



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTACIONALIDAD Y ESTRATEGIAS DE FORRAJEО DE *Aspidoscelis
communis* (SAURIA: TEIIDAE) EN EL BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO DE LA REGIÓN DE CHAMELA, JALISCO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA

P R E S E N T A

NALLELI ELVIRA LARA DÍAZ

T U T O R

DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO

Investigación realizada con apoyo de la DGAPA
(Proyecto PAPIIT IN-212605)



MÉXICO, D.F.

Agosto, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A la dirección general de asuntos del personal académico (DGAPA-PAPIT) proyecto IN212605, por el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

Al Dr. Andrés García Aguayo, por su apoyo, asesoría y confianza, y por ser parte fundamental de este trabajo.

A la Biól. Mónica Salmerón Estrada, por enriquecerme con sus enseñanzas y contribuir con sus valiosos comentarios a este escrito.

Al Dr. Vladimir Cachón Guillén, por siempre brindarme su confianza, apoyo y orientación y por contribuir con sus comentarios y correcciones a la mejora de este escrito.

Al Biól. Víctor López Gómez, por la orientación en la parte estadística de esta tesis, así como sus comentarios y correcciones que contribuyeron de manera esencial al presente trabajo.

A la M. en C. Elisa Cabrera Guzmán por su apoyo y aportaciones, que resultaron imprescindibles en este trabajo.

A todos ellos con mi más profundo respeto, admiración y cariño.

Mis logros, particularmente de esta carrera, no hubieran sido posibles sin el apoyo y amor incondicional de mi madre Alicia Díaz Sánchez y mi hermana, Alicia Lara Díaz, a quienes agradezco con mucho amor todo lo que me han brindado, esperando poder recompensarlo.

A mi familia: mi padre Manuel Lara Hernández, por ayudarme a forjar mi carácter y a luchar para cumplir mis objetivos; mis hermanos Benjamín, Beto, Toño, Lupita y Gloria, mis cuñados Sandra, Jorge y Javier, mis sobrinos Andrea, David, Mariana, Georgina, José, Jorge y Yahir, porque sin su apoyo no hubiera llegado hasta este punto, por todo su cariño y por siempre dibujarme una sonrisa.

A todo el personal de la Estación de Biología Chamela, especialmente a la Sra. Elena y la Sra. Lucy, por esas pláticas después de la comida, por el cuidado, atención y cariño. A la Sra. Eva, Norma, Nachita, Sr. Vidrios, Sr. Landin y todo el personal que ahí labora por la atención y el apoyo brindados.

Con mucho cariño a la Dra. Katy Renton y al Biól. Enrique Ramírez, por su interés, apoyo, orientación, enseñanzas, experiencias y esos ratos de distracción y entretenimiento después de un arduo día de trabajo.

A los compañeros y amigos que estuvieron algún momento durante mi estancia en Chamela e hicieron de ella algo invaluable, Fausto, Lucy, Gustavo, Bety, Octavio, David, Toño, Che che, Margot, Beth, John, Iraís, Víctor, Felipe, Merle, Ema, Esteban, Leslie, Colin, gracias y espero volver a encontrarlos en este lugar tan maravilloso.

A la Dra. Patricia Ramos Morales, con admiración y respeto, por ser un ejemplo a seguir.

Al Dr. Fernando Cervantes Reza, por sus enseñanzas y apoyo, y por darme la oportunidad de trabajar en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA), IB, UNAM.

A la M. en C. Julieta Vargas Cuenca (mi otra mamá!) y la M. en C. Yolanda Hortelano Moncada por todo lo aprendido de ustedes (y lo que falta) dentro y fuera de la CNMA, por escucharme, ayudarme, apoyarme, aconsejarme y sobre todo por el cariño que siempre me han mostrado.

Al Dr. Carlos López González, con mucho respeto, admiración y cariño, gracias por la oportunidad de trabajar con ustedes, por la ayuda en la elaboración de esta tesis y sobre todo por la confianza, apoyo y enseñanzas que me has brindado.

Al M. en C. Heli Coronel Arellano (para que veas que si te puse en los agradecimientos!) por tus comentarios a este escrito, tu amistad, tu cariño y apoyo, por soportarme, ayudarme, orientarme, instruirme, acompañarme, cuidarme...por creer en mí, gracias.

Al Dr. Gerardo Rojas, por compartir sus experiencias y orientarme en la parte estadística de esta tesis.

A la Biól. Claudia Moreno, por su apoyo en la elaboración de esta tesis, y su orientación y enseñanzas en campo.

Al M. en C. Manuel Valdés, porque tu trabajo, experiencias y locuras han sido muy valiosas y han contribuido a mi formación, gracias por tu cariño y amistad. A los biólogos Guillermo Lacy, Karina Santos, Gerardo Negrete, Claudio Contreras, Gabriela Hernández, y a los doctores Eduardo Íñigo y Francisco González Medrano, fue un gusto y privilegio trabajar con ustedes.

A mis amores Lizet, Laura, Eugenio, Lorena, Saúl y mis pequeñas, Mariana, Steph y Ximena, porque han sido un pilar fundamental en mi vida (*"...Esta lloviendo pero yo no me voy mojar, mis amigos me cubren cuando voy a llorar..."*).

A mis amigos Rubén, Itzel, Ivonne, Raquel, Fernando, Jorge, Juan Carlos, Heavy, Juanito, Carlos, Omar, Pilar, Luisa, Quetzalli, Ricardo, Jorge Barajas y Jorge Vera, Mario y Lalo, por todo su cariño y apoyo; y gracias a todos aquellos que formaron parte de mi vida en la Facultad de Ciencias.

A mis compañeros y amigos de la CNMA: Ceci, Lázaro, Bere, Sergio, Jonathan, Luis Reyes, Luis Juárez, Nahú, Salvador, Fernanda, Sergio, Xoch, Jessica, Aldo, Marce, Aram, Alitzel, Raúl, Maribel, y con especial cariño a Joel (te adoro peque!), gracias por todo!

A todos los profesores y personas que han contribuido a mi formación académica y personal... el modo de pagarlo es con mi trabajo presente y futuro. Gracias!

ÍNDICE

Agradecimientos	III
Resumen	XI
1. Introducción	
1.1 Estrategias de forrajeo en el orden Squamata	1
1.2 Efectos de la estacionalidad en la estrategia de forrajeo	6
2. Justificación	9
3. Hipótesis	9
4. Objetivo General	11
4.1 Objetivos Particulares	11
5. Área de estudio	
5.1 Localización y extensión	12
5.2 Clima	13
5.3 Geología	14
5.4 Hidrografía	14
5.5 Diversidad	14
5.6 Amenazas	15
6. Descripción de la especie	16
7. Material y métodos	
7.1 Muestras	19
7.2 Caracterización del patrón de movimientos y análisis de la estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i>	19
7.2.1 Análisis intraespecífico del modo de forrajeo	20

7.2.2 Análisis interespecífico del modo de forrajeo	21
7.3 Análisis intraespecífico de la conducta de <i>A. communis</i>	22
7.4 Estacionalidad de la abundancia de artrópodos	24
7.5 Efecto de la temperatura y la humedad sobre la estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i>	25
8. Resultados	
8.1 Base de datos	26
8.2 Patrón de movimientos y análisis intraespecífico de la estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i>	
8.2.1 Movimientos por minuto (MPM)	27
8.2.2 Porcentaje de tiempo en movimiento (PTM)	29
8.2.3 Distancia recorrida por hora (DRPH)	31
8.2.4 Tiempo entre movimientos (TEM)	33
8.2.5 Tasa de captura de presas por hora (TCPH)	34
8.3 Análisis interespecífico del modo de forrajeo de <i>A. communis</i>	38
8.4 Análisis intraespecífico de la conducta de <i>A. communis</i>	40
8.5 Estacionalidad de la abundancia de artrópodos	48
8.6 Efecto de la temperatura y la humedad sobre la estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i>	50
9. Discusión	53
9.1 Caracterización del patrón de movimientos, análisis de la estrategia de forrajeo y estacionalidad	55
9.2 Análisis intraespecífico de la conducta de <i>A. communis</i>	60
9.3 Estacionalidad mediante la abundancia de artrópodos	62

9.4 Efecto de la temperatura y la humedad sobre la estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i>	64
10. Conclusiones	67
11. Literatura citada	69
12. Anexos	
12.1 Anexo I	78
12.2 Anexo II	81
12.3 Anexo III	82

ÍNDICE DE FIGURAS, TABLAS y ANEXOS

Figura 1. Reserva de la Biósfera Chamela–Cuixmala, Jalisco (modificado de http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/reserva.html).	12
Figura 2. Figura 2. <i>A. communis</i> en el BTC de la región de Chamela, Jalisco (Foto de Juan Carlos Navarro).	17
Figura 3. Porcentajes de tiempo de observación y del número de individuos registrados para los cuatro períodos de estudio (enero, abril, julio y agosto de 2007).	27
Figura 4. Variación media mensual (\pm e. e.) de los movimientos por minuto (MPM) de <i>A. communis</i> para cada uno de los períodos de estudio.	29
Figura 5. Porcentaje promedio del tiempo en movimiento (PTM) de <i>A. communis</i> (\pm e. e.) para cada uno de los períodos de estudio.	31
Figura 6. Distancia recorrida por hora (DRPH) promedio (\pm e. e.) de <i>A. communis</i> para cada período de estudio.	32

Figura 7. Tiempo entre movimientos (TEM) promedio (\pm e. e.) de <i>A. communis</i> para cada uno de los períodos de estudio.	34
Figura 8. Porcentaje del número de individuos con y sin captura de presas por período de estudio y época.	35
Figura 9. Tasa de captura de presas por hora (TCPH) promedio (\pm e. e.) de <i>A. communis</i> para los cuatro períodos de estudio.	37
Figura 10. Análisis interespecífico del modo de forrajeo de 59 especies de lagartijas (Anexo I), incluida <i>A. communis</i> . Se muestra el patrón de forrajeo general de acuerdo al PTM y MPM, y se incluyen las medias generales y de cada período de estudio para <i>A. communis</i> .	39
Figura 11. Distribución de los individuos de <i>A. communis</i> durante todo el estudio de acuerdo al número de actividades que realizaron.	41
Figura 12. Relación (R^2) entre el porcentaje de individuos con éxito en la alimentación (captura de presas) de acuerdo al número de conductas que presentaron durante el tiempo de observación.	42
Figura 13. Tasas de conducta, movimientos y captura de presas por hora (\pm e. e.) de <i>A. communis</i> para los cuatro períodos de estudio.	44
Figura 14. Tasas por hora de variables conductuales de <i>A. communis</i> con diferencias significativas entre los cuatro períodos de estudio de acuerdo a las pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney: rasca el suelo (RS), rasca sobre hojarasca (RH), busca sobre el suelo (BSS), busca entre hojarasca (BEH).	46
Figura 15. Tasas por hora de variables conductuales de <i>A. communis</i> con diferencias significativas entre los cuatro períodos de estudio de acuerdo a	

las pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney: cabeceo (C), movimiento sin desplazamiento (MSD), regreso al mismo punto (RMP).	47
Figura 16. Porcentaje de individuos por orden de invertebrados durante los cuatro períodos de estudio.	49
Figura 17. Variación (media \pm e. e.) de la temperatura ambiente ($^{\circ}$ C; superior) y la humedad (%; inferior) registradas a lo largo de los cuatro períodos de estudio durante las observaciones de <i>A. communis</i> .	51
Tabla 1. Regresiones lineales entre las variables ambientales de temperatura y humedad y las variables de estrategia de forrajeo de <i>A. communis</i> registradas a lo largo del estudio.	52
Anexo I. Modo de forrajeo (MF), porcentaje de tiempo en movimiento (PTM) y movimientos por minuto (MPM) para 59 especies de lagartijas. Se incluyen los datos de <i>A. communis</i> en general y para cada período de estudio. FA- Especies con forrajeo activo; FaA-Especies con forrajeo al acecho.	77
Anexo II. Formato de la base de datos tomados para cada individuo de <i>A. communis</i> durante las observaciones a lo largo del estudio.	80
Anexo III. