiological Zoology* **65** (4): 788-802.
- Block WM, ML Morrison, PE Scott (1998) Development and evaluation of habitat models for herpetofauna and small mammals. *Forest Science* **44** (3): 430-437.
- Bogert CM (1949) Thermoregulation and ecritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología, México* **20** 415-426.
- Bragg JG, JE Taylor, BJ Fox (2005) Distributions of lizard species across edges delimiting open-forest and sand-mined areas. *Austral Ecology* **30** (2): 188-200.
- Brusch GA, EN Taylor, SM Whitfield (2016) Turn up the heat: thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia* **180** (2): 325-334.
- Carvajal-Cogollo J, N Urbina-Cardona (2015) Ecological grouping and edge effects in tropical dry forest: reptile-microenvironment relationships. *Biodiversity and Conservation* **24** (5): 1109-1130.
- Castilla AM, D Bauwens (1992) Habitat selection by the lizard *Lacerta lepida* in a Mediterranean oak forest. *Herpetological Journal* **2**: 27-30.
- Chaves G, W Lamar, LW Porras, J Sunyer (2013) *Sceloporus variabilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T198414A2525951. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T198414A2525951.en>. 2 February 2018.
- Clavel J, R Julliard, V Devictor (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* **9** (4): 222-228.
- Croak BM, DA Pike, JK Webb, R Shine (2008) Three-dimensional crevice structure affects retreat site selection by reptiles. *Animal Behaviour* **76** (6): 1875-1884.
- Croak BM, DA Pike, JK Webb, R Shine (2012) Habitat selection in a rocky landscape: experimentally decoupling the influence of retreat site attributes from that of landscape features. *PLoS ONE* **7** (6): e37982.
- Cruz-Elizalde R, A Ramírez-Bautista (2016) Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution* **6** (6): 1753-1768.
- Downes S, R Shine (1998) Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour* **55** (5): 1387-1396.
- Duchesne T, D Fortin, N Courbin (2010) Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. *Journal of Animal Ecology* **79** (3): 548-555.
- Fellers GM, CA Drost (1991) Ecology of the Island Night Lizard, *Xantusia riversiana*, on Santa Barbara Island, California. *Herpetological Monographs* **5** 28-78.

- Fitch HS (1973) A field study of Costa Rican lizards. *The University of Kansas Science Bulletin* **50** (2): 39-126.
- Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT (2013) Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Cielo. Ed. Gobierno del Estado de Tamaulipas e Instituto de Ecología Aplicada-UAT, Cd. Victoria, Tamaulipas.
- Goller M, F Goller, SS French (2014) A heterogeneous thermal environment enables remarkable behavioral thermoregulation in *Uta stansburiana*. *Ecology and Evolution* **4** (17): 3319-3329.
- González-Medrano F (2005) La vegetación. pp. 88-105 *In*: G Sánchez-Ramos, P Reyes-Castillo, R Dirzo (Eds). *Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México*. Ed. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Hong Kong.
- Guyer C, MA Donnelly (2012) Standard techniques for inventory and monitoring; Visual encounter surveys. pp. 218-220 *In*: RW McDiarmid, MS Foster, C Guyer, JW Gibbons, N Chernoff (Eds). *Reptile biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring*. Ed. University of California Press, California, Estados Unidos.
- Hall LS, PR Krausman, ML Morrison (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **25** (1): 173-182.
- Heatwole H (1977-1978) Habitat selection in reptiles. pp. 137-155 *In*: C. Gans y D. W. Tinkle (Eds). *Biology of the Reptilia*. Ed. Academic Press, New York. Estados Unidos.
- Hertz PE, LJ Fleishman, C Armsby (1994) The influence of light intensity and temperature on microhabitat selection in two *Anolis* lizards. *Functional Ecology* **8** (6): 720-729.
- Hibbitts TJ, WA Ryberg, CS Adams, AM Fields, D Lay, ME Young (2013) Microhabitat selection by a habitat specialist and a generalist in both fragmented and unfragmented landscapes. *Herpetological Conservation and Biology* **8** (1): 104-113.
- Hitchen DJ, S Burgin, P Ridgeway, D Wotherspoon (2011) Habitat use by the jacky lizard *Amphibolurus muricatus* in a highly degraded urban area. *Animal Biology* **61** (2): 185-197.
- Huey RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* **137** S91-S115.
- Jellinek S, DA Driscoll, JB Kirkpatrick (2004) Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral Ecology* **29** (3): 294-304.
- Johnson CJ, SE Nielsen, EH Merrill, TL McDonald, MS Boyce (2006) Resource selection functions based on use–availability data: theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management* **70** (2): 347-357.
- Johnson DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61** (1): 65-71.
- Kearney M (2002) Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* **27** (3): 205-218.

- Keating KA, S Cherry (2004) Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies. *The Journal of Wildlife Management* **68** (4): 774-789.
- Lemos-Espinal JA, JR Dixon (2014) *Amphibians and Reptiles of San Luis Potosi*. Ed. Eagle Mountain Publishing, LC, Eagle Mountain, Utah, Estados Unidos.
- Lisboa CMCA, EMX Freire (2012) Population density, habitat selection and conservation of *Coleodactylus natalensis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in an urban fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* **7** (2): 181-190.
- Manly BFJ, LL McDonald, DL Thomas, TL McDonald, WP Erickson (2002) *Resource Selection by Animals: Statistical Analysis and Design for Field Studies*. 2da Ed. Ed. Kluwer, Boston. Estados Unidos.
- Martín J, P Lopez (2002) The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* **108** (2): 213-219.
- Martín J, A Salvador (1995) Microhabitat selection by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*: Effects on density and spatial distribution of individuals. *Biological Conservation* **79** (2-3): 303-307.
- Martin PS (1958) A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region of Southwestern Tamaulipas, Mexico. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* (101): 1-102.
- Martins EP (1993) A comparative study of the evolution of *Sceloporus* push-up displays. *The American Naturalist* **142** (6): 994-1018.
- McGarigal K, S Stafford, S Cushman (2000) Discriminant Analysis. Pp. 129-187 *In*, (Eds). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Ed. Springer New York, New York. Estados Unidos.
- Newbold TAS, JA MacMahon (2014) Determinants of habitat selection by desert horned lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): the importance of abiotic factors associated with vegetation structure. *Journal of Herpetology* **48** (3): 306-316.
- Ortega Z, A Mencía, K Martins, P Soares, VL Ferreira, LG Oliveira-Santos (2019) Disentangling the role of heat sources on microhabitat selection of two Neotropical lizard species. *Journal of Tropical Ecology* **35** (4): 149-156.
- Peñalver-Alcázar M, P Aragón, MC Breedveld, PS Fitze (2016) Microhabitat selection in the common lizard: implications of biotic interactions, age, sex, local processes, and model transferability among populations. *Ecology and Evolution* **6** (11): 3594-3607.
- Powell R, R Conant, JT Collins (2016) *Peterson Field Guide to Reptiles and Amphibians of Eastern and Central North America*. 4th Ed. Ed. Houghton Mifflin Harcourt, Boston, New York. Estados Unidos.
- Ramírez-Bautista A, LJ Vitt, A Ramírez-Hernández, F Mendoza-Quijano, GR Smith (2008) Reproduction and sexual dimorphism of *Lepidophyma sylvaticum* (Squamata: Xantusiidae), a tropical night lizard from Tlanchinol, Hidalgo, Mexico. *Amphibia-Reptilia* **29** 207-216.

- Rubio JL, LM Carrascal (1994) Habitat selection and conservation of an endemic spanish lizard *Algyroides marchi* (Reptilia, Lacertidae). *Biological Conservation* **70** (3): 245-250.
- Sánchez-Ramos G, P Reyes-Castillo, R Dirzo (2005) Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Ed. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Instituto de Ecología, Cd. Victoria, Tamaulipas.
- Sartorius SS, LJ Vitt, GR Colli (1999) Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rainforest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* **90** (2): 91-101.
- Smith GR, RE Ballinger (2001) The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology* **2001** (3): 1-13.
- Stamps JA, RR Swaisgood (2007) Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* **102** (3): 392-409.
- Sutton WB, Y Wang, CJ Schweitzer, DA Steen (2014) Lizard microhabitat and microclimate relationships in southeastern pine-hardwood forests managed with prescribed burning and thinning. *Forest Science* **60** (1): 180-190.
- Terán-Juárez SA, JD Lara-Tufiño, A Ramírez-Bautista (2017) Other Contributions. *Lepidophyma sylvaticum*. Captive birth. *Mesoamerican Herpetology* **4** (1): 176-177.
- Urbina-Cardona JN, M Olivares-Pérez, VH Reynoso (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **132** (1): 61-75.
- Valiente-Banuet A, F González-Medrano, D Piñero-Dalmau (1995) La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* **33** 1-36.
- Vega LE, PJ Bellagamba, LA Fitzgerald (2000) Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal of Zoology* **78** (9): 1653-1660.
- Vitt LJ, TCS Avila-Pires, JP Caldwell, VRL Oliveira (1998) The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology* **12** (3): 654-664.
- Vitt LJ, JP Caldwell (2001) The effects of logging on reptiles and amphibians of tropical forests. pp. 239-260 *In*: RA Fimbel, A Grajal, JG Robinson (Eds). *The Cutting Edge*. Ed. Columbia University Press, Nueva York. Estados Unidos.
- Vitt LJ, JP Caldwell (2014) *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th edición Ed. Academic Press, Estados Unidos.
- Vitt LJ, PA Zani, ACM Lima (2009) Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **13** (2): 199-220.

- Winchell KM, EJ Carlen, AR Puente-Rolón, LJ Revell (2018) Divergent habitat use of two urban lizard species. *Ecology and Evolution* **8** (1): 25-35.
- Wong BBM, U Candolin (2015) Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* **26** (3): 665-673.
- Zar JH (2007) *Biostatistical Analysis*. 5th Ed. Prentice Hall, New Jersey. Estados Unidos.

CAPITULO 4: DISCUSIÓN GENERAL

Los disturbios naturales y antropogénicos sobre el ambiente biótico o abiótico afectan la estructura de las comunidades ecológicas (Krebs, 2001; Smith y Smith, 2007) y tienen implicaciones importantes en la conservación y el manejo de recursos naturales. Una revisión reciente sobre los disturbios antropogénicos sobre la diversidad de especies indica que el impacto humano puede tener efectos tanto positivos como negativos (McGill *et al.*, 2015) y se ha sugerido que la respuesta puede estar determinada por los atributos de las especies que componen la comunidad (Hobbs y Huenneke, 1992).

El presente estudio mostró que el disturbio antropogénico afecta la diversidad de lagartijas a través de cambios en la riqueza, la estructura de la comunidad y la composición de especies. Tal como se ha demostrado en otros estudios (García-Estrada *et al.*, 2002; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Berriozabal-Islas *et al.*, 2017), los cambios en la complejidad estructural del hábitat a lo largo del gradiente de perturbación se relacionaron con la respuesta individual de las especies. El cultivo de nopal conforma un área abierta modificada que puede limitar la distribución de poco más del 70% de las especies que componen el ensamble de lagartijas estudiado y alberga una especie generalista dominante (*S. variabilis*) asociada a áreas abiertas. Los resultados soportan la premisa de que el cambio de uso de suelo es una de las principales actividades antropogénicas que tiende a reducir la riqueza de especies a escala local (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). Por otra parte, se evidenció que sitios con condiciones de disturbio intermedio aumentan su heterogeneidad ambiental y pueden facilitar la colonización de un mayor número de especies con distintos requerimientos de nicho, tal como se ha sugerido previamente para ambientes heterogéneos (Lehtinen *et al.*, 2003; Dixo y Martins, 2008; Pardini *et al.*, 2009; Silva *et al.*, 2014; Craig *et al.*, 2015; Grundel *et al.*, 2015).

Los ambientes modificados incrementan la similitud estructural del hábitat con respecto a la de ambientes no perturbados a medida que transcurre el tiempo

de recuperación, lo cual reduce las diferencias en términos de su riqueza y estructura comunitaria (Heinen, 1992; Gascon, 1993; Toral et al., 2002; Bragg et al., 2005; Calderón-Mandujano et al., 2008; Dixo y Martins, 2008; Pardini et al., 2009; Craig et al., 2015). No obstante, la baja abundancia de especies residentes del bosque tropical en el bosque abierto y el bosque medio denso, probablemente refleja el hecho de que algunos recursos específicos aún no están completamente disponibles. Sin embargo, este tipo de ambientes podrían brindar las condiciones adecuadas para restablecer y mantener un ensamble típico de especies de lagartijas del bosque tropical (Heinen, 1992; Calderón-Mandujano et al., 2008; Pardini et al., 2009). Incluso, la composición de especies de lagartijas fue similar a través de las áreas forestales del gradiente, resaltando la importancia de las áreas modificadas como refugios para algunas especies de lagartijas típicas de los bosques conservados (Hernández-Ordóñez et al., 2015; Díaz-García et al., 2017). El proceso de recolonización natural por la fauna está influenciado por la proximidad del área modificada a las poblaciones de origen de los animales, la matriz circundante, las condiciones bióticas y abióticas, así como la capacidad de los animales para desplazarse entre ambientes poco óptimos (Gardner et al., 2007; Dent y Wright, 2009; Pardini et al., 2009). En este estudio, las áreas modificadas estuvieron cerca de las áreas de bosque no perturbado, lo que probablemente facilitó la colonización de especies en el bosque abierto y el bosque medio denso. En este sentido, la recolonización natural de las especies residentes del bosque en áreas modificadas con algún grado de recuperación destaca la importancia de mantener y proteger los remanentes no perturbados del bosque (Urbina-Cardona et al., 2006; Gardner et al., 2007; Suazo-Ortuño et al., 2008; Pardini et al., 2009; Silva et al., 2014).

