



**Universidad Autónoma de Tlaxcala**

---

**Posgrado en Ciencias Biológicas**

Patrones en la ocupación de hábitat de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: evaluando la importancia de los rasgos ambientales y de las interacciones espaciales interespecíficas

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a  
Rubén Darío Pérez García

Codirectores  
Dr. José Jaime Zúñiga Vega  
Dr. Aníbal Díaz de la Vega  
Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2024

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2024



# Universidad Autónoma de Tlaxcala

## Posgrado en Ciencias Biológicas

Patrones en la ocupación de hábitat de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: evaluando la importancia de los rasgos ambientales y de las interacciones espaciales interespecíficas

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

**Nombre del Alumno**

Rubén Darío Pérez García

**Comité Tutorial**

Dr. José Jaime Zúñiga Vega

Dr. Roberto Edmundo Munguía  
Steyer

Dr. Jorge Vázquez Pérez

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Israel Solano Zavaleta



**COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA  
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Rubén Darío Pérez García** realiza para la obtención del grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Patrones en la ocupación de hábitat de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: evaluando la importancia de los rasgos ambientales y de las interacciones espaciales interespecíficas”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**  
**TLAXCALA, TLAX., A 06 DE JUNIO DEL 2024**

DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA STEYER

DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ

DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

DR. ISRAEL SOLANO ZAVALA

DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA





**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA**  
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado  
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas  
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



Tlaxcala de Xicoténcatl a 20 de agosto del 2024

**COMITÉ ACADÉMICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Sirva este medio para describir el proceso de revisión de la tesis realizada por el estudiante Rubén Darío Pérez García titulada “Patrones en la ocupación de hábitat de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: evaluando la importancia de los rasgos ambientales y de las interacciones espaciales interespecíficas” para obtener su grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**.

El documento de la tesis de Rubén Darío Pérez García fue revisado por mí, por el codirector y por los miembros de su comité tutorial, los cuales realizamos observaciones y sugerencias. De manera que el documento, llevó un proceso de revisión por parte de los miembros del comité tutorial y del jurado de examen. En el mes de agosto del año en curso, el documento final de la tesis fue procesado con el programa Turnitin para detectar similitud con textos previamente publicados. Después del análisis de similitud se detectó 1% de coincidencias, las cuales corresponden a formatos establecidos, citas bibliográficas, conceptos y frases de uso común.

Por lo anterior, confirmo que el estudiante no incurrió en ninguna práctica no deseable en la escritura de la tesis.

Sin más por el momento, reciban atentos saludos.

Atentamente

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez  
Cátedras CONAHCyT  
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta  
Universidad Autónoma de Tlaxcala



Sistema Institucional de Autogestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:  
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015

# Agradecimientos

## Académicos

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATx) por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en un entorno académico de excelencia. La calidad de la enseñanza, así como el entorno de apoyo y colaboración, fueron cruciales para mi desarrollo profesional y la culminación de esta tesis. Su compromiso con la excelencia educativa ha sido una fuente constante de inspiración durante toda mi formación.

Agradezco profundamente el apoyo financiero recibido a través de la beca otorgada por el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías (CONAHCYT), sin la cual no hubiera sido posible dedicarme plenamente a mi formación académica y al desarrollo de esta investigación. Asimismo, extiendo mi gratitud al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México a través de los proyectos PAPIIT IN201521, IV200117 y IV210117, por el financiamiento otorgado para realizar esta investigación. Agradezco también a la Dra. Emilia Martins de la Universidad Estatal de Arizona por el financiamiento adicional proporcionado, que fue fundamental para la culminación de este trabajo, así como a los miembros de su laboratorio por la ayuda en la toma de datos en campo. Finalmente, quiero agradecer a los miembros de mi Comité Tutor, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega y al Dr. Aníbal Díaz de la Vega Pérez por asesorarme durante toda esta etapa, sin su apoyo y paciencia no hubiera sido posible; al Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer, el Dr. Jorge Vázquez Pérez, el Dr. Amando Bautista Ortega y el Dr. Israel Solano Zavaleta, cuyos valiosos comentarios, sugerencias y orientación constante fueron esenciales para la dirección y éxito de este trabajo. Su experiencia y conocimientos enriquecieron mi formación y contribuyeron de manera significativa al desarrollo de esta tesis.

## **Personales**

Me gustaría manifestar mi más sincero agradecimiento a mi familia, cuyo apoyo incondicional ha sido el pilar fundamental en cada etapa de este proceso. Su amor, comprensión, confianza y motivación constante me han brindado la fuerza necesaria para superar los desafíos y alcanzar este logro académico; papás, abuelitos y hermanos, sin ustedes nada sería posible.

A Karen, por estar siempre a mi lado, brindándome su inquebrantable apoyo y motivación a lo largo de este camino. Su confianza, amor y paciencia han sido un sostén invaluable para mí, y su presencia en mi vida ha sido fundamental para superar cada desafío. No encuentro palabras suficientes para expresar lo mucho que valoro todo lo que ha hecho por mí.

A Wendy y Metz, por su incondicional apoyo en cada aspecto de mi vida, incluida mi trayectoria académica. Su respaldo constante y su presencia han sido esenciales para mantenerme enfocado y motivado, y por ello, les estaré eternamente agradecido.

También agradezco a mis compañeros y amigos del laboratorio, quienes hicieron de este viaje académico una experiencia enriquecedora y colaborativa. Su apoyo, tanto en los momentos difíciles como en los de éxito, su disposición para compartir conocimientos y su constante compañerismo, fueron fundamentales para el desarrollo de esta investigación. Agradezco cada consejo, conversación y gesto de amistad que me motivaron a seguir adelante.

No puedo dejar pasar mi agradecimiento a mi amigo Brasil, por su amistad y por invitarme y mantenerme involucrado en proyectos académicos. Su apoyo ha sido clave para mi desarrollo, aprendizaje y motivación, dándome el impulso necesario para continuar en este camino con determinación y entusiasmo.

Por último, quiero expresar mi gratitud a los amigos y familiares que han estado involucrados en mi desarrollo personal y académico. Aunque es difícil mencionarlos a todos, cada uno de

ellos ha dejado una huella significativa en mi vida, aportando valiosas lecciones y apoyo que han sido fundamentales para mi crecimiento.

Dedicado a todos ustedes.

# Resumen

Numerosas especies filogenéticamente relacionadas comparten la misma distribución geográfica, pero en muchos casos, desconocemos si también coexisten en los mismos sitios y microhábitats. Estas especies, que comparten áreas geográficas, se denominan simpátricas, pero cuando además utilizan los mismos espacios y microhábitats específicos, se consideran también sintópicas. México alberga una gran diversidad de especies de lagartijas del género *Sceloporus*, muchas de las cuales son simpátricas; sin embargo, se desconoce si también son sintópicas. En este estudio, examinamos los patrones de ocupación de hábitat de dos especies simpátricas de este género (*S. grammicus* y *S. torquatus*) que comparten hábitos similares, incluyendo tipo de alimentación, refugios, perchas, y modo de reproducción, además de coincidir en la época reproductiva. Por lo tanto, planteamos la hipótesis de que, dada esta similitud ecológica, es probable que, para evitar la competencia, no ocupen los mismos sitios. En consecuencia, aunque son simpátricas, esperamos que no sean sintópicas. Con datos recopilados sobre la detección y no detección de ambas especies en dos escalas espaciales: regional (centro de México) y local (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México), pusimos a prueba esta hipótesis utilizando modelos de ocupación de dos especies, los cuales consideran la detección imperfecta de los animales en su entorno natural. Nuestros resultados refutaron esta hipótesis, ya que, en ambas escalas, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es mayor en los sitios donde también se encuentra *S. torquatus*. Esto sugiere una marcada tendencia de estas dos especies congénicas a ocupar los mismos sitios dentro de su distribución geográfica. Por lo tanto, concluimos que, además de ser simpátricas, estas especies también son sintópicas, lo que podría deberse a alguna interacción ecológica positiva entre ellas.

# Glosario de términos

**Simpatría:** Especies que comparten distribución geográfica total o parcialmente.

**Sintopía:** Especies que además de compartir distribución geográfica (especies simpátricas), comparten el mismo microhábitat.

**Ocupación:** En ecología se hace referencia al uso o presencia de una o más especies en un hábitat o rango geográfico determinado.

**Extirpación:** Desaparición local de una especie en un área geográfica determinada, pero sin que se extinga de manera global.

**Colonización local:** Se utiliza para describir la llegada de una especie a ocupar sitios o hábitats que no habitaba previamente.

# Índice

Introducción .....	1
Antecedentes .....	4
Justificación .....	7
Hipótesis .....	8
Objetivos .....	9
General .....	9
Específicos .....	9
Metodología .....	10
Resultados .....	20
Discusión .....	40
Conclusiones .....	46
Literatura citada .....	47

# Introducción

Los organismos tienen diferentes hábitos y preferencias relacionadas con la elección del sitio en el que llevan a cabo todos sus procesos vitales (Chalfoun & Martin, 2007). Estas preferencias han sido llamadas, en su conjunto, límites de tolerancia, los cuales se refieren a las condiciones con las que debe contar el hábitat en el que pueden existir, como por ejemplo luz, humedad, tipo de vegetación y temperatura. Al cambiar estos factores en determinado hábitat, las poblaciones decrecen debido a la mortalidad o a la migración en la búsqueda de recursos adecuados (López-Aguilar et al., 2006). Además de los factores ambientales, las interacciones ecológicas juegan un papel muy importante en la presencia o ausencia de las especies en un área determinada. Entre los diferentes tipos de interacciones destacan las interacciones intraespecíficas, las que se establecen entre individuos de la misma especie y que se encuentran en dos posibles escenarios, la cooperación o la competencia (Taborsky & Oliveira, 2012). Por otro lado, también se encuentran las interacciones interespecíficas, que además de hacer que decrezcan las poblaciones (como por depredación o competencia), también pueden favorecer la prevalencia de dos o más especies en un mismo sitio (como por comensalismo o mutualismo) (Hacker, 2009).

Las interacciones ecológicas pueden ser fundamentales para determinar si especies simpátricas, es decir, especies cuyas distribuciones geográficas coinciden (Cody, 1969; Estevo et al., 2017), utilizan o no los mismos microhábitats. Estas interacciones son particularmente importantes para especies simpátricas que también son filogenéticamente cercanas, como especies de la misma familia o del mismo género, que pueden tener requerimientos ecológicos similares (Ayres et al., 2001). En general, en especies simpátricas filogenéticamente cercanas (o en especies que no sean filogenéticamente cercanas, pero con requerimientos ecológicos similares) se pueden observar tres diferentes patrones de distribución espacial: (1) evasión, que implica que los individuos no usan los mismos microhábitats, aunque habiten la misma región geográfica. Este patrón espacial de evasión nos indicaría que hay alguna interacción ecológica



negativa entre ellas como competencia o depredación. (2) Agregación, que implica que las especies tienden a coincidir en los mismos microhábitats, por lo que podríamos inferir que puede estar ocurriendo alguna interacción positiva entre ellas como mutualismo o comensalismo. (3) Independiente, lo que nos indicaría que no hay interacción ecológica entre ellas y la presencia de las especies a lo largo del espacio tiene un patrón relativamente aleatorio. Desde luego, las especies también pueden coexistir en una misma área y utilizar los mismos microhábitats debido que hacen uso de los mismos recursos. Por ejemplo, dos especies pueden utilizar los mismos refugios o beneficiarse de una misma fuente de alimento. En otras palabras, los patrones de co-ocurrencia entre dos especies pueden ciertamente estar regulados por los recursos y las condiciones ambientales (Ayres et al., 2001; Estevo et al., 2017).

Discernir entre posibles interacciones ecológicas nos permite saber si dos especies que son simpátricas además son sintópicas. Este concepto (sintopía) hace referencia a que además de compartir área geográfica de distribución, la especies también comparten los mismos microhábitats (Larroque et al., 2017; Rivas, 1964). Aunque es posible realizar estudios controlados (experimentales) para examinar la presencia de interacciones ecológicas entre especies relacionadas (Smith, 1981), resulta muy complicado realizarlos directamente en su hábitat natural, aún más al tratarse de especies de animales que se mueven a través del espacio y que no siempre son detectados por los observadores, aunque se encuentren presentes. La ecología de poblaciones animales es un campo de estudio que ha desarrollado diversas herramientas para tomar en cuenta esta detectabilidad imperfecta en las estimaciones del estado de las poblaciones en condiciones naturales (Murray & Sandercock, 2022; Williams et al., 2002). Una de estas herramientas, que permiten examinar y estimar distribuciones geográficas y uso de hábitat son los modelos de ocupación (MacKenzie, 2006; MacKenzie et al., 2002; 2003; 2004; 2018). Estos modelos, que calculan la probabilidad de detección de las especies en condiciones naturales, recientemente se han implementado para examinar la posible presencia de interacciones espaciales a partir de patrones de distribución espacial (evasión, agregación o independiente) y de co-ocurrencia entre distintas especies (Davis et al., 2018; Finley et al., 2005; Ortega-Álvarez et al., 2020).

Si bien estos modelos permiten inferir interacciones ecológicas a partir de patrones de distribución espacial, hay hipótesis que respaldan que la ocurrencia y las interacciones pueden detectarse dependiendo de la escala geográfica. Es decir, la intensidad de las interacciones puede relajarse o potenciarse a diferentes escalas, por ejemplo, las especies podrían co-ocurrir más frecuentemente a escalas mayores. Por ello, es importante considerar diferentes escalas para poder inferir qué tipo de interacción podría estar ocurriendo o el posible motivo de la co-ocurrencia entre especies (Araújo & Rozenfeld, 2014).

El género *Sceloporus* es un género de lagartijas que se distribuye ampliamente por el continente americano. Se encuentra desde el norte de EUA hasta Panamá y actualmente se tiene registro de 117 especies (Uertz et al., 2022). Muchas de estas son simpátricas debido a su amplia distribución y aunque se tiene esta información, no se sabe si ocupan o no los mismos microhábitats, y, por lo tanto, si son o no especies sintópicas. Adicionalmente, la información sobre posibles interacciones ecológicas entre distintas especies simpátricas de este género es aún escasa (Dunham, 1980; Smith, 1981). Las especies *S. grammicus* y *S. torquatus* son un ejemplo de dos especies simpátricas presentes en México. Estas especies filogenéticamente cercanas además de ser simpátricas también comparten muchos hábitos, ambas son diurnas, vivíparas, con la misma estacionalidad reproductiva (se reproducen en otoño y las crías nacen en primavera) y se alimentan de artrópodos como insectos y arañas (Ramírez-Bautista et al., 2009; Robbins et al., 2013; Staton & Conzelmann 1975), por lo que se puede pensar que existe competencia entre estas dos especies (Ramírez-Bautista et al., 2009). Una de las diferencias principales entre ellas es el tamaño, *S. torquatus* es más grande (media  $\pm$  SD: 86.9  $\pm$  14.1 mm de longitud hocico-cloaca [LHC] en los machos, 83.6  $\pm$  11.0 mm LHC en las hembras) que *S. grammicus* (55.9  $\pm$  5.6 mm LHC en machos, 49.9  $\pm$  4.7 mm LHC en las hembras). También hay reportes de que la primera especie puede ser saurófaga, lo que sugiere que podría alimentarse de individuos juveniles de la segunda especie (Robbins et al., 2013; Staton & Conzelmann 1975).

# Antecedentes

Uno de los objetivos principales de la ecología es conocer la abundancia y distribución de los organismos (López-Aguilar et al., 2006). Es sabido que en las comunidades ecológicas hay presencia de individuos de diferentes especies que mantienen cierto equilibrio en los ecosistemas debido a diversos factores como la diversidad funcional (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). En este contexto, han surgido interrogantes que se derivan de la co-ocurrencia de estas especies en el mismo hábitat, particularmente si la presencia de alguna tiene algún efecto (ya sea positivo o negativo) sobre otra u otras especies.

Las interacciones ecológicas son una línea de investigación ampliamente abordada. Por ejemplo, Smith en 1981 estudió la competencia entre dos especies de lagartijas, *Sceloporus virgatus* y *Urosaurus ornatus*. En este trabajo se retiró a una de las dos especies de diferentes parcelas y se midieron algunos parámetros morfométricos y poblacionales de la especie que permaneció en el sitio de estudio para saber si aumentaban de talla o aumentaba su densidad poblacional. Aunque obtuvo resultados contundentes sobre la competencia que hay entre estas dos especies obteniendo diferencias en tallas y densidad poblacional cuando se encontraban ambas especies en una parcela y cuando se encontraba una de estas especies sola en la parcela, es un estudio muy complicado de realizar directamente en los sitios de estudio hoy en día por cuestiones éticas implicadas en la remoción de los individuos del medio y que requiere de mucho tiempo. Por estas razones, en los últimos años se han buscado alternativas para inferir interacciones ecológicas entre especies simpátricas de animales. Una de estas alternativas son los modelos de ocupación diseñados para dos o más especies, que son herramientas analíticas que sirven para examinar si dos (o más) especies tienden a estar presentes en las mismas áreas más de lo que se espera sólo por azar. Además, también sirven para evaluar si dos o más especies evaden encontrarse en los mismos sitios (MacKenzie et al., 2004; Richmond et al., 2010; Rota et al., 2016). Entender patrones de co-ocurrencia (o de falta de co-ocurrencia) permiten generar hipótesis sobre posibles interacciones espaciales interespecíficas.

Desde que surgieron los modelos de ocupación para dos o más especies se han implementado en diversos ecosistemas y con diversas especies para intentar inferir interacciones ecológicas. Por ejemplo, Ramírez-Cruz et al. (2019) buscaban comprender las interacciones entre especies de aves nativas y exóticas en una reserva urbana, para lo cual implementaron modelos de ocupación de dos especies recogiendo datos de detección y no detección y parámetros de hábitat para conocer si tenían influencia en la presencia de las especies. Encontraron que no sólo las interacciones positivas o negativas entre especies son importantes, sino que también los factores ambientales juegan un papel determinante en la co-ocurrencia de especies nativas con especies exóticas.

También se ha analizado este tipo de patrones espaciales de co-ocurrencia entre especies de aves residentes y migratorias. Ortega-Álvarez et al. (2020), mediante modelos de ocupación de dos especies, modelaron por pares de especies (migratoria-migratoria, migratoria-residente y residente-residente) la probabilidad de ocupación, reportaron que diferentes especies de aves arborícolas tienden a agregarse y estos patrones de ocupación conjunta fueron más evidentes entre especies residentes vs residentes en comparación con residentes vs migratorias. Con lo cual concluyen que entre estas especies residentes hay interacciones positivas y se podrían estar beneficiando de estar juntas.

Se han utilizado modelos de ocupación para saber si especies congénicas que podrían competir se evaden y no utilizan los mismos espacios. Hubbell et al. (2020), estudiaron los patrones de coexistencia de tres especies de peces congénicas (*Etheostoma parvipinne*, *E. raneyi* y *E. artesiae*), en este estudio se reportó que la probabilidad de ocupación está dada por variables ambientales diferentes para cada especie. Además, se concluye que la probabilidad de ocupación es independiente para cada especie, es decir, la presencia de una no influye en la presencia de la otra y que la ocurrencia de estas especies está determinada por necesidades específicas y diferentes de cada especie por lo que se puede inferir que no hay competencia entre ellas. Otro caso de ocurrencia de especies simpátricas congénicas está presente en venados en el Amazonas (*Mazama americana* y *M. nemorivaga*), de Pinho et al. (2022), discuten que la

ocurrencia de estas dos especies se puede deber a la diferencia de patrones de horarios de actividad, una tiene hábitos nocturnos mientras que la otra es diurna, respectivamente.

Si bien estos patrones se han analizado en distintas situaciones como las ya mencionadas, también ha sido importante analizar estos patrones en especies simpátricas y que comparten diferentes hábitos. Ya que especies emparentadas que comparten área geográfica además podrían ser especies sintópicas (Larroque et al., 2017; Rivas, 1964). El trabajo de Davis et al. (2018), es un claro ejemplo de la importancia de poner a prueba esta hipótesis, ellos se enfocaron en mamíferos carnívoros y analizaron patrones de co-ocurrencia en pares de especies simpátricas que además compartían hábitos alimenticios. Encontraron que los rasgos ecológicos se correlacionan con las probabilidades de co-ocurrencia, específicamente en pares de especies que compartían tamaño corporal, patrón de actividad y dieta, la probabilidad de co-ocurrencia fue mayor.

Con la información de estos estudios podemos observar que está poco claro si las especies simpátricas que comparten hábitos (ya sea congénéricas o no) se evaden o si hay agregación entre ellas, por lo que deben realizarse más estudios de co-ocurrencia entre especies simpátricas filogenéticamente cercanas debido a que además de lo anterior podrían no ser especies sintópicas, es decir, es probable que para evitar competencia utilicen distintos sitios o microhábitats.

# Justificación

Existe poca información sobre los patrones de co-ocurrencia espacial entre especies de reptiles que habitan en nuestro país. Examinar estos patrones contribuirá al entendimiento de las posibles interacciones espaciales ecológicas que suceden entre estos organismos. En particular, muchas especies de lagartijas del género *Sceloporus* comparten su rango de distribución (son especies simpátricas), pero desconocemos si además de ser especies simpátricas también son sintópicas (además de compartir área geográfica también comparten los mismos microhábitats). Dado que las especies *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus* son especies simpátricas en algunas regiones de su distribución y comparten algunos hábitos (e.g. alimentación, época reproductiva, horario de actividad y nacimiento de crías), tenemos la siguiente interrogante: ¿existe alguna interacción espacial negativa entre ellas, de tal manera que limite la co-ocurrencia de los mismos microhábitats. Por lo tanto, deseamos saber si estas especies simpátricas en realidad no son sintópicas. Además, es importante examinar si, adicionalmente del efecto de la presencia de otras especies potencialmente competidoras (congenéricas), hay factores ambientales que determinan la presencia de estas especies de lagartijas en un área determinada. Por último, se desea conocer si los resultados ocurren de igual forma a dos escalas espaciales: regional y local o si la co-ocurrencia o no co-ocurrencia depende de la escala a la que sea examinada. En resumen, esta investigación se enfoca en comprender la importancia relativa de factores ambientales (e. g. cobertura vegetal a diferentes estratos, refugios, perchas, etc.) y los patrones de co-ocurrencia de especies filogenéticamente emparentadas poniéndolas a prueba a dos escalas espaciales (escala regional: sitios dentro de 5 estados del centro de México y local: la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, CDMX).

# Hipótesis

Con base en que *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus*

- ▶ son especies del mismo género,
- ▶ tienen dietas similares,
- ▶ tienen mismo modo reproductor y épocas reproductivas,
- ▶ son de hábitos diurnos y
- ▶ hay reportes de que estas especies son saurófagas (Robbins et al., 2013; Staton & PJ, 1975).

hemos planteado la hipótesis de que, a pesar de ser especies simpátricas, *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus* habitan distintos sitios o, al menos ocupan distintos microhábitats (presumiblemente debido a una interacción espacial negativa) y, por lo tanto, no son especies sintópicas en escala regional ni en escala local.

# Objetivos

## General

Examinar posibles interacciones espaciales, positivas o negativas, entre dos especies simpátricas de lagartijas del género *Sceloporus* que habitan el centro de México a dos escalas espaciales: regional y local.

## Específicos

- Evaluar las principales características ambientales que favorecen la presencia de ambas especies, utilizando modelos de ocupación de una especie.
- Analizar si la presencia de una de las dos especies afecta positiva o negativamente la presencia de la otra, utilizando modelos de ocupación de dos especies.
- Analizar si hay diferencias en el tipo, altura y temperatura de las perchas utilizadas por *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus*.
- Comparar los resultados entre las dos escalas espaciales, regional (sitios dentro de 5 estados del centro de México) y local (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel).



# Metodología

**Especies de estudio-** Nos enfocamos en dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*, de las cuales pudimos coleccionar un número suficiente de datos para poder implementar modelos de ocupación y obtener estimaciones precisas, además de que son especies simpátricas. Las especies son: *S. grammicus* y *S. torquatus*.

***Sceloporus grammicus*:** Es una lagartija cuya longitud hocico-cloaca media es de  $55.9 \pm 5.6$  mm en machos,  $49.9 \pm 4.7$  mm en las hembras (Arguez et al., 2021). Se alimenta principalmente de insectos, arácnidos y quilópodos (Montoya-Ciriaco et al., 2020; Ramírez-Bautista et al., 2009). Está ampliamente distribuida, desde el sur de Estados Unidos, hasta Oaxaca, y se ha reportado una altitud desde 80 hasta 4600 msnm (Lot & Cano-Santana, 2009; Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005). Se encuentra en diferentes tipos de hábitats como bosques templados de pino, encino, pino-encino, matorral xerófilo y está muy asociado a zonas perturbadas y zonas urbanas. Se encuentra comúnmente en árboles, cactáceas arborescentes como nopales, rocas, tocones, troncos caídos, paredes de construcciones y ocasionalmente en el suelo (Camarillo & Casas, 2001; Lot & Cano-Santana, 2009; Ramírez-Bautista et al., 2009; Vázquez-Díaz & Quintero-Díaz, 2005).

***Sceloporus torquatus*:** Es una lagartija de tamaño grande,  $86.9 \pm 14.1$  mm de longitud hocico-cloaca en machos y  $83.6 \pm 11.0$  mm de longitud hocico-cloaca en las hembras (Arguez et al., 2021). Los reportes de alimentación para esta especie son insectos, arácnidos, isópodos y algunas lombrices (Lot & Cano-Santana, 2009; Ortiz et al., 2001; Ramírez-Bautista et al., 2009). Su distribución está en el centro y norte de México (Lot & Cano-Santana, 2009; Ramírez-Bautista et al., 2009; Uribe-Peña, 1999). Se encuentra en una altitud de 2240 hasta los 2835 m s.n.m. (Lazcano et al., 2009; Lot & Cano-Santana, 2009). Habita zonas de bosque de encino, pino-encino (Fernández-Badillo & Goyenechea-Mayer Goyenechea, 2010; Ramírez-Bautista et al., 2009), matorral xerófilo (Arguez et al., 2021). Perchan predominantemente sobre rocas,

grietas de rocas, sobre troncos y de forma menos frecuente en árboles (Fernández-Badillo & Goyenechea-Mayer Goyenechea, 2010; José & Andreu, 2001; Ramírez-Bautista et al., 2009).



Figura 1. Especies de estudio: *Sceloporus torquatus* (A) y *Sceloporus grammicus* (B).

**Sitios de estudio.-** Los datos para implementar modelos de ocupación provinieron de dos fuentes. En primer lugar, se hizo trabajo de campo a nivel regional comprendida en la provincia Herpetofaunística del Eje Neovolcánico (Casas-Andreu & Reyna-Trujillo, 1990) entre la intersección de los estados de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo, así como algunos puntos dentro del Estado de México y Michoacán. En un área con un perímetro de aproximadamente 600 km, se definieron 100 puntos de observación, separados entre sí por al menos 10 km.

En segundo lugar, se llevó a cabo un muestreo a nivel local. Esto se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) ubicada al sur de la Ciudad de México, la cual tiene una extensión de 237 ha.

En esta reserva natural ubicada dentro de una megaciudad, predomina principalmente matorral xerófilo y roca de origen volcánico, debido al derrame del volcán Xitle. Al ser una reserva que se encuentra dentro de la ciudad y encontrarse el campus central de la Universidad Nacional Autónoma de México, también hay zonas con vegetación introducida y exótica, además de asentamientos urbanos.

El clima es templado subhúmedo con temporadas bien marcadas; lluvias en verano-otoño (junio a octubre) y secas en invierno-primavera (noviembre a mayo) (Lot & Camarena, 2009). De igual manera se establecieron 100 puntos en el área separados por al menos 150 m.

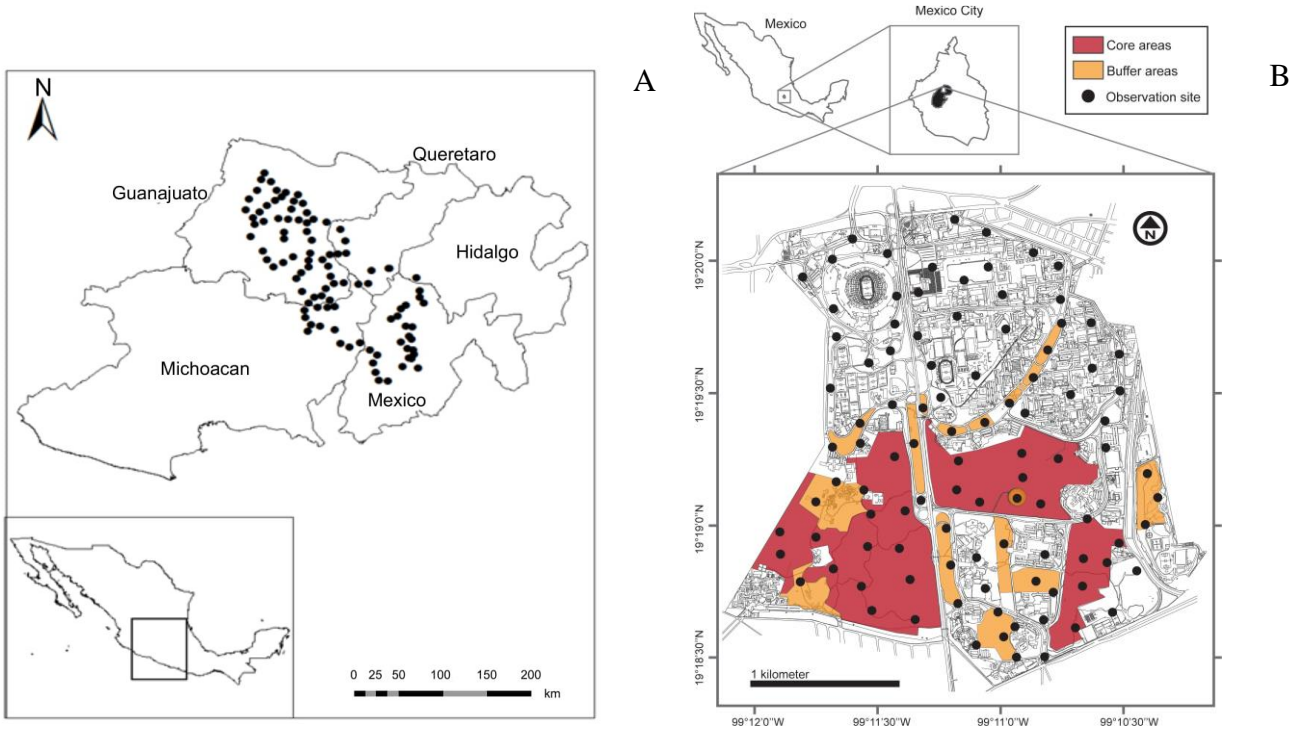


Figura 2. Mapa de los sitios visitados para la escala regional (A) y mapa de la Reserva ecológica del Pedregal de San Ángel, escala local (B). Los puntos negros representan los sitios visitados para cada escala.

**Colecta de datos.-** Para la escala regional se visitaron los 100 sitios durante mayo del 2019, uno de los meses en los que hay mayor actividad de estas dos especies de lagartijas debido a que se encuentran activas reproductivamente. En cada punto de observación se marcó un círculo de 50 m de radio, en el que 6 observadores tomamos una dirección en línea recta partiendo del centro hacia la periferia del área marcada observando durante 15 minutos y registrando las especies observadas del género *Sceloporus* y el número de individuos de cada especie. La observación iniciaba todos los días de muestreo a las 9:00 hrs. y finalizando a las 18:00 hrs. aproximadamente, dada la distancia entre cada sitio de observación, visitábamos entre 4 y 6 sitios por día.

Además, en toda el área de cada sitio visitado (dentro de cada círculo de 50 m de diámetro) se midieron diversas características ambientales: 1) porcentaje de cobertura vegetal a distintos estratos (hierbas, arbustos y árboles), esta medida se obtuvo con un promedio del porcentaje de cobertura que determinó cada observador 2) altura promedio de estos mismos estratos vegetales (hierbas y arbustos con un flexómetro y árboles con un medidor laser), 3) diámetro a la altura del pecho (DAP) de una muestra aleatoria de los árboles presentes con una cinta diamétrica forestal, 4) porcentaje de roca expuesta, 5) porcentaje de hojarasca (obteniendo ambos parámetros de la misma forma que las coberturas vegetales), 6) cantidad de refugios para las lagartijas (grietas y huecos en troncos o rocas) estimada en una escala de 0 a 3, donde 0 es ausencia de refugios y 3 es refugios muy abundantes, 7) elevación, 8) temperatura ambiental y 9) humedad con un medidor meteorológico y medioambiental Kestrel, 10) nubosidad y 11) registro de la hora de muestreo al inicio de la observación en cada sitio visitado.

También se registró información de las perchas ocupadas por ambas especies de lagartijas: tipo (roca, tronco, árbol, pared, cactus), temperatura (utilizando un termómetro infrarrojo láser digital marca Etekcity modelo 1022, a 30 cm de distancia) y altura a la que estaba perchando cada individuo de cada especie con un flexómetro.

Para la escala local se realizaron las observaciones durante los siguientes meses: mayo y septiembre de 2015, enero, mayo y septiembre de 2016, 2017 y 2018 (11 ocasiones de observación en total) que para los análisis también se tomó en cuenta la temporada climática (cálidas, lluvias, frías). De igual forma se midieron diferentes variables ambientales: 1) porcentaje de cobertura a diferentes estratos (hierbas, arbustos, árboles), 2) porcentaje de roca expuesta (medido de la misma forma descrita para la escala regional), 3) número promedio de basura (contabilizando el número de objetos de basura en tres puntos diferentes dentro del sitio de observación y promediándolo), 4) número de especies de árboles y arbustos, 5) la distancia a actividades o estructuras humanas y 6) se registró si había rastro de actividades de jardinería en el sitio de observación (poda de vegetación). Igual que a nivel regional, se registró información de percha: tipo (roca, troncos, árboles, paredes, cactus), temperatura (utilizando un

termómetro infrarrojo láser digital marca Etekcity modelo 1022 a 30 cm de distancia) y altura a la que estaba perchando cada individuo de ambas especies de lagartijas, de igual forma, medida con un flexómetro.

**Modelos de ocupación.-** Utilizando los datos obtenidos de detección y no detección de las especies de interés implementamos modelos de ocupación (MacKenzie et al., 2002; 2003; 2004; 2018). Estos modelos tienen el objetivo principal de calcular la probabilidad de que una especie se encuentre presente en un área determinada ( $\Psi$ ), tomando en cuenta que nuestra detección de animales en campo es imperfecta (i. e., el que no observemos una especie no implica estrictamente que no está, sino puede ser que no la hayamos detectado). Estos modelos de ocupación son una herramienta analítica novedosa y robusta que se emplea actualmente para el monitoreo de poblaciones animales (Davis et al., 2018; Finley et al., 2005; Ortega-Álvarez et al., 2020; Ramírez-Cruz et al., 2018, 2019, 2020).

A partir de los modelos de ocupación estáticos (para una temporada) (MacKenzie et al., 2002) y de las historias de detección de cada especie en cada sitio de observación pudimos calcular dos parámetros principales: la probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ) y la probabilidad de detección ( $p$ ) para nivel regional. Además, utilizamos modelos lineales generalizados logísticos para saber qué características ambientales de los sitios de observación tienen un efecto estadístico sobre ambos parámetros mencionados ( $\Psi$  y  $p$ ) de cada especie, realizando un total de 474 modelos. Se seleccionaron las variables ambientales que se modelarían para  $\Psi$  y para  $p$  para después probar diferentes modelos que difieren en cuál es la característica ambiental que afecta a  $\Psi$  y a  $p$ , se realizó con cada característica ambiental y por pares (modelos aditivos e interactivos). Cada parámetro se modeló con diferentes covariables ambientales tomando en cuenta requerimientos ecológicos de las especies (i.e., los reptiles al ser ectotermos requieren características específicas para termoregular como rocas y diferentes temperaturas). Para  $p$  se utilizaron: porcentaje de cobertura de árboles, porcentaje de cobertura de arbustos, temperatura, humedad, nubosidad y la hora de observación. Para  $\Psi$ : porcentaje de cobertura de árboles, altura de árboles, porcentaje de cobertura de arbustos, altura de arbustos, porcentaje de cobertura de

hierba, altura de hierba, porcentaje de roca expuesta, porcentaje de cobertura de hojarasca, refugios, elevación y el diámetro a la altura del pecho de árboles. Una vez que se modelaron todas las covariables para cada parámetro seleccionamos al mejor modelo para cada parámetro (i. e., a la característica ambiental más importante para la presencia y/o detección de las especies) usando el criterio de información de Akaike ajustado para muestras pequeñas (Burnham & Anderson, 2002). El modelo con el menor valor del AICc es aquel que provee el mejor ajuste a los datos. Sin embargo, modelos que difieren en menos de dos unidades del AICc con respecto al mejor modelo ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), también tienen apoyo considerable en los datos (Burnham y Anderson, 2002).

Para saber si hay o no co-ocurrencia entre las especies, implementamos modelos de ocupación para dos especies (MacKenzie et al., 2004; Richmond et al., 2010). Estos modelos permiten conocer si la presencia de una especie afecta la presencia de otra. Es decir, proveen evidencia de posibles interacciones espaciales que pueden ser el resultado de interacciones ecológicas. Adicionalmente, estos modelos permiten obtener estimaciones de otros parámetros:  $p^A$  que se refiere a la probabilidad de detección de la especie A o dominante (*Sceloporus torquatus*),  $p^B$  que nos indica la probabilidad de ocupación de la especie B o subordinada (*Sceloporus grammicus*),  $\Psi^A$ , nos indica la probabilidad de ocupación de la especie A,  $\Psi^{BA}$ , que hace referencia a la probabilidad de ocupación para la especie B dado que la especie A está presente y por último  $\Psi^{Ba}$ , que nos dice la probabilidad de ocupación para la especie B dado que la especie A está ausente. En el caso de las especies con las que se realiza este trabajo, se determinó como especie dominante a *S. torquatus* debido a que es una especie más grande y a los reportes sobre que puede alimentarse de los jóvenes de la otra especie y subordinada a *S. grammicus* por ser más pequeña y ser la especie afectada por la más grande. El siguiente paso constó de poner a prueba dos modelos, uno condicional donde  $\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba}$  con uno no condicional donde  $\Psi^{BA} = \Psi^{Ba}$ . Es decir, en el primer caso la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* se ve afectada, ya sea positiva o negativamente, por la presencia de *S. torquatus*, mientras que en el segundo caso la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es independiente de la presencia o ausencia de *S. torquatus* (Tabla 1). Con estos modelos de dos especies también se calculó,

para *S. grammicus* y *S. torquatus* el factor de interacción de especies (SIF por sus siglas en inglés).  $SIF = 1$  indica que la distribución espacial de ambas especies es independiente.  $SIF < 1$  indica que una de las dos especies afecta negativamente la presencia de la otra (evasión), es decir, no son sintópicas. Finalmente,  $SIF > 1$  indica que una de las dos especies afecta positivamente la presencia de la otra (agregación) y, por lo tanto, que son sintópicas.

Tabla 1. Parámetros estimados con los modelos de ocupación de dos especies. Tabla modificada de Richmond et al., 2010.

<b>Parámetro</b>	<b>Descripción</b>
$\Psi^A$	Probabilidad de ocupación para la especie A
$\Psi^{BA}$	Probabilidad de ocupación para la especie B, dado que A está presente
$\Psi^{Ba}$	Probabilidad de ocupación para la especie B, dado que A está ausente
$p^A$	Probabilidad de detección para la especie A, dado que la especie B está ausente
$p^B$	Probabilidad de detección para la especie B, dado que la especie A está ausente

Nota: Se asume que la especie A es dominante y la especie B es la subordinada.

A nivel local también se realizaron modelos de ocupación, pero en este caso, de múltiples temporadas ya que se tomaron datos de detección y no detección durante 11 temporadas en los años mencionados anteriormente, para ambas especies. Con estos modelos obtuvimos los mismos parámetros: probabilidad ocupación ( $\Psi$ ), detección ( $p$ ) y dos parámetros más, el primero denotado como probabilidad de extinción local ( $\epsilon$ ), que se refiere a la probabilidad de que un sitio sea desocupado por una especie de una temporada a otra y probabilidad de colonización local ( $\gamma$ ) que nos indica la probabilidad de que un sitio se ocupe en una siguiente temporada

teniendo como referencia que en la temporada anterior no estuvo ocupado por la especie en cuestión (MacKenzie et al., 2003; 2018).

También se realizaron modelos lineales generalizados logísticos aditivos para conocer las características ambientales que afectan los parámetros  $p$ ,  $\Psi$ ,  $\epsilon$ , y  $\gamma$  de cada especie. Para  $p$  se utilizaron: porcentaje de roca expuesta, porcentaje de cobertura de árboles y porcentaje de cobertura de arbustos y para  $\Psi$ ,  $\epsilon$ , y  $\gamma$ : porcentaje de roca expuesta, porcentaje de cobertura de árboles, porcentaje de cobertura de arbustos, porcentaje de cobertura de hierba, número promedio de basura, distancia a estructuras urbanas, número de especies de árboles y arbustos y actividad de jardinería y así considerar el mejor modelo con las variables que afectan cada uno de estos parámetros. Adicionalmente, en el caso de estos modelos de múltiples temporadas, construí modelos en los que todos los parámetros variaban por temporada climática (comparando sus valores entre las temporadas cálidas, lluvias y frías), por temporadas de muestreo independientemente de la temporada climática (es decir variación entre las 11 ocasiones de muestreo) y otro donde los parámetros permanecían constantes a lo largo de todas las 11 ocasiones de muestreo.

Para finalizar, se realizaron modelos de ocupación de dos especies de múltiples temporadas, de los que podemos obtener los siguientes parámetros:  $p^A$ ,  $p^B$ ,  $\Psi^A$ ,  $\Psi^{BA}$ ,  $\Psi^{Ba}$ ,  $\epsilon^A$ ,  $\epsilon^B$ ,  $\epsilon^{AB}$ ,  $\epsilon^{BA}$ ,  $\gamma^A$ ,  $\gamma^B$ ,  $\gamma^{AB}$ ,  $\gamma^{BA}$  (Tabla 2). En la parte final de estos modelos, se pusieron a prueba dos de ellos, uno condicional donde  $\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba}$  con uno no condicional donde  $\Psi^{BA} = \Psi^{Ba}$ , esto para saber si la probabilidad de *S. grammicus* es igual cuando *S. torquatus* está presente o cuando está ausente o si dicha probabilidad difiere en función de la presencia de la segunda especie.

Todos los modelos de ocupación, tanto los de una temporada, múltiples temporadas, una especie y de dos especies se realizaron en el software MARK.



Tabla 2. Parámetros estimados con los modelos de ocupación de dos especies y múltiples temporadas. Tabla modificada de Richmond et al., 2010.

<b>Parámetro</b>	<b>Descripción</b>
$\Psi^A$	Probabilidad de ocupación para la especie A
$\Psi^{BA}$	Probabilidad de ocupación para la especie B, dado que A está presente
$\Psi^{Ba}$	Probabilidad de ocupación para la especie B, dado que A está ausente
$\varepsilon^A$	Probabilidad de extinción para A, dado que la especie B está ausente
$\varepsilon^B$	Probabilidad de extinción para B, dado que la especie A está ausente
$\varepsilon^{AB}$	Probabilidad de extinción para A, dado que la especie B está presente
$\varepsilon^{BA}$	Probabilidad de extinción para B, dado que la especie A está presente
$\gamma^A$	Probabilidad de colonización por A, dado que la especie B está ausente
$\gamma^B$	Probabilidad de colonización por B, dado que la especie A está ausente
$\gamma^{AB}$	Probabilidad de colonización por A, dado que la especie B está presente
$\gamma^{BA}$	Probabilidad de colonización por B, dado que la especie A está presente

Nota: Se asume que la especie A es dominante y la especie B es la subordinada.

**Diferencias en los microhábitats de ambas especies.-** Para ambas escalas espaciales (regional y local) se realizaron análisis para identificar si las características de las perchas que utilizan estas lagartijas (tipo, altura y temperatura) difieren entre las dos especies.

Específicamente, para examinar posibles diferencias entre especies en el tipo de percha que ocupan se realizaron pruebas de  $\chi^2$ , ya que es una variable categórica y los datos registrados son las frecuencias de individuos utilizando cada tipo de percha. Las categorías que usamos para esta variable fueron: roca, tronco, árbol, pared y cactus. Para examinar diferencias entre especies en la altura y temperatura de las perchas realicé pruebas  $U$  de Mann-Whitney debido a que la distribución de estos datos no fue normal.

Estos análisis se realizaron con el software R versión 4.3.2, utilizando la interfaz de R estudio.

# Resultados

**Escala regional.-** Con respecto a los modelos de ocupación ( $\Psi$ ) de una especie con los que examiné las variables ambientales con el mayor impacto en la ocupación y detectabilidad de las especies de estudio, un solo modelo tuvo apoyo fuerte en los datos de *S. torquatus* (i.e., todos los demás modelos tuvieron  $\Delta\text{AICc} > 2$ ; Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos. Se muestran las covariables que tuvieron efecto más fuerte sobre la probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ) y la probabilidad de detección ( $p$ ) para ambas especies, los modelos con más apoyo con un  $\Delta\text{AICc} < 2$  se resaltan en negritas.

## *Sceloporus torquatus*

Modelo	AICc	$\Delta\text{AICc}$	Pesos de Akaike
<b><math>\Psi</math>(Cobertura de Arbustos+Refugios) <math>p</math>(Cobertura de Árboles)</b>	<b>376.66</b>	<b>0</b>	<b>0.42</b>
$\Psi$ (Cobertura de Arbustos+Refugios) $p$ (Hora)	378.86	2.19	0.14

## *Sceloporus grammicus*

<b><math>\Psi</math>(Cobertura de Arbustos+Hojarasca) <math>p</math>(Hora)</b>	<b>291.12</b>	<b>0</b>	<b>0.15</b>
$\Psi$ (Cobertura de Arbustos+Hojarasca) $p$ (Humedad)	292.67	1.55	0.07
$\Psi$ (Cobertura de Roca+Hojarasca) $p$ (Hora)	292.82	1.70	0.06

$\Psi$ (Cobertura de Roca+Hojarasca)	294.18	3.05	0.03
$p$ (Humedad)			

De acuerdo con este modelo, existe una relación negativa entre la probabilidad de ocupación de *S. torquatus* y la cobertura de arbustos (Figura 3A). En contraste, existe una relación positiva entre la disponibilidad de refugios y la probabilidad de ocupación (Figura 3B). En cuanto a la probabilidad de detección ( $p$ ) de *S. torquatus*, el modelo seleccionado (Tabla 3) indica que la detectabilidad de esta lagartija disminuye conforme aumenta la cobertura de árboles (Figura 3C).

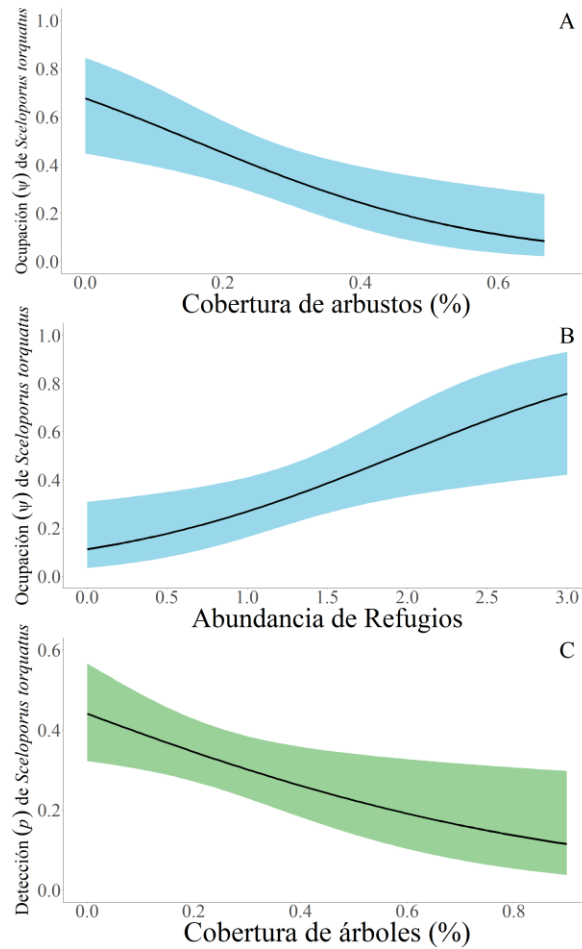


Figura 3. Estimaciones de los efectos de características del hábitat sobre la ocupación ( $\Psi$ ) y detección ( $p$ ) para *Sceloporus torquatus*. El área sombreada representa el intervalo de confianza (IC = 95%).

En el caso de *S. grammicus* hubo tres modelos con fuerte apoyo en los datos (Tabla 3). Los tres modelos tuvieron en común un efecto positivo de la cantidad de hojarasca sobre la probabilidad de ocupación de esta especie (Figura 4B). Dos de estos tres modelos sugieren también que, al igual que con *S. torquatus*, la probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ) para *S. grammicus* es menor en sitios con mayor cobertura de arbustos (Figura 4A). El tercer modelo con ajuste adecuado a los datos indica que la probabilidad de ocupación está relacionada positivamente con porcentaje de roca expuesta (Figura 4C, Tabla3).

De acuerdo con el primer y tercer modelos con apoyo fuerte (Tabla 3), la probabilidad de detección ( $p$ ) para *S. grammicus* estuvo afectada negativamente por la hora, lo que nos indica que es menos probable detectar a esta especie conforme avanza el día (Figura 4D). Adicionalmente, de acuerdo con el segundo modelo apoyado (Tabla 3) la detectabilidad tuvo una relación positiva con la humedad relativa (Figura 4E).

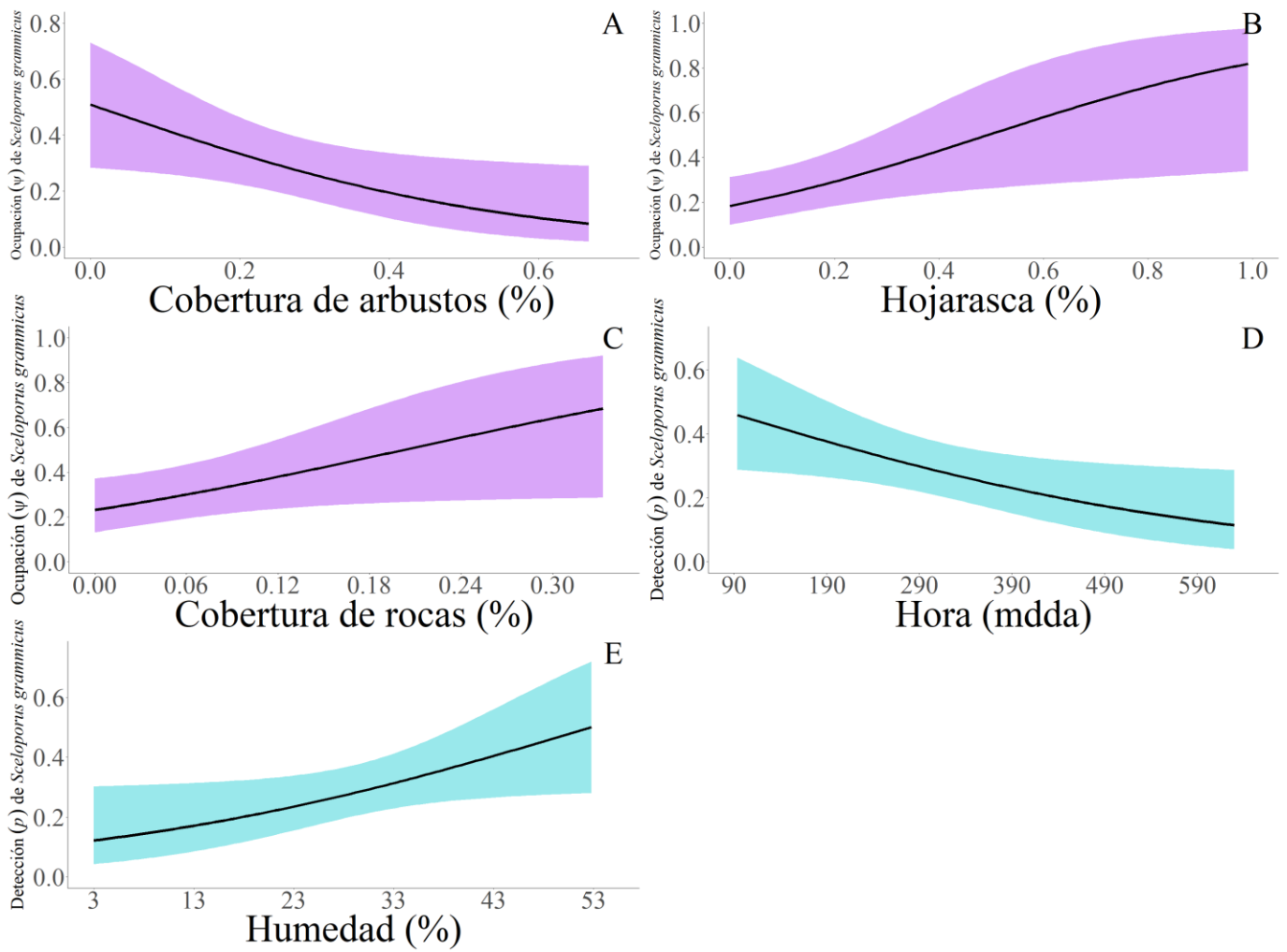


Figura 4. Estimaciones de los efectos de características del hábitat sobre la ocupación ( $\Psi$ ) y detección ( $p$ ) para *Sceloporus grammicus*. El área sombreada representa el intervalo de confianza (IC = 95%).

Tabla 4. Selección de modelo condicional y no condicional. Resaltado en negritas el modelo más apoyado.

	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta</math>AICc</b>	<b>Pesos de Akaike</b>
<b>Condicional</b>	<b>665.20</b>	<b>0.00</b>	<b>0.86</b>
$\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba}$			
No condicional	668.99	3.79	0.13
$\Psi^{BA} = \Psi^{Ba}$			

**Modelos de ocupación de dos especies.-** Para los modelos de ocupación de dos especies se tomaron en cuenta las variables relevantes que afectan la probabilidad de detección y probabilidad de ocupación para cada especie que fueron seleccionadas en el paso anterior. Es decir, las probabilidades de ocupación y detección de ambas especies se modelaron en función de las variables que tuvieron el efecto más evidente en estos parámetros (Figuras 3 y 4).

Una vez seleccionados los modelos con las variables que más afectaban la probabilidad de detección y ocupación se realizaron dos modelos, uno condicional y otro no condicional. El modelo condicional nos indica que la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* dado que *S. torquatus* está presente ( $\Psi^{BA}$ ) es diferente a la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* dado que *S. torquatus* está ausente ( $\Psi^{Ba}$ ), es decir:  $\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba}$ . Por el contrario, el modelo no condicional indica que ambas probabilidades son iguales ( $\Psi^{BA} = \Psi^{Ba}$ ) y, por lo tanto, que la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* no depende de la presencia o ausencia de *S. torquatus*.

