



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**ECOLOGÍA TÉRMICA Y USO DEL MICROHÁBITAT DE
UNA POBLACIÓN DE *Anolis forbesi* (SQUAMATA:
DACTYLOIDAE) EN UN MATORRAL ROSETÓFILO DE
TECALI DE HERRERA, PUEBLA.**

Tesis que para obtener el título de

LICENCIADO EN BIÓLOGIA

PRESENTA:
CÉSAR ADRIÁN DÍAZ MARÍN

DIRECTOR:
M. EN C. RICARDO LURÍA MANZANO



PUEBLA, PUE.

JULIO 2016

Hace falta volver a sentir que nos necesitamos unos a otros, que tenemos una responsabilidad por los demás y por el mundo, que vale la pena ser buenos y honestos.

-Papa Francisco-

*Este trabajo está dedicado a mi mamá, papá, hermano, hermana, sobrino, abuelos y abuelas,
gracias por su apoyo incondicional.*

AGRADECIMIENTOS

Al M. en C. Ricardo Luria Manzano, por haberme aceptado como su tesista y por su apoyo, tiempo y dedicación durante la realización de este trabajo, y sobre todo por su amistad y por compartir sus conocimientos conmigo.

A la M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén, por haberme aceptado como su alumno y por haber confiado en mí, y por haber aceptado revisar este trabajo y por sus comentarios y sugerencias al mismo.

Al M. en C. Héctor Rafael Eliosa León por haber aceptado revisar este trabajo y por sus comentarios y sugerencias al mismo.

De manera especial, nuevamente a la M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén por haberme permitido colaborar en su grupo de trabajo y por haber compartido sus conocimientos conmigo, y de esta manera interesarme en el estudio de los anfibios y reptiles, muchas gracias.

A mi padre Adrián Díaz Vivaldo, por ser un gran ejemplo de perseverancia y prudencia, a mi madre María Eugenia Marín de Gante, por ser un gran ejemplo de disciplina y solidaridad, a mi hermano José Octavio Díaz Marín, y a mi hermana Noemí Eugenia Díaz Marín; a los cuatro por apoyarme de todas las maneras posibles durante y al final de la carrera.

A aquellos que se fletaron conmigo en el campo y con los que compartí momentos agradables durante las salidas de campo de mi tesis: Ricardo Luria, Edwin Martínez (Winwin), Luis Enrique (veterinario), César Arcadia (Tocayo), María José Flores, Alonso Pérez, Octavio Díaz, Carmen Tellez, Chanel Juarez, y Ana Lilia.

Al Juez de Paz de La Magdalena Cuaxixtla Don Martin Cruz y a las autoridades de Tecali de Herrera, por haberme facilitado el trabajo en la región y por prestarme un lugar donde quedarme durante mis salidas de campo.

A toda la banda del Herpetario Coatlicalli, por todos los grandes momentos que pasamos en la escuela, congresos y durante las salidas de campo.

A toda la banda buena onda de las generaciones 2008, 2009, 2010 y 2011 de la Escuela de Biología con quienes pase momentos muy agradables, disculpen que no los mencione individualmente, pero, felizmente son bastantes.

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	6
OBJETIVOS.....	12
ESPECIE EN ESTUDIO.....	13
ÁREA DE ESTUDIO.....	16
MATERIAL Y METODOS.....	19
RESULTADOS.....	23
DISCUSIÓN.....	36
CONCLUSIONES.....	52
LITERATURA CITADA.....	53

RESUMEN

Se analizó el ciclo de actividad, dimorfismo sexual, ecología térmica, uso del microhábitat y las características de la percha de una población de *Anolis forbesi* que habita en un matorral rosetófilo de Tecali de Herrera, Puebla. Se realizaron dos salidas por mes al área de estudio, de septiembre del 2014 a mayo del 2015. Para determinar el ciclo de actividad se realizaron recorridos aleatorios durante 30 minutos cada hora, en un horario de 07:00 a 13:30 horas y de 15:00 a 19:00 horas. Además, se realizó la búsqueda y toma de datos en los horarios de mayor actividad de la especie. Se obtuvieron registros de *A. forbesi* durante todos los meses de estudio, sin embargo, mostró menor actividad de diciembre al inicio de marzo y mayor durante abril, octubre y noviembre. El ciclo de actividad diario de la población fue bimodal, centrandolo la actividad al principio y al final del día. Se encontró dimorfismo sexual en la longitud hocico-cloaca ($Z = 1123$, $P = 0.02$), siendo los machos (38.9 ± 0.26 mm, $n = 85$) más grandes que las hembras (37.6 ± 0.52 mm, $n = 20$). Los machos presentaron una temperatura corporal mayor durante la época cálida (29.9 ± 0.26 °C, $n = 55$) que en la época fría (26.1 ± 0.48 °C, $n = 29$) ($F_{1,99} = 49.26$, $P < 0.0001$; Tukey-HSD, $P < 0.0001$). Sin embargo, la temperatura corporal de las hembras se mantuvo relativamente constante durante ambas épocas (época fría: 28.04 ± 0.84 °C, $n = 9$; época cálida: 29.14 ± 0.81 °C, $n = 10$; Tukey-HSD, $P = 0.719$). En ambos sexos, la temperatura corporal fue 3.31 °C mayor a la del microhábitat y 2.88 °C mayor a la ambiental ($H = 48.20$, $P < 0.0001$; Bonferroni-Dunn, $P_s < 0.0001$). Además, la temperatura corporal se correlacionó positivamente con la temperatura ambiental ($r_s = 0.806$, $P < 0.0001$, $n = 110$) y con la del microhábitat ($r_s = 0.804$, $P < 0.0001$, $n = 110$). Las lagartijas utilizaron diferentes tipos de microhábitats, 393 (72.2%) se encontraron perchando en hojas de *Agave stricta*, 121 (22.2%) en las inflorescencias de *A. stricta*, 13 (2.4%) en hojas de *Hechtia sp.*, y 17 (3.2%) en otros microhábitats. Respecto a la posición de las lagartijas en la vegetación, 239 (44.6%) percharon con el cuerpo orientado verticalmente y con la cabeza hacia abajo, 157 (29.3%) se encontraron con el cuerpo orientado de forma horizontal y 140 (26.1 %) percharon con el cuerpo orientado verticalmente y con la cabeza hacia arriba. *Anolis forbesi* se encontró activo tanto en días soleados como nublados; 435 individuos (79.8%) fueron encontrados en días soleados y 105 (19.3%) en días nublados. Las lagartijas se encontraron en condiciones de sombra (35.7%), sol filtrado (34.1%), y sol directo (30.2%). Los machos percharon a mayor altura durante la época cálida (116.5 ± 4.48 cm, $n = 55$) que en la época fría (60.2 ± 2.59 cm, $n = 29$) ($F_{1,98} = 75.25$, $P < 0.0001$; Tukey-HSD, $P < 0.0001$). Sin embargo, las hembras percharon prácticamente a la misma altura durante ambas épocas (época fría: 57.2 ± 5.77 cm, $n = 9$; época cálida: 72.5 ± 7.74 cm, $n = 9$; Tukey-HSD, $P = 0.632$). Los machos percharon a una altura mayor (116.5 ± 4.48 cm, $n = 55$) que las hembras (72.5 ± 7.74 cm, $n = 9$; $F_{1,98} = 20.99$, $P < 0.0001$; Tukey-HSD, $P < 0.0001$) durante la época cálida. Además, la altura de la percha se correlacionó positivamente con la temperatura corporal ($r_s = 0.510$, $P < 0.0001$, $n = 109$) y con la longitud hocico-cloaca ($r_s = 0.402$, $P < 0.0001$, $n = 107$).

PALABRAS CLAVE: *Anolis*, matorral rosetófilo, variación estacional, ecología térmica, uso del microhábitat, altura de la percha.

INTRODUCCIÓN

En los ectotermos, la temperatura corporal es la variable ecofisiológica más influyente debido a que afecta directamente la tasa a la cual ocurren los procesos fisiológicos y bioquímicos, y de esta manera influye en el desempeño y adecuación biológica de los organismos a través del efecto que tiene sobre el crecimiento, metabolismo, locomoción, eficiencia de forrajeo, selección de las presas, velocidad de sprint y actividad muscular (Belluore *et al.*, 1996; Castilla *et al.*, 1999; Villavicencio *et al.*, 2012). Debido a que los reptiles son ectotermos, no son capaces de producir calor mediante mecanismos internos; por lo tanto dependen de las condiciones ambientales para ganar o perder calor. De esta manera la temperatura se relaciona a su vez con los patrones de actividad temporal y espacial de las distintas especies de reptiles (Vitt y Caldwell, 2009).

Particularmente en los lacertilios, la temperatura corporal puede ser regulada por mecanismos conductuales y fisiológicos (Bakken, 1989; Bauwens *et al.*, 1996; Andrews *et al.*, 1997; Castilla *et al.*, 1999; Woolrich-Piña *et al.*, 2006; Losos, 2009; Vitt y Caldwell, 2009; Villavicencio *et al.*, 2012). Los mecanismos conductuales pueden ser muy variados, pero en general se incluyen: aparición, escondite, asoleo, cambios de postura, orientación respecto al sol, cuerpos aplanados, dedos levantados, así como algunos parámetros del comportamiento arborícola como el percheo, e incluso cambios en el patrón de actividad y la selección apropiada de microhábitat (Bauwens *et al.*, 1996; Castilla *et al.*, 1999; Villavicencio *et al.*, 2012). Todos estos mecanismos conductuales tienen como finalidad la búsqueda de condiciones térmicas apropiadas dentro del ambiente. Sin embargo, están sujetos a la variabilidad espacial y temporal propia del ambiente térmico. Además, su efectividad depende de las variables ambientales, los procesos de transferencia de calor y las características propias del organismo (Stevenson, 1985).

Los ajustes de postura pueden llegar a determinar la temperatura corporal de los individuos debido a que permiten que exista una variación de la transferencia de calor con el sustrato, sin embargo, dichos ajustes dependen de la

hora del día y la ubicación del animal. La elección apropiada del periodo de actividad diario y estacional puede tener un efecto importante sobre la temperatura corporal del organismo. En este aspecto, la estacionalidad puede afectar la temperatura corporal de las especies que viven a mayores latitudes (Stevenson, 1985).

Existen numerosas variables ambientales que influyen en la temperatura corporal de los reptiles. La temperatura del sustrato, por ejemplo, presenta una alta correlación con la temperatura corporal debido a que ambos reciben la misma cantidad de radiación, por lo tanto, dicha relación ha sido interpretada como una importante evidencia de conducción y relación entre ambas variables (Bogert, 1949; Bakken, 1989). Sin embargo, la cantidad de calor transferida del sustrato depende de la conductividad que presente la arena, roca o metal sobre el cual se encuentra la lagartija (Bogert, 1949).

La selección de la percha es un aspecto importante de la termorregulación conductual debido a que, algunas veces, los animales seleccionan perchas que difieren de la superficie del suelo en temperatura, color, capacidad calorífica, conductividad, y convección. Asimismo, los ajustes de elevación y aplanamiento en una percha elevada tienen una gran influencia sobre la temperatura operativa de los individuos (Bakken, 1989).

Además, el uso de la altura de la percha puede estar influenciado por factores bióticos como la competencia intraespecífica e interespecífica, evitar o detectar depredadores, detectar presas, y el tamaño y forma de las lagartijas. (Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Losos 2009).

A pesar de la importancia de la altura de la percha en la ecología térmica de lagartijas, pocos estudios han analizado el efecto de la estación (secas o lluvias), el año, y la clase de edad en el uso de la altura de la percha, excepto para algunas especies del género *Sceloporus*, *Urosaurus*, y *Anolis* (Ramírez-Bautista y Benabib, 2001). Finalmente, la importancia del estudio de la termorregulación en los reptiles, radica principalmente en que nos permite comprender las relaciones térmicas que tienen con su ambiente. Dichas relaciones tienen un impacto directo

sobre la abundancia y distribución de las poblaciones de reptiles en nuestro país, que actualmente están siendo afectadas por el cambio climático y la destrucción del hábitat (Ávila-Bocanegra *et al.*, 2012).

El género *Anolis* (Squamata: Dactyloidae) está compuesto por aproximadamente 400 especies reconocidas, y es el clado de lagartijas más rico en especies que se distribuye únicamente en el continente americano, desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica, y a lo largo de las islas del Caribe (Lister y García-Aguayo, 1992; Losos, 2009; Eifler y Eifler, 2010; Herrera-Flores, 2011). Las especies de *Anolis* presentan una amplia variación ecológica y morfológica, por lo que han sido ampliamente utilizados en estudios de ecología, etología, reproducción, ecología térmica y evolución (Losos, 2009; Herrera-Flores, 2011; Martínez-Grimaldo, 2013). Se diferencian morfológicamente de otros géneros de lagartijas por la presencia de un abanico gular, bien desarrollado en machos y débilmente desarrollado o ausente en hembras, y almohadillas subdigitales en las extremidades anteriores y posteriores (Losos, 2009; Herrera-Flores, 2011). Otros aspectos particulares incluyen su ciclo reproductivo y sistema visual (Losos, 2009).

El 60% de las especies de *Anolis* se encuentran en el continente, sin embargo, se conoce muy poco acerca de su ecología y evolución en comparación con aquellas presentes en el Caribe. Esto no quiere decir que no existan investigaciones sobre las especies continentales, de hecho, existen una serie de aspectos como la biología poblacional y reproductiva que han sido mejor estudiados en los *Anolis* continentales que en aquellos que se distribuyen en el Caribe (Losos, 2009).

Por lo tanto, el presente trabajo pretende contribuir con información ecológica al conocimiento de una especie de *Anolis* continental que habita en un ambiente estacional.

ANTECEDENTES

ESTUDIOS REALIZADOS EN CENTRO Y SUDAMÉRICA

Vitt y Zani (1996) analizaron las características ecológicas de *Anolis chrysolepis* en dos selvas tropicales de Ecuador y Brasil. Encontraron que la mayoría de las lagartijas se encuentran en hojarasca, y muchas de ellas utilizan microhábitats con sombra o sol filtrado. Además, registraron que la temperatura corporal promedio de *A. chrysolepis* (27.9 ± 0.27 °C) es mayor a la temperatura operativa, del sustrato y aire. En cuanto a morfología, encontraron que las hembras son más grandes que los machos. Asimismo, documentaron que *A. chrysolepis* presenta mayor actividad durante la mañana y al final de la tarde con un descenso durante la parte más caliente del día (15:00-17:00 h).

Vitt *et al.* (2001) realizaron un estudio sobre la ecología de *Anolis nitens tandai* en tres localidades del centro y oeste del Amazonas brasileño. Observaron casi el mismo número de organismos durante días soleados y nublados (54.4% y 45.6%, respectivamente). Respecto a la exposición al sol, registraron que la mayor parte de las lagartijas se encuentran en sombra (67.2%) o sol filtrado (20.7%) y muy pocas en sol directo (12.1%). No encontraron diferencias significativas entre la temperatura corporal de las lagartijas (27.7 ± 0.3 °C), la temperatura del sustrato (27.0 ± 0.3 °C) y la del ambiente (26.9 °C ± 0.2 °C); sin embargo mencionan que la temperatura corporal se encuentra correlacionada tanto con la temperatura del sustrato como con la del ambiente. Además, sus resultados sugieren que *A. nitens tandai* presenta una temperatura corporal mayor que la temperatura ambiental. Los autores concluyen que la disponibilidad del sol y la exposición a este no afectan la temperatura corporal de las lagartijas.

Vitt *et al.* (2002) estudiaron las características ecológicas de *Anolis trachyderma* en tres sitios que se extienden desde el este de Ecuador hasta el centro del Amazonas en Brasil. Registraron que los individuos utilizan distintos tipos de microhábitats: hojarasca, troncos de árboles pequeños y hojas. *Anolis trachyderma* se encuentra activo tanto en días soleados como nublados (54.3% y 45.7%, respectivamente). Documentaron que la mayoría de los individuos se

encuentran en sombra (68.5%), algunos en sol filtrado (29.9%) y solo dos en sol directo (1.6%). Estos autores encontraron que existe una diferencia significativa entre la temperatura corporal de los individuos ($27.8 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$) y la temperatura del sustrato y del ambiente ($26.9 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$, ambas variables). En general, la temperatura corporal de *A. trachyderma* está correlacionada de manera positiva con temperatura del sustrato y la del ambiente.

Vitt *et al.* (2003a) realizaron un estudio sobre la ecología de *Anolis punctatus* y *Anolis transversalis* en seis localidades en la región del Amazonas de Ecuador y Brasil. Documentaron 57 individuos de *A. punctatus*, la mayoría en sombra (39) y sol directo (13) y muy pocos en sol filtrado (5). Por otro lado, observaron 11 individuos de *A. transversalis*, ocho en sombra, tres en sol filtrado y ninguno en sol directo. Registraron que la temperatura corporal promedio de *A. punctatus* es de $29.2 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ y la temperatura promedio del sustrato y del ambiente es de $28.0 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ y $27.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Mientras que la temperatura corporal promedio de *A. transversalis* es de $27.6 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ y la temperatura promedio del sustrato y del ambiente es de $26.0 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ y $26.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Sus resultados muestran que existen diferencias significativas interespecificas en la temperatura corporal, del sustrato y del ambiente, siendo más altas para *A. punctatus*. Además, encontraron que existe una relación altamente significativa entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato para ambas especies. Los autores concluyen que para *A. punctatus*, la exposición al sol no afecta la temperatura corporal.

Vitt *et al.* (2003b) estudiaron la ecología de *Anolis fuscoauratus* en seis localidades del Amazonas ecuatoriano y brasileño. Encontraron que los microhábitats más utilizados por *A. fuscoauratus* son troncos, ramas sueltas, ramas de árboles (39.1%), hojarasca (15.6%), hojas de árboles y arbustos (11.8%) pero también utilizan frecuentemente troncos caídos y lianas. Registraron que las lagartijas perchan a una altura promedio de 0.98 ± 0.05 m y en un diámetro promedio (excluyendo hojas) de 12.85 ± 2.26 cm. Además, registraron un mayor número de lagartijas en días nublados (59.9%) que en días soleados (40.1%). En

lo que se refiere a la exposición al sol, los autores documentaron que la mayoría se encuentran en sombra (60.9%), un porcentaje menor en sol filtrado (25%) y muy pocas en sol directo (14.1%). Sus resultados muestran que la temperatura corporal promedio de *A. fuscoauratus* ($28.7 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$) es significativamente mayor que la temperatura del sustrato (27.1 ± 0.2) y la del ambiente (27.0 ± 0.1). Los autores sugieren que ni la disponibilidad del sol ni la exposición a este influyen en la temperatura corporal de las lagartijas. En todas las localidades, la temperatura corporal de *A. fuscoauratus* está correlacionada significativamente con la temperatura del sustrato; sin embargo la temperatura corporal varía significativamente a lo largo del día. Asimismo, concluyen que la actividad *A. fuscoauratus* puede variar dependiendo del sitio donde se encuentre.

Vitt y Zani (2005) estudiaron la ecología de *Anolis capito* en un bosque lluvioso del sureste de Nicaragua durante el final de la temporada de secas. Encontraron que los microhábitats más utilizados son troncos de árboles (73.1%) y hojarasca (26.9%). En cuanto a la exposición al sol, los autores observaron que la mayoría de las lagartijas se encuentran en sombra (72.7%), algunas en sol directo (18.2%) y muy pocas cuando estaba nublado (9.1%). Registraron que la temperatura corporal promedio de *A. capito* ($28.8 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) es 1.3°C mayor que la temperatura del sustrato y 1.7°C mayor que la temperatura del aire. Respecto a la morfología, las hembras son más grandes y alcanzan la madurez sexual a una longitud hocico-cloaca mayor que la de los machos. De igual manera, encontraron que *A. capito* presenta mayor actividad durante la mañana y al final de la tarde con un descenso de la misma en el inicio de la tarde (13:00-14:00 h).

Vitt *et al.* (2008) estudiaron distintos aspectos de la ecología de *Anolis nitens brasiliensis* durante el final de la temporada de secas y principios de la temporada de lluvias en el hábitat del Cerrado en Tocantins, Brasil. Encontraron que la mayor parte de las lagartijas utilizan los troncos de los árboles o la hojarasca como microhábitat, documentando que cuando perchan sobre los troncos de los árboles lo hacen con la cabeza hacia abajo. Observaron que las lagartijas se encuentran más activas durante días soleados (60.3%) que en días

nublados (39.7%). Respecto a la exposición del sol, la mayoría se encuentra en sol filtrado (46%) y bajo sombra (44.4%); y muy pocas en sol directo (9.5%). En general observaron más lagartijas activas durante la mañana que en la tarde. Sus resultados muestran que la temperatura corporal promedio de *A. nitens brasiliensis* ($30.6 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$) es significativamente mayor que la temperatura del sustrato ($30.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$) pero menor a la temperatura ambiental ($31.0 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$); sin embargo la temperatura corporal esta significativamente relacionada con ambas. Además, los autores concluyen que la temperatura corporal de *A. nitens brasiliensis* no varía entre los distintos microhábitats.

Velásquez *et al.* (2011) estudiaron aspectos de la ecología térmica y el patrón de actividad de *Anolis onca* durante dos épocas (seca y lluvias) en Sucre, Venezuela. Registraron que la temperatura corporal promedio de los individuos es de $33.9 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ considerando ambas épocas, mientras que durante la época de secas alcanza $34.40 \pm 0.75^{\circ}\text{C}$ y $33.60 \pm 1.87^{\circ}\text{C}$ en lluvias. Encontraron que en ambas estaciones existe una correlación positiva entre la temperatura corporal con la temperatura del aire y la del sustrato. Sus resultados indican que la termorregulación se realiza de forma pasiva, influenciada por la temperatura del microhábitat (aire y sustrato). Asimismo, documentaron que el patrón de actividad diario de *A. onca* es unimodal durante ambas épocas.

ESTUDIOS REALIZADOS EN MÉXICO

Jenssen (1970) estudió la ecología y la conducta de una población de *Anolis nebulosus* localizada en los alrededores de Tepic, Nayarit. Sus resultados mostraron que los machos (41.4 mm) presentan un mayor tamaño corporal que las hembras (35.8 mm). Además, este autor encontró diferencias entre sexos respecto al tamaño y coloración del abanico, así como en la coloración dorsal. La altura de la percha fue distinta entre sexos, siendo los machos quienes utilizan perchas más altas que las hembras. Por otro lado, la temperatura corporal de las lagartijas fue mayor a la temperatura del microhábitat, lo cual demuestra que llevan a cabo una regulación conductual de la temperatura. La conducta social de ambos sexos es muy similar, aunque, la frecuencia de las interacciones sociales presenta una

variación temporal. Además, ambos sexos son territoriales y para ello los machos realizan despliegues durante varios minutos. Finalmente, la época reproductiva de esta especie se correlaciona con la época de lluvias.

Lister y García-Aguayo (1992) llevaron a cabo un estudio con la finalidad de entender los efectos de la estacionalidad y la depredación en la conducta de *Anolis nebulosus* en Chamela, Jalisco. Encontraron que, efectivamente, existen cambios estacionales en el uso de la percha, conducta social, y ciclo de actividad de *A. nebulosus*. Registraron que ambos sexos utilizan perchas más altas y presentan una mayor actividad durante la época de lluvias que en la época de secas, sin embargo, el cambio es más pronunciado en los machos. La conducta social de las hembras es igual en ambas épocas, mientras que los machos muestran un mayor nivel de actividad en la época de lluvias, de igual forma este cambio es más pronunciado en los machos. Asimismo, documentaron que los machos muestran un mayor índice de despliegues en la época de lluvias que en la de secas. Respecto al patrón de actividad, concluyen que *A. nebulosus* se encuentra activo principalmente durante la mañana y al final de la tarde mostrando menor actividad al medio día.

Posteriormente, también en Chamela, Ramírez-Bautista y Benabib (2001) realizaron un estudio sobre la altura de la percha de una población de *Anolis nebulosus*. Encontraron que los machos usan perchas más altas que las hembras, particularmente durante la época reproductiva. Sin embargo, la altura de la percha usada por las hembras no sigue el mismo patrón. Respecto a las clases de edad, los adultos usan perchas significativamente más altas que los juveniles y crías; y en general la altura de la percha es significativamente mayor durante la temporada de lluvias que durante la temporada de secas. Los autores registraron que la temperatura corporal promedio de los machos es mayor que la de las hembras y de igual manera la temperatura corporal promedio entre clases de edad es significativamente diferente, encontrando que los adultos presentan una mayor temperatura corporal que los juveniles y las crías. En general, encontraron que la

altura de la percha se relaciona de manera positiva con la temperatura corporal, la temperatura del sustrato y la ambiental.

Martínez-Grimaldo (2009) estudio la ecología y reproducción de *Anolis subocularis* en una selva baja caducifolia del estado de Guerrero. Encontró que existe dimorfismo sexual en dicha población; siendo los machos más grandes y más pesados que las hembras. El microhábitat preferido por esta especie son las rocas y la actividad de la población resulto ser bimodal. La temperatura corporal promedio de *A. subocularis* se correlacionó significativamente con la temperatura del ambiente y del sustrato.

Igualmente, en Jalisco, Siliceo-Cantero (2009) realizó un estudio sobre la estacionalidad, comportamiento y depredación de *A. nebulosus* en una población de Chamela y en la Isla San Agustín en la bahía de Chamela. Sus resultados indicaron que las condiciones ambientales son más fluctuantes en el continente que en la isla, por lo que la población insular presenta mayor densidad; mayor movimiento por hora; y su periodo de actividad es unimodal; lo cual se refleja en un mayor número de despliegues; uso de perchas altas; y termorregulación más eficientemente.

Además de los estudios mencionados anteriormente, existen otros cuantos donde se mencionan aspectos de historia natural de las especies mexicanas, tales como el uso del microhábitat, dieta y patrón reproductivo (p. ej. Ramírez-Bautista *et al.*, 2002a, b; Manjarrez y Zepeda, 2004; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; Scarpetta *et al.*, 2015).

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Analizar la ecología térmica, el uso del microhábitat, así como el ciclo de actividad diario y mensual de una población de *Anolis forbesi*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Caracterizar el ciclo de actividad de los individuos en el área de estudio.
- Determinar si existe dimorfismo sexual en el tamaño corporal en la población de Tecali de Herrera, Puebla.
- Comparar la temperatura corporal entre sexos y épocas del año.
- Identificar el uso de los distintos microhábitats usados por *A. forbesi* en el área de estudio.
- Determinar si existe relación entre la temperatura corporal y la temperatura del ambiente y del microhábitat utilizado por los organismos.
- Comparar la altura de la percha entre sexos y épocas del año.
- Determinar si existe relación entre la temperatura corporal y la altura de la percha, así como entre la longitud hocico-cloaca y la altura de la percha.

ESPECIE EN ESTUDIO

Anolis forbesi Smith y Van Gelder, 1955

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA

Anolis forbesi presenta un tamaño pequeño a mediano (longitud hocico-cloaca máxima = 51.2 mm), presenta escamas ventrales y dorsales quilladas, siendo estas últimas de la mitad del tamaño de las ventrales, pero del doble del tamaño de las laterales. Cresta media dorsal en el cuello de los machos de tamaño moderado o ausente. El color en el dorso es gris claro u oscuro, la región ventral es crema, con manchas, y es de tonos más claros que la zona dorsal (Flores-Villela y Rubio-Pérez, 2008a; Herrera-Flores, 2011). Las hembras exhiben dos patrones de coloración dorsal visiblemente distintos: un patrón consistente en una banda mediodorsal relativamente ancha de color claro que va desde la parte posterior de la escama interparietal hasta la punta de la cola, y un patrón consistente de una serie de pequeños rombos, más visibles a nivel de la cintura pélvica (Herrera-Flores, 2011; Figura 1a y b). Sin embargo, los machos no presentan dicha banda mediodorsal (Figura 1c y d). El abanico gular es de tamaño mediano a moderadamente grande (se extiende posteriormente hasta poco más allá del nivel de la axila), de color naranja quemado, bien desarrollado en machos, pero moderadamente en hembras (Herrera-Flores, 2011).

Recientemente, Köhler *et al.* (2014) sinonimizaron a *A. forbesi* con *A. microlepidotus* basándose en datos morfológicos y moleculares de poblaciones de *A. forbesi* ubicadas en Izúcar de Matamoros. Aunque, de acuerdo con Herrera-Flores (2011), *A. forbesi* es distintivo de *A. microlepidotus* por presentar un mayor número de escamas dorsales, un mayor número promedio de escamas ventrales, abanico moderadamente desarrollado en hembras que difiere de *A. microlepidotus*, en las cuales está ausente o muy poco desarrollado, un mayor número de escamas laterales desde el nivel del ojo hasta la nasal, abanico naranja quemado que contrasta con el rojo rubí en *A. microlepidotus*. Por lo tanto, de

acuerdo con Herrera-Flores (2011), en el presente estudio se considera a *A. forbesi* como un taxón válido.

Esta especie está ubicada en el grupo *nebulosus* (junto con *A. microlepidotus*, *A. nebulosus*, *A. quercorum* y *A. schmidtii*). Uno de los aspectos más relevantes de las especies mexicanas del género *Anolis* es que forman parte de la sección beta, denominada *Norops*, la cual aún no es posible reconocerla como género debido a que *Anolis* quedaría como un género parafilético (Flores-Villela y Rubio-Pérez, 2008a; Herrera-Flores, 2011).

ÁREA DE DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Se distribuye en parte de la Mixteca de Puebla, en climas cálidos y a elevaciones que oscilan entre los 850 y 2000 msnm. El tipo de vegetación predominante en su área de distribución es el bosque tropical caducifolio, sin embargo, esta especie también se ha registrado en bosque tropical subcaducifolio, bosque de coníferas, matorral xerófilo, y bosque espinoso (Herrera-Flores, 2011).

ESTATUS DE CONSERVACIÓN

Anolis forbesi es endémico de México y se distribuye únicamente en el estado de Puebla; siendo Izúcar de Matamoros, la localidad tipo (UICN, 2015).

Desafortunadamente está considerada como especie Amenazada (A) de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010) y en la categoría de Datos deficientes (DD) según la lista roja de la UICN (UICN, 2015).



Figura 1. Hembras (a y b) y machos (c y d) de *Anolis forbesi* presentes en Tecali de Herrera, Puebla.

ÁREA DE ESTUDIO

El barrio de La Magdalena Cuaxixtla se ubica en el municipio de Tecali de Herrera, entre los paralelos 18° 52' 15.6"norte y 97° 56' 52.5"oeste, a una altitud de 2033 metros (Figura 2). Fisiográficamente, forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana (INEGI, 2009). El clima es semi-árido (BS) con lluvias en verano, la temperatura y precipitación anual son de 18.7 °C y 724 mm, respectivamente (CONAGUA, 2010; Figura 3).

El tipo de vegetación presente en la zona es matorral xerófilo, el cual de acuerdo con Rzedowski (1978) es una comunidad vegetal asociada al clima BS, donde la insolación suele ser intensa y la humedad atmosférica baja. El suelo presenta drenaje deficiente, la materia orgánica es baja sin embargo la cantidad de nutrientes y de calcio es alta. La cobertura de plantas leñosas es menor de 50% y el suelo entre los arbustos se encuentra desnudo durante la mayor parte del año. La flora presenta características comunes como son: plantas suculentas, hojas arrosetadas (matorrales rosetófilos), plantas áfilas, y algunas son del tipo gregario o coloniales. Debido a la presencia dominante de algunas especies se pueden caracterizar un matorral crasi-rosulifolio de *Dasyilirion acrotrichum* y *Agave stricta*. Dentro de esta asociación vegetal predominan plantas con hojas arrosetadas con o sin tallos evidentes. Sin embargo, también pueden presentarse otras plantas con hojas arrosetadas como *Agave*, *Hechtia* y *Dasyilirion* que en conjunto forman un estrato subarbustivo espinoso y perennifolio bastante denso (Rzedowski, 1978; Figura 4). Esta vegetación se encuentra en altitudes que varían entre los 1 700 y 1 900 m (Valiente-Banuet *et al.*, 2009).

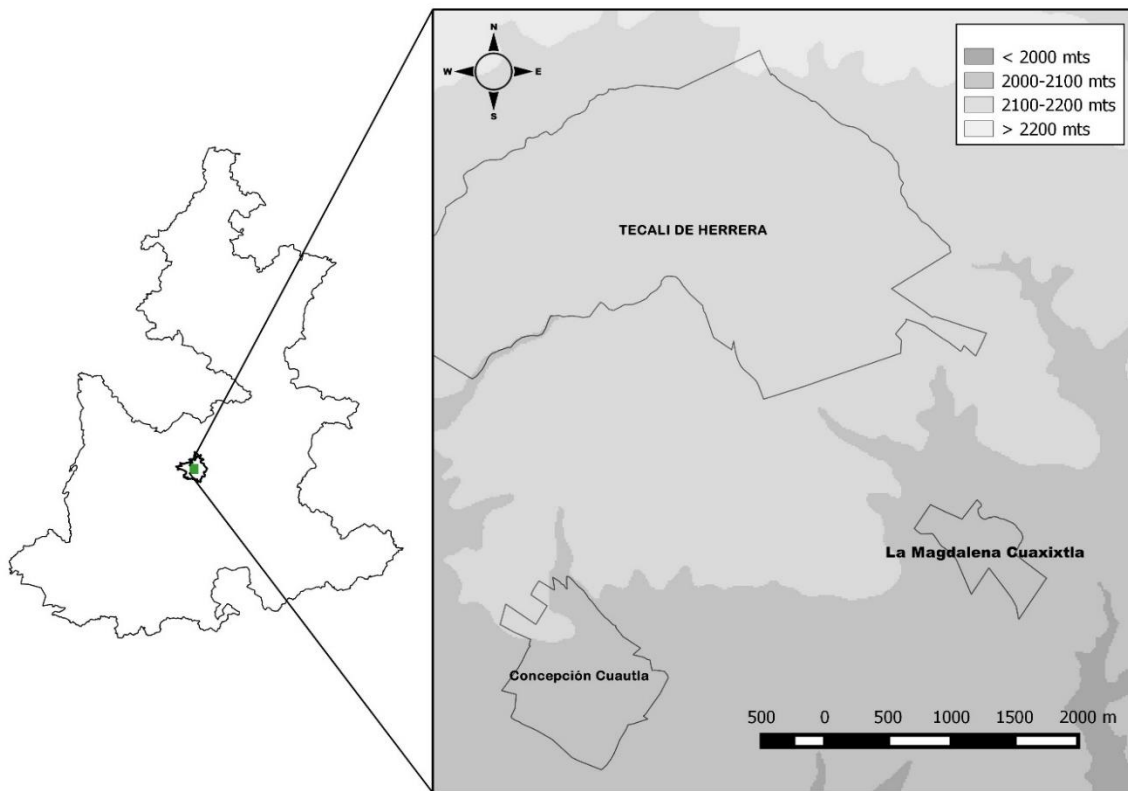


Figura 2. Localización del barrio de La Magdalena Cuaxitla, a las afueras de la ciudad de Tecali de Herrera, dentro del municipio del mismo nombre.

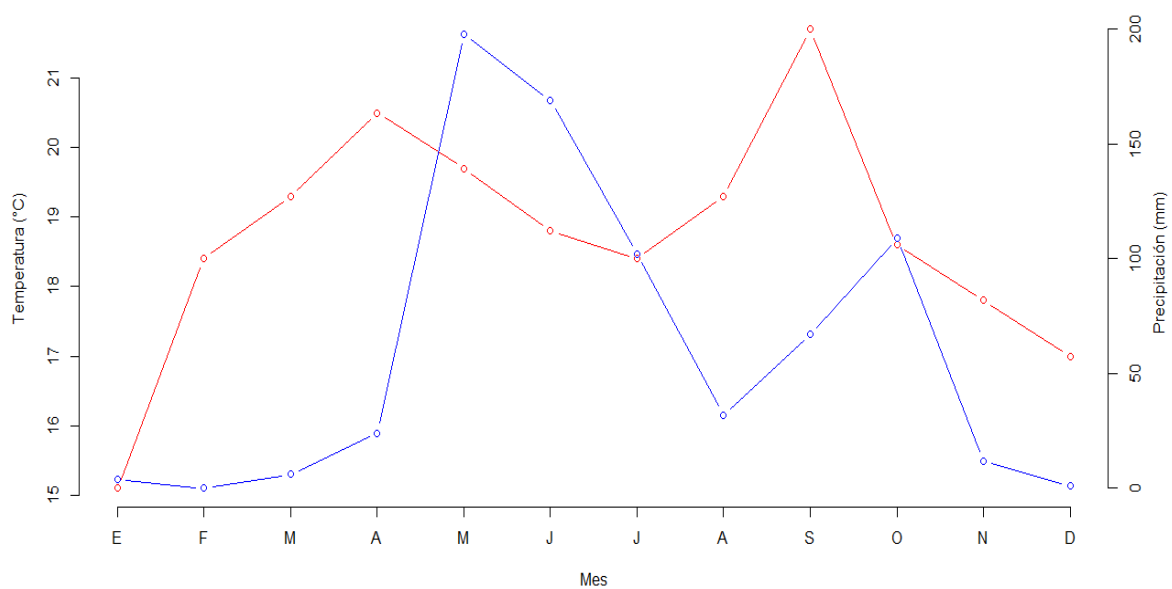


Figura 3. Datos meteorológicos de la estación Ahuatepec para el año 2015. (línea roja = temperatura, línea azul = precipitación).



Figura 4. Vegetación del área de estudio; aldeaña al barrio de La Magdalena Cuaxitla, al sureste de Tecali de Herrera, Puebla.

MATERIAL Y MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

Se realizaron dos salidas de campo mensuales al área de estudio, de septiembre del 2014 a mayo del 2015, con una duración de tres o cuatro días cada una. Se realizaron dos tipos de muestreo: los primeros implicaron únicamente la observación y registro de los organismos durante un día, con la finalidad de determinar el ciclo de actividad de la especie en estudio; mientras que en los segundos se llevó a cabo la captura y toma de datos. Durante las primeras salidas de cada mes se realizaron ambos tipos de muestreos; y en las últimas salidas solo se realizó el segundo tipo de muestreo.

Para los primeros muestreos se realizaron recorridos aleatorios durante 30 minutos cada hora, dentro de un horario de 07:00 a 13:30 horas y de 15:00 a 19:00 horas. Durante estos se contaron el total de individuos observados de la especie. En las primeras visitas al área de estudio se realizaron los recorridos durante todo el día, sin embargo, en el horario de 13:30 a 15:00 horas no se observaron individuos por lo que posteriormente se omitieron los recorridos en este horario.

Para los segundos muestreos se buscaron y colectaron lagartijas en los horarios de mayor actividad de la especie, establecidos mediante las observaciones previas. Para cada lagartija capturada se registraron los siguientes datos: fecha, hora del día, microhábitat, tiempo (soleado o nublado), exposición de la lagartija respecto al sol (sol directo, sombra o sol filtrado), posición de la lagartija en su percha y la altura, diámetro e inclinación de esta. La altura fue medida como la distancia entre la base de la planta y el punto donde la lagartija era localizada, y fue tomada junto con el diámetro con un flexómetro, mientras que la inclinación fue medida con un clinómetro casero como 0-90°, donde 0° es perpendicular al suelo (Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Vitt *et al.*, 2001, 2002, 2003a, 2008; Vitt y Zani, 2005; Singhal *et al.*, 2007)

Cuando las lagartijas se recolectaron, lo primero que se registró fue la temperatura corporal ($T^{\circ}c$) por medio de un termómetro cloacal Miller-Weber ± 0.2 el cual era colocado entre una extremidad posterior y el cuerpo de la lagartija; esto debido a la imposibilidad de tomar la temperatura cloacal ya que los organismos presentan un tamaño corporal pequeño. Mientras se midió la temperatura corporal, las lagartijas fueron sujetadas por la cabeza o una extremidad anterior, con la finalidad de minimizar la ganancia de calor por medio de la mano del colector. Posteriormente, se tomó la temperatura del microhábitat ($T^{\circ}m$; donde la lagartija fue observada por primera vez) y la temperatura del ambiente ($T^{\circ}a$; a 1m de altura del suelo). Ambas temperaturas se registraron con una estación meteorológica Kestrel 4000. La temperatura corporal, del microhábitat y del ambiente se registraron dentro de los 30 segundos posteriores a la captura. Así mismo se registraron la velocidad del viento y humedad del hábitat y del microhábitat. De igual forma se midió la longitud hocico-cloaca (LHC) y longitud de la cola (LC), dichos datos fueron medidos con una regla de plástico, sexo en individuos adultos (con base en la presencia de abanico gular bien desarrollado en machos y poco desarrollado en hembras) y clase de edad (crías, juveniles y adultos) determinada por la LHC de acuerdo a Ramírez-Bautista y Benabib (2001).

Una vez registrados los datos anteriores se realizó el marcaje de los organismos temporal y permanentemente. La finalidad del marcaje fue para evitar tomar medidas repetidas de los organismos ya registrados. Para el marcaje temporal se colocó una marca con pintura acrílica color verde en el dorso de hembras y machos, a la altura de las extremidades posteriores, mientras que el segundo tipo de marcaje fue por medio de la ectomización de falanges. Para ello se utilizó un código alfanumérico con ligeras modificaciones, propuesto por McDiarmid *et al.* (2012). Después de esto se liberaron los organismos en el lugar donde fueron encontrados.

Para las lagartijas que no fue posible coleccionarlas, se registraron los siguientes datos: hora del día, hábitat, microhábitat, tiempo (soleado o nublado), exposición de la lagartija respecto al sol (sol directo, sombra o sol filtrado),

posición de la lagartija en su percha (horizontal, viendo hacia arriba, o viendo hacia abajo) así como la altura, diámetro e inclinación de esta. Además de la velocidad del viento y la humedad del hábitat y microhábitat.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

A todas las variables registradas se les aplicó pruebas de normalidad para determinar la viabilidad de utilizar pruebas estadísticas paramétricas. En caso de no ajustarse a una distribución normal, los datos fueron transformados a su logaritmo base 10 (\log_{10}) con el fin de ajustarlos a este tipo de distribución. De lo contrario se utilizaron pruebas no paramétricas (Zar, 2010).

Con el fin de determinar si existe dimorfismo sexual en la población, se realizó una prueba de U-Mann-Whitney, con la longitud hocico-cloaca de ambos sexos. Se realizaron dos pruebas de análisis de varianza de dos factores (ANOVA), tomando como variables independientes el sexo y la época. Para la primera prueba se comparó la temperatura corporal entre sexos y épocas (época fría [octubre del 2014 a marzo del 2015] y época cálida [septiembre del 2014, abril y mayo del 2015]), para la segunda prueba se comparó la altura de la percha usando las mismas variables independientes. Se utilizó como prueba post-hoc para las comparaciones entre grupos, la Tukey-HSD. Debido a que uno de los grupos (hembras de época fría) de la segunda prueba de ANOVA no se ajustó a una distribución normal ($W = 0.820$, $P = 0.034$) se realizó la transformación de datos a \log_{10} , sin embargo, esto provocó que los datos se desviaran aún más de la distribución normal ($W = 0.754$, $P = 0.006$). Debido a ello se prefirió utilizar los datos originales de este grupo por la imposibilidad de utilizar una prueba no paramétrica homóloga al ANOVA de dos factores.

Se utilizaron cuatro pruebas del coeficiente de correlación de Spearman, las dos primeras para determinar si existe relación entre la temperatura corporal y la temperatura del ambiente y del microhábitat utilizado por los organismos, la tercera para determinar si existe relación entre la altura de la percha y la temperatura corporal de los individuos; y la última para determinar si existe relación entre la altura de la percha y la longitud hocico-cloaca.

Para determinar si existen diferencias entre la temperatura del ambiente y la del microhábitat se llevó a cabo una prueba t de Student. Se utilizó de igual forma una prueba de U-Mann-Whitney para determinar si existen diferencias entre la velocidad del viento y la humedad del ambiente y los del microhábitat. Se empleó el paquete estadístico R. Los resultados se muestran con media \pm error estándar. Se utilizó un nivel de significancia de 0.05 para todos los casos. Para todas las pruebas estadísticas se utilizaron únicamente los primeros registros obtenidos de los organismos.

RESULTADOS

CICLO DE ACTIVIDAD MENSUAL Y DIARIO

Se obtuvieron 86 registros de *A. forbesi* durante todos los meses de estudio. Sin embargo, el número de individuos activos varió a lo largo de los meses; siendo abril, el mes donde se registró mayor actividad seguido de octubre y noviembre. A partir de diciembre disminuyó y continuó así hasta principios de marzo. Desafortunadamente, el muestreo del mes de mayo tuvo que ser suspendido durante la tarde debido a las fuertes lluvias (Figura 5A).

De manera general, el ciclo de actividad diario resultó ser bimodal; el cual inició a las 07:00 horas y continuó relativamente constante durante la mañana, con un pico de mayor actividad entre las 09:01 y 09:30 horas. Durante todo este periodo; los individuos se encontraron asoleándose, y para ello generalmente adquirieron una coloración oscura. Al medio día, entre las 12:31 y 13:30 horas, la actividad comenzó a disminuir; durante este periodo fue posible registrar a dos individuos alimentándose momentáneamente. Al principio de la tarde, entre las 13:31 y 15:00, no se obtuvo registro de algún individuo, esto posiblemente debido al aumento de la temperatura ambiental en la zona. A partir de las 15:01 horas se reanuda la actividad y continuó relativamente constante hasta las 19:00 horas. Cabe mencionar que la actividad de los organismos durante la tarde no fue tan constante como en la mañana y debido a ello se obtuvo un mayor número de registros durante este último periodo (Figura 5B).

DIMORFISMO SEXUAL

Los individuos juveniles presentaron un tamaño corporal (LHC) de 26.33 ± 3.28 mm ($n = 3$). En individuos adultos, los machos ($x = 38.9 \pm 0.26$ mm, $n = 85$) presentaron un mayor tamaño corporal (LHC) que las hembras ($x = 37.6 \pm 0.52$ mm, $n = 20$) ($Z = 1123$, $P = 0.02$; Figura 6).