Los resultados obtenidos permitieron identificar asociaciones entre las condiciones del gradiente de perturbación y la presencia de las especies de lagartijas, tal como lo reportado en otros estudios (Urbina-Cardona et al., 2006). Tales asociaciones pudieron ser explicadas a partir de las relaciones que guardan algunas especies de lagartijas con la estructura del hábitat. *Lepidophyma sylvaticum*

fue la especie dominante en los ambientes forestales y junto con *Sc. silvicola* se asociaron con una alta cobertura de dosel, rocas y hojarasca, así como a una alta humedad relativa. De esta forma, la baja cobertura de rocas que estuvo presente en el bosque abierto y el bosque medio denso explicaría la baja abundancia de esta especie en estos ambientes, por lo que la colonización de *L. sylvaticum* en áreas modificadas con algún tiempo de recuperación pueden ser un indicador de la recuperación de la estructura del microhábitat forestal. Por otra parte, *S. variabilis* se vio beneficiada por los disturbios que reducen la cobertura forestal (Urbina-Cardona *et al.*, 2006) y puede ser considerada una especie generalista asociada a sitios con una alta temperatura ambiental, así como con una alta cobertura de rocas y densidad de troncos en descomposición. Estas asociaciones muestran que los requerimientos ecológicos y tolerancias de las especies varían significativamente y que las diferencias en morfología, fisiología y conducta pueden resultar en capacidades diferentes para usar los diversos recursos disponibles.

Al analizar cómo dos especies de lagartijas con distintos requerimientos de nicho (*S. variabilis* y *L. sylvaticum*) usan y seleccionan microhábitats de manera diferente a lo largo del gradiente de disponibilidad de recursos, se encontró que su respuesta se relacionó con la disponibilidad espacial de los recursos que prefieren las especies y su grado de flexibilidad en la selección de microhábitat. La especie con uso extensivo de recursos, *S. variabilis*, uso los mismos sitios de perchas y seleccionaron diferentes microhábitats a lo largo del gradiente, mientras que *L. sylvaticum* usó y seleccionó microhábitats con características similares a lo largo del gradiente. *Lepidophyma sylvaticum* seleccionó microhábitats con una cubierta de dosel superior al 60%, donde se utilizan con mayor frecuencia grietas de rocas y microhábitats seleccionados con alta cobertura de rocas y vegetación. Por el contrario, *S. variabilis* seleccionó microhábitats con diferentes capas de materia orgánica a lo largo del gradiente y usó rocas con mayor frecuencia, lo que potencialmente facilitó la termorregulación y el despliegue de comportamientos sociales. Los resultados respaldan la premisa de que las especies con requisitos específicos de nicho son más vulnerables a los disturbios del hábitat (Clavel *et al.*,

2011), mientras que las especies con requerimientos de nicho amplios utilizan una mayor variedad de recursos, lo cual les permite persistir, e incluso prosperar, en ambientes perturbados (Wong y Candolin, 2015).