El modelo condicional tuvo más apoyo que el modelo no condicional ( $\Delta$ AICc = 3.79; Tabla 4). La probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es notablemente mayor cuando *S. torquatus* está presente en comparación con sitios en los que *S. torquatus* está ausente (Figura

5). Ambas especies co-ocurren en los mismos sitios más de lo que se espera por azar de acuerdo con el valor obtenido del factor de interacción de especies (SIF = 2.09, IC 95% = 1.35 - 2.82).

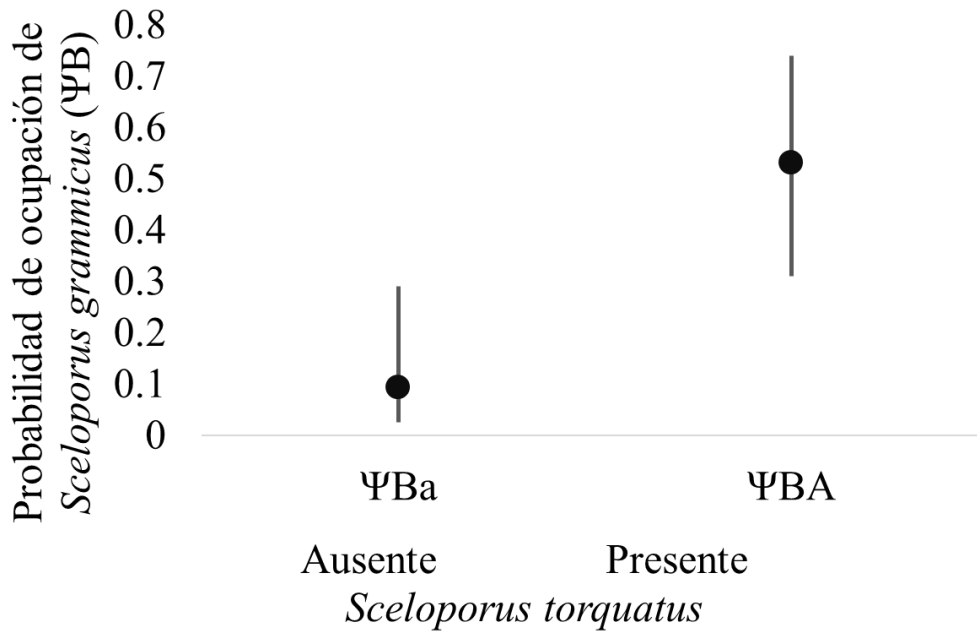


Figura 5. Estimación de la probabilidad de ocupación para *Sceloporus grammicus* cuando *Sceloporus torquatus* está ausente y presente. Las barras de error representan intervalos de confianza (95%).

**Escala local (reserva ecológica).**- En el análisis del efecto de la temporalidad sobre todos los parámetros ( $p$ ,  $\Psi$ ,  $\epsilon$ , y  $\gamma$ ), solo hubo efecto sobre probabilidad de detección ( $p$ ) de *S. torquatus*, detecté variación entre las 11 temporadas con una tendencia hacia una reducción a lo largo del tiempo en la detectabilidad de esta especie (Figura 6). Para ningún parámetro hubo efecto de la temporada climática.



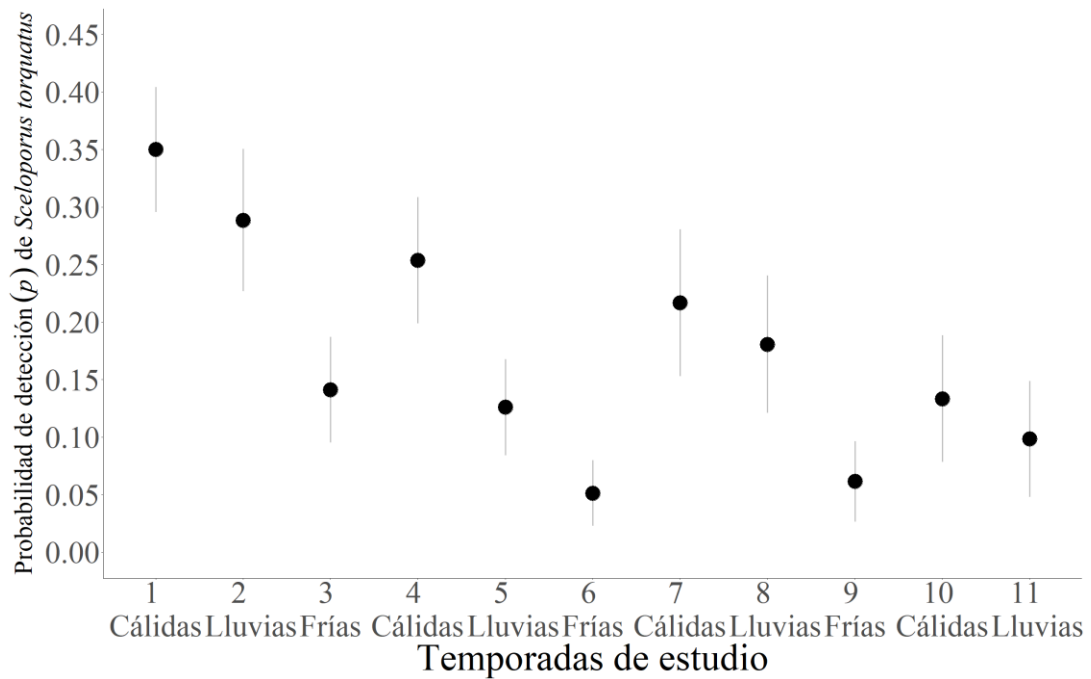


Figura 6. Estimaciones de probabilidad de detección para *Sceloporus torquatus* durante 11 ocasiones de muestreo con su respectiva temporada climática. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%.

Para *S. grammicus* detecté que también la probabilidad de detección varió notablemente entre las 11 ocasiones de muestreo con una tendencia a disminuir a lo largo del tiempo (Figura 7A). La probabilidad de extinción a su vez difirió ligeramente entre las tres temporadas climáticas, con un valor menor en las temporadas frías (Figura 7B).

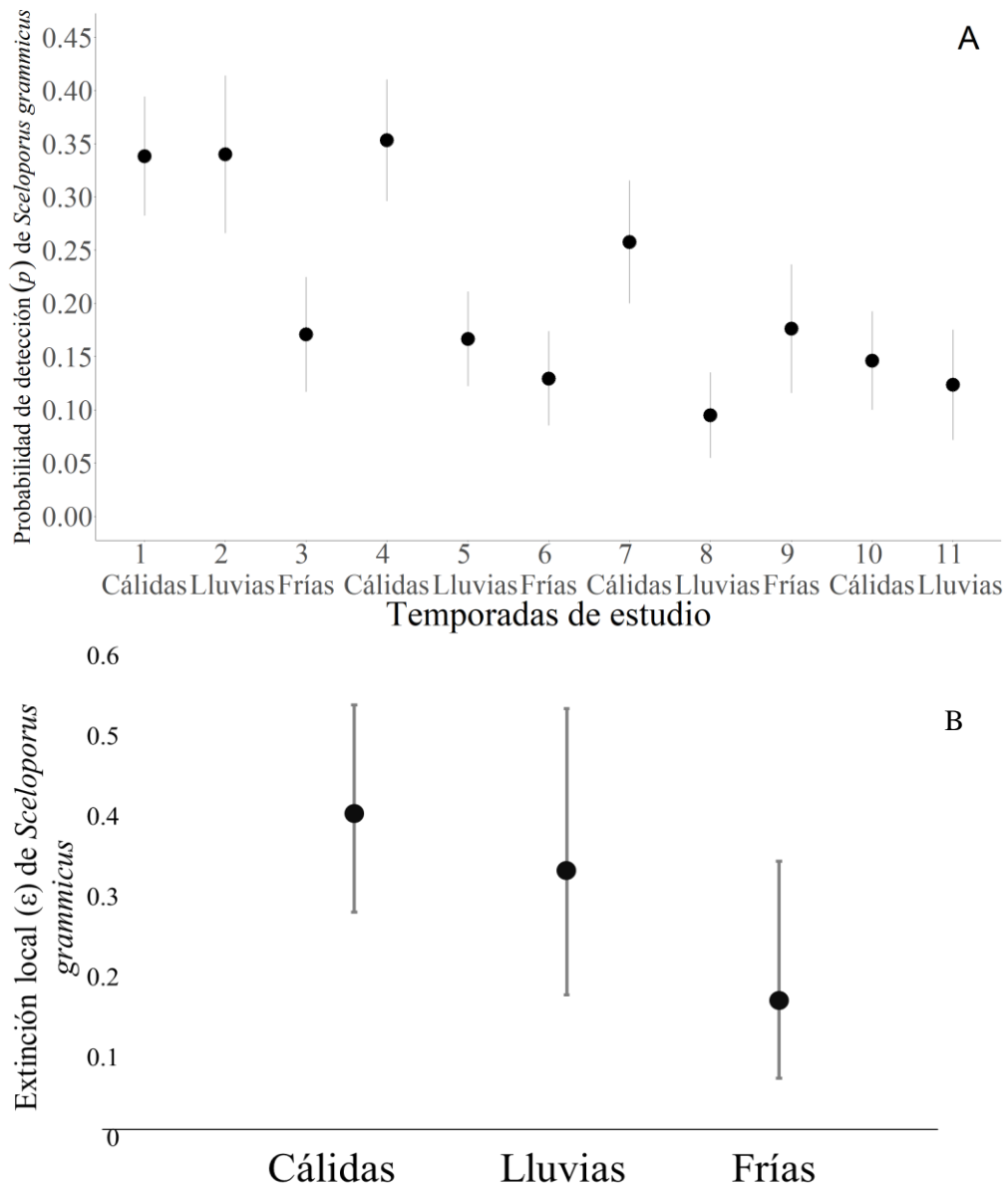


Figura 7. Estimaciones de probabilidad de detección ( $p$ ) para *Sceloporus grammicus* durante 11 ocasiones de muestreo con su respectiva temporada climática (A) y estimación de la probabilidad de extinción ( $\epsilon$ ) para las 3 temporadas climáticas (B). Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%.

Tabla 5. Resultados de la selección de modelos. Se muestran las covariables con un efecto más fuerte sobre la probabilidad de ocupación de ( $\Psi$ ), probabilidad de extinción local ( $\varepsilon$ ), probabilidad de colonización local ( $\gamma$ ) y probabilidad de detección ( $p$ ) para ambas especies. Solamente se muestran los modelos con apoyo fuerte ( $\Delta AICc < 2$ ) y se resaltan en negritas los modelos seleccionados.

***Sceloporus torquatus***

<b>Modelo</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>	<b>Pesos de Akaike</b>
<b><math>\Psi</math>(Cobertura de roca) <math>\varepsilon</math>(Cobertura roca) <math>\gamma</math>(Riqueza de árboles y arbustos) <math>p</math>(Temporada de muestreo + Cobertura de roca)</b>	<b>3028.30</b>	<b>0</b>	<b>0.3832</b>
$\Psi$ (Cobertura de roca) $\varepsilon$ (Cobertura de roca) $\gamma$ (Cobertura de arbustos) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de roca)	3028.62	0.31	0.3266
$\Psi$ (Cobertura de roca) $\varepsilon$ (Cobertura de árboles) $\gamma$ (Riqueza de árboles y arbustos) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de roca)	3030.52	2.22	0.1261
<b><i>Sceloporus grammicus</i></b>			
$\Psi$ (Distancia a estructuras urbanas) $\varepsilon$ (Estación climática + Distancia a estructuras urbanas) $\gamma$ (Riqueza de árboles y arbustos) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de arbustos)	3899.38	0	0.21
$\Psi$ (Distancia a estructuras urbanas) $\varepsilon$ (Estación climática + Distancia a estructuras urbanas) $\gamma$ (Cobertura de roca) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de arbustos)	3899.89	0.51	0.16
$\Psi$ (Distancia a estructuras urbanas) $\varepsilon$ (Estación climática + Distancia a estructuras urbanas) $\gamma$ (Actividades de jardinería) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de arbustos)	3899.99	0.61	0.15
<b><math>\Psi</math>(Distancia a estructuras urbanas) <math>\varepsilon</math>(Estación climática + Distancia estructuras urbanas) <math>\gamma</math>(.) <math>p</math>(Temporadade muestreo + Cobertura de arbustos)</b>	<b>3900.17</b>	<b>0.79</b>	<b>0.14</b>

$\Psi$ (Distancia a estructuras urbanas) $\varepsilon$ (Estación climática + Distancia a estructuras urbanas) $\gamma$ (Cobertura de hierba) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de arbustos)	3901.14	1.76	0.08
$\Psi$ (Distancia a estructuras urbanas) $\varepsilon$ (Estación climática + Distancia a estructuras urbanas) $\gamma$ (Distancia a estructuras urbanas) $p$ (Temporada de muestreo + Cobertura de arbustos)	3901.79	2.41	0.065

---

Al proceder a identificar las variables ambientales con mayor efecto en ocupación, colonización, extinción y detección de *S. torquatus* encontré dos modelos con apoyo fuerte ( $\Delta AICc = 0.31$ ; Tabla 5). Ambos modelos sólo difieren en la variable que afecta a la probabilidad de colonización: en el primer modelo es la riqueza de árboles y arbustos y en el segundo modelo es la cobertura de arbustos.

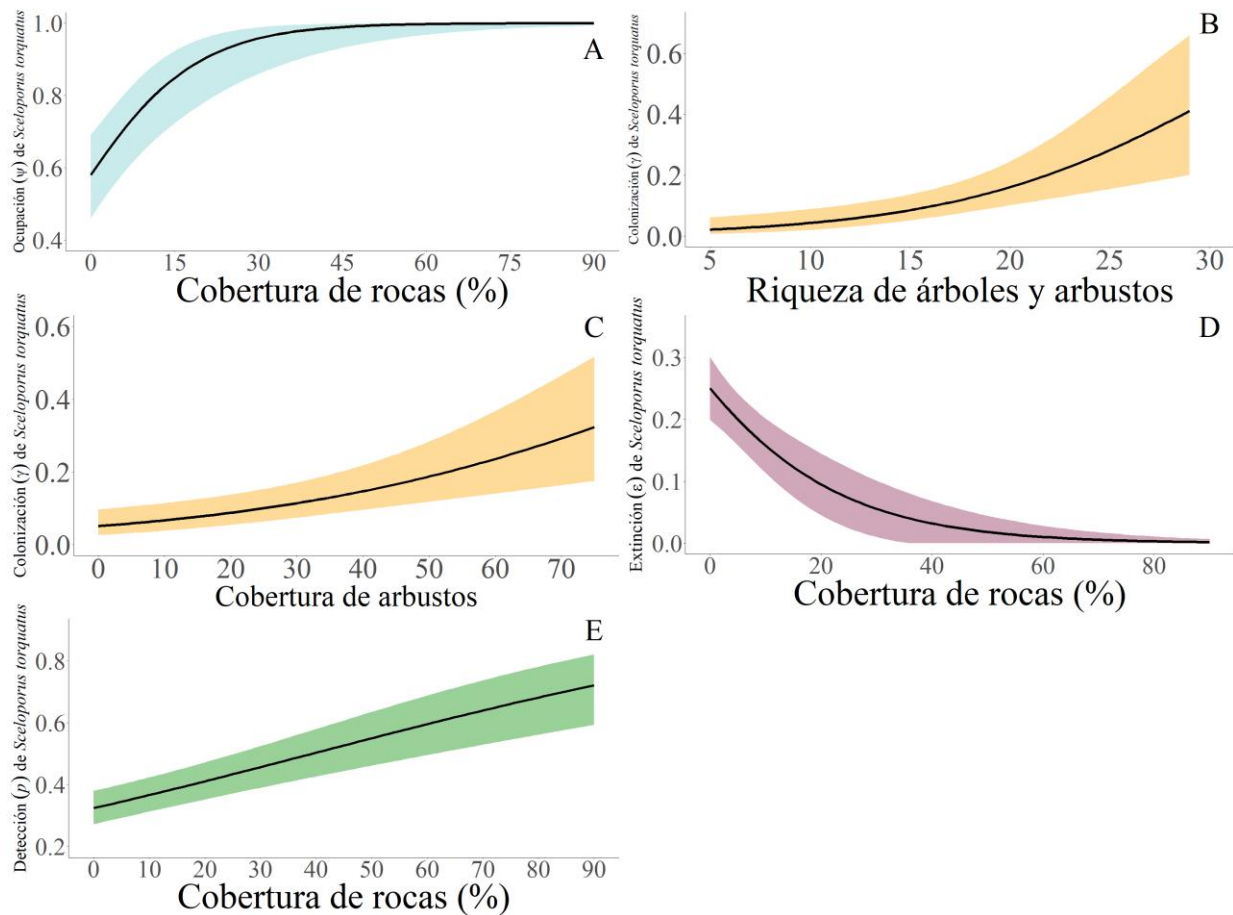


Figura 8. Estimaciones de los efectos de características del hábitat sobre la ocupación ( $\Psi$ ), probabilidad de extinción local ( $\epsilon$ ), probabilidad de colonización local ( $\gamma$ ) y detección ( $p$ ) para *Sceloporus torquatus*. El área sombreada representa el intervalo de confianza (IC = 95%).

En el caso de *S. grammicus*, hubo cinco modelos con apoyo fuerte ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ). Estos cinco modelos difieren en las variables que afectan a la probabilidad de colonización (Tabla 5). Uno de estos cuatro modelos apoyados no incluyó ninguna variable predictora de la probabilidad de colonización (es decir sólo incluyó un intercepto) y, por ser el más simple de los cuatro, es el modelo que seleccioné (Tabla 5).

Con respecto a la probabilidad de ocupación, detecté un efecto positivo de la cobertura de rocas sobre la ocupación de *S. torquatus* (Tabla 5, Figura 8A). La probabilidad de extinción local ( $\epsilon$ ) de *S. torquatus* tuvo una relación negativa con el porcentaje de roca expuesta, es decir,

la probabilidad de que esta especie abandone un sitio de una temporada a la siguiente es mayor en sitios con poca roca expuesta (Figura 8B). En cuanto a la probabilidad de colonización de *S. torquatus*, encontré un efecto positivo de la riqueza de especies de árboles y arbustos, lo que indica que conforme aumenta la diversidad vegetal, aumenta la probabilidad de que esta especie colonice algún sitio que antes no ocupaba (Figura 8C). También encontré efecto de la cobertura de arbustos para la probabilidad de colonización en el otro modelo mencionado que tenía el mismo apoyo. Para la probabilidad de detección, *S. torquatus* tuvo relación positiva con la cobertura de roca (Figura 8D).

Para *S. grammicus*,  $\Psi$  se relacionó de manera negativa con la distancia a estructuras urbanas, es decir, la presencia de *S. grammicus* es más alta en sitios con actividad humana (Tabla 5, Figura 9A). Por su parte, la probabilidad de extinción local de *S. grammicus* tuvo una relación positiva con la distancia a estructuras urbanas, lo que indica que la probabilidad de que esta segunda especie abandone un sitio incrementa en sitios alejados de la actividad humana (Figura 9B). Tal como lo indica el modelo que seleccioné para *S. grammicus*, ninguna variable ambiental tuvo influencia sobre su probabilidad de colonización (Tabla 5).

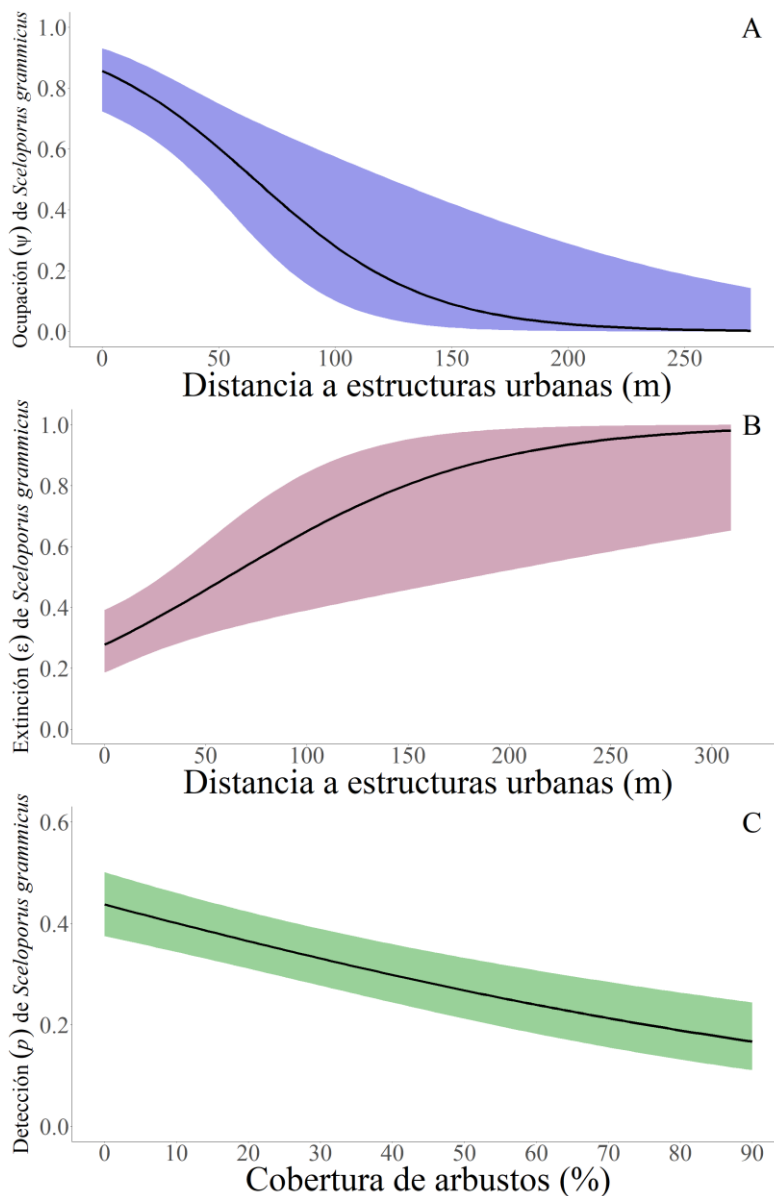


Figura 9. Estimaciones de los efectos de características del hábitat sobre la ocupación ( $\Psi$ ), probabilidad de extinción local ( $\epsilon$ ) y detección ( $p$ ) para *Sceloporus grammicus* para la escala local. El área sombreada representa el intervalo de confianza (IC = 95%).

Al igual que a nivel regional, después de seleccionar las variables ambientales con efectos más evidentes sobre cada parámetro ( $\psi$ ,  $\epsilon$ ,  $\gamma$  y  $p$ ), se compararon, a través de AICc, modelos condicionales y no condicionales para ocupación, colonización y extinción local. Dos modelos tuvieron apoyo fuerte ( $\Delta AICc = 1.79$ ). En ambos modelos, la ocupación y la

colonización de *S. grammicus* estuvieron condicionadas a la presencia de *S. torquatus* ( $\Psi^{Ba} \neq \Psi^{Ba}$  y  $\gamma^B \neq \gamma^{Ba}$ , respectivamente) (Tabla 6).

Al examinar estos parámetros detecté que, al igual que a escala regional, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es en general mayor cuando *S. torquatus* está presente (Figura 10). Además, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* disminuye drásticamente conforme aumenta la distancia a estructuras urbanas si no se encuentra presente *S. torquatus* (Figura 10). Por el contrario, en sitios donde *S. torquatus* se encuentra presente, aunque sean alejados de estructuras urbanas, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* se mantiene relativamente alta y aunque continúa teniendo una relación negativa con la distancia a estructuras urbanas, disminuye de manera gradual (Figura 10).

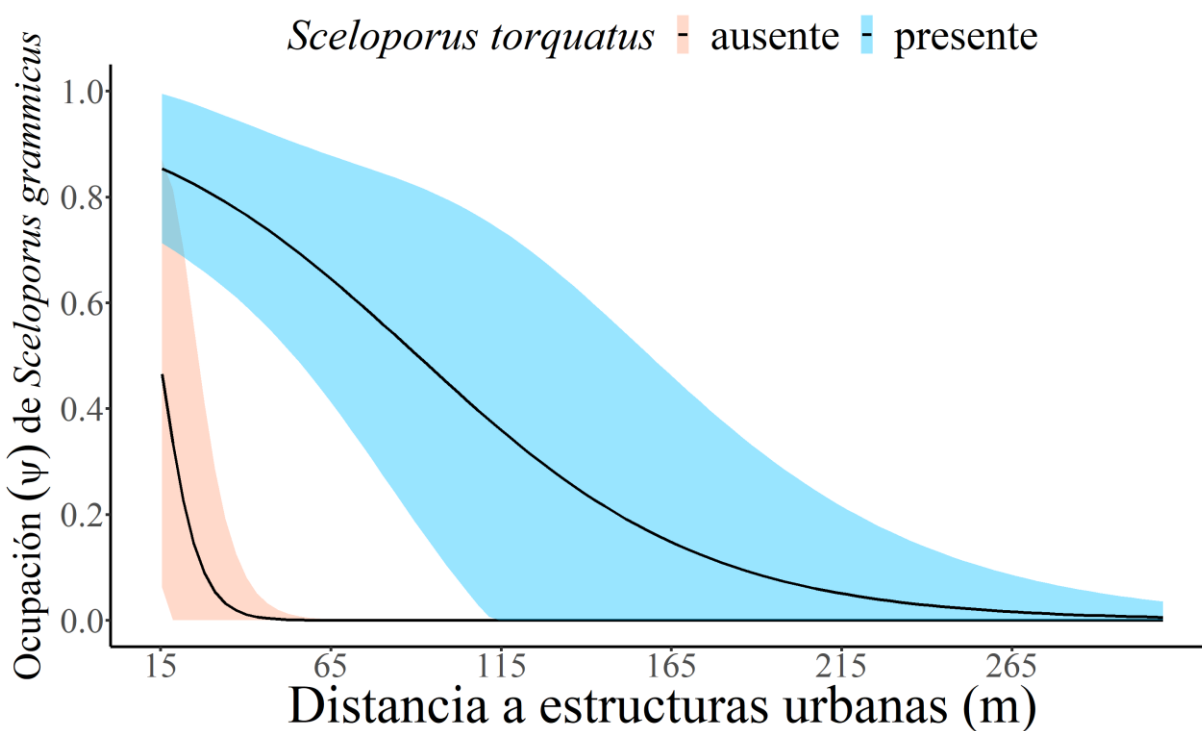


Figura 10. Estimaciones del efecto de la distancia a estructuras urbanas sobre la ocupación de *Sceloporus grammicus* cuando *Sceloporus torquatus* está presente (gráfico en turquesa) y cuando está ausente (gráfico en rojo). El área sombreada representa el intervalo de confianza (95%).



A su vez, la probabilidad de colonización para *S. grammicus* es mayor cuando *S. torquatus* está presente ( $\gamma^{BA}$ ) en comparación con sitios en los que esta última especie está ausente ( $\gamma^B$ ) (Figura 11). Estos resultados indican que la presencia de *S. grammicus* depende de la presencia de *S. torquatus* y que el que *S. grammicus* colonice un nuevo sitio también depende de que previamente llegue ahí *S. torquatus*.

Con respecto a la probabilidad de extinción local de *S. grammicus*, ambos modelos, condicional ( $\epsilon^B \neq \epsilon^{BA}$ ) y no condicional ( $\epsilon^B = \epsilon^{BA}$ ), tuvieron el mismo apoyo en los datos (Tabla 6). Dado que el modelo no condicional es más simple que el modelo condicional, elegimos el modelo no condicional y a partir de éste inferimos que la extinción local de *S. grammicus* no depende de la presencia de *S. torquatus* y tiene un valor de 0.42 (IC 95% = 0.3 – 0.54).