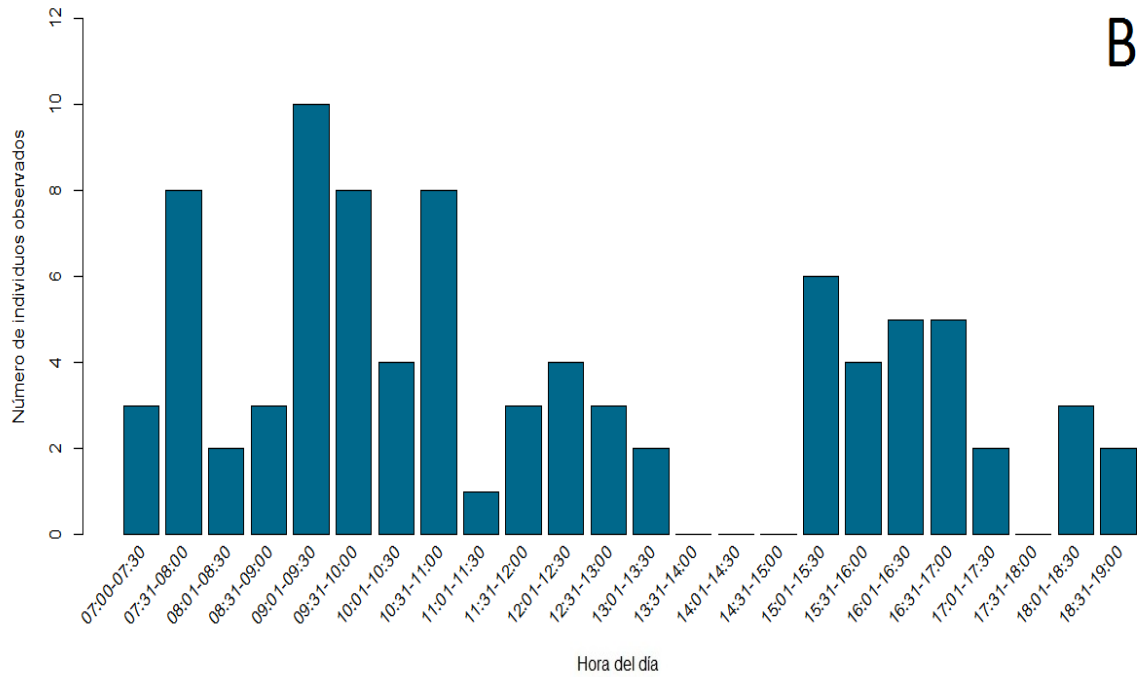
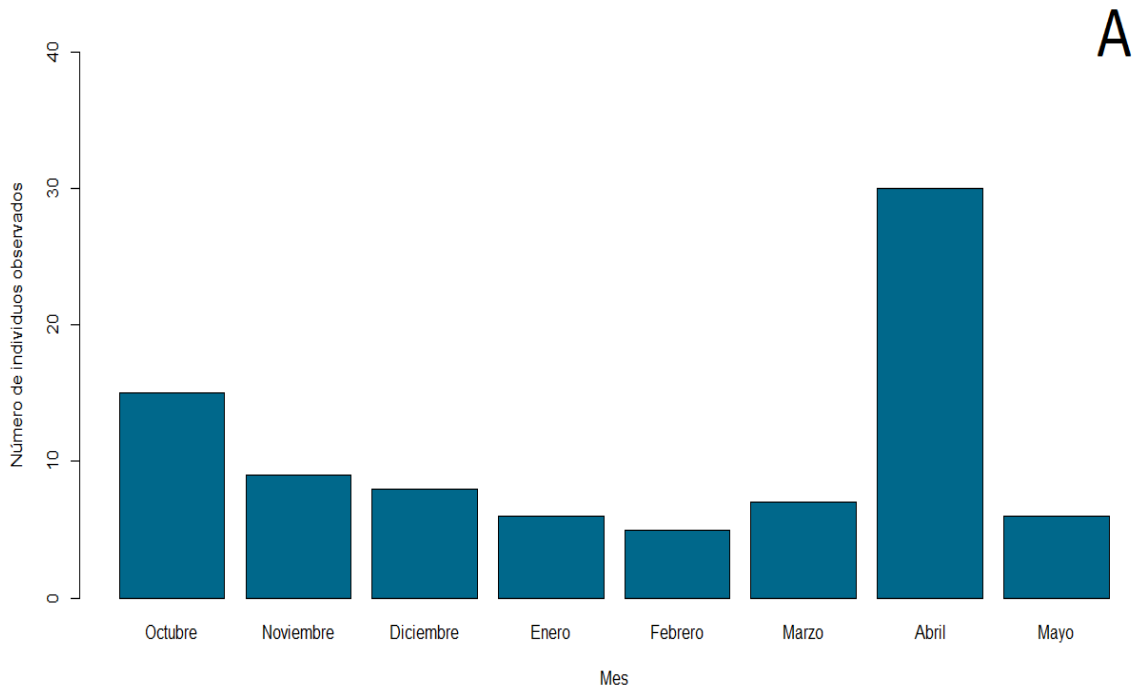


Figura 5. Ciclo de actividad mensual (A) y diario (B) de *Anolis forbesi* en Tecali de Herrera, Puebla.

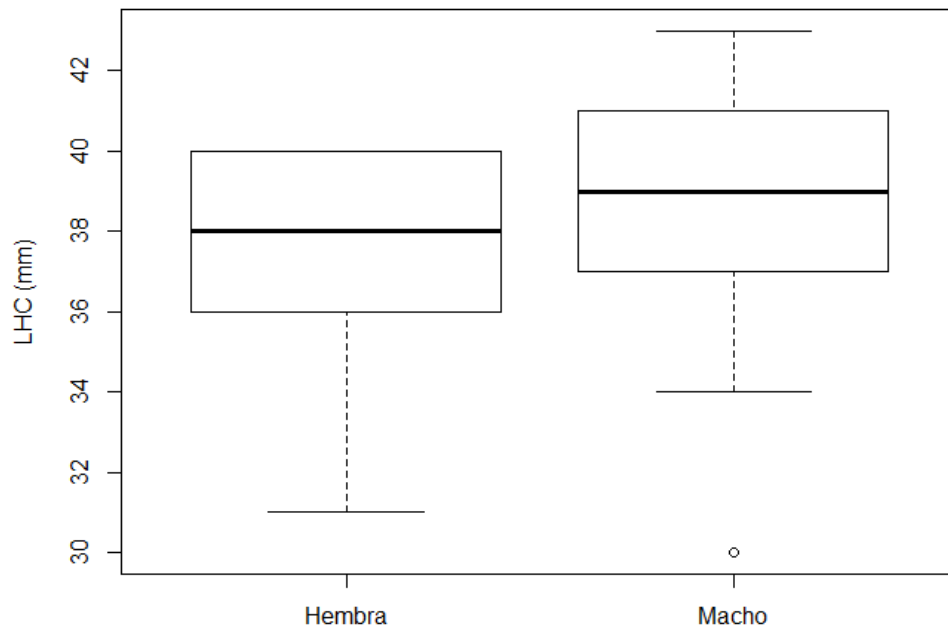


Figura 6. Tamaño corporal (LHC) de hembras y machos de *Anolis forbesi* registrados en Tecali de Herrera, Puebla.

ECOLOGÍA TÉRMICA

Se capturaron un total de 110 individuos; tres juveniles, dos de ellos encontrados en la noche y uno durante el día; y 107 adultos, de los cuales 21 fueron hembras y 86 machos.

La temperatura corporal promedio de los juveniles, durante la noche, fue de 24.1 ± 0.90 °C (23.2-25.0, n = 2), la temperatura ambiental y del microhábitat asociadas a estos fueron de 20.65 ± 0.25 °C (20.4-20.9, n = 2) y 20.0 ± 0.20 °C (19.8-20.2, n = 2), respectivamente. Mientras que el juvenil capturado durante el día presentó una temperatura corporal de 28 °C y una temperatura ambiental y del microhábitat de 26.4 y 27.3°C, respectivamente.

Durante la noche se capturaron cuatro individuos adultos, dos hembras y dos machos. Las hembras presentaron una temperatura corporal promedio de 21.10 ± 3.10 °C (18-24.2, n = 2), con una temperatura ambiental y del microhábitat de 19.95 ± 2.05 °C (17.9-22, n = 2) y 18.95 ± 2.05 °C (16.5-21.4, n = 2),

respectivamente. Mientras que los machos presentaron una temperatura corporal promedio de 21.50 ± 0.1 °C (21.4-21.6, n =2), cuya temperatura ambiental y del microhábitat asociadas fueron de 18.4 ± 0.8 °C (17.6-19.2, n = 2) y 17.4 ± 0.4 °C (17-17.8, n = 2), respectivamente.

La temperatura corporal promedio de los machos adultos, activos durante el día, fue de 28.63 ± 0.31 °C (21.2-33.6, n = 84), la temperatura ambiental y del microhábitat asociadas a estos fueron de 25.72 ± 0.43 °C (16.7-33.5, n = 84) y 25.22 ± 0.42 °C (16.4-32.7, n = 84), respectivamente.

Las hembras adultas, activas durante el día, presentaron una temperatura corporal promedio de 28.62 ± 0.58 °C (23.4-33.2, n = 19). La temperatura ambiental y del microhábitat fueron de 26.10 ± 0.89 °C (17.8-33.0, n = 19) y 26.13 ± 0.83 °C (18.8-32.4, n = 19), respectivamente.

En ambos sexos, la temperatura corporal fue mayor a la temperatura ambiental y del microhábitat (Kruskal-Wallis; $H = 48.20$, $P < 0.0001$). La temperatura corporal de las lagartijas fue 3.31 °C mayor a la temperatura del microhábitat y 2.88 °C mayor a la temperatura ambiental (Bonferroni-Dunn, $P_s < 0.0001$).

La prueba de ANOVA de dos factores con la temperatura corporal como variable dependiente, mostró un efecto significativo de la época ($F_{1,99} = 49.26$, $P < 0.0001$); pero no hubo efecto por el sexo ($F_{1,99} = 0.000$, $P = 0.986$). Aunque hubo una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1,99} = 5.42$, $P = 0.021$). Los machos presentaron una temperatura corporal mayor durante la época cálida ($x = 29.9 \pm 0.26$ °C, n = 55) que en la época fría ($x = 26.1 \pm 0.48$ °C, n = 29; Tukey-HSD, $P < 0.0001$). Sin embargo, la temperatura corporal de las hembras se mantuvo relativamente constante durante ambas épocas (época fría: $x = 28.04 \pm 0.84$ °C, n = 9; época cálida: 29.14 ± 0.81 °C, n = 10; Tukey-HSD, $P = 0.719$; Figura 7).

La temperatura corporal se correlacionó positivamente con la temperatura ambiental ($r_s = 0.806$, $P < 0.0001$, $n = 110$; Figura 8) y con la temperatura del microhábitat ($r_s = 0.804$, $P < 0.0001$, $n = 110$; Figura 9).

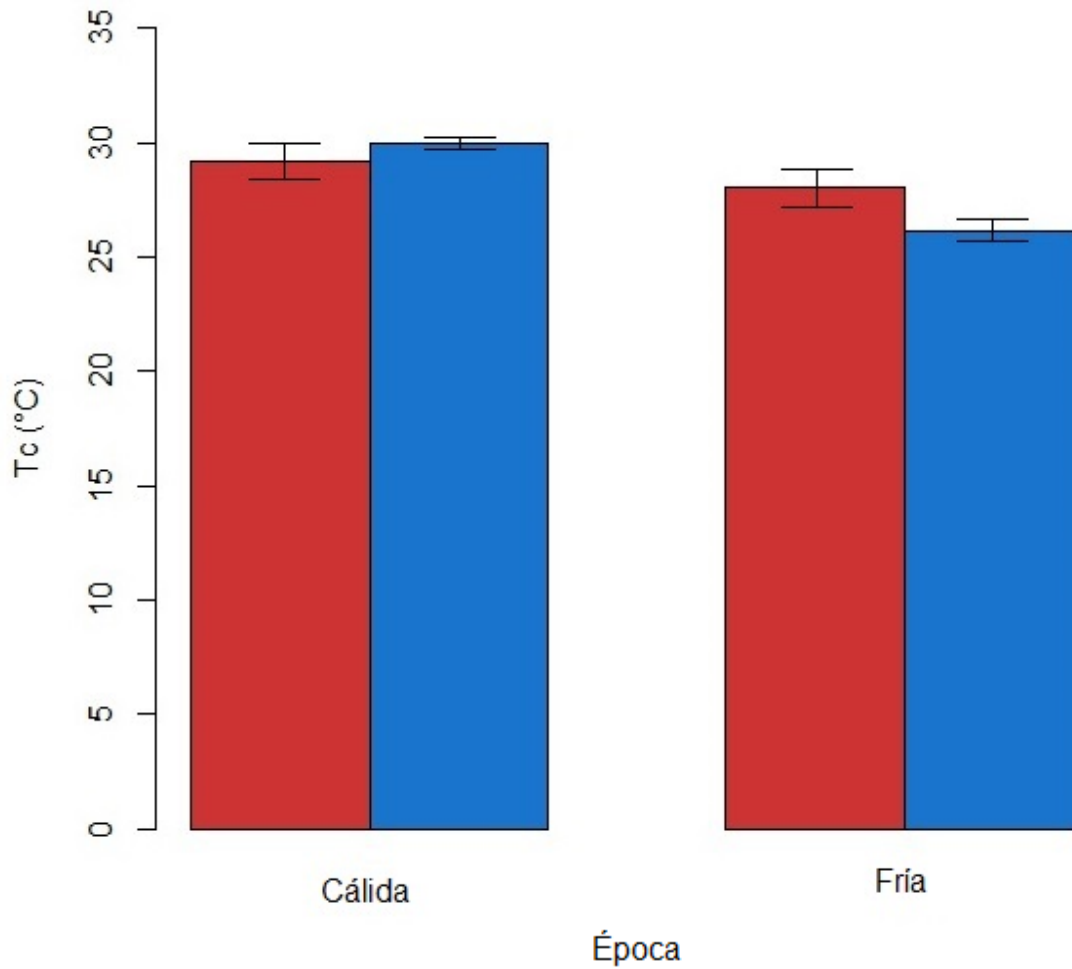


Figura 7. Temperatura corporal (T_c) promedio de hembras (barras rojas) y machos (barras azules) de *Anolis forbesi* durante la época cálida y la época fría. Las barras muestran la media \pm error estándar.

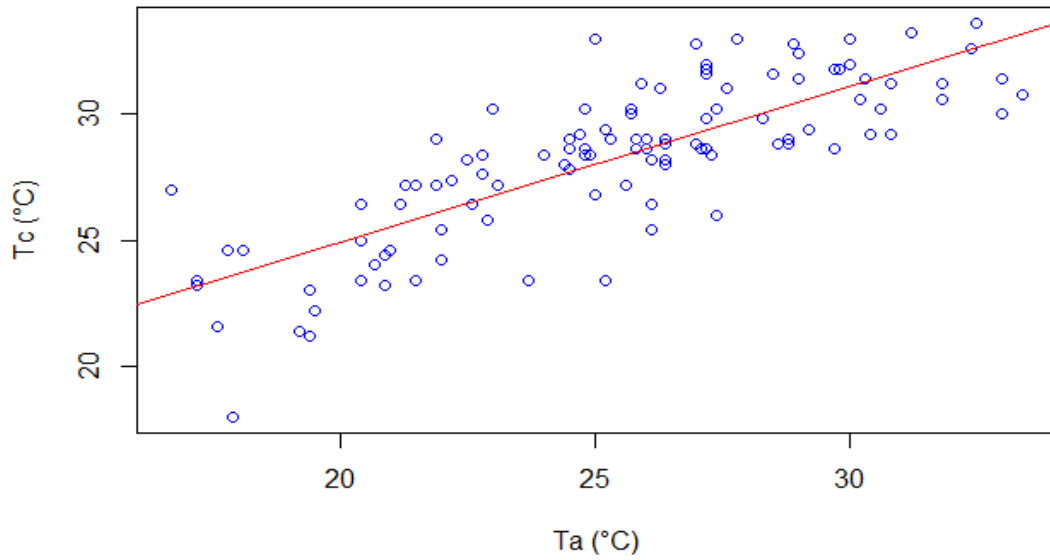


Figura 8. Relación entre la temperatura corporal (T_c) y la temperatura ambiental (T_a) de *Anolis forbesi* en el área de estudio.

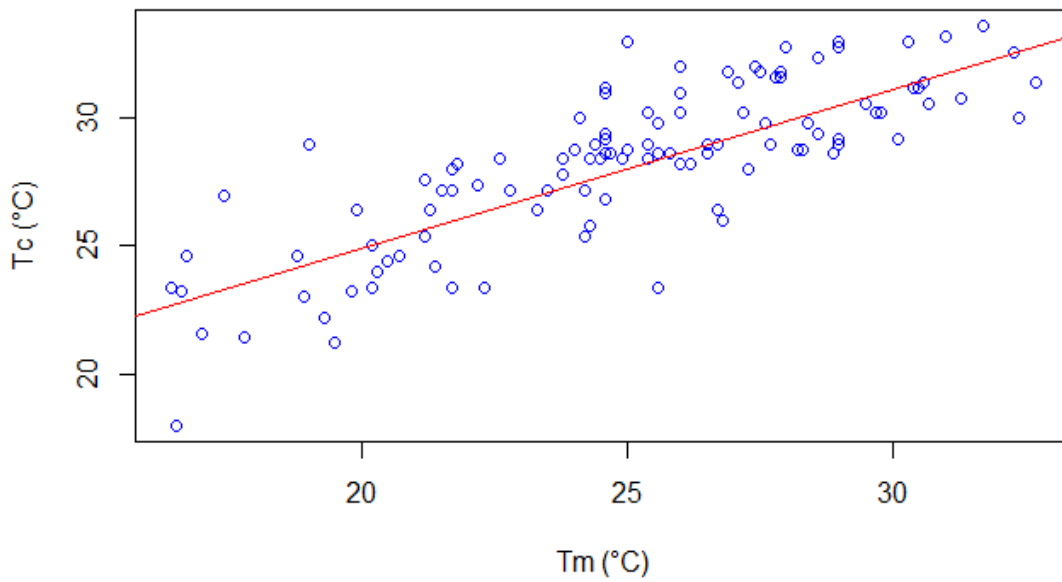


Figura 9. Relación entre la temperatura corporal (T_c) y la temperatura del microhábitat (T_m) de *Anolis forbesi* en el área de estudio.

USO DEL MICROHÁBITAT

Del total de individuos activos, 393 (72.2%) se encontraron perchando en hojas de *Agave stricta*, 121 (22.2%) se encontraron en inflorescencia de *A. stricta*, 13 (2.4%) en hojas de *Hechtia sp*, cinco (0.9%) sobre troncos de árboles cercanos a *A. stricta*, dos (0.4%) bajo arbustos, dos (0.4%) sobre roca, dos (0.4%) en hojas de *A. salmiana*, uno (0.2%) sobre hojarasca de *A. stricta*, uno (0.2%) en inflorescencia de *Hechtia sp*, uno (0.2%) en hojas de *Dasyilirion acrotrichum*, uno (0.2%) en inflorescencia seca de *A. salmiana*, uno (0.2%) sobre la rama de árbol cercano a *A. stricta*, uno (0.2%) sobre arbusto de igual forma adyacente a *A. stricta* (Figura 10).

Respecto a la posición de las lagartijas en la vegetación, 239 (44.6%) percharon con el cuerpo orientado verticalmente y con la cabeza hacia abajo, 157 (29.3%) se encontraron con el cuerpo orientado de forma horizontal y 140 (26.1 %) percharon con el cuerpo orientado verticalmente y con la cabeza hacia arriba (Figura 11 y 12).

No hubo diferencias significativas entre la temperatura ambiental ($x = 25.7 \pm 0.36$ °C, $n = 110$) y la temperatura del microhábitat ($x = 25.3 \pm 0.35$ °C, $n = 110$) ($t = 0.88$, $P = 0.378$). De igual manera no hubo diferencias significativas entre la humedad ambiental ($x = 46.4 \pm 0.53$ %, $n = 438$) y la humedad del microhábitat ($x = 47.7 \pm 0.56$ %, $n = 438$) ($Z = 90372$, $P = 0.138$). Sin embargo sí hubo diferencias significativas entre la velocidad del viento del ambiente ($x = 2.5 \pm 0.11$ km/h, $n = 438$) y la velocidad del viento del microhábitat ($x = 1.2 \pm 0.06$ km/h, $n = 438$) ($Z = 128830$, $P < 0.0001$).

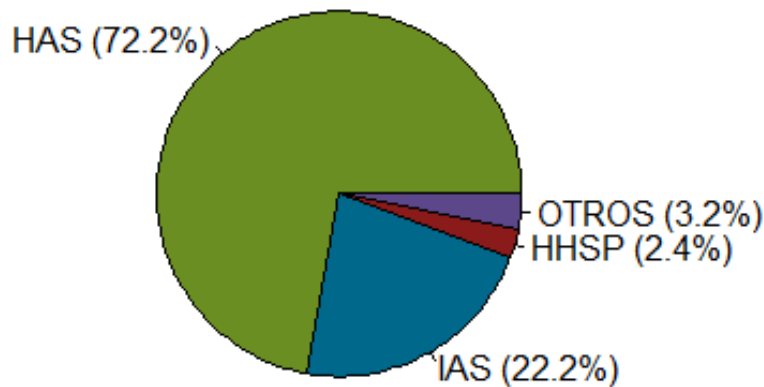


Figura 10. Microhábitats utilizados por *Anolis forbesi* en Tecali de Herrera, Puebla. Mostrando porcentaje de lagartijas para cada categoría. HAS = hojas de *Agave stricta*, HHSP = hojas de *Hechtia sp*, IAS = Inflorescencia de *A. stricta*, OTROS = bajo arbustos, sobre roca, en hojas de *Agave salmiana*, sobre hojarasca de *A. stricta*, en inflorescencia de *Hechtia sp*, en hojas de *Dasyilirion acrotrichum*, inflorescencia seca de *A. salmiana*, sobre rama de árbol y sobre arbusto adyacentes a *A. stricta*.

Anolis forbesi se encontró activo tanto en días soleados como nublados; 435 individuos (79.8%) fueron encontrados en días soleados y 105 (19.3%) fueron encontrados en días nublados. Solo se encontraron 4 individuos (0.7%) durante la noche y 4 (0.7%) durante el atardecer. Las lagartijas se encontraron en condiciones de sombra (35.7%), sol filtrado (34.1%), y sol directo (30.2%). A pesar de esto la exposición al sol varió a lo largo del día, al principio de la mañana (07:00-09:30) las lagartijas prefirieron microhábitats con sol directo y sol filtrado, pero al final de este periodo (09:31-12:00) utilizaron microhábitats con sol filtrado, sol directo y sombra. Al medio día (12:01-14:30) se registraron pocos individuos, los cuales permanecieron en sol filtrado y sombra. Al principio (14:31-17:00) y al final (17:01-19:00) de la tarde, las lagartijas se encontraron principalmente en condiciones de sombra (Figura 13).



Figura 11. Orientación de las lagartijas respecto a la percha. HAB = hacia abajo, HAR = hacia arriba, HO = horizontalmente.

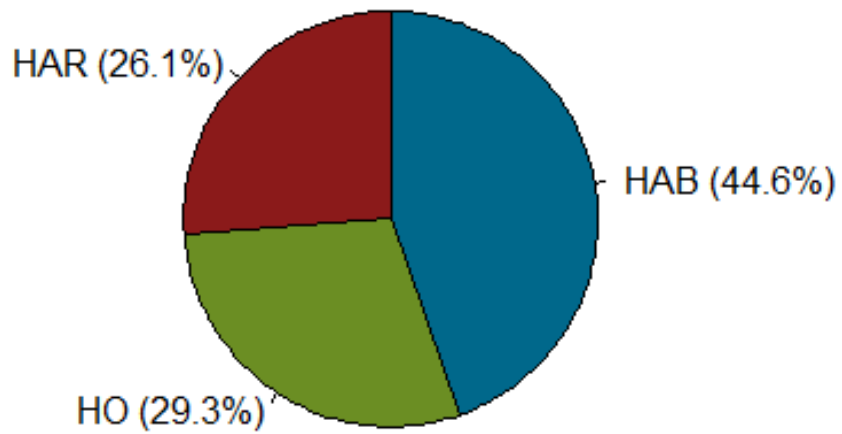


Figura 12. Porcentaje de lagartijas para cada categoría de orientación de la percha.

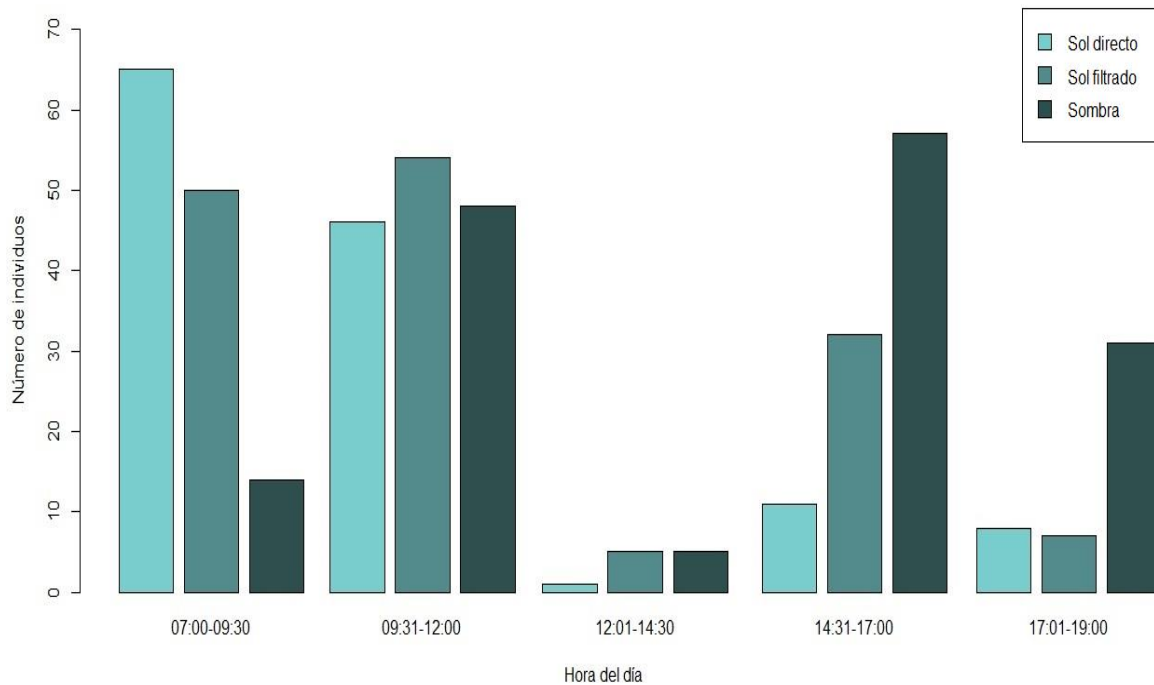


Figura 13. Exposición al sol de *Anolis forbesi* a lo largo del día.

CARACTERÍSTICAS DE LA PERCHA

Se obtuvieron registros de 109 individuos; tres juveniles, dos de ellos encontrados en la noche y uno durante el día; y 106 adultos, de los cuales 20 fueron hembras y 86 machos.

Durante la noche, los juveniles percharon a una altura promedio de 57.25 ± 1.25 cm (56-58.5, $n = 2$), con un diámetro de 0.5 cm ($n = 2$) y en un ángulo promedio de $53 \pm 14.0^\circ$ (39-67, $n = 2$). El único juvenil registrado durante el día perchó a una altura de 60 cm, con un diámetro de 0.6 cm y en un ángulo de 33° .

Cuatro individuos adultos fueron registrados en la noche, de los cuales dos eran hembras y dos machos. Las hembras percharon a una altura promedio

de 47 ± 2 cm (45-49, $n = 2$), con un diámetro promedio de 0.55 ± 0.05 cm (0.5-0.6, $n = 2$) y en ángulo promedio de $69.5 \pm 4.5^\circ$ (65-74, $n = 2$). Los machos percharon a una altura promedio de 38.4 ± 11.55 cm (26.9-50, $n = 2$), con un diámetro promedio de 0.35 ± 0.05 cm (0.3-0.4, $n = 2$) y en ángulo promedio de $61 \pm 11^\circ$ (50-72, $n = 2$).

Los machos adultos, activos durante el día, percharon a una altura promedio de 97.10 ± 4.23 cm (24-205, $n = 84$); en un diámetro y ángulo promedio de 1.19 ± 0.09 cm (0.3-7.5, $n = 84$) y $57.56 \pm 2.15^\circ$ (1-90, $n = 84$), respectivamente.

Las hembras adultas, activas durante el día, percharon a una altura promedio de 64.89 ± 5.03 cm (27-115, $n = 18$); en un diámetro y ángulo promedio de 1.06 ± 0.12 cm (0.4-2, $n = 18$) y $51.78 \pm 5.29^\circ$ (7-85, $n = 18$), respectivamente.

En el caso de la altura de la percha, la prueba de ANOVA mostró un efecto significativo de la época ($F_{1,98} = 75.25$, $P < 0.0001$) y sexo ($F_{1,98} = 20.99$, $P < 0.0001$). De igual forma hubo una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1,98} = 8.38$, $P < 0.005$). Los machos percharon a mayor altura durante la época cálida ($x = 116.5 \pm 4.48$ cm, $n = 55$) que en la época fría ($x = 60.2 \pm 2.59$ cm, $n = 29$) (Tukey-HSD, $P < 0.0001$). Sin embargo, las hembras percharon prácticamente a la misma altura durante ambas épocas (época fría: $x = 57.2 \pm 5.77$ cm, $n = 9$; época cálida: 72.5 ± 7.74 cm, $n = 9$; Tukey-HSD, $P = 0.632$). Aunque durante la época cálida, los machos percharon a una altura mayor ($x = 116.5 \pm 4.48$ cm, $n = 55$) que las hembras ($x = 72.5 \pm 7.74$ cm, $n = 9$; Tukey-HSD, $P < 0.0001$; Figura 14).

La altura de la percha se correlacionó positivamente con la temperatura corporal ($r_s = 0.510$, $P < 0.0001$, $n = 109$; Figura 15) y con la longitud hocico-cloaca ($r_s = 0.402$, $P < 0.0001$, $n = 107$; Figura 16).

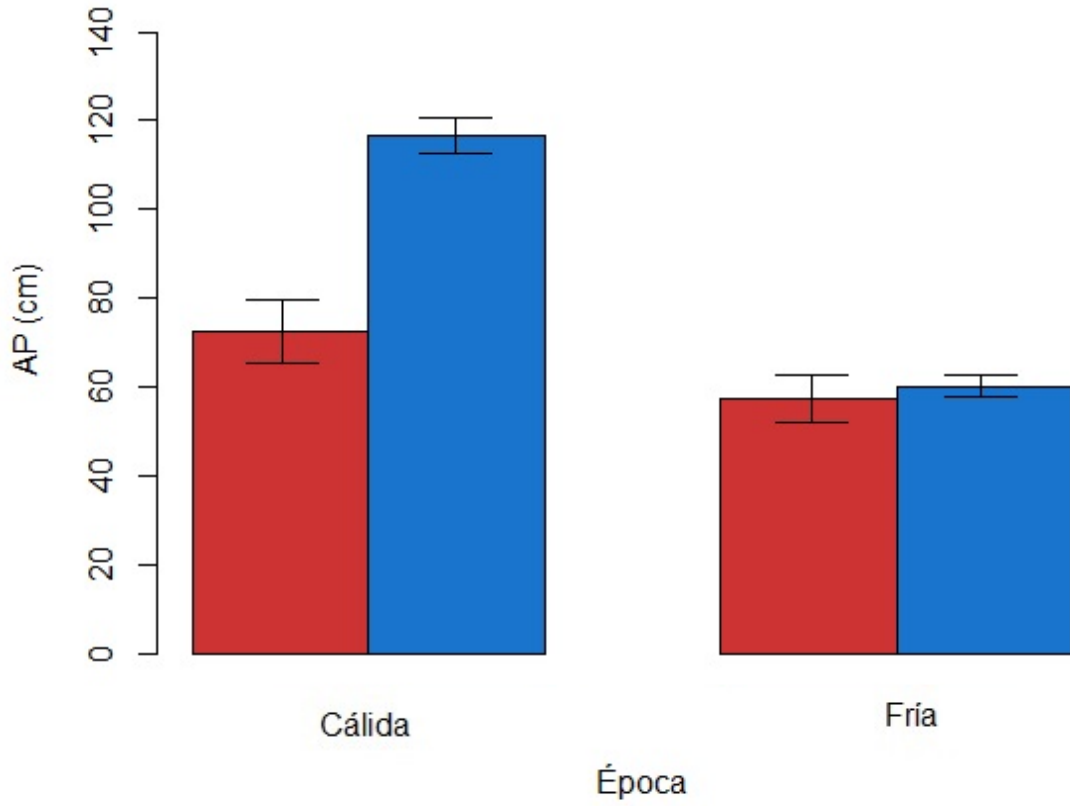


Figura 14. Altura de la percha (AP) promedio de hembras (barras rojas) y machos (barras azules) de *Anolis forbesi* durante la época cálida y la época fría. Las barras muestran la media \pm error estándar.

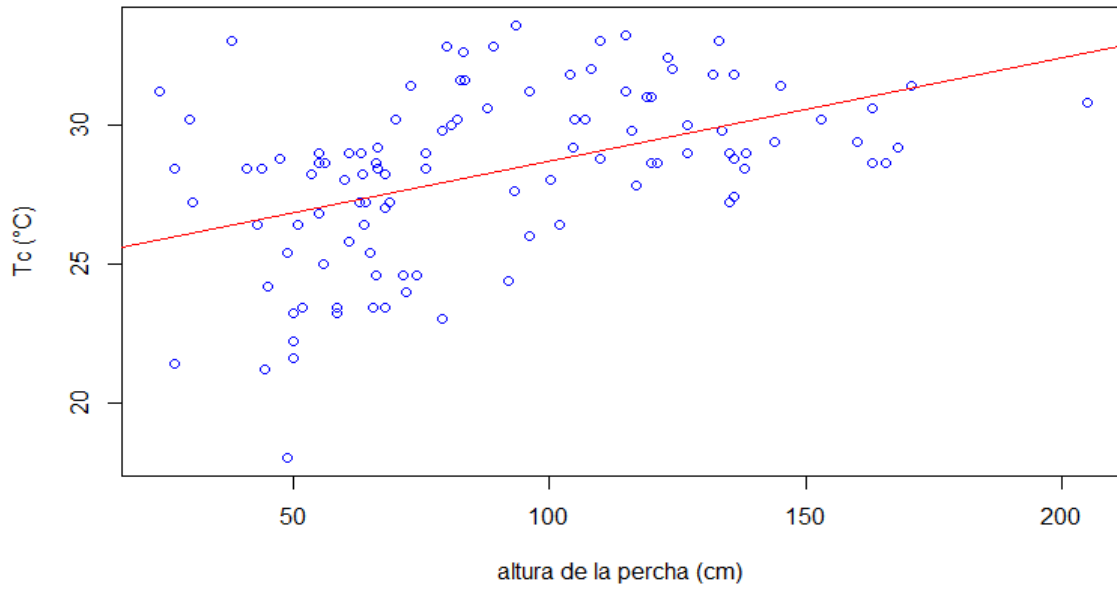


Figura 15. Relación entre la temperatura corporal (T_c) y la altura de la percha de *Anolis forbesi*.

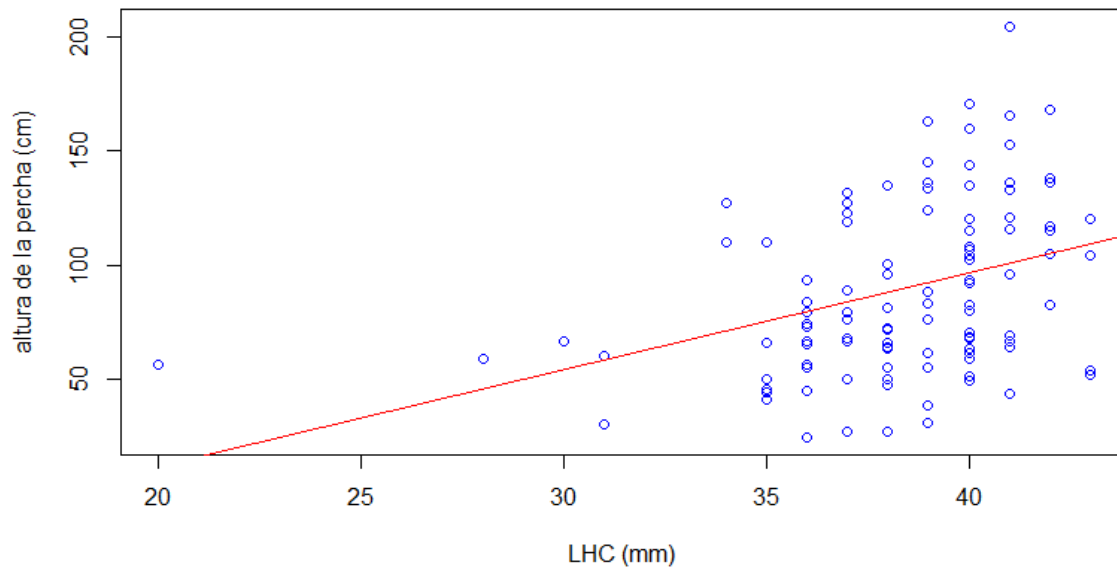


Figura 16. Relación entre la altura de la percha y la longitud hocico-cloaca (LHC) de *Anolis forbesi*.

DISCUSIÓN

CICLO DE ACTIVIDAD MENSUAL Y DIARIO

El ciclo de actividad de un reptil, el cual está muy influenciado por su biología térmica, se divide en periodos de descanso y movimiento, sin embargo, la periodicidad y fase de actividad de dicho ciclo están filogenéticamente delimitadas y pueden ser reguladas por las especies de acuerdo a las condiciones ambientales (Huey, 1982; Zug, 1993; Vitt y Caldwell, 2009). En este sentido, las especies diurnas pueden ajustar su actividad para reducir o evitar su exposición a climas extremos (Stevenson, 1985; Zug, 1993; Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009); lo cual tiende a restringir los ciclos diarios y estacionales de actividad (Pianka y Vitt, 2003; Velásquez *et al.*, 2011).

Anolis forbesi se encontró activo durante todos los meses de estudio; aunque fue posible observar una variación estacional en el ciclo de actividad, siendo menor de diciembre a principios de marzo y mayor en octubre, noviembre y abril; particularmente durante este último mes cuando se obtuvieron seis recapturas de diferentes individuos, todos machos. Además, es importante mencionar que durante abril y mayo aumentó la temperatura y el nivel de precipitación en el área de estudio. A pesar de que en el presente estudio no se realizaron muestreos durante toda la época de lluvias, las observaciones de abril y mayo concuerdan con el estudio de Lister y García-Aguayo (1992) quienes registraron que *A. nebulosus* presenta un cambio estacional en su ciclo de actividad siendo mayor durante las dos épocas de lluvias que en las de secas.

Además, la actividad puede tener ciertos beneficios (p. ej. defender territorios, acceso a presas, regulación de la temperatura corporal, acceso a parejas potenciales; estos mismos varían dependiendo del sexo, condición reproductiva y contexto ecológico) y desventajas (p. ej. depredación, competencia, gasto de energía y agua) para los reptiles (Huey, 1982). Por ejemplo, durante la época reproductiva cerca del 70-80% de los adultos se encuentran activos todos los días, pero solo el 10-30% durante la época no reproductiva y muy pocos o

ninguno durante el mal clima (Zug, 1993). Así que, es probable que aquellos machos que estén activos durante más tiempo, tengan un mayor éxito reproductivo resultado de numerosos encuentros sociales (Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009).

A pesar de que en el presente trabajo no se estudió la reproducción de *A. forbesi*, los datos de actividad sugieren que el cambio estacional en el ciclo de actividad también podría deberse a que su época reproductiva comienza a finales de marzo y continua hasta abril y mayo, cuando se registró mayor actividad. Igualmente se observó un mayor número de despliegues por parte de los machos durante este mismo periodo. Esto coincide con otros estudios realizados en machos de *A. polylepys* (Andrews, 1971), *A. nebulosus* (Lister y García-Aguayo, 1992) y *A. carolinensis* (Jenssen *et al.*, 1995), los cuales presentan altos niveles de actividad acompañados de un mayor índice de despliegues durante la época reproductiva. Por lo tanto, es probable que la proporción de sexos de la población estudiada este sesgada a los machos lo cual estaría provocando mayor competencia entre ellos.

En las lagartijas, el uso de señales sociales está controlado hormonalmente, por lo que la mayor parte de la conducta social ocurre durante la época reproductiva cuando los niveles de andrógeno son mayores (Pianka y Vitt, 2003). En la mayoría de las especies de *Anolis*, el abanico gular es usado con mayor frecuencia por los machos durante el cortejo, la defensa del territorio y la agresión (Fitch y Hillis, 1984; Orrell y Jenssen, 1998; Siliceo-Cantero, 2009; Johnson y Wade, 2010; Edwards y Lailvaux, 2012). Aunque también puede ser utilizado para el reconocimiento de especies y disuadir depredadores (Orrell y Jenssen, 1998; Losos, 2009; Johnson y Wade, 2010). Algunos factores que influyen en la conducta de despliegue son la visibilidad del hábitat, las condiciones de luz, la densidad poblacional y la tasa de depredación (Lister y García-Aguayo, 1992; Orrell y Jenssen, 1998; Johnson y Wade, 2010; Edwards y Lailvaux, 2012). Aunque, la función del abanico varía de acuerdo al dimorfismo sexual que

presente cada especie y está poco relacionado con otras características conductuales, ecológicas o morfológicas (Vitt y Caldwell, 2009).

En el presente estudio, a finales de marzo, se observó un macho que cortejaba a una hembra, para lo cual realizó despliegues del abanico gular durante unos breves segundos. En dos ocasiones diferentes, una a finales de marzo y otra a principios de abril, se encontró un macho haciendo despliegues cerca de otro individuo cuyo sexo no fue posible determinar. Algunas veces los machos hacían despliegues sin la presencia aparente de otro individuo, lo cual puede servir como una forma de advertir a otros machos la posesión de un determinado territorio (Losos, 2009). Lo anterior coincide con lo encontrado en machos de *A. nebulosus* (Lister y García-Aguayo, 1992; Manjarrez y Zepeda, 2004) y con breves observaciones del cortejo de *A. quercorum* (Ramírez-Bautista *et al.*, 2002 b). Aquí es importante mencionar, que no se observaron agresiones entre los machos de *A. forbesi*; posiblemente debido a que estas pueden ser energéticamente costosas y potencialmente riesgosas, como ocurre en otras especies de lagartijas (Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009).

En los continentes la tasa de depredación en las lagartijas del género *Anolis* es mayor que en las islas, por lo tanto, las especies continentales deben hacer un *trade-off* entre actividades riesgosas (p. ej. el cortejo y los despliegues) y actividades seguras (p. ej. descanso y escondite) (Lister y García-Aguayo, 1992). Es probable que, en el presente estudio, *A. forbesi* prefiera asignar más tiempo y energía a la actividad de los despliegues (al menos durante la mañana y el final de la tarde), sin embargo, esto puede reducir el tiempo asignado a otras actividades (p. ej. termorregulación y forrajeo).

Como se mencionó anteriormente, el clima y las condiciones ambientales pueden afectar la intensidad de la actividad y ocasionar diferencias inter e intraespecíficas en este parámetro (Zug, 1993; Pianka y Vitt, 2003). Respecto al ciclo de actividad diario, *A. forbesi* presentó un ciclo bimodal centrado la actividad durante la mañana y al final de la tarde. Este ciclo de actividad también se ha registrado para especies de *Anolis* que habitan en selva baja caducifolia (p. ej.

Lister y García-Aguayo, 1992; Martínez-Grimaldo, 2009) y selva tropical (p. ej. Vitt y Zani, 1996, 2005; Vitt *et al.*, 2002, 2003a, b, 2008). Por otro lado, existen otras especies de matorral xerófilo (p. ej. Velásquez *et al.*, 2011) y selva tropical que presentan un ciclo de actividad unimodal (p. ej. Vitt *et al.*, 2001, 2003 a, b).

Las diferencias en el ciclo de actividad diario entre *A. forbesi* y estas últimas especies puede deberse a las características propias de cada hábitat como la temperatura, humedad (Vitt *et al.*, 2003b), intensidad de luz solar, duración del fotoperiodo, hora de actividad de sus presas (Velásquez *et al.*, 2011), así como el clima, la altitud, cobertura vegetal y estacionalidad.

Los *Anolis* generalmente alteran su ciclo de actividad de acuerdo a la altitud, así que aquellas especies que viven en zonas áridas o tierras bajas se encuentran inactivos al mediodía, mientras que aquellas que se encuentran a una mayor altitud restringen su actividad al mediodía (Losos, 2009). Lo cual ha sido interpretado como un importante mecanismo de regulación de la temperatura corporal (Hertz, 1992; Stevenson, 1985). Sin embargo, la estrategia termorreguladora dependerá también de los movimientos sociales y de forrajeo (Huey y Slatkin, 1976).

Así que es probable que *A. forbesi* este ajustando su actividad en función de la variación estacional y diaria de la temperatura ambiental, determinando de esta forma su estrategia termorreguladora, sin embargo, esto no excluye el hecho de que la conducta social y de forrajeo juegan un papel importante en la actividad estacional y diaria de la población estudiada.

Como se mencionó anteriormente, la depredación y la competencia son factores que pueden limitar el ciclo de actividad de los organismos (Huey, 1982; Lister y García-Aguayo, 1992; Pianka y Vitt, 2003). El efecto de la competencia puede ser tal que en algunas especies de *Anolis* puede darse una separación parcial del ciclo de actividad (Huey y Slatkin, 1976). Sin embargo, este no parece ser el caso de *A. forbesi* debido que estuvo activo al mismo tiempo que otras especies de reptiles (*Sceloporus spinosus*, *Gerrhonotus liocephalus* y *Salvadora bairdi*) y arácnidos. Esto podría deberse al hecho de que, en el área de estudio, *A.*

forbesi es más abundante que los otros reptiles; aunque probablemente no tanto como los arácnidos. Por lo tanto, existe la posibilidad de que puedan darse eventos de depredación por parte de estos invertebrados, principalmente en crías y juveniles de *A. forbesi* debido a que en muchas especies de reptiles son las clases de edad más vulnerables (Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009).

DIMORFISMO SEXUAL

Dentro del género *Anolis* existe una amplia variación respecto al dimorfismo sexual en el tamaño corporal, que va desde especies donde ambos sexos presentan el mismo tamaño hasta otras donde los machos adultos son tres veces más grandes que las hembras adultas (Butler *et al.*, 2007). Sin embargo, en la mayoría de las especies de este género el macho es más grande que la hembra (Martínez-Grimaldo, 2009; Losos, 2009).

En este estudio se encontró que los machos de *A. forbesi* presentan un tamaño corporal mayor que las hembras. Esto concuerda con lo encontrado en otras especies continentales (p. ej. Jenssen, 1970; Vitt *et al.*, 2003a, 2008; Manjarrez y Zepeda, 2004; Martínez-Grimaldo, 2009, 2013; Siliceo-Cantero, 2009), sin embargo, solo *A. nebulosus* (Jenssen, 1970; Manjarrez y Zepeda, 2004; Siliceo-Cantero, 2009) presenta un tamaño corporal similar al de *A. forbesi*.

En las especies continentales de *Anolis*, el dimorfismo sexual en el tamaño corporal está relacionado con la estacionalidad del hábitat; por lo que los machos tienden a ser más grandes que las hembras en hábitats secos y estacionales donde la época reproductiva es relativamente corta (Losos, 2009). Las diferencias sexuales en la morfología también pueden resultar de los distintos requerimientos asociados con la conducta social en los machos (Butler *et al.*, 2000, 2007; Vitt *et al.*, 2008).

Algunos estudios (p. ej. Vitt y Zani, 2005; Butler *et al.*, 2000, 2007) han sugerido que el dimorfismo sexual en lagartijas puede ser atribuido a la selección sexual cuando los machos son el sexo más grande, debido a que les permite obtener territorios más grandes con hembras que residen dentro de ellos. Los

efectos de la selección sexual pueden ser aún mayores en microhábitats abiertos porque los machos pueden controlar fácilmente el acceso a las hembras por medio de la territorialidad (Butler *et al.*, 2000). Dentro del género *Anolis*, las especies que presentan mayor dimorfismo sexual tienden a ser más territoriales, pero presentan menor frecuencia en la conducta de despliegue (Vitt y Caldwell, 2009). Inclusive algunos estudios han demostrado que el tamaño corporal de los machos de *Anolis* se correlaciona con el tamaño del territorio y el número de hembras que residen dentro de este (Losos, 2009).

La estructura poblacional puede ser otro factor importante a considerar cuando los machos son el sexo más grande, sobre todo en especies de *Anolis* que viven en ambientes muy estacionales (Fitch y Hillis, 1984). En el presente estudio, se observaron más adultos que crías y juveniles; lo cual podría indicar que la estacionalidad del clima provoca un rápido reemplazo de individuos dentro de la población, aunque los despliegues y combates (si es que ocurren) entre machos podrían ser de mejor calidad (Fitch y Hillis, 1984).

El patrón de coloración dorsal de algunas hembras de *A. forbesi* fue distinto de los machos. Diferencias sexuales en el patrón de coloración corporal se han registrado en otras especies continentales (p. ej. Jenssen, 1970; Vitt *et al.*, 2003a; Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén., 2010; Scarpetta *et al.*, 2015). En este sentido, las hembras de *A. nebulosus* (Jenssen, 1970) y *A. quercorum* (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén., 2010) presentan mayor similitud con las de *A. forbesi*, debido que en algunas hembras también se ha detectado una franja dorsal; la cual no presentan los machos. Algunas de las hipótesis que se han manejado respecto a una coloración más vistosa en las hembras, son: reconocimiento sexual, señalización entre hembras, evitar agresiones, indicador de madurez sexual, estimular o rechazar el cortejo (Vitt y Caldwell, 2009). La coloración dorsal de algunas hembras de *A. forbesi* combinado con el uso de microhábitats crípticos y una baja altura de la percha, puede funcionar como un mecanismo importante para disuadir a los depredadores (Vitt y Caldwell, 2009; Losos, 2009).

El patrón de coloración y tamaño del abanico gular muestra una gran variación entre las lagartijas del género *Anolis* (Fitch y Hillis, 1984; Losos, 2009). El abanico en *A. forbesi* es de color naranja quemado y está más desarrollado en los machos adultos que en hembras adultas, por lo tanto, existen diferencias entre sexos respecto al tamaño del abanico; pero no en la coloración.

Fitch y Hillis (1984) estudiaron la variación interespecífica del abanico gular y sus asociaciones morfológicas con el hábitat en varias especies de *Anolis* continentales. Estos autores encontraron que las especies que se encuentran en ambientes estacionales (p. ej. desierto, matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio, bosque seco de coníferas) presentan abanicos gulares relativamente más grandes y coloridos que aquellas que se encuentran en ambientes no estacionales (p. ej. bosque de niebla o selva tropical). Dentro de las especies que clasificaron con abanicos más grandes y coloridos se encuentran *A. nebulosus* y *A. quercorum*, las cuales habitan en ambientes estacionales y cuyas épocas reproductivas son relativamente cortas. Por lo que el tamaño y colorido del abanico gular de *A. forbesi*, que también habita en un ambiente estacional, podrían indicar que presenta una época reproductiva corta y estacional. En este sentido, los machos con abanicos más grandes y coloridos tendrían mayores probabilidades de aparearse con hembras que residan dentro de su territorio; considerando que mientras mayor sea el tamaño corporal del macho más grande será su territorio y por lo tanto el número de hembras dentro de este también será mayor.

ECOLOGÍA TÉRMICA

Actualmente, son pocos los estudios que no han encontrado diferencias en la temperatura corporal entre sexos (p. ej. Lee, 1980). En el presente estudio, los machos de *A. forbesi* (activos durante el día) presentaron una temperatura corporal promedio similar a la registrada en las hembras. Dicha similitud muestra que ambos sexos presentan los mismos requerimientos térmicos para llevar a cabo sus actividades, lo cual puede derivarse de la similitud en el ciclo de actividad, uso del microhábitat y, probablemente, hábitos alimentarios (Güizado-

Rodríguez y Casas-Andreu, 2007). Además, la poca variación en la temperatura corporal de ambos sexos podría estar reflejando un microambiente térmico estable, como lo propusieron Huey y Slatkin (1976). El tamaño, forma y color de las lagartijas, son algunas de las características que pueden influir en la temperatura corporal, por lo que las más pequeñas tienden a calentarse y enfriarse más rápidamente que las más grandes (Brattstrom, 1965; Bakken, 1989; Castilla *et al.*, 1999). En este sentido, es probable que las hembras puedan tener mayores tasas de calentamiento que los machos, aunque también podrían perder calor con mayor rapidez que ellos.

La temperatura corporal de *A. forbesi* estuvo significativamente correlacionada con la temperatura ambiental y del microhábitat, lo cual demuestra que dichos factores ambientales influyen sobre la temperatura corporal de las lagartijas (Huey y Webster, 1976; Stevenson, 1985); además tanto la tigmotermia como la heliotermia juegan un papel importante en la termorregulación de *A. forbesi*. Sin embargo, la temperatura corporal fue 3.31 °C mayor a la temperatura del microhábitat y 2.88 °C mayor a la temperatura ambiental; esto podría estar reflejando una regulación de la temperatura corporal mediante distintos mecanismos conductuales (p. ej. selección del ciclo de actividad, conducta de asoleo y “shuttling”, cambios de postura, selección del microhábitat).

La temperatura corporal promedio de *A. forbesi* es similar a la registrada en algunas especies de *Anolis* que habitan selvas tropicales (p. ej. Vitt *et al.*, 2001, 2002, 2003 a, b; Vitt y Zani, 2005), sin embargo, es menor que la de otras especies continentales (p. ej. Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Vitt *et al.*, 2003b, 2008; Martínez-Grimaldo, 2009, 2013; Velásquez *et al.*, 2011) e insulares (p. ej. Huey y Webster, 1976; Hertz y Huey, 1981). Aunque, la temperatura corporal de *A. forbesi* es mayor a la registrada en *A. gundlachi* (Huey y Webster, 1976).

Dicha semejanza entre *A. forbesi* y estas especies de selvas tropicales puede deberse a similitudes en el ciclo de actividad, conducta de asoleo y uso del microhábitat. Por otro lado, la temperatura corporal promedio de *A. forbesi* es menor a la registrada en *A. nebulosus* (Ramírez- Bautista y Benabib, 2001); lo cual

podría deberse a características propias de cada especie como la selección de la altura de la percha o bien a las cualidades intrínsecas del hábitat donde se encuentran (p. ej. temperatura ambiental, altitud, incidencia de radiación solar, nivel de precipitación; Ballinger *et al.*, 1970; Huey y Webster, 1976; Vitt *et al.*, 2003 a; Losos, 2009; Velásquez *et al.*, 2011).

Generalmente, el control y mantenimiento de la temperatura corporal de las lagartijas es principalmente conductual y está en función de los costos y beneficios asociados al hábitat (Huey y Slatkin, 1976; Bakken, 1989; Vitt y Caldwell, 2009; Losos, 2009), pero la utilidad de cada mecanismo conductual depende de las circunstancias ecológicas y de las propiedades del animal en cuestión (Stevenson, 1985; Castilla *et al.*, 1999).

Sin embargo, los costos y beneficios del hábitat sobre la termorregulación se han analizado principalmente en poblaciones insulares de *Anolis* (p. ej. Huey, 1974, 1982; Huey y Slatkin, 1976; Hertz y Huey, 1981) y solo en dos poblaciones continentales (p. ej. Lee, 1980). El matorral rosetófilo donde habita *A. forbesi* presenta un porcentaje relativamente bajo de árboles altos lo cual permite que existan sitios disponibles para el asoleo, así que es posible considerarlo como un hábitat abierto de acuerdo con Huey (1974). Esto tiene ciertas implicaciones sobre la ecología térmica de *A. forbesi*. Primero, la termorregulación conductual es más precisa y por lo tanto puede incrementar rápidamente su temperatura corporal, sin embargo, debe buscar áreas con sombra durante los periodos más cálidos para evitar el estrés térmico (Huey, 1974; Hertz y Huey, 1981; Martínez-Grimaldo, 2009; Losos, 2009). Segundo, las lagartijas pueden estar activas en un rango amplio de temperaturas ambientales; y presentan una preferencia por las altas temperaturas debido a que son más resistentes al calor que las especies de hábitats boscosos o montañosos (Huey y Slatkin, 1976; Pianka y Vitt, 2003; Martínez-Grimaldo, 2009; Losos, 2009). Además, debido a los bajos costos, las lagartijas generalmente están activas a una temperatura corporal cercana al óptimo (Huey y Slatkin, 1976).

La precisión termorreguladora puede variar dependiendo de la estación, especie, sexo, estado reproductivo y edad (Walguarnery *et al.*, 2012);

adicionalmente está influenciada por competidores o depredadores, la hora del día, el nivel de alimento, clima y heterogeneidad ambiental (Huey, 1982). Como se mencionó anteriormente, *A. forbesi* es más abundante que otras especies de reptiles presentes en el área de estudio, así que es probable que dichas especies ejerzan poca influencia en la precisión termorreguladora de *A. forbesi*, mientras que el clima y la heterogeneidad del ambiente pueden tener mayor importancia.

Las interacciones sociales pueden jugar un papel decisivo en la termorregulación de los machos de *Anolis*, debido a que los más grandes tienden a excluir a los más pequeños de hábitats térmicamente estables (Huey, 1982). En el presente estudio, el efecto de las interacciones sociales sobre la termorregulación pudo haber sido mayor a finales de marzo y durante abril y mayo, cuando los machos se mostraron más territoriales.

Actualmente, pocos estudios han analizado los efectos de la estacionalidad en la temperatura corporal de las especies de *Anolis* (p. ej. Ballinger *et al.*, 1970; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001). Esta variación puede ocurrir por diversas razones, como cambios estacionales en las condiciones del hábitat (p. ej. temperatura ambiental, velocidad del viento, productividad del ambiente, disponibilidad de recursos, riesgo de depredación) o bien en la conducta de cada individuo (p. ej. ciclo de actividad, uso del microhábitat, altura de la percha, conservar o disminuir la pérdida de agua durante la época de secas, conducta de asoleo, territorialidad) (Huey, 1982; Huey y Slatkin, 1976; Ballinger *et al.*, 1970; Stevenson, 1985; Castilla *et al.*, 1999; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Velásquez *et al.*, 2011).

En el presente estudio, los machos presentaron una variación estacional en su temperatura corporal; siendo más alta durante la época cálida que durante la época fría. Lo anterior podría estar vinculado con cambios conductuales en el ciclo de actividad, uso del microhábitat, la altura de percha y territorialidad en los machos. Por otro lado, la temperatura corporal de las hembras se mantuvo relativamente constante durante ambas épocas, lo cual podría indicar que ellas no modifican sus características conductuales.

Por lo tanto, la temperatura corporal de *A. forbesi* está en función de la temperatura del aire y del microhábitat, la velocidad del viento y su posición respecto al sol; al igual que ocurre con otros ectotermos de talla pequeña (Losos, 2009).

USO DEL MICROHÁBITAT

Las lagartijas del género *Anolis* utilizan una gran variedad de microhábitats, desde el dosel y las ramas de los árboles (p. ej. Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Vitt *et al.*, 2003b; Andrews, 1971; Vitt y Zani, 2005) hasta la hojarasca de los bosques (p. ej. Vitt y Zani, 1996; Vitt *et al.*, 2001, 2002). Otras cuantas tienden a utilizar rocas o cuevas (p. ej. Martínez-Grimaldo, 2009; Scarpetta *et al.*, 2015); y muy pocas llegan a ocupar las orillas de ríos y arroyos (p. ej. Campbell, 1973; Eifler y Eifler, 2010).

En el área de estudio, *A. forbesi* utilizó principalmente las hojas e inflorescencias de *Agave stricta* y algunos arbustos cercanos a estas asociaciones vegetales. Sin embargo, las inflorescencias las ocuparon más los machos que las hembras y especialmente a finales de marzo y durante abril y mayo. Mientras que el uso de las hojas fue indistinto del sexo y época del año. De acuerdo a los registros obtenidos, las asociaciones vegetales de *A. stricta* son el microhábitat más utilizado por *A. forbesi* lo cual podría indicar que dicho microhábitat les ofrece mayores beneficios (p. ej. disminuir la competencia intraespecífica, evitar depredadores, termorregulación más precisa, acceso a determinadas presas) que otras asociaciones vegetales (p. ej. *Hechtia sp*, *Dasyllirion acrotrichum*, *Agave salmiana*) presentes en el área de estudio.

Lo anterior coincide con otras especies como *A. microlepidotus* (Flores-Villela y Rubio-Pérez, 2008b) y *A. quercorum* (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010) que también utilizan plantas de *Agave* como microhábitat, aunque no se sabe con exactitud si tienen preferencia hacia estas plantas, si solo las usan en una determinada época del año o si son el microhábitat más abundante.

En el presente estudio, la mayoría de las lagartijas se encontraron perchando con el cuerpo de forma vertical y la cabeza orientada hacia abajo; esta

es una de las posiciones más característica del género *Anolis* (“survey posture” o escaneo) y puede tener distintos propósitos como detectar y escapar de los depredadores, detectar y consumir presas; e incluso localizar congéneres en los alrededores (Lister y García-Aguayo, 1992; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Losos, 2009). Además, algunos individuos tendían a permanecer completamente inmóviles mientras permanecían perchados, esta conducta se ha registrado en otras especies continentales y se cree que sirve para imitar la forma de una serpiente (Losos, 2009).

Anolis forbesi comparte las asociaciones vegetales de *Agave* con las otras especies de reptiles y arácnidos mencionados anteriormente. Posiblemente, algunas de estas sean competidores y/o depredadores de *A. forbesi*; al menos en este tipo de microhábitat. La serpiente *Salvadora bairdi* se observó únicamente sobre el suelo, sin embargo, es probable que sea un depredador potencial de *A. forbesi*, debido a que se sabe que se alimenta de lagartijas.

De los tres parámetros ambientales y micro ambientales registrados en este estudio (velocidad del viento, temperatura y humedad), solo se encontraron diferencias en uno de ellos (velocidad del viento). Stevenson (1985) menciona que la velocidad del viento tiende a ser mayor en hábitats abiertos, y este se incrementa por encima de la vegetación o en la superficie del suelo (en ausencia de vegetación). Así que las diferencias entre la velocidad del viento del hábitat y del microhábitat pueden deberse a que las hojas arrosetadas del *Agave* disminuyen la velocidad del viento dentro de esta asociación vegetal.

Anolis forbesi se encontró más activo en días soleados que durante días nublados. Mientras que en la noche se registraron muy pocos o ningún individuo. Durante la mañana, las lagartijas utilizaron con mayor frecuencia microhábitats con sol directo en comparación con la tarde, mostrando así una variación a lo largo del día en la exposición al sol. Sin embargo, esta variación puede deberse a ligeras diferencias de topografía en el área de estudio, lo cual deja algunas zonas más expuestas a la radiación solar que otras. Por lo tanto, las lagartijas que se encuentran en las zonas con menor exposición deben aprovechar los rayos

solares cuando se encuentren disponibles y de esta forma llevar a cabo una termorregulación conductual exitosa.

CARACTERÍSTICAS DE LA PERCHA

En el presente estudio, los machos de *A. forbesi* utilizaron partes del microhábitat más expuestas y percharon a mayor altura durante la época cálida que durante la época fría; mientras que las hembras percharon prácticamente a la misma altura durante ambas épocas, aunque algunas de ellas utilizaron áreas más expuestas del microhábitat durante la época cálida. Esto coincide con el estudio de Eifler y Eifler (2010) quienes encontraron que machos y juveniles de *A. aquaticus* tienden a utilizar áreas más expuestas que las hembras.

En la mayoría de las especies de *Anolis* estudiadas, los machos tienden a seleccionar perchas más altas que las hembras (Lister y García-Aguayo, 1992; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Losos, 2009). Los machos de *A. forbesi* siguieron este patrón debido a que durante la época cálida percharon a mayor altura que las hembras; aunque no durante la época fría. La altura de la percha de hembras y machos de *Anolis* puede estar relacionado con las actividades que realizan cada uno de los sexos (Andrews, 1971; Lister y García-Aguayo, 1992; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001). Además, la preferencia de las lagartijas por determinadas perchas puede deberse a distintos factores como ganar acceso a presas que termorregulan, evitar depredadores que son más abundantes o eficientes en otros microhábitats, o bien para la interacción social con otros animales (Hertz, 1992).

El uso de perchas altas por parte de los machos de *A. forbesi*, especialmente durante abril y mayo, puede deberse a dos razones. Primero, les permite defender con mayor facilidad sus territorios de otros machos congéneres (Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Siliceo-Cantero, 2009; Vitt y Caldwell, 2009; Yabuta y Susuki-Watanabe, 2011), debido a que les permite maximizar su potencial reproductivo manteniendo territorios con hembras que residen dentro de ellos (Andrews, 1971; Pianka y Vitt, 2003; Vitt y Caldwell, 2009). Segundo, los despliegues de advertencia y cortejo son más conspicuos; por lo cual pueden ser

vistos con mayor facilidad por otros machos o en determinado caso por las hembras (Andrews, 1971; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Eifler y Eifler, 2010; Vitt y Caldwell, 2009; Edwards y Lailvaux, 2012).

Generalmente, los machos de *A. forbesi* realizaban los despliegues durante la mañana y cuando perchaban a mayor altura, lo cual permitía que fueran fácilmente detectados, incluso a varios metros de distancia. Al igual que ocurre con otras especies de *Anolis* (p. ej. Andrews, 1971; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; Eifler y Eifler, 2010) es probable que para los machos de *A. forbesi* sea más importante la visibilidad de los despliegues durante esta época; mientras que para las hembras sea más importante la protección y alimentación. Sin embargo, este aumento en la visibilidad puede provocar que los machos sean fácilmente detectados por los depredadores (Lister y García-Aguayo, 1992; Pianka y Vitt, 2003); no obstante, si las lagartijas mantienen una temperatura corporal alta durante dichas actividades podrán escapar fácilmente de estos (Bakken, 1989).

Los cambios espaciales y temporales en la disponibilidad de alimento pueden afectar distintas características de historia de vida de las lagartijas, como la conducta social, la actividad reproductiva y el uso del espacio (Lister y García-Aguayo, 1992; Vitt y Caldwell, 2009; Losos, 2009). Al igual que ocurre con *A. polylepis* (Andrews, 1971), es probable que el uso de perchas bajas por los machos de *A. forbesi* en la época fría este asociado a que pasan más tiempo forrajeando durante esta época. Sin embargo, posiblemente esto no afecta en gran medida a las hembras debido a que se sabe que ellas forrajean con la misma intensidad a lo largo del año.

Como se ha determinado en otras especies de *Anolis* (p. ej. Andrews, 1971; Lister y García-Aguayo; Ramírez-Bautista y Benabib, 2001), la altura de la percha de machos y hembras de *A. forbesi* parece estar determinada por la conducta social y de forrajeo de cada sexo, aunque, esto no excluye la competencia por el uso de recursos entre ambos.

En el caso de los machos de *A. forbesi*, fue posible detectar una variación estacional tanto en la temperatura corporal como en la altura de la percha.

Durante la época cálida, los machos comenzaron a utilizar perchas más altas lo cual los expuso a partes más abiertas del microhábitat que posiblemente recibían mayor cantidad de radiación solar que las partes más cerradas del microhábitat. Además, ambas variaciones coinciden con el aumento de la temperatura ambiental y el nivel de precipitación durante la época cálida. Un patrón similar se ha observado en poblaciones de *Anolis* que habitan en áreas abiertas (p. ej. Huey, 1974; Lee, 1980; Hertz y Huey, 1981).

En el presente estudio, la correlación positiva entre la altura de la percha y la temperatura corporal, y entre la altura de la percha y la longitud hocico-cloaca; sugiere que la altura de la percha tiene un efecto importante sobre la temperatura corporal y está en función de la longitud hocico-cloaca de las lagartijas. Así que conforme aumenta la altura de la percha también lo hace la temperatura corporal, y entre los adultos, las lagartijas de mayor tamaño perchan a mayor altura.

Algunos estudios realizados en distintas especies de *Anolis* han demostrado que la asociación de la longitud hocico-cloaca de las lagartijas con la altura de la percha puede impactar directamente en su conducta de escape (Vitt y Caldwell, 2009). Por lo tanto, las lagartijas más grandes tienen mayores capacidades locomotoras, sin embargo, necesitan de superficies más anchas para minimizar la visibilidad de los depredadores que podrían aproximarse del lado opuesto de la percha en la que se encuentran (Losos, 2009). Lo anterior coincide con lo encontrado en este estudio ya que, durante la época cálida, se observaron lagartijas grandes (principalmente machos) sobre perchas con mayor diámetro que otras que se encontraban dentro del mismo microhábitat.

En el presente estudio, las lagartijas huían con mayor rapidez cuando perchaban a baja altura que cuando utilizaban perchas más altas, lo cual se sabe que ocurre con otras especies de lagartijas arborícolas (Vitt y Caldwell, 2009). Es probable que la escasa cobertura vegetal sobre el suelo y baja densidad de árboles altos origine que *A. forbesi* tienda a aventurarse más allá de su refugio con la finalidad de realizar sus actividades; lo cual puede exponerlo a numerosos riesgos, sin embargo, cuando detecta una posible amenaza tiende a huir con gran

rapidez, al igual que otras especies de *Anolis* que viven en hábitats similares (Vitt y Caldwell, 2009).

De manera general, la temperatura, precipitación, cantidad de follaje tanto en los árboles como en el suelo; así como el estado reproductivo de los individuos son factores que pueden ayudar a determinar donde perchan las lagartijas (Ramírez-Bautista y Benabib, 2001).

CONCLUSIONES



Anolis forbesi se encontró activo durante todos los meses de estudio, sin embargo, mostró una variación estacional; siendo octubre, noviembre y abril, los meses donde se registró mayor actividad.



El ciclo de actividad diario resultó ser bimodal; mostrando mayor actividad durante la mañana y al final de la tarde.



El dimorfismo sexual en *A. forbesi* es evidente por diferencias en el tamaño y coloración corporal, así como en el tamaño del abanico.



La temperatura corporal fue similar en ambos sexos. Sin embargo, los machos presentaron una temperatura corporal mayor durante la época cálida que en la época fría. Mientras que la temperatura corporal de las hembras se mantuvo relativamente constante durante ambas épocas.



Anolis forbesi utilizó una gran variedad de microhábitats, sin embargo, mostró cierta preferencia por las asociaciones vegetales de *Agave stricta*, presentes en el área de estudio.



La temperatura corporal de *A. forbesi* estuvo significativamente correlacionada con la temperatura ambiental y del microhábitat. Sin embargo, la temperatura corporal fue 3.31 °C mayor a la temperatura del microhábitat y 2.88 °C mayor a la temperatura ambiental.



Los machos percharon a mayor altura durante la época cálida que en la época fría, mientras que las hembras percharon prácticamente a la misma altura durante ambas épocas. Los machos utilizaron perchas más altas que las hembras solo durante la época cálida.



La altura de la percha estuvo significativamente correlacionada con la temperatura corporal y con la longitud hocico cloaca de las lagartijas.

LITERATURA CITADA

Andrews R. M. 1971. Structural habitat and time budget of a tropical *Anolis* Lizard. *Ecology*. 52 (2): 262-270.

Andrews R. M., F. R. Méndez de la Cruz y M. Villagrán Santa Cruz. 1997. Body temperatures of female *Sceloporus grammicus*: Thermal stress or impaired mobility. *Copeia*. 1: 108-115.

Ávila-Bocanegra L. E., G. R. Smith, G. A. Woolrich-Piña y J. A. Lemos-Espinal. 2012. Body temperatures of *Sceloporus anahuacus* from montane zone of northeastern Estado de México, México. *Herpetological Bulletin*. 121: 29-31.

Bakken G. S. 1989. Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. *Ecology*. 70 (4): 922-930.

Ballinger R. E., K. R. Marion y O. J. Sexton. 1970. Thermal ecology of the Lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes on three additional panamanian anoles. *Ecology* 51 (2): 246-254.

Bauwens D., P. E. Hertz y A. M. Castilla. 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*. 77 (6): 1818-1830.

Belliure J., L. M. Carrascal y J. A. Díaz. 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two mediterranean lacertid lizards. *Ecology*. 77 (4): 1163-1173.

Bogert C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*. 3 (3): 195-211.

Brattstrom B. H. 1965. Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist*. 73 (2): 376-422.

Butler M. A., S. A. Sawyer y J. B. Losos. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*. 447: 202-205.

Butler A. M., T. W. Schoener y J. B. Losos. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in greater antillean *Anolis* lizards. *Evolution*. 54 (1): 259-272.

Campbell H. W. 1973. Ecological observations on *Anolis lionotus* and *Anolis poecilopus* (Reptilia, Sauria) in Panama. *American Museum of Natural History*. 2516: 1-30.

Canseco-Márquez L. y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *CONABIO*. 163-165.

Castilla A. M., R. Van Damme y D. Bauwens. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica*. 8 (3): 253-274.

CONAGUA. 2010. Climatología. Disponible en: <http://smn.conagua.go.mx>. Consultado el 20 de junio del 2015

Edwards J.R. y S. P. Lailvaux. 2012. Display behavior and habitat use in single and mixed populations of *Anolis carolinensis* and *Anolis sagrei* lizards. *Ethology*. 118: 494-502.

Eifler D.A. y M. A. Eifler. 2010. Use of habitat by the Semiaquatic Lizard, *Norops aquaticus*. *The Southwestern Naturalist*. 55 (3): 466-469.

Fitch H. S. y D. M. Hillis. 1984. The *Anolis dewlap*: Interspecific variability and morphological associations with habitat. *Copeia*. 2: 315-323.

Flores- Villela O. y I. V. Rubio-Pérez. 2008a. Ficha técnica de *Anolis forbesi*. En: Flores-Villela, O. (compilador). Evaluación del riesgo de extinción de setenta y tres especies de lagartijas (Sauria) incluidas en la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2001. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK008. México. D.F.

Flores- Villela O. y I. V. Rubio-Pérez. 2008b. Ficha técnica de *Anolis microlepidotus*. En: Flores-Villela, O. (compilador). Evaluación del riesgo de

extinción de setenta y tres especies de lagartijas (Sauria) incluidas en la Norma Oficial Mexicana-059- SEMARNAT-2001. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK008. México. D.F.

Güizado-Rodríguez M. A. y G. Casas-Andreu. 2007. Ecología térmica de *Aspidoscelis lineatissima* (Reptilia:Teiidae) en Chamela, Jalisco. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana. 15 (2): 31-39.

Herrera-Flores J. A. 2011. Redescrición morfológica, posición filogenética y análisis de la distribución potencial de *Anolis forbesi* (Squamata: Polychrotidae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología A. C. 62p.

Hertz P. E. 1992. Temperature regulation in puerto rican *Anolis* lizards: a field test using null hypotheses. Ecology. 73 (4): 1405-1417.

Hertz P. E. y R. B. Huey. 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. Ecology. 61 (3): 515-521.

Huey R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: Importance of associated costs. Science. 184: 1001-1003.

Huey R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pp. 25-91. En: Gans C. y F. H. Pough (Eds). Biology of the Reptilia. London, Academic Press.

Huey R. B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. The Quarterly Review of Biology. 51 (3): 363-384.

Huey R. B. y T. P. Webster. 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: The *Cristatellus* group on Puerto Rico. Ecology. 57: 985-994.

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Tecali de Herrera, Puebla. 1-9.

Jenssen T. A. 1970. The ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). Journal of Herpetology. 4 (1): 1-38.

Jenssen T. A., N. Greenberg y K. A. Hovde. 1995. Behavioral profile of free-ranging male lizards, *Anolis carolinensis*, across breeding and post-breeding seasons. *Herpetological Monographs*. 9: 41-62.

Johnson M. A. y J. Wade. 2010. Behavioural display systems across nine *Anolis* lizard species: sexual dimorphisms in structure and function. *Proceedings of the Royal Society*. 277: 1711-1719.

Köhler G., R. G. Trejo-Pérez, Petersen C. P. y F. R. Méndez de la Cruz. 2014. A revision of the Mexican *Anolis* (Reptilia, Squamata, Dactyloidae) from the Pacific versant west of the Isthmus de Tehuantepec in the states of Oaxaca, Guerrero, and Puebla, with the description of six new species. *Zootaxa* 3862. (1): 1-210.

Lee J.C. 1980. Comparative thermal ecology of two lizards. *Oecologia*. 44: 171-176.

Lister B. C. y A. García-Aguayo. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland Anole. *Journal of Animal Ecology*. 61 (3): 717-733.

Losos J. B. 2009. *Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles*. University of California Press. 507.

Manjarrez J. y C. Zepeda. 2004. Dimorfismo sexual y actividad reproductiva de la lagartija *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) al final de una estación seca. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*. 12 (2): 29-35.

Martínez-Grimaldo R. E. 2009. *Ecología y reproducción de Anolis subocularis* (Squamata: Polychrotidae) en una comunidad de selva baja ubicada al sureste de Tierra Colorada, Guerrero. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. 87 p.

Martínez-Grimaldo R. E. 2013. *Estructura del nicho ecológico de las especies del grupo Anolis subocularis* (Squamata: Polychrotidae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 174 p.

McDiarmid R. W., M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff. 2012. Reptile Biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring. University of California Press. 143-150.

Orrell K.S. y T. A. Jenssen. 1998. Display behavior of *Anolis bahorucoensis*: an anole with a diminutive dewlap. Caribbean Journal of Science. 34 (1-2): 113-125.

Pianka E. R. y L. J. Vitt. 2003. Lizards: Windows to the evolution of diversity. University of California Press. 333 pp.

Ramírez-Bautista A. y M. Benabib. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of México: effect of the reproductive season. Copeia. (1): 187-193.

Ramírez-Bautista A., V. Mata-Silva y L. Oliver-López. 2002a. Reproductive data for *Anolis quercorum*, a little-known anole from Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Herpetological Review. 33(4): 269-271.

Ramírez-Bautista A., L. Oliver-López y V. Mata-Silva. 2002b. *Anolis quercorum* (Gray Anole). Natural History Notes. Herpetological Review. 33(3): 203-204.

Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Matorral xerófilo. 247-273.

Scarpetta S., L. Gray, A. Nieto Montes de Oca, M. Castañeda, A. Herrel, J. B. Losos, R. Luna-Reyes, N. Jiménez Lang y S. Poe. 2015. Morphology and ecology of the Mexican cave anole *Anolis alvarezdeltoroi*. Mesoamerican Herpetology. 2:261-270.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial de la federación, Ciudad de México, México.

Siliceo-Cantero H. H. 2009. Estacionalidad, comportamiento y depredación en poblaciones continentales e insulares de *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) del bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 84 p.

Singhal S., M. A. Johnson y J. T. Ladner. 2007. The behavioral ecology of sleep: Natural sleeping site choice in three *Anolis* lizard species. *Behaviour*. 144: 1033-1052.

Stevenson R. D. 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*. 126 (3): 362-386.

IUCN. 2015. *Anolis forbesi*. <<http://www.iucnredlist.org/details/64195/0> >. Consultado el 27 de noviembre del 2015.

Valiente-Banuet A., L. Solís, P. Dávila, M. Arizmendi, C. Silva-Pereyra, J. Ortega-Ramírez, J. Treviño-Carreón, S. Rangel-Landa, A. Casas. 2009. Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. 108 pp.

Velásquez J., L. A. González, A. P. Arcas. 2011. Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* (Squamata: Polychrotidae) en la Península de Araya, Venezuela. *Saber*. 23 (1): 5-12.

Villavicencio H., J. C. Acosta, G. M. Blanco y J. A. Marinero. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el parque nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina*. 21: 17-23.

Vitt L. J., T. C. S. Avila-Pires, M. C. Espósito, S. S. Sartorius y P. A. Zani. 2003a. Sharing Amazonian Rain-forest Trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology*. 37(2): 276-285.

Vitt L. J., T. C. S. Avila-Pires, P. A. Zani y M. C. Espósito. 2002. Life in Shade: The Ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with Comparisons to Ecologically Similar Anoles. *Copeia*. 2000 (2) 275-286.

Vitt L. J., T. C. S. Avila-Pires, P. A. Zani, S. S. Sartorius y M. C. Espósito. 2003b. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Canadian Journal of Zoology*. 81: 142-156.

Vitt L. J. y J. P. Caldwell. 2009. *Herpetology*. Elsevier. 191-198.

Vitt L. J., S. S. Sartorius, T. C. S. Avila-Pires y M. C. Espósito. 2001. Life on the Leaf Litter: The Ecology of *Anolis nitens tandai* in the Brazilian Amazon. *Copeia*. 2: 401-412.

Vitt L. J., D. B. Shepard, G. H. C. Vieira, J. P. Caldwell, C. R. Colli y D. O. Mesquita. 2008. Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado Woodlands of Cantão. *Copeia*. 1: 144-153.

Vitt L. J. y P. A. Zani. 1996. Ecology of the South American Lizard *Norops chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia*. 1:56-68.

Vitt L. J. y P. A. Zani. 2005. Ecology and Reproduction of *Anolis capito* in Rain Forest of Southeastern Nicaragua. *Journal of Herpetology*. 39 (1): 36-42.

Walguarnery J. W., R. M. Goodman y A. C. Echternacht. 2012. Thermal biology and temperature selection in juvenile lizards of co-occurring native and introduced *Anolis* species. *Journal of Herpetology*. 46 (4): 620-624.

Woolrich-Piña G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, M. E. Calderón-Méndez, J. E. González-Espinoza, F. Correa-Sánchez y R. Montoya-Ayala. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 22 (2): 137-150.

Yabuta S. y Suzuki-Watanabe A. 2011. Function of body coloration in green Anoles (*Anolis carolinensis*) at the beginning of the breeding season: advertisement signaling and thermoregulation. *The Herpetological Society of Japan*. 30 (2): 155-158.

Zar J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Quinta Edición. Prentice Hall. 931 pp.

Zug G. R. 1993. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press. USA. 527 pp.