



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE *Gonatodes albogularis*
Y *Hemidactylus frenatus* (SQUAMATA: GEKKOTA) EN ÁREAS URBANAS
Y PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS,
COLOMBIA.**

Requisito para optar el título de Magíster en Ciencias Biológicas

DIEGO FELIPE HIGUERA ROJAS

**TUNJA
Julio de 2022**



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE *Gonatodes albogularis*
Y *Hemidactylus frenatus* (SQUAMATA: GEKKOTA) EN ÁREAS URBANAS
Y PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS,
COLOMBIA.**

Requisito para optar el título de Magíster en Ciencias Biológicas

DIEGO FELIPE HIGUERA ROJAS

**Dr. JUAN E. CARVAJAL-COGOLLO
Profesor Asociado**

**Grupo de investigación Biodiversidad y Conservación
Universidad Pedagógica y Tecnológica De Colombia**

**TUNJA
Julio de 2022**



CERTIFICADO DE ORIGINALIDAD

Yo, Diego Felipe Higuera Rojas, Estudiante adjunto al Programa de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

CERTIFICO:

Que el trabajo de grado realizado bajo mi autoría, titulado “Interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Squamata: Gekkota) en áreas urbanas y periurbanas de un sector de la serranía de las quinchas, Colombia.”, reúne las condiciones de originalidad requeridas para optar al título de **Magíster** otorgado por la **Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia**.

Y para que así conste, firmo la siguiente certificación en Tunja, 31 de agosto de 2022.




Diego Felipe Higuera Rojas

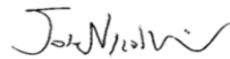


Juan E. Carvajal C.

Juan E. Carvajal-Cogollo. Ph.D.
Director



Jairo Pérez-Torres. Ph.D.
Jurado 1



Nicolás Urbina-Cardona. Ph.D.
Jurado 2



A mis padres, a mi hermana y a Johana



AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se desarrolló en el marco del proyecto de regalías BPIN 2020000100003 titulado “Investigación. La biodiversidad de Boyacá: complementación y síntesis a través de gradientes altitudinales e implicaciones de su incorporación en proyectos de apropiación social de conocimiento y de efectos de cambio climático. Boyacá”.

Quiero agradecer a todas las personas que estuvieron presentes en este proceso y de alguna manera contribuyeron al desarrollo de este trabajo.

Al Doctor Juan E. Carvajal-Cogollo por brindarme todos sus conocimientos respecto a la biología y respecto a la vida, por darme la oportunidad de crecer integralmente y salir adelante.

Al Grupo de investigación Biodiversidad y Conservación, por brindarme la oportunidad de participar en todas las actividades referentes a investigación y extensión, así como por el apoyo en campo respecto a financiación, equipos y materiales.

A la Doctora Irina Morales por su colaboración con los documentos necesarios para la identificación taxonómica de los insectos.

Al MSc Andrés Morales y al PhD Enrique Maldonado por sus colaboraciones en la corroboración de la identificación taxonómica de los insectos.

A Fernando Jiménez por su colaboración con los mapas de áreas de estudio de los artículos.

A los pobladores del corregimiento de Puerto Pinzón por los permisos de trabajo tanto en las casas como las fincas.

A la familia Berrío por acogerme en su casa durante las salidas de campo y la gestión con los demás pobladores. A Joser y Daniela por su acompañamiento en campo y su emoción por encontrar lagartos.

A la UPTC por ser el lugar donde pude crecer y fortalecer mi formación profesional y personal.

A mis padres y a mi hermana por su apoyo en todo momento.

A Johana por acompañarme en cada paso que doy y siempre estar ahí.



A los amigos que han estado acompañando este proceso Diego Escamilla, Paola Hernández, Jorge Eguis, Simón Pineda, Juan García, Óscar Morales y Diego Pérez.



TABLA DE CONTENIDO

CAPITULO I.	13
INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE <i>Gonatodes albogularis</i> Y <i>Hemidactylus frenatus</i> (SQUAMATA: GEKKOTA) EN ÁREAS URBANAS Y PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS, COLOMBIA.	14
RESUMEN GENERAL	14
INTRODUCCIÓN GENERAL	15
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	20
MARCO CONCEPTUAL.....	21
Interacciones bióticas	21
Tipos de esquematización de interacciones biológicas.....	22
Interacciones antagonistas.....	23
Estructura de las interacciones	24
Interacciones depredador-presa.....	27
Interacciones tróficas de lagartos.....	29
Gekkos como modelo de estudio	30
Urbanización y afectación de la biodiversidad.....	32
ESTADO DEL ARTE	34
OBJETIVOS	38
OBJETIVO GENERAL.....	38
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	38
HIPÓTESIS Y PREDICCIÓN	38
PRODUCTOS	39
IMPACTO	41
LITERATURA CITADA.....	42
CAPITULO II.	57
Evaluación cuantitativa de la dieta de lagartos en ambientes urbanos y periurbanos de los Andes Tropicales: un gecko nativo y otro invasor en franca lid.....	58
RESUMEN	58
Palabras clave.....	59



ABSTRACT	59
Key words.....	60
INTRODUCCIÓN	60
MATERIALES Y MÉTODOS	63
Área de estudio	63
Diseño de la investigación y muestreos	65
Análisis de datos	67
RESULTADOS	69
Composición y diversidad de la dieta	70
DISCUSIÓN	76
LITERATURA CITADA	85
CAPITULO III.....	92
Interacciones antagonistas depredador/presa: Redes tróficas de <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> en ambientes urbanos y periurbanos ...	93
RESUMEN	93
Palabras clave.....	94
ABSTRACT	94
Key words.....	95
INTRODUCCIÓN	95
MATERIALES Y MÉTODOS	98
Área de estudio	98
Muestreos.....	101
Análisis de datos	102
RESULTADOS	105
DISCUSIÓN	110
LITERATURA CITADA	117
CONSIDERACIONES FINALES	125



Lista de figuras

- Figura 1. Localización del sitio de muestreo en Corregimiento de Puerto Pinzón, Puerto Boyacá, Colombia..... 64*
- Figura 2. Diseño de muestreo para la toma de datos en campo. (A). Diseño para el muestreo de lagartos (B) Muestreo para la disponibilidad de recurso..... 66*
- Figura 3. (A). Abundancia general para cada categoría de presa para los dos lagartos. (B). Abundancia general representada en Órdenes de artrópodos para los dos lagartos. N=325 presas. Las categorías con tres individuos se agruparon en Anthomyiidae^{***}. Las categorías con dos individuos se agruparon en Blattidae^{**}. Las categorías con un se agruparon en Blephariceridae^{*}. 70*
- Figura 4. A. Curvas de acumulación (q0) de la riqueza de las dietas de los lagartos. A. Riqueza vs abundancia. B. Cobertura del muestreo vs abundancia. 71*
- Figura 5. Distribución de las presas de cada lagarto por tipo de ambiente. 71*
- Figura 6. (A). Abundancias de las categorías de presa para los dos lagartos. (B). Abundancias de las órdenes para los dos lagartos. Las categorías con cuatro individuos se agruparon en Apidae^{****}. Las categorías con tres individuos se agruparon en Agromyzidae^{***}. Las categorías con dos individuos se agruparon en Elateridae^{**}. Las categorías con un individuo se agruparon en Anyphaenidae^{*} 72*
- Figura 7. Registro del lagarto G. albogularis como presa en los estómagos de H. frenatus. A. Individuo casi completo con grado de digestión. B. Acercamiento al cráneo y la mano para la identificación del individuo. C. Cola hallada en otro estómago. D. Restos coráceos de huevos de G. albogularis. 72*
- Figura 8. Índice de importancia relativa de Órdenes de artrópodos. A. Importancia relativa de Órdenes para H. frenatus. B. Importancia relativa de Órdenes para G. albogularis. 74*
- Figura 9. Análisis de diversidad beta entre de los lagartos entre los tipos de ambientes, análisis de disimilitud. 75*
- Figura 10. Comparación entre las presas de los lagartos usadas como recurso vs la disponibilidad contrastando los tipos de ambientes. 76*
- Figura 11. Localización de los sitios de muestreo en el Corregimiento de Puerto Pinzón. 99*



Figura 12. Redes de interacción bipartitas. A. Interacciones antagonistas de H. frenatus con sus presas. B. Interacciones antagonistas de G. albogularis con sus presas. 106

Figura 13. Diagramas de la modularidad sobre la red bipartita enfrentando los dos nodos. A. Diagrama simple de la red inicia de H. frenatus. B. Diagrama entrenado de la red con la probabilidad para H. frenatus. C. Diagrama simple de la red inicia de G. albogularis. D. Diagrama entrenado de la red con la probabilidad para G. albogularis..... 107

Figura 14. Gráfica de la distribución de los datos con base en la correlación del grado y fuerza de las especies..... 108

Figura 15. Redes de interacción bipartitas. Parte superior Interacciones antagonistas de H. frenatus y G. albogularis con sus presas en ambientes urbanos. Parte inferior Interacciones antagonistas de H. frenatus y G. albogularis con sus presas en ambientes Periurbanos..... 109



Lista de tablas

Tabla 1. Relación de los estómagos revisados por cada especie y por tipo de ambiente..... 69

Tabla 2. Estimadores de Frecuencia, Volumen, Número e Importancia relativa de las categorías de presas expresados en valores de porcentajes. Resaltado en verde se muestran el número de categorías de presa que agrupan cerca del 80% del valor de importancia 73

Tabla 3. Parámetros de las redes de cada lagarto en cada tipo de ambiente.110



CAPITULO I.

ASPECTOS CONCEPTUALES

INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE *Gonatodes albogularis* Y
Hemidactylus frenatus (SQUAMATA: GEKKOTA) EN ÁREAS URBANAS Y
PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS,
COLOMBIA.



INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE *Gonatodes albogularis* Y *Hemidactylus frenatus* (SQUAMATA: GEKKOTA) EN ÁREAS URBANAS Y PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS, COLOMBIA.

RESUMEN GENERAL

Las interacciones biológicas son las relaciones que tienen las especies en sus ecosistemas, al estudiar estas interacciones se puede comprender cómo circula la energía en el ecosistema y el papel que tienen las especies. Actualmente los cambios en los ecosistemas modifican las interacciones hasta el punto de generar nuevas reconfiguraciones. La urbanización es uno de los principales procesos que generan cambios en los atributos ecológicos, ha sido considerada como la principal causa de pérdida de biodiversidad a nivel global, así mismo a partir del avance de la frontera humana se generan las condiciones para la expansión de las especies invasoras. Estos procesos pueden actuar en conjunto y generar cambios en las condiciones naturales que requieren ser estudiados para observar los efectos que causan. Para el caso de las interacciones las cuales han sido modificadas por este tipo de factores tensionantes no han sido exploradas anteriormente. Los lagartos son un grupo biológico clave en la comprobación de hipótesis relacionadas con modificaciones de los hábitats, ya que al tener procesos como la termorregulación, los hace sensibles a los cambios de los ambientes. Así mismo se ha documentado que existe un gran número de especies introducidas en Colombia, lo cual puede estar generando efectos negativos sobre los Lagartos nativos. A partir esta problemática, elegimos como modelos de estudio dos especies del clado Gekkota (Reptilia: Squamata) para responder a la siguiente pregunta de investigación: ¿Cómo varían las características de las interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota:Squamata) entre áreas urbanas y periurbanas en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia? Para responder la pregunta de investigación realizamos muestreos para la búsqueda de lagartos por medio de búsqueda activa, los individuos se capturaron de forma manual para la recolección y transporte a laboratorio. En cada uno de los sitios donde se capturaron lagartos se realizó un muestreo de



disponibilidad de presas. Evaluamos la composición de la dieta de los lagartos, así como la disponibilidad de presas, a partir de estos resultados calculamos las estimaciones y parámetros de dieta, como la diversidad, importancia de presas, amplitud y solapamiento, así como los estimadores que describen las interacciones como la modularidad, anidamiento, conectividad, densidad de enlaces, centralidad por grado, generalidad, especialización, fuerza y dependencia. Los resultados que obtuvimos fueron altos valores en atributos de dieta, como la diversidad en los dos lagartos, a partir de esto se identificó un patrón de diferenciación en las dietas de los dos lagartos a partir de las dos tipos de áreas. Identificamos la depredación del lagarto nativo por parte del invasor, este representa un gran aporte con evidencia acerca del mecanismo de depredación como un factor de afectación a la fauna nativa. Respecto a los atributos de redes encontramos altos valores de diversidad organización y cohesión de los dos lagartos con sus presas. A partir de esto identificamos que las interacciones de *H. frenatus* presentó interacciones con mayor diversidad y cohesión, las cuales tienen características de mayor sólides y estabilidad en el ecosistema ante eventuales cambios. Mientras que *G. albogularis* presentó interacciones con mayor cohesión, las cuales están estrechamente relacionadas y presentan características especialistas, en los dos atributos se encontraron patrones de diferenciación moldeados por los dos tipos de áreas estudiadas.

INTRODUCCIÓN GENERAL

En todos los ecosistemas las especies coexisten entre sí y se entrelazan en una gran red compleja de la vida, esta unión se da gracias a las interacciones bióticas (Dáttilo & Rico-Gray 2018). Estas interacciones además de ser hilos que dan estructura a las comunidades bióticas, también son responsables de su evolución y función (Andresen et al. 2018). Las interacciones biológicas son definidas como vínculos o acciones ejercidas entre dos o más individuos, funciones o elementos, que en algunos casos puede ser benéfica de manera individual o recíproca y perjudicial para otros (Vellend 2016; Dáttilo & Rico-Gray 2018). Estas se definieron en un principio como ciclos alimentarios (*Sensu* Elton



1927), los cuales describían los flujos de energía considerados como el cimiento central y estructural en las comunidades bióticas.

El estudio de estos ciclos o redes tróficas permitieron comprender relaciones tales como los mutualismos, definidos como las relaciones en la cuales se benefician en conjunto dos o más especies, por ejemplo, las redes de interacción planta-hormiga, planta-polinizador y planta-dispersión (Guimarães *et al.* 2007; Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Por otro lado, se encuentran las interacciones antagonistas, definidas como relaciones donde sólo una especie se beneficia de una o más especies, por ejemplo, la depredación y el parasitismo (Dehling 2018). En un sentido amplio las redes de interacción se pueden analizar desde dos componentes, que son su estructura de red topológica y la estructura de red ecológica, cada una de ellas describe la complejidad de las interacciones de los miembros de una comunidad (Delmas *et al.* 2019).

La estructura topológica muestra la cuantificación matemática de la red de interacciones, describe cuántas especies hay y cómo se distribuyen las interacciones entre ellas por medio de parámetros (Grass *et al.* 2018); mientras que la estructura ecológica se centra en evaluar las identidades de las especies y los socios de interacción dentro de la red (Burkle & Alarcon 2011; Simanonok & Burkle 2014). Estos componentes permiten comprobar la estructuración y respuesta de las interacciones a cambios o perturbaciones ambientales (CaraDonna *et al.* 2017; Kemp *et al.* 2017; Delmas *et al.* 2019). Por ejemplo, los cambios en la estructura topológica pueden afectar la respuesta de las redes a futuras perturbaciones (Grass *et al.* 2018). Se pueden generar variaciones en la composición de especies y en sus asociaciones, en algunos casos impulsados por patrones de interacción de invasores o diferencias en las respuestas de población a través de distintos tipos de ambientes (Tylianakis & Morris 2017). También se pueden generar alteraciones que modifican las frecuencias de interacción, impulsados por la alteración de la estructura del hábitat o las tasas metabólicas, cambios en la superposición espacial y temporal de las especies y efectos en los procesos y patrones coevolutivos (Tylianakis & Morris 2017).



Dentro de los estudios de redes, las interacciones mayormente investigadas y de las cuales se cuenta con robustos cuerpos de teoría son los mutualismos, (Morrison & Dirzo 2020). En menor medida se encuentran investigaciones sobre algunos antagonismos, como las interacciones entre parásitos y huéspedes, depredadores con presas y planta con sus herbívoros (Fontaine *et al.* 2011; Pires & Guimarães 2013; Antiqueira *et al.* 2018).

Las redes de interacción tanto antagonistas como mutualistas tienen atributos que las describen, como la diversidad de interacciones, la cual describe la cantidad de asociaciones que presenta una especie y como se organizan en función de su alimentación (Dehling 2018). Para evaluar este atributo existen múltiples parámetros como la conectividad, la distribución de enlaces, el anidamiento y la modularidad, estos proporcionan información sobre los procesos ecológicos y la robustez de las interacciones que se tejen entre las especies (Dehling 2018). Otro de los atributos importantes es la cohesión, la cual determina la importancia de las interacciones y determina la importancia de las especies y los enlaces que realizan (Dáttilo & Rico-Gray 2018). Los estimadores que describen de manera óptima la cohesión son la centralidad por grado, la dependencia, la fuerza de la especie y algunos índices para la especialización de especies, los cuales describen los roles de las especies en la red y la importancia de las especies (Dehling 2018).

Descifrar los aspectos ecológicos de las redes, permite comprender cómo se organizan las especies dentro de la comunidad o la manera como interactúa cada taxón con su alimento; ya que con los enfoques de red se puede obtener conocimientos de las interacciones tróficas de las especies (Dáttilo & Rico-Gray 2018). Por esto, se han evidenciado múltiples factores que influyen en la interacción de una especie y sus presas, incluidos los cambios ambientales (Solé *et al.* 2009), el tamaño corporal individual (Sugai *et al.* 2012), la estacionalidad (Maragno & Souza 2011), las estrategias de caza (Maneyro *et al.* 2004), las alteraciones del hábitat y la distribución de las presas (Parker & Goldstein 2004).



Aunque el conocimiento de las redes de interacción ha avanzado en los últimos años; las redes tróficas antagonistas de ciertos grupos aun no cuentan con un entendimiento de los patrones, procesos y mecanismos que las moldean. Uno de los grupos menos estudiados en el campo de las interacciones son los lagartos, si bien existen estudios que identifican las asociaciones de estos con sus presas y establecen patrones de diversidad de la dieta (Brown *et al.* 2017; Díaz-Pérez *et al.* 2017; Nagy *et al.* 2021), no se cuenta con evidencia para comprender la forma en que se estructuran dichas relaciones, lo cual podría revelar información valiosa de las dinámicas en las cuales estos están vinculados (Ramírez-Ortiz *et al.* 2020). Los lagartos son organismos clave para el estudio de los efectos de la transformación sobre las interacciones ecológicas (Pianka & Vitt 2003), principalmente aquellas especies que coexisten toleran y se adaptan, a áreas altamente transformadas por actividad humana (e.g. zonas urbanas y periurbanas) como los gekkos nativos e invasores (Sol *et al.* 2013).

Las especies del género *Hemidactylus* en su rango natural no comparte distribución con sus congéneres, esta partición de nichos permite que cada especie prospere (Pianka 1973; Bolger & Case 1992). De manera diferente, en zonas donde son introducidas se ha comprobado que algunas especies viven en simpatría (Meshaka 2011), allí la competencia se incrementa y algunas especies son afectadas por las otras, incluso se ha comprobado que puede desplazar a gekkos nativos, por ejemplo, especies del género *Gonatodes* (Cole *et al.* 2005; Dame & Petren 2006; Farr *et al.* 2011). Para Colombia existen registros de seis lagartos invasores del género *Hemidactylus*, *H. angulatus*, *H. brookii*, *H. frenatus*, *H. garnotii*, *H. mabouia* y *H. palaichthus* (Uetz & Hošek 2022), los cuales han sido objeto de estudios donde registran ampliaciones de distribuciones, sin embargo estas especies representan piezas fundamentales de investigación en distintos campos como su papel funcional, tasas vitales y su afectación sobre las interacciones ecológicas.

En Colombia la deforestación y fragmentación de hábitat impulsan constantemente cambios en el paisaje promoviendo las invasiones (Urbina-Cardona & Castro 2010) y una vez establecidas las especies invasoras evitan la



recolonización por parte de las especies nativas (Kaiser 1997; Catford *et al.* 2009). De esta manera las especies invasoras causan graves daños en los ecosistemas naturales invadidos y alteran las dinámicas e interacciones entre las especies nativas (Gutiérrez 2006). Uno de los principales focos de las invasiones biológicas son la urbanización, esta acción reduce la diversidad y abundancia de fauna y flora al mismo tiempo genera presión sobre la funcionalidad de los ecosistemas (McKinney 2006). Se ha documentado el impacto de la urbanización sobre diferentes grupos faunísticos, donde se destaca la disminución de los valores de riqueza y desplazamiento de algunos grupos de vertebrados (Allen *et al.* 2017). De los efectos más relevantes que generan tanto la urbanización como las invasiones son las alteraciones de interacciones entre especies de la comunidad. Las especies exóticas entran a jugar un papel en las interacciones de las nativas, la competencia aumenta y las condiciones de competencia cambian en función del recurso disponible (Traveset & Santamaría 2004).

Este documento de tesis lo organizamos en tres capítulos. En el primer capítulo versamos sobre la contextualización conceptual y teórica de la tesis, explicamos y desarrollamos los conceptos centrales que se tratarán en los dos capítulos siguientes. Posteriormente, presentamos las preguntas de investigación, los objetivos general y específicos, junto con la hipótesis y su predicción. El segundo capítulo identificamos la composición de la dieta de cada uno de los lagartos, evaluamos las relaciones, la amplitudes y solapamiento de nicho dietario en busca de inferencias sobre la competencia de cada lagarto por presas e indicios sobre cómo se establecen las interacciones de cada uno. A partir de los resultados obtuvimos un marco comparativo entre cada lagarto y sobre la variación trófica entre las áreas urbanas y periurbanas evaluadas. El tercer capítulo lo enfocamos en vincular los resultados obtenidos a partir de la composición de la dieta donde identificamos las interacciones de cada lagarto con sus presas (llamados socios de interacción en la literatura relacionada), a las cuales les aplicamos los estimadores enfocados a describir la diversidad, organización y cohesión de las interacciones. Discutimos el efecto que genera la



invasión de una especie exótica sobre la especie nativa y así mismo evaluamos las diferenciaciones de las interacciones en cada tipo de ambiente. Por último, presentamos las consideraciones finales de la tesis, donde discutimos los principales alcances que se obtuvieron, el cumplimiento de la hipótesis de trabajo y de los objetivos planteados.

El esquema general de la tesis se muestra a continuación:

Título	INTERACCIONES ANTAGONISTAS TRÓFICAS DE <i>Gonatodes albogularis</i> Y <i>Hemidactylus frenatus</i> (GEKKOTA: SQUAMATA) EN ÁREAS URBANAS Y PERIURBANAS DE UN SECTOR DE LA SERRANÍA DE LAS QUINCHAS,		
Objetivo general	Evaluar las interacciones antagonistas tróficas de <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> (Gekkota: Squamata) en áreas urbanas y periurbanas de un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia		
Objetivos específicos	Determinar la diversidad y la organización de las interacciones antagonistas de <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> (Gekkota: Squamata) en ambientes urbanos y periurbanos en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.	Determinar la cohesión de las interacciones antagonistas de <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> (Gekkota: Squamata) en ambientes urbanos y periurbanos en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.	Determinar la relación de las interacciones antagonistas tróficas entre <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> (Gekkota: Squamata) y entre áreas urbanas y periurbanas en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.
Productos	Artículo I. Evaluación cuantitativa de la dieta de lagartos en ambientes urbanos y periurbanos de los Andes Tropicales: un gecko nativo y otro invasor en franca lid	Artículo II. Interacciones antagonistas depredador/presa: Redes tróficas de <i>Gonatodes albogularis</i> y <i>Hemidactylus frenatus</i> en ambientes urbanos y periurbanos	

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo varían las características de las interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota:Squamata) entre áreas



urbanas y periurbanas en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia?

MARCO CONCEPTUAL

Interacciones bióticas

Las interacciones ecológicas hacen parte de los grandes procesos del sistema y son descritas a través de parámetros de interacciones entre especies (Potapov *et al.* 2019). Estas son los cimientos de todas las relaciones que se dan entre distintos niveles tróficos, a partir de esto es que se dan los flujos de materia y energía en los ecosistemas (Thompson *et al.* 2012). Por lo tanto, permite dilucidar qué ocurre entre dos o más especies y cómo se da esa relación, por esa razón se plantea seguir este enfoque.

El mantenimiento de la diversidad como la coexistencia de especies en una misma escala temporal y espacial se debe a factores de resultado de interacciones biológicas (Dehling 2018). El estudio de estos factores puede ayudar a comprender cómo las especies hacen uso del recurso o compiten y permite esquematizar mejor el papel de las especies en distintos procesos, a partir de relaciones antagonistas o negativas como la depredación, parasitismo y competencia junto con las mutualistas o positivas como dispersión de semillas, polinización y facilitación (Bastolla *et al.* 2009; Bascompte & Jordano 2014; Morrison & Dirzo 2020).

Las interacciones se representan por medio de parámetros o estimadores que han sido desarrollados en diferentes estudios y son proyecciones reales de las interacciones que se basan en eventos y se soportan con modelos matemáticos que describen las relaciones entre un conjunto de nodos (Vázquez *et al.* 2009). En aplicaciones ecológicas, estos nodos típicamente representan entidades ecológicas que están conectadas por enlaces que representan interacciones ecológicas (Harary 1961; Sugihara *et al.* 1984; Guimarães *et al.* 2007; Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019; Morrison & Dirzo 2020). A partir de este tipo de análisis se pueden determinar las interacciones que tiene una especie. Comparamos las interacciones de una especie nativa con las interacciones de una especie



invasora con el fin de realizar inferencias ecológicas con los atributos de cada especie en términos de la estructuración de las relaciones con sus presas.

Tipos de esquematización de interacciones biológicas

En el análisis de interacciones existen dos tipos esquemas u organización de la información. Las primeras son las matrices unipartitas, las cuales son las que muestran las relaciones dentro todas las especies que pueden llegar a interactuar, estas son de gran complejidad y comúnmente describen toda una comunidad (Dehling 2018).

El segundo tipo son las matrices bipartitas, estas se encargan de mostrar las relaciones de dos niveles tróficos, dos escalones en una cadena; como, por ejemplo, las interacciones mutualistas donde un grupo de especies de plantas interactúa con grupos de especies de polinizadores (Sugihara *et al.* 1984). Por otro lado, están las antagonistas basadas en el modelo Lotka-Volterra (Dehling 2018), estas se encargan de evaluar las relaciones negativas donde una especie se beneficia de la otra como las relaciones, depredador-presa o huésped-parásito (Fontaine *et al.* 2011; Pires & Guimarães 2013; Antiqueira *et al.* 2018).

Las interacciones basadas en matrices unipartitas son el caso más general, en el que se pueden conectar dos o más vértices; por ejemplo, las alimentarias completas o las sociales (Walther *et al.* 2002; Dunne 2006). En cambio, las de orden bipartito tienen vértices que se pueden dividir en conjuntos de modo que cada borde corresponde a un nivel; cualquier comunidad ecológica con dos grupos discretos de organismos puede representarse como una matriz bipartita de interacciones, por ejemplo, parásitos y huéspedes (Poulin 2010), plantas y mutualistas (Nuismer *et al.* 2013), fagos y bacterias (Weitz *et al.* 2013).

En esta investigación, además de evaluar las interacciones de los dos lagartos con sus presas, se evaluaron dichas variaciones entre ambientes urbanos y periurbanos. Se buscó tener los enfoques desde el punto de vista donde uno de los lagartos es una especie invasora y comprender qué pasa en la competencia por el recurso y cómo es el uso del recurso por cada especie.



Al estudiar las interacciones se debe tener en cuenta los métodos de muestreo, y por lo tanto los análisis posteriores que dependen de la calidad de los datos muestreados. Estos pueden estar sujetos a diferentes sesgos, ya que es prácticamente imposible muestrear todas las interacciones de una especie en pocos eventos (Jordano 2016). El estudio de interacciones se encarga de evaluar las incidencias en las relaciones de las especies, entre sí y entre su ambiente (Vellend 2016). Además también tienen en cuenta la frecuencia de estas relaciones y a través de esto se pueden comparar las interacciones a través de escalas espaciales y temporales (Tylianakis & Morris 2017).

Así mismo en este tipo de estudios existen múltiples enfoques que se pueden aplicar, desde interacciones tróficas (Petchey *et al.* 2008; Eklöf *et al.* 2013), interacciones mutualistas (Bascompte & Jordano 2007; Schleuning *et al.* 2012; Fort *et al.* 2016), interacciones anfitrión y parásitos (Morris *et al.* 2014). Las interacciones mutualistas se basan en relaciones que son beneficiosas para ambos socios, mientras que las tróficas y de parásitos huésped son antagonicas, solo uno obtiene beneficios.

Interacciones antagonistas

Los antagonismos han sido estudiados como relaciones negativas donde una especie se beneficia para aumentar sus atributos hacia un fitness ecológico, los principales patrones estudiados han sido las interacciones entre parásitos y huéspedes, junto con depredadores y presas (Fontaine *et al.* 2011; Pires & Guimarães 2013). En este caso los organismos son dependientes de las interacciones ya que sus procesos biológicos se dan gracias a estas, creándose un vínculo interespecífico el cual puede darse de manera general o llegar a un grado de especialización según las características de las especies (Fonseca & Ganade 1996).

Se han documentado grados de especialización de las especies en la depredación de una presa específica. De manera similar operan los mutualismos donde los organismos presentan complementariedad fenotípica (Sazatornil *et al.*



2016). No obstante, en las interacciones antagonistas los desajustes de rasgos son respuestas adaptativas fundamentales para los organismos explotados o consumidos por especies antagonistas.

Aunque existen estudios sobre la estructura invariante de las interacciones antagónicas, se desconoce si los cambios en el paisaje afectan la estructura de las interacciones de las especies. Por ejemplo, se ha documentado que los cambios en la abundancia de huéspedes disponibles contribuyen a que los hospederos cambien de huésped (Jonas & Joern 2008).

Los estudios de antagonismos ayudan a explicar cambios en la circulación de energía y mantenimiento del sistema, en la medida en que permite identificar especies que hacen consumo o control biológico de cierto tipo de presas (Fontaine et al. 2011). Las relaciones tróficas ejemplifican cómo es el paso de energía entre taxones y componentes del sistema estudios han demostrado por ejemplo que el cambio en las tasas de carnivoría o frugivoría en el Amazonas está relacionado directamente con el incremento en la acumulación de carbono en el suelo por medio de deposiciones orgánicas (Sobral *et al.* 2017). Por lo tanto, este tipo de trabajos permiten comprender los flujos de materia y energía que se vinculan con la composición específica de las comunidades con las funciones de los ecosistemas (Thompson *et al.* 2012; Tylianakis & Morris 2017).

Estructura de las interacciones

Las interacciones se pueden representar como gráficos que están compuestos por dos ejes, el primero es el de los nodos, los cuales son los que representan a las especies, el otro eje es el de los bordes, estos describen solamente las relaciones o vínculos entre las especies, estas gráficas describen la conectividad de la red y la densidad de enlaces, la cual describe las proporciones de enlaces por socios de interacción (Bartomeus 2013). Comprender estos parámetros permite determinar la estabilidad de la red y comprender que tan conectadas están las especies y su grado de dependencia entre sí, esto revela aspectos de



la ecología relacionados con la resistencia y resiliencia de los impactos sobre las interacciones (Bascompte *et al.* 2003).

La diversidad y la organización de las interacciones han sido ampliamente estudiadas a través de algunos parámetros clave, como la conectividad, la centralidad por grado, el anidamiento y la modularidad, estos proporcionan información sobre los procesos ecológicos y la robustez de las interacciones que se tejen entre las especies (Dehling 2018). La cohesión e importancia de interacciones son concebidas como atributos a nivel de especie, donde se determina la importancia de las especies y sus interacciones. Los estimadores que son usados para evaluar estas características son la centralidad, la dependencia, la fuerza de la especie y algunos índices para la especialización de especies, los cuales describen los roles de las especies en la red y la importancia de las especies (Dehling 2018).

La conectividad describe la relación entre el número total de enlaces realizados en una red y el número máximo de enlaces posibles (Jordano 1987). La distribución de enlaces se refiere a la forma en que se distribuyen los enlaces entre las especies, en este atributo se tiene en cuenta la frecuencia con la que una especie presenta un enlace con otra especie, a partir de este se pueden observar asociaciones de especialización o de centralidad (Jordano *et al.* 2003; Bascompte y Jordano 2014).

Otro aspecto importante de evaluar es el anidamiento el término fue fundamentado en el estudio de las especies en islas (Patterson & Atmar 1986), posteriormente fue aplicado con éxito al estudio de interacciones biológicas (Bascompte *et al.* 2003). Este ha sido enfocado como un descriptor de la relación y correspondencia de una especie y sus interacciones con respecto a las demás especies y la existencia de agrupaciones, en otras palabras, una red es anidada cuando las especies especialistas interactúan con las mismas parejas de interacción con las que interactúan las especies generalistas (Bascompte *et al.* 2003).



La modularidad describe la tendencia de los diferentes subconjuntos de especies en la red (Guimerà & Amaral 2005; Thébault 2013). Dependiendo de la fuerza de este aspecto, esto puede llevar a una división de la red en distintos compartimentos o módulos, este atributo informa la agrupación o selección de presas dentro de una red (Guimerà & Amaral 2005). Sumado a los parámetros anteriores estos atributos informan sobre la especialización de las especies que conforman la red y permiten tener una visión general de cómo operan las especies evaluadas respecto al uso del recurso y al establecimiento de interacciones (Guimerà & Amaral 2005).

Por otro lado, la medida más simple para describir cómo una especie está conectada con otras especies en la red es la centralidad por grado, el número de socios de interacción (Freeman 1977). El grado es una medida de la centralidad de una especie, es decir, su influencia sobre otras especies en la red (Rothfels & Freeman 1977). Cuanto mayor es el grado de una especie, mayor es la influencia potencial que tiene sobre otras especies en la red. En interacciones alimentarias, el grado se puede dividir (por ejemplo, el número de especies de presas) y (el número de depredadores de una especie), con este atributo se puede tener una medida de comparación entre especies, ya que lo que se quiere hacer es observar el grado de relación de las interacciones que presenta la especie nativa y las interacciones de la especie invasora.

La importancia y cohesión de una especie para otra puede calcularse como dependencia: el número de eventos de interacción entre una especie y uno de sus compañeros de interacción en relación con el número de eventos de interacción entre esa especie y todos sus compañeros de interacción (Jordano 1987; Bascompte *et al.* 2006). En interacciones antagonistas la dependencia entre dos especies es a menudo asimétrica; si una especie depende fuertemente de un determinado compañero de interacción, el compañero de interacción generalmente no depende mucho de esa especie (Bascompte *et al.* 2006), caso contrario a las interacciones mutualistas, donde esta puede darse en las dos direcciones (Bascompte *et al.* 2006). Adicionalmente, existen índices que evalúan la especialización de una especie de forma estandarizada (Blüthgen *et al.* 2006), este



se denomina índice d ('*dprime*') y evalúa la especialización de una especie (los valores cercanos 0 indican baja especialización, mientras que los cercanos 1 indican alta especialización) al comparar los enlaces realizados entre esta y sus compañeros de interacción con el patrón de enlace esperado.

Las especies se pueden separar en especialistas y generalistas según sus patrones de interacción (Dehling *et al.* 2014). De la forma más sencilla, la clasificación se basa en el número de socios de interacción, ya que esto posiblemente proporciona una medida para el rango de recursos utilizados y, por lo tanto, el tamaño posible del nicho de una especie (Dehling *et al.* 2014). Para lo anterior, resulta necesario obtener muestras representativas de la identidad y los eventos de interacción por lo que es de vital importancia tener en cuenta la calidad de los muestreos (Dehling *et al.* 2014). Hay formas limitadas de estimar la calidad del muestreo, por ejemplo, usando estimadores de riqueza como los números efectivos de especies q_0 (Baselga 2010; Moreno *et al.* 2011) para comparar el número de especies o interacciones muestreadas con los números máximos esperados (por ejemplo, Dehling *et al.* 2014; Falcão *et al.* 2016).

Interacciones depredador-presa

Existen diferentes tipos de interacciones de las cuales, una de las más estudiadas es la depredación (González-Olivares & Gallegos-Zuniga 2020). Los animales tienen como reto alimentarse, de manera general la mayoría de los organismos son depredadores, para esto los individuos deben tomar decisiones sobre el sitio de forrajeo y cómo obtener el alimento, una vez localizada su presa el individuo debe ser capaz de cazarla e ingerirla para obtener el beneficio (Dawkins & Krebs 1979).

El éxito del depredador se basa en la capacidad de encontrar presas, esto se limita a las adaptaciones que tenga la especie de estudio (Sinclair *et al.* 2003). Sumado a lo anterior pueden existir múltiples factores que moldeen esta capacidad como la ontogenia, el tipo y estrategia de forrajeo, el tipo de presa que elige y las condiciones del ambiente (Sinclair *et al.* 2003). Varios estudios



documentan las aptitudes de caza basados en detección de presas en vertebrados (Brzoska & Schneider 1978; Croy & Hughes 1991). Para las especies modelo de estudio, se ha documentado que una de las estrategias de forrajeo que les garantiza éxito en la alimentación es el oportunismo (Pianka 1973), que combinado con el tipo de forrajeo, ya sea activo o pasivo les permite a los lagartos explotar el recurso de manera eficiente.

La ecología de los depredadores se basa en la evaluación de los costos y beneficios de la obtención de una presa para alimento (Lotka 1925; Volterra 1926). Esto se ha abordado aplicando los elementos conceptuales de teoría del forrajeo óptimo (Stephens & Krebs 1986), que está basada en dilucidar el comportamiento de los animales fundamentados en el balance costo beneficio (McCarthy & Pianka 1966). Específicamente en organismos como los reptiles, no existe la alimentación parental, por lo tanto, la necesidad de buscar alimento para la obtención de energía es primordial desde etapas tempranas (Desfilis & Font 2002).

La búsqueda de comida es instintivamente obtenida desde el nacimiento, por lo cual el reconocimiento de presas es activado desde un principio de forma innata (Suboski 1992). En grupos como las serpientes se han estudiado las preferencias de presas con motores innatos pero que pueden modificarse con el ambiente (Burghardt 1995). En tortugas se ha documentado que la primera experiencia con el tipo de alimento determina las preferencias alimenticias del animal (Burghardt & Hess 1966). Para el caso de los lagartos existen estudios donde se destacan sus habilidades adaptativas y se destaca la forma de encontrar sus presas a través del forrajeo (Losos 2001; Vit & Pianka 2007).

A partir de las bases teóricas anteriormente expuestas, esta investigación buscó comprender los mecanismos ecológicos que subyacen las interacciones de los lagartos. En este sentido, el término de mecanismo ecológico se refiere a los procesos en los cuales contribuyen como la circulación de la energía o el control biológico de insectos. Como modelos de estudios escogieron dos especies, una especie nativa y una especie invasora. Para comprender cómo se dan las



interacciones de una especie nativa con sus presas y así mismo comparar cómo se dan estas relaciones en una especie invasora e identificar las implicaciones que tienen la presencia de un lagarto introducido sobre el lagarto nativo.

La depredación es quizás la más notable de las interacciones entre las especies (Datillo 2018) y a partir de estas fue que surgió el interés de evaluar esta dimensión. Estas interacciones están basadas en la alimentación de las especies, en pocas palabras se evalúa de que se alimentan las especies y sus grados de especialización, y se pueden representar en formas secuenciales de cadenas de interacción (Bascompte & Jordano 2008).

Las primeras representaciones de estas interacciones tróficas consistieron en diagramas descriptivos con diferentes niveles tróficos, que indican un enlace que conecta a depredador y presa con descripciones o comentarios sobre la historia natural de estos organismos (Lotka 1925; Volterra 1926). Actualmente se realizan representaciones gráficas similares, pero presentan una alta rigurosidad en los cálculos y estandarizaciones de los muestreos, junto con la aplicación de nuevas métricas y software especializado para los análisis. Con base en lo anterior se pueden tener fundamentos de las interacciones tróficas, la estructura de los ecosistemas y tener resultados óptimos para contribuir a la necesidad de evaluar los balances entre las especies (Rasher *et al.* 2013).

Interacciones tróficas de lagartos

A nivel de grupo faunístico, en los lagartos se han realizado una gran variedad de investigaciones en ecología como por ejemplo uso de hábitats, microhábitats, tolerancias térmicas, entre otros, además de caracterizaciones de nichos tróficos, ya que los ítems alimentarios que consumen pueden ser de fácil identificación (Pianka 1989; Huey *et al.* 2001; Vitt *et al.* 2003).

Estos estudios de la ecología de los lagartos generan un cuerpo de teoría sobre las interacciones de los diferentes taxones con el ambiente en el que se encuentra (Klawinski *et al.* 1994; Aowphol *et al.* 2006; Bonfiglio *et al.* 2006). Dentro de los aspectos ecológicos que se han evaluado principalmente se



encuentran el uso de hábitat, uso de microhábitats y la dieta de estos juegan un rol importante dado que aportan conocimientos del estado mismo de los individuos y de su capacidad de hacer uso eficiente de los recursos disponibles en el ambiente (Tinkle *et al.* 1962; Pianka 1970).

Las interacciones biológicas en lagartos han sido poco evaluadas (Santamaría *et al.* 2020) y puede revelar gran información de las dinámicas en las cuales estos están vinculados. Por ejemplo, la mayoría de los lagartos son insectívoros por medio de estrategias oportunistas (Pianka 1973). Si se consideran los hábitos en la alimentación, muchas especies pueden oscilar entre la carnivoría, omnivoría o la herbivoría, y puede variar entre uno u otro tipo de alimentación dependiendo de diferentes factores (Roca 1999).

De la misma manera, se pueden dar cambios en los ambientes y los factores que pueden influir en la composición de las dietas (Brown & Pérez-Mellado 1994). En algunos grupos de lagartos se puede evidenciar el dimorfismo sexual dado por los tamaños corporales, presencia o ausencia de alguna estructura o diferenciación en coloración (Hovenmeyer & Pough 2001). Lo anterior podría estar relacionado con funciones ecológicas como estrategias de alimentación o para reducir la competencia, debido a que diferentes tamaños corporales son más efectivos en la utilización de distintos tipos de recursos (Huey & Pianka 1983).

Gekkos como modelo de estudio

Para Colombia, dentro el clado Gekkota existe gran cantidad de especies nativas, no obstante, hay lagartos que fueron introducidos, entre estos se destacan el género *Hemidactylus*, que con cerca de 90 especies, es uno de los más diversos en el mundo (Giri & Bauer 2008). Para Colombia se conocen seis especies de las cuales todas son introducidas (Uetz & Hošek 2022). Este grupo es originario del sudeste asiático y actualmente se encuentran distribuidos en Europa, América y África debido a la introducción de especies exóticas (Muller *et al.* 2020; Somaweera *et al.* 2020).



Los lagartos han sido considerados como organismos modelo para el estudio ecológico de los efectos de la transformación sobre atributos como la diversidad o interacciones (Pianka & Vitt 2003). Existen especies que comparten rango de distribución donde las dos desarrollan sus procesos vitales y se establecen con éxito en sitios transformados como los ambientes urbanos y los periurbanos (Sol *et al.* 2013).

Un caso especial son los lagartos del clado Gekkota, este es un grupo particularmente adaptado a la transformación de los ecosistemas y la urbanización (Giri & Bauer 2008). La primera especie modelo de este trabajo fue *G. albogularis* el cual es un lagarto pequeño y representa un excelente modelo biológico ya que se han realizado trabajos de uso del hábitat y la ecología térmica, junto con usos de la altura con relación al suelo entre machos y hembras (Peñuela *et al.* 2012); y cuenta con una amplia distribución en las tierras bajas tanto en bosque húmedos como bosques secos (Esqueda 2004). De esta especie no se ha documentado depredadores naturales sin embargo no se descarta que existan especies de aves que la depreden. Por otro lado *G. albogularis* es un modelo biológico especial para obtener información sólida referente al enfoque que se abordó en esta investigación, ya que es un representante de la fauna nativa de la región de vida tropical y a su vez presenta características generales respecto al forrajeo y la forma de explotar los recursos.

Por otro lado, *Hemidactylus frenatus* es un gekko introducido que usa hábitats de centros urbanos y comparte hábitats con *G. albogularis* (Caicedo-Portilla & Dulcey-Cala 2011). Es de tamaño mediano, aparte de las áreas urbanas, se ha documentado que puede ser abundante en ambientes naturales como árboles, rocas y acantilados, se ha documentado que a los ecosistemas a los que llega se ha posicionado como depredador en la cabeza de la cadena de dichos sitios (Das 2006).

Los principales estudios en ecología dentro de este gran clado se han centrado en evaluar morfología, dieta, uso de hábitats (Vitt *et al.* 1997). La historia de vida y algunos rasgos ecológicos de los lagartos, tales como la dieta, la disponibilidad



de alimento, los espacios de termorregulación, la ocupación del hábitat y microhábitat, así como que la repartición de los recursos, pueden afectar en mayor medida a este grupo en comparación con otros vertebrados, debido a las transformaciones y pérdida de las diferentes coberturas naturales que ocupan (Block *et al.* 1998). Esto los hace sensibles como indicadores de cambios y adaptaciones, en este caso se puede observar cómo se ensamblan las interacciones modificadas.

Los cambios en la vegetación provocan cambios en la temperatura, la precipitación, la humedad relativa y otras variables del microclima, lo cual genera un impacto directo en la dinámica de los ensamblajes (Karr & Fremark 1983; Primark 2002; Macip-Ríos *et al.* 2013). Una de las consecuencias de estas invasiones es el desplazamiento de especies nativas y hasta la extinción local de estas. También ha sido el causante del desplazamiento de geckos introducidos como *Lepidodactylus lugubris* otra especie registrada en Colombia (Dame & Petren 2006).

Urbanización y afectación de la biodiversidad

Actualmente la biodiversidad es afectada por distintos factores de amenaza, una de las principales causas de dicha afectación es de origen antropogénico, esta es la transformación de los ecosistemas naturales. La transformación de ecosistemas se genera producto del crecimiento acelerado de las poblaciones humanas las cuales requieren cada vez más espacio para establecerse y para desarrollar sus prácticas para obtener recursos (Gilbert 2012). La pérdida de cobertura vegetal ha sido impulsada por múltiples factores, desde cambios naturales regionales hasta el crecimiento urbano y expansión de las fronteras agrícola y ganadera (Armenteras *et al.* 2013; Sierra *et al.* 2017; Clerici *et al.* 2020).

La urbanización es el proceso de transformación de hábitats naturales en viviendas humanas o sitios de beneficio para el hombre como sembrados y caminos (McDonnell & Pickett 1993). La urbanización genera nuevos ambientes,



donde principalmente predominan zonas urbanas donde se centra la concentración de humanos y zonas periurbanas, las cuales son sitios transformados que presentan características de transformación, pero conservan algunas características naturales como cercas vivas, vegetación herbácea y árboles entre otros (Cai *et al.* 2019). Este tipo de transformación, por urbanización reduce la diversidad y abundancia de fauna y flora, al mismo tiempo genera alta probabilidad de introducción de especies exóticas (Pickett *et al.* 2001; McKinney 2006).

Las invasiones biológicas son procesos donde especies exóticas o de lugares remotos son introducidas a nuevos ambientes donde se establecen de manera exponencial y logran explotar los recursos que este nuevo ecosistema les provee, de manera que modifican las características del sistema al que llegan (Mooney & Hobbs, 2000). Esta es considerada como una de las causas más importantes de amenaza sobre la biodiversidad después de la fragmentación y transformación del paisaje (Williamson, 1996). De los efectos más relevantes de las invasiones son las alteraciones de interacciones entre especies de la comunidad. Las especies exóticas entran a jugar un papel en las interacciones de las nativas, la competencia aumenta y el uso del recurso es el factor limitante (Traveset & Santamaría 2004). Sumado a la afectación de las interacciones, se generan también alteraciones en las condiciones ecológicas del ecosistema nativo

Se ha estudiado el impacto de la urbanización sobre diferentes grupos faunísticos, de las cuales se ha documentado un patrón similar de disminución, pero con efectos diferenciales sobre cada grupo debido a las características específicas de cada uno (Allen *et al.* 2017).

En reptiles las investigaciones han revelado efectos negativos de la urbanización sobre la riqueza de especies (French *et al.* 2018). Las abundancias poblacionales se ven afectadas al punto de disminución, sin embargo, se han identificado que la urbanización contribuyó a la introducción de especies exóticas que se adaptan muy bien a los entornos transformados (Rodda & Tyrrell 2008).



No obstante, también se ha documentado que algunas especies nativas de lagartos y serpientes se adaptan e incluso prosperan en los hábitats transformados (Moreno-Rueda & Pizarro 2007).

Otro patrón identificado en reptiles es que la riqueza de especies se relaciona positivamente con poblaciones humanas, el cual fue directamente relacionado con las áreas periurbanas donde existen paisajes agrícolas con límites de zonas naturales (Barrett & Guyer 2008). Aunque existen varias investigaciones del efecto de la urbanización sobre los reptiles, son muy pocos los estudios acerca del efecto de las invasiones biológicas sobre la fauna nativa. Estas dos temáticas representan dos de las principales causas de amenazas de la biodiversidad, por lo que vincularlas en un trabajo que permita comprender dichos efectos representa un alto impacto en la generación de conocimiento acerca de los daños y afectaciones de la fauna.

ESTADO DEL ARTE

Los estudios pioneros sobre investigación de interacciones biológicas se dieron hace varias décadas por Camerano (1880), quien introdujo la idea de que la diversidad biológica solo puede explicarse cuando se enmarca en el contexto de las interrelaciones entre especies. El desarrollo en los estudios de interacciones ecológicas aumentó la comprensión de la complejidad (Allesina & Tang 2015; Jacquet *et al.* 2016). Los trabajos de Patten (1978) y Ulanowicz (1980) sugirieron que la estructura de las interacciones puede aproximar la información sobre teoría del ensamblaje y la comunidad, y ayudaron a generar interés en la aplicación de la teoría de las interacciones a la ecología.

Con el paso del tiempo los estudios comenzaron a implementar el enfoque de las interacciones biológicas como indicador de lo que ocurre en la naturaleza (Ings *et al.* 2009; Datillo 2018). Primero se tuvieron en cuenta modelos de estudio basados en organismos simbiotes, allí se obtuvieron los principales patrones de las interacciones simbióticas: planta-hormiga, se demostraron las dinámicas de difusión por parte de las hormigas (Del-Claro *et al.* 2018).



Luego las bases se fundamentaron con estudios de las interacciones planta-polinizador (Vizentin-Bugoni *et al.* 2018), donde los principales hallazgos fueron la existencia de un gradiente latitudinal de especialización en interacciones de polinización. Cada estudio fue aportando distintos atributos que incrementaron la teoría. A partir de estos estudios surgieron nuevos interrogantes, como por ejemplo cómo se estructuran las interacciones de plantas-frugívoros, entonces se demostró que las especies clave en la mayoría de las interacciones comparten un conjunto de rasgos funcionales probablemente influenciados por la filogenia de las especies (Escribano-Ávila *et al.* 2018).

Las investigaciones adquirieron más complejidad y se enfocaron a estudiar interacciones ecológicas dentro de las comunidades (Bascompte & Jordano 2007; Ings *et al.* 2009), lo anterior permitió comprender diferentes procesos de transmisión de energía en el sistema y observar de una manera práctica las dinámicas de las relaciones interespecíficas. La teoría se desarrolló en relaciones mutualistas con estudios pioneros que se desarrollaron en grupos como polinizadores, peces limpiadores y dispersores de semilla (Bascompte 2007; Vazquez *et al.* 2009; Dormann *et al.* 2009; Blüthgen 2010). Junto con lo anterior se pueden mencionar enfoques, desde aspectos alimentarios (Petchey *et al.* 2008; Eklöf *et al.* 2013), organismos mutualistas (Bascompte & Jordano 2007; Schleuning *et al.* 2012; Fort *et al.* 2016), relaciones de anfitrión y parásitos (Morris *et al.* 2014). A través de las interacciones se ha comprobado la coexistencia de las especies (Bastolla *et al.* 2009), que para este caso es un precedente para tener en cuenta al momento de analizar los resultados y comparar las interacciones de la especie nativa con las interacciones de la especie invasora.

En los anteriores estudios se estudiaron relaciones mutualistas, para los estudios base de interacciones antagonistas se tuvieron modelos host-parasitoides (Bellay *et al.* 2018). Donde se obtuvieron resultados importantes para este trabajo, ya que se comprobó que las especies sufren las influencias del cambio ambiental, al igual que los parásitos, las especies también pueden extinguirse a



partir de nuevos patrones de interacción debido a la llegada de especies invasoras al medio ambiente (Bellay *et al.* 2018).

Existen trabajos con enfoques de antagonistas y su relación con los diferentes tipos de organismos (Solé y Montoya 2001; Dunne *et al.* 2002; Montoya *et al.* 2006). Estos se centran en evaluar distintos niveles tróficos como interacciones entre depredadores y presas o depredadores vs depredadores desde el punto de vista competitivo. Así mismo, se han realizado trabajos donde se ha identificado los efectos de invasiones biológicas (Henneman & Memmott 2001), que para este caso es una línea base para comprender la influencia de especies introducidas sobre la dinámica de las interacciones en especies nativas, junto con esto también existen escasos trabajos sobre la influencia de la degradación del hábitat sobre las interacciones (Tylianakis *et al.* 2007).

Respecto a los enfoques antagonistas, se ha estudiado la herbivoría, el parasitismo y la depredación (Lewinsohn *et al.* 2006; Bascompte 2007). Se han usado matrices bipartitas y a partir de estas se evalúa la estructura de las interacciones y se han buscado patrones a partir de modelos nulos. Como resultado se han generado resultados útiles para comprender procesos ecológicos de estabilidad del sistema (Bascompte 2007; Vazquez *et al.* 2009; Dormann *et al.* 2009; Blüthgen 2010).

Los estudios con este enfoque han permitido dilucidar patrones generales de las interacciones como el anidamiento (Atmar & Patterson 1993; Guimaraes & Guimaraes 2006), que sirvió para describir la organización y correspondencia de las interacciones. Por otro lado, la modularidad (Guimera & Amaral 2005; Guimera & Amaral 2005; Olsen *et al.* 2007), que sirvió para describir el tipo de interacciones entre las especies y los grados de especialización. Así mismo, la asimetría de la interacción (Bascompte *et al.* 2006), donde se describieron las dinámicas de dependencia de las especies entre sus cooperadores y la especificidad de la interacción, que a su vez representan también un grado de especialización de las interacciones (Blüthgen *et al.* 2006).



En el grupo de los reptiles se han enfocado este tipo de estudios de forma limitada, no obstante, hay que destacar la evaluación de las interacciones de especies de serpientes antagonistas en México por Ramírez-Ortiz *et al.* (2020), quienes comprobaron que las interacciones de las especies exóticas podrían generar un impacto severo en la comunidad de vertebrados nativos dentro del país. Esto genera una línea a seguir para Colombia y la problemática de las especies invasoras, comprendiendo como primera medida cómo se dan sus interacciones.

Adicionalmente para los reptiles, aparte de los limitados estudios de interacciones, también se han realizado gran cantidad de trabajos referentes a uso de hábitats, microhábitats, tolerancias térmicas, entre otros. También, caracterizaciones de nichos tróficos, estas especies consumen presas que tienen múltiple información para la identificación taxonómica (Pianka 1970; Pianka 1989; Huey *et al.* 2001; Vitt *et al.* 2003). Lo anterior suma conocimiento a la comprensión de la forma en la que se adaptan a los ecosistemas y hacen uso de los recursos, no obstante, es necesario ampliar información que permita saber exactamente más niveles de especificidad.

A partir de los anteriores estudios se pudieron identificar las interacciones de los diferentes taxones con el ambiente en el que se encuentran (Klawinski *et al.* 1994; Aowphol *et al.* 2006; Bonfiglio *et al.* 2006). Los reptiles como modelos biológicos han sido útiles para comprobar varias hipótesis como la baja movilidad que presentan entre ambientes (Hovenmeyer & Pough 2001), las adaptaciones de la fisiología térmica o que limitación en la ocupación de diferentes ambientes (Zug *et al.* 2001), así como la respuesta diferencial a cambios en su hábitat (Jellinek *et al.* 2004), los patrones de diversidad e influencia del paisaje (Vargas & Bolaños 1999; Urbina-Cardona & Londoño-Murcia 2003; Carvajal-Cogollo *et al.* 2007; Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona 2008; Moreno-Arias *et al.* 2010; Medina-Rangel 2011).



OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar las interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota: Squamata) en áreas urbanas y periurbanas de un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la diversidad y la organización de las interacciones antagonistas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota: Squamata) en ambientes urbanos y periurbanos en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.

Determinar la cohesión de las interacciones antagonistas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota: Squamata) en ambientes urbanos y periurbanos en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.

Determinar la relación de las interacciones antagonistas tróficas entre *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota: Squamata) y entre áreas urbanas y periurbanas en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia.

HIPÓTESIS Y PREDICCIÓN

Los atributos que estructuran las interacciones antagonistas tales como la diversidad, la organización y la cohesión serán modificadas negativamente por múltiples factores, entre los cuales están la invasión biológica evaluada por la presencia de un lagarto invasor y la urbanización creciente. Por tal razón esperamos que al comparar las interacciones antagonistas tróficas de los dos lagartos encontremos atributos desminuidos en las interacciones de la especie nativa eclipsados por la presencia del invasor, como se ha comprobado en la teoría de invasiones biológicas y su afectación a la fauna nativa. Por otro



lado esperamos que al comparar las interacciones antagonistas tróficas de los dos lagartos entre los dos tipos de áreas (urbanas vs periurbanas) encontremos atributos desminuidos en las interacciones de los lagartos en áreas urbanas, como se ha comprobado en estudios de afectación de las facetas de la biodiversidad en hábitats con grados de transformación.

PRODUCTOS

Los productos obtenidos durante la maestría fueron los siguientes:

Se realizaron las ponencias de dos trabajos en el IX Congreso Brasileiro de Herpetología. En la Universidad Estadual de Campinas, Sao Pablo-Brasil. En Julio de 2019.

Se participó como organizador de evento en el II Encuentro Internacional de Investigación Universitaria. En septiembre de 2019.

Se realizó la ponencia del trabajo titulado Evaluación de la diversidad taxonómica y funcional de aves y su relación con la estructura vertical y horizontal de los hábitats en Cabo Manglares-Colombia, en el marco del Quinto Encuentro Internacional de Investigación Universitaria.

Se publicaron cuatro capítulos de libro En J.E. Carvajal-Cogollo., M.I. Bautista., D. Arrieta-Lora. & F. Tafur. (eds). Ecología y conservación de especies focales en sectores del Piedemonte Llanero en el tramo de la doble calzada Chirajara - Fundadores: Enfoque social y biológico. Editorial UPTC. Tunja-Boyacá. ISBN 978-958-660-473-4.

-Paternina Hernández, Azarys, Higuera-Rojas, D. F. & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). Uso de hábitats y microhábitats de *Pristimantis savagei* (Anura: Craugastoridae) en localidades andinas y de Piedemonte, Villavicencio-Meta." Ecología y conservación de especies focales en sectores del Piedemonte Llanero en el tramo de la doble calzada Chirajara - Fundadores: Enfoque social



y biológico. En: Colombia ISBN: 978-958-660-473-4 ed: Impresiones Y Publicaciones Uptc , v. , p.73 - 91 ,2021

-Higuera-Rojas, D. F. & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). La rana esmeralda, *Rulyrana flavopunctata*: Un tesoro con potencial para la conservación de sectores del Piedemonte, Villavicencio-Meta." Ecología y conservación de especies focales en sectores del Piedemonte Llanero en el tramo de la doble calzada Chirajara - Fundadores: Enfoque social y biológico. En: Colombia ISBN: 978-958-660-473-4 ed: Impresiones Y Publicaciones Uptc , v. , p.93 - 108 ,2021

-Muñoz-Castro Johana A., Higuera-Rojas, D. F., Hernández-Avendano Paola, Morales-González Oscar E., García-Monroy Juan S., Pineda-Cendales Simón, Correa-Bernal Zulma G., & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). Conservación de la biodiversidad con enfoque social: Estudio de caso con operarios del tramo tres de la doble calzada Bogotá-Villavicencio" Ecología y conservación de especies focales en sectores del Piedemonte Llanero en el tramo de la doble calzada Chirajara-Fundadores. En: Colombia ISBN: 978-958-660-473-4 ed: Impresiones Y Publicaciones Uptc , v. , p.170 - 186 ,2021

-Paternina Hernández, Azarys, Higuera-Rojas, D. F. & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). Aspectos poblacionales, ecológicos y amenazas de *Hyalinobatrachium munozorum* en un sector del Piedemonte Llanero: Una caracterización preliminar." Ecología y conservación de especies focales en sectores del Piedemonte Llanero en el tramo de la doble calzada Chirajara -Fundadores: Enfoque social y biológico. En: Colombia ISBN: 978-958-660-473-4 ed: Impresiones Y Publicaciones Uptc , v. , p.47 - 70 ,2021

Se publicaron dos artículos en revistas indexadas:

-Higuera-Rojas, D. F., & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). Diet of *Dendropsophus molitor* (Anura: Hylidae) in a High-Andean agricultural ecosystem, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 26(1), 119-137.



-Higuera-Rojas, D. F., Eguis-Avenidaño, J. A., Peñuela-Díaz, G. M., & Carvajal-Cogollo, J. E. (2021). Reptiles y aves del Distrito de Manejo Integrado Cabo Manglares Bajo Mira-Frontera, Pacífico colombiano. *Biota Colombiana*, 22(2).

A partir de la tesis se generaron dos artículos de investigación en coautoría con el profesor Juan E. Carvajal-Cogollo. El primero se titula “Evaluación cuantitativa de la dieta de lagartos en ambientes urbanos y periurbanos de los Andes Tropicales: un gecko nativo y otro invasor en franca lid. El cual está en preparación para envío a la revista *Amphibian & Reptile Conservation* ARC.

El segundo se titula “Interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* con sus presas ¿Existen variaciones entre ambientes urbanos y periurbanos? El cual también se encuentra en preparación para sometimiento a la revista *Southamerican Journal of Herpetology*.

IMPACTO

Este trabajo contiene un alto impacto a nivel científico y biológico ya que comprobamos cómo operan las interacciones biológicas de una especie nativa de lagarto y cómo estas se relacionan con las interacciones de una especie invasora. Este enfoque no se había realizado en este grupo, lo cual representa un escalón para comprender los procesos en que las especies invasoras operan y cómo pueden alterar las redes de interacción en el ecosistema en el que llegan. Así mismo junto con el enfoque anterior tuvimos en cuenta ambientes contrastantes entre lo urbano y lo periurbano, lo cual ofreció una referencia de las alteraciones en las interacciones con base en la modificación de los hábitats naturales.



LITERATURA CITADA

Allen W., Street S. & Capellini I. (2017). Fast life history traits promote invasion success in amphibians and reptiles. *Ecol Lett* 20:222–230.

Allesina S. & Tang S. (2015). The stability-complexity relationship at age 40: a random matrix perspective. *Popul Ecol* 57:63–75

Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., & Escobar, F. (2018). Tropical biodiversity: the importance of biotic interactions for its origin, maintenance, function, and conservation. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 1-13). Springer, Cham.

Antiqueira P., Petchey O. & Romero G. (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology letters*, 21(1), 72-82.

Aowphol A., Thirakhupt K., Nabhitabhata J. & Voris H. (2006). Foraging ecology of the Tokay gecko, Gekko gecko in a residential area in Thailand. *Amphibia-Reptilia*, 27(4), 491-503.

Armenteras D., Cabrera E., Rodríguez N. & Retana, J. (2013). National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(6), 1181-1193.

Atmar W. & Patterson B. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96(3), 373-382.

Attademo, A. M., Peltzer, P. M., & Lajmanovich, R. C. (2007). Feeding habits of *Physalaemus biligonigerus* (Anura, Leptodactylidae) from soybean field of Córdoba province, Argentina. *Russian Journal of Herpetology*, 14(1), 1-6.

Barrett K, Guyer C. (2008). Differential responses of amphibians and reptiles in riparian and stream habitats to land use disturbances in western Georgia, USA. *Biological Conservation* 141:2290–300.

Bartomeus I. (2013) Understanding linkage rules in plant-pollinator networks by using hierarchical models that incorporate pollinator detectability and plant traits. *PLoS One* 8:e69200

Bascompte J. & Jordano P (2014). *Mutualistic networks*. Princeton University Press, Princeton

Bascompte J. & Jordano P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.



Bascompte J. & Jordano P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.

Bascompte J. (2007). Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8(6), 485-490.

Bascompte J., Jordano P. & Melián C. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:9383–9387

Bascompte J., Jordano P. & Olesen J. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433.

Bastolla U., Fortuna M., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B. & Bascompte J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018.

Bellay S., Oda F. H., Campião K., Yamada F., Takemoto M. & de Oliveira E. F. (2018). Host-Parasite Networks: An Integrative Overview with Tropical Examples. In *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 127-140). Springer, Cham.

Block W, Morrison M, Scoth M. (1998). Development and evaluation of habitat models for herpetofauna and small mammals. *Forest Sci*, (44): 430-7.

Blüthgen N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185-195.

Blüthgen N., Menzel F. & Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 9.

Bolger D. & Case J. (1992). Intra-and interspecific interference behaviour among sexual and asexual geckos. *Animal Behaviour*, 44(1), 21-30.

Bonfiglio F., Balestrin R. L., Cappellari L. H. (2006): Diet of *Hemidactylus mabouia* (Sauria, Gekkonidae) in urban area of Southeastern Brazil. *Biociências* 14: 107-111

Brown P., & Pérez-Mellado V. (1994). Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology*, 427-434.

Brown T., Mayron F., Clayson M. 2017. *Hemidactylus frenatus* (Asian House Gecko). Diet. *Herpetological Review* 48:645–646.



Brzoska J., & Schneider H. (1978). Modification of prey-catching behavior by learning in the common toad (*Bufo b. bufo* [L], Anura, Amphibia): Changes in responses to visual objects and effects of auditory stimuli. *Behavioural Processes*, 3(2), 125-136.

Burghardt M. & Layne G. (1995). Effects of ontogenetic processes and rearing conditions. In *Health and welfare of captive reptiles* (pp. 165-185). Springer, Dordrecht.

Burghardt M., & Hess E. H. (1966). Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, 151(3706), 108-109.

Burkle A. & Alarcón R. (2011). The future of plant–pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American journal of botany*, 98(3), 528-538.

Cai H., Gan C., Wang T., Zhang Z. & Han S. (2019). Once-for-all: Train one network and specialize it for efficient deployment. *arXiv preprint arXiv:1908.09791*.

Caicedo-Portilla R. & Dulcey-Cala J. (2011). Distribución del gecko introducido *Hemidactylus frenatus* (Dumeril y Bribon 1836)(Squamata: Gekkonidae) en Colombia. *Biota colombiana*, 12(2).

Camerano L. (1880). Dell'equilibrio dei viventi merce la reciproca distruzione, *Accademia delle Scienze di Torino* 15: 393–414. by CM Jacobi & JE Cohen, 1994, into: On the equilibrium of living beings by means of reciprocal destruction). *Frontiers of Theoretical Biology* (Levin, SA, ed.), 360-380.

CaraDonna P., Petry K., Brennan R., Cunningham J., Bronstein J., Waser N. & Sanders N. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks. *Ecology letters*, 20(3), 385-394.

Carvajal-Cogollo J., & Urbina-Cardona N. (2008). Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*, 1(4), 397-416.

Carvajal-Cogollo J., Castaño-Mora O., Cárdenas-Arévalo G. & Urbina-Cardona N. (2007). Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 427-438.

Catford J., Jansson R. & Nilsson C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions*, 15(1), 22-40.



Clerici N., Armenteras D., Kareiva P., Botero R., Ramírez-Delgado J., Forero-Medina, G. & Biggs, D. (2020). Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific reports*, 10(1), 1-10.

Cole N. C., Jones, C. G., & Harris, S. (2005). The need for enemy-free space: the impact of an invasive gecko on island endemics. *Biological Conservation*, 125(4), 467-474.

Croy M. I., & Hughes R. N. (1991). The influence of hunger on feeding behaviour and on the acquisition of learned foraging skills by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Animal Behaviour*, 41(1), 161-170.

Dame E. A. & Petren K. (2006). Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific Island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behaviour*, 71(5), 1165-1173.

Das I. (2006) Snakes and Other Reptiles of Borneo. New Holland, London.

Dáttilo W. & Rico-Gray V. (2018). *Ecological networks in the tropics*. Cham, Switzerland: Springer.

Dawkins R., & Krebs J. R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 489-511.

Dehling D. M., Töpfer T., Schaefer H. M., Jordano P., Böhning-Gaese K. & Schleuning M. (2014). Functional relationships beyond species richness patterns: trait matching in plant–bird mutualisms across scales. *Global Ecology and Biogeography*, 23(10), 1085-1093.

Dehling, D. M. (2018). The Structure of Ecological Networks. In *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 29-42). Springer, Cham.

Del-Claro K., Lange D., Torezan-Silingardi H. M., Anjos D. V., Calixto E. S., Dáttilo W. & Rico-Gray V. (2018). The complex ant–plant relationship within tropical ecological networks. In *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 59-71). Springer, Cham.

Delmas E., Besson M., Brice M. H., Burkle L. A., Dalla Riva G. V., Fortin M. J. & Poisot T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.

Desfilis E. & Font E. (2002). Efectos de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles. *Revista Española de Herpetología special*, 79, 94.



Díaz-Pérez J.A., Sampedro-Marín A.C., Ramírez-Pinilla M.P. 2017. Actividad reproductiva y dieta de *Hemidactylus frenatus* (Sauria: Gekkonidae) en el norte de Colombia. *Papéis Avulsos de Zoología* 57:459–472.

Dormann C. F., Fründ J., Blüthgen N., & Gruber B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1).

Dunne J. A. (2006). Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs (No. 574.4 ECO).

Dunne J. A., Williams R. J. & Martinez N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*, 5(4), 558-567.

Eklöf A., Jacob U., Kopp J., Bosch J., Castro-Urgal R., Chacoff N. P. & Lomáscolo S. B. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology letters*, 16(5), 577-583.

Elton CS. (1927). *Ecología animal*. McMillan Co., Nueva York.

Escribano-Avila G., Lara-Romero C., Heleno R. & Traveset A. (2018). Tropical seed dispersal networks: emerging patterns, biases, and keystone species traits. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 93-110). *Springer*, Cham.

Esqueda L. F. (2004). A new species of *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) coming from Cis-Andean foothills of Venezuela/Una nueva especie de gonatodes (Squamata: Gekkonidae) proveniente del piedemonte Cisandino de Venezuela. *Herpetotropicos: Tropical Amphibians & Reptiles*, 1(1-4), 32-40.

Falcão J. C., Dáttilo W., & Rico-Gray V. (2016). Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant–plant interaction networks. *Ecological complexity*, 25, 44-52.

Farr W. L. (2011). Distribution of *Hemidactylus frenatus* in Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 265-273.

Fonseca C. R., & Ganade G. (1996). Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology*, 339-347.

Fontaine A., Diouf I., Bakkali N., Missé D., Pagès F., Fusai T. & Almeras L. (2011). Implication of haematophagous arthropod salivary proteins in host-vector interactions. *Parasites & vectors*, 4(1), 187.



Fontaine C, Guimarães PR Jr, Kéfi S et al (2011) The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecol Lett* 14:1170–1181

Fort H., Vázquez D. P. & Lan B. L. (2016). Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecology letters*, 19(1), 4-11.

Freeman L. C. (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry*, 35-41.

French S. S., Webb A. C., Hudson S. B., & Virgin E. E. (2018). Town and country reptiles: a review of reptilian responses to urbanization. *Integrative and comparative biology*, 58(5), 948-966.

Gilbert O. (2012). The ecology of urban habitats. Springer Science & Business Media.

Giri V. B. & Bauer A. M. (2008). A new ground-dwelling Hemidactylus (Squamata: Gekkonidae) from Maharashtra, with a key to the Hemidactylus of India. *Zootaxa*, 1700(1), 21-34.

González-Olivares, E., & Gallegos-Zuniga, J. (2020). Estabilidad en un modelo de depredación del tipo Leslie-Gower modificado considerando competencia entre los depredadores. *Selecciones Matemáticas*, 7(01), 10-24.

Grass I., Jauker B., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. & Jauker, F. (2018). Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and host–parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2(9), 1408-1417.

Guimaraes Jr, P. R. & Guimaraes, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21(10), 1512-1513.

Guimaraes Jr, P. R., Sazima, C., Reis, S. F. D., & Sazima, I. (2007). The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees?. *Biology Letters*, 3(1), 51-54.

Guimerà R, Amaral LAN (2005) Cartography of complex networks: modules and universal roles.

Guimera R. & Amaral, L. A. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *nature*, 433(7028), 895.

Harary. F- 1961. Who eats whom?. *Gen. Syst.*, 6 (1961), pp. 41-44



Henneman M. L., & Memmott, J. (2001). Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. *Science*, 293(5533), 1314-1316.

Hovenmeyer D. & Pough, W. (2001). More Efficient Network Class Loading through Building. In Proceedings of the 2001 Symposium on Java TM Virtual Machine Research Technology Symposium (Vol. 1, p. 13).

Huey R. B., & Pianka E. R. (1983). 13 Temporal Separation of Activity and Interspecific Dietary Overlap.

Huey R. B., Pianka E. R., & Vitt L. J. (2001). How often do lizards “run on empty”? *Ecology*, 82(1), 1-7.

Ings T. C., Montoya J. M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C. F., & Lauridsen R. B. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253-269.

Jacquet C., Moritz C., Morissette L., Legagneux P., Massol F., Archambault P., & Gravel D. (2016). No complexity–stability relationship in empirical ecosystems. *Nature communications*, 7, 12573.

Jellinek S., Driscoll D. A. & Kirkpatrick J. B. (2004). Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral ecology*, 29(3), 294-304.

Jonas J. L. & Joern A. (2008). Host-plant quality alters grass/forb consumption by a mixed-feeding insect herbivore, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology*, 33(4), 546-554.

Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecol Lett* 6:69–81

Jordano P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677

Jordano P. (2016). Chasing ecological interactions. *PLoS biology*, 14(9), e1002559.

Jordano P., & Bascompte, J. (2003). Coevolution and the architecture of mutualistic networks. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(2), 338-354.



Kaiser H. (1997). Origins and introductions of the Caribbean frog, *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae): management and conservation concerns. *Biodiversity & Conservation*, 6(10), 1391-1407.

Karr J. R. & Freemark E. (1983). Habitat selection and environmental gradients: Dynamics in the “stable” tropics. *Ecology* 64: 1481–1494.

Kemp J. E. Evans, D. M., Augustyn W. J. & Ellis A. G. (2017). Invariant antagonistic network structure despite high spatial and temporal turnover of interactions. *Ecography*, 40(11), 1315-1324.

Kissling W. D. & Schleuning M. (2015). Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: retrospective and future directions. *Ecography*, 38(4), 346-357.

Kissling W. D., Dormann C. F., Groeneveld J., Hickler T., Kühn I., McInerney G. J. & Singer A. (2012). Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography*, 39(12), 2163-2178.

Klawinski P. D., Vaughan R. K., Saenz D. & Godwin, W. (1994). Comparison of dietary overlap between allopatric and sympatric geckos. *Journal of Herpetology*, 225-230

Lewinsohn T. M., Inácio Prado P., Jordano P., Bascompte J. & M. Olesen J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.

Losos J. B. (2011). Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles (Vol. 10). Univ of California Press.

Lotka AJ (1925) Elements of physical biology. Williams & Wilkins, Baltimore

MacArthur R. H. & Pianka E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603-609.

Macip Ríos R. & Macip R. F. (2013). Pago por servicios ambientales (ecosistémicos) en México. Una alternativa para la conservación de la biodiversidad y el desarrollo. *Biocyt biología, ciencia y tecnología*, 6, 375-387.

Maneyro R., Naya D. E., Rosa I. D., Canavero A. & Camargo A. (2004). Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia. Série Zoologia*, 94, 57-61.



Maragno F. P. & Souza F. L. (2011). Diet of *Rhinella scitula* (Anura, Bufonidae) in the Cerrado, Brazil: the importance of seasons and body size. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(3), 879-886.

McDonnell M. J. & Pickett S. (1993) Humans as Components of Ecosystems: Subtle Human Effects and the Ecology of Populated Areas. *Springer-Verlag*, New York

McKinney M. L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 127, 247–60.

Medina-Rangel G. F. (2011). Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatos, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 935-968.

Meshaka Jr, W. E. (2011). A runaway train in the making: The exotic amphibians, reptiles, turtles, and crocodylians of Florida. *Herpetological Conservation and Biology*, 6(Monograph 1).

Montoya J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259-264.

Mooney, H. A., & Hobbs, R. J. (2000). Global change and invasive species: where do we go from here. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, DC, 425-434.

Moreno-Arias R., Rangel-Ch O., Quintero-Corzo S. & Cárdenas-Arévalo G. (2010). Abundancia de lagartijas en la alta montaña de la Sabana de Bogotá y su relación con los cambios de origen antrópico. *Colombia Diversidad biótica: Cambio global (natural) y climático (antrópico) en el Páramo colombiano*. Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, 10, 543-553.

Moreno-Rueda G, Pizarro M. (2007). The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecol* 32:50–8.

Morris R. J., G ripenberg S., Lewis O. T. & Roslin T. (2014). Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology letters*, 17(3), 340-349.

Morrison B. M. & Dirzo, R. (2020). Distinct responses of antagonistic and mutualistic networks to agricultural intensification. *Ecology*, 101(10), e03116.



Muller B. J., Andrews R. M., Schwarzkopf L. & Pike, D. A. (2020). Social context alters retreat-and nest-site selection in a globally invasive gecko, *Hemidactylus frenatus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 129(2), 388-397.

Nagy K. A., Guerra-Correa C., & Shoemaker V. H. (2021). Dining intertidally: diet, energetics, and osmotic relations of two shoreline-foraging tropidurid lizard species. *South American Journal of Herpetology*, 20(1), 8-16.

Nuismer S. L., Jordano P. & Bascompte J. (2013). Coevolution and the architecture of mutualistic networks. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(2), 338-354.

Olsen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L. & Jordano P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896.

Parker M. L. & Goldstein M. I. (2004). Diet of the Rio Grande leopard frog (*Rana berlandieri*) in Texas. *Journal of Herpetology*, 38(1), 127-130.

Patten B. C. (1978). Systems approach to the concept of environment.

Patterson B. D & Atmar A. (1987). The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology*, 1(4), 323-334.

Peltzer, P. M., Attademo, A. M., Lajmanovich, R. C., Junges, C. M., Beltzer, A. H., & Sanchez, L. C. (2010). Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. *The Herpetological Journal*, 20(4), 261-269.

Peñuela J., Velásquez J., Ojeda G., González L. A. & Ferrer H. (2012). Hábitos alimentarios del lagarto *Gonatodes vittatus* (Lichtenstein, 1856)(Sauria: Gekkonidae) en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 29(1-2), 61-67.

Petchey O. L., Beckerman A. P., Riede J. O. & Warren P. H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4191-4196.

Pianka E. R. (1970). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51(4), 703-720.

Pianka E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.



Pianka E. R. (1989). Desert lizard diversity: additional comments and some data. *The American Naturalist*, 134(3), 344-364.

Pianka E. R., & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* (Vol. 5). Univ of California Press.

Pickett S. T. A., Cadenasso M. L. & Grove J. M. (2001) Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 127–57.

Pires M. M. & Guimaraes Jr, P. R. (2013). Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *Journal of The Royal Society Interface*, 10(78), 20120649

Potapov A. M., Brose U., Scheu S. & Tiunov A. V. (2019). Trophic position of consumers and size structure of food webs across aquatic and terrestrial ecosystems. *American Naturalist*, 194, 823–839.

Poulin R. (2010). Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. *In Advances in the Study of Behavior* (Vol. 41, pp. 151-186). Academic Press.

Primack R. B. (2002). *Essentials of Conservation Biology*. Third edition. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 698 p

Ramírez-Ortiz H., Dáttilo W., Yañez-Arenas C. & Lira-Noriega A. (2020). Potential distribution and predator-prey interactions with terrestrial vertebrates of four pet commercialized exotic snakes in Mexico. *Acta Oecologica*, 103, 103526.

Rasher D. B., Hoey A. S. & Hay M. E. (2013). Consumer diversity interacts with prey defenses to drive ecosystem function. *Ecology*, 94(6), 1347-1358.

Rebouças, R., & Solé, M. (2015). Diet of *Adenomera thomei* (Almeida and Angulo, 2006) (Anura: Leptodactylidae) from a rubber tree plantation in southern Bahia, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 50(2), 73-79.

Roca V. (1999). Relación entre las faunas endoparásitas de reptiles y su tipo de alimentación. *Revista Española de Herpetología*, 13, 101-121.

Rodda G. H. & Tyrrell C. L. (2008). Introduced species that invade and species that thrive in town: are these two groups cut from the same cloth. *Urban herpetology*, 3, 327-341.



Rothfels K. H. & Freeman D. M. (1977). The salivary gland chromosomes of seven species of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) in the mixtum (III L-1) group. *Canadian Journal of Zoology*, 55(3), 482-507.

Sánchez-Bayo F. & Wyckhuys K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27.

Santamaría S., Enoksen C. A., Olesen J. M., Tavecchia G., Rotger A., Igual J. M. & Traveset A. (2020). Diet composition of the lizard *Podarcis lilfordi* (Lacertidae) on 2 small islands: an individual-resource network approach. *Current Zoology*, 66(1), 39-49.

Sazatornil F. D., Moré M., Benitez-Vieyra S., Cocucci A. A., Kitching I. J., Schlumpberger B. O. & Amorim F. W. (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *Journal of Animal Ecology*, 85(6), 1586-1594.

Schleuning M., Fründ J. & García, D. (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant–animal interactions. *Ecography*, 38(4), 380-392.

Schleuning M., Fründ J., Klein A. M., Abrahamczyk S., Alarcón R., Albrecht M. & Dalsgaard B. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current biology*, 22(20), 1925-1931.

Seibold M.W. Cadotte J.S. Maclvor S. Thorn J. Müller. The necessity of multitrophic approaches in community ecology Trends. *Ecol Evol*, 33 (2018), pp. 754-764

Sierra C. A., Mahecha M., Poveda G., Álvarez-Dávila E., Gutierrez-Velez V. H., Reu B. & Buendia C. (2017). Monitoring ecological change during rapid socio-economic and political transitions: Colombian ecosystems in the post-conflict era. *Environmental Science & Policy*, 76, 40-49.

Simanonok M. P. & Burkle, L. A. (2014). Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: spatial, temporal, and environmental patterns. *Ecosphere*, 5(11), 1-17.

Sinclair, A. R., Mduma, S., & Brashares, J. S. (2003). Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*, 425(6955), 288-290.

Sobral M., Silvius K. M., Overman H., Oliveira L. F., Raab T. K. & Fragoso J. M. (2017). Mammal diversity influences the carbon cycle through trophic interactions in the Amazon. *Nature ecology & evolution*, 1(11), 1670-1676.



Sol D., O. Lapedra & González-Lagos C. (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. *Animal Behaviour* 85: 1101-1112

Solé M., Beckmann O., Pelz B., Kwet A. & Engels W. (2005). Stomach-flushing for diet analysis in anurans: an improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 23-28.

Solé M., Beckmann O., Pelz B., Kwet A. & Engels W. (2005). Stomach-flushing for diet analysis in anurans: an improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 23-28.

Sole R. V. & Montoya M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039-2045.

Somaweera R., Yeoh, P. B., Jucker T., Clarke R. H. & Webber B. L. (2020). Historical context, current status and management priorities for introduced Asian house geckos at Ashmore Reef, north-western Australia. *BioInvasions Records*, 9.

Stephens Dw & Jr Krebs (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Suboski M.D. (1992): Releaser-induced recognition learning by amphibians and reptiles. *Animal Learning & Behavior*, 20, 63-82.

Sugihara G., Garcia S., Platt T., Gulland J. A., Rachor E., Lawton J. H. & Zeitzschel B. (1984). Ecosystems dynamics. In *Exploitation of marine communities* (pp. 131-153). Springer, Berlin, Heidelberg.

Thébault E (2013) Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *J Biogeogr* 40:759–768

Thompson R. (2012). Environmental magnetism. Springer Science & Business Media.

Tinkle D. W., McGregor D. & Dana S. (1962). Home range ecology of *Uta stansburiana stejnegeri*. *Ecology*, 43(2), 223-229.

Traveset A. & Santamaría L. (2004). Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular*, 251, 276.



Traveset A., Richardson D.M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 45, pp. 89-113

Tylianakis J. M. & Morris R. J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25-48.

Tylianakis J. M., Didham R. K., Bascompte J. & Wardle D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 11(12), 1351-1363.

Tylianakis J. M., Tscharntke T. & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202-205.

Uetz Peter & Hošek Jirí (2022). Species of genus *Hemidactylus* in Colombia. The reptile database <http://www.reptile-database.org>). Copyright © 1995-2019 by Peter Uetz.

Ulanowicz R. E. (1980). An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of theoretical Biology*, 85(2), 223-245.

Urbina-Cardona J. N. & Castro F. (2010). Distribución actual y futura de anfibios y reptiles con potencial invasor en Colombia: una aproximación usando modelos de nicho ecológico. *Biodiversidad y Cambio Climático*. Bogotá, Colombia: Pontificia Universidad Javeriana, 65-72.

Urbina-Cardona J. N. & Londoño-Murcia M. C. (2003). Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27(102), 105-113.

Vargas S. F., & Bolaños-L M. E. (1999). Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa en la región del Anchicayá, Pacífico colombiano. *Rev Acad Colomb Cienc*, 23, 500-11.

Vázquez D. P., Blüthgen N., Cagnolo L., & Chacoff N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.

Vázquez D.P., Chacoff N.P., Cagnolo L. (2009) Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology* 90:2039–2046.

Vellend M (2016) *The theory of ecological communities*. Princeton University Press, Princeton



Vitt L. & Pianka E. R. (2007). Feeding ecology in the natural world. Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode. *Cambridge University Press*, Cambridge, 141-172.

Vitt L. J., Pianka E. R., Cooper Jr, W. E. & Schwenk K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162(1), 44-60.

Vitt L., Caldwell J., Zani P. & Titus, T. A. (1997). The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(8), 3828-3832.

Vizentin-Bugoni J., Maruyama P. K., de Souza C. S., Ollerton J., Rech A. R., & Sazima M. (2018). Plant-pollinator networks in the tropics: a review. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 73-91). *Springer*, Cham.

Volterra V (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118:558–560.

Walther G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389.

Weitz J. S., Poisot T., Meyer J. R., Flores C. O., Valverde S., Sullivan M. B. & Hochberg M. E. (2013). Phage–bacteria infection networks. *Trends in microbiology*, 21(2), 82-91.

Williamson M. & Griffiths B. (1996). *Biological invasions*. Springer Science & Business Media.

Zug G., Vitt L. & Caldwell J. P. (2001). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Elsevier.



CAPITULO II.

Evaluación cuantitativa de la dieta de lagartos en ambientes urbanos y periurbanos de los Andes Tropicales: un gecko nativo y otro invasor en franquicia



Evaluación cuantitativa de la dieta de lagartos en áreas urbanas y periurbanas de los Andes Tropicales: un gecko nativo y otro invasor en franca lid

A quantitative assessment of the diet of lizards in urban and peri-urban areas of the Tropical Andes: a native gecko and another invader in open battle

Diego F. Higuera-Rojas¹, Juan E. Carvajal-Cogollo¹

¹. Grupo Biodiversidad y Conservación, Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade, Programa de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Avenida Central del Norte 39-115, Tunja, Colombia.

RESUMEN

La transformación antropogénica del paisaje es la principal causa de pérdida de diversidad de especies nativas, así mismo es de las principales precursoras de las invasiones biológicas. Las especies invasoras se caracterizan por dispersarse de manera eficiente por lo que esto afecta de manera directa las interacciones de las especies nativas. La depredación es una de las interacciones bióticas más estudiadas y permite evidenciar cómo se estructuran las fuerzas que promueven la competencia y el flujo de la energía entre especies nativas e invasoras. Un método para estudiar este tipo de interacciones es el estudio de la dieta, esto permite comprender con qué especies de presas interactúan los depredadores y a partir de esto se puede identificar la forma en que se estructuran estos vínculos. Evaluamos cuantitativamente la dieta de dos lagartos en ambientes urbanos y periurbanos de los Andes Tropicales y determinamos las variaciones de los componentes dietarios de la especie nativa vs la invasora. Realizamos muestreos en un sector al occidente de los Andes Orientales de Colombia, donde escogimos una área urbana y otra periurbana y en cada uno de ellos establecimos tres unidades de muestreo para la búsqueda de lagartos y la recolección de artrópodos para tener una referencia de la disponibilidad del recurso. Obtuvimos registros de 325 presas, distribuidas en 58 categorías pertenecientes a 18 órdenes de artrópodos. Las presas para cada lagarto fueron de 161 individuos para *H. frenatus* y de 164 para *G. albogularis*.



Identificamos que los dos lagartos presentan altos valores en los atributos de las dietas. A partir de esto encontramos que *H. frenatus* y *G. albogularis* presentaron valores de riqueza y abundancia más altos en los ambientes periurbanos con relación a los urbanos. Encontramos un resultado importante y fue la depredación de *G. albogularis* por parte del invasor *H. frenatus* en cinco estómagos de hábitat urbanos. Los ambientes marcaron un patrón que contribuye a la diferenciación en las características de las dietas como la diversidad y amplitud de los dos lagartos lo cual contribuye en una competencia balanceada. Uno de los resultados importantes para encontrar estos patrones altos en las dietas fueron los altos valores de abundancia de presas en los ambientes. Encontramos que si bien las especies se alimentan de algunas categorías similares, las condiciones permiten que estas realicen una partición de recursos, un resultado importante ya que se esperaba que la especie invasora fuera agresiva en la competencia.

Palabras clave

Composición dietaria, amplitud de nicho, competencia interespecífica, solapamiento de nicho, interacciones biológicas, invasiones biológicas.

ABSTRACT

The composition of the diet of the species is a useful aspect to study, to understand the ecological processes and mechanisms in which the species participate. This aspect allows us to understand the interactions that species carry out and how the forces that promote competition and the flow of energy in ecosystems are structured. Our general objective was to quantitatively evaluate the diet of two lizards in urban and peri-urban environments of the Tropical Andes and to determine the variations of the dietary components of the native vs. the invasive species. We carried out sampling in a sector to the west of the Eastern Andes of Colombia, where we chose an urban and a peri-urban environment and in each of them we established three sampling units for the search for lizards and the collection of arthropods to have a reference of the availability of the resource. We obtained records of 325 prey, distributed in 58 categories belonging to 18



orders of arthropods. The prey for each lizard was 161 individuals for *H. frenatus* and 164 for *G. albogularis*. We find that the species are partitioning resources, an important result since the invasive species was expected to be aggressive in competition. Likewise, we found that peri-urban environments positively shape diets, since they presented greater richness and abundance. A mechanism that is shaping competition is the high availability of resources in the environments, this is what allows the two species to coexist and consume similar prey.

Key words

Dietary composition, niche width, interspecific competition, niche overlap, biological interactions, biological invasions.

INTRODUCCIÓN

El avance acelerado de las fronteras humanas trae una serie de factores tensionantes que afectan a la biodiversidad de forma directa, dentro de estos podemos mencionar a la transformación de los ecosistemas, la cual es un proceso donde se modifican los hábitats naturales principalmente por procesos de urbanización, que consisten en la construcción de edificaciones o zonas para el beneficio o producción del hombre (Gilbert 2012; McDonnell & Pickett 1993). Se ha documentado que este proceso es una de las principales causas de disminución de los ecosistemas naturales y la biodiversidad (Cai *et al.* 2019). Así mismo se ha comprobado que la transformación genera alta probabilidad de introducción de especies exóticas (Pickett *et al.* 2001; McKinney 2006). Las invasiones se dan cuando especies son transportadas a nuevos hábitats y estas se establecen de forma exitosa generando cambios y modificando las características naturales del sistema al que llegan, modificando atributos de especies nativas como el uso del hábitats o el uso del recurso en sus dietas, aumentando la competencia al punto de desplazarlas (Mooney & Hobbs, 2000). Los animales hacen uso de diversos tipos de recursos para satisfacer sus demandas energéticas y nutricionales necesarias para el funcionamiento ecológico, la reproducción y la supervivencia de las especies (Pianka 1973). El estudio de la dieta, desde las investigaciones pioneras de Elton (1927), han sido



útiles para comprender cómo se dan las interacciones de los animales con sus presas y han aportado a la comprensión de la estructuración de las cadenas tróficas. Estos estudios sentaron las bases para debatir los tipos de competencia por el recurso dietario y generó bases sólidas para comprender cómo circula la energía en los ecosistemas (Elton 1927).

El estudio de la composición de la dieta de los organismos depredadores es fundamental para entender su efectos sobre la ecología, el comportamiento y las interacciones biológicas en el ecosistema (Johnson 1980). Así, a través de las evaluaciones cuantitativas de la dieta se tendrá una aproximación precisa de cuáles son las especies con las cuales un depredador interactúa (Nagy *et al.* 2021). Las especies pueden ser consideradas generalistas o especialistas, según lo que consumen y esto ha demostrado que los depredadores generalistas pueden estabilizar las dinámicas de los ecosistemas, mientras que los especialistas impulsan ciclos de presas, lo que genera control biológico e incluso extinción de cierto grupo de presas (Turchin 2003). No obstante, a nivel global existen vacíos de información y de cuerpos de teoría sobre los pequeños depredadores vertebrados como los lagartos (generalistas, especialistas, nativos o invasores) sobre los patrones, procesos y mecanismos que subyacen a las interacciones con sus presas (Manicom 2010).

Los lagartos son excelentes modelos biológicos para evaluar las características de las composiciones dietarias y por consiguiente de las interacciones interespecíficas, ya que son importantes piezas en la depredación de una amplia variedad de invertebrados (Nordberg *et al.* 2018). Este grupo de reptiles, habitan en la mayoría de las zonas de distribución en sitios con alta riqueza y abundancia de artrópodos, lo que genera un escenario óptimo para evaluar los patrones de establecimiento de vínculos con las presas y poder vislumbrar los procesos que promueven la competencia entre las especies (Manicom & Schwarzkopf 2011). Un aspecto importante de resaltar es que ante el poco volumen de trabajos realizados sobre las dietas de lagartos, es común que los investigadores realicen descripciones preliminares o completas de la dieta de una especie determinada



(Parker & Pianka 1976; Vitt & Ohmart 1977). Sin embargo, las poblaciones de una especie de lagarto a menudo coexisten con de las de otras especies del grupo, por lo que resulta importante estudiar dos o más especies que compartan distribución, para comprender cómo se dan los procesos de partición o superposición de nichos a través de las dimensiones de la dieta (Pianka 1973; Pelegrin *et al.* 2021). Este hecho es importante cuando se tratan de dilucidar los efectos de especies exóticas e invasoras sobre poblaciones de lagartos nativos.

Un caso ampliamente documentado de invasiones biológicas es el que se ha dado en toda la región neotropical por lagartos del género *Hemidactylus*. Estas especies expanden su distribución por medio de la colonización de un nuevo territorio ajeno a su distribución natural, donde se establecen y reproducen con éxito, incluso sobre las especies nativas, de modo que modifican las condiciones naturales de los ecosistemas que alcanzan (Cattau *et al.* 2010). Las especies de *Hemidactylus* (e.g. *H. frenatus*), ocupan una amplia gama de hábitats antropogénicos desde habitaciones humanas de todo tipo en áreas urbanas, hasta las periferias de grandes y pequeños ambientes urbanos (Hoskin 2011). En estos hábitats urbanizados y periurbanos, los *Hemidactylus* interactúan y desplazan a especies del mismo género e incluso existen pocos registros de desplazamiento de especies nativas del neotrópico como *Sphaerodactylus* (Higuera-Rojas *et al.* 2021) y *Gonatodes* (Charles & Smith 2009). Algunas de estas especies, pueden mantenerse en simpatria, como es el caso de *Gonatodes albogularis* con invasores del género *Hemidactylus* (Carvajal-Cogollo *et al.* 2007). Los procesos de urbanización generan sitios transformados que conservan algunas características naturales como cercas vivas, vegetación herbácea y árboles entre otros (Cai *et al.* 2019). Estos cambios en las condiciones naturales de los ambientes traen consigo un cambio en la riqueza y abundancia de presas disponibles para las especies (Hodgkison & Hero 2003), por lo que es importante evaluar si la diferenciación o heterogeneidad de los hábitats representa un filtro en la composición de las dietas de los lagartos. El uso de recursos en entornos transformados puede ser un desafío que depende de la disponibilidad de alimento y la competencia interespecífica e intraespecífica



que suele ser alta (Pafilis *et al.* 2009), dichas presiones pueden modificar las dietas e incluso producir consumo de recursos que generalmente no explotados (Van Damme 1999; Bolnick, 2001).

Nuestro objetivo fue evaluar cuantitativamente la composición de la dieta de un lagarto nativo *Gonatodes albogularis* y un invasor *Hemidactylus frenatus*, en áreas urbanas y periurbanas de los Andes Orientales de Colombia. Nosotros calculamos la diversidad de las presas, la amplitud del nicho trófico y la importancia relativa de las presas. Nos planteamos como interrogantes ¿Cuál es la composición de presas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* en ambientes urbanos y periurbanos? ¿Se presenta variación entre la diversidad de presas del lagarto nativo y el lagarto invasor? ¿Se presentan variaciones entre la amplitud del nicho y la importancia relativa de las presas de cada lagarto? Partimos de la premisa que, al comparar los atributos de las dietas de los dos lagartos en los ambientes evaluados, la especie invasora presentará una composición y diversidad de presas más amplia, con relación a la especie nativa; dadas por las amplias características generalistas de la especie invasora, este patrón se reflejará en los valores de sobreposición y amplitud del nicho y un valor de importancia relativa diferencial para cada lagarto. Finalmente nosotros discutimos sobre las implicaciones que tiene la caracterización de la dieta sobre la interacción con sus presas e interespecíficas entre ellas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio fue el corregimiento de Puerto Pinzón en la región de vida Tropical a 178 m de elevación, en el flanco occidental de la cordillera Oriental de Colombia, en jurisdicción del departamento de Boyacá, en cercanías al sistema natural de la Serranía de Las Quinchas (6,067833N; -74,270301W, 178 m. Figura 1). Escogimos este sitio porque presenta poblaciones en simpatría de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus*, que coocurren en áreas perirurbanas y urbanas, además de las condiciones ambientales óptimas para el



establecimiento del diseño de la investigación, como microhábitats potenciales para los lagartos y temperaturas altas para la termorregulación.

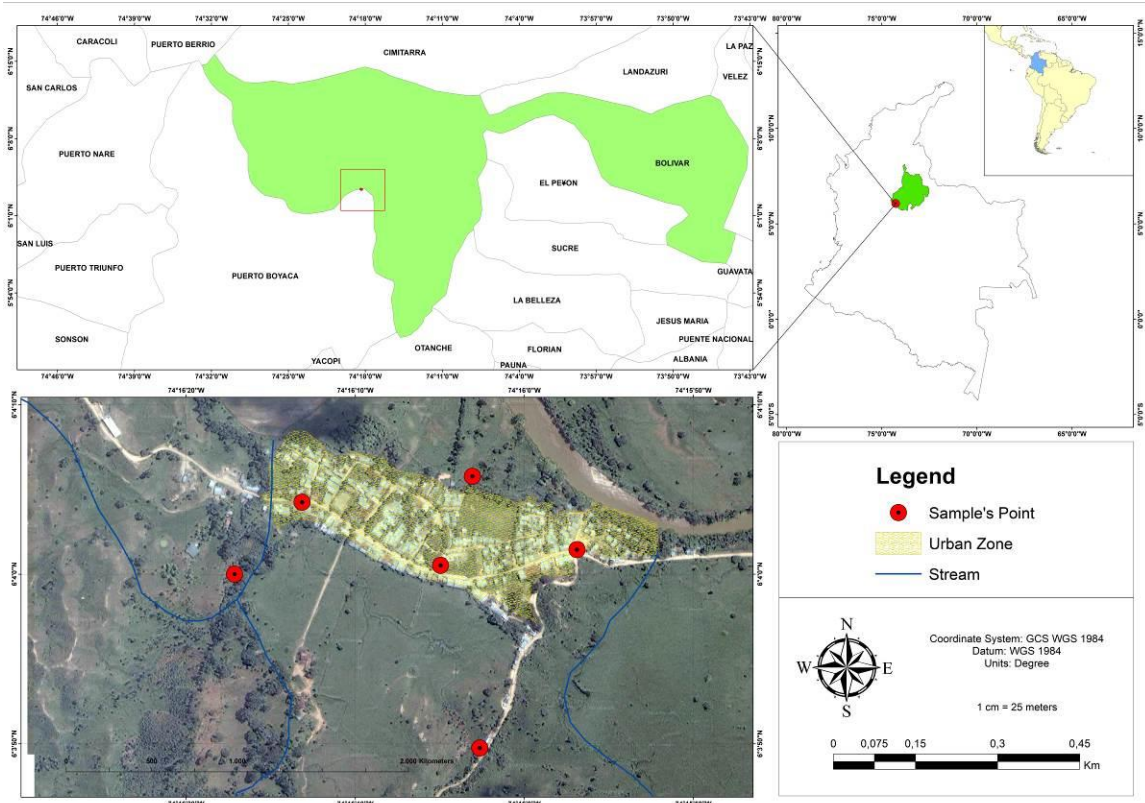


Figura 1. Localización del sitio de muestreo en Corregimiento de Puerto Pinzón, Puerto Boyacá, Colombia.

Puerto Pinzón presenta una temperatura media anual es de 27 °C, con picos máximos de 29°C, así mismo una humedad relativa entre 85 y 89% (Garzón & Rojas 2000; Herrera 2006; IDEAM 2019). El régimen de lluvias es bimodal-tetraestacional, con una precipitación promedio anual de 2070.2 mm, el periodo lluvioso se da entre abril y mayo, el segundo entre septiembre y noviembre (IDEAM 2019; Herrera 2006; Garzón & Rojas 2000). Respecto a la vegetación de la zona circundante, las familias con mayor riqueza en la zona son Polypodiaceae, Arecaceae, Poaceae, Rubiaceae, melastomataceae, Fabaceae, Euphorbiaceae, entre otras (Balcázar-Vargas *et al.* 2000; Garzón & Rojas 2000).

La zona urbana es un tejido discontinuo, cada área es de 426.979,45 m², con edificaciones humanas construidas en su mayoría en bloque, ladrillo, madera y bahareque, su principal vía se encuentra en proceso de pavimentación. En las inmediaciones del corregimiento se pueden encontrar sitios abandonados de construcciones antiguas en desuso que representan sitios potenciales descritos



como microhábitats que pueden ocupar los lagartos según Pianka (1973). Las áreas periurbanas son un mosaico de coberturas seminaturales con pastizales arborizados, cercas vivas, pequeños parches de matorrales en regeneración y algunas construcciones humanas para el pastoreo de ganado vacuno.

Diseño de la investigación y muestreos

En cada tipo de ambiente establecimos tres unidades de muestreo, cada una de aproximadamente 70 m² (10x7 m). Cada unidad de muestreo estuvo separada una de otra como mínimo 200 m, lo cual es suficiente para garantizar la independencia espacial de las muestras, dado el rango de hogar de las especies (Peñuela *et al.* 2012; Das 2006). Para las zonas urbanas las unidades de muestreo correspondieron a habitaciones humanas en uso, habitaciones humanas abandonadas y sitios con presencia de materiales de construcción y ruinas, la búsqueda se realizó tanto adentro como afuera de los sitios. Para las zonas periurbanas las unidades fueron cercas vivas, pastizales arbolados y zona de borde de bosque.

En cada unidad de muestreo realizamos recorridos delimitado por tiempo entre las 8:30-12:00; 13:00-17:00 horas en un muestreo diurno y entre las 18:00-00:00 horas en un muestreo nocturno. La búsqueda de individuos la hicimos a través de la aplicación del método de búsqueda por inspección visual (Crump & Scott 1994; Figura 2). Nosotros recolectamos y sacrificamos 69 individuos de *Gonatodes albogularis* y 59 de *Hemidactylus frenatus*, a partir de los protocolos expuestos por Pisani & Villa (1974). La recolección de los individuos la hicimos amparados por el permiso marco de recolección de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (Resolución 724 de 2014, expedida por la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales de Colombia). Los ejemplares los depositamos en la colección de reptiles del Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC-Re-1104-1169; 1170-1232).

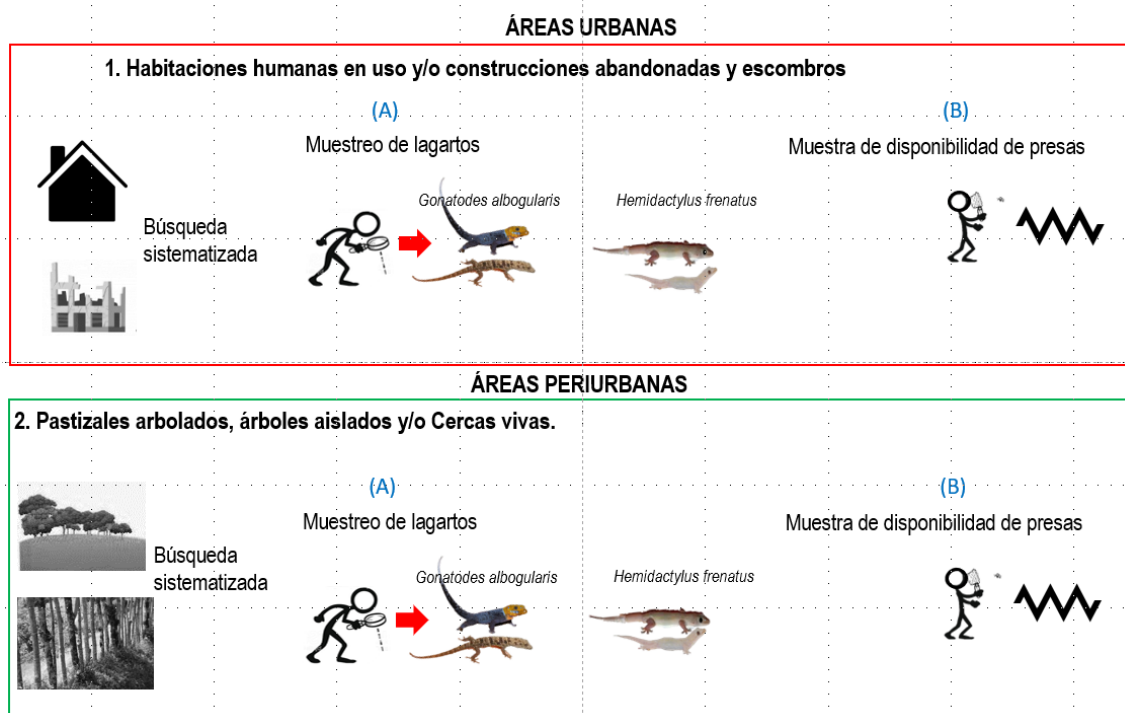


Figura 2. Diseño de muestreo para la toma de datos en campo. (A). Diseño para el muestreo de lagartos (B) Muestreo para la disponibilidad de recurso

Obtención de contenidos estomacales y determinación taxonómica

En el laboratorio de reptiles del grupo de investigación “Biodiversidad y Conservación-Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade; extrajimos los estómagos mediante una disección por el costado derecho del vientre. El contenido estomacal lo depositamos en tubos con alcohol al 70 % previamente etiquetados (Pisani 1973) y se preservó para la identificación taxonómica. En este paso no tuvimos en cuenta las presas altamente digeridas para la identificación, a las demás las separamos en morfotipos y taxones propiamente dichos por medio de claves dicotómicas (González & Carrejo 1992; Amat *et al.* 2008) y con consultas a expertos en el campo de la entomología. Los componentes dietarios identificables les asignamos una identidad al nivel más bajo posible el cual fue en su mayoría de familias de artrópodos y otros al nivel de orden como Neuroptera e Isopoda y Phylum Mollusca.

Disponibilidad de recurso dietario



Realizamos recolectas de artrópodos para contrastar lo consumido por los lagartos con lo disponible en los microhábitats. Los muestreos los realizamos en cada unidad siguiendo el método de jameo (Menéndez-Pedroso 2006) y captura manual selectiva en los microhábitats de los lagartos. Este material lo almacenamos en bolsas ziploc con alcohol al 90% para preservarlo y posteriormente identificar y analizar en el laboratorio del grupo de investigación Biodiversidad y Conservación de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Las muestras de disponibilidad de recurso las identificamos por medio de claves taxonómicas para artrópodos las confirmamos por expertos (González & Carrejo 1992; Amat *et al.* 2008), cabe aclarar que se buscó una proporcionalidad de muestras en cada sitio, por lo que se hizo el mismo esfuerzo de muestreo para la disponibilidad de las presas.

Análisis de datos

Composición y diversidad de la dieta

Con el fin de estimar y comparar la riqueza de las dietas de los dos lagartos realizamos curvas de rarefacción y extrapolación basadas en los números efectivos de especies a partir de la transformación de $q0$ (Moreno *et al.* 2011). A partir de este, q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de cada presa, es decir, la influencia de las presas raras o comunes sobre la medida de la diversidad, así, la diversidad de orden cero ($q = 0$) es insensible a las abundancias de las presas, por lo que es equivalente a la riqueza de especies representada en las dietas (Jost 2006). Todas las curvas fueron realizadas por medio del programa RStudio, utilizando el paquete iNEXT (Hsieh *et al.* 2016).

Para evaluar los cambios en la composición de presas entre cada una de las dietas de los lagartos, realizamos un análisis de disimilitud de Sorensen (β_{sor}) y sus componentes de anidamiento (β_{nes}) y recambio (índice de disimilitud de Simpson, β_{sim}) (Baselga 2010, 2012). Para estos análisis usamos el programa R (R Core Team 2019) y los paquetes estadísticos Betapart (Baselga *et al.* 2018). Para describir de forma gráfica la similitud ente las dietas de cada lagarto por



tipo ambiente, realizamos un dendrograma basado en el índice de Jaccard, el cual valora la composición entre dietas y tipo de sitio, dando como resultado valores entre 0 cuando no hay especies compartidas hasta 1 cuando los sitios presentan las mismas especies (Moreno 2001). Las diferencias de las dietas entre tipos de ambientes y entre los lagartos las evaluamos por medio del análisis de similitud no paramétrico ANOSIM (análisis de similitud de la matriz de abundancia) (Clarke & Warwick, 2001). Estos análisis los desarrollamos en el programa R (R Core Team 2019) por medio del paquete Vegan (Oksanen et al. 2019).

Importancia relativa y amplitud de la dieta

A cada categoría de presas le calculamos abundancia (N) y las graficamos; frecuencia (F); volumen (V), luego transformamos los valores a porcentajes y a partir de estos calculamos el índice de importancia relativa (Powell *et al.* 1990). El Índice de Importancia Relativa (IRI) permite comparar la importancia que representa cada ítem en la dieta total de las especies depredadoras. Para lo cual, usamos la siguiente fórmula:

$$I = \left(\frac{F\% + N\% + V\%}{3} \right)$$

Donde F%=frecuencia de ocurrencia, N%=porcentaje numérico y V%=porcentaje volumétrico. El volumen de cada presa lo calculamos luego usando una fórmula elipsoide (Griffiths & Mylotte 1987).

$$V = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{l}{2} \right) \times \left(\frac{w}{2} \right)^2$$

donde l = longitud de la presa, w = ancho de la presa.

Adicionalmente para evaluar la amplitud de la dieta de las dos especies de lagartos aplicamos el Índice de Levins (Krebs 1999). Este refleja el grado de uniformidad del consumo de presas en relación con el número total de categorías observadas. De manera que el resultado se expresa de 0 a 1, donde 0 es una dieta poco amplia y 1 es una dieta muy amplia (Krebs 1999).



$$Bi = \frac{1}{\sum Pi^2}$$

Donde la amplitud (B_i) es el inverso de la suma del cuadrado de las proporciones de los componentes de la dieta (P_i).

Para cuantificar el uso compartido de recursos por ambas especies, utilizamos el índice de superposición dietética o solapamiento (Pianka 1973).

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 P_{ik}^2}}$$

Donde P_{ik} es la proporción de presas en la categoría “ i ” en la especie “ k ” y P_{ij} es la proporción de presas en la categoría “ i ” en la especie “ j ”. Este índice varía de 0,0 (sin superposición) a 1,0 (superposición total).

RESULTADOS

Aspectos generales

Encontramos un porcentaje del 8% de estómagos vacíos y un 7.5% de material muy digerido. De los estómagos con contenido para *H. frenatus* fueron 44, la proporción entre los dos tipos de ambientes fue de 25 de zonas periurbanas y 19 de zonas urbanas, la frecuencia de sexos se mantuvo de forma similar para cada tipo de ambiente (Tabla 1). Para *G. albogularis* fue de 64, la proporción entre los dos tipos de ambientes fue de 36 de zonas periurbanas y 28 de zonas urbanas, la proporción de sexos se mantuvo de forma similar para cada tipo de ambiente (Tabla 1).

Tabla 1. Relación de los estómagos revisados por cada especie y por tipo de ambiente.

Estómagos en total	Sitio	#estómagos	Estómagos con contenido	Sitio	#estómagos	Estómagos Vacíos
<i>H. frenatus</i>	P	27	<i>H. frenatus</i>	P	25	<i>H. frenatus</i>
	U	32		U	19	
<i>G. albogularis</i>	P	40	<i>G. albogularis</i>	P	36	<i>G. albogularis</i>
	U	29		U	28	
128			108			20



Composición y diversidad de la dieta

Para las dos especies de lagartos identificamos 325 presas (abundancia) distribuidas en 58 categorías (riqueza), de 18 órdenes (Figura 3). La categoría de presa con mayor abundancia fue Formicidae con 104 presas, seguida de Tipulidae (25), Milichiidae (17), Lycosidae (14), Bethylidae y Rhagionidae con 10 presas cada una y Elateridae, Psychodidae, Pteromalidae, Apidae, Mycetophilidae y Scatopsidae, con ocho presas (Figura 3A). Las demás categorías estuvieron representadas por menos de 5 presas. Los órdenes con mayor cantidad de presas fueron Hymenoptera con 138 (Figura 3B), luego Diptera (102), Coleoptera (20), Araneae (19), Lepidoptera (11), Hemiptera (8), Mollusca (6), G. albogularis (5), Trichoptera (4), Dermoptera (3), Ephemeroptera (2), Nematodo (2), Neuproptera (2), Blattodea (2), Diplopoda (2), Dycipolera (2), Isopoda (2) y Orthoptera (1).

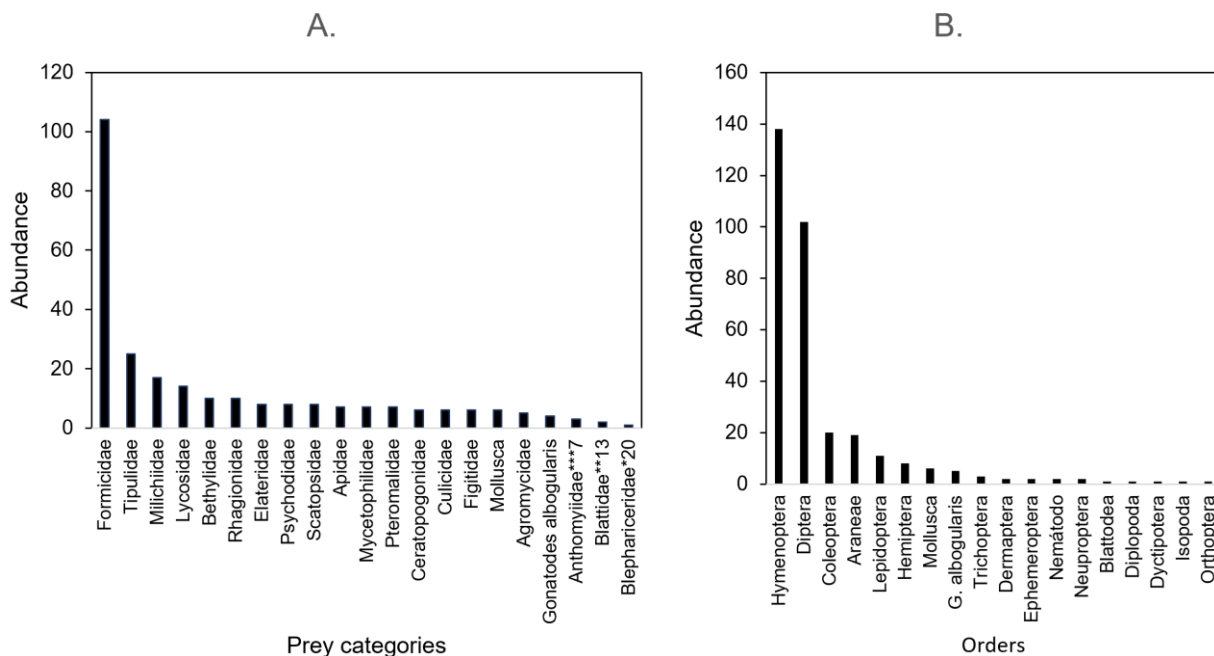


Figura 3. (A). Abundancia general para cada categoría de presa para los dos lagartos. (B). Abundancia general representada en Órdenes de artrópodos para los dos lagartos. N=325 presas. Las categorías con tres individuos se agruparon en Anthomyiidae***. Las categorías con dos individuos se agruparon en Blattidae**. Las categorías con un se agruparon en Blephariceridae*.

La riqueza de las dietas de los lagartos (q_0), presentó patrones similares de diversidad con tendencia a una estabilización asintótica de la riqueza y una cobertura del muestreo representativa (Figura 4). Encontramos 44 y 117 presas en ambientes urbanos y periurbanos respectivamente para *H. frenatus*; para *G. albogularis* registramos 72 presas en el ambiente urbano y 92 en ambiente periurbano. Las abundancias de las presas fueron similares para ambos



lagartos, con 164 individuos para *G. albogularis* y 161 para *H. frenatus* (Figura 5). En la composición de presas entre los tipos de ambientes encontramos diferencias estadísticamente significativas ($R=0.625$, $p\text{-value}=0.063$).

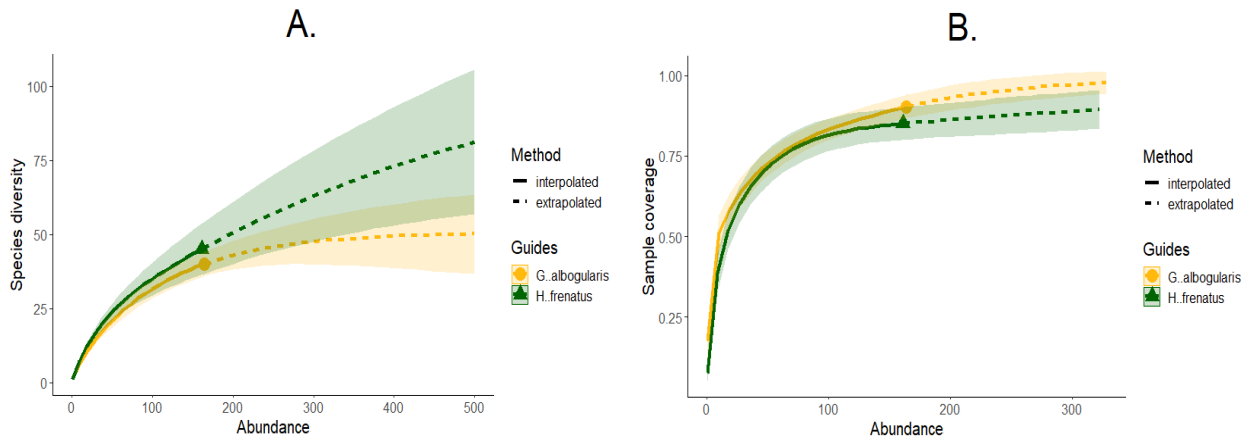


Figura 4. A. Curvas de acumulación (q_0) de la riqueza de las dietas de los lagartos. A. Riqueza vs abundancia. B. Cobertura del muestreo vs abundancia.

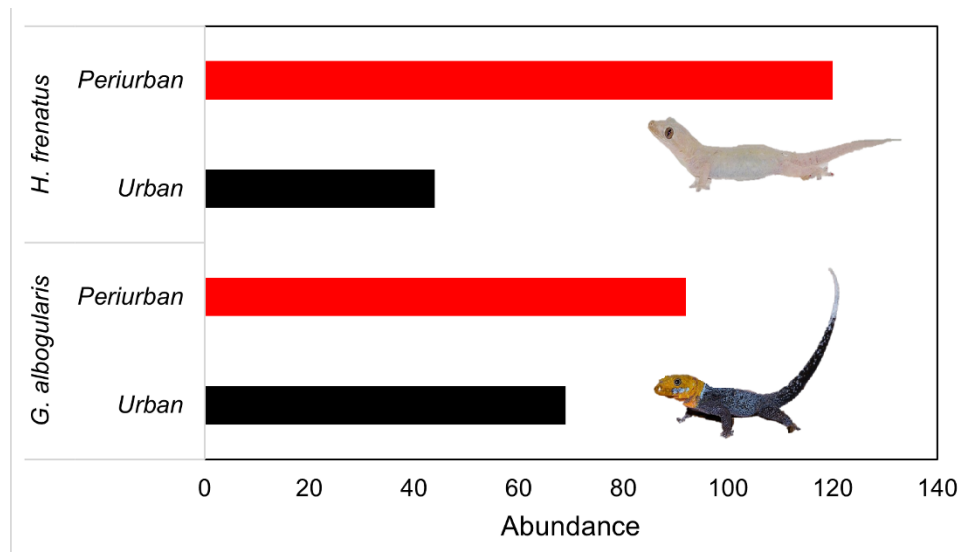


Figura 5. Distribución de las presas de cada lagarto por tipo de ambiente.

Para *H. frenatus* (161 presas) obtuvimos 45 categorías de presas y 10 Órdenes de artrópodos (Figura 6A). Las categorías de presa con mayor abundancia fueron Formicidae con 37 y los dípteros, Milichiidae con 16, Tipulidae con 11 y Psychodidae con ocho, las demás categorías tuvieron abundancias de uno o dos individuos. El orden Diptera tuvo 70 presas, seguido de Hymenoptera con 58, Coleoptera con nueve, Araneae y Hemiptera con seis presas cada una, Lepidoptera con cinco, Mollusca con dos y Blattodea solo una presa (Figura 6B).



A parte de los artrópodos identificados en las dietas de los lagartos, registramos a *G. albogularis* como presa de *H. frenatus* en cinco de sus estómagos (Figura 7). De igual manera, *H. frenatus* presentó valores de riqueza y abundancia más altos en los ambientes periurbanos con relación a los urbanos.

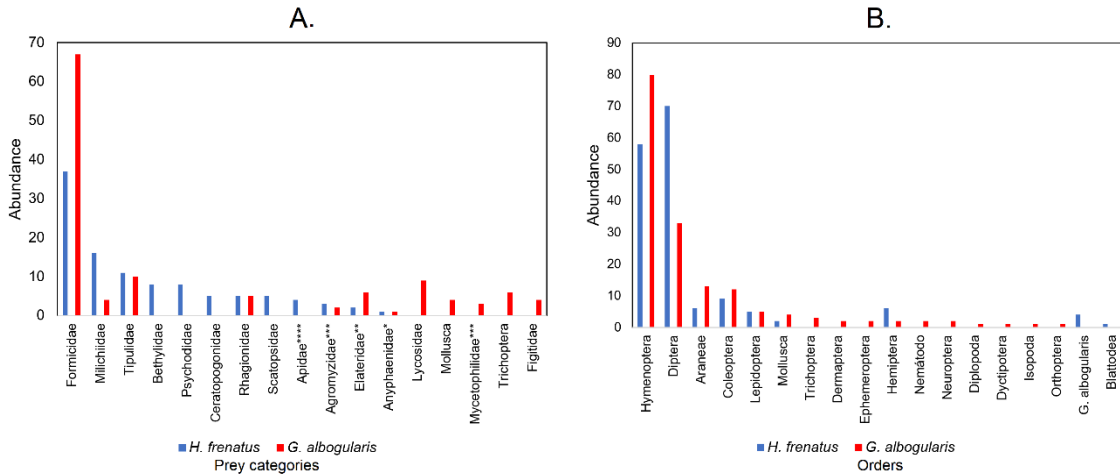


Figura 6. (A). Abundancias de las categorías de presa para los dos lagartos. (B). Abundancias de las órdenes para los dos lagartos. Las categorías con cuatro individuos se agruparon en Apidae****. Las categorías con tres individuos se agruparon en Agromyzidae***. Las categorías con dos individuos se agruparon en Elateridae**. Las categorías con un individuo se agruparon en Anyphaenidae*

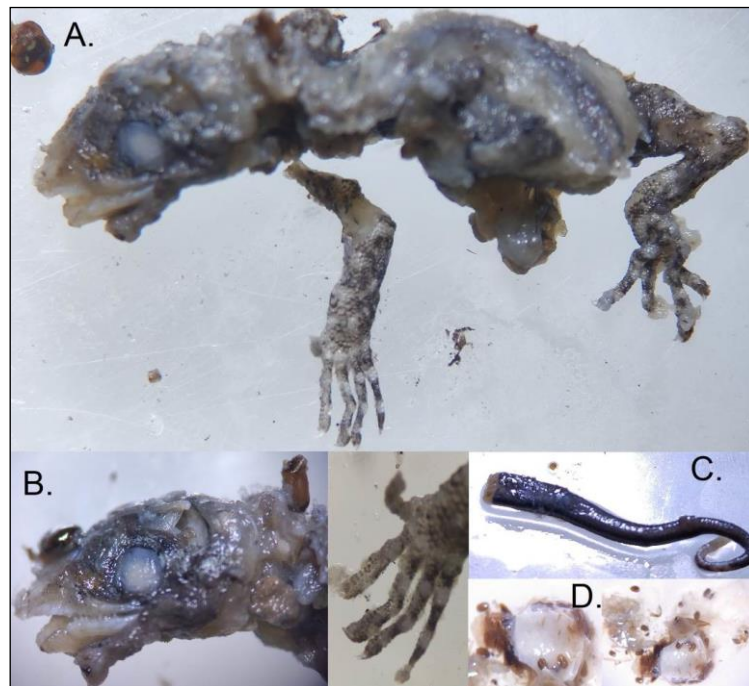


Figura 7. Registro del lagarto *G. albogularis* como presa en los estómagos de *H. frenatus*. A. Individuo casi completo con grado de digestión. B. Acercamiento al cráneo y la mano para la identificación del individuo. C. Cola hallada en otro estómago. D. Restos coráceos de huevos de *G. albogularis*.

Para *G. albogularis* (164 presas) obtuvimos 40 categorías de presas y 17 órdenes de artrópodos (Figura 6A). La categoría de presa con mayor abundancia



fue Formicidae con 67 presas, Tipulidae con 10 presas, Lycosidae con nueve presas, Elateridae y Trichoptera tuvieron de a seis presas, las demás categorías tuvieron abundancias más bajas. El orden Hymenoptera tuvo 80 presas, seguido de Diptera con 33, Araneae con 13 y Coleoptera con 12, Lepidoptera con cinco, Mollusca con cuatro, Trichoptera con tres, Dermaptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Nematoda y Neuroptera con dos presas para cada uno, el resto de las categorías con una sola presa (Figura 6B). Los valores más altos de riqueza y abundancia de presas los presentó en ambientes urbanos.

Importancia relativa y amplitud de la dieta

Consistente con los resultados de composición y diversidad, *H. frenatus* presentó una alta importancia relativa de Formicidae (Hymenoptera) con 33,81% (Vol% 24,26), Milichiidae (Diptera) con 12,17% (Vol% 12,78) y presas de *G. albogularis* 6,54% (Vol% 18,06); las demás categorías tuvieron valores de importancia menores al 5%. Para *G. albogularis* las categorías con mayor importancia fueron Formicidae (IRI= 73,14%; Vol% 17,42), Mollusca (IRI=4,85%, Vol% 27,21) y Tipulidae (IRI= 2,17%, Vol% 3,56) (Tabla 2, Figura 8).

Tabla 2. Estimadores de Frecuencia, Volumen, Número e Importancia relativa de las categorías de presas expresados en valores de porcentajes. Resaltado en verde se muestran el número de categorías de presa que agrupan cerca del 80% del valor de importancia

<i>H. frenatus</i>					<i>G. albogularis</i>				
Categoría de presa	F %	V%	N%	IRI%	Categoría de presa	F %	V%	N%	IRI%
Formicidae	36,61	24,46	36,61	33,81	Formicidae	84,49	17,42	84,49	73,14
Milichiidae	11,99	12,78	11,99	12,17	Mollusca	0,30	27,21	0,30	5,95
<i>G. albogularis</i>	3,08	18,06	3,08	6,54	Tipulidae	1,88	3,56	2,88	2,18
Psychodidae	2,61	10,73	2,61	4,49	Agromyzidae	0,08	10,84	0,08	1,90
Bethylidae	5,08	0,77	5,08	4,09	Derbidae	0,06	10,65	0,06	1,85
Tipulidae	3,50	5,24	3,50	3,90	Lycosidae	2,52	1,99	1,52	1,60
Mollusca	3,45	0,97	3,45	2,88	Trichoptera	0,34	5,32	0,34	1,18
Elateridae	3,45	0,91	3,45	2,86	Gryllidae	1,26	0,43	1,26	1,12
Ceratopogonidae	2,80	1,32	2,80	2,46	Microsporidae	1,26	0,43	1,26	1,12
Apidae	2,66	1,03	2,66	2,28	Culicidae	1,26	0,30	1,26	1,10
Mycetophilidae	2,71	0,39	2,71	2,17	Blephariceridae	1,26	0,13	1,26	1,07
Lycosidae	1,12	4,66	1,12	1,94	Evaniidae	1,26	0,13	1,26	1,07
Anthomyiidae	2,05	0,74	2,05	1,75	Milichiidae	0,47	3,09	0,47	0,91
Scatopsidae	1,91	1,13	1,91	1,73	Anyphaenidae	0,06	4,73	0,06	0,85
Scelionidae	0,79	4,83	0,79	1,73	Coccinellidae	0,02	4,73	0,02	0,82
Pteromalidae	1,31	2,14	1,31	1,50	Elateridae	0,68	1,21	0,68	0,77
Carabidae	1,73	0,70	1,73	1,49	Rhagionidae	0,47	0,18	0,47	0,42
Cleridae	1,73	0,70	1,73	1,49	Figitidae	0,30	1,25	0,30	0,39
Blattidae	1,73	0,48	1,73	1,44	Diplopoda	0,11	1,70	0,11	0,38
Muscidae	1,73	0,31	1,73	1,40	Pteromalidae	0,17	0,94	0,17	0,30
Culicidae	1,21	0,77	1,21	1,11	Mycetophilidae	0,17	0,87	0,17	0,29
Piophilidae	0,33	1,78	0,33	0,66	Scatopsidae	0,17	0,21	0,17	0,18
Thaumastocoridae	0,75	0,21	0,75	0,62	Isopoda	0,21	0,52	0,06	0,14
Rhagionidae	0,47	1,02	0,47	0,59	Forficulidae	0,09	0,43	0,08	0,13
Figitidae	0,70	0,17	0,70	0,58	Dryophthoridae	0,09	0,32	0,08	0,12



Agromyzidae	0,37	0,92	0,37	0,50
Tropiduchidae	0,28	1,12	0,28	0,47
Fanniidae	0,51	0,05	0,51	0,41
Anyphaenidae	0,51	0,02	0,51	0,40
Phoridae	0,37	0,07	0,37	0,30
Corixidae	0,23	0,21	0,23	0,23
Chaoboridae	0,23	0,12	0,23	0,21
Cecidomyidae	0,23	0,08	0,23	0,20
Derbidae	0,23	0,08	0,23	0,20
Microsporidae	0,19	0,21	0,19	0,19
Encyrtidae	0,23	0,06	0,23	0,19
Lagriidae	0,19	0,10	0,19	0,17
Lauxanidae	0,19	0,03	0,19	0,15
Tenebrionidae	0,19	0,02	0,19	0,15
Bruchidae	0,14	0,10	0,14	0,13
Bibionidae	0,14	0,08	0,14	0,13
Colletidae	0,14	0,07	0,14	0,12
Sicariidae	0,05	0,21	0,05	0,09
Pyralidae	0,05	0,12	0,05	0,06
Dryomyzidae	0,05	0,03	0,05	0,04
	100	100	100	100
Tenebrionidae	0,09	0,21	0,26	0,10
Sicariidae	0,08	0,21	0,16	0,10
Bibionidae	0,08	0,17	0,08	0,09
Chrysopidae	0,08	0,15	0,08	0,09
Bethylidae	0,08	0,14	0,08	0,09
Polymitarciidae	0,08	0,13	0,08	0,09
Apidae	0,08	0,13	0,08	0,09
Chaoboridae	0,09	0,00	0,09	0,08
Pyralidae	0,09	0,00	0,09	0,08
Nematoda	0,08	0,01	0,08	0,08
Muscidae	0,04	0,07	0,04	0,04
Cecidomyidae	0,02	0,13	0,02	0,04
Blattidae	0,07	0,01	0,04	0,03
Rhopalidae	0,08	0,01	0,04	0,03
Ceratopogonidae	0,02	0,00	0,02	0,02
	100	100	100	100

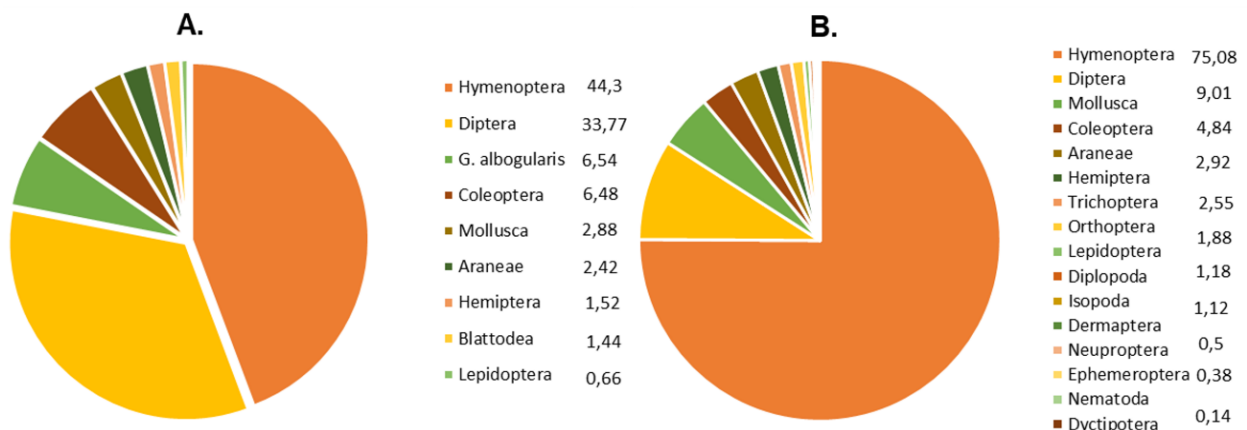


Figura 8. Índice de importancia relativa de Órdenes de artrópodos. A. Importancia relativa de Órdenes para *H. frenatus*. B. Importancia relativa de Ordenes para *G. albogularis*.

Los valores amplitud de dieta de cada lagarto fueron medios siguiendo la escala de 0 a 1. Para *H. frenatus* obtuvimos un valor general de *Levins B*=0.82 y por tipo de ambiente fue de *Levins B*=0.78 para el Urbano y de *Levins B*=0.85 para el Periurbano. Para *G. albogularis* nos mostró un valor general de *Levins B*=0.66 y por tipo de ambiente fue de *Levins B*=0.63 para el Urbano y de *Levins B*=0.69 para el Periurbano.

El valor del solapamiento de nicho para los dos lagartos de manera general fue alto (*Pianka Index*= 0.77). Así mismo para los tipos de ambientes obtuvimos los siguiente valores respectivamente, ambientes urbanos, (*Pianka Index*= 0.76), ambientes periurbanos (*Pianka Index*= 0.79).



La dieta de los lagartos mostró un patrón de recambio del 65% entre los dos tipos de ambientes, con relación al anidamiento con un 9%. El análisis de disimilitud nos demostró que las dietas que menos se diferencian son las de *H. frenatus* en ambiente periurbano y la de *G. albogularis* en ambientes periurbanos con un valor del 65% (Figura 9A), las más disimiles son las de *H. frenatus* en ambiente periurbano y la de *G. albogularis* en urbanos. El dendrograma nos demuestra que respecto a la similitud, las dietas con mayor relación de cercanía son las de *H. frenatus* en ambiente urbano y la de *G. albogularis* en áreas periurbanas (Figura 9B).

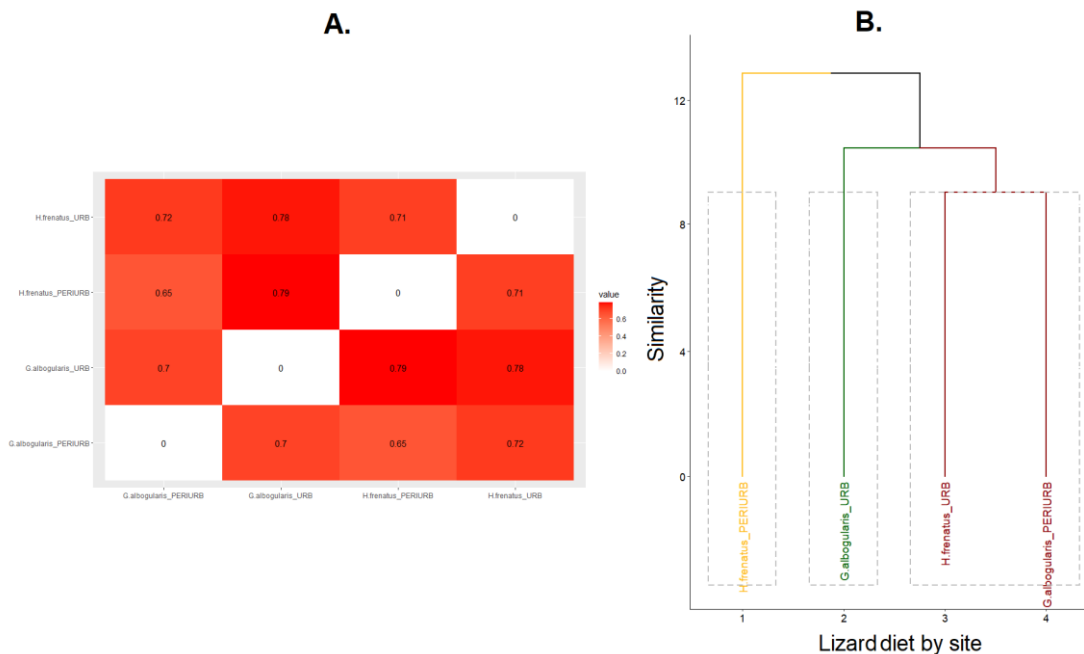


Figura 9. Análisis de diversidad beta entre de los lagartos entre los tipos de ambientes, análisis de disimilitud.

Presas potenciales

Encontramos 1087 presas potenciales para los lagartos, distribuidas en 45 categorías. De estas, 285 con 16 categorías fueron en el ambiente urbano y 802 con 40 categorías en el ambiente periurbano. Las categorías con mayor abundancia fueron Formicidae con 310 individuos, seguida de Tipulidae (213), Milichiidae (81), Lycosidae (39), Bethylidae (35), Scatopsidae (35), Gryllacrididae (32), Culicidae (32), Bibionidae (30), Apidae (22), Mycetophilidae (21), Elateridae (21), Psychodidae (15), Rhagionidae (15), Micropezidae (14), Blattellidae (10) y Mydidae (10). Los órdenes con mayor abundancia de individuos disponibles en



los hábitats fueron Diptera con un 40,1% e Hymenoptera 28.5% el porcentaje restante se distribuyó en 43 categorías.

Del recurso disponible se identificaron 34 categorías que ya habíamos identificado en los estómagos de los lagartos. Identificamos 11 categorías nuevas presentes en los ambientes pero sin representación en las dietas de los lagartos (Drosophilidae, Pallopteridae, Tanypezidae, Libellulidae, Gryllacrididae, Blattellidae, Dixidae, Simulidae, Chironomidae, Mydidae y Micropezidae). Observamos un alto valor de abundancias de disponibilidad de presas de las categorías que usan los lagartos (Figura 10).

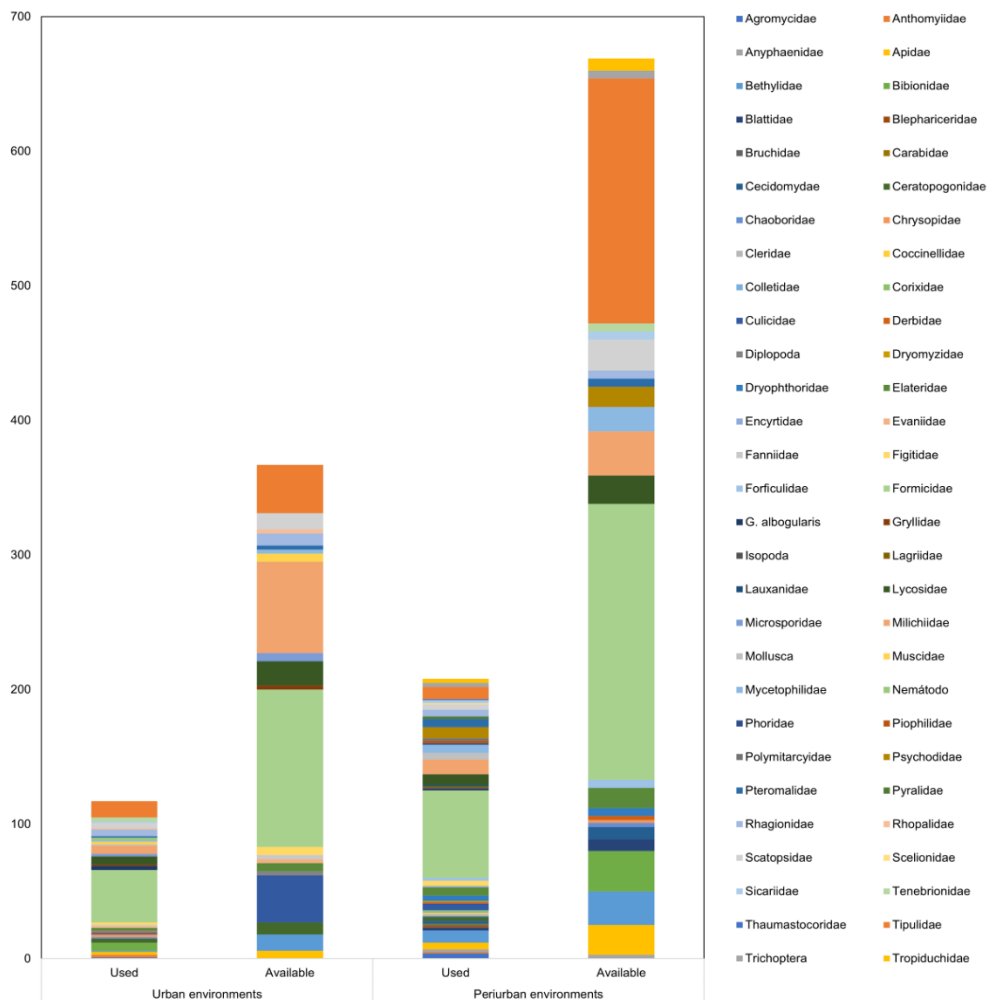


Figura 10. Comparación entre las presas de los lagartos usadas como recurso vs la disponibilidad contrastando los tipos de ambientes.

DISCUSIÓN

Composición de la dieta y nicho trófico



Nosotros identificamos una amplia riqueza de la dieta para ambas especies de lagartos. Estos registros de las presas de *Hemidactylus frenatus* y *Gonatodes albogularis* en los sectores de los Andes Tropicales evaluados muestran un espectro dietario más amplio a los registrados para lagartos del género *Gonatodes* (Peñuela 2010; Eguis-Avenidaño 2018; Oliveira 2018; Figueiredo *et al.* 2020) y para lagartos del género *Hemidactylus* (Bonfiglio *et al.* 2006; Newbery & Jones 2007; Rocha & Anjos 2007, Hoskin 2011). Sin embargo a partir de estos patrones de amplitud podemos inferir que aunque la amplitud fue alta para los dos lagartos, en el caso de *H. frenatus* el 80% de presas importantes fue cubierto con 11 categorías, mientras que *G. albogularis* solo fueron tres categorías. A partir de esto podemos identificar patrones de generalismo para el invasor un especialistas para el nativo, con algunos comportamientos oportunistas dependientes de la disponibilidad del recurso dietario (Pianka 1973). Identificamos categorías que comúnmente aparecen en las dietas de pequeños anfibios y reptiles como artrópodos de los Órdenes Diptera, Hymenoptera Coleoptera y Araneae, en concordancia con múltiples trabajos (Bonfiglio *et al.* 2006, Newbery & Jones 2007, Rocha & Anjos 2007, Hoskin 2011; Eguis-Avenidaño 2018), junto con lo anterior también registramos otras categorías no tan comunes como Lepidoptera, Hemiptera, Mollusca, Tricoptera, Dermaptera y Ephemeroptera entre otros. La estabilización de la curva de diversidad se alcanzó por la representatividad de una alta cantidad de taxones del clado Arthropoda, que evolutivamente se establecieron como una porción primordial de la dieta de orden Squamata (Pianka 1973; Pianka & Vitt 2003).

Para el lagarto invasor *H. frenatus* obtuvimos valores altos en gran variedad de artrópodos, principalmente de presas pertenecientes a los órdenes Diptera e Hymenoptera en concordancia con otros estudios realizados para la especie y congéneres (Bonfiglio *et al.* 2006, Newbery & Jones 2007, Rocha & Anjos 2007, Hoskin 2011). Así mismo tuvimos registros no tan comunes como Araneae, Hemiptera, Mollusca y Blattodea (Hoskin 2011). Pudimos comprobar la condición de depredador generalista, el cual actúa como oportunista, hipótesis



comprobada también en múltiples zonas de distribución donde también es invasor, ya que la especie a pesar de tener alta amplitud de dieta, se alimenta de las presas con mayor abundancia en los ambientes (Newbery & Jones 2007, Rocha & Anjos 2007, Hoskin 2011). La característica de oportunista le provee condiciones para adaptarse y florecer en múltiples áreas donde hay lagartos nativos, por lo que a los sitios donde llega establece una competencia directa (Williams & McBrayer 2007). En la literatura encontramos múltiples trabajos donde la invasión de *Hemidactylus* es negativa y genera presiones competitivas sobre las densidades de lagarto nativos, llevándolos al punto de desaparecer, incluso a especies endémicas (Cogger *et al.* 1983; Bauer & Vindum 1990; Case *et al.* 1994; Cole *et al.* 2005). Los resultados para cada especie nos indicaron que no existió un efecto negativo del invasor sobre el nativo como se esperaba, ya que se había destacado al invasor como una especie agresiva (Henckel & Schmidt 1995). Si bien es posible que el invasor pueda ejercer efectos negativos por medio de distintos mecanismos, como la depredación, la transferencia de parásitos y la competencia de explotación por el alimento (Hoskin 2011), a pesar de que el invasor puede alimentarse del nativo encontramos que ambas especies presentan altas abundancias poblacionales (observación personal) y comparten un mismo nicho, lo cual nos indica que a pesar de que existe competencia por mismos ítems alimenticios, las especies parten el nicho y cada una presenta ítems exclusivos, lo cual hace que la competencia no genere exclusión y esto está dado por las abundancias de presas con importancia que consume cada lagarto.

Otra ventaja del invasor es que en comparación con otros geckos, es un lagarto que forrajea de manera activa y rápida, por lo que persigue las presas en lugar de esperarlas (Case *et al.* 1994; Petrán & Case 1996), junto con lo anterior se ha demostrado que esta especie es eficiente en el forrajeo (Case *et al.* 1994 ; Petren & Case 1996), y ha adaptado su método de forrajeo activo a posarse y esperar en luces de habitaciones humanas que atraen a los insectos (Canyon & Hii 1997), ampliando su rango de alcance de las presas.



Anteriormente no se habían hecho registros de ingesta de vertebrados por representantes del clado Gekkota en el neotrópico, salvo un solo caso en una isla del Caribe (Charles & Smith 2009). De esta manera, la presencia de *Gonatodes albogularis* como presa de *Hemidactylus frenatus*, abre nuevas hipótesis sobre la forma en que las especies de este género ejercen presión sobre los gekkos nativos. Si bien existen estudios que sugieren la afectación sobre la fauna nativa por competencia directa por el recurso, por transferencia de parásitos o por consumo (Hoskin 2011). Al revisar bibliografía existen algunos pocos registros de depredación por parte de lagartos del género *Hemidactylus* hacia otros lagartos también invasores (Bolger & Case 1992; Case *et al.* 1994; Cole *et al.* 2005; Dame & Petren 2006).

Los resultados del lagarto nativo *G albogularis* también fueron altos, sin embargo pudimos identificar que presenta ciertos comportamientos selectivos por presas del orden Hymenoptera luego proporciones más bajas de presas de Diptera, Araneae, Coleoptera, Lepidoptera, Mollusca, Trichoptera, Dermaptera, Ephemeroptera, Hemiptera y Neuroptera, lo cual nos da indicios de que esta especie presenta comportamientos un poco más especialistas en comparación del invasor. Estos resultados contribuyen en gran manera sobre la ecología de la especie porque a diferencia del lagarto invasor son escasos los trabajos sobre su dieta, sólo se conoce un trabajo donde se evaluaron aspectos ecológicos y obtuvieron valores un poco más bajos y representatividad de presas de Órdenes Hymenoptera, Coleoptera y Diptera (Eguis-Avenidaño 2018). Por otro lado en comparación con trabajos realizados en otras especies del género existen similitudes en las categorías de presas identificadas (Vitt *et al.* 1997; Vitt *et al.* 2003; Peñuela 2010).

Los índices de importancia nos indicaron que a pesar de tener valores altos de riqueza de las dietas más importantes fueron Himenópteros y dípteros, la preferencia por este tipo de presas puede estar relacionada con las abundancias de estas en los sitios periurbanos donde se encuentran mayores abundancias de estos grupos de artrópodos, especialmente Himenópteros (Lutinski *et al.* 2013; Melo & Delabie *et al.* 2017; Santos *et al.* 2019). Por otro lado, observamos



gran cantidad de presas voladoras, esto lo relacionamos a que estas tienen una mayor capacidad de dispersión y movimiento (Montalto & Paggi 2006), lo cual genera que los dos lagartos tengan una mayor disponibilidad de presas cerca de sus microhábitats.

Encontramos una amplia disponibilidad de presas en el ambiente con respecto a otros trabajos realizados sobre dieta que incluyen la disponibilidad (Attademo et al. 2007; Peltzer et al. 2010; Rebouças & Solé 2015), lo cual es un gran indicador de cómo las especies de lagarto están operando en el sistema, ya que esto no representa en este caso un factor limitante promotor de la competencia como se ha demostrado en otros estudios (Traveset & Santamaría 2004). Como observamos en las dietas de los lagartos, se identificó un patrón similar en los valores de disponibilidad, ya que los ambientes periurbanos fueron los que demostraron las más altas abundancias de recursos y uso del recurso por parte de los lagartos, este patrón puede estar relacionado con la configuración de los hábitats, ya que en zonas más abiertas con elementos naturales las poblaciones de insectos obtienen las condiciones idóneas para elevar sus densidades (Iop et al. 2009; Datillo et al. 2011). Así mismo la lejanía a habitaciones humanas reduce el nivel de mortalidad, ya sea selectiva o por fumigaciones (Obs per.).

