

COMPARACION DE DOS COMUNIDADES DE LAGARTIJAS DE LOS DESIERTOS CHIHUAHUENSE Y DE KARAKUM

Sonia Gallina*
Ma. Eugenia Maury*
Konstantin Rogovin**
Dimitry Semenov**

* Instituto de Ecología, A. C.
Apartado Postal 18-845,
C.P. 11800, México, D.F.

** Instituto de Morfología
Evolutiva y Ecología Animal,
Academia de Ciencias de la URSS
33 Lenisky Prospect,
Moscú V-71 URSS.

RESUMEN

Este trabajo tuvo como objetivo comparar las comunidades de lagartijas de habitats similares: dunas de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México y dunas semimóviles de la Reserva de la Biosfera de Repetek, URSS, a través del análisis de la riqueza específica, diversidad, abundancia y ciclos de actividad. Mapimí resultó ser una comunidad más diversa (2.38) y con mayor abundancia de lagartijas (16.9 ind/ha) que Repetek (1.62 y 9.07 ind/ha respectivamente). En relación a los ciclos de actividad se encontraron dos tipos en ambas zonas: el continuo y el discontinuo. Los valores más altos en amplitud de nichos para especies de ciclo continuo fueron para *Uma exsul* ($D_s = 0.704$) y *Phrynocephalus interscapularis* ($D_s = 0.647$), mientras que para especies de ciclo discontinuo fueron para *Cnemidophorus tigris* ($D_s = 0.404$) y *Eremias grammica* (0.368). La sobreposición del nicho temporal en Mapimí fue entre *Uta stansburiana* y *C. tigris* ($R = 0.86$) y en Repetek *P. interscapularis* y *E. grammica* ($R = 0.65$). Se identificaron como equivalentes ecológicos y etológicos, en las comunidades de Mapimí y Repetek a: *Uma exsul* con *Phrynocephalus interscapularis* y *Cnemidophorus tigris* con *Eremias grammica*.

ABSTRACT

The purpose of this study was to compare lizard responses to similar habitats, through the analysis of species richness, diversity, abundance, and activity cycles of the main species in the spring-summer time. In both deserts space utilization was similar; these were some species of the open areas, some other of the shrubs, and finally some other that spend most of the time on the ground under or close to the vegetation. The abundance and diversity of lizards is greater in Mapimí (16.9 ind/ha and 2.38) than in Repetek (9.07 ind/ha and 1.62 respectively). There were two types of activity cycles. In the continuous cycle, lizards are active during the whole day, with a slight decrease in activity in the hottest part. The discontinuous cycle has an intermediate period of inactivity during the hottest part of the day. The highest values of niche breadth for species with continuous cycles were for *Uma exsul* ($D_s = 0.704$) and *Phrynocephalus interscapularis* ($D_s = 0.647$); for species with discontinuous cycle, the highest values of niche breadth were for *Cnemidophorus tigris* ($D_s = 0.404$) and *Eremias grammica* ($D_s = 0.368$). The highest temporal niche overlap was between *U. stansburiana* and *C. tigris* ($R = 0.86$) at Mapimí and between *P. interscapularis* with *E. grammica* ($R = 0.65$) at Repetek. In these cases ecological segregation allowing their coexistence is given by the dimensions space and food. In this comparative study species were identified by their morphological and behavioral features. We consider as ecological and ethological equivalents *Uma exsul* of Mapimí with *P. interscapularis* of Repetek, *C. tigris* of Mapimí with *E. grammica* of Repetek.

INTRODUCCION

Cuando las presiones selectivas son similares, los organismos que se desarrollan independientemente uno del otro, responden con adaptaciones casi idénticas, dando lugar al fenómeno conocido como convergencia evolutiva, los cuales son considerados como equivalente ecológicos (Mares et al. 1977).

Algunas presiones selectivas en los climas desérticos con largos períodos sin lluvia, la ausencia de agua superficial disponible la mayor parte del año, grandes variaciones diurnas de temperatura, y temperaturas extremadamente altas durante el verano (sobre todo al mediodía).

Las adaptaciones más notorias de los animales a las condiciones ambientales físicas del desierto son conductuales. Existiendo una separación temporal en los ciclos de actividad de las es-

pecies, dado que el estar activas a diferente tiempo les permite una optimización de los distintos recursos, ya sean sitios de asoleo o tipos de presas.

Existen diversos estudios comparativos de lagartijas en zonas áridas entre los más conocidos están: los de Pianka (1970, 1973, 1975) y el de Mares et al. (1977), que tratan de la diversidad, riqueza específica, estructura de las comunidades y reparto de recursos, en los desiertos de Norteamérica, Sudáfrica, Australia y Sudamérica.

El objetivo de este trabajo es analizar la riqueza específica, diversidad y abundancia, y los ciclos de actividad de las principales especies de lagartijas de las comunidades que habitan zonas similares en los desiertos mencionados: Chihuahuense (Norteamérica) y Karakum (Asiático), en el primero en las dunas, y en el segundo en las dunas semimóviles.

ZONAS DE ESTUDIO

Desierto Chihuahuense

El trabajo se realizó en la Reserva de la Biosfera de Mapimí que está localizada entre los 26°29' y 26°52' Latitud Norte y los 103°58' y 103°32' de Longitud Este, en el Estado de Durango, México, y se encuentra en el área fisiográfica denominada Bolsón de Mapimí, cuenca endorreica incluida en el Desierto Chihuahuense. La altitud oscila entre 1000 y 1400 m. Los suelos se han derivado principalmente de roca sedimentaria e ígnea en menor proporción, con procesos de intemperización característicos de zona árida, y con baja cantidad de materia orgánica.

El promedio mensual de temperatura varía entre un mínimo de 11°C (enero-febrero) y un máximo de 28°C durante el verano. El promedio anual de precipitación es de 230 mm, pero existe una fuerte irregularidad año con año. La precipitación se concentra en un 80% durante los meses de junio a septiembre (Martínez y Morello 1977).

La vegetación predominante está en función de las características del suelo, así tenemos que en la bajada domina el matorral rosetófilo (magueyal), matorral crasicale (nopalera) y matorral micrófilo (gobernadora), mientras que en la playa domina el pastizal de sa-

baneta. En la bajada inferior se encuentran las dunas, donde florísticamente las especies más abundantes son *Ephedra* sp., *Psorothamnus* sp., *Acacia greggi* y *Yucca* sp.

Desierto de Karakum

La Reserva de la Biosfera de Repetek se localiza en la parte central de la porción Este del Desierto de Karakum de 38° a 39° de Latitud Norte y 63° de Longitud Este. La altitud es de 180 a 220 m. La estructura geomorfológica consiste en áreas grises alternando con estratos de arcilla y yeso. Los depósitos aluviales son cubiertos por sedimentos movidos por el viento, los cuales alcanzan 30 m de profundidad. El paisaje está formado por grandes dunas de arena y valles. Presenta un clima continental desértico subtropical. La temperatura promedio del mes más caliente es de 31°C, aunque la máxima registrada es de 50°C. La temperatura promedio en invierno es de 1.7°C en enero. La precipitación anual es de 115 mm, siendo irregular la distribución de las lluvias.

Florísticamente existen tres tipos de asociaciones vegetales característicos, siendo la más ampliamente distribuida la que se encuentra en dunas fijas: *Haloxylon persicum* y *Carex physodes*, la vegetación de dunas semimóviles donde domina *Calligonum caput medusae*, y la vegetación de dunas móviles con *Calligonum arborescens* y *Aristida karelinii*.

Las dunas semimóviles tienen las siguientes especies como más comunes: en arbustos y árboles, *Calligonum setosum*, *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Acacia* sp., *Smirnowia turkestanica*, *Eremosparton flaccidum*, y en gramíneas, a especies como *Stipagrostis pennata*, *S. carelinii* y *Bromus tectorum*: las herbáceas dominantes, *Astragalus chivensis*, *Corispermum papillosum*, *Senecio subdentatus* y *Delphinium campocarpum* (Babayev 1978).