I. LITERATURA CITADA

- Berriozabal-Islas C, LM Badillo-Saldaña, A Ramírez-Bautista, CE Moreno (2017) Effects of Habitat Disturbance on Lizard Functional Diversity in a Tropical Dry Forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science* **10** 1-10.
- Bragg JG, JE Taylor, BJ Fox (2005) Distributions of lizard species across edges delimiting open-forest and sand-mined areas. *Austral Ecology* **30** (2): 188-200.
- Calderón-Mandujano RR, C Galindo-Leal, JR Cedeño-Vázquez (2008) Utilización de hábitat por reptiles en estados sucesionales de selvas tropicales de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* **24** (1): 95-114.
- Clavel J, R Julliard, V Devictor (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* **9** (4): 222-228.
- Craig MD, VL Stokes, GES Hardy, RJ Hobbs (2015) Edge effects across boundaries between natural and restored jarrah (*Eucalyptus marginata*) forests in south-western Australia. *Austral Ecology* **40** (2): 186-197.
- Dent DH, SJ Wright (2009) The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* **142** (12): 2833-2843.
- Díaz-García JM, E Pineda, F López-Barrera, CE Moreno (2017). Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation* **26** (11): 2569-2589.
- Dixo M, M Martins (2008) Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? *Journal of Tropical Ecology* **24** (05): 551-554.
- García-Estrada C, MdL Romero-Almaraz, C Sánchez-Hernández (2002) Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) **85** 153-168.
- Gardner TA, MA Ribeiro-Júnior, JOS Barlow, TCS Avila-Pires, MS Hoogmoed, CA Peres (2007) The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology* **21** (3): 775-787.
- Gascon G (1993) Breeding-habitat use by five Amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity & Conservation* **2** (4): 438-444.

- Grundel R, DA Beamer, GA Glowacki, KJ Frohnapple, NB Pavlovic (2015) Opposing responses to ecological gradients structure amphibian and reptile communities across a temperate grassland–savanna–forest landscape. *Biodiversity and Conservation* **24** (5): 1089-1108.
- Heinen JT (1992) Comparisons of the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rain forest in Costa Rica: Some implications for faunal restoration. *Biotropica* **24** (3): 431-439.
- Hernández-Ordóñez O, N Urbina-Cardona, M Martínez-Ramos (2015) Recovery of amphibian and reptile assemblages during old-field succession of tropical rain forests. *Biotropica* **47** (3): 377-388.
- Hobbs RJ, LF Huenneke (1992) Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology* **6** (3): 324-337.
- Krebs CJ (2001) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 5th Ed. Ed. Benjamin Cummings, San Francisco, California. Estados Unidos.
- Lehtinen RM, J-B Ramanamanjato, JG Raveloarison (2003) Edge effects and extinction proneness in a herpetofauna from Madagascar. *Biodiversity and Conservation* **12** (7): 1357-1370.
- McGill BJ, M Dornelas, NJ Gotelli, AE Magurran (2015) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution* **30** (2): 104-113.
- Pardini R, D Faria, GM Accacio, RR Laps, E Mariano-Neto, MLB Paciencia, M Dixo y J Baumgarten (2009) The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity: a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agro-forestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* **142** (6): 1178-1190.
- Silva D, M Santos-Filho, G Canale (2014) The importance of remnant native vegetation of Amazonian submontane forest for the conservation of lizards. *Brazilian Journal of Biology* **74** (3): 523-528.
- Smith TM, RL Smith (2007) *Ecología*. Ed. Pearson Educación S.A., Madrid, España.
- Suazo-Ortuño I, J Alvarado-Díaz, M Martínez-Ramos (2008) Effects of Conversion of Dry Tropical Forest to Agricultural Mosaic on Herpetofaunal Assemblages. *Conservation Biology* **22** (2): 362-374.
- Toral CE, P Feinsinger, ML Crump (2002) Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conservation Biology* **16** (3): 735-744.
- Urbina-Cardona JN, M Olivares-Pérez, VH Reynoso (2006) Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **132** (1): 61-75.
- Wong BBM, U Candolin (2015) Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* **26** (3): 665-673.

ORIGINAL ARTICLE

**Habitat use and microhabitat selection of two lizard species with different niche requirements in a resource availability gradient**Sergio Alejandro Terán-Juárez ^a, Eduardo Pineda ^b, Jorge Víctor Horta-Vega ^a, José Rogelio Cedeño-Vázquez ^c, Alfonso Correa-Sandoval ^a and Crystian Sadie Venegas-Barrera ^a^aDivisión De Estudios De Posgrado E Investigación, Tecnológico Nacional De México, Campus Ciudad Victoria, Ciudad Victoria, México; ^bRed De Biología Y Conservación De Vertebrados, Instituto De Ecología A.C., Veracruz, México; ^cDepartamento De Sistemática Y Ecología Acuática, El Colegio De La Frontera Sur, Unidad Chetumal, Chetumal, México**ABSTRACT**

Human alteration toward environment modifies the spatial distribution of available resources that influences habitat selection in animals. Thus, it is necessary to identify the resources that determine species occurrence in modified landscapes to provide the basis for future conservation efforts. We evaluated the habitat use and microhabitat selection of two lizard species with different niche requirements in a resource availability gradient caused by disturbance. Surveys were conducted in El Cielo Biosphere Reserve, Mexico, during 2016 and 2017. The gradient was grouped in four environmental types in the function of climatic (temperature and humidity) and structural variables (included different measures of soil, substrate, and vegetation coverage). For each lizard, 11 variables related to the microhabitat structure were recorded. Microhabitat selection for each environment type along the gradient was determined and compared via discriminant analysis. The results showed that *Sceloporus variabilis*, a species that uses a wide range of resources, can select different microhabitats along the gradient; while *Lepidophyma sylvaticum*, a species with a restricted use of resources, select microhabitats with similar specific characteristics and avoided disturbed areas with scarce canopy cover. This differential response was related to the degree of specificity in resources selection and physiological restrictions of each species.

ARTICLE HISTORYReceived 30 June 2019
Accepted 26 January 2020**KEYWORDS**Disturbance; differential response; plasticity; vulnerability; reptiles; *Sceloporus variabilis*; *Lepidophyma sylvaticum***Introduction**

Habitat selection occurs when one component is used disproportionately to their availability (Johnson 1980). Human alteration of the environment modifies the availability of resources that species use and select in their habitat. Species with specific niche requirements are potentially most affected (Clayd et al. 2011), while species with broad niche requirements have greater flexibility in the use of resources that allow them to persist, and even thrive, in modified environments (Wong & Candolin 2015). However, species' response to gradual changes in resource availability has been little explored in human-altered environments.

Reptiles are susceptible to environmental changes due to their limited dispersal capacity and their dependence on structural and thermal conditions of environments to regulate their physiological processes and perform their daily biological activities (Vitt & Caldwell 2014). Lizards are particularly sensitive to habitat alterations in vegetation structure, microclimate, and soil characteristics (Vega et al. 2000; Amo

et al. 2007; Hibbitts et al. 2013; Sutton et al. 2014). In addition, lizard species have species-specific responses, which implies that while populations of some species are negatively affected by changes in specific environmental characteristics, others have a neutral or positive response (Jellinek et al. 2004; Urbina-Cardona et al. 2006). At the home range scale, lizards use and select specific microhabitats from those available in the environment that meet their requirements for thermoregulation, foraging, courtship, shelter availability, and protection against predators (Heatwole 1977–1978; Huey 1991; Smith & Ballinger 2001). Moreover, microhabitat selection is a thermoregulatory mechanism of many lizards. Diurnal species regulate their body temperature by selecting microhabitats that allow them to absorb heat directly from the sun (heliothermy) and the substrates (thigmothermy) they use (Hertz et al. 1994; Goller et al. 2014; Newbold & MacMahon 2014). Such thermoregulatory behavior leads to inter-population variations in the use of a microhabitat in response to the thermal heterogeneity they experience

CONTACT Crystian Sadie Venegas-Barrera crystian_venegas@tvictoria.edu.mx

© 2020 Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group

Published online 28 Apr 2020

CONSTANCIA

La Sociedad Herpetológica Mexicana y la Universidad Autónoma de Nayarit
hacen entrega de la siguiente constancia a:

**TERÁN-JUÁREZ SERGIO ALEJANDRO, VENEGAS-BARRERA CRYSTIAN SADIEL,
PINEDA-ARREDONDO EDUARDO OCTAVIO, CEDAÑO-VÁZQUEZ JOSÉ ROGELIO,
HORTA-VEGA JORGE VÍCTOR Y CORREA-SANDOVAL ALFONSO**

Por su participación como: **PONENTE ORAL**

Del trabajo: **RESPUESTAS DE LAGARTIJAS A BORDES ANTRÓPICOS CON
DISTINTO TIEMPO DE PERTURBACIÓN EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA
“EL CIELO”**

Presentado durante la XIV Reunión Nacional de Herpetología, celebrada del 8-11 de noviembre de 2016
en la Universidad Autónoma de Nayarit en Tepic, Nayarit, México.



M. Jorge Ignacio Peña González
Rector
UAN



Dr. Víctor H. Luja
Presidente
SHM



Lic. José A. González Rodríguez
Director
UAT. UAN.