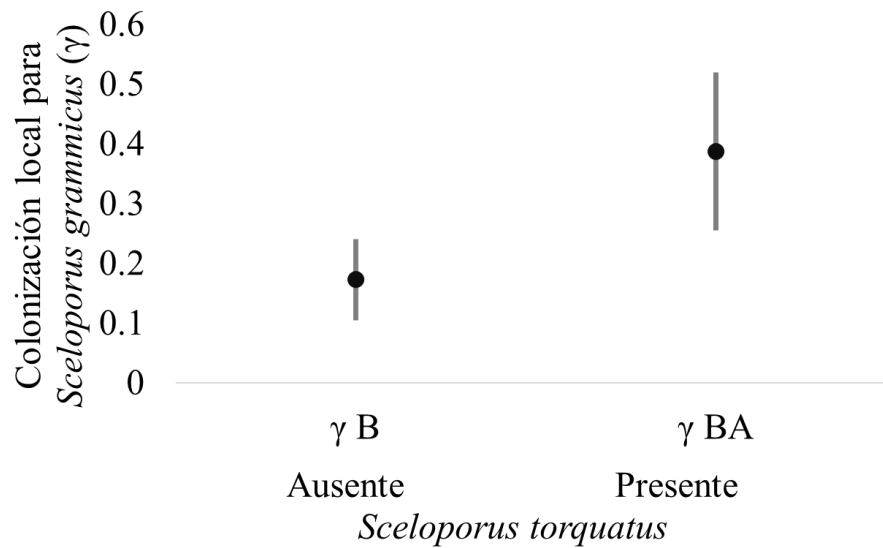


Figura 11. Estimación de la probabilidad de colonización ( $\gamma$ ) para *Sceloporus grammicus* cuando *Sceloporus torquatus* está ausente y cuando está presente. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%.

Ambos modelos con apoyo fuerte en los datos indican que ni la probabilidad de colonización ni la probabilidad de extinción local de *S. torquatus* se vieron afectadas por la presencia de *S. grammicus* (Tabla 6). Es decir, ambos modelos  $\gamma^A = \gamma^{AB}$  y  $\epsilon^A = \epsilon^{AB}$ , sugieren

que los cambios temporales en la ocupación de *S. torquatus* son independientes de la presencia de *S. grammicus*. Los valores de  $\gamma$  y  $\varepsilon$  para *S. torquatus* derivados del mejor modelo fueron 0.1 (IC 95% = 0.06 – 0.15) y 0.19 (IC 95% = 0.12 – 0.28), respectivamente.

Tabla 6. Selección de modelos condicionales y no condicionales de modelos de dos especies para múltiples temporadas. Los modelos con más apoyo con un  $\Delta\text{AICc} < 2$  y resaltados en negritas.

Modelos	AICc	$\Delta\text{AICc}$
<b><math>\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba} \ \gamma^A = \gamma^{AB} \ \gamma^B \neq \gamma^{BA} \ \varepsilon^A = \varepsilon^{AB} \ \varepsilon^B = \varepsilon^{BA}</math></b>	<b>6919.03</b>	<b>0</b>
$\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba} \ \gamma^A = \gamma^{AB} \ \gamma^B \neq \gamma^{BA} \ \varepsilon^A = \varepsilon^{AB} \ \varepsilon^B \neq \varepsilon^{BA}$	6920.82	1.79
$\Psi^{BA} \neq \Psi^{Ba} \ \gamma^A = \gamma^{AB} \ \gamma^B = \gamma^{BA} \ \varepsilon^A = \varepsilon^{AB} \ \varepsilon^B \neq \varepsilon^{BA}$	6921.22	2.19

Además, se puede observar que, en todas las temporadas, independientemente de la temporada climática, el SIF fue estadísticamente  $> 1$ , lo que nos indica que hubo co-ocurrencia todo el tiempo entre estas dos especies (Figura 12).

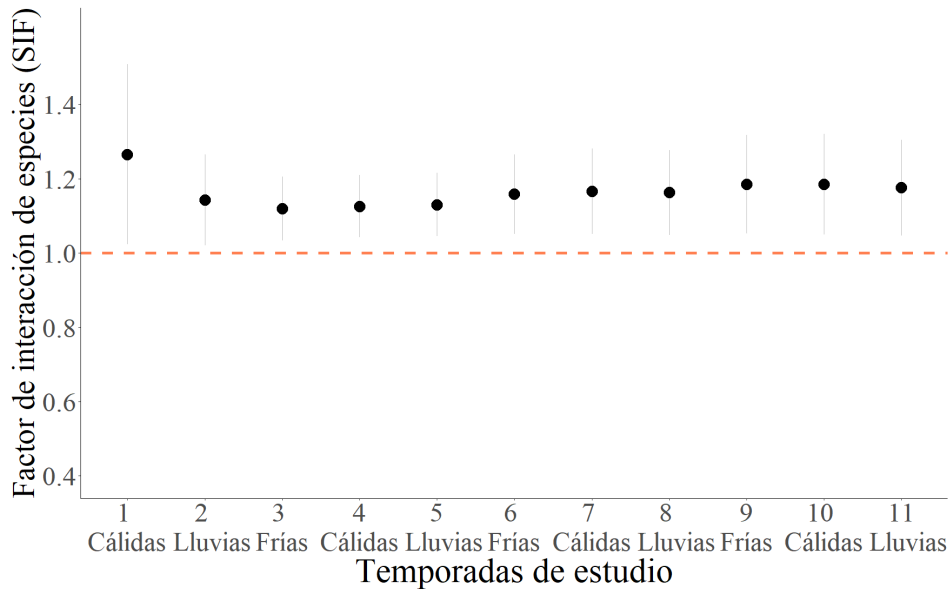


Figura 12. Factor de interacción de especies (SIF) calculado para *Sceloporus torquatus* y *Sceloporus grammicus* durante 11 ocasiones de muestreo. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%.

**Análisis de perchas.-** El tipo de perchas que utilizan estas dos especies de lagartijas fue diferente entre ellas, tanto para escala regional ( $\chi^2_4 = 32.9, P < 0.0001$ ; Figura 13A) como para escala local ( $\chi^2_4 = 71.8, P < 0.0001$ ; Figura 13B). Se puede observar que *S. torquatus* se encontró con mayor frecuencia en rocas seguido por paredes y muy pocas veces en otros tipos de percha como árboles o cactus. Por otro lado, *S. grammicus* se mostró más flexible en el uso de perchas, que aunque también utiliza rocas, se puede encontrar frecuentemente en otros tipos de percha, como troncos, árboles y cactus (Figura 13).

En cuanto a la altura de las perchas, se observaron diferencias entre especies en ambas escalas (regional:  $U = 2229.5, P = 0.013$  y local  $U = 11280, P < 0.0001$ ; Figura 14). En ambas escalas, *S. grammicus* puede utilizar una mayor diversidad de alturas, incluyendo perchas más altas en comparación con las que utiliza *S. torquatus*.

Por otro lado, sólo a nivel local hubo una diferencia significativa entre especies en la temperatura de la percha en la que se encontraban los individuos ( $U = 5617.5, P < 0.001$ ), *S. torquatus* es capaz de usar perchas con temperaturas relativamente más altas que *S. grammicus* (Figura 15B).

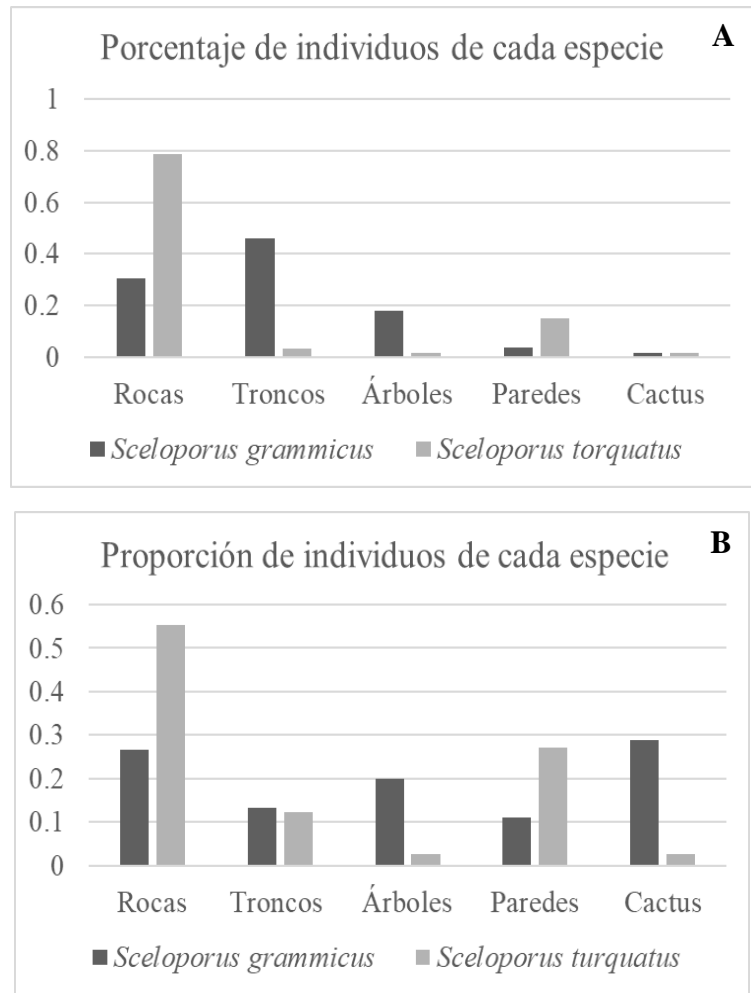


Figura 13. Gráficas de las frecuencias de observaciones del tipo percha de *Sceloporus grammicus* y *Sceloporus torquatus* tanto para escala regional (A) y escala local (B).

En contraste, a escala regional no hubo una diferencia estadísticamente significativa entre especies ( $U = 1474.5$ ,  $P = 0.14$ ). Sin embargo, los datos muestran una tendencia similar a lo que se observó a escala local: la mediana de la distribución de temperaturas de *S. torquatus* fue mayor que la de *S. grammicus* (Figura 15A).

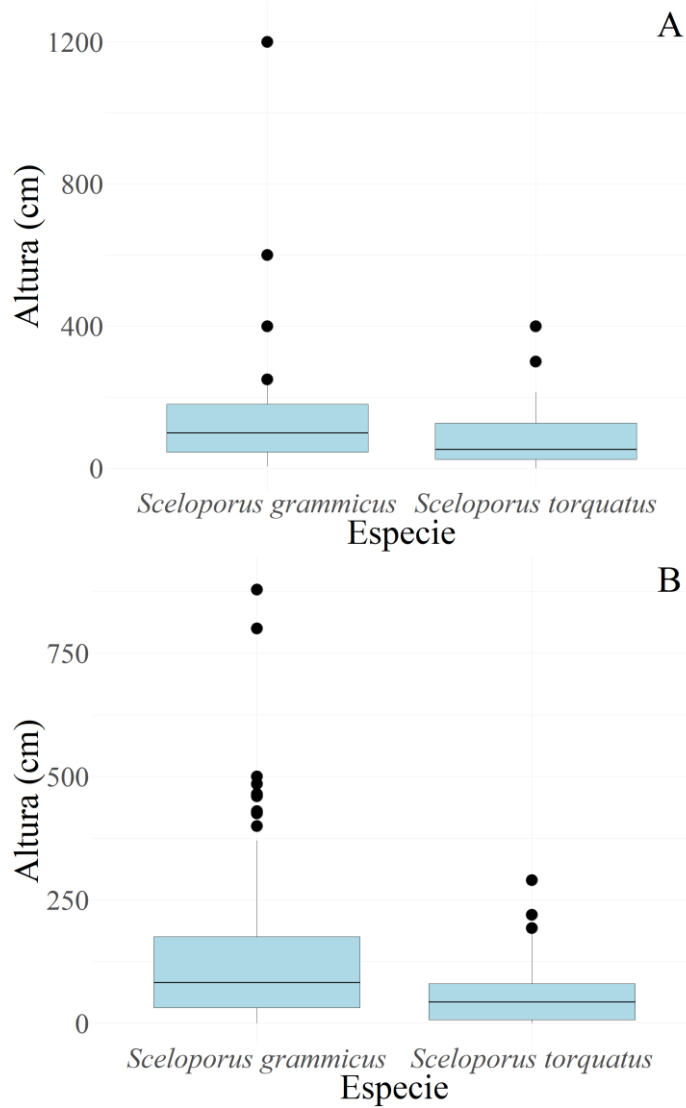


Figura 14. Gráficas de comparación de las alturas de perchas de *Sceloporus grammicus* y *Sceloporus torquatus* para ambas escalas espaciales: regional (A) y local (B). En los gráficos también podemos observar la mediana de cada grupo de datos (línea dentro de la caja) y los *outliers* (puntos fuera de la caja), que hacen referencia a valores atípicos, en este caso, perchas con alturas mayores al resto de los datos.

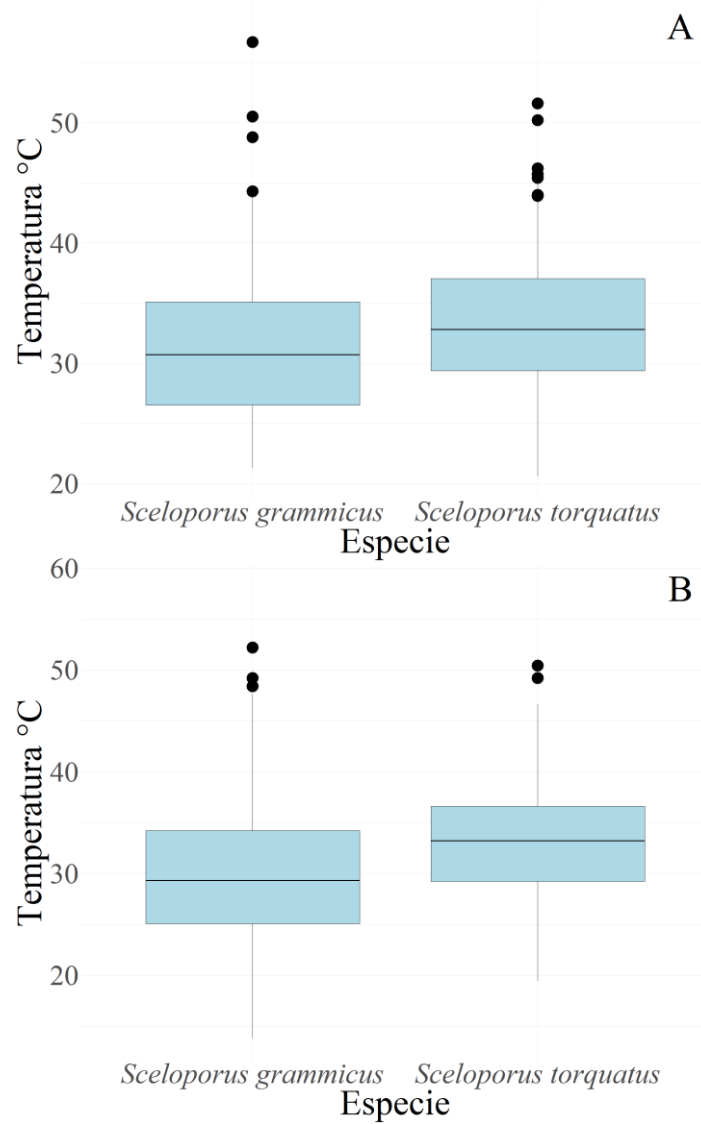


Figura 15. Gráficas de comparación de las temperaturas de perchas de *Sceloporus grammicus* y *Sceloporus torquatus* para ambas escalas espaciales: regional (A) y local (B). En los gráficos también podemos observar la mediana de cada grupo de datos (línea dentro de la caja) y los *outliers* (puntos fuera de la caja), que hacen referencia a valores atípicos, para este caso, perchas con temperaturas mayores al resto de los datos.

# Discusión

De acuerdo con los resultados, en los sitios dentro del área estudiada, *S. grammicus* y *S. torquatus* tienen una clara interacción espacial positiva. La presencia de la primera especie se ve favorecida por la presencia de la segunda, lo que indica que, a pesar de ser especies simpátricas, con hábitos y dieta similares, la competencia no parece ser fuerte. Por lo tanto, es razonable concluir que además de ser especies simpátricas también son especies sintópicas, pues parecen estar presentes en los mismos sitios de observación. Esta relación positiva podría explicarse de dos maneras: la primera, es posible que esté ocurriendo transferencia de información, que *S. torquatus* al ser especialista, transmita información de manera indirecta a la primera especie de sitios con buena calidad y mayor cantidad de recursos (e.g. comida, temperatura, refugios y perchas) y así sea posible que ambas ocupen los mismos sitios. Es conocido que las lagartijas de este género utilizan diferente tipo de señales para transferir información a otros individuos, ya sea sexual o agonística, e incluso se menciona que pueden reconocer cuando un individuo de la misma especie no pertenece a la misma población (Bastiaans et al., 2013, 2014; Goodale et al., 2010), por lo que en este caso podría estar transfiriendo la información ya mencionada (calidad de los sitios). Por otro lado, también observé que *S. grammicus*, de no estar *S. torquatus* presente, prefiere sitios cercanos a actividad humana y estructuras urbanas, esto al menos para las áreas de estudio. De acuerdo con diferentes estudios, los ecosistemas urbanizados proveen a muchas especies de recursos suficientes para que éstas puedan establecerse (Bateman et al., 2021; Hicks et al., 2016; McDonnell & Hahs, 2015; Zúñiga-Vega et al., 2023). *Sceloporus grammicus* es una especie que se beneficia claramente del disturbio antropogénico porque puede encontrarse, en grandes abundancias, en la gran mayoría de asentamientos humanos del centro y norte de México (Fernández-Badillo & Goyenechea-Mayer Goyenechea, 2010; Lot & Cano-Santana, 2009; Ramírez-Bautista, 1999; Uribe-Peña, 1999). Esto se podría deber a que, en ambas situaciones, *S. grammicus* encuentra suficientes recursos o una mejor calidad de estos para sobrevivir, lo que concuerda con los resultados obtenidos en cuanto a la probabilidad de ocupación en sitios cercanos a la urbanización.

La segunda explicación de la co-ocurrencia entre ambas especies de lagartijas surge de los datos del uso de perchas para cada especie. Es muy probable que la disponibilidad de sitios de percha y por lo tanto de refugios sea lo suficientemente alta en los sitios que habitan para no generar competencia entre ambas especies. En otras palabras, *S. grammicus* y *S. torquatus* ocupan sitios con abundantes perchas y refugios a ambas escalas, regional y local. Además, detectamos importantes diferencias entre especies en el tipo y altura de las perchas que usan. Se ha reportado que *S. grammicus* tiene mayor afinidad a utilizar árboles como percha, así como perchas más altas (Leyte-Manrique et al., 2016; 2017) mientras que *S. torquatus* utiliza casi exclusivamente las rocas o muros de roca como percha y refugio (Camarillo & Casas, 2001; Fernández-Badillo & Goyenechea-Mayer Goyenechea, 2010; Flores et al., 2023; Lot & Cano-Santana, 2009; Ramírez-Bautista et al., 2009). Mis resultados son consistentes con estas observaciones previas. Interesantemente, encontré (al menos en la escala local) que *S. torquatus* prefiere perchas con temperaturas moderadamente mayores que las que prefiere *S. grammicus*. Las temperaturas relativamente altas de las perchas que utilizan *S. torquatus* pueden ser un resultado indirecto de su preferencia por rocas, que se calientan más rápido y retienen más el calor (Bakken, 1989) o, alternativamente, pueden reflejar un requerimiento térmico más elevado de *S. torquatus* en comparación con *S. grammicus* (i.e., diferencias fisiológicas entre estas dos especies). Dados estos resultados, se puede inferir que cada especie utiliza diferentes perchas, lo cual presumiblemente contribuye a evitar competencia entre ellas. Además, *S. grammicus* tiene mayor flexibilidad en cuanto al uso de perchas (i.e., hay más variación en esta especie en los tipos y alturas de sus perchas) y por ello pueden estar en los mismos sitios sin que haya fuerte competencia entre ellas.

Los resultados del análisis de temperatura de las perchas sugieren la existencia de diferencias fisiológicas entre ambas especies. Estas diferencias pueden inferirse a partir del tipo de percha que prefiere cada especie. Dada la naturaleza de cada tipo de percha, es diferente la temperatura a la que se encuentran (Bakken, 1989). En particular, las rocas guardan mayor temperatura, que son la percha en la que se observó con mayor frecuencia a *S. torquatus*, a



diferencia de troncos, árboles o nopales que son las perchas registradas con mayor frecuencia para *S. grammicus*. Cabe la posibilidad de que *S. torquatus* tengan requerimientos térmicos más estrictos, incluyendo temperaturas más elevadas y menos variables, en comparación con *S. grammicus*. En este sentido, las rocas mantienen la misma temperatura por más tiempo, en comparación con la madera y otros tejidos vegetales. Existen diversos estudios sobre ecología térmica de lagartijas que demuestran diferencias notables entre temperaturas corporales de diferentes especies (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019; Domínguez-Guerrero et al., 2019; Lara-Reséndiz et al., 2014; Lara-Resendiz & Díaz de la Vega-Pérez, 2013; Lemos-Espinal & Ballinger, 1995; Rivera-Rea et al., 2023). En estos trabajos se reportan temperaturas corporales desde los 12 hasta los 38 °C y una temperatura preferida de los 29 a 35 °C para *S. grammicus* y 31.1 a 34.9°C de temperatura corporal y 30.2 a 34.6 °C de temperatura preferida para *S. torquatus*. Los resultados que obtuve en el análisis de temperaturas de perchas se encuentran dentro de los intervalos mencionados, y tienen concordancia con la amplia variación en los datos de *S. grammicus* a diferencia de los intervalos más restringidos de *S. torquatus*. Cabe mencionar que algunos de estos estudios se llevaron a cabo tomando en cuenta poblaciones de *S. grammicus* a diferentes elevaciones, lo que explica la amplitud del intervalo de temperatura al que se puede encontrar dado que la temperatura ambiental disminuye conforme incrementa la elevación.

Los resultados anteriores provienen de ambos niveles analizados en este estudio (regional y local), pero de forma específica a nivel local se analizó el efecto de la temporalidad sobre el uso de hábitat de ambas especies. Obtuve que la probabilidad de detección ha disminuido a lo largo del tiempo para ambas especies. Esto se puede deber a diferentes factores, 1) a que las especies se están desplazando a sitios diferentes o 2) que ha disminuido la densidad poblacional debido al cambio de uso de suelo, construcciones u otras actividades humanas que tuvieron lugar a lo largo de las temporadas visitadas. Menos individuos en el área de estudio tiene como consecuencia que es más difícil detectar a estas especies (hay menos lagartijas que pueden ser vistas por los observadores). Como se ha mencionado antes, la presencia de una especie favorece la presencia de la otra, por lo que cuando la especie que consideramos

dominante abandona un sitio (*S. torquatus*), es muy probable que la especie dependiente o subordinada (*S. grammicus*) también lo hará.

Otro resultado muy interesante obtenido a través de los modelos de ocupación de dos especies para múltiples estaciones, indica que la probabilidad de que *S. grammicus* colonice un sitio es mayor cuando *S. torquatus* está previamente presente. Esto sugiere que la presencia de esta última especie podría indicarle a *S. grammicus* que se trata de un sitio de elevada calidad, con refugios y/o fuentes de alimento abundantes. Notablemente, ni la colonización de *S. torquatus* ni su probabilidad de extinción local se vieron afectadas por la presencia de *S. grammicus*. Este resultado indica que la dinámica espacial de *S. torquatus* no depende o se ve favorecida de *S. grammicus*, mientras que esta última especie parece favorecerse de alguna manera de la presencia de *S. torquatus*. Por lo tanto, es razonable confirmar que, en esta interacción espacial positiva, *S. torquatus* es la especie dominante, mientras que *S. grammicus* es la especie dependiente o subordinada como lo había propuesto para la elaboración de los modelos.

Los patrones de variación temporal (entre temporadas climáticas) en la extinción local de *S. grammicus* reflejan su ciclo reproductivo (Figura 16).

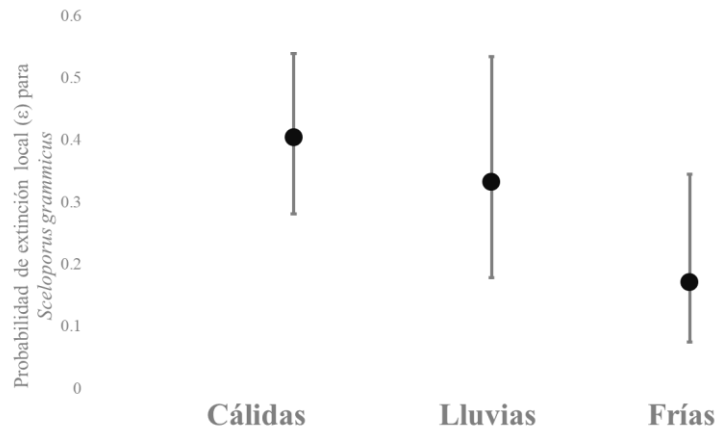


Figura 16. Estimación de la probabilidad de extinción local ( $\epsilon$ ) para *Sceloporus grammicus*. Las barras de error representan intervalos de confianza del 95%.

Ambas especies se aparean entre octubre y noviembre, las hembras se encuentran gestantes desde noviembre y hasta marzo (temporada fría) y los nacimientos suceden entre marzo y mayo (temporada seca y cálida) (Vargas-García et al., 2019). En las temporadas frías la probabilidad de que *S. grammicus* abandone un sitio es menor, posiblemente debido a que las hembras se encuentran gestando y ya han elegido sitios adecuados para esta fase fundamental de su ciclo reproductivo. Por ejemplo, sitios con suficiente calidad térmica para permitir el óptimo desarrollo interno de sus embriones. En contraste, la probabilidad de extinción local es más alta en las temporadas cálidas, debido a que probablemente abandonan los territorios de reproducción en búsqueda de nuevas fuentes de alimento. Alternativamente, es probable también que en la época fría reduzcan sus tasas de movimiento debido a las restricciones térmicas inherentes al invierno (bajas temperaturas), lo cual es también consistente con las menores probabilidades de que esta especie abandone sitios durante la temporada fría. Esto tiene concordancia con lo reportado por Al-Johany & Spellerberg en 1989, quienes realizaron un trabajo de movilidad y ámbito hogareño con dos especies congénéricas de lagartijas (*Acanthodactylus schmidti* y *A. boskianus*). Estos autores concluyen que estas lagartijas tienen mayor movilidad en temporada cálida por la búsqueda de pareja y alimento y en frías reducen el movimiento debido a las condiciones deficientes de temperatura y recursos disponibles.

Finalmente, debo señalar algunas interrogantes que surgen de esta investigación y que merecen estudios adicionales. En primer lugar, es imprescindible generar información detallada de la dieta de estas dos especies en las localidades en las que se encuentran juntas. ¿Será posible que sus dietas difieran en sitios en los que co-ocurren, de tal manera que no compitan por alimento? En segundo lugar, ¿qué beneficios obtiene *S. grammicus* de colonizar sitios previamente ocupados por *S. torquatus*? Es necesario comparar la disponibilidad de alimento y la calidad térmica entre sitios en los que esta última especie se encuentra presente y ausente para probar la hipótesis de que *S. torquatus* elige sitios de alta calidad y luego transmite esta información a *S. grammicus*. En tercer lugar, ¿por qué *S. grammicus* tiene una clara preferencia por los sitios urbanizados y con actividades antropogénicas? Una hipótesis razonable para esta última pregunta es que la abundancia de depredadores para esta especie es menor, mientras que

la abundancia de algunos invertebrados que forman parte sustancial de su dieta es mayor en estos sitios con perturbación humana, así como en sitios con menor o casi nula perturbación humana, pero en los que habita *S. torquatus*.