METODOLOGIA

Los muestreos se hicieron en primavera y verano, durante el mes de mayo de 1981 en Repetek y en agosto en Mapimí. La temperatura promedio durante el tiempo de muestreo fue de 28.57°C en Repetek (con una mínima de 17°C y una máxima de 35°C) y 30.77°C

en Mapimí (con una mínima de 21°C y una máxima de 39°C). Para determinar abundancia de las especies diurnas y sus ciclos de actividad, se efectuaron recorridos a lo largo de transectos (100 m de largo por 50 m de ancho) abarcando un área de 5000 m². Estos recorridos fueron hechos durante el período de las 6:00 a las 19:00 horas, únicamente en días soleados. La hora del amanecer en Repetek era a las 5:00 AM y en Mapimí a las 5:30 AM, pudiendo hacer comparaciones en ambas zonas acerca de las horas de los recorridos.

Durante cada hora se repetían las observaciones, anotando la especie y su actividad en ese momento, realizando un promedio de 7 transectos por hora en Repetek y 8 en Mapimí.

La abundancia de las especies se determinó como un promedio del número de individuos por hectárea. La diversidad de los dos ambientes se obtuvo mediante el inverso de Simpson (N₂) y la equitatividad mediante E, que es igual a N₂/N₁ (Ezcurra 1980).

$$N_2 = \frac{(\sum n_i)^2}{\sum n_i^2} \quad H_1 = \ln N - \frac{\sum (n_i \ln n_i)}{N}$$
$$N_1 = \text{anti ln } H_1$$

Para determinar la amplitud de nicho temporal se utilizó el índice de Simpson estandarizado (Barbault 1977).

$$D_s = \frac{D - 1}{n} \quad \text{donde } D = \frac{1}{\sum p_i^2} \text{ y } n = 13 \text{ hrs}$$

y para la superposición del nicho se usó la fórmula de Pianka (1975)

$$R = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

donde p_{ij} y p_{ik} son las proporciones del recurso i usado por la especie j y la especie k.

RESULTADOS Y DISCUSION

El presente trabajo analiza las comunidades de lagartijas únicamente en las dunas de Mapimí y las dunas semimóviles de Repetek, medios semejantes por sus condiciones físicas y estructurales, mostrando que existen equivalentes ecológicos en las lagartijas, aún cuando sólo se haya restringido el estudio a estas áreas específicas en estos tiempos.

Pensamos que resultaría interesante poder llevar a cabo un trabajo sobre la comunidad de ambos desiertos abarcando los distintos medios.

Los resultados se presentan y se discuten en la siguiente secuencia: utilización espacial; abundancia, diversidad y equitatividad; ciclos de actividad, y sobreposición del nicho temporal.

Utilización Espacial

La utilización del habitat (separación espacial) se da de manera semejante en las dos comunidades (cuya estructura vegetal podemos considerar parecida, siendo los arbustos los dominantes) con especies de lagartijas que aprovechan los sitios abiertos otras que prefieren andar debajo de arbustos, y otras que usan las porciones aéreas de pequeños árboles y arbustos como sitios de asoleo o perchas. En Repetek existe un mayor número de especies arborícolas mientras que en Mapimí la mayoría prefiere áreas abiertas y sitios cercanos a los arbustos. Esta separación permite la convivencia de muchas lagartijas (Cuadro 1).

Abundancia, Diversidad y Equitatividad

Los resultados obtenidos en los transectos, se pueden sintetizar en el Cuadro 2, viéndose que la abundancia de lagartijas es mayor en Mapimí (16.90 individuos por hectárea) a diferencia de Repetek (9.07 individuos por hectárea).

Además de la abundancia, también la diversidad es mayor (2.38) en Mapimí, lo cual es debido a una mayor equitatividad en la distribución de los individuos (0.8780 en lugar de 0.6995 en Repetek). En Mapimí las especies que más probabilidad hay de encontrar en las dunas son: los iguánidos *Uma exsul* y *Uta stansburiana* y el teido *Cnemidophorus tigris*, especies de talla media. En cambio, en Repetek lo

Cuadro 1.

Utilización del habitat por las especies principales de lagartijas de las dunas

MICROHABITAT	MAPIMI	REPETEK
Especies Arborícolas	<i>Uta stansburiana</i>	<i>Agama sanguinolenta</i>
		<i>Eremias scripta</i>
		<i>Gymnodactylus russowi</i>
Especies en áreas abiertas	<i>Uma exsul</i>	<i>Phrynocephalus interscapularis</i>
	<i>Phrynosoma cornutum</i>	
	<i>Crotaphytus wislizeni</i>	<i>P. mystaceus</i>
Especies debajo de arbustos	<i>Cnemidophorus tigris</i>	<i>Eremias grammica</i>
	<i>C. wislizeni</i>	
	<i>U. stansburiana</i>	

Cuadro 2.
Abundancia de las principales especies de largartijas
de las dunas

ESPECIE	x No. IND/HA	LIM. CONFIANZA
REPETEK		
<i>P. interscapularis</i>	7.04	2.74
<i>Eremmias grammica</i>	0.86	2.10
<i>Eremmias scripta</i>	0.49	0.39
<i>Gymnodactylus russowi</i>	0.43	0.23
<i>Agama sanguinolenta</i>	0.13	0.13
<i>Phrynocephalus mystaceus</i>	0.12	0.08
TOTAL	9.07	
MAPIMI		
<i>Uma exsul</i>	9.58	3.19
<i>Cnemidophorus tigris</i>	4.68	3.06
<i>Uta stansburiana</i>	2.54	1.58
<i>Phrynosoma cornutum</i>	0.07	0.12
<i>Crotaphytus wislizeni</i>	0.03	0.05
TOTAL	16.90	
DIVERSIDAD	REPETEK	MAPIMI
INVERSO DE SIMPSON (N2)	1.6207	2.3774
ANTILOGARITMO DEL INDICE DE SHANNON (N1)	2.3171	2.7078
EQUITATIVIDAD (N2/N1)	0.6995	0.8780

factible es encontrar al agámido *Phrynocephalus interscapularis*, especie de talla más pequeña.

Ciclos de Actividad

En ambas comunidades existen especies con un ciclo de actividad continuo es decir que los individuos se observan durante todo el día aunque en las horas más calurosas descienda su frecuencia. Esto ocurre con *Uma exsul* y *Uta stansburiana* en las dunas del Desierto Chihuahuense, y con *Phrynocephalus interscapularis* en Repetek, especies dominantes en ambas comunidades. El ciclo de actividad de esta última especie y de *U. exsul* es claramente bimodal en esta época, con una mayor actividad entre las 10 - 11 horas y 18 - 19 horas (Figs. 1 y 2).

La especie que presenta el valor más alto en cuanto a amplitud de nicho temporal es precisamente *Phrynocephalus interscapularis* ($D_s = 0.647$). En Mapimí la especie de lagartija que tiene una mayor amplitud de nicho es *Uma exsul* ($D_s = 0.704$), con tendencia también bimodal, aunque la actividad es más marcada en la mañana (9 - 10 horas), Tanto *Uma exsul* como *P. interscapularis* disminuyen notoriamente su actividad de las 12:00 a las 16:00 horas, cuando el calor es más fuerte (temperaturas más elevadas).

También en los dos ambientes se encuentran especies con ciclo de actividad discontinuo, cesando completamente la actividad durante las horas de mayor temperatura, como sucede con *Cnemidophorus tigris* en las dunas de Mapimí y *Eremias grammica* en Repetek, con valores bajos en cuanto a amplitud de nicho ($D_s = 0.404$ y 0.368 respectivamente), debido a que centran su período activo en las primeras horas de la mañana (de las 7 a las 10 horas).

Cabe hacer mención de *Eremias scripta*, tercera especie en abundancia en las dunas semimóviles, cuya mayor actividad ocurre de las 14:00 a las 15:00 horas, cuando hace más calor. Tal vez, esta especie tiene ese comportamiento debido a que es arborícola, y la intensidad del calor es menor en las altura de los árboles bajos y arbustos que en el suelo, siendo su ciclo como una imagen de espejo del ciclo de *E. grammica*.

Al hacer un análisis de regresión múltiple de los ciclos de actividad, se encontró que las funciones de los datos observados acerca de la abundancia media por hora, por especie, resultaron pa-

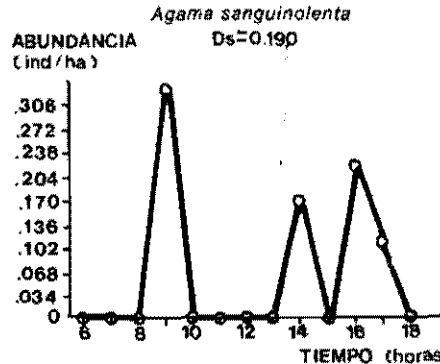
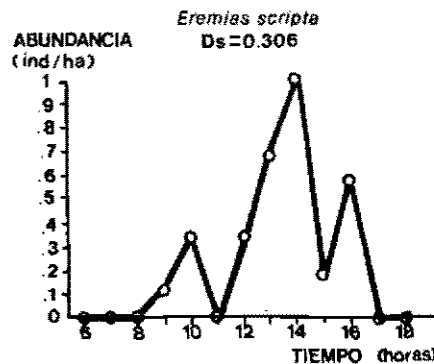
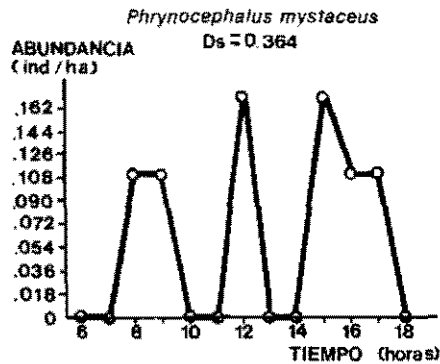
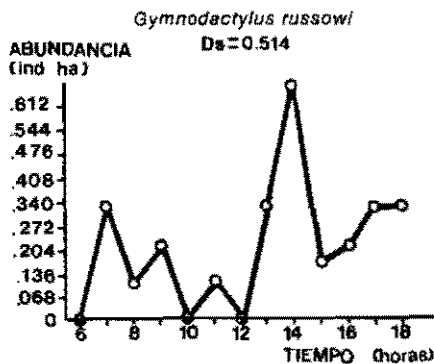
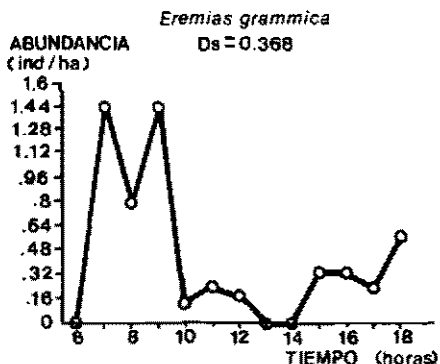
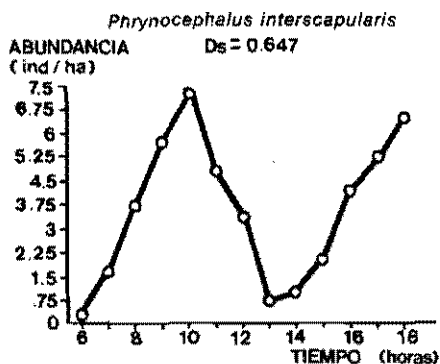


Figura 1.
 Ciclos de actividad de las lagartijas diurnas de las dunas de Repetek, URSS

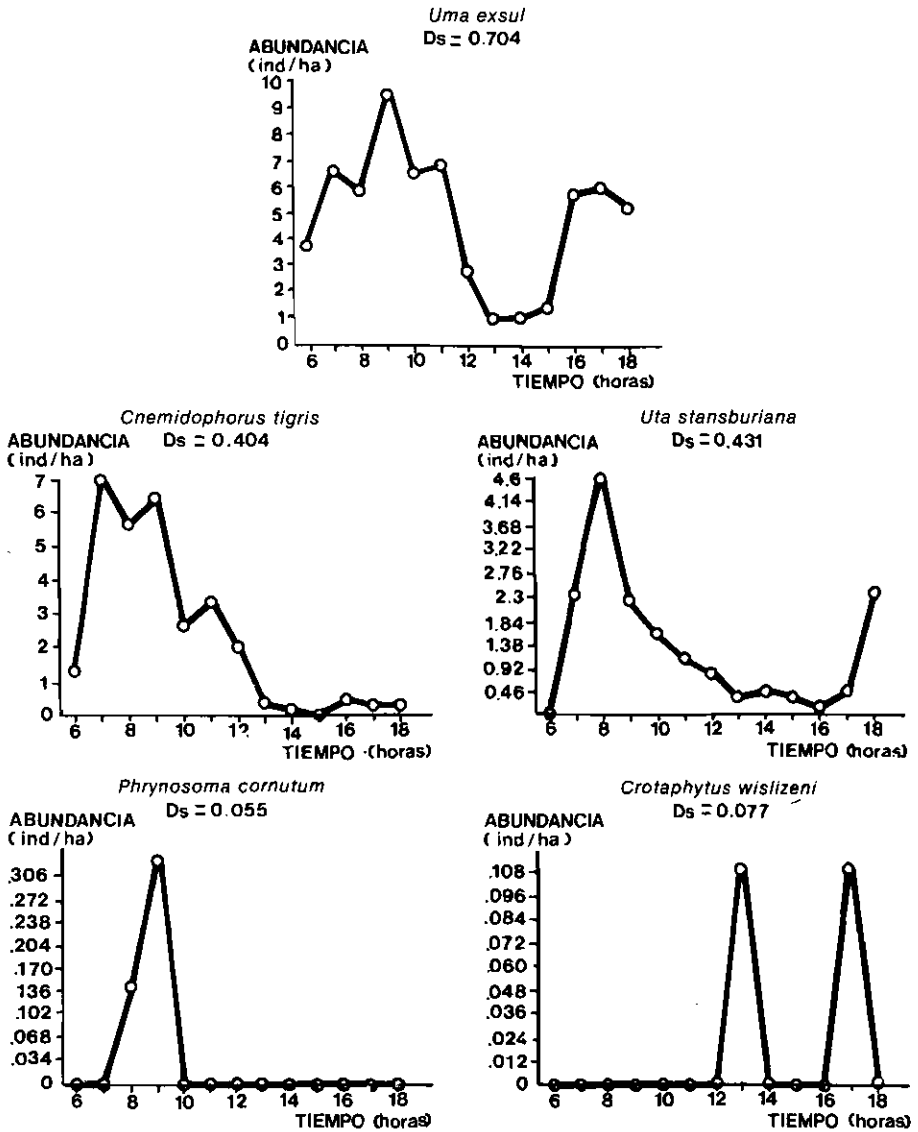


Figura 2.
 Ciclos de actividad de las lagartijas diurnas de las dunas de Mapimí, México.

rales a las funciones modelo, en las especies más abundantes de lagartijas tanto en Repetek como en Mapimí, siendo los valores BETA (coeficientes estandarizados de mínimos cuadrados), semejantes en las especies que se consideran equivalentes ecológicos (*Phrynocephalus interscapularis* con *Uma exsul* y *Eremias grammica* con *Cnemidophorus tigris*). Cuadro 3.

Esto viene a reforzar el sentido de los equivalentes ecológicos ya que no solamente tienen parecido morfológico, sino que el papel que desempeñan es semejante en la comunidad, siendo equivalentes etológicos, ya que en el aspecto conductual, tanto en el tipo de estrategia de forrajeo utilizada, como en el ciclo de actividad son muy parecidas.

En cuanto a estrategias de forrajeo, tanto *C. tigris* como *E. grammica* son básicamente buscadoras teniendo modificaciones morfológicas que les permiten cavar con facilidad. Estas especies acostumbran buscar activamente su alimento cerca de los arbustos, rasgando y cavando para sacar a sus presas, que pueden llegar a estar localizadas hasta 10 cm de profundidad. El sentido del olfato está bien desarrollado y dependen de él para su alimentación.

En cambio, *Uma exsul* y *P. interscapularis* siguen la estrategia de forrajeo de "sentarse y esperar" de Pianka (1969), dependiendo de la vista para su alimentación.

Superposición del Nicho Temporal

En el Desierto Chihuahuense las especies que tienen una mayor superposición de nicho temporal son *U. stansburiana* y *C. tigris* ($R = 0.86$) y *Uma exsul* con *C. tigris* ($R = 0.84$), sin embargo, a pesar de estar activas al mismo tiempo tienen comportamiento diferente (Cuadro 5). En Repetek ocurre esto entre *Gymnodactylus russowi* y *Eremias scripta*, aunque ambas son especies arborícolas, se alimentan a diferentes horas. Entre *P. interscapularis* y *E. grammica* hubo una superposición de 0.65, por la actividad en las primeras horas del día. En ambos casos, aunque la mayoría de los individuos estén activos a la misma hora, utilizando el mismo microhabitat, la segregación ecológica está dada por las diferentes estrategias que utilizan estas especies para alimentarse.

En general, hay una mayor superposición de ciclos de actividad en la comunidad de lagartijas de Mapimí.

Cuadro 3.
 Funciones del análisis de regresión múltiple
 de los ciclos de actividad

ESPECIE	VALORES BETA			R2 NO AJUSTA	F
	T	T2	T3		
REPETEK					
<i>P. interscapularis</i>	9.68	-23.67	14.29	0.73	*8.4
<i>E. grammica</i>	4.05	-12.28	8.16	0.40	1.9
<i>G. russowi</i>	-1.30	4.14	-2.47	0.21	0.0
<i>P. mystaceus</i>	0.10	1.49	-1.44	0.09	0.3
<i>E. scripta</i>	-2.25	9.58	-7.33	0.55	3.7
<i>A. sanguinolenta</i>	0.74	-0.84	0.25	0.03	0.1
MAPIMI					
<i>U. exsul</i>	6.47	-18.06	11.67	0.58	*4.10
<i>C. tigris</i>	4.82	-13.61	8.31	0.77	*9.99
<i>U. stansburiana</i>	7.35	-19.96	12.66	0.67	*6.21
<i>P. cornutum</i>	5.04	-12.77	7.61	0.32	1.39
<i>C. wislizeni</i>	-0.99	3.50	2.25	0.13	0.47

*significativo $P < 0.05$

Al analizar la posible sobreposición de nichos de las especies de Mapimí con las de Repetek para ver las semejanza entre los ciclos de actividad, se aprecian los valores más altos precisamente con los equivalentes ecológicos (Cuadro 4): *P. interscapularis* y *U. exsul* (0.92); *E. grammica* y *C. tigris* (0.90).

CONCLUSIONES

Las condiciones ambientales físicas en los desiertos son determinantes para la estructura de la comunidad de lagartijas, afectando la diversidad y la distribución espacial. En este caso, al comparar las comunidades de dunas de Repetek en la URSS y de Mapimí en México, vemos que donde las condiciones físicas son más severas tanto la riqueza específica como la diversidad son menores, ya que la diversidad de habitats también es menor.

En los dos desiertos, la utilización espacial de especies diurnas es semejante, existiendo especies que ocupan las áreas abiertas, otras que prefieren andar sobre los árboles y arbustos, y otras que pasan gran parte de su tiempo debajo o cerca de arbustos.

Se encontraron como equivalentes no solo ecológicos sino también etológicos, a: *Phrynocephalus interscapularis* con *Uma exul* y *Eremias grammica* con *Cnemidophorus tigris*.

Este estudio comparativo entre dos comunidades de lagartijas que viven en un habitat con características similares, da fuerza una vez más a las convergencias evolutivas, en este caso en el aspecto etológico, desarrolladas para permitir el uso adecuado de los escasos recursos y permitir la coexistencia de distintas especies de lagartijas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó gracias al apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología dentro del Programa de Intercambio México-URSS, ICAIURS 790440 y del Proyecto PCECBNA 01745 "Estudios Ecológicos del Norte Arido de México".

Agradecemos la ayuda estadística y de computación brindada por los Biól. Miguel Equihua y Jorge López Portillo del

Cuadro 4.

Superposición de Nicho Temporal

Especies de Repetek: *Phrynocephalus interscapularis* (R₁), *Eremias grammica* (R₂), *Gymnodactylus russowi* (R₃), *Phrynocephalus mystaceus* (R₄), *Eremias scripta* (R₅), *Agama sanguinolenta* (R₆).

Especies de Mapimí: *Uma Exsul* (M₁), *Cnemidophorus tigris* (M₂), *Uta stansburina* (M₃), *Phrynosoma comutum* (M₄), *Crotaphytus wislizeni* (M₅).

	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	M ₅
R ₁	1										
R ₂	.648	1									
R ₃	.569	.544	1								
R ₄	.606	.513	.379	1							
R ₅	.386	.148	.738	.343	1						
R ₆	.527	.551	.599	.500	.520	1					
M ₁	.924	.839	.599	.578	.342	.603	1				
M ₂	.651	.904	.433	.451	.176	.426	.843	1			
M ₃	.743	.815	.504	.476	.199	.310	.800	.862	1		
M ₄	.446	.699	.241	.442	.072	.682	.567	.671	.595	1	
M ₅	.274	.066	.459	.238	.333	.175	.253	.044	.086	0	1

Instituto de Ecología de México, y especialmente al Dr. Gary Adest de la Universidad de California (San Diego), por sus valiosos comentarios al manuscrito, así como al grupo Biosfera de la UAM Ixtapalapa por su ayuda en el trabajo de campo en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

BIBLIOGRAFIA

- Babayev, A. G.** 1978. The Repetek Sandy Desert Reserve. Ylym Publishing House. Ashkhabad: 20-31.
- Barbault, R.** 1977. Etude Comparative des Cycles Journaliers d'Activité des Lizards *Cophosaurus texanus*, *Cnemidophorus scalaris*, *Cnemidophorus tigris* dans le Désert de Mapimí (Mexique). *Bull. Soc. Zool. France.* 102 (2): 159-168.
- Ezcurra, E.** 1980. Una nota sobre la diversidad. *Ecología Argentina* 4: 141-142.
- Mares, M. A., W.F. Blair, F. A. Enders, D. Greeger, A. C. Hulse, J. H. Hunt, D. Otte, R. D. Sage y C. S. Tomoff.** 1977. The strategies and community patterns of desert animals. In: G. H. Orians y O. T. Solbrig (Eds.). *Convergent Evolution in warm desert.* Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Pennsylvania: 107-163.
- Martinez, O. E. y J. Morello.** 1977. El medio físico y las unidades fisinómico-florísticas del Bolsón de Mapimí. Instituto de Ecología 4. México: 11-36.
- Pianka, E. R.** 1969. Habitat specificity, speciation and species diversity in Australian desert lizard. *Ecology* 50: 498-502.
- Pianka, E. R.** 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.
- Pianka, E. R.** 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- Pianka, E. R.** 1975. Niche relations of desert lizards. In: M. Cody y J. Diamond (Eds.) *Ecology and Evolution of Communities.* Harvard University Press: 292-314.