La cantidad de recursos disponible está relacionada directamente con las abundancias en los estómagos de los lagartos, estos resultados concuerdan con patrones de diversidad encontrados en otros estudios, donde los Órdenes Hymenoptera, Coleoptera y Diptera sobresalen como los grupos con mayor abundancia y riqueza en el neotrópico (Fernández & Sharkey 2006; Rojas Murcia et al. 2016; Cediell & Lozano-Flórez 2020). Así mismo ha planteado que las zonas periurbanas con espacios verdes albergan gran cantidad de especies especialmente Himenópteros (Lutinski et al. 2013; Melo & Delabie et al. 2017; Santos et al. 2019). Por otro lado, como mencionamos anteriormente, la identificación de gran cantidad de presas voladoras lo relacionamos con su capacidad de dispersión y movimiento (Montalto & Paggi 2006), lo cual nos explicaría las abundancias de los órdenes Hymenoptera y Diptera en



comparación con otras categorías de presas tanto en la disponibilidad como en los estómagos de los lagartos.

Adicional a los altos valores de riqueza y composición, encontramos altos valores en la amplitud de la dieta de cada lagarto, esto nos lleva a inferir que estos son oportunistas y se pueden alimentar de la gran variedad de presas disponibles en los hábitats y esto puede estar mediado por la disponibilidad del recurso en los ambientes (Krebs 1999). Así mismo, los valores de importancia de las presas podrían indicar un grado de especialización del lagarto nativo hacia el grupo de Formicidae, mientras que para el invasor si se identificaron patrones oportunistas con base en sus características generalistas. también encontramos que las dos especies presentan un valor medio-alto de solapamiento de nicho, lo cual nos indica que están consumiendo presas similares y comparten los recursos de manera equitativa sin hacer competencia exclusiva (Pianka 1973).

Una respuesta a la partición del recurso y el alto valor observado como mencionamos anteriormente puede estar explicado por la alta disponibilidad de recursos y los valores de la importancia relativa de las presas, esto permite que las especies tengan tolerancia una con la otra sin necesidad de excluirse. Junto con lo anterior, existe evidencia que señala que los efectos negativos del invasor *H. frenatus* en especies nativas puede ser mayor o de forma agresiva cuando hay limitación en los recursos, o estos compiten por un mismo recurso con alta importancia para cada uno (Cole & Harris 2011).

Una sección importante de nuestro trabajo es el contraste de los dos tipos de ambientes, debido a que cuando existen cambios en los hábitats se generan cambios en las características ecológicas que conllevan a variaciones en la composición y abundancia de los recursos. En este caso pudimos observar patrones similares entre los dos tipos de ambientes para los dos lagartos y esto puede estar justificado por la capacidad de adaptación de los organismos, los cuales ajustan su dieta a los recursos más disponibles, lo cual es un mecanismo



que puede mejorar la absorción de energía y garantizar las altas abundancias de las especies (Falico *et al.* 2012).

El tejido urbano y periurbano evaluado, está inmerso en una de las regiones naturales más biodiversas de Colombia, en donde la humedad ambiental genera microhábitats esenciales para albergar una alta diversidad de insectos (Iop *et al.* 2009; Datillo *et al.* 2011), principalmente de Hymenopteros (Lutinski *et al.* 2013; Melo & Delabie *et al.* 2017; Santos *et al.* 2019), que representaron los ítem presa más frecuente en la dieta de los lagartos (Newbery & Jones 2007, Rocha & Anjos 2007; Peñuela 2010).

Si bien nuestro trabajo buscó una proporcionalidad de lagartos de cada especie en cada ambiente, evidenciamos cierta preferencia del lagarto invasor por las habitaciones humanas siguiendo el patrón reportado por otros trabajos (Rocha & Anjos 2007; Hoskin 2011), Ya que uno de los sitios donde más lo observamos fue cerca de las luces alimentándose, en concordancia a como se ha registrado en otros trabajos (Yang *et al.* 2012). Mientras que el nativo se encontró en mayor proporción en áreas periurbanas. Lo anterior nos puede indicar que el lagarto invasor ha prosperado no desplazando al nativo sino explotando el “nicho vacante” que resulta de aprovechar algunos espacios periurbanos y los espacios urbanos cerca de los humanos (Yang *et al.* 2012).

Este efecto ocurre con otras especies invasoras de anfibios que aprovechan la perturbación de origen antropogénico para realizar sus procesos vitales (Hagman & Shine 2006). Esta característica de hecho se ha estudiado como una capacidad novedosa y oportunista de los invasores que si bien no necesariamente los lleva a competir de manera agresiva, si les permite garantizar altas densidades (Kraus 2009).

Los pocos estudios que analizaron el efecto directo de los tipos de hábitats en la dimensión del nicho trófico de anfibios y reptiles han encontrado algún grado de cambio en la dieta entre hábitats (Falico *et al.* 2012). No obstante, si bien identificamos patrones de mayor amplitud y diversidad en ambientes periurbanos tanto para el lagarto nativo, como para el invasor, la diferenciación cuantitativa



en dietas no es drásticamente marcada, sin embargo puede tener algunas diferencias cualitativas en cuestiones relacionadas con la distribución de las presas con mayor importancia en las dietas de los lagartos. Como mencionamos anteriormente, en áreas urbanas el invasor presentó patrones de dieta similares a otros estudios, mientras que el nativo lo hizo en áreas periurbanas y esto está de acuerdo con estudios que revelan el uso y preferencia de nicho de los lagartos (Vitt *et al.* 2003; Peñuela 2010).

Los resultados de los análisis beta nos demuestran diferenciación entre áreas por recambio, donde los valores más altos de diversidad se dieron en ambientes periurbanos, esto puede estar explicado por la configuración de estos sitios, donde pueden contener elementos tanto de ambientes naturales, como ambientes urbanos que favorecen la riqueza y abundancia de presas (Iop *et al.* 2009; Datillo *et al.* 2011). Se ha documentado que una explicación ante los patrones altos de diversidad en un sitio determinado se debe a la diversidad de plantas determinada que puede tener el sitio (Rahbek 1995). El recambio que se da en las dietas de los lagartos es la respuesta a los cambios en los tipos de ambientes y las variaciones que esto conlleva, como la disponibilidad de alimentos, disponibilidad de microhábitats y cambios en variables ambientales entre otros (Baselga *et al.* 2018). Estas diferencias entre tipos de ambientes pueden intensificar los filtros ambientales para las especies típicas de algún sitio y limitar o atributos poblacionales (Santoandré *et al.* 2019), como por ejemplo los mosquitos, los cuales se pueden concentrar en cierto tipo de ambientes urbanos, atraídos por luces o por comida humana (Santos *et al.* 2019).

Al revisar otras investigaciones sobre los efectos de las invasiones biológicas encontramos grandes ejemplos de la amenaza que representan estos procesos, dentro de los cuales podemos mencionar dos casos particulares, Urbina-Cardona & Rosales (2005) encontraron disminución en la abundancia de las lagartijas nativas y un aumento de lagartos invasores del género de *Hemidactylus* en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Por otro lado, el trabajo planteado por Hoskin (2011) analizó los efectos de lagartos invasores, sobre los ecosistemas y especies nativas, donde concluyó en que se pueden dar



desplazamientos paulatinos con el transcurso de los años, hasta desaparecer las especies nativas de los hábitats ocupados por los invasores. Sin embargo, nuestros resultados muestran a la interacción por depredación como un nuevo proceso que puede conllevar a las extinciones locales de especies nativas (Montenegro 2009).

En conclusión, los ambientes actúan como un factor determinante en la diversidad y composición de la dieta, sin embargo algo destacable es que la similitud que tienen los dos lagartos es media-alta, comparte una buena porción del recursos, lo que nos indica que las especies además de estar coocurriendo en los dos ambientes también están coexistiendo. La coexistencia de especies puede verse limitada por interacciones ecológicas como la competencia interespecífica (Gotelli *et al.* 1997), sin embargo estos lagartos no se están afectando negativamente, sino que tienen un equilibrio en la repartición. Por tal razón, resulta necesario evaluar cómo se estructuran las interacciones de cada lagarto con sus presas para evaluar cual es el efecto que genera el invasor sobre las redes.



LITERATURA CITADA

Amat E., Vélez M., & Wolff M. (2008). Clave ilustrada para la identificación de los géneros y las especies de califóridos (Diptera: Calliphoridae) de Colombia. *Caldasia*, 30(1), 231-244.

Balcázar-Vargas M., Rangel-Ch O. & Linares-C E. (2000). Diversidad florística de la serranía de Las Quinchas, Magdalena medio (Colombia). *Caldasia*, 191-224.

Baselga A., Orme D., Villéger S., De Bortoli J., Leprieur F., Logez M. & Henriques-Silva R. (2018). Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. *Package 'betapart'*. *Version*, 1(1).

Bauer A., & Vindum V. (1990). A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proceedings of the California Academy of Sciences (USA)*.

Bolger D. & Case J. (1992). Intra-and interspecific interference behaviour among sexual and asexual geckos. *Animal Behaviour*, 44(1), 21-30.

Bolnick D. I. (2001). Intraspecific competition favours niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 410(6827), 463-466.

Bonfiglio F., Balestrin R. L., Cappellari L. H. (2006): Diet of *Hemidactylus mabouia* (Sauria, Gekkonidae) in urban area of Southeastern Brazil. *Biociências* 14: 107-111

Cai H., Gan C., Wang T., Zhang Z. & Han S. (2019). Once-for-all: Train one network and specialize it for efficient deployment. *arXiv preprint arXiv:1908.09791*.

Canyon D. V., & Hii, J. (1997). The gecko: an environmentally friendly biological agent for mosquito control. *Medical and veterinary entomology*, 11(4), 319-323.

Carvajal-Cogollo J. E., Castaño-Mora O. V., Cárdenas-Arévalo G., & Urbina-Cardona J. N. (2007). Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia*, 29(2), 427-438.

Case T. J., Bolger D. T., Petren K. (1994): Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical pacific. *Ecology* 75: 464-477.

Cattau C. E., Martin J. & Kitchens W. M. (2010). Effects of an exotic prey species on a native specialist: example of the snail kite. *Biological conservation*, 143(2), 513-520.



Cediel F. & Lozano-Florez A. J. (2020). Aves urbanas en zonas verdes del área metropolitana de Bucaramanga, Santander, Colombia: Urban birds in green zones of the metropolitan area of Bucaramanga, Santander, Colombia. *Ornitología Colombiana*, (18), 1-20.

Charles S. P. & Smith S. (2009). *Gonatodes vittatus* as Prey of *Hemidactylus palaichthus* and Potential Prey of *Scolopendra gigantea*. *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*.

Clarke K. R. & Warwick R. M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine ecology Progress series*, 216, 265-278.

Cole N. C. & Harris S. (2011). Environmentally induced shifts in behavior intensify indirect competition by an invasive gecko in Mauritius. *Biological Invasions*, 13(9), 2063-2075.

Cole N. C., Jones C. G. & Harris S. (2005). The need for enemy-free space: the impact of an invasive gecko on island endemics. *Biological Conservation*, 125(4), 467-474.

Crump M. L., Scott N. J., Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. C. & Foster M. S. (1994). Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. *Visual encounter surveys*, 364.

Dame E. A. & Petren K. (2006). Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific Island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behaviour*, 71(5), 1165-1173.

Das I. (2006) Snakes and Other Reptiles of Borneo. New Holland, London.

Dáttilo W., Sibinel N., Falcão J. D. F. & Nunes R. V. (2011). Ant fauna in a urban remnant of Atlantic Forest in the Municipality of Marília, State of São Paulo, Brazil. *Bioscience Journal*, 27(3), 494-504.

DeWitt T. J. & Scheiner S. M. (Eds.). (2004). *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford University Press.

Eguis Avendaño J. A. (2018). Evaluación de la ecología de *gonatodes vittatus* (lichtenstein, 1856) (squamata: sphaerodactylidae) en bosques secos estacionales en el Caribe Colombiano: cambios autoecológicos en un gradiente altitudinal.

Elton CS. (1927). Ecología animal. Macmillan Co., Nueva York.



Falico D. A., López J. A., Antoniazzi C. E. & Beltzer, A. H. (2012). Variación interpoblacional y ontogenética en la dieta de la rana llorona *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leiuperidae). *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(4), 1187-1193.

Fernández F. & Sharkey M. J. (2006). Introducción a los Hymenoptera de la Región. *Neotropical Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Humboldt, Colombia*.

Figueiredo V. A., Souza N. S., Anaissi J. S., Sanches P. R. & Costa-Campos, C. E. (2020). Diet of four lizards from an urban forest in an area of amazonian biome, eastern amazon. *Cuadernos de Herpetología*, 34.)

Garzón M. A. S. & Rojas C. A. L. (2000). Composición Florística Y Dinámica Sucesional De Bosque Primario Y Secundario De 10 y 20 Años En Tres Zonas Representativas Del Valle Medio Del Magdalena, Colombia. *Colombia forestal*, 6(13), 37-51.

González R. & Carrejo N. S. (1992). Introducción al estudio de los Diptera. *Centro Editorial Universidad de Valle. Cali, Colombia*.

Gotelli N. J. (1997). Competition and coexistence of larval ant lions. *Ecology*, 78(6), 1761-1773.

Griffiths R. A. & Mylotte V. J. (1987). Microhabitat selection and feeding relations of smooth and warty newts, *Triturus vulgaris* and *T. cristatus*, at an upland pond in mid-Wales. *Ecography*, 10(1), 1-7.

Hagman M. & Shine R. (2006). The biology, impact and control of cane toads: an overview of the University of Sydney's research program. *Science of Cane Toad Invasion and Control*.

Henkel WF, Schmidt W (1995) *Geckoes: biology, husbandry and reproduction*. Krieger Publishing, Florida

Herrera L. J. S. (2006). Ensayo de manejo del bosque secundario del Magdalena Medio en el corregimiento de Puerto Pinzón, municipio de Puerto Boyacá. *Colombia forestal*, 9(19), 45-60.

Higuera Rojas D. F., Eguis-Avendaño J. A., Peñuela-Díaz G. M., & Carvajal-Cogollo J. E. (2021). Reptiles and birds of Distrito de Manejo Integrado Cabo Manglares Bajo Mira-Frontera, Colombian Pacific. *Biota colombiana*, 22(2), 182-189.



Hodgkison S. & Hero J. M. (2003). Seasonal, sexual and ontogenetic variations in the diet of the 'declining' frogs *Litoria nannotis*, *Litoria rheocola* and *Nyctimystes dayi*. *Wildlife Research*, 30(4), 345-354.

Hoskin C. J. (2011). The invasion and potential impact of the Asian House Gecko (*Hemidactylus frenatus*) in Australia. *Austral Ecology*, 36(3), 240-251.

Hsieh T. C., Ma K. H. & Chao A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.

Iop L., Renier V., Naso F., Piccoli M., Bonetti A., Gandaglia A. & Gerosa G. (2009). The influence of heart valve leaflet matrix characteristics on the interaction between human mesenchymal stem cells and decellularized scaffolds. *Biomaterials*, 30(25), 4104-4116.

Johnson L. A. (1980). "When the Lizard Eats Pepper": The World Wars and African Literature. *Callaloo*, (8/10), 177-202.

Jost L. (2006). Entropy and diversity. In *Oikos* (Vol. 113, Issue 2, pp. 363–375). <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

Krebs C.J. (1999): *Ecological methodology*. 2nd ed. Menno Park, CA: Benjamin/Cummings.

Kraus F. (2015). Impacts from invasive reptiles and amphibians. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 75-97.

Lutinski J. A., Lopes B. C. & Morais A. (2013). Diversidade de formigas urbanas (Hymenoptera: Formicidae) de dez cidades do sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 13, 332-342.

Manicom C. & Schwarzkopf L. (2011) Diet and prey selection of sympatric tropical skinks. *Austral Ecol.* 36, 485–96.

Manicom C. (2010) Beyond abundance: The direct and indirect effects of predation (PhD thesis). 271 pp. James Cook University, Townsville.

Melo T. & Delabie J. (2017). Ecologia e conservação da biodiversidade de formigas em ambientes urbanos.

Menéndez Pedroso N. (2006). Abundancia y riqueza de dípteros asociados a fragmentos de diferente tamaño de bosque maulino y plantaciones de pino aladañas.



Montalto L. & Paggi A. C. (2006, December). Diversity of chironomid larvae in a marginal fluvial wetland of the Middle Paraná River floodplain, Argentina. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 42, No. 4, pp. 289-300). EDP Sciences.

Montenegro O. L. (2009). La conservación biológica y su perspectiva evolutiva. *Acta Biológica Colombiana*, 14, 255-268.

Moreno C. E., Barragán F., Pineda E. & Pavón N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.

Nagy K. (2021). Food requirements of wild animals: Predictive equations for free-living mammals, reptiles, and birds.

Newbery B. & Jones D. N. (2007) Presence of Asian house gecko *Hemidactylus frenatus* across an urban gradient in Brisbane: influence of habitat and potential for impact on native gecko species. In: *Pest or Guest: The Zoology of Overabundance* (eds D. Lunney, P. Eby, P. Hutchings & S. Burgin) pp. 59–65. *Royal Zoological Society of New South Wales*, Mosman.

Nordberg E. J., Murray P., Alford R. & Schwarzkopf, L. (2018). Abundance, diet and prey selection of arboreal lizards in a grazed tropical woodland. *Austral Ecology*, 43(3), 328-338.

Oliveira F. (2018). Efeitos de variações ambientais sobre o ajuste ecológico na espécie *Gonatodes humeralis* (GUICHENOT, 1855)(Squamata: Sphaerodactylidae) no Nordeste brasileiro.;

Oksanen J., Kindt R., Legendre P. & O'Hara R.B. (2006) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.8-1.

Pafilis P., Meiri S., Foufopoulos J., & Valakos E. (2009). Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften*, 96(9), 1107-1113.

Parker W. S. & Pianka E. R. (1976). Ecological observations on the leopard lizard (*Crotaphytus wislizeni*) in different parts of its range. *Herpetologica*, 95-114.

Pelegri N., Winemiller K. O., Vitt L. J., Fitzgerald D. B. & Pianka E. R. (2021). How do lizard niches conserve, diverge or converge? Further exploration of saurian evolutionary ecology. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 1-13.



Peñuela J., Velásquez J., Ojeda G., González L. A. & Ferrer, H. (2012). Hábitos alimentarios del lagarto *Gonatodes vittatus* (Lichtenstein, 1856) (Sauria: Gekkonidae) en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 29(1-2), 61-67.

Peñuela L., Castro F. & Ocampo-Peñuela N. (2011). Las Reservas Naturales del Nudo Orinoquía en su rol de conservación de la biodiversidad. Fundación horizonte Verde y Resnatur. Colombia. 104pp.

Petren K. & Case T. J. (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, 77(1), 118-132.

Pianka E. R. & Vitt, L. J. (2003). Lizards: windows to the evolution of diversity (Vol. 5). Univ of California Press.

Pianka E. R. (1973). The structure of lizard communities. Annual review of ecology and systematics, 4(1), 53-74.

Pisani G. & Villa, J. (1974). Guía de técnicas de preparación de anfibios y reptiles. Society for the study of amphibians and reptiles.

Pisani G. R. (1973). A guide to preservation techniques for amphibians and reptiles.

Powell R., Parmerlee Jr, J. S., Rice M. A. & Smith D. D. (1990). Ecological observations of *Hemidactylus brookii haitianus* Meerwarth (Sauria: Gekkonidae) from Hispaniola. *Caribbean Journal of Science*, 26, 67-70.

Rahbek C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, 200-205.

Rocha C. F. D. & Anjos L. A. (2007). Feeding ecology of a nocturnal invasive alien lizard species, *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnés, 1818 (Gekkonidae), living in an outcrop rocky area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67, 485-491.

Rojas Murcia L. E., Carvajal Cogollo J. E. & Cabrejo Bello J. A. (2016). Reptiles del bosque seco estacional en el Caribe colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta biológica colombiana*, 21(2), 365-377.

Santoandré S., Filloy J., Zurita G. A. & Bellocq M. I. (2019). Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *Forest Ecology and Management*, 437, 304-313.



Santos M. N., Delabie J. H. & Queiroz J. M. (2019). Biodiversity conservation in urban parks: a study of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Rio de Janeiro City. *Urban Ecosystems*, 22(5), 927-942.

Traveset A. & Santamaría L. (2004). Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular*, 251, 276.

Turchin P. (2003). Evolution in population dynamics. *Nature*, 424(6946), 257-258.

Urbina-Cardona, J. N., & Rosales, V. H. R. (2005). Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. In *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (pp. 191-207). GORFI.

Van Damme R. (1999). Evolution of herbivory in lacertid lizards: effects of insularity and body size. *Journal of Herpetology*, 663-674.

Vitt L. J. & Ohmart R. D. (1977). Ecology and reproduction of lower Colorado River lizards: II. *Cnemidophorus tigris* (Teiidae), with comparisons. *Herpetologica*, 223-234.

Vitt L., Caldwell J., Zani P. & Titus T. A. (1997). The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(8), 3828-3832.

Vitt L. J., Pianka E. R., Cooper Jr, W. E. & Schwenk K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162(1), 44-60.

Wickham H. & Grolemund, G. (2016). *R for data science: import, tidy, transform, visualize, and model data*. " O'Reilly Media, Inc."

Williams S. C. & McBrayer L. D. (2007). Selection of microhabitat by the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*: influence of ambient light and distance to refuge. *The Southwestern Naturalist*, 578-585.

Wolff Echeverri M. (2006). Insectos de Colombia. *Guía Básica de Familias*.

Yang D., González-Bernal E., Greenlees M. & Shine, R. (2012). Interactions between native and invasive gecko lizards in tropical Australia. *Austral Ecology*, 37(5), 592-599.



CAPITULO III.

Interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* con sus presas



Interacciones antagonistas depredador/presa: Redes tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* en áreas urbanas y periurbanas

Antagonistic predator/prey interactions: Food webs of *Gonatodes albogularis* and *Hemidactylus frenatus* in urban and peri-urban areas

Diego F. Higuera-Rojas¹, Juan E. Carvajal-Cogollo¹

1. Grupo Biodiversidad y Conservación, Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade, Programa de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Avenida Central del Norte 39-115, Tunja, Colombia.

RESUMEN

Las interacciones antagonistas se conocen como relaciones donde una especie se beneficia a costa de otra para llevar a cabo sus procesos vitales y son importantes para dilucidar patrones que siguen los depredadores con sus presas y la coexistencia de depredadores filogenéticamente emparentados. Evaluamos las interacciones antagonistas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* con sus presas, para comprender como se dan las interacciones interespecíficas de estos dos lagartos (nativo e invasor) en las áreas urbanas y periurbanas donde coexisten. Aplicamos búsquedas por encuentro visual y analizamos bajo el enfoque de redes de interacción los atributos de diversidad, organización y cohesión de las interacciones. Identificamos valores altos de interacción en las redes bipartitas para ambos lagartos. Para *H. frenatus* observamos patrones mixtos entre azarosos y levemente anidados, para *G. albogularis* encontramos patrones azarosos con preferencias por ciertos socios de interacción. Los atributos de las interacciones nos permitieron identificar que las interacciones de *H. frenatus* presentaron valores un poco más altos que el nativo. Esto se traduce biológicamente a que presenta interacciones más sólidas con características estables y resilientes ante cualquier factor tensionante que se pueda dar. Estos patrones están moldeados por valores de generalidad (IGP= 0.94), la generalidad fue de 0.9. Para *G. albogularis* identificamos que las interacciones presentaron patrones de mayor cohesión, los cuales indican que la están más estrechas y presentan una mayor complejidad, esto en términos ecológicos indica que son más especializadas y son susceptibles a cambios que se puedan dar en las generalidades de los ecosistemas. Estas interacciones



presentaron características especialistas dadas por valores especialistas como la centralidad 0,97 y el índice de especialización $d_{prime}=0,69$. De manera general identificamos que la especie invasora presentó patrones similares de interacciones comparadas con la nativa, por lo cual no evidenciamos efectos negativos de la presencia del invasor sobre los atributos de la nativa. Con base en los estimadores identificamos que las redes de interacción de los lagartos en los ambientes periurbanos presentaron valores más altos, lo cual nos indica una mayor complejidad con características de mayor solidez y estabilidad, donde aumentaron los estimadores de conexión y densidad de enlaces. Así mismo pudimos identificar el patrón de diferenciación de los atributos con respecto a la comparación a partir de los dos tipos de áreas. Estos hallazgos representan un aporte que complementa la teoría de redes antagonistas en la medida en que se aporta información acerca de cómo se estructuran las interacciones de las dos especies en distintas áreas, una con características más naturales y otra con un grado de transformación. Los lagartos demostraron que en lo que respecta a las interacciones y circulación de energía en el ecosistema se encuentra estable a pesar de la urbanización y la invasión biológica.

Palabras clave

Socios de interacción, niveles tróficos, especie generalista y especialista, competencia.

ABSTRACT

Antagonistic interactions are known as relationships where one species benefits at the expense of another to carry out their life processes and are important for elucidating patterns that predators follow with their prey and the coexistence of phylogenetically related predators. We evaluate the antagonistic interactions of *Gonatodes albogularis* and *Hemidactylus frenatus* with their prey, to understand how the interspecific interactions of these two lizards (native and invasive) occur in the urban and peri-urban areas where they coexist. We apply searches by visual encounter and analyze under the approach of bipartite type interaction networks. We identified high values of interaction in the bipartite networks for both lizards. For *H. frenatus* we observed mixed random and slightly nested patterns, for *G. albogularis* we found random patterns with preferences for certain



interaction partners. The *H. frenatus* network generated a high value of the General Proportion Index (IGP= 0.94), the generality was 0.9. For *G. albogularis*, it generated a high value of the General Proportion Index (IGP= 0.91), the generality was 0.88. This demonstrates the extent of the interactions and reaffirms the characteristics of generalist species. In general, we identified that the invasive species presented similar patterns of interactions compared to the native one, something to highlight is that the native one presented higher values of specialization of partners, which indicates the generation of preferences for a group of prey and this leads to increase the complexity of their interactions. Based on the estimators, we identified that the interaction networks of the lizards in peri-urban environments presented greater complexity, where the estimators of connection and link density increased. These findings represent a strong contribution to the topology of bipartite networks, the lizards showed that in terms of interactions and energy circulation in the ecosystem it is stable despite urbanization and biological invasion, however it would be correct to suggest that long-term monitoring is necessary to observe changes

Key words

Interaction partners, trophic levels, generalist and specialist species, competition.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones biológicas son la base de las relaciones tróficas de los organismos, estos procesos son precursores del flujo de la energía en un ecosistema (Thompson *et al.* 2012). El estudio de las relaciones tróficas permite comprender cómo se dan las interacciones y de qué tipo son (Memmott *et al.* 2000), como las relaciones antagónicas, donde una especie se beneficia de la otra como en la depredación, parasitismo o herbivoría (Memmott *et al.* 2000). Con estos enfoques se pueden comprender los procesos de estructuración de comunidades (Barraclough *et al.* 2015), procesos coevolutivos (Bascompte *et al.* 2007) y respuestas a las invasiones biológicas (Seibold *et al.* 2018). A partir de las interacciones se pueden hacer inferencias sobre el mantenimiento de la diversidad como la coexistencia de especies en una misma escala temporal y



espacial, estos atributos generan conocimiento sobre el uso de los recursos, la competencia y los papeles de las especies (Dehling 2018).

Existen varios enfoques de estudio de redes, como la evaluación macro de una red completa o por el contrario la evaluación de las relaciones de dos niveles tróficos como en este caso, la relación del depredador con sus presas (Bascompte *et al.* 2003). Para estas relaciones se usan las redes bipartitas y los principales atributos que se estudian son la diversidad y organización de las interacciones. Estos atributos se pueden medir por medio de parámetros como la conectividad, la distribución de enlaces, el anidamiento y la modularidad, estos proporcionan información sobre los procesos ecológicos y la robustez de las interacciones que se tejen entre las especies (Dehling 2018). Existen otros atributos complementarios que permiten realizar inferencias sobre la relación de las especies como la cohesión e importancia de interacciones. Estos se describen a través de la centralidad por grado, la dependencia, la fuerza de la especie y algunos índices para la especialización de especies, que al final describen los roles y la importancia de las especies en la red (Dehling 2018).

Un grupo con potencial para plantear los enfoques de redes y evaluar cómo se estructuran las interacciones son los lagartos, por medio de estos se han desarrollado hipótesis de índices tróficas y fisiológicas que han permitido llevar a cabo trabajos ampliamente reconocidos en la ecología (Pianka & Vitt 2003). Existen estudios que han evaluado la composición de la dieta de varias especies (Brown *et al.* 2017; Nagy *et al.* 2021), pero respecto al entendimiento de las interacciones la cifra es baja, a pesar de que pueden revelar gran información de las dinámicas en las cuales estos están vinculados (Ramírez-Ortiz *et al.* 2020).

Las redes de interacción se han estudiado ampliamente en múltiples modelos biológicos y distintos tipos de interacciones (Thompson *et al.* 2012), sin embargo las interacciones biológicas de especies nativas y exóticas no se han comparado y es que estas pueden causar impactos ecológicos a nivel de especie, comunidad y ecosistema, modificando las condiciones naturales de las relaciones (Vilá *et al.* 2011). La llegada de estas especies invasoras puede traer



presiones y amenazas sobre la fauna local, como el desplazamiento de las poblaciones nativas, afectar la dominancia y la productividad de la comunidad y disminuir la diversidad de especies en la comunidad invadida (Bais *et al.* 2003). Resulta importante abordar este tipo de relaciones para comprender el impacto ecológico de las especies invasoras en los taxones nativos, ya que se ha comprobado el traslado masivo de múltiples invasores (Pimentel *et al.* 2000).

Existen especies que son fáciles de moverse accidentalmente cargamentos por lo que tienen más probabilidades de invadir (Hoskin 2011). Un excelente modelo de estudio respecto a los efectos de la invasión es el lagarto *H. frenatus*, este es pequeño depredador que ha invadido a escala global (Hoskin 2011). Este tipo de especies se establecen y reproducen con éxito incluso sobre las especies nativas de modo que modifican las condiciones naturales de los ecosistemas que alcanzan (Cattau *et al.* 2010). Los invasores presentan características que les dan ventaja en los nuevos ambientes y sumado a su alta resistencia fisiológica se pueden adaptarse ante los cambios y condiciones de los nuevos ecosistemas (Hobbs & Mooney 2005).

Un precursor de las invasiones biológicas y la afectación de la biodiversidad es la transformación de hábitats a causa de la urbanización (Gilbert 2012). Este es un proceso de transformación de hábitats naturales en viviendas humanas o sitios de beneficio para el hombre como sembrados y caminos (McDonnell & Pickett 1993). A partir de esta se generan nuevos ambientes, donde principalmente predomina infraestructura construida donde se centra la concentración de humanos; y zonas periurbanas, las cuales son sitios transformados que presentan características de transformación, pero conservan algunas características naturales como cercas vivas, vegetación herbácea y árboles entre otros (Cai *et al.* 2019).

Existen trabajos que demuestran la alteración de las interacciones antagónicas, en las cuales se reduce la variabilidad y se amenaza la estabilidad (Dáttilo & Rico-Gray 2018). No se sabe a ciencia cierta, cómo los cambios en el paisaje moldean la estructura o diversidad de las interacciones entre especies,



hablando de antagonismos, existen pruebas de que los cambios de abundancias de huéspedes disponibles promueven que los hospederos cambien de huéspedes (Jonas & Joern 2008). Sin embargo, no se conoce de forma precisa qué ocurre sobre relaciones depredador presa.

Con base en el contexto anterior, planteamos el objetivo de evaluar las interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* con sus presas y si existen variaciones entre ambientes urbanos y periurbanos, para responder a las preguntas ¿Cuáles son las características de las interacciones antagonistas tróficas de *Gonatodes albogularis* y *Hemidactylus frenatus* (Gekkota:Squamata) en ambientes urbanos y periurbanos en un sector de la serranía de Las Quinchas, Colombia? ¿Se presenta variación de estas interacciones entre los dos tipos de ambientes? Como hipótesis planteamos que los atributos que estructuran las interacciones antagonistas de cada lagarto tales como la diversidad, la organización y la cohesión serán modificados negativamente por múltiples factores, entre los que están la urbanización creciente. Por lo tanto, esperamos que las redes de interacción de los lagartos en ambientes periurbanos sean más amplias y con mayor complejidad y por último discutimos sobre los efectos de la invasión de *H. frenatus* sobre *G. albogularis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Desarrollamos el trabajo en la región de vida tropical (Rangel 1991; Cuervo *et al.* 2007), específicamente los puntos de muestreo se establecieron en áreas urbanas y periurbanas del corregimiento de Puerto Pinzón ubicado a 178 m de elevación en la región del Magdalena Medio (Figura 11). El clima está mediado por una temperatura media anual es de 27 °C, con picos máximos de 29°C, así mismo la humedad relativa promedio es de 85% a mitad de año y finalizando el año aumenta hasta 89% (Garzón & Rojas 2000; Herrera 2006; IDEAM 2019).

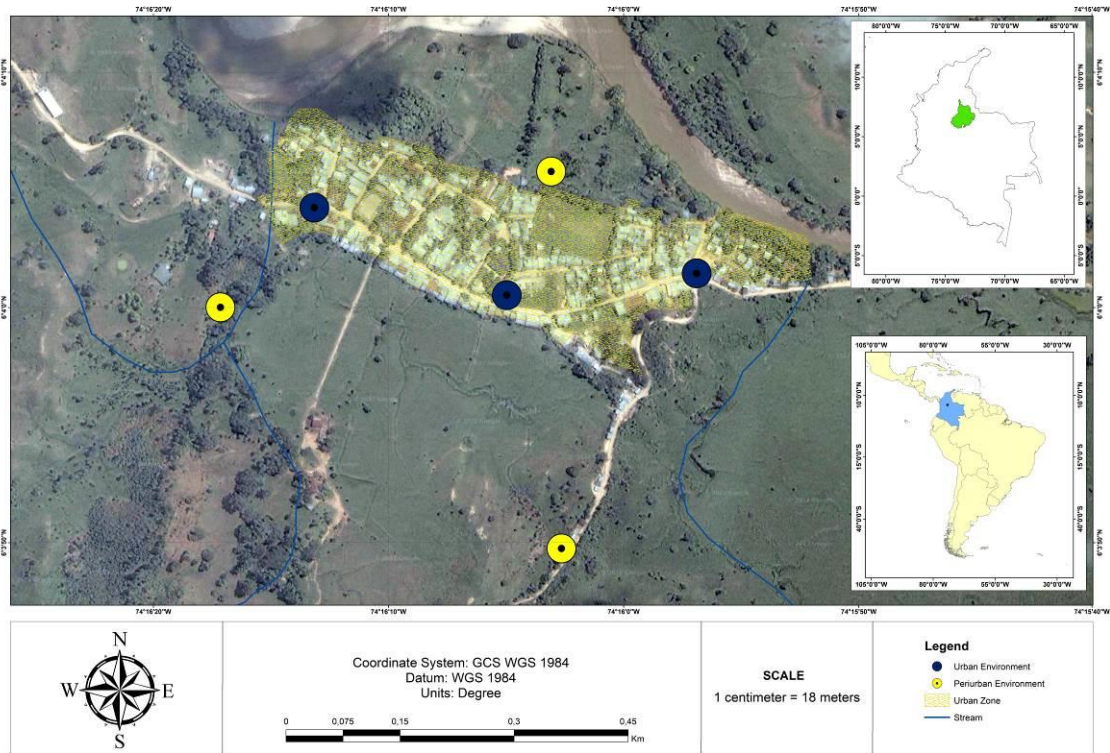


Figura 11. Localización de los sitios de muestreo en el Corregimiento de Puerto Pinzón.

El régimen de lluvias es bimodal-tetraestacional, con una precipitación promedio anual de 2070.2 mm, el periodo lluvioso se da entre abril y mayo, el segundo entre septiembre y noviembre (Garzón & Rojas 2000; Herrera 2006; IDEAM 2019). Respecto a la vegetación de la zona circundante, las familias con mayor riqueza en la zona son Polypodiaceae, Arecaceae, Poaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Fabaceae, Euphorbiaceae entre otras (Balcázar-Vargas *et al.* 2000; Garzón & Rojas 2000; Herrera 2006).

Escogimos el Corregimiento de Puerto Pinzón porque a pesar de ser un pequeño centro de aglomeración de población humana, la dinámica de crecimiento poblacional está incrementando debido al desarrollo, ganadero y dinamismo en la oferta de servicios de turismo natural y de extracción de recursos naturales. El incremento de la población de Puerto Pinzón se ve gradualmente en ascenso y se debe a procesos de migración a la comunidad de sitios aledaños a Puerto Boyacá, ya que todo este sector presenta actividades de la industria del petróleo y de actividades ganaderas (Carrera & Salas 1982).



Las principales actividades de la región han causado los cambios en el uso del suelo, dentro de estas están la ganadería, los cultivos donde predominan la yuca maíz, caña de azúcar y plátano, en algunos sitios se observan extensiones de cacao, algodón arroz y ajonjolí (Carrera *et al.* 1982; Garzón & Rojas 2000; Herrera 2006). Las actividades anteriores configuran los hábitats y permiten que se generen sitios emergentes aprovechables por distintos grupos faunísticos que se pueden adaptar a vivir en este tipo de ambientes.

El área urbana del sitio presenta edificaciones humanas en distintos materiales desde cemento y concreto hasta alojamientos de madera y bahareque, sus principales vías se encuentran destapadas, pero existen proyectos de pavimentación. En las inmediaciones del corregimiento podemos encontrar sitios abandonados de construcciones antiguas en desuso que representan sitios potenciales para el establecimiento de especies de lagartos (Pianka 1973). Por otro lado, en las áreas periurbanas existen zonas de sitios seminaturales como pastizales arborizados, cercas vivas, troncos y malezas (Carrera *et al.* 1982). En las zonas de alrededor se encuentran zonas naturales como predios para la conservación con porciones de bosques y la Reserva Natural de Aves El Paujil y el Parque Natural Regional Serranía de Las Quinchas (Urueña 2006).

La zona urbana la ubicamos en el centro del corregimiento e incluimos muestreos en habitaciones humanas en uso y habitaciones humanas abandonadas, con presencia de materiales de construcción y ruinas. Las zonas periurbanas las ubicamos en la zona perimetral del corregimiento (en las afueras), e incluimos dos zonas como pastizales arbolados, árboles aislados y cercas vivas. En cada zona, escogimos tres unidades de muestreo, cada área fue aproximadamente de 70 m², cada sitio estuvo separado una de otra como mínimo 200 m, lo cual es suficiente para garantizar la independencia espacial de las muestras, dado el *rango de hogar* de las especies (Peñuela *et al.* 2012; Das 2006).



Muestreos

Para la búsqueda de los lagartos seguimos el método de búsquedas por inspección visual (Crump & Scott 1994), donde realizamos recorridos en las áreas determinadas y revisamos los sitios potenciales identificados como microhábitats potenciales para los lagartos y realizamos captura manual de los individuos. Procuramos tener la misma proporción de muestreas entre lagartos en cada ambiente para reducir sesgos.

Para identificar las interacciones de los lagartos se realizó una descripción de la dieta de estos, por lo cual se recolectaron 128 individuos a los que se les extrajo el contenido estomacal (Artículo II, Tabla 1), 59 de *H. frenatus* y 69 de *G. albogularis*. Los individuos recolectados fueron sacrificados siguiendo los protocolos de Pisani & Villa (1974) y la recolección estuvo amparada bajo el permiso marco de recolección 724 de 2014 emitido por ANLA. Los individuos se depositaron en la colección de reptiles del Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

El análisis de los contenidos estomacales se realizó por medio de disección en el área del vientre derecho de los individuos siguiendo el método de Pisani (1973). La identificación taxonómica se realizó en el laboratorio de herpetología del grupo de investigación “Biodiversidad y Conservación de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia”. Para dar identidad de las presas de los lagartos los separamos en morfotipos identificados al nivel taxonómico más bajo posible por medio de claves dicotómicas (González & Carrejo 1992; Amat *et al.* 2008), y con consultas a expertos en el campo de la entomología. Las categorías de presas se denominaron con nombres de familias de artrópodos a excepción de algunos individuos cuya clasificación es extremadamente difícil y se dejaron en orden (Neuroptera e Isopoda) y Phylum (Mollusca).

Los estómagos con contenido identificable fueron 108, los restantes tenían material muy digerido o estaban vacíos. En síntesis, para *H. frenatus* evaluamos 44 contenidos estomacales, 19 de ambientes urbanos y 25 ambientes



periurbanos. Para *G. albogularis* evaluamos 64 contenidos, 28 de ambientes urbanos y 36 ambientes periurbanos.

Análisis de datos

La caracterización de las interacciones la realizamos a partir de las identidades taxonómicas determinadas para cada lagarto examinado tanto de la especie nativa, como la invasora. Calculamos estadísticos de tendencia central para observar la variación y tendencia de los datos. Con estas estimamos frecuencias de ocurrencias de presas y con base en estos datos realizamos un análisis descriptivo de cada una de las especies de lagarto con las presas por medio la librería *Tidyverse* (R Core Team 2013).

Para determinar la diversidad de las interacciones de los lagartos con sus presas calculamos los siguientes estimadores. Para cada lagarto estimamos el Índice de proporción general (IGP) como una medida del uso proporcional de recursos de las especies (con base en el promedio de presas por depredador). Los valores de este índice pueden oscilar entre cero (0) y valores superiores a uno (1), y pueden interpretarse como una dieta especializada o generalista. Así mismo aplicamos el índice de Generalidad el cual se basa de manera similar al IGP y permite identificar cual especie presenta valores más amplios de espectro dietario, estos los realizamos por medio de la función *species level* del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Calculamos el estimador de enlaces por especie, el cual representa la cantidad de enlaces que puede llegar a tener cada lagarto y las presas, junto con lo anterior obtuvimos la densidad de enlaces, estos estimadores los generamos por medio de la función *network level* del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008). A continuación de esto calculamos la densidad de interacciones, la cual representa la media del número de interacciones por especie siguiendo al mismo autor:

$$dC = \frac{L}{(A + P)}$$



Los anteriores parámetros los calculamos por medio de la función *networklevel*, índice="connectance" del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Calculamos el valor de Modularidad, la cual evalúa grados de especialización individual con base en la formación de subgrupos dentro de los nodos, es decir, evalúa si existe alguna preferencia de grupos de presas por parte de los lagartos, lo calculamos teniendo en cuenta los valores de enlaces para cada especie de lagarto con los análisis, donde se calculó Z_i de la siguiente manera:

$$Z_i = \frac{K_{is} - K_s}{SD_{ks}}$$

Donde K_{is} representa el número total de enlaces de todos los elementos con la especie, K_s representa los enlaces entre el tipo de elemento y los individuos de cada especie y SD_{ks} representa la desviación estándar del producto del total de enlaces y los enlaces de los individuos de cada especie. Para este análisis usamos los paquetes *Modular* (Marquitti *et al.* 2014) y *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008). Para validar estos valores calculamos el valor de la probabilidad de modularidad (*Likelihood*) y creamos un modelo con la evaluación de los módulos y submódulos. Esta validación la realizamos por medio de la función *computeModules* con el método "*DormannStrauss*", y con *steps* = 10000. A partir de la modularidad evaluamos la existencia de compartimentos en las dietas de los dos lagartos por medio de la función *compartment* del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Con el fin de evaluar la organización de las interacciones de los lagartos con sus presas calculamos los siguientes estimadores. La conectancia la cual representa la proporción de interacciones realizadas vs las posibles y la obtuvimos con el método simple (Bartomeus 2013):

$$C = \frac{L}{(A * P)}$$



Donde el número de presas (P), es dividido entre el número de individuos lagartos (A) y la cantidad de enlaces (S). Las interacciones potenciales (A x P).

Por otro lado, calculamos la distribución de enlaces normalizado la cual representa el número de interacciones individual y la medimos con el recuento simple del número de interacciones establecidas por un nodo (Lagartos-Presas), esta demuestra la influencia o potencial de una especie sobre las otras del nivel en el que se enfrentan, esta la calculamos por medio de la función *specieslevel* índice="normalised degree" del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Calculamos el Anidamiento y lo usamos para evaluar si existían agrupaciones por parte de algún componente de la interacción de cada lagarto, lo obtuvimos con el algoritmo NODF implementado en el programa *Aninhado* 3.0 (Guimarães y Guimarães 2006). Donde analizamos los datos de cada especie y las interacciones con el recurso dado en presas. Los valores de NODF oscilan entre 0 y 100, donde N toma valores próximos a 100 en matrices muy anidadas. La significancia de NODF la estimamos usando un procedimiento de Monte Carlo que generó un peso para el estimador transformado a una escala de 0 a 1.

Para evaluar la cohesión de las interacciones de los lagartos con sus presas calculamos los siguientes estimadores. La centralidad es la frecuencia de conexión, la evaluamos por medio del parámetro de centralidad de intermediación que registra valores de 0 menos conexiones a 1 con mayor conexión y cohesión entre los compañeros de interacción (Freeman 1977). este análisis lo obtuvimos por medio de la función "*centralprox*" del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008). Junto con lo anterior calculamos el grado de especialización de cada especie de lagarto por medio del índice *d prime* (Blüthgen *et al.* 2006), con base en las interacciones establecidas de una especie (de 0 a 1), para este índice necesitamos todas las interacciones para cada especie y lo calculamos por medio del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Estimamos Fuerza de las especies la cual mide el tamaño de las interacciones que establece una especie en este caso los lagartos con sus presas y viceversa. Junto con lo anterior calculamos la dependencia la cual describe la diferencia



entre las fuerzas de interacción entre los dos nodos. Finalmente realizamos un análisis para evaluar la correlación del grado y fuerza de las especies para observar la distribución de los datos. Los parámetros anteriores los realizamos por medio de las funciones *specieslevel* índice="species strength" y *cor(booth nivel)* del paquete *Bipartite* (Dormann *et al.* 2008).

Para identificar si existían diferencias estadísticamente significativas de las interacciones de cada lagarto y entre ambientes, usamos matrices de abundancias de interacciones de cada especie de lagarto y aplicamos el análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2001) con 9999 permutaciones con efectos fijos como la especie del lagarto (dos niveles) y el tipo de ambiente (dos niveles), factores aleatorios como sustrato (cinco niveles), incidencia de luz (cuatro niveles) y humedad (cuatro niveles) y un factor anidado el tipo de ambiente entendido como los distintos sitios de un ambiente (tres niveles), cabe recalcar que la suma de cuadrados que se aplicó fue de tipo 3 predeterminada o de forma estandar. Para lo anterior usamos la función *adonis* en el paquete *Vegan* (Oksanen *et al.* 2018). Los datos los estandarizamos por medio de la doble estandarización de Wisconsin, y usamos la medida de disimilitud de Bray-Curtis.

RESULTADOS

Las cifras generales de presas (socios de interacción), que identificamos para los lagartos fueron de 161 para *H. frenatus* y de 164 para *G. albogularis*. La mayor frecuencia de ocurrencia de socios de los lagartos la obtuvieron presas de la familia Formicidae para *H. frenatus* y *G. albogularis* con 47.5% y 68.1%, valores de respectivamente. Identificamos valores altos de interacción entre los dos nodos de las redes bipartitas para ambos lagartos (Figura 12). para *H. frenatus* observamos patrones mixtos, donde percibimos patrones azarosos y levemente anidados. Para *G. albogularis* encontramos patrones azarosos con preferencias por ciertos tipos socios.

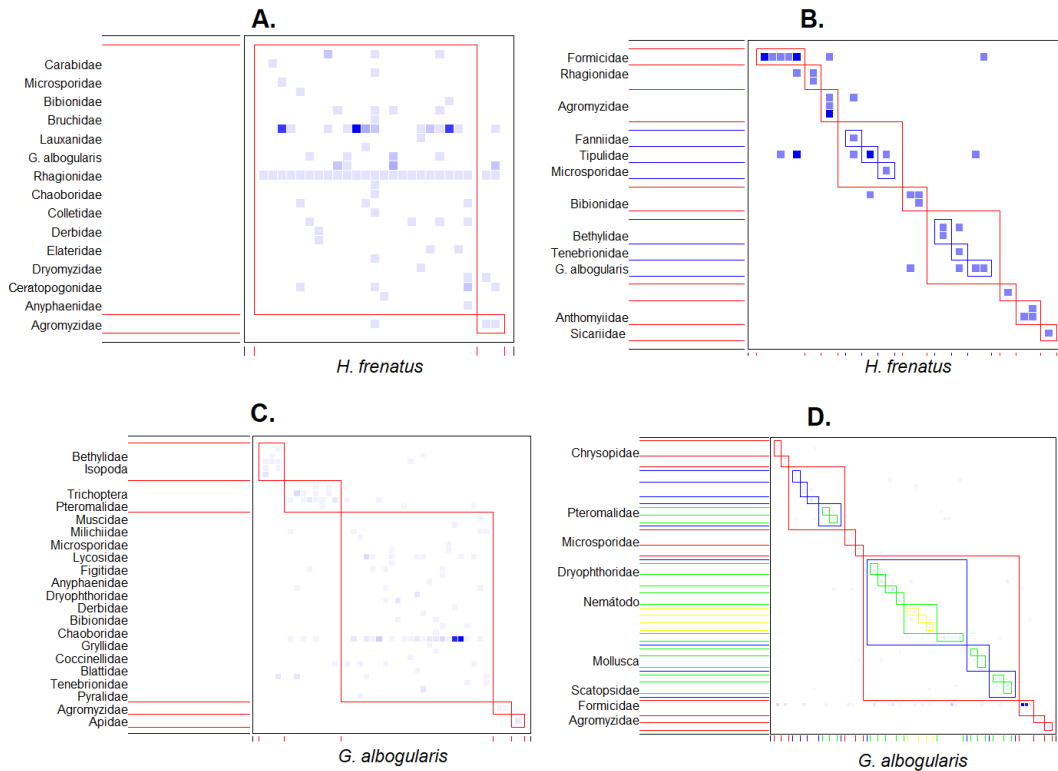


Figura 13. Diagramas de la modularidad sobre la red bipartita enfrentando los dos nodos. A. Diagrama simple de la red inicia de *H. frenatus*. B. Diagrama entrenado de la red con la probabilidad para *H. frenatus*. C. Diagrama simple de la red inicia de *G. albogularis*. D. Diagrama entrenado de la red con la probabilidad para *G. albogularis*.

La conectancia de la red para cada individuo de *H. frenatus* con sus presas fue de 0.12, con un anidamiento de 33.94 (peso 0.42). Para *G. albogularis*, la conectancia fue de 0.070 y el anidamiento fue de 10.09 (peso 0.20). La centralidad de *H. frenatus*, basados en las interacciones con las presas fue de 0.95 y de 0.97 para *G. albogularis*. Por su parte el estimador de especialización del lagarto invasor fue medio ($d_{prime}=0.6589$) y obtuvimos valores de dependencia para los socios-presa de las familias Formicidae (1), Milichiidae (1), y Tipulidae (1). De igual manera para *G. albogularis* el estimador de especialización fue medio ($d_{prime}=0.69$) y obtuvimos dependencia para Formicidae.

La Distribución de los enlaces de la red para *H. frenatus* nos arrojó valores para Formicidae de 0.52 y de 0.16 para Apidae, Bethylidae, Ceratopogonidae y *G. albogularis* respecto, las demás presas nos dieron un valor mínimo de 0,08. La



Fuerza de *H. frenatus* en la red bipartite con sus presas fue en promedio 1.5; Las presas con mayor fuerza fueron Formicidae 5.52, Bethylidae 1.5, Lycosidae 1.14, Ceratopogonidae 1.02, *G. albogularis* 1.03. (Figura 14). Por su parte para *G. albogularis* la distribución de enlaces de nos arrojó valores para Formicidae (0.33), Tipulidae (0.27) y Lycosidae (0.22). La Fuerza de *G. albogularis* con sus presas fue en promedio 1.5. Las presas con mayor fuerza fueron Formicidae (8.8), Tipulidae (3.45), Lycosidae (1.79). Al final obtuvimos la representación de correlación de las presas (Figura 14).

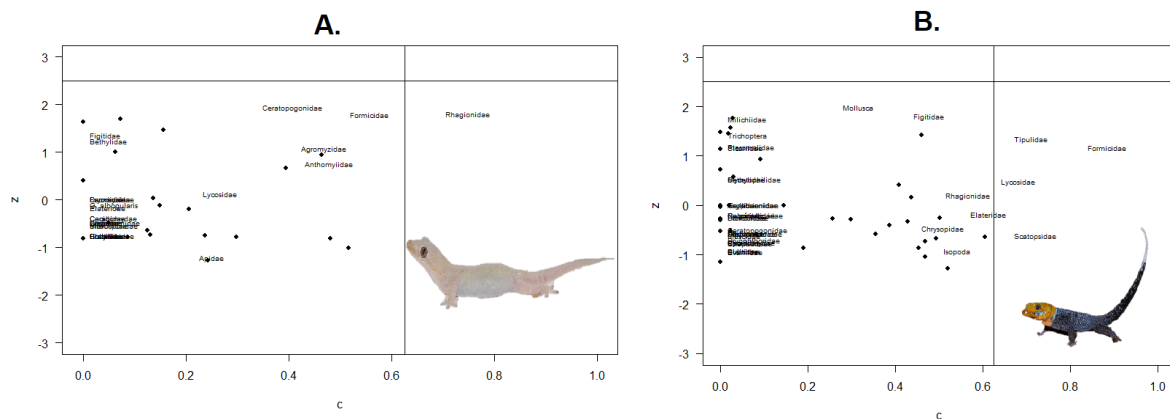
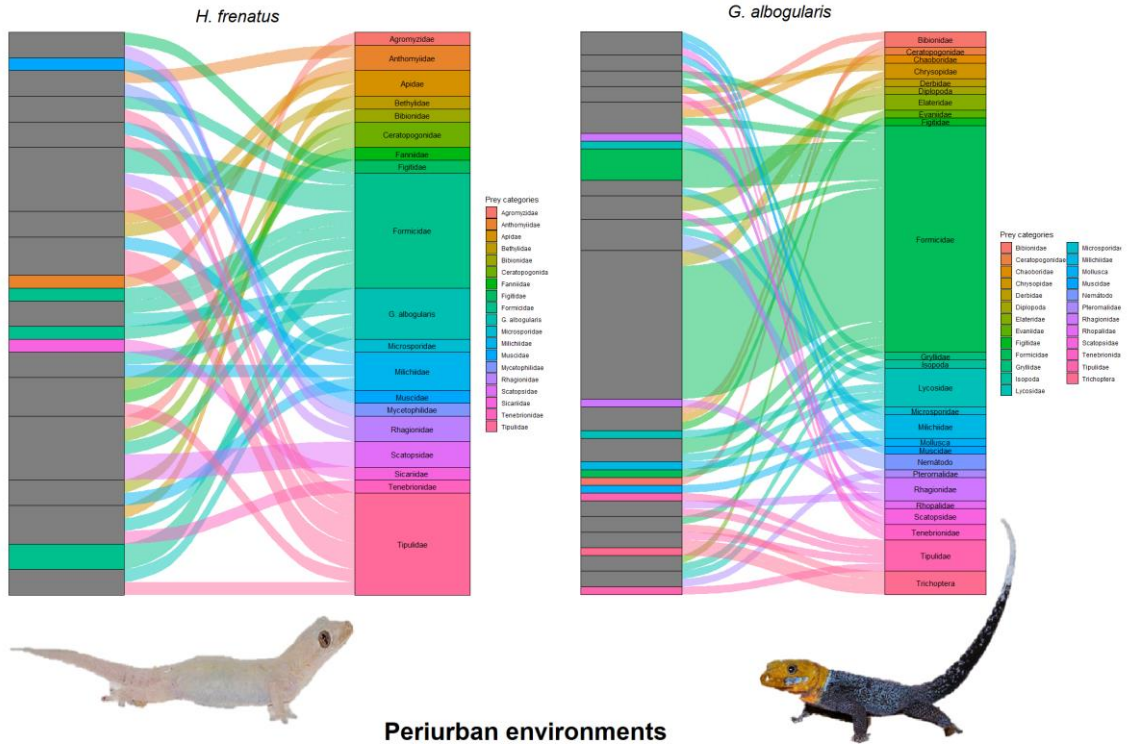


Figura 14. Gráfica de la distribución de los datos con base en la correlación del grado y fuerza de las especies

Al descomponer las redes por tipo de ambiente encontramos patrones de asociación similares (Figura 15). Identificamos 44 socios de interacción de *H. frenatus* ambientes urbanos y 117 en ambientes periurbanos. Para *G. albogularis* identificamos 72 socios de interacción en ambientes urbanos y 92 en ambientes periurbanos. En ambientes urbanos para *H. frenatus* encontramos valores altos de interacción entre los dos nodos, se presentan enlaces azarosos con bajo compartimento. Observamos patrones de dependencia para algunas presas como Formicidae (1) y Tipulidae (1), las demás presas presentaron valores de 0. Para *G. albogularis* encontramos valores altos de interacción entre los dos nodos, se perciben altas conexiones; sin embargo, se presentan enlaces azarosos con patrones modulares hacia un grupo de socios. Observamos dependencia para presas Formicidae (1), las demás presas presentaron valores de 0.



Urban environments



Periurban environments

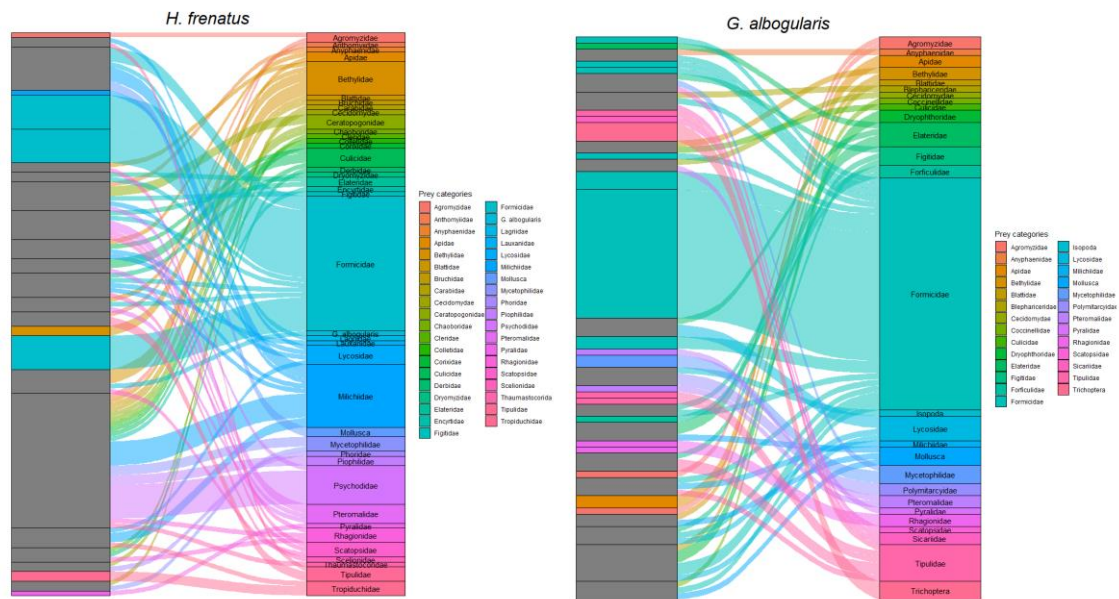


Figura 15. Redes de interacción bipartitas. Parte superior Interacciones antagonistas de *H. frenatus* y *G. albogularis* con sus presas en ambientes urbanos. Parte inferior Interacciones antagonistas de *H. frenatus* y *G. albogularis* con sus presas en ambientes Periurbanos.

Para los ambientes periurbanos identificamos patrones mixtos con altas conexiones para los dos lagartos, sin embargo observamos un cambio en la conectividad, donde aumentaron los valores del promedio y densidad de enlaces y conexiones pero conservado la misma distribución (Tabla 3).



Tabla 3. Parámetros de las redes de cada lagarto en cada tipo de ambiente.

Parámetros de las redes	Ambientes urbanos		Ambientes periurbanos	
	<i>H. frenatus</i>	<i>G. albobularis</i>	<i>H. frenatus</i>	<i>G. albobularis</i>
índice de proporción general <i>IGP</i>	0,92	0,89	0,76	0,79
Generalidad	0,89	0,88	0,91	0,89
Promedio enlaces	2,32	2,88	3,00	3,41
Densidad enlaces	2,9	2,52	4,01	2,75
Modularidad	0,62	0,678	0,56	0,376
Probabilidad Modularidad likelihood	0,621	0,683	0,63	0,621
Compartimentos	7	5	1	1
Compartimentos probabilidad	9	3-3 Submódulos	9	3-3 Submódulos
Conectancia	0,01	0,071	0,54	0,59
Anidamiento	10,84	8,71	13,98	8,65
Peso anidamiento	0,15	0,11	0,39	0,02
Centralidad	0,8721	0,7912	0,8956	0,8123
Especialización <i>dprime</i>	0,4589	0,7124	0,5245	0,7231

En síntesis no encontramos diferencias estadísticamente significativas entre las interacciones de cada lagartos ($F= 0.062$, $df 2.7$, $p= 0.05$). Por otro lado, para las interacciones y con respecto a variaciones entre tipo de ambiente si encontramos diferencias estadísticamente significativas ($F=0.004^*$, $df 1$, $p = 0.05$).

DISCUSIÓN

Encontramos patrones similares en las interacciones de cada lagarto con sus presas. No obstante identificamos un número mayor de socios de interacción para el lagarto nativo *G. albobularis* generando mayor complejidad en sus interacciones y demostrando que existe una competencia igualitaria por el recurso y no una segregación como se había comprobado en otros estudios (Huey & Pianka 1983). La introducción de especies exóticas tenía un papel preponderante en las interacciones de las nativas, aumentando la competencia y el uso del recurso era un factor limitante (Traveset & Santamaría 2004). No obstante, en nuestros en resultados tanto el invasor como el nativo tuvieron valores similares, demostrando un grado de competencia y partición de recursos de manera que ambas especies sobreviven. Cabe recalcar que sería preciso en la medida de lo posible evaluar las densidades de geckos nativos antes y después de la colonización por *H. frenatus*, o cualquier sitio urbano que aún no haya sido invadido para observar los cambios que se puedan generar por la invasión.



A partir de la evidencia de las redes pudimos identificar que *G. albogularis* presenta mayor complejidad en sus interacciones al presentar grados de especialización hacia cierto grupo de socios (centralidad 0,97; $d_{prime}=0,69$). Este patrón puede estar relacionado con las dinámicas de forrajeo de cada lagarto (Pianka 1973), mientras el invasor presenta tipos de forrajeo mixto, ya que puede ser explosivo en sus búsquedas o simplemente quedarse a esperar por sus presas, donde se pueden observar los patrones generalistas, el nativo selecciona sus presas y las explota con calma, lo cual puede estar moldeado por los patrones especialistas. Lo anterior permite que en los dos ambientes las redes sean estables.

Varios trabajos han demostrado que el taxón invasivo ejerce sus efectos negativos a través de varios mecanismos, incluida la depredación como se indicó anteriormente (Higuera-Rojas & Carvajal-Cogollo in press); otros de mecanismos son la transferencia de parásitos y la competencia de explotación por el alimento (Hoskin 2011). Sin embargo, la interferencia directa en el comportamiento es el mecanismo identificado con mayor frecuencia como fundamental para el impacto de *H. frenatus* en los taxones nativos. A partir de este mecanismo se ha informado que excluye competitivamente taxones nativos de los sitios de refugio diurnos (Case *et al.* 1994; Cole *et al.* 2005). Recomendamos que estos enfoques deben ser explorados a profundidad con estudios comportamentales, ya que como mencionamos anteriormente nuestros resultados no demuestran dicha afectación sobre el lagarto nativo *G. albogularis*, incluso resultaría necesario seguir el enfoque utilizado en este trabajo para aplicarlo en sitios donde existe escasez de recursos, ya que algunos autores mencionan que los efectos negativos del invasor pueden ser mayores cuando los recursos son limitados (Cole & Harris 2011).

Un hallazgo importante ante la evidencia encontrada en las redes es que los dos lagartos son piezas fundamentales en la circulación de energía tanto en ambientes urbanos como periurbanos, esto demuestra que el ecosistema se encuentra en balance en cuestiones de control de poblaciones de insectos a



pesar de tener factores tensionantes como la urbanización y la invasión biológica (Tylianakis & Morris 2017; Dáttilo & Rico-Gray 2018). El lagarto nativo genera un aporte en la macro red enfocando sus esfuerzos en el consumo y control de individuos del orden Hymenoptera en gran medida. Mientras que el lagarto invasor centra sus esfuerzos en consumo y control de individuos de órdenes abundantes como Diptera e Hymenoptera. Sería importante evaluar que pasaría con el balance de las redes si alguno de los dos lagartos desapareciera, para comprender si sólo una especie podría cumplir con el trabajo que actualmente desarrollan las dos, teniendo claro que el papel de una especie es invasora y la otra nativa.

La alta generalidad en las redes se puede deber a los patrones alimenticios de algunos lagartos, donde se han identificado como consumidores masivos de artrópodos y se ha documentado que las interacciones con sus presas se basan en una dieta de individuos poco rentables, pero en masa o agrupados, como las hormigas (Carretero 2004), o las mosquitos (Brown & Pérez Mellado 1994). La generalidad, el anidamiento y los valores bajos de modularidad que obtuvimos sugieren una leve especialización individual a nivel de grupos para cada especie. Esto significa que puede existir menor afectación a cambios en la disponibilidad de recursos (Araújo *et al.* 2008), los atributos amplios de sus interacciones conducen a una heterogeneidad funcional intrapoblacional (Araújo *et al.* 2008), por lo que pueden consumir lo que haya disponible en el ecosistema, adaptándose a los cambios.

Los valores altos de *IGP* y generalidad para los dos lagartos indican patrones altos en generalistas representados en una gran amplitud para el establecimiento de socios de interacción, en la literatura estas especies son denominadas centros o supergeneralistas, tiene muchos socios de interacción (Jordano *et al.* 2003; Bascompte & Jordano 2014). En las redes bipartitas, esto tiene una implicación importante, ya que conduce a una asimetría en la especialización de los compañeros de interacción (presas); un núcleo de especies generalistas (depredador) interactúa tanto con los generalistas como con los especialistas del



otro nivel trófico (presas), mientras que los especialistas del nivel trófico superior (depredador) interactúan con los generalistas del otro nivel trófico (presas).

Los valores de centralidad altos demuestran que las redes son sólidas y muy conectadas. El lagarto nativo *G. albogularis* tuvo valores más altos lo cual es un resultado llamativo, porque se ha conocido en otros estudios que *H. frenatus*, genera efectos negativos sobre los lagartos nativos desplazándolos (Hoskin 2011). Sin embargo para este caso se pudo observar que existe la competencia y la depredación del nativo por parte del invasor pero aun así los nativos se mantienen y tienen una amplia variedad de interacciones de manera sólida y diversa.

Obtuvimos valores bajos de anidamiento, aunque significativos ecológicamente hablando, ya que brindan una visión profunda de la naturaleza de las interacciones individuales de cada especie de lagartos y cómo se establecen los enlaces, algunos autores comentan que una mayor conectividad y anidamiento minimizan las coexistencias (Thébault & Fontaine 2010) y aumenta la competencia interespecífica (Bastolla *et al.* 2009), caso contrario a lo que registramos con nuestros resultados.

La modularidad media baja nos indicó una baja la propensión de los individuos de cada lagarto a formar subconjuntos de interacción. Inclusive al calcularse un modelo probabilístico observamos tendencias a formarse módulos, pero en una baja proporción para el lagarto nativa, lo cual representa la susceptibilidad que pueden tener estas redes si llega a existir alteraciones. Encontramos valores bajos de anidamiento y modularidad al mismo tiempo, esto caracteriza a los patrones mixtos (Costa *et al.* 2021). Lo anterior se puede deber a variaciones extrínsecas como los colapsos demográficos de las presas de interacción (Moleon *et al.* 2014), variación estacional de la disponibilidad de las presas (Pires & De Melo 2020) y niveles de competencia interespecífica (Tinker *et al.* 2012).

El estimador de especialización que obtuvimos fue medio para las dos especies, al ser generalistas, pueden existir patrones oportunistas o especialistas de



selección o preferencia de alguna presa, esto está relacionado con la amplitud de las interacciones y la gran diversidad de socios. Obtuvimos un valor mayor para *G. albogularis*, donde podemos identificar un patrón o nivel de especialización de esta especie por algunas presas en especial, como los himenópteros, resultados concordantes con otros trabajos (Vitt *et al.* 1997; Vitt *et al.* 2003; Peñuela 2010; Eguis-Avenidaño 2018). Como evidenciamos en el valor de la dependencia el cual sólo se generó para este tipo de especies. Esto se reafirmó por medio de la correlación del grado y fuerza de las especies, la cual muestra la distribución de los datos. A partir de esta pudimos identificar que los socios de los lagartos que presentan valores por fuera de los límites están directamente relacionados y se consideran conectores importantes en las redes (Olesen *et al.* 2006). Estos pueden representar piezas importantes en la diversificación de conexiones con distintos niveles tróficos, sin embargo para evaluarlo es necesaria una evaluación de la macro red desde niveles altos a niveles bajos en las redes, para evaluar el papel de estas especies.

Respecto a la presencia de una especie invasora y su implicación sobre las redes, no encontramos efectos adversos o negativos sobre la estructuración de las interacciones del lagarto nativo, a diferencia de otros estudios donde se comprobó que en las redes con algún invasor generó efectos negativos y disminución en la conectividad de especies nativas (Woodward & Hildrew 2001).

Al hacer un contraste de resultados por ambientes identificamos patrones diferenciales para cada lagarto, encontramos atributos más amplios en sitios periurbanos. La posible explicación puede ser debido a que en estos ambientes se presentan condiciones mixtas con elementos urbanos y naturales. Otras investigaciones denominan a los ambientes periurbanos como zonas de altos valores de riqueza y abundancia de insectos (Lutinski *et al.* 2013; Santos *et al.* 2019), de manera que estos ambientes proveen una mayor disponibilidad de alimento como se observó en el capítulo II.

Una variable que puede afectar la riqueza y abundancia de presas es que en ambientes urbanos el humano considera a los socios de interacción como plagas



y en muchos escenarios trata de eliminarla o controlarlas por lo que la disponibilidad disminuye (González-Castillo et al 2012). Junto con lo anterior la reducción de la estructuración compleja de la vegetación en sitios urbanos (Le et al. 2019) limita la disponibilidad de refugio para las presas, aumentando las tasas de encuentro por los lagartos, así mismo concordamos en el postulado de que especies de lagartos y anfibios, representan piezas de control biológico (Attademo et al. 2005). El cambio en el uso de la tierra puede ser un factor clave, ya que la fragmentación de cobertura vegetal puede eliminar a especies de plantas altamente competitivas (Johnson & Miyanishi, 2007), lo cual genera un efecto en cascada sobre la red, donde la energía libre queda disponible para plantas de crecimiento rápido (Battles et al. 2013), lo que a su vez representa que el número de insectos herbívoros aumente generando así una alta disponibilidad de presas (Vázquez et al. 2009).

Identificamos interacciones más amplias y sólidas para el lagarto invasor en ambientes periurbanos, lo cual es un resultado destacable debido a que la especie ha sido asociada históricamente a los ambientes urbanos (Hoskin 2011), no obstante sus características de depredador invasor le han permitido avanzar a ambientes periurbanos con elementos del paisaje naturales. Por el lado de *G. albogularis* obtuvimos valores altos en ambientes periurbanos incluso por encima de sus propios valores en ambientes urbanos y los del invasor en sitios urbanos, lo cual demuestra su alta capacidad de competir con el invasor de manera fructífera en ambientes más naturales, a diferencia de lo que se ha documentado en competencia de algunos congéneres con lagartos invasores (Cole et al. 2005; Dame & Petren 2006).

En sitios urbanos las interacciones de los dos lagartos con sus presas tienen valores más altos respecto a su condición de generalistas de acuerdo con los índices y estimadores de enlaces, siguiendo el patrón del lagarto invasor un poco más generalista que el nativo. Esto demuestra algo contrario a lo que se esperaba, ya que se había documentado en otros estudios que los ambientes urbanos representaban escenarios de mayor proliferación de presas como los



insectos, debido a la atracción por los humanos, ya sea por restos de comida o por luces de habitaciones humanas (Santos *et al.* 2019). Otro factor importante de mencionar respecto a esta variación de los resultados a partir del ambiente puede ser lo propuesto por Kassen (2002), el cual menciona que los ambientes heterogéneos como los periurbanos los cuales presentan características tanto de ambientes naturales como urbanos exhiben una estrategia más generalizada o diversa de recursos que los homogéneos como los urbanos o los naturales (Kassen 2002).

Por otro lado, los estimadores de conectancia, anidamiento y modularidad fueron similares, variaron levemente pero mantuvieron un patrón similar, sin embargo detectamos que fueron un poco más altos en ambientes urbanos, esto tiene que ver con la condiciones de los ambientes urbanos y el número de socios de interacción de cada lagarto en estos sitios. La urbanización afecta directamente y reconfigura las condiciones naturales, por lo que alteran las interacciones y modifican los atributos con respecto a los de los sitios periurbanos dando así complejidad a los ambientes urbanos y como se mencionó anteriormente la disponibilidad de recursos se vuelve más variable debido a tener en mayor proporción elementos de habitaciones humanas de manera que los recursos disponibles son más homogéneos (Kassen 2002).

En síntesis, al comparar los atributos de las interacciones de los lagartos no encontramos diferencias estadísticamente significativas entre ellos, pudimos identificar algunas diferencias ecológicas respecto a los socios y la conformación de las interacciones. Por otro lado, al comparar las interacciones de los lagartos entre ambientes encontramos diferencias estadísticamente significativas. El tipo de ambiente promueve la complejidad de las interacciones, junto con eso observamos diferencias ecológicas, donde los parámetros de redes demostraron atributos más amplios en ambientes periurbanos dando más complejidad a los urbanos. Sumado a lo anterior, la teoría de nicho predice que los ambientes heterogéneos pueden favorecer a las especies generalistas, mientras que los homogéneos favorecen a los especialistas (Refsnider *et al.* 2019), encontramos



que para los lagartos en el caso del invasor generalista obtuvo valores más altos en ambientes heterogéneos mientras que para el nativo, un poco más especialista tuvo valores altos en los heterogéneos, no concordando con el estudio anterior.

En conclusión nuestros resultados demuestran que no existe afectación en la competencia de ningún lagarto en los ambientes, estos hallazgos sugieren que el invasor ha prosperado sin desplazar al lagarto nativo y que existe una partición de socios de interacción asociada al uso del recurso disponible. Los dos tipos de ambientes tuvieron un factor diferencial en la estructuración de las interacciones. Finalmente es de destacar que sorprendente la capacidad del nativo, a pesar de estar competitivamente en desventaja morfológica y ecológica frente a *H. frenatus*, tiene alta capacidad de interacción y de prevalencia en el ecosistema. Es de recalcar que es de vital importancia monitorear este tipo de redes a largo plazo, ya que las condiciones de los ecosistemas cambiantes junto con dinámicas de variación en las presas pueden afectar las condiciones de estructura de las redes. Así mismo se ha comprobado en la literatura que las invasiones a largo plazo son piezas precursoras de las extinciones locales de fauna nativa, por lo que el tiempo representa un factor promotor del cambio, al no observar los efectos negativos de la invasión sobre las interacciones resulta importante evaluar los filtros que están moldeando esta competencia de esta manera y el porque no se dan los efectos negativos sobre el nativo.

LITERATURA CITADA

Amat E., Vélez M. C. & Wolff M. (2008). Clave ilustrada para la identificación de los géneros y las especies de califóridos (Diptera: Calliphoridae) de Colombia. *Caldasia*, 30(1), 231-244.

Anderson M. J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58(3), 626-639.

Araújo M. S., Guimaraes Jr, P. R., Svanbäck R., Pinheiro A., Guimarães P., Reis S. & Bolnick D. (2008). Network analysis reveals contrasting effects of



intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7), 1981-1993.

Attademo A. M., Peltzer P. M. & Lajmanovich R. C. (2005). Amphibians occurring in soybean and implications for biological control in Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment*, 106(4), 389-394.

Bais H. P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R. M. & Vivanco J. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 301(5638), 1377-1380.

Balcázar-Vargas M. P., Rangel-Ch J. O. & Linares-C E. L. (2000). Diversidad florística de la serranía de Las Quinchas, Magdalena medio (Colombia). *Caldasia*, 191-224.

Barraclough T. G. (2015). How do species interactions affect evolutionary dynamics across whole communities?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 25-48.

Bartomeus I. (2013) Understanding linkage rules in plant-pollinator networks by using hierarchical models that incorporate pollinator detectability and plant traits. *PLoS One* 8:e69200

Bascompte J. & Jordano P. (2008). Redes mutualistas de especies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.

Bascompte J., Jordano, P., Melián C. J., & Olesen J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.

Bascompte J., & Jordano P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567-593.

Bastolla U., Fortuna M. A., Pascual-García A., Ferrera A., Luque B. & Bascompte J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018-1020.

Battles A., Whittle T., Stehle C.H., Johnson M. (2013). Effects of human land use on prey availability and body condition in the green anole lizard. *Anolis carolinensis*. *Herpetol. Conserv. Biol.* 8, 16–26.

Blüthgen N., Menzel F. & Blüthgen N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 9.



Brown T., Mayron F., Clayson M. 2017. *Hemidactylus frenatus* (Asian House Gecko). Diet. *Herpetological Review* 48:645–646.

Brown P., & Pérez-Mellado V. (1994). Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology*, 427-434.

Cai H., Gan C., Wang T., Zhang Z. & Han S. (2019). Once-for-all: Train one network and specialize it for efficient deployment. *arXiv preprint arXiv:1908.09791*.

Carrera E., Salas J., Rodriguez H., Arevalo D., Molina C., Forero J. & Alvarez D. (1982). Estudio general de suelos de la parte occidental del departamento de Boyacá. *IGAC. Subdirección Agrológica. Bogotá, DC*.

Carrera E., J. Salas H. Rodriguez D. Arevalo C. Molina J. Forero & Alvarez D. (1982). Estudio general de suelos de la parte occidental del departamento de Boyacá. *IGAC. Subdirección Agrológica. Bogotá, D.C.*

Carretero M. A. (2004). From set menu to a la carte. Linking issues in trophic ecology of Mediterranean lacertids. *Italian Journal of Zoology*, 71(S2), 121-133.

Case T. J., Bolger D. T., Petren K. (1994): Invasions and competitive displacement among house geckos in the tropical pacific. *Ecology* 75: 464-477.

Cattau C. E., Martin J., & Kitchens W. M. (2010). Effects of an exotic prey species on a native specialist: example of the snail kite. *Biological conservation*, 143(2), 513-520.

Cole N. C., & Harris S. (2011). Environmentally-induced shifts in behavior intensify indirect competition by an invasive gecko in Mauritius. *Biological Invasions*, 13(9), 2063-2075.

Cole N. C., Jones C. G. & Harris S. (2005). The need for enemy-free space: the impact of an invasive gecko on island endemics. *Biological Conservation*, 125(4), 467-474.

Costa N. L., de Lima M. D. & Barbosa R. (2021). Evaluation of feature selection methods based on artificial neural network weights. *Expert Systems with Applications*, 168, 114312.

Crump M. L., Scott N. J., Heyer W. R., Donnelly M. A., McDiarmid R. W., Hayek L. C. & Foster M. S. (1994). Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. *Visual encounter surveys*, 364.



Cuervo A. M., Hernández-Jaramillo A., Cortés-Herrera J. O. & Laverde O. (2007). Nuevos registros de aves en la parte alta de la Serranía de las Quinchas, Magdalena medio, Colombia: New bird records from the highlands of Serranía de las Quinchas, middle Magdalena valley, Colombia. *Ornitología Colombiana*, (5), 94-98.

Dame E. A., & Petren, K. (2006). Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific Island geckos (*Hemidactylus*). *Animal Behaviour*, 71(5), 1165-1173.

Das I. (2006) *Snakes and Other Reptiles of Borneo*. New Holland, London.

Dáttilo, W., Sibinel N., Falcão J. D. F. & Nunes R. V. (2011). Ant fauna in a urban remnant of Atlantic Forest in the Municipality of Marília, State of São Paulo, Brazil. *Bioscience Journal*, 27(3), 494-504.

Dáttilo W. & Rico-Gray V. (2018). *Ecological networks in the tropics*. Cham, Switzerland: Springer.

Dehling D.M. (2018). The Structure of Ecological Networks. In: Dáttilo, W., Rico-Gray, V. (eds) *Ecological Networks in the Tropics*. Springer, Cham.

Dormann C. F., Fründ J., Blüthgen N. & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1).

Eguis Avendaño J. A. (2018). Evaluación de la ecología de *gonatodes vittatus* (lichtenstein, 1856) (squamata: sphaerodactylidae) en bosques secos estacionales en el Caribe Colombiano: cambios autoecológicos en un gradiente altitudinal.

Freeman L. C. (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry*, 35-41.

Garzón M. A. S. & Rojas C. A. L. (2000). Composición Florística Y Dinámica Sucesional De Bosque Primario Y Secundario De 10 y 20 Años En Tres Zonas Representativas Del Valle Medio Del Magdalena, Colombia. *Colombia forestal*, 6(13), 37-51.

Gilbert O. (2012). *The ecology of urban habitats*. Springer Science & Business Media.

González R. & Carrejo N. S. (1992). Introducción al estudio de los Díptera. *Centro Editorial Universidad de Valle. Cali, Colombia*.



González-Castillo M., Aguilar C. N. & Rodríguez-Herrera R. (2012). Control de insectos-plaga en la agricultura utilizando hongos entomopatógenos: retos y perspectivas. *Revista científica de la Universidad Autónoma de Coahuila*, 4(8), 42-55.

Marquitti F. M. D., Guimaraes Jr, P. R., Pires M. M., & Bittencourt L. F. (2014). MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography*, 37(3), 221-224.

Guimaraes Jr, P. R., & Guimaraes P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21(10), 1512-1513.

Herrera L. J. S. (2006). Ensayo de manejo del bosque secundario del Magdalena Medio en el corregimiento de Puerto Pinzón, municipio de Puerto Boyacá. *Colombia forestal*, 9(19), 45-60.

Hobbs R. J., & Mooney H. A. (2005). Invasive species in a changing world: the interactions between global change and invasives. *Scope-Scientific Committee on Problems of the Environment International Council of Scientific Unions*, 63, 310.

Hoskin C. J. (2011). The invasion and potential impact of the Asian House Gecko (*Hemidactylus frenatus*) in Australia. *Austral Ecology*, 36(3), 240-251.

Huey R. B., Pianka E. R. & Vitt L. J. (2001). How often do lizards “run on empty”? *Ecology*, 82(1), 1-7.

Iop L., Renier V., Naso F., Piccoli M., Bonetti A., Gandaglia A. & Gerosa G. (2009). The influence of heart valve leaflet matrix characteristics on the interaction between human mesenchymal stem cells and decellularized scaffolds. *Biomaterials*, 30(25), 4104-4116.

Johnson E., Miyanishi K. (2007). *Plant disturbance ecology, The process and the response*. 1st. Elsevier, San Diego.

Jonas J. L. & Joern, A. (2008). Host-plant quality alters grass/forb consumption by a mixed-feeding insect herbivore, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology*, 33(4), 546-554.

Jordano P., Bascompte J. & Olesen J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology letters*, 6(1), 69-81.



Kassen R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of evolutionary biology*, 15(2), 173-190.

Lutinski J. A., Lopes B. C. & Morais, A. B. B. D. (2013). Diversidade de formigas urbanas (Hymenoptera: Formicidae) de dez cidades do sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 13, 332-342.

McDonnell M. J., Pickett S. T. & Pouyat R. V. (1993). The application of the ecological gradient paradigm to the study of urban effects. In *Humans as components of ecosystems* (pp. 175-189). Springer, New York, NY.

Memmott J., Martinez N. D. & Cohen J. E. (2000). Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. *Journal of Animal Ecology*, 69(1), 1-15.

Moleón M., Sánchez-Zapata J. A., Selva N., Donázar J. A. & Owen-Smith N. (2014). Inter-specific interactions linking predation and scavenging in terrestrial vertebrate assemblages. *Biological Reviews*, 89(4), 1042-1054.

Nagy K. A., Guerra-Correa C. & Shoemaker V. H. (2021). Dining intertidally: diet, energetics, and osmotic relations of two shoreline-foraging tropidurid lizard species. *South American Journal of Herpetology*, 20(1), 8-16.

Newbery B. & Jones D. N. (2007) Presence of Asian house gecko *Hemidactylus frenatus* across an urban gradient in Brisbane: influence of habitat and potential for impact on native gecko species. In: *Pest or Guest: The Zoology of Overabundance* (eds D. Lunney, P. Eby, P. Hutchings & S. Burgin) pp. 59–65. Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman.

Oksanen J., Kindt R., Legendre P. & O'Hara R.B. (2006) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.8-1.

Olesen J. M., Bascompte J., Elberling H. & Jordano P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6), 1573-1582.

Peñuela J., Velásquez J., Ojeda G., González L. A. & Ferrer H. (2012). Hábitos alimentarios del lagarto *Gonatodes vittatus* (Lichtenstein, 1856)(Sauria: Gekkonidae) en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 29(1-2), 61-67.

Peñuela J., Velásquez J., Ojeda G., González L. A. & Ferrer, H. (2012). Hábitos alimentarios del lagarto *Gonatodes vittatus* (Lichtenstein, 1856)(Sauria: Gekkonidae) en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 29(1-2), 61-67.



Pianka E. R. & Vitt L. J. (2003). Lizards: windows to the evolution of diversity (Vol. 5). Univ of California Press.

Pianka E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4(1), 53-74.

Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53-65.

Pires L.P., De Melo C. (2020). Individual–resource networks reveal distinct fruit preferences of selective individuals from a generalist population of the Helmeted Manakin. *Ibis* 162, 713– 22.

Pisani G. & Villa J. (1974). Guía de técnicas de preparación de anfibios y reptiles. Society for the study of amphibians and reptiles.

Ramírez-Ortiz H., Dáttilo W., Yañez-Arenas C. & Lira-Noriega A. (2020). Potential distribution and predator-prey interactions with terrestrial vertebrates of four pet commercialized exotic snakes in Mexico. *Acta Oecologica*, 103, 103526.

Rangel-Ch J. O. (1991). Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Te-sis de Doctor. Universidad de Amsterdam, Holanda.

Refsnider J. M., Carter S. E., Kramer G. R., Siefker A. D. & Streby H. M. (2019). Is dietary or microhabitat specialization associated with environmental heterogeneity in horned lizards (Phrynosoma)? *Ecology and Evolution*, 9(10), 5542-5550.

Santos M. N., Delabie J. H. & Queiroz J. M. (2019). Biodiversity conservation in urban parks: a study of ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) in Rio de Janeiro City. *Urban Ecosystems*, 22(5), 927-942.

Seibold S., Cadotte M. W., Maclvor J. S., Thorn S. & Müller J. (2018). The necessity of multitrophic approaches in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 33(10), 754-764.

Thébault E. & Fontaine C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.

Thompson R. M., Brose U., Dunne J. A., Hall Jr R. O., Hladysz S., Kitching R. L. & Tylianakis J. M. (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in ecology & evolution*, 27(12), 689-697.



Tinker M., Guimaraes Jr P. R., Novak M., Marquitti F. M. D., Bodkin J. L., Staedler M. & Estes J. A. (2012). Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecology letters*, 15(5), 475-483.

Traveset A. & Santamaría L. (2004). Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular*, 251, 276.

Urueña L. E. (2006). Aspectos generales sobre la dieta y el uso del hábitat del Paujil Piquiazul (*Crax alberti*) en la Reserva Natural de El Paujil, en la Serranía de las Quinchas. *Conservación Colombiana*, 4, 60-64.

Vázquez D. P., Blüthgen N., Cagnolo L. & Chacoff N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, 103(9), 1445-1457.

Vilà M., Espinar J. L., Hejda M., Hulme P. E., Jarošík V., Maron J. L. & Pyšek P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, 14(7), 702-708.

Vitt L., Caldwell J., Zani P. & Titus, T. A. (1997). The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(8), 3828-3832.

Vitt L. J., Pianka E. R., Cooper Jr, W. E. & Schwenk K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162(1), 44-60.

Williams S. C. & McBrayer L. D. (2007). Selection of microhabitat by the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*: influence of ambient light and distance to refuge. *The Southwestern Naturalist*, 578-585.

Woodward G. & Hildrew A. G. (2001). Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 273-288.



CONSIDERACIONES FINALES

Con el cumplimiento de nuestros objetivos pudimos esbozar el espectro de interacciones de los dos lagartos, por medio de la identificación de la composición dietaria se establecieron aspectos que permitieron identificar la estructura de dichas interacciones. A partir de lo anterior pudimos identificar en primera medida la dieta de los lagartos, el modo de alimentación y la elección de las presas de los depredadores, estos atributos fueron fundamentales para comprender los efectos en la ecología, comportamiento balance de presas entre los ecosistemas. Se ha documentado que los depredadores generalistas pueden estabilizar las dinámicas de los ecosistemas, mientras que los especialistas impulsan ciclos de presas generando control biológico e incluso extinción de presas y esto puede ser lo que se está dando en campo.

De este modo se pudo identificar que los dos lagartos tanto invasor como nativo presentaron dietas diversas y abundantes, aumentando valores en comparación con otros estudios de especies de los mismos géneros. Los resultados más relevantes indicaron que tanto la especie nativa como el invasor tienen amplios atributos de dieta, esta condición hace que las especies exhiban características generalistas y oportunistas. Lo cual se ve representado en la amplia cantidad de interacciones que establecen y la complejidad con la que forman sus redes.

La competencia fue un aspecto incierto, ya que no hubo indicios de ser excluyente sino que estuvo equilibrada en ambos tipos de áreas que se compararon, los dos lagartos sobreviven y presentan altos valores. Las interacciones de *G. albogularis* fueron altas en comparación con su competidor, cosa contraria a lo que se esperaba, debido a las condiciones que potenciaban a la especie invasora como su explosividad y agresividad. Los ambientes urbanos y periurbanos permitieron comprender las variaciones que representa el cambio a los ecosistemas naturales, tanto en aspectos dietarios, como de interacción, ya que las redes más sólidas se encontraron en sitios periurbanos.

Nuestra hipótesis se cumplió parcialmente debido a que planteamos que los atributos que estructuran las interacciones antagonistas tales como la diversidad,



la organización y la cohesión serían modificados negativamente por múltiples factores. Primeramente pudimos observar que esta se cumplió en la medida en que esperábamos que al comparar las interacciones encontramos diferencias ecológicas y estadísticamente significativas que nos permiten corroborar que los ambientes generan un cambio o diferenciación donde el área urbana presentó menores valores. Por otro lado la otra parte de nuestra hipótesis no se cumplió en la medida en que al comparar las interacciones entre los dos lagartos, no identificamos efectos negativos de la invasión sobre los atributos de la especie nativa, a diferencia de lo que esperábamos y como se había documentado en la teoría de invasiones biológicas.

Como nuevas perspectivas de la investigación consideramos que es de vital importancia realizar estudios sobre el monitoreo del efecto de la invasión biológica del lagarto desde aspectos comportamentales. Así mismo sería de gran utilidad establecer modelos de coocurrencia para estas especies, ya que a partir de estos se tendrían otras perspectivas acerca de la forma en que estas dos especies se han establecido y conviven. Finalmente consideramos también que sería de utilidad la evaluación de la competencia en ambientes donde el recurso sea limitado para comprender que podría ocurrir con las interacciones de estas especies.