# Conclusiones

- *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus* tienen una clara interacción positiva, a pesar de ser especies simpátricas, con hábitos y dieta similares, la competencia entre ellas no parece ser fuerte.
- Las probabilidades de que *S. grammicus* esté presente y colonice sitios aumentan notablemente en sitios donde también está presente *S. torquatus*.
- El uso de las perchas tiene cierta similitud entre especies, pero *S. grammicus* es más generalista lo que les permite coexistir en los mismos sitios sin generar competencia por espacio con *S. torquatus*.
- *Sceloporus grammicus* y *S. torquatus* además de ser especies simpátricas, son especies sintópicas. Hay co-ocurrencia entre ambas.
- *Sceloporus grammicus* se ve favorecida por la presencia de *S. torquatus* presumiblemente debido a transferencia de información sobre la calidad de los microhábitats que se encuentran alejados de sitios urbanos.
- Dentro de los sitios visitados hay algunos en los que solo se encuentra *S. grammicus*, esto debido a que, aunque comparten diferentes hábitos y atributos de historias de vida, hay pequeñas diferencias en comportamiento y fisiológicas que permiten que esta especie habite otros sitios, a diferencia de *S. torquatus* que cuenta con requerimientos generales más restringidos como tipos de percha, temperatura y altitud.
- En general, observé los mismos patrones de co-ocurrencia entre *S. torquatus* y *S. grammicus* en las dos escalas espaciales: regional y local. Esto implica que la evidencia de una interacción espacial positiva entre ambas especies es bastante robusta y, por lo tanto, la conclusión de que son especies sintópicas es sólida.

# Literatura citada

Al-Johany, A. M. H., & Spellerberg, I. F. (1989). Home range and vagility of the lizards *Acanthodactylus schmidti* and *Acanthodactylus boskianus* in Saudi Arabia. *Journal of Arid Environments*, 16(1), 79–86. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(18\)31049-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31049-8)

Araújo, M. B. & Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37(5), 406-415. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00643.x>

Argaez, V., Pruett, J. A., Seddon, R. J., Solano-Zavaleta, I., Hews, D. K., & Zúñiga-Vega, J. J. (2021). Steroid hormones, ectoparasites, and color: Sex, species, and seasonal differences in *Sceloporus* lizards. *General and Comparative Endocrinology*, 304, 113717. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2021.113717>

Ayres, B. D., Ayres, M. P., Abrahamson, M. D., & Teale, S. A. (2001). Resource partitioning and overlap in three sympatric species of *Ips* bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Oecologia*, 128(3), 443–453. <https://doi.org/10.1007/s004420100665>

Bakken, G. S. (1989). Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. *Ecology*, 70(4), 922-930. <https://doi.org/10.2307/1941359>

Bastiaans, E., Bastiaans, M. J., Morinaga, G., Castañeda Gaytán, J. G., Marshall, J. C., Bane, B., de la Cruz, F. M., & Sinervo, B. (2014). Female preference for sympatric vs. allopatric male throat color morphs in the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*) species complex. *PLoS ONE*, 9(4), e93197. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093197>

Bastiaans, E., Morinaga, G., Castañeda Gaytán, J. G., Marshall, J. C., & Sinervo, B. (2013). Male aggression varies with throat color in 2 distinct populations of the mesquite lizard. *Behavioral Ecology*, 24(4), 968–981. <https://doi.org/10.1093/beheco/art010>

Bateman, H. L., Brown, J. A., Larson, K. L., Andrade, R., & Hughes, B. (2021). Unwanted residential wildlife: Evaluating social-ecological patterns for snake removals. *Global Ecology and Conservation*, 27, e01601. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01601>

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference* (2nd ed.). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/b97636>

Camarillo R., J. L., & Casas-Andreu, G. (2023). Anfibios y reptiles del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 72(1), 105-123. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.1.123>

Casas-Andreu, G., & Reyna-Trujillo, T. (1990). Provincias herpetofaunísticas. Mapa IV. 8.6. *Atlas Nacional de México*, 3.

Chalfoun, A. D., & Martin, T. E. (2007). Assessments of habitat preferences and quality depend on spatial scale and metrics of fitness. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 983–992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01352.x>

Cody, M. L. (1969). Convergent characteristics in sympatric species: A possible relation to interspecific competition and aggression. *The Condor*, 71(3), 223–239. <https://doi.org/10.2307/1366300>

Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). Functional diversity in community ecology. *Ecosistemas*, 24(3), 78–87. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>

Davis, C. L., Rich, L. N., Farris, Z. J., Kelly, M. J., Di Bitetti, M. S., Blanco, Y. Di, Albanesi, S., Farhadinia, M. S., Gholikhani, N., Hamel, S., Harmsen, B. J., Wulsch, C., Kane, M. D., Martins, Q., Murphy, A. J., Steenweg, R., Sunarto, S., Taktehrani, A., Thapa, K., ... Miller, D. A. W. (2018). Ecological correlates of the spatial co-occurrence of sympatric mammalian carnivores worldwide. *Ecology Letters*, 21(9), 1401–1412. <https://doi.org/10.1111/ele.13124>

de Pinho, F. F., Lemos, L. P., Montanarin, A., El Bizri, H. R., Santos, J., Rabelo, R. M., Valsecchi, J., Ramalho, E. E., & Paglia, A. P. (2022). Modelling the impact of hunting on the

coexistence of congeneric deer species in Central Amazonia. *Journal of Zoology*, 317(3), 195–204. <https://doi.org/10.1111/jzo.12970>

Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Barrios-Montiel, R., Jiménez-Arcos, V. H., Bautista, A., & Bastiaans, E. (2019). High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 97(8), 659–668. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0263>

Domínguez-Godoy, M. A., Hudson, R., Pérez-Mendoza, H. A., Ancona, S., & Díaz de la Vega-Pérez, A. H. (2020). Living on the edge: Lower thermal quality but greater survival probability at a high altitude mountain for the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*). *Journal of Thermal Biology*, 94, 102757. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102757>

Domínguez-Guerrero, S. F., Muñoz, M. M., Pasten-Téllez, D. de J., Arenas-Moreno, D. M., Rodríguez-Miranda, L. A., Manríquez-Morán, N. L., & Méndez-de la Cruz, F. R. (2019). Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *Journal of Thermal Biology*, 79, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.12.001>

Dunham, A. E. (1980). An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Ecological Monographs*, 50(3), 309–330. <https://doi.org/10.2307/2937254>

Estevo, C. A., Nagy-Reis, M. B., & Nichols, J. D. (2017). When habitat matters: Habitat preferences can modulate co-occurrence patterns of similar sympatric species. *PLOS ONE*, 12(7), e0179489. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179489>

Fernández-Badillo, L., & Goyenechea-Mayer, I. (2010). Anfibios y reptiles del valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(3), 705–712.

Finley, D. J., White, G. C., & Fitzgerald, J. P. (2005). Estimation of swift fox population size and occupancy rates in eastern Colorado. *The Journal of Wildlife Management*, 69(3), 861–873. <http://www.jstor.org/stable/3803328>



Flores, J., Rivera, J. A., Zúñiga-Vega, J. J., Bateman, H. L. & Martins, E. P. (2023). Specific specific habitat elements (refuges and leaf litter) are better predictors of sceloporus lizards in central Mexico than general human disturbance. *Herpetologica*, 79(1), 48-56. <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-22-00016>

Goodale, E., Beauchamp, G., Magrath, R. D., Nieh, J. C., & Ruxton, G. D. (2010). Interspecific information transfer influences animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 354–361. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.002>

Hacker, S. D. (2009). Positive interspecific interactions. *eLS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0021901>

Hicks, D. M., Ouvrard, P., Baldock, K. C. R., Baude, M., Goddard, M. A., Kunin, W. E., Mitschunas, N., Memmott, J., Morse, H., Nikolov, L. A., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Sinclair, F., Westbury, D. B., & Stone, G. N. (2016). Food for pollinators: Quantifying the nectar and pollen resources of urban flower meadows. *PLoS ONE*, 11(6), e0158117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158117>

Hubbell, J. P., Schaefer, J. F., Warren, M. L., & Sterling, K. A. (2020). Modelling patterns of coexistence of three congeneric headwater fishes. *Freshwater Biology*, 65(6), 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/fwb.13486>

Lara-Resendiz, R. A., & Díaz de la Vega-Pérez, A. H. (2013). *Sceloporus grammicus* (Mesquite lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review*, 44, 328–329.

Lara-Reséndiz, R. A., Larraín-Barrios, B. C., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., & Méndez-De la Cruz, F. R. (2014). Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 885–897. <https://doi.org/10.7550/rmb.42249>

Larroque, J., Ruetter, S., Vandel, J. M., & Devillard, S. (2017). Level- and scale-dependent habitat selection for resting sites by 2 syntopic *Martes* species. *Journal of Mammalogy*, 98(6), 1709–1720. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx120>

Lazcano, D., Contreras-Lozano, J. A., Gallardo-Valdez, J., García-De la Peña, C., & Castañeda, G. (2009). Notes on Mexican herpetofauna 11: Herpetological diversity in Sierra Cerro de La Silla (Saddleback Mountain), Nuevo León, México. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society*, 44(2), 21–27.

Lemos-Espinal, J. A., & Ballinger, R. E. (1995). Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 73(12), 2184–2191. <https://doi.org/10.1139/z95-258>

Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Mata-Silva, V., & Marshall, J. C. (2017). Habitat use in eight populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from the Mexican Plateau. *Integrative Zoology*, 12(3), 198–210. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12239>

López-Aguilar, I., Chagollan-Amaral, F., Del Campo-Amezcuca, J. M., García-Reynaga, R., Contreras-García, I., & García-Vargas, R. (2006). *Ecología* (Primera edición). Umbral. <https://es.scribd.com/document/458999975/ECOLOGIA>

Lot, A., & Cano-Santana, Z. (2009). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México.

MacKenzie, D. I. (2006). Modeling the probability of resource use: The effect of, and dealing with, detecting a species imperfectly. *Journal of Wildlife Management*, 70(2), 367–374. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2006\)70\[367:MTPORU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2006)70[367:MTPORU]2.0.CO;2)

MacKenzie, D. I., Bailey, L. L., & Nichols, J. D. (2004). Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 546–555. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00828.x>

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84(8), 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248–2255. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:476612>

MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2018). *Occupancy estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence* (2<sup>a</sup> ed.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2012-0-01164-7>

McDonnell, M. J., & Hahs, A. K. (2015). Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054258>

Montoya-Ciriaco, N., Gómez-Acata, S., Muñoz-Arenas, L. C., Dendooven, L., Estrada-Torres, A., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., & Navarro-Noya, Y. E. (2020). Dietary effects on gut microbiota of the mesquite lizard *Sceloporus grammicus* (Wiegmann, 1828) across different altitudes. *Microbiome*, 8(1), 6. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-0783-6>

Murray, D. L., & Sandercock, B. K. (Eds.). (2022). *Population ecology in practice. The Quarterly Review of Biology*, 97(2), 154–155. <https://doi.org/10.1086/720079>

Ortega-Álvarez, R., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2020). Assessing the effects of habitat characteristics and co-occurrence with closely related species on occupancy of resident ‘wood-warblers’ in a Neotropical working landscape. *Ibis*, 162(4), 1262–1278. <https://doi.org/10.1111/ibi.12830>

Ortiz, M. F., de Oca, A. N.-M., & Ugarte, I. H. S. (2001). Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35(1), 104–112. <https://doi.org/10.2307/1566029>

Ramírez-Bautista, A. (1999). *Anfibios y reptiles de las Serranías del Distrito Federal, México*.

Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., Vázquez-García, U., Leyte-Manrique, A., & Canseco-Márquez, L. (2009). *Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y conservación*.

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Ramírez-Cruz, G. A., Mendoza-Hernández, P. E., Solano-Zavaleta, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2018). How widespread are nonnative species? Estimating habitat occupancy in an ecological reserve within a megacity. *Natural Areas Journal*, 38(1), 68–87.

<https://doi.org/10.3375/043.038.0108>

Ramírez-Cruz, G. A., Solano-Zavaleta, I., Méndez-Janovitz, M., & Zúñiga-Vega, J. J. (2020). Demographic and spatial responses of resident bird populations to the arrival of migratory birds within an urban environment. *Population Ecology*, 62(1), 105–118.

<https://doi.org/10.1002/1438-390X.12032>

Ramírez-Cruz, G. A., Solano-Zavaleta, I., Mendoza-Hernández, P. E., Méndez-Janovitz, M., Suárez-Rodríguez, M., & Zúñiga-Vega, J. J. (2019). This town ain't big enough for both of us...or is it? Spatial co-occurrence between exotic and native species in an urban reserve. *PLOS ONE*, 14(1), e0211050. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211050>

Richmond, O. M. W., Hines, J. E., & Beissinger, S. R. (2010). Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20(7), 2036–2046. <https://doi.org/10.1890/09-0470.1>

Rivas, L. R. (1964). A reinterpretation of the concepts “sympatric” and “allopatric” with proposal of the additional terms “syntopic” and “allotopic”. *Systematic Biology*, 13(1–4), 42–43. <https://doi.org/10.2307/sysbio/13.1-4.42>

Rivera-Rea, J., Macotela, L., Moreno-Rueda, G., Suárez-Varón, G., Bastiaans, E., Quintana, E., & González-Morales, J. C. (2023). Thermoregulatory behavior varies with altitude and season in the sceloporine mesquite lizard. *Journal of Thermal Biology*, 114, 103539.

<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103539>

Robbins, T. R., Schrey, A., McGinley, S., & Jacobs, A. (2013). On the incidences of cannibalism in the lizard genus *Sceloporus*: Updates, hypotheses, and the first case of siblicide. *Herpetology Notes*, 6, 523–528.

Rota, C. T., Ferreira, M. A. R., Kays, R. W., Forrester, T. D., Kalies, E. L., McShea, W. J., Parsons, A. W., & Millspaugh, J. J. (2016). A multispecies occupancy model for two or more interacting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(10), 1164–1173.

<https://doi.org/10.1111/2041-210x.12587>

Smith, D. C. (1981). Competitive interactions of the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*) and the tree lizard (*Urosaurus ornatus*). *Ecology*, 62(3), 679–687.

<https://doi.org/10.2307/1937736>

Staton, M. A., & Contreras, P. J. (1975). Cannibalism in *Sceloporus torquatus torquatus* Wiegmann (Reptilia: Sauria). *The Southwestern Naturalist*, 20(2), 147–148.

Taborsky, B., & Oliveira, R. F. (2012). Social competence: An evolutionary approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 679–688. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.09.003>

Uertz, P. F., Peters, A. R., & Hošek, J. (2022). The reptile database. [http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Sceloporus&species=torquatus&search\\_param=%28%28search%3D%27Sceloporus%27%29%29](http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Sceloporus&species=torquatus&search_param=%28%28search%3D%27Sceloporus%27%29%29)

Uribe-Peña, Z. (1999). *Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México*.

Vargas-García, S., Argaez, V., Solano-Zavaleta, I., & Zúñiga-Vega, J. J. (2019). Population dynamics of three lizard species from the genus *Sceloporus*: Short-term changes in demographic parameters. *Integrative Zoology*, 14(6), 542–560. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12396>

Vázquez-Díaz, J., & Quintero-Díaz, G. E. (2005). *Anfibios y reptiles de Aguascalientes* (2ª ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones y Estudios Multidisciplinarios de Aguascalientes, A. C.

Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations: Modeling, estimation, and decision making* (1ª ed.). Academic Press.

Zúñiga-Vega, J. J., Gutiérrez-García, M., Suárez-Rodríguez, M., Morales-Salcedo, V. D., Palencia-Martínez, M., Espinosa-Lucas, A., Ramírez-Cruz, G. A., Pérez-García, R. D., Saleh-Subaie, N., & Solano-Zavaleta, I. (2023). Raptors in the city: Site occupancy and abundance of a top predator inhabiting urban green spaces within a megacity. *Landscape and Urban Planning*, 234, 104725. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104725>

## Voces de la noche: ¿Qué sabemos de los llamados de advertencia de los anuros mexicanos?

Samantha Ordóñez Flores <sup>1, \*</sup>, Atziri Alicia Ibarra Reyes<sup>1</sup>, Leticia Margarita Ochoa Ochoa<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Biología Evolutiva, Universidad Nacional Autónoma de México

\*Email para correspondencia: [sof@ciencias.unam.mx](mailto:sof@ciencias.unam.mx)

Entender la historia de vida de las especies que estudiamos es de vital importancia para poder protegerlas. Comúnmente, los caracteres de historias de vida más estudiados son los visuales, sin embargo, no son los únicos. Las señales acústicas como los cantos y los llamados son un carácter relativamente fácil de estudiar que además provee de información respecto a las interacciones inter- e intraespecíficas; por lo que son muy útiles para estudiar procesos tanto ecológicos como evolutivos. El objetivo del presente estudio es conocer cuál es el estado del conocimiento de los llamados de advertencia de anuros con distribución en México. Algunos de los países con mayor biodiversidad de anuros del mundo, como Brasil y Colombia, ya han llevado a cabo este tipo de estudios y han descubierto que menos del 50% de las especies tienen una descripción completa de sus llamados de advertencia y todo parece indicar que en México sucede algo similar. Realizamos una revisión sistemática de literatura y un análisis bibliométrico para entender cuál es el estado del conocimiento de los llamados de advertencia de los anuros mexicanos. Las especies abordadas en este trabajo fueron seleccionadas de acuerdo con la lista de Anfibios del Mundo para el país. En la revisión sistemática nos enfocamos en qué tipo de caracteres acústicos son descritos en las publicaciones mientras que en el análisis bibliométrico nos centramos en identificar quién, dónde y cuándo ha publicado sobre este tema. Para complementar lo anterior, llevamos a cabo una encuesta digital dirigida a los herpetólogos que hayan realizado trabajo de campo en México para conocer el interés de esta población en la colecta y depósito de grabaciones de anuros en archivos audiovisuales. Hasta el momento hemos obtenido 523 documentos que describen llamados de advertencia, entre artículos publicados en revistas indexadas, libros, tesis y capítulos de libros. También hemos conseguido 43 respuestas a la encuesta digital y la mayoría de los encuestados mencionan interés en la grabación de vocalizaciones, pero por diversos motivos no depositan sus grabaciones en repositorios públicos. Hemos observado que menos de un 40% de las especies han sido descritas. La mayoría de estas descripciones fueron realizadas durante el siglo pasado por hombres extranjeros pertenecientes a instituciones principalmente del Norte Global, aunque en los últimos diez años, el desarrollo y accesibilidad de equipo y los softwares de grabación han promovido el aumento de descripciones, sobre todo en Latinoamérica.

**Palabras clave:** anuros, vocalizaciones, bioacústica, historias de vida

**Horario de presentación:** martes, 24 de mayo de 2022, 16:00 hrs, Salón: GS-1

---

## Patrones en la ocupación de hábitat de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*

Rubén Darío Pérez García <sup>1, \*</sup>, Julio Rivera <sup>2</sup>, Israel Solano Zavaleta<sup>3</sup>, Aníbal Díaz de la Vega Pérez<sup>4</sup>, Emilia Martins <sup>2</sup>, José Jaime Zúñiga Vega<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala

<sup>2</sup>School of Life Sciences, Arizona State University

<sup>3</sup>Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

<sup>4</sup>Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala

\*Email para correspondencia: [darioperez.ecol@gmail.com](mailto:darioperez.ecol@gmail.com)

Muchas especies filogenéticamente cercanas comparten distribución geográfica pero en muchos casos no sabemos si también están compartiendo los mismos sitios y microhábitats. Estas especies que comparten distribución geográfica son llamadas especies simpátricas, pero si además de compartir distribución geográfica, usan los mismos sitios y microhábitats son llamadas también especies sintópicas. México contiene una alta diversidad de especies de lagartijas del género *Sceloporus*, muchas de las cuales son simpátricas pero no sabemos con exactitud si también son sintópicas, es decir, si también coexisten en los mismos sitios y comparten microhábitats. En este estudio, examinamos patrones de ocupación de hábitat de dos especies simpátricas de este

género (*S. grammicus* y *S. torquatus*) que tienen hábitos similares, incluyendo el mismo tipo de alimentación, refugios y perchas similares, e incluso la misma época reproductiva. Por lo tanto, proponemos la hipótesis de que, dada esta similitud ecológica entre estas dos especies, es probable que para evitar la competencia no utilicen los mismos sitios y, en consecuencia, aunque son simpátricas, esperamos que no sean sintópicas. Con datos colectados de detección y no detección de ambas especies en el campo a dos escalas espaciales: regional (centro de México) y local (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, dentro de la Ciudad de México), pusimos a prueba esta hipótesis utilizando modelos de ocupación de dos especies que toman en cuenta que la detección de los animales en el campo es imperfecta. Nuestros resultados arrojaron evidencia en contra de esta hipótesis. Tanto a escala regional como a escala local, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es mayor en sitios donde también está presente *S. torquatus*. Esto implica una fuerte tendencia por parte de estas dos especies congénéricas a ocupar los mismos sitios dentro de su distribución geográfica. Por lo tanto, concluimos que estas especies además de ser especies simpátricas, también son especies sintópicas, lo que se podría deber a alguna interacción ecológica positiva entre ellas, como comensalismo o mutualismo. Sugerimos investigar si este patrón de coexistencia se repite en otros pares de especies de lagartijas del género *Sceloporus* que comparten distribución geográfica.

**Palabras clave:** Ocupación, *Sceloporus*, simpátricas, sintópicas.

**Horario de presentación:** martes, 24 de mayo de 2022, 16:15 hrs, Salón: GS-1

---

## Patrones de distribución de los anuros endémicos y dominios climáticos del Estado de Puebla

Janet Elizabeth Osnaya Becerril<sup>1,\*</sup>, Claudia Ballesteros Barrera<sup>1</sup>, Rocío Zárate-Hernández<sup>1</sup>, Adrián Leyte Manrique<sup>2</sup>, Bárbara Vargas-Miranda,<sup>3</sup> Selene Ortiz-Burgos<sup>4</sup>, Angelica Martínez-Bernal<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Biología, Universidad Autónoma Metropolitana

<sup>2</sup>Laboratorio de Biología, Tecnológico Nacional de México, Campus, Salvatierra

<sup>3</sup>Ciencias de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana

<sup>4</sup>Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México

\*Email para correspondencia: [ballesteros071170@gmail.com](mailto:ballesteros071170@gmail.com)

El estado de Puebla presenta una gran heterogeneidad ambiental debido a su ubicación geográfica en la que convergen cuatro regiones biogeográficas: Veracruzana, Sierra Madre Oriental, Cuenca del Balsas, Eje Neovolcánico y Sierra Madre del Sur. También se caracteriza por grandes cambios de tipos climáticos y de vegetación. Esta diversidad ambiental se ve reflejada en la diversidad de anfibios, ya que, si bien este grupo ha sido poco estudiado en el estado de Puebla, se tiene que la entidad ocupa el cuarto lugar en diversidad de anfibios y reptiles en el país. El orden Anura, conocidos como ranas y sapos, es el mejor representado dentro de los anfibios, con gran número de especies endémicas. Actualmente se cuenta con datos climáticos de alta resolución, coberturas digitales de distintas categorías ambientales y acceso a datos biológicos, es posible hacer análisis de patrones de distribución. Los objetivos del trabajo fueron: 1) generar una regionalización climática a escala fina conocida como Dominios climáticos (DC) para el estado de Puebla, 2) analizar los patrones de distribución de anuros endémicos por Provincias biogeográficas, Tipos de Vegetación y Dominios climáticos y 3) contabilizar el número de especies en categoría de riesgo en las áreas Naturales Protegidas (ANP's). El estado de Puebla se caracterizó por diez DC que se generaron en el programa PATN a partir de 19 variables climáticas. Se conformó una base de datos de las especies a partir de la literatura y de portales digitales de colecciones científicas. Se obtuvieron un total de 672 registros de 6 familias, 16 géneros y 37 especies, 11 de ellas en categoría de riesgo según la norma oficial mexicana y 13 según la UICN. Por categoría de análisis, los DC que tuvieron mayor número tanto de especies como de especies en categoría de riesgo fueron el 3, 4 y 7. En cuanto a las Provincias biogeográficas Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental mostraron la mayor riqueza de especies y por tipos de vegetación fue el Bosque de coníferas y encinos. Las ANP's donde se han registrado especies de anuros endémicos son la ZPFV Cuenca Hidrológica del río Necaxa y la Reserva de Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. Se observó que hay un sesgo de colecta y cambios taxonómicos constantes, pero no se puede negar la alta representatividad de la herpetofauna en el estado. Se propone considerar la implementación de esfuerzos para la actualización de datos.



Planta Baja, Costado Sur Torre II de Humanidades,  
Circuito Interior, Ciudad Universitaria, 04510, México,  
D.F.

[\\*leticia.ochoa@ciencias.unam.mx](mailto:leticia.ochoa@ciencias.unam.mx)

El acelerado cambio en el uso del suelo, consecuencia de las demandas macroeconómicas reflejadas, como el aumento de actividades agrícolas y ganaderas, afecta drásticamente los ambientes naturales y causa procesos de fragmentación de la vegetación primaria y pérdida de hábitat. Esto ha producido modificaciones en la distribución de las especies teniendo consecuencias tanto ecológicas como en la conservación. México es el segundo país con más reptiles en el mundo con casi 900 especies descritas a la fecha, más del 50% son endémicas al país y la Sierra Madre del Sur (SMS) es una región con una alta diversidad herpetofaunística. No obstante, aún se encuentra en etapa de conocimiento. El objetivo del presente trabajo fue evaluar los cambios en las áreas de distribución de la herpetofauna de la SMS para identificar tanto zonas prioritarias como grupos prioritarios. Utilizando modelos de áreas de distribución (SDM), polígonos de distribución de la IUCN y modelos de cambio de uso de suelo cuantificamos la pérdida de las áreas para las especies de herpetofauna de la SMS. Los resultados muestran una clara diferencia entre utilizar SDMs y polígonos. Encontramos tanto variación geográfica como taxonómica en las modificaciones encontradas. Los resultados resaltan la importancia de realizar estudios que nos permitan comprender mejor el efecto que están teniendo las modificaciones del paisaje, sobre la diversidad y distribución de estos organismos para poder hacer planes efectivos de conservación de la diversidad en el largo plazo.

**Palabras clave:** anfibios, conservación, modelos de distribución de especies, modelos de uso de suelo, reptiles.

**PATRONES EN LA OCUPACIÓN DE  
HÁBITAT DE DOS ESPECIES DE  
LAGARTIJAS DEL GÉNERO *Sceloporus*:  
EVALUANDO LA IMPORTANCIA DE LOS  
RASGOS AMBIENTALES**

<sup>1</sup>Pérez-García R. Darío\*, <sup>2</sup>Rivera Julio A., <sup>3</sup>Solano-Zavaleta Israel, <sup>4</sup>Díaz de la Vega-Pérez Aníbal H.,  
<sup>2</sup>Martins Emilia P. y <sup>3</sup>Zúñiga-Vega J. Jaime

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala de Xicohténcatl 90062, Tlaxcala, México.

<sup>2</sup>School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, Arizona.

<sup>3</sup>Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria 04510, Ciudad de México, México.

<sup>4</sup>Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5 C.P. Tlaxcala, 90062 México.

[\\*darioperez.ecol@gmail.com](mailto:darioperez.ecol@gmail.com)

Muchas especies filogenéticamente cercanas comparten distribución geográfica, pero en muchos casos no sabemos si también están compartiendo los mismos sitios y microhábitats. Estas especies que comparten distribución geográfica son llamadas especies simpátricas, pero si además de compartir distribución geográfica, usan los mismos sitios y microhábitats son llamadas también especies sintópicas. México contiene una alta diversidad de especies de lagartijas del género *Sceloporus*, muchas de las cuales son simpátricas, pero no sabemos con exactitud si también son sintópicas. En este estudio, examinamos patrones de ocupación de hábitat de dos especies simpátricas de este género (*S. grammicus* y *S. torquatus*) que tienen hábitos similares, incluyendo el mismo tipo de alimentación, refugios, perchas similares, e incluso la misma época reproductiva. Por lo tanto, proponemos la hipótesis de que, dada esta similitud ecológica, es probable que para evitar la competencia no utilicen los mismos sitios y, en consecuencia, aunque son simpátricas, esperamos que no sean sintópicas. Con datos colectados de detección y no detección de ambas especies en el campo a dos escalas espaciales: regional (centro de México) y local (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, dentro de la Ciudad de México), pusimos a prueba esta

hipótesis utilizando modelos de ocupación de dos especies que toman en cuenta que la detección de los animales en el campo es imperfecta. Nuestros resultados arrojaron evidencia en contra de esta hipótesis. En ambas escalas, la probabilidad de ocupación de *S. grammicus* es mayor en sitios donde también está presente *S. torquatus*. Esto implica una fuerte tendencia por parte de estas dos especies congénicas a ocupar los mismos sitios dentro de su distribución geográfica. Por lo tanto, concluimos que estas especies además de ser especies simpátricas, también son especies sintópicas, lo que se podría deber a alguna interacción ecológica positiva entre ellas, como comensalismo o mutualismo.

**Palabras clave:** *Sceloporus*, simpátricas, ocupación, hábitat.

### PERTURBACIÓN AMBIENTAL EN LA ESTRUCTURACIÓN Y FUNCIONAMIENTO DE UNA COMUNIDAD DE ANUROS DE LA SIERRA MADRE DEL SUR, MÉXICO

Gerardo J. Soria-Ortiz<sup>1,4</sup>, Leticia M. Ochoa-Ochoa<sup>2\*</sup>, Julieta A. Rosell<sup>3</sup>, y Ella Vázquez-Domínguez<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias, Museo de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México

<sup>3</sup>Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Coyoacán, Ciudad de México 04510, México

<sup>4</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Edificio D, 1er Piso, Unidad de Posgrado, Ciudad de México, 04510, México.

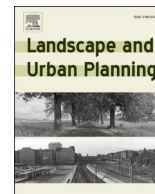
\*[leticia.ochoa@ciencias.unam.mx](mailto:leticia.ochoa@ciencias.unam.mx)

Los anfibios se consideran un grupo vulnerable a las perturbaciones antrópicas, sin embargo, algunas especies muestran tolerancia y persisten en sitios perturbados. Esta tolerancia puede relacionarse con sus rasgos funcionales, los

cuales nos permiten estudiar la interacción entre especies y ambiente. El objetivo fue evaluar cómo ciertas las variables ambientales derivadas de perturbaciones antrópicas pueden estructurar a las comunidades de anuros desde una perspectiva funcional, para entender cómo dichas variables determinan los cambios en la estructura de grupos funcionales (GF). Se evaluaron cuatro paisajes con diferente cobertura vegetal y 34 sitios con diferente grado de perturbación. Se analizaron variables estructurales, climáticas y fisicoquímicas de cuerpos de agua, y cinco grupos funcionales de anuros. Utilizamos curvas de rango abundancia para medir el cambio en la abundancia de GF y la cobertura vegetal, y modelos lineales generalizados para medir la relación entre la abundancia de los GF y las variables ambientales. Los resultados muestran que los anuros arborícolas grandes y sapos terrestres grandes aumentaron su abundancia en los paisajes con menor cobertura vegetal, mientras que la de ranas chicas arborícolas, chicas terrestres y grandes ripiaras disminuyó. Identificamos relaciones positivas entre la abundancia y variables fisicoquímicas del agua (potasio, temperatura y porcentaje de oxígeno disuelto), climáticas (humedad relativa), así como relaciones positivas entre la abundancia y variables estructurales (aislamiento de zonas de cultivo y la densidad de parches de bosque secundario), como negativas con el área y densidad de parches de suelo desnudo y con la conectividad del bosque denso. Los resultados apoyan nuestra predicción de que la estructura y abundancia de los grupos funcionales estaría determinada por preferencias y tolerancias ecológicas de las especies en los sitios perturbados. Así, la abundancia de anfibios en sitios perturbados responde a los rasgos funcionales y disponibilidad de condiciones ambientales que favorezcan dichos rasgos, sin que exista una respuesta generalizada.

**Palabras clave:** anuros, grupos funcionales, abundancia, perturbación, estructura de comunidades.

### DENSIDAD Y BIOMASA DE SALAMANDRAS TERRESTRES Y SU



## Research Paper

## Raptors in the city: Site occupancy and abundance of a top predator inhabiting urban green spaces within a megacity

J. Jaime Zúñiga-Vega<sup>a</sup>, Mariana Gutiérrez-García<sup>b</sup>, Monserrat Suárez-Rodríguez<sup>c</sup>,  
Verónica D. Morales-Salcedo<sup>b</sup>, Mariana Palencia-Martínez<sup>b</sup>, Alejandro Espinosa-Lucas<sup>d</sup>,  
Gonzalo A. Ramírez-Cruz<sup>a</sup>, R. Darío Pérez-García<sup>e</sup>, Nabila Saleh-Subaie<sup>a</sup>,  
Israel Solano-Zavaleta<sup>a,\*</sup>

<sup>a</sup> Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, México

<sup>b</sup> Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, México

<sup>c</sup> Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla de Baz, Estado de México 54090, México

<sup>d</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, México

<sup>e</sup> Maestría en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala de Xicohténcatl, Tlaxcala 90062, México



## HIGHLIGHTS

- Harris's hawks occupy between 16% and 32% of the green areas in Mexico City.
- There are between 81 and 181 individuals of this species in central Mexico City.
- Population density ranges between 0.28 and 0.62 individuals per square kilometer.
- Both population abundance and occupancy increased during the rainy season.
- Harris's hawks contribute to controlling populations of invasive species.

## ABSTRACT

Urban green spaces have the potential to harbor a rich biodiversity, including top predators, which maintain the structure and regulate the dynamic processes of these urban ecosystems. Conservation of top predators in cities requires quantitative knowledge of their populations. In this study, we provide critical information about population abundance and site occupancy rates of Harris's hawks (*Parabuteo unicinctus*) inhabiting urban green spaces in one of the largest cities in the world, Mexico City. We asked if this population permanently resides in the city or, alternatively, if individuals move into the city only during particular periods of the year. In addition, we tested the hypothesis that prey abundance in urban green spaces is the most important environmental trait that promotes the presence of this raptor in this megacity. We found that both population abundance and site occupancy rates differed between the dry and rainy seasons, increasing during the latter season. This seasonal change indicated that some individuals immigrated to the city and/or the presence of juveniles that were born just before the rainy season. Interestingly, their habitat preferences differed between seasons. During the dry season, when hawks are apparently nesting, they occupy parks surrounded by tall buildings and located relatively far from other green areas. In contrast, during the rainy season, hawks prefer parks with high abundance of large prey (doves and pigeons). Based on our findings, we propose specific management actions aimed at facilitating the presence of nesting individuals in the urban landscape.

## 1. Introduction

Urban green spaces have the potential to harbor a high diversity of native and exotic species of plants and animals (Rupprecht et al., 2015).

In the past two decades, these green spaces have triggered a deep scientific interest because they function as complex ecosystems with particular spatiotemporal dynamics that are notably different than those occurring in less disturbed and less fragmented ecosystems (Alvey,

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [jjzuniga@ciencias.unam.mx](mailto:jjzuniga@ciencias.unam.mx) (J.J. Zúñiga-Vega), [mariana\\_gtz@ciencias.unam.mx](mailto:mariana_gtz@ciencias.unam.mx) (M. Gutiérrez-García), [monse\\_sr9@iztacala.unam.mx](mailto:monse_sr9@iztacala.unam.mx) (M. Suárez-Rodríguez), [vero\\_d.morales@ciencias.unam.mx](mailto:vero_d.morales@ciencias.unam.mx) (V.D. Morales-Salcedo), [mpalencia@ciencias.unam.mx](mailto:mpalencia@ciencias.unam.mx) (M. Palencia-Martínez), [alejandro.espinosa@ciencias.unam.mx](mailto:alejandro.espinosa@ciencias.unam.mx) (A. Espinosa-Lucas), [gonz.ramirez@ciencias.unam.mx](mailto:gonz.ramirez@ciencias.unam.mx) (G.A. Ramírez-Cruz), [day.biology.65@gmail.com](mailto:day.biology.65@gmail.com) (R.D. Pérez-García), [nabilasubaie@gmail.com](mailto:nabilasubaie@gmail.com) (N. Saleh-Subaie), [isolanoz@ciencias.unam.mx](mailto:isolanoz@ciencias.unam.mx) (I. Solano-Zavaleta).

<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104725>

Received 15 August 2022; Received in revised form 23 December 2022; Accepted 17 February 2023

Available online 1 March 2023

0169-2046/© 2023 Elsevier B.V. All rights reserved.

2006; Byomkesh et al., 2012; Sadler et al., 2010). Interestingly, the ecological study of predation in urban ecosystems has generated mixed findings. Some studies have documented paucity of predators in cities (a phenomenon referred to as predation relaxation; Eötvös et al., 2018; Schenk et al., 2022; Tryjanowski et al., 2020) whereas other studies have reported proliferation of predators in cities (Bateman & Fleming, 2012; Chace & Walsh, 2006). This apparent contradiction between predation relaxation and proliferation in urban ecosystems has been called the predation paradox (Fischer et al., 2012; Shochat, 2004). Recently, however, there is increasing evidence that urban green spaces contain entire trophic chains, including top predators, which in some cases may go unnoticed by the humans inhabiting the cities. Such is the case of foxes in Warsaw (Jackowiak et al., 2021), cougars in Vancouver Island (Collard, 2012), bears in Ontario (Adams, 2022), and coyotes in Denver (Breck et al., 2019). Colonization of cities by top predators has been apparently facilitated by the hyperabundance of prey that occur in numerous urban settings (McCabe et al., 2018). The presence of top predators in urban ecosystems is of critical importance because they maintain the equilibrium in the trophic webs and control the populations of exotic primary and secondary consumers, which are remarkably abundant in cities (Faeth et al., 2005; McKinney, 2002).

Ecological knowledge of top predators in urban environments is fundamental to propose conservation and management plans. For instance, which specific features of the urban landscape facilitate their presence? How abundant are their populations? Are their numbers growing, stable, or declining? Do they breed within the urban matrix? Are they permanent residents or do they move in and out of the cities, using urban green spaces as temporary habitats? All these pieces of ecological information can be used to inform strategies to promote their presence as well as to secure that their populations thrive in urban settings. Nevertheless, the presence of predators in urban environments may pose new conservation challenges if they prey on native species that still persist in cities, potentially reducing their population numbers (Letnic et al., 2012; Mikula et al., 2013). In addition, coexistence between humans and top predators within cities can be problematic, mainly because humans perceive these animals as dangerous (Bateman & Fleming, 2012; Zimmermann et al., 2001). Potentially negative interactions between humans and predators can be avoided through the identification of the specific features of the urban landscape that predators prefer to hide, move, breed, feed, or as shelters. Urban green spaces may provide all these resources and conditions to top predators and hence the need to understand the patterns of habitat use by these animals in these patches of vegetation (Leighton et al., 2022; Mak et al., 2021).

A group of top predators that can persist and thrive in densely populated cities are birds of prey (also known as raptors; Boal & Dykstra, 2018). Several species of eagles, hawks, falcons, and owls inhabit numerous cities from all around the world (Boal & Dykstra, 2018; Kettel et al., 2018; McPherson et al., 2021). Many of these species are permanent residents of urban settings, which means that all their vital activities, such as mating, nesting, and feeding occur within cities (Dykstra, 2018; McPherson et al., 2021; Solaro, 2018). Urban green spaces are certainly suitable for these fundamental activities. For instance, large trees within urban parks provide elevated sites for perching and nesting (Dykstra, 2018). Similarly, the high abundances of small mammals (mice, rats, and squirrels) and other bird species (finches, sparrows, pigeons, and doves) inhabiting parks provide a high prey availability all year long (Boal, 2018; Chace & Walsh, 2006). Recent interest in raptors occupying urban environments has resulted in some studies documenting reproductive patterns (Kettel et al., 2018), social behavior (Solaro, 2018), nesting sites (Sumasgutner et al., 2014; White et al., 2018), and feeding habits (Kumar et al., 2019; Ortega-Álvarez & Calderón-Parra, 2014) in urban settings. Studies on urban raptors have been conducted worldwide (Kettel et al., 2018; Kopij, 2018; McCabe et al., 2018; White et al., 2018), including in cities from the Southern Hemisphere where the landscape is a mosaic of urban cover

and natural and managed green spaces (Cavicchia & García, 2012; Figueroa & González-Acuña, 2006; Leveau, 2021; McPherson et al., 2021). However, additional ecological information is still needed, including their population numbers in cities and how these predatory birds use the heterogeneous features of the urban landscape. In particular, urban green spaces vary widely in area, vegetation composition, degree of human activity, proximity to other green areas, and several other ecological characteristics, and raptors likely select the green spaces that best suit their needs. By understanding the features that make an urban park suitable for raptors, specific actions aimed at the conservation of these birds in cities can be proposed and implemented.

In this study, we estimated population abundance and rates of site occupancy for a bird of prey, the Harris's hawk (*Parabuteo unicinctus*), inhabiting one of the largest cities in the world, Mexico City, Mexico. Specifically, we pursued the following objectives. (1) To estimate the proportion of urban green spaces that are occupied by individuals of this species. (2) To know which features of urban green spaces promote their presence. (3) To estimate the number of individuals that inhabit our study area within Mexico City. (4) To examine seasonal changes in both abundance and site occupancy. We hypothesized that prey availability is the most important environmental characteristic that influences the presence of Harris's hawks in urban green spaces. Hence, we predicted that this raptor uses urban green spaces with high abundance of potential prey and, therefore, other characteristics of the urban parks (e.g., area or vegetation composition) are less important predictors of site occupancy. In addition, we also predicted that neither abundance nor site occupancy rates would vary between seasons, which in turn would represent evidence of a resident population. Otherwise, seasonal changes in these population parameters, such as lower abundance and occupancy rates during the rainy season, would indicate that these birds inhabit the city only during particular times of the year (e.g., during adverse periods when they cannot find prey in less disturbed areas). Finally, based on our findings we propose specific management actions that could further facilitate the presence of this top predator in megacities.

## 2. Methods

### 2.1. Study species

The Harris's hawk, *Parabuteo unicinctus*, is a medium-large bird of prey with a broad distribution in the American continent, from southern United States to central Chile and Argentina (Dwyer & Bednarz, 2020). The original habitat of this species comprises desert scrub, savannas, grasslands, and wetlands (Dwyer & Bednarz, 2020). The loss of original vegetation that has resulted from human activities has had negative impacts on the populations of this raptor (Ríoja-López & Mellink, 2005; Whaley, 1986). However, its presence in urban environments has increased during the past years as documented by relatively recent sightings of this species in several cities of North and Latin America (Dwyer & Bednarz, 2020; Leveau, 2021; Ortega-Álvarez & Calderón-Parra, 2014). In North America, the Harris's hawk nests during the spring (March through June), although in some populations additional clutches may be produced later in the year if conditions are favorable (Boal & Dwyer, 2018; Dwyer & Bednarz, 2020). Unlike most other species of raptors, the Harris's hawk can hunt in cooperative groups composed of two to seven, usually related, individuals (Clark, 2017; Dwyer & Bednarz, 2020; Hagler et al., 2022). To date, studies on population parameters of this species are notably scarce (Boal & Dwyer, 2018; Dwyer & Bednarz, 2020; Whaley, 1986).

### 2.2. Study sites and field methods

Mexico City is one of the largest cities in the world. It is considered a megacity because its human population exceeds 10 million people (over 21 million people inhabit the entire metropolitan area; INEGI, 2020).



For this study, we selected 101 urban green spaces with a minimum separation of 500 m between each other (Fig. 1). All these parks are surrounded by a dense urban matrix and the minimum distance between our parks and the periphery of the city is 3 km. In this way, we avoided potential edge effects caused by the forests that surround Mexico City (Porensky & Young, 2013). Our 101 urban green spaces cover a total area of 292 km<sup>2</sup> within Mexico City.

Each urban park was visited in repeated occasions during May and September of 2021. The former month represents the dry season and the latter represents the rainy season. Each visit consisted of a period of 15 minutes, during which a group of observers visually searched for individuals of *P. unicinctus* with the aid of binoculars. At each visit, we recorded if at least one individual was detected (denoted as 1) or, alternatively, if none was detected (denoted as 0). In this way, we constructed detection histories for all 101 parks, which consisted of sequences of 0's and 1's indicating when the species was detected or undetected. In addition, we recorded the number of individuals that were detected in each park at each visit. The maximum number of individuals that we detected per park was three.

For each park we measured the following environmental characteristics. (1) Vegetation (canopy) cover: we used a concave densiometer (Forestry Suppliers spherical concave densiometer No. 43888) to measure canopy cover at four randomly selected sites within each park. Then, we calculated an average value across all four measurements. (2) Tree diversity: we counted the number of tree species occurring in each park. (3) Average tree size: we measured diameter at breast height (DBH) of 20 trees that we randomly selected from each park. Then we calculated an average value across all 20 trees. (4) Average tree height: we used a laser telemeter (Nikon Aculon rangefinder 8397) to measure the height of the same 20 trees and then calculated an average value. These four variables represent measures of vegetation composition and structure and are relevant to our study because hawks might prefer parks with dense and heterogeneous vegetation dominated by large and tall trees (Boal & Dwyer, 2018; Borsellino, 2014; Dwyer & Bednarz, 2020). (5) Lamp posts: we counted the number of lamp posts and other types of street poles that *P. unicinctus* could use as perches. (6) Urban cover: each observer visually estimated the proportion of each park that consists of impervious surfaces, including concrete roads and plazas, parking lots, kiosks, and sidewalks. Then, we calculated an average proportion of urban cover across all observers. Parks with substantial urban cover usually have sparse vegetation and, consequently, do not provide adequate shelters or enough sites for perching and nesting. (7) Height of buildings: we calculated the average number of floors of the buildings adjacent to each park. Some urban raptors place their nests on rooftops of tall buildings (Boal & Dykstra, 2018; Mak et al., 2021; Solaro, 2018). (8) Park area: measured in m<sup>2</sup> using Google Earth Pro (Google Inc., 2022). (9) Distance to other green areas: measured in m also using Google Earth Pro (Google Inc., 2022). We considered the latter two variables because several studies have demonstrated that large patches of vegetation with high connectivity to other green areas provide suitable habitat for predators in disturbed landscapes (Downs et al., 2021; Miller et al., 2022).

We also measured two variables associated with human activity in the parks. For both variables, we randomly selected four sites within each park in which we took our measurements and then calculated an average value across all four sites. (10) Urban noise: we used a digital sound level meter (Extech Instruments model 407750) to measure the maximum level of noise (in decibels, dB) during one minute. We considered this variable because previous studies have documented negative effects of anthropogenic noise on bird populations, including disruption of predator-prey interactions (Francis et al., 2009; Ortega, 2012). (11) People: we counted the number of people present in the park that we could see during one minute. There is evidence that some predators (including birds of prey) avoid areas frequented by people (Buehler et al., 1991; Muhly et al., 2011). Some of these 11 environmental characteristics differed between the dry and rainy seasons,

specifically vegetation cover, urban noise, and people. Therefore, we measured them separately during May and September.

At each visit we also recorded ambient temperature (°C), using a portable weather station (Kestrel 3000), time of day, measured as minutes after 7:00 am, and cloud cover. To quantify the latter climate variable, each observer visually estimated the percentage of cloud cover and then an average was calculated across all observers. Temperature, time of day, and cloud cover could have affected activity patterns of Harris's hawks and, in consequence, our ability to detect them. Thus, these three variables were used as covariates of detection probabilities in our occupancy models (see section 2.5 below).

Finally, in each park we also counted the number of individuals that we detected of six other bird species that may be prey for Harris's hawks. These six species are the most common and abundant in urban green spaces of Mexico City. Three of these species are small birds: *Passer domesticus* (house sparrow), *Haemorhous mexicanus* (house finch), and *Columbina inca* (Inca dove). The other three species are larger birds: *Columba livia* (rock pigeon), *Streptopelia decaocto* (Eurasian collared-dove), and *Zenaidura macroura* (white-winged dove). Based on counts of these species we estimated prey abundance (see section 2.4 below).

### 2.3. Composite environmental variables

To reduce dimensionality in the set of variables that characterize our urban green spaces, we implemented principal components analyses (PCA) to the 11 site-specific environmental variables that we described above using the statistical programming language R (R Core Team, 2020). Before running the PCA, all 11 variables were standardized to a mean of zero and a variance of one. We implemented two PCAs, one for the dry season and another for the rainy season. Both PCAs shared the same eight environmental variables that did not vary seasonally (i.e., tree diversity, average tree size, average tree height, lamp posts, urban cover, height of buildings, park area, and distance to other green areas) and differed in the other three environmental variables that differed between seasons (i.e., vegetation cover, urban noise, and people). We interpreted principal components (PCs) based on the variables that had relatively high correlation coefficients with each component (equal to or greater than 0.5 in absolute value) (Legendre & Legendre, 2012).

From both PCAs we reduced the 11 environmental variables to three principal components with eigenvalues greater than one and that explained more than 10% of the total variance (Table 1). The first three PCs together accounted for 51% and 52% of the total variation in the dry and rainy seasons, respectively. The particular environmental variables with high correlations with each PC differed between seasons (Table 1). We considered these three PCs of each season as composite environmental variables that may affect the seasonal probabilities of site occupancy of *P. unicinctus*.

### 2.4. Abundance estimation

Given that Harris's hawks, as most other animal species, are detected imperfectly in the field, our counts of individuals do not represent accurate estimates of population abundance (Kéry & Schmidt, 2008). We estimated population abundance of Harris's hawks ( $\hat{N}$ ) by accounting for our probability of detecting at least one individual ( $p$ ), given that the species is present, as follows:

$$\hat{N}_i = \frac{n_i}{p_i},$$

where  $n$  are our counts of Harris's hawks during our field surveys and the subscript  $i$  denotes the particular season  $i$  (either dry or rainy season) (Williams et al., 2002). Notice that we estimated both detection probability and population abundance separately for each season. Seasonal detection probabilities of Harris's hawks were derived from our occupancy models (see section 2.5 below). We calculated standard errors





Fig. 1. Map of Mexico City showing the location of 101 urban green spaces where we monitored the presence of *Parabuteo unicinctus*. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)



**Table 1**

Correlations between 11 environmental variables and principal components (PCs) derived from two principal components analyses (PCA), one conducted for the dry season and another for the rainy season. We also show eigenvalues, proportion of explained variance, and cumulative explained variance for each PC. In both seasons, we retained only the three PCs with an eigenvalue greater than 1 and that explained more than 10% of the total variance. High correlations ( $\geq 0.5$  in absolute value) are in bold.

Environmental Variable	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
	Dry season			Rainy season		
Vegetation (canopy) cover	-0.20	<b>0.61</b>	-0.42	-0.24	<b>0.70</b>	-0.35
Tree diversity	0.19	0.47	0.30	0.42	0.30	0.27
Average tree size	0.18	<b>0.64</b>	0.03	0.30	<b>0.59</b>	-0.04
Average tree height	0.13	<b>0.83</b>	0.17	0.37	<b>0.78</b>	0.15
Lamp posts	<b>0.60</b>	0.16	0.14	<b>0.59</b>	0.01	0.06
Urban cover	<b>0.67</b>	-0.37	-0.22	<b>0.51</b>	<b>-0.56</b>	-0.31
Height of buildings	0.55	0.21	0.02	<b>0.57</b>	0.11	-0.06
Park area	-0.10	-0.22	<b>0.80</b>	-0.08	-0.15	<b>0.84</b>
Distance to other green areas	<b>0.56</b>	0.03	-0.18	0.47	-0.15	-0.34
Urban noise	0.40	-0.21	<b>-0.51</b>	0.41	-0.11	-0.33
People	<b>0.60</b>	-0.19	0.45	<b>0.78</b>	-0.13	0.36
Eigenvalues	2.08	2.03	1.51	2.41	1.93	1.39
Proportion of explained variance (%)	18.90	18.44	13.72	21.88	17.51	12.60
Cumulative explained variance (%)	18.90	37.34	51.06	21.88	39.40	52.00

(SE) for  $\widehat{N}_i$  as follows:

$$SE(\widehat{N}_i) = \frac{n_i \times SE[p_i]}{p_i^2}$$

Then, 95% confidence intervals were constructed as  $1.96 \times SE(\widehat{N}_i)$  (Armstrong et al., 2005; Zúñiga-Vega et al., 2012).

The previous estimate of abundance assumes that all the hawks that we detected are different individuals. However, hawks can move among nearby parks and, hence, some of the individuals that we detected in different parks may actually be the same individual. This implies that our total counts of hawks per season could have included repeated individuals. To minimize this source of bias in our estimates of abundance, we calculated a ‘corrected’ estimate of abundance using the same procedure described above, but excluding individuals that were observed in parks located within an area equivalent to a circle of 1-km radius whose center corresponds to a park in which another individual was already detected. In this way, we considered only the individuals observed at the center of each circle. We used a 1-km radius as the criterion to exclude individuals from our counts because the known home range size of Harris’s hawks is roughly equivalent to a circle of this area (Dwyer & Bednarz, 2020; Hagler et al., 2022). We report both ‘uncorrected’ and ‘corrected’ estimates of abundance, recognizing that the latter is a more conservative estimate.

We also estimated abundance of potential prey for Harris’s hawks using a similar procedure. Specifically, we divided our counts of the six most common bird species in parks of Mexico City (*P. domesticus*, *H. mexicanus*, *Columbina inca*, *Columba livia*, *S. decaocto*, and *Z. asiatica*) by their corresponding detection probabilities. Counts of individuals of all six species were recorded per park during both sampling months and, therefore, we divided park-specific counts by the seasonal detection probability of each species. In this way, we obtained an estimate of abundance of each prey species for each park and separately for the dry and rainy seasons. Seasonal detection probabilities for each prey species were obtained from occupancy models applied separately to each species (see section 2.5 below).

### 2.5. Occupancy modeling

We implemented multi-season (dynamic) occupancy models to estimate the seasonal probability that any particular park is occupied by at least one individual of *P. unicinctus* (denoted by  $\psi$ ) (MacKenzie et al., 2003). Based on the detection histories for all 101 parks that we recorded during both dry and rainy seasons, these models estimate season-specific values of  $\psi$  by means of maximum likelihood routines (MacKenzie et al., 2018). In addition, three other parameters can be estimated, namely, probabilities of detection ( $p$ ), local extinction ( $\epsilon$ ), and colonization ( $\gamma$ ). Detection probability is defined as the probability of detecting at least one individual of the focal species in sites where the species is present. Local extinction is the probability that a park occupied by *P. unicinctus* in season  $i$  is unoccupied in season  $i + 1$ . Colonization is the probability that a park that was unoccupied in season  $i$  is occupied in season  $i + 1$ . Notice that after the initial season (the dry season in our case),  $\psi$  in the following season (the rainy season in our case) is the result of both dynamic processes ( $\epsilon$  and  $\gamma$ ). Therefore, two of these three parameters ( $\psi$ ,  $\epsilon$  and  $\gamma$ ) can be estimated through maximum likelihood, whereas the third is estimated as a derived parameter through simple algebra (MacKenzie et al., 2003). Given that our main interest focused on the environmental traits that influence site occupancy of Harris’s hawks, we estimated  $\psi$  of both seasons as well as  $\gamma$  through maximum likelihood and calculated  $\epsilon$  as a derived parameter.

Multi-season occupancy models also allowed us to estimate the rate of change in occupancy between seasons (denoted by  $\lambda$ ) as an additional derived parameter (MacKenzie et al., 2003). An increase in site occupancy between the dry and rainy seasons would be indicated by  $\lambda > 1$ , whereas a decrease in occupancy between seasons would be indicated by  $\lambda < 1$ . Stability in occupancy rates between seasons would be indicated by  $\lambda = 1$ .

Using program MARK (White & Burnham, 1999), we estimated  $\psi$ ,  $\gamma$ , and  $p$  of Harris’s hawks as functions of different variables. Specifically, detection probabilities for both seasons were modeled as functions of temperature, time of day, and cloud cover. We also considered models in which vegetation cover and average tree height could have affected our probability of detecting hawks (denser canopy and taller trees may have reduced our visibility). In addition, we also included intercept-only models (i.e., no predictor variable affecting the seasonal estimates of  $p$ ).

We modeled  $\psi$  for both seasons and  $\gamma$  as functions of the first three PCs, prey abundance, and tree diversity. We divided prey abundance into two categories: small prey and large prey. The former consisted of the sum of the estimated abundances of *P. domesticus*, *H. mexicanus*, and *Columbina inca* (i.e., small-sized birds). The latter consisted of the sum of the estimated abundances of *Columba livia*, *S. decaocto*, and *Z. asiatica* (i.e., larger birds). We made the distinction between these two types of prey because Harris’s hawks apparently prefer larger prey, such as relatively large doves, over other smaller birds (Leveau, 2021). Thus, abundance of large prey may be a more important predictor of site occupancy than abundance of small prey. We used tree diversity as another predictor of occupancy, separately from the three PCs, because this environmental variable was not highly correlated with any of the three PCs in either season (Table 1). Still, tree diversity may affect whether *P. unicinctus* is present in any given park because diverse vegetation offers greater habitat heterogeneity (e.g., diverse sites for nesting or perching). We also considered models with additive effects of all the possible pairs of these predictor variables as well as intercept-only models. We did not consider interactions between predictors or additive models with more than two predictors to avoid over-parameterization of our models.

Testing all combinations of predictor variables potentially affecting  $\psi$ ,  $\gamma$ , and  $p$  (including two-way additive effects in the case of  $\psi$  for both seasons and  $\gamma$ ) would have resulted in too many candidate models (383,328 models in total). To avoid this problem, we modeled  $\psi$ ,  $\gamma$ , and  $p$  in a sequential manner as suggested by Lebreton et al. (1992). We began by setting all five parameters (dry season  $\psi$ , rainy season  $\psi$ ,  $\gamma$ , dry season

$p$ , and rainy season  $p$ ) as intercept-only models. Then, we fitted all the candidate models for one of these five parameters (rainy season  $p$ ) and identified the best-fitting model for this parameter by means of the lowest value of the sample-size-adjusted Akaike Information Criterion (AICc) (Burnham & Anderson, 2002). In those cases where two or more models had strong support in the data, as indicated by such models differing by less than 2 AICc units from the top model ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), we selected the simplest model (i.e., the model with fewest predictors) because the additional predictor variable(s) included in the other more complex and apparently supported models did not substantially improve the model fit. In the next step, we used the previously selected model for rainy season  $p$  and fitted all the candidate models for the next parameter (dry season  $p$ ), leaving the remaining three parameters (dry season  $\psi$ , rainy season  $\psi$ , and  $\gamma$ ) as intercept-only models. Again, we used AICc to identify the best model for dry season  $p$ . In the next step, we used the selected models for rainy season  $p$  and dry season  $p$  and fitted all the candidate models for the next parameter ( $\gamma$ ), leaving the remaining two parameters (dry season  $\psi$  and rainy season  $\psi$ ) as intercept-only models. We repeated this procedure until we found the best source of variation for all five parameters. In those cases where we found evident effects of predictor variables on our parameters of interest, we report the predicted relationships as well as the expected value of the parameter (e.g., the expected  $\psi$ ) for an ‘average’ site (i.e., an urban park that has average values of the predictor variables).

Finally, we used program MARK to implement single-season occupancy models (MacKenzie et al., 2002) for all six species of potential prey for Harris’s hawks (*P. domesticus*, *H. mexicanus*, *Columbina inca*, *Columba livia*, *S. decacoto*, and *Z. asiatica*). We fitted these models separately for each prey species and for each season. We used intercept-only models for both occupancy and detection parameters to obtain an average detection probability per species and season. As explained above (see section 2.4), we used these detection probabilities to estimate prey abundance.

### 3. Results

#### 3.1. Population abundance

We counted a total of 32 Harris’s hawks during the dry season and 29 during the rainy season, which resulted in ‘uncorrected’ estimates of abundance of 100 hawks for the dry season (95% CI: 72 – 128) and 181 hawks for the rainy season (95% CI: 119 – 243). The confidence intervals of both seasons moderately overlapped and, thus, a difference between seasons in population abundance was not conclusive from these ‘uncorrected’ estimates (Fig. 2a). Our ‘corrected’ (conservative) estimates of population abundance were 81 hawks for the dry season (95% CI: 58 –

104) and 156 hawks for the rainy season (95% CI: 103 – 210). In this case, confidence intervals just barely overlapped and, hence, a difference between seasons was evident (Fig. 2b). Given that the total area covered by our 101 urban green spaces was 292 km<sup>2</sup>, the ‘uncorrected’ estimates of population density were 0.34 individuals/km<sup>2</sup> during the dry season and 0.62 individuals/km<sup>2</sup> during the rainy season. The ‘corrected’ estimates of population density were 0.28 and 0.53 individuals/km<sup>2</sup> during the dry and rainy seasons, respectively.

The number of individuals observed per park differed significantly between seasons (Mann-Whitney  $U = 301$ ,  $P = 0.001$ ; Fig. 3). During the dry season we observed more pairs of hawks than during the rainy season. In contrast, during the rainy season we detected a single individual in most parks (Fig. 3).

Prey abundance was widely variable among urban green spaces (see Supplementary Material, Fig. S1). The estimated abundances of both small and large prey differed significantly among parks (small prey:  $F_{100,505} = 2.31$ ,  $P < 0.001$ ; large prey:  $F_{100,505} = 2.11$ ,  $P < 0.001$ ).

#### 3.2. Site occupancy, colonization, local extinction, and detectability

Occupancy of Harris’s hawks during the dry season was clearly influenced by the first principal component (PC1). Four models had strong support ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), all of which included PC1 affecting dry season  $\psi$  (Table 2). The top model only included this predictor, whereas the models that ranked second ( $\Delta\text{AICc} = 0.69$ ), third ( $\Delta\text{AICc} = 1.02$ ), and fourth ( $\Delta\text{AICc} = 1.29$ ) included additive effects of PC1 with small prey, PC2, and tree diversity, respectively. Thus, adding the latter three predictors did not substantially improve the model fit compared to the simpler model that only included PC1. The statistical effect of PC1 on site occupancy was positive ( $\beta = 0.81$ , 95% CI: 0.27 – 1.35; Fig. 4a), indicating that the presence of *P. unicinctus* during the dry season was more likely in parks with abundant lamp posts and street poles, substantial urban cover, surrounded by tall buildings, located relatively far from other parks, and visited by many people (these were the variables highly correlated with PC1 of the dry season; Table 1).

During the rainy season, abundance of large prey had an evident effect on site occupancy of Harris’s hawks. In this case, three models had strong support ( $\Delta\text{AICc} < 2$ ), all of which included large prey affecting rainy season  $\psi$  (Table 2). The top model only included the effect of large prey, whereas the models that ranked second ( $\Delta\text{AICc} = 0.07$ ) and third ( $\Delta\text{AICc} = 1.98$ ) included additive effects of large prey with PC2 and PC3, respectively. Therefore, adding the effects of these two principal components did not improve model fit with respect to the simpler model that only included abundance of large prey. The statistical effect of large prey on site occupancy was also positive ( $\beta = 0.67$ , 95% CI: 0.22 – 1.12; Fig. 4b), indicating that the presence of Harris’s hawks during the rainy

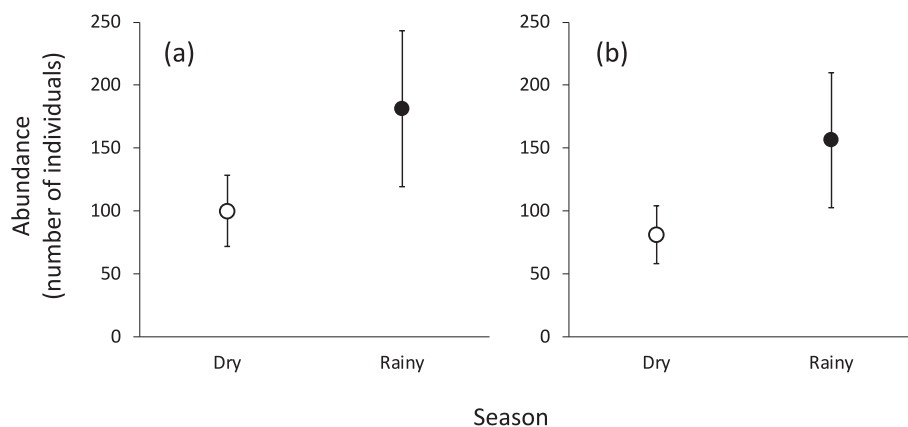


Fig. 2. Estimates of population abundance of *Parabuteo unicinctus* in urban green spaces of Mexico City during the dry and rainy seasons. (a) ‘Uncorrected’ estimates of abundance were calculated using all the individuals that we detected during our surveys. (b) ‘Corrected’ estimates of abundance excluded some hawks that were likely repeated individuals because they were detected in nearby parks. Error bars represent 95% confidence intervals.



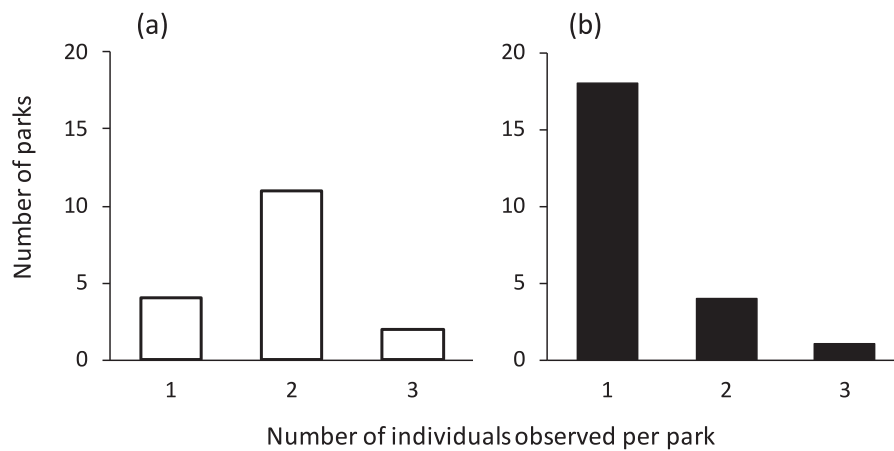


Fig. 3. Histograms depicting the number of individuals of *Parabuteo unicinctus* detected per park during the (a) dry and (b) rainy seasons.

Table 2

Model selection results for occupancy ( $\psi$ ), colonization ( $\gamma$ ), and detection ( $p$ ) probabilities of *Parabuteo unicinctus* inhabiting urban green spaces in Mexico City. We show the predictor variable(s) included in each model and differences in AICc values ( $\Delta AICc$ ) between all models and the best-fitting model, which corresponds to  $\Delta AICc = 0$ . Models with strong support ( $\Delta AICc < 2$ ) are highlighted in bold. The model that we selected for each parameter is indicated by an asterisk.

Model (predictor variables)	Dry season $\psi$	Rainy season $\psi$	$\gamma$	Dry season $p$	Rainy season $p$
Intercept only	5.49	7.46	<b>0*</b>	<b>1.76*</b>	<b>1.10*</b>
Temperature				3.13	2.01
Time of day				3.47	2.30
Cloud cover				3.88	3.22
Vegetation cover				<b>0</b>	<b>0</b>
Average tree height				3.64	<b>0.61</b>
PC1	<b>0*</b>	9.22	<b>1.93</b>		
PC2	6.25	7.84	2.01		
PC3	7.63	9.54	<b>1.67</b>		
Small prey	3.58	8.81	2.12		
Large prey	7.60	<b>0*</b>	<b>0.31</b>		
Tree diversity	5.37	9.31	2.06		
PC1 + PC2	<b>1.02</b>	8.58	4.01		
PC1 + PC3	2.13	11.35	3.57		
PC1 + small prey	<b>0.69</b>	10.19	3.98		
PC1 + large prey	2.14	2.10	2.11		
PC1 + tree diversity	<b>1.29</b>	11.32	3.96		
PC2 + PC3	8.36	9.45	3.66		
PC2 + small prey	5.37	9.26	4.15		
PC2 + large prey	8.41	<b>0.07</b>	2.46		
PC2 + tree diversity	7.38	8.61	3.91		
PC3 + small prey	5.75	10.89	3.79		
PC3 + large prey	9.76	<b>1.98</b>	2.28		
PC3 + tree diversity	7.07	11.44	3.82		
Small prey + large prey	5.09	2.01	2.45		
Small prey + tree diversity	4.83	10.78	4.20		
Large prey + tree diversity	7.54	2.09	2.41		

season was more likely in parks where large doves and pigeons were abundant.

The predicted values of  $\psi$  for a park that has average values of the predictor variables were 0.16 (SE = 0.03) for the dry season and 0.32 (SE = 0.03) for the rainy season. The confidence intervals of these two parameters did not overlap, revealing a statistical difference between seasons in average occupancy probabilities (Fig. 5a).

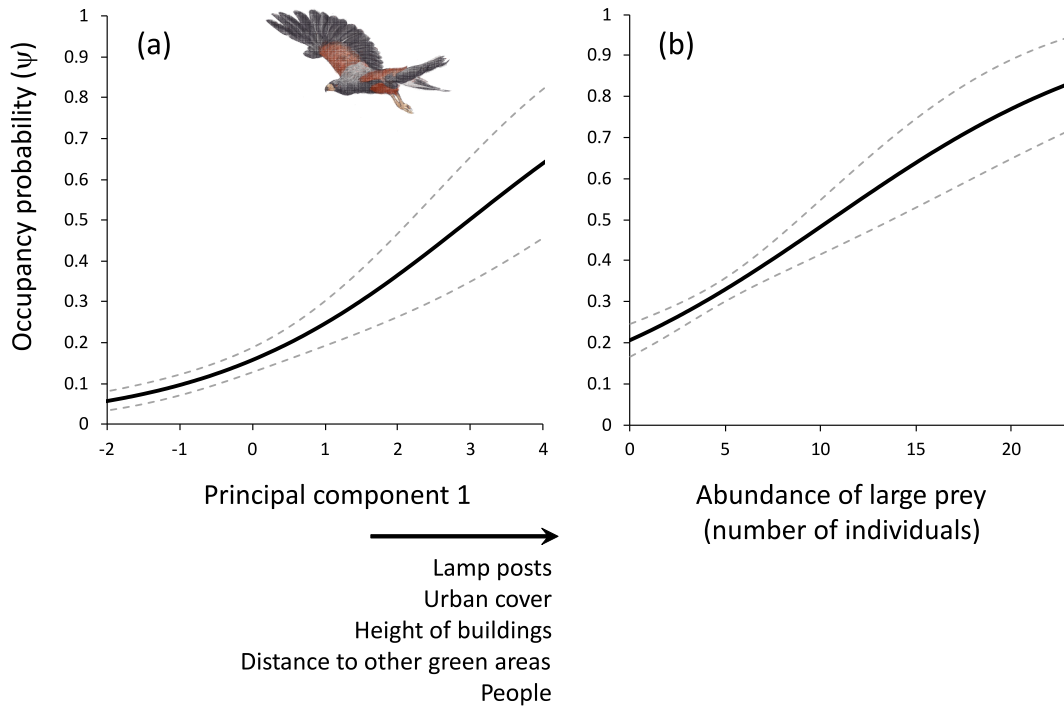
Regarding colonization probability, four models had strong support in our data ( $\Delta AICc < 2$ ). The intercept-only model ranked first and, thus, the additional predictors included in the three other supported models (large prey, PC3, and PC1) did not substantially improve the model fit (Table 2). The estimated value of  $\gamma$  from the intercept-only model was 0.23 (SE = 0.05).

Both detection probabilities (dry season  $p$  and rainy season  $p$ ) were unaffected by any of our predictor variables. In both cases, the intercept-only model was within 2 AICc units from the top model ( $\Delta AICc = 1.76$  and 1.10, respectively; Table 2), indicating that all other predictors did not improve model fit with respect to the simplest intercept-only model. Estimates of  $p$  from the intercept-only models were 0.32 (SE = 0.05) for the dry season and 0.16 (SE = 0.03) for the rainy season. Their confidence intervals did not overlap, revealing a statistical difference between seasons in detectability of Harris’s hawks (Fig. 5b).

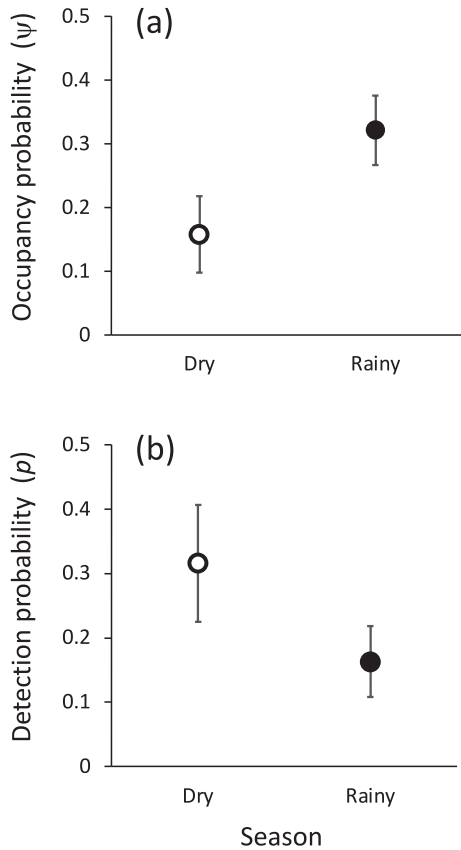
Finally, we calculated local extinction probability ( $\epsilon$ ) and rate of change in occupancy between seasons ( $\lambda$ ) as derived parameters from the model that combined all the sources of variation that we selected for all other parameters (dry season  $\psi$  as a function of PC1, rainy season  $\psi$  as a function of abundance of large prey, and  $\gamma$ , dry season  $p$ , and rainy season  $p$  as intercept-only models). The estimated value of  $\epsilon$  was 0.21 (SE = 0.32). The estimated  $\lambda$  was 2.04, which was statistically greater than 1 (95% CI: 1.19 – 2.89), thus indicating an increase in site occupancy in the rainy season compared to the dry season (Fig. 5a).

#### 4. Discussion

The presence of top predators in cities is of critical importance because, as in other ecosystems, they regulate the structure and dynamics of ecological processes (Letnic et al., 2012; Navia et al., 2010; Newsome et al., 2015). Top predators not only control the populations of primary and secondary consumers, but also exert strong top-down effects that can reach the bottom of the trophic chains because of the tight linkages between their prey and the communities of plants and soil microorganisms (Frank, 2008; Jones et al., 2016; Letourneau et al., 2004). In particular, populations of birds of prey in cities are receiving increasing attention because of their potential role in the functioning and maintenance of urban ecosystems (Boal & Dykstra, 2018). Recent studies have documented that several species of raptors breed and nest within cities (Cooke et al., 2018; Kettel et al., 2018; Sumasgutner et al., 2014). Evidently, they also feed on the species of birds and mammals that inhabit urban settings, most of which are exotic and invasive (Chace & Walsh, 2006; McCabe et al., 2018). Therefore, raptors in cities contribute to the regulation of the abundant populations of harmful fauna. Our study represents a significant contribution to the knowledge of demographic parameters and habitat use patterns of a bird of prey that inhabits a Neotropical megacity.



**Fig. 4.** Estimated statistical effects of (a) the first principal component (PC1) and (b) abundance of large prey on the occupancy probability ( $\psi$ ) of *Parabuteo unicinctus* during the dry and rainy seasons, respectively. In (a) large positive values of PC1 correspond to parks with abundant lamp posts and street poles, substantial urban cover, surrounded by tall buildings, located relatively far from other parks, and visited by many people. Gray dashed lines represent  $\pm$  one standard error.



**Fig. 5.** Average (a) occupancy and (b) detection probabilities of *Parabuteo unicinctus* during the dry and rainy seasons. Error bars represent 95% confidence intervals.

#### 4.1. Population abundance

Our findings revealed a population abundance of Harris’s hawks that ranges between 81 and 181 individuals for the core area of Mexico City, according to our point estimates. This translates into a population density that ranges between 0.28 and 0.62 individuals/km<sup>2</sup>. Such a wide range is due in part to an increase in the number of hawks during the rainy season. This population density might be slightly overestimated because Harris’s hawks mainly inhabit green spaces and the surrounding tall buildings, with little use of other urban surfaces, such as the large area of Mexico City that is covered by houses and small buildings of less than five floors. However, this potential overestimation is likely slight and negligible for two reasons. First, our conservative estimate discarded individuals that we could have counted twice. Second, even assuming that our conservative estimate may still be biased high, we did not visit several green spaces that are also present within the core area of Mexico City where other individuals that we did not count may be present. Thus, a relatively high estimate of population density derived from our counts of observed individuals may in fact be accurate because it accounts for additional individuals that we did not consider in our counts. To date, no other study has calculated population abundance or density of *P. unicinctus* in terms of number of individuals per unit area. A few estimates of nest densities are available from other regions for this species, which are comparable to our demographic numbers: between 0.2 and 0.5 nests/km<sup>2</sup> in Arizona, 0.2 nests/km<sup>2</sup> in New Mexico, and 0.23 nests/km<sup>2</sup> in Texas (Boal & Dwyer, 2018; Dwyer & Bednarz, 2020; Whaley, 1986). If population density is the result of both territoriality and size and size of social group (Harris’s hawks can live in groups of two to seven usually related individuals; Clark, 2017; Dwyer & Bednarz, 2020; Hagler et al., 2022), then similar population densities in different localities indicate that the degrees of territoriality and sociality remain relatively constant across geographic regions.

Based mostly on our conservative estimates of population abundance, we found evidence of a change in population numbers between the dry and rainy seasons, with higher abundance during the latter

season. This finding is not consistent with our prediction of stability between seasons in the abundance of these hawks. The observed increase in the number of individuals could indicate three non-mutually exclusive demographic processes. First, this urban population is experiencing a long-term positive population trend. Second, higher abundance during the rainy season might result from the presence of juveniles that were born during the time interval between the dry and rainy seasons (Harris's hawks are apparently breeding during the dry season; see below). In this case, the population may still be stable in the long term if many of these juveniles do not survive to maturity, emigrate permanently out of the city, or equal in number to the oldest dying adults. Third, some individuals immigrated to the city during the rainy season, which is an unexpected pattern because cities could offer food sources during the dry season, when prey could be scarce in the surrounding forests and scrublands. Hence, we expected immigration during the dry season and not during the rainy season. The possibility of hawks moving into the city during particular times of the year would suggest that this population of Harris's hawks is composed, at least partially, by transient individuals.

We must recognize here that our estimates of population abundance have relatively high uncertainty (i.e., wide confidence intervals), which implies that population numbers may be as high as 243 hawks in our study area during the rainy season, according to the upper confidence limit of our 'uncorrected' estimate for this season. Such imprecision also partially explains the wide range in our estimates of population abundance and density. Large standard errors and confidence intervals of demographic parameters, such as population abundance, usually arise from low detection probabilities (Kéry & Royle, 2016; Schmidt & Pellet, 2009). In our case, this issue occurred mainly in our estimates for the rainy season because our detectability was quite low (0.16) during this season (see Figs. 2 and 5b). Estimates of population abundance and density for several other species of birds also have wide confidence intervals (Lee & Marsden, 2008; Musgrove et al., 2013).

#### 4.2. Occupancy of urban green spaces

Similarly, average estimates of site occupancy differed between seasons, with higher occupancy during the rainy season. In fact, the rate of change in occupancy (2.04) indicates that the percentage of parks occupied by Harris's hawks doubled during the rainy season (32%) compared to the dry season (16%) (occupancy probabilities can be roughly interpreted as percentages of sites that are occupied; MacKenzie et al., 2018). This finding also fails to support the hypothesis that this population remains stable between seasons. This increase in occupancy during the rainy season may be explained by the arrival of individuals to this population (either new residents or transient individuals), which need to occupy additional urban parks. However, our study population could still consist, for the most part, of resident individuals if the observed increase in occupancy resulted from juveniles that were born just before the rainy season.

Some evidence in support of this latter explanation arises from our examination of the environmental characteristics that affect the presence of Harris's hawks. Interestingly, our findings revealed that hawks choose parks with different characteristics depending on the season. During the dry season, hawks tend to occupy parks surrounded by tall buildings and located relatively far from other green areas. In contrast, during the rainy season, hawks apparently prefer parks with relatively high abundance of large prey (doves and pigeons). This seasonal difference in habitat preference is indicative of when reproduction is occurring in Mexico City. Choosing parks separated from other green areas during the dry season suggests that breeding territories are being established during this season. Breeding pairs likely avoid proximity to other nesting individuals. Also, Harris's hawks construct their nests on elevated sites (Boal & Dwyer, 2018; Dwyer & Bednarz, 2020) and tall buildings may offer suitable places for this crucial reproductive activity. There are previous reports of other raptor species nesting on rooftops of

buildings (Boal & Dykstra, 2018; Leveau et al., 2022; Mak et al., 2021; Solaro, 2018). Additional evidence that breeding occurs during the dry season in Mexico City comes from the number of individuals that we observed per park. Pairs of hawks (presumably breeding pairs) were more frequently observed during the dry season. In contrast, during the rainy season a single hawk was detected in most parks. Thus, higher occupancy during the rainy season likely resulted from breeding pairs separating and occupying different parks as well as from the juveniles that were born between the dry and rainy seasons and that might have occupied additional urban green spaces. In North America, peak reproductive activity of *P. unicinctus* occurs during spring (March through June) (Bednarz, 1987a; Dwyer & Bednarz, 2020; Mays et al., 1991), which is consistent with our findings. However, previous studies have documented that additional clutches may be produced later in the year if conditions are favorable (Bednarz, 1987a; Bednarz, 1987b; Mader, 1975). Whether reproduction of Harris's hawks extends beyond spring in Mexico City deserves further investigation.

During the rainy season, Harris's hawks are using green areas where large prey are abundant. This change of habitat preference indicates a significant reduction in reproductive activity during the rainy season of Mexico City. Apparently, Harris's hawks prioritize food quantity and quality over other environmental characteristics when they are not breeding. This finding represents evidence in support of our hypothesis that prey abundance should be the most critical habitat trait determining whether raptors are occupying a particular park. However, the importance of prey abundance was only evident during the rainy season. Moreover, not all types of prey were equally relevant because, according to our findings, hawks prefer to hunt birds of relatively large size, such as rock pigeons, Eurasian collared-doves, and white-winged doves, all of which are quite common in Mexico City. These large prey items likely represent the best option in terms of cost-benefit ratio because, assuming that the effort a hawk invests in capturing a small and a large prey is the same, it obtains greater energy intake from a larger prey. This is a fundamental prediction derived from the optimal foraging theory: if a high-quality food type is common, food items of lower quality will be ignored (King & Marshall, 2022; Stephens & Krebs, 2019). In fact, our observations of hawks hunting and eating revealed that rock pigeons were the most common prey (57% of our observations) followed by rats (29% of our observations). In contrast, only 14% of these observations consisted of hawks consuming smaller birds such as house sparrows. Previous observations of hunting behavior of *P. unicinctus* in Mexico City also reported rock pigeons as a major component of their diet (Ortega-Álvarez & Calderón-Parra, 2014).

By preferentially consuming large birds, Harris's hawks are contributing significantly to the control of their populations, which is a direct benefit to this urban ecosystem given that two of these prey species (rock pigeons and Eurasian collared-doves) are invasive, vectors of diseases, outcompete other native birds, and can cause damage to houses and buildings (Camacho-Cervantes & Schondube, 2018; Farfán et al., 2019; Koenig, 2020; Rappole et al., 2000). We recognize that the positive association that we detected between abundance of large prey and site occupancy during the rainy season does not imply that this is the only ecological factor determining the population size of *P. unicinctus* in Mexico City. Other environmental characteristics that we did not measure such as potential nesting sites, competitive interactions with other birds of prey that are also present in Mexico City (e.g., *Accipiter cooperii*), and the impact of climatic variables on mortality rates certainly regulate the carrying capacity of this urban population of Harris's hawks.

#### 4.3. Detectability

Regarding detection probability, our ability to detect Harris's hawks was lower during the rainy season. Neither ambient temperature, time of day, cloud cover, vegetation cover, or average tree height could explain variation in our detectability. Thus, the reasons why we were less able to detect hawks during the rainy season remain unknown to us, but a

tentative explanation is that hawks may be less active during this season, perhaps due to a reduction in reproductive activities. Hawks staying longer on tall perches without moving could certainly be less conspicuous to observers. This lower detectability during the rainy season resulted in wide confidence intervals for the abundance estimates of this season.

#### 4.4. Management recommendations

Some management actions that have been proposed previously could be implemented to improve habitat suitability for *P. unicinctus* and other birds of prey in this and other megacities. Installation of green roofs is an effective strategy to increase the abundance and richness of potential prey for raptors, while also increasing the green areas within a city (Partridge & Clark, 2018). Also, depending on their particular design and maintenance, green roofs may offer adequate sites and cover for the nests of some birds of prey (e.g., *Falco* species, Fernandez-Canero & Gonzalez-Redondo, 2010). Another viable strategy is the placement of nest boxes and platforms, which are convenient structures to protect nests from environmental hazards, increase breeding and nesting success, and stimulate population growth of urban raptors (Altwegg et al., 2014; Hogg & Nilon, 2015; Leveau, 2021; Tapia & Zuberogoitia, 2018). As their name implies, nest boxes are closed wooden containers with a single entrance hole of varying sizes. Nest boxes are particularly attractive for cavity-nesting birds like falcons and owls (Lambrechts et al., 2012). Nest platforms consist of round or square wooden surfaces that can be bolted to transmission towers and similar tall metallic structures (Supplementary Material, Fig. S2), preferably at angles that are not directly visible from public roads or from other potential nesting sites to avoid negative interactions with other breeding birds (Mainwaring, 2015; Stahlecker & Griese, 1979). Alternatively, modification of man-made structures such as church towers could allow the natural establishment of nests inside them, for example by properly isolating them from human contact (Klein et al., 2007).

Finally, based on our findings, we propose an additional management action that could promote the presence of nesting individuals of *P. unicinctus* and other raptor species not only in Mexico City but also in other megacities. We detected that during the dry season Harris's hawks prefer urban green spaces surrounded by tall buildings. Given that during this season they are likely nesting, and also considering that this species chooses elevated sites for placing their nests (Boal & Dwyer, 2018; Dwyer & Bednarz, 2020) tall buildings may represent suitable nesting habitat. However, not all the rooftops of buildings may be entirely suitable. In many buildings, humans carry out activities on the rooftops and hawks avoid proximity to humans (Dykstra, 2018; Gamauf et al., 2013; Solaro, 2018). One strategy to promote nesting, even in rooftops where human activity is frequent, is to use some tall structure with limited access to humans. Specifically, large billboards, which are common in Mexico City as in many other megacities, may be an effective option. Some billboards can measure up to 12 m in height and, therefore, may be perceived as suitable nesting sites by Harris's hawks and other raptors. Wooden nest platforms could be installed on the rear side of the supporting metallic structure of billboards to keep them out of sight of humans (Supplementary Material, Fig. S2). In addition, adding climbing plants to the metallic structure of large billboards could enhance their suitability because birds could perceive them as more natural microhabitats for nesting. For instance, plants bordering billboards could be used to somehow hide the nests. In summary, we recommend placing such 'green billboards' with nest platforms on top of tall buildings adjacent to urban green spaces to promote the presence of nesting individuals of *P. unicinctus* and other birds of prey. To our knowledge, 'green billboards' have not yet been implemented in any city and, thus, their effectiveness in improving nest success of raptors represents an opportunity for future research.

## 5. Conclusions

Our study provides important demographic information about a top predator (the Harris's hawk) inhabiting urban green spaces of a megacity (Mexico City). The observed increase during the rainy season in both population abundance and proportion of urban green spaces occupied by this species suggests that new individuals arrived to the city and, hence, that this population is partially conformed by transient individuals that move in and out of the city. However, higher abundance and occupancy during the rainy season also could have resulted from juveniles that were born just before this season. If this was the case, this population may indeed consist mainly of resident individuals that breed during the dry season. The observed statistical effects of environmental characteristics on site occupancy indicate that this may be the case because hawks choose parks surrounded by tall buildings (potential nesting sites) and separated from other green areas (indicating different territories) during the dry season, revealing that breeding activities are taking place. In contrast, during the rainy season Harris's hawks are apparently choosing green areas with abundant large prey, such as rock pigeons, Eurasian collared-doves, and white-winged doves, all of which are common in Mexico City. The presence of this top predator is of critical importance because, as in other ecosystems, they regulate the structure and dynamics of ecological processes by controlling the populations of other urban birds, including invasive species like rock pigeons and Eurasian collared-doves.

The observed seasonal increase in population numbers might also suggest that this bird of prey is experiencing a positive demographic trend and, hence, that it thrives in this urban ecosystem. However, species that have recently colonized urban settings may undergo a phase of population decline after an initial phase of demographic growth, mostly in cities where no management actions are implemented to secure their permanence and reproduction (Downs et al., 2021). Here, we have proposed specific management actions aimed at facilitating the presence of this and other top predators in this and other megacities.

#### Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

#### Data availability

Data will be made available on request.

#### Acknowledgements

This research was funded by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica – Dirección General de Asuntos del Personal Académico – Universidad Nacional Autónoma de México through the project IN201521. We are grateful to people and Alcaldías of Álvaro Obregón, Azcapotzalco, Benito Juárez, Coyoacán, Cuauhtémoc, Gustavo A. Madero, Iztacalco, Miguel Hidalgo, Tlalpan, and Venustiano Carranza, as well as Bioparque San Antonio, Parque Bicentenario, and Parque El Batán, for granting us access and permits to conduct this study. Pedro Mendoza-Hernández, Natalia Rico, Anahí Orduña, Emilio Ramírez, Gabriela Reyes, and Wendy Cuandón provided field assistance.

#### Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2023.104725>.



## References

- Adams, K. (2022). *Black bear attacks in Canada and a review of the factors influencing them (Undergraduate thesis)*. Thunder Bay, Ontario, CA: Lakehead University. Retrieved from <https://knowledgecommons.lakeheadu.ca/handle/2453/4941>.
- Altwegg, R., Jenkins, A., & Abadi, F. (2014). Nestboxes and immigration drive the growth of an urban Peregrine Falcon *Falco peregrinus* population. *Ibis*, 156(1), 107–115. <https://doi.org/10.1111/ibi.12125>
- Alvey, A. A. (2006). Promoting and preserving biodiversity in the urban forest. *Urban Forestry & Urban Greening*, 5(4), 195–201. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2006.09.003>
- Armstrong, D. P., Davidson, R. S., Perrott, J. K., Roygard, J., & Buchanan, L. (2005). Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology*, 74(1), 160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00908.x>
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2012). Big city life: carnivores in urban environments. *Journal of Zoology*, 287(1), 1–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00887.x>
- Bednarz, J. C. (1987a). Successive nesting and autumnal breeding in Harris' hawks. *The Auk*, 104(1), 85–96. <https://doi.org/10.2307/4087237>
- Bednarz, J. C. (1987b). Pair and group reproductive success, polyandry, and cooperative breeding in Harris' hawks. *The Auk*, 104(3), 393–404. <https://doi.org/10.2307/4087535>
- Boal, C. W. (2018). Urban Raptor Communities: Why Some Raptors and Not Others Occupy Urban Environments. In C. W. Boal & C. R. Dykstra (Eds.), *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities* (pp. 36–50). Island Press. doi: 10.5822/978-1-61091-841-1\_3.
- Boal, C. W., & Dwyer, J. F. (2018). Harris's Hawks: All in the Family. In C. W. Boal, & C. R. Dykstra (Eds.), *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities* (pp. 126–137). Island Press. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1\\_9](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1_9).
- Boal, C. W., & Dykstra, C. R. (Eds.). (2018). *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities*. Island Press. doi: 10.5822/978-1-61091-841-1.
- Borsellino, L. (2014). Nidificación del Halconcito colorado (*Falco sparverius*) y del Gavilán mixto (*Parabuteo unicinctus*) en la ciudad autónoma de Buenos Aires, Argentina (Nesting of the Red Falcon (*Falco sparverius*) and the Mixed Hawk (*Parabuteo unicinctus*) in the autonomous city of Buenos Aires, Argentina). *Notúlas Faunísticas (Segunda Serie)*, 161, 1–11.
- Breck, S. W., Poessel, S. A., Mahoney, P., & Young, J. K. (2019). The intrepid urban coyote: a comparison of bold and exploratory behavior in coyotes from urban and rural environments. *Scientific Reports*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38543-5>
- Buehler, D. A., Mersmann, T. J., Fraser, J. D., & Seegar, J. K. D. (1991). Effects of human activity on Bald eagle distribution on the northern Chesapeake Bay. *The Journal of Wildlife Management*, 55(2), 282–290. <https://doi.org/10.2307/3809151>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2nd ed.). Springer-Verlag. doi: 10.1007/b97636.
- Byomkesh, T., Nakagoshi, N., & Dewan, A. M. (2012). Urbanization and green space dynamics in Greater Dhaka, Bangladesh. *Landscape and Ecological Engineering*, 8(1), 45–58. <https://doi.org/10.1007/s11355-010-0147-7>
- Camacho-Cervantes, M., & Schondube, J. E. (2018). Habitat use by the invasive exotic Eurasian collared-dove (*Streptopelia decaocto*) and native dove species in the Chamela-Cuixmala region of West Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(4), 902–907. <https://doi.org/10.1676/1559-4491.130.4.902>
- Cavicchia, M., & García, G. V. (2012). Riqueza y composición de especies de aves rapaces (Falconiformes y Strigiformes) de la ciudad de Buenos Aires, Argentina (Richness and species composition of birds of prey (Falconiformes and Strigiformes) of the city of Buenos Aires, Argentina). *Hornero*, 27(2), 159–166. [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0073-34072012000200005&lng=es&tng=es](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0073-34072012000200005&lng=es&tng=es).
- Chace, J. F., & Walsh, J. J. (2006). Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74(1), 46–69. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.08.007>
- Clark, W. S. (2017). Group size of Harris's hawks (*Parabuteo unicinctus*) in South Texas. *The Wilson Journal of Ornithology*, 129(2), 364–368. <https://doi.org/10.1676/16-030.1>
- Collard, R.-C. (2012). Cougar — human entanglements and the biopolitical un/making of safe space. *Environment and Planning D: Society and Space*, 30(1), 23–42. <https://doi.org/10.1068/d19110>
- Cooke, R., Hogan, F., Isaac, B., Weaving, M., & White, J. G. (2018). Urbanization and Raptors: Trends and Research Approaches. In C. W. Boal, & C. R. Dykstra (Eds.), *Urban Raptors: Ecology and conservation of birds of prey in cities* (pp. 64–75). Island Press. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1\\_5](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1_5).
- Downs, C. T., Alexander, J., Brown, M., Chibesa, M., Ehlers Smith, Y. C., Gumed, S. T., ... Ehlers Smith, D. A. (2021). Modification of the third phase in the framework for vertebrate species persistence in urban mosaic environments. *Ambio*, 50(10), 1866–1878. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01501-5>
- Dwyer, J. F., & Bednarz, J. C. (2020). Harris's hawk (*Parabuteo unicinctus*), version 1.0. In A. F. Poole (Ed.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. doi: 10.2173/bow.hrshaw.01.
- Dykstra, C. R. (2018). City Lifestyles: Behavioral Ecology of Urban Raptors. In C. W. Boal, & C. R. Dykstra (Eds.), *Urban Raptors: Ecology and Conservation of Birds of Prey in Cities* (pp. 18–35). Island Press. [https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1\\_2](https://doi.org/10.5822/978-1-61091-841-1_2).
- Eötövös, C. B., Magura, T., & Lövei, G. L. (2018). A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization. *Landscape and Urban Planning*, 180, 54–59. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.08.010>
- Faeth, S. H., Warren, P. S., Shochat, E., & Marussich, W. A. (2005). Trophic dynamics in urban communities. *BioScience*, 55(5), 399–407. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0399:TDIUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0399:TDIUC]2.0.CO;2)
- Farfán, M. A., Díaz-Ruiz, F., Duarte, J., & Real, R. (2019). Feral pigeon (*Columba livia* var. *domestica*) management in low-density urban areas: prevention is better than cure. *Urban Ecosystems*, 22(6), 1027–1035. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00879-1>
- Fernandez-Canero, R., & Gonzalez-Redondo, P. (2010). Green roofs as a habitat for birds: a review. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 9(15), 2041–2052. <https://doi.org/10.3923/javaa.2010.2041.2052>
- Figueroa, R. A. R., & González-Acuña, D. (2006). Prey of the Harri's Hawk (*Parabuteo unicinctus*) in a suburban area of southern Chile. *Journal of Raptor Research*, 40(2), 164–168. [https://doi.org/10.3356/0892-1016\(2006\)40\[164:POTHP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3356/0892-1016(2006)40[164:POTHP]2.0.CO;2)
- Fischer, J. D., Cleeton, S. H., Lyons, T. P., & Miller, J. R. (2012). Urbanization and the predation paradox: the role of trophic dynamics in structuring vertebrate communities. *BioScience*, 62(9), 809–818. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.6>
- Francis, C. D., Ortega, C. P., & Cruz, A. (2009). Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology*, 19(16), 1415–1419. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.052>
- Frank, D. A. (2008). Evidence for top predator control of a grazing ecosystem. *Oikos*, 117(11), 1718–1724. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16846.x>
- Gamauf, A., Tebb, G., & Nemeth, E. (2013). Honey Buzzard *Pernis apivorus* nest-site selection in relation to habitat and the distribution of Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis*, 155(2), 258–270. <https://doi.org/10.1111/ibi.12023>
- Google, Inc. (2022). *Google Earth Pro*. Retrieved from - <https://www.google.com/earth/>.
- Hagler, S. J., Gibbons, A., Bednarz, J. C., Clark, W. S., & Bonter, D. N. (2022). Nest provisioning and sociality at Harris's hawk nests in South Texas. *Journal of Raptor Research*, 56(2), 161–170. <https://doi.org/10.3356/JRR-21-39>
- Hogg, J. R., & Nilon, C. H. (2015). Habitat associations of birds of prey in urban business parks. *Urban Ecosystems*, 18(1), 267–284. <https://doi.org/10.1007/s11252-014-0394-8>
- INEGI. (2020). *Censo de Población y Vivienda 2020*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Retrieved from - <https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2020/>.
- Jackowiak, M., Gryz, J., Jasińska, K., Brach, M., Bolibok, L., Kowal, P., & Krauze-Gryz, D. (2021). Colonization of Warsaw by the red fox *Vulpes vulpes* in the years 1976–2019. *Scientific Reports*, 11(1), 13931. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92844-2>
- Jones, B. M., Cove, M. V., Lashley, M. A., & Jackson, V. L. (2016). Do coyotes *Canis latrans* influence occupancy of prey in suburban forest fragments? *Current Zoology*, 62(1), 1–6. <https://doi.org/10.1093/cz/zov004>
- Kéry, M., & Royle, J. A. (2016). *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of Distribution, Abundance and Species Richness in R and BUGS: Volume 1: Prelude and Static Models*. Academic Press.
- Kéry, M., & Schmidt, B. R. (2008). Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology*, 9(2), 207–216. <https://doi.org/10.1556/ComEc.9.2008.2.10>
- Kettel, E. F., Gentile, L. K., Quinn, J. L., & Yarnell, R. W. (2018). The breeding performance of raptors in urban landscapes: a review and meta-analysis. *Journal of Ornithology*, 159(1), 1–18. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1497-9>
- King, A. J., & Marshall, H. H. (2022). Optimal foraging. *Current Biology*, 32(12), R680–R683. doi: 10.1016/j.cub.2022.04.072.
- Klein, Á., Nagy, T., Csörgő, T., & Matics, R. (2007). Exterior nest-boxes may negatively affect Barn owl *Tyto alba* survival: an ecological trap. *Bird Conservation International*, 17(3), 273–281. <https://doi.org/10.1017/S0959270907000792>
- Koenig, W. D. (2020). What are the competitive effects of invasive species? Forty years of the Eurasian collared-dove in North America. *Biological Invasions*, 22(12), 3645–3652. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02350-1>
- Kopij, G. (2018). Ecological distribution and population densities of raptors in the inner and outer zone of a Central European city. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 772–779. <https://doi.org/10.15421/2018.279>
- Kumar, N., Gupta, U., Malhotra, H., Jhala, Y. V., Qureshi, Q., Gosler, A. G., & Sergio, F. (2019). The population density of an urban raptor is inextricably tied to human cultural practices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1900), 20182932. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2932>
- Lambrechts, M. M., Wiebe, K. L., Sunde, P., Solonen, T., Sergio, F., Roulin, A., ... Korpimäki, E. (2012). Nest box design for the study of diurnal raptors and owls is still an overlooked point in ecological, evolutionary and conservation studies: a review. *Journal of Ornithology*, 153(1), 23–34. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0720-3>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lee, D. C., & Marsden, S. J. (2008). Adjusting count period strategies to improve the accuracy of forest bird abundance estimates from point transect distance sampling surveys. *Ibis*, 150(2), 315–325. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00790.x>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology* (3rd ed.). Elsevier.
- Leighton, G. R. M., Bishop, J. M., Merondin, J., Winterton, D. J., O'Riain, M. J., & Serieys, L. E. K. (2022). Hiding in plain sight: risk mitigation by a cryptic carnivore foraging at the urban edge. *Animal Conservation*, 25(2), 244–258. <https://doi.org/10.1111/acv.12732>
- Letnic, M., Ritchie, E. G., & Dickman, C. R. (2012). Top predators as biodiversity regulators: the dingo *Canis lupus dingo* as a case study. *Biological Reviews*, 87(2), 390–413. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00203.x>
- Letourneau, D. K., Dyer, L. A., & Vega C., G. (2004). Indirect effects of a top predator on a rain forest understory plant community. *Ecology*, 85(8), 2144–2152. <https://doi.org/10.1890/03-0525>

- Leveau, L. M. (2021). The Harris hawk (*Parabuteo unicinctus*) in urban areas of Argentina: arrival in Mar del Plata city and green area use in Buenos Aires city. *Animals*, 11(4), 1023. <https://doi.org/10.3390/ani11041023>
- Leveau, L. M., Gorleri, F. C., Roesler, I., & González-Táboas, F. (2022). What makes an urban raptor? *Ibis*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/ibi.13062>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84(8), 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248–2255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2018). *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence* (2nd ed.). Academic Press. doi: 10.1016/C2012-0-01164-7.
- Mader, W. J. (1975). Biology of the Harris' hawk in southern Arizona. *Living Bird*, 14, 59–85.
- Mainwaring, M. C. (2015). The use of man-made structures as nesting sites by birds: a review of the costs and benefits. *Journal for Nature Conservation*, 25, 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.02.007>
- Mak, B., Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2021). Living in the concrete jungle: a review and socio-ecological perspective of urban raptor habitat quality in Europe. *Urban Ecosystems*, 24(6), 1179–1199. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01106-6>
- Mays, N. A., Vleck, C. M., & Dawson, J. (1991). Plasma luteinizing hormone, steroid hormones, behavioral role, and nest stage in cooperatively breeding Harris' hawks (*Parabuteo unicinctus*). *The Auk*, 108(3), 619–637. <https://doi.org/10.2307/4088103>
- McCabe, J. D., Yin, H., Cruz, J., Radeloff, V., Pidgeon, A., Bonter, D. N., & Zuckerman, B. (2018). Prey abundance and urbanization influence the establishment of avian predators in a metropolitan landscape. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1890), 20182120. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2120>
- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52(10), 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- McPherson, S. C., Sumasgutner, P., & Downs, C. T. (2021). South African raptors in urban landscapes: a review. *Ostrich*, 92(1), 41–57. <https://doi.org/10.2989/00306525.2021.1900942>
- Mikula, P., Hromada, M., & Tryjanowski, P. (2013). Bats and Swifts as food of the European kestrel (*Falco tinnunculus*) in a small town in Slovakia. *Ornis Fennica*, 90(3), 178–185. <https://doi.org/10.1111/mam.12060>
- Miller, K. F., Wilson, D. J., Hartley, S., Innes, J. G., Fitzgerald, N. B., Miller, P., & van Heezik, Y. (2022). Invasive urban mammalian predators: distribution and multi-scale habitat selection. *Biology*, 11(10), 1527. <https://doi.org/10.3390/biology11101527>
- Muhly, T. B., Semeniuk, C., Massolo, A., Hickman, L., & Musiani, M. (2011). Human activity helps prey win the predator-prey space race. *PLoS ONE*, 6(3), e17050.
- Musgrove, A., Aebischer, N., Eaton, M., Hearn, R., Newson, S., Noble, D., Parsons, M., Risely, K., & Stroud, D. (2013). Population estimates of birds in Great Britain and the United Kingdom. *British Birds*, 106(2), 64–100. <https://britishbirds.co.uk/wp-content/uploads/2014/07/APEP3.pdf>
- Navia, A. F., Cortés, E., & Mejía-Falla, P. A. (2010). Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: a food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecological Modelling*, 221(24), 2918–2926. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.006>
- Newsome, T. M., Dellinger, J. A., Pavey, C. R., Ripple, W. J., Shores, C. R., Wirsing, A. J., & Dickman, C. R. (2015). The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.12236>
- Ortega-Álvarez, R., & Calderón-Parra, R. (2014). Hunting the unexpected: Harris's hawks (*Parabuteo unicinctus*) preying on bats in a Neotropical megacity. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22(3), 297–299. <https://doi.org/10.1007/BF03544264>
- Ortega, C. P. (2012). Effects of noise pollution on birds: a brief review of our knowledge. *Ornithological Monographs*, 74(1), 6–22. <https://doi.org/10.1525/om.2012.74.1.6>
- Partridge, D. R., & Clark, J. A. (2018). Urban green roofs provide habitat for migrating and breeding birds and their arthropod prey. *PLoS ONE*, 13(8), e0202298.
- Porensky, L. M., & Young, T. P. (2013). Edge-effect interactions in fragmented and patchy landscapes. *Conservation Biology*, 27(3), 509–519. <https://doi.org/10.1111/cobi.12042>
- Rappole, J. H., Derrickson, S. R., & Hubálek, Z. (2000). Migratory birds and spread of West Nile virus in the Western Hemisphere. *Emerging Infectious Diseases*, 6(4), 319–328. <https://doi.org/10.3201/eid0604.000401>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from - <http://www.r-project.org/>.
- Riojas-López, M. E., & Mellink, E. (2005). Potential for biological conservation in man-modified semi-arid habitats in northeastern Jalisco, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 14(9), 2251–2263. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-5289-1>
- Rupprecht, C. D. D., Byrne, J. A., Garden, J. G., & Hero, J.-M. (2015). Informal urban green space: a trilingual systematic review of its role for biodiversity and trends in the literature. *Urban Forestry & Urban Greening*, 14(4), 883–908. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2015.08.009>
- Sadler, J., Bates, A., Hale, J., & James, P. (2010). Bringing cities alive: the importance of urban green spaces for people and biodiversity. In K. Gaston (Ed.), *Urban Ecology* (pp. 230–260). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778483.011>
- Schenk, A. R., Stevens, T. K., & Hale, A. M. (2022). Predator-prey dynamics are decoupled in the raptor community in a large urban forest. *Diversity*, 14(3), 177. <https://doi.org/10.3390/d14030177>
- Schmidt, B. R., & Pellet, J. (2009). Quantifying abundance: Counts, detection probabilities, and estimates. In C. K. Dodd (Ed.), *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (pp. 465–479). Oxford University Press.
- Shochat, E. (2004). Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*, 106(3), 622–626. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13159.x>
- Solaro, C. (2018). Costs and Benefits of Urban Living in Raptors. In J. H. Sarasola, J. M. Grande, & J. J. Negro (Eds.), *Birds of Prey: Biology and Conservation in the XXI Century* (pp. 177–196). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-73745-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73745-4_8)
- Stahlecker, D. W., & Griese, H. J. (1979). Raptor use of nest boxes and platforms on transmission towers. *Wildlife Society Bulletin*, 7(1), 59–62. <https://www.jstor.org/stable/3781413>
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (2019). *Foraging Theory*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvs32s6b>
- Sumasgutner, P., Nemeth, E., Tebb, G., Krenn, H. W., & Gamauf, A. (2014). Hard times in the city – attractive nest sites but insufficient food supply lead to low reproduction rates in a bird of prey. *Frontiers in Zoology*, 11(1), 48. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-48>
- Tapia, L., & Zuberogoitia, I. (2018). Breeding and nesting biology in raptors. In J. H. Sarasola, J. M. Grande, & J. J. Negro (Eds.), *Birds of Prey: Biology and Conservation in the XXI Century* (pp. 63–94). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-73745-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73745-4_3)
- Tryjanowski, P., Morelli, F., & Möller, A. P. (2020). Urban Birds. In I. Douglas, P. M. L. Anderson, D. Goode, M. C. Houck, D. Maddox, H. Nagendra, & P. Y. Tan (Eds.), *The Routledge Handbook of Urban Ecology* (2nd ed., pp. 399–411). Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780429506758>
- Whaley, W. H. (1986). Population ecology of the Harris' hawk in Arizona. *Raptor Research*, 20(1), 1–15. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/jrr/v020n01/p00001-p00015.pdf>
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(sup1), S120–S139. doi: 10.1080/00063659909477239.
- White, J. H., Smith, J. M., Bassett, S. D., Brown, J. L., & Ormsby, Z. E. (2018). Raptor nesting locations along an urban density gradient in the Great Basin, USA. *Urban Ecosystems*, 21(1), 51–60. <https://doi.org/10.1007/s11252-017-0705-y>
- Williams, B. K., Nichols, J. D., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and Management of Animal Populations: Modeling, Estimation, and Decision Making* (1st ed.). Academic Press.
- Zimmermann, B., Wabakken, P., & Dötterer, M. (2001). Human-carnivore interactions in Norway: how does the re-appearance of large carnivores affect people's attitudes and levels of fear? *Forest Snow and Landscape Research*, 76(1), 137–153. [https://www.dora.lib4ri.ch/wsl/islandora/object/wsl%3A15402/datastream/PDF/Zimmermann-2001-Human-carnivore\\_interactions\\_in\\_Norway-%28published\\_version%29.pdf](https://www.dora.lib4ri.ch/wsl/islandora/object/wsl%3A15402/datastream/PDF/Zimmermann-2001-Human-carnivore_interactions_in_Norway-%28published_version%29.pdf)
- Zúñiga-Vega, J. J., Hernández-Rosas, A. L., Molina-Moctezuma, A., Pérez-Mendoza, H. A., Rodríguez-Reyes, F. R., Bravo-Espinosa, Y. M., & Espinosa-Pérez, H. (2012). Population abundance and sex ratio of the viviparous freshwater fish *Poeciliopsis baenschii* (Poeciliidae) throughout its range in Western Mexico. *Western North American Naturalist*, 72(3), 357–368. <https://doi.org/10.3398/064.072.0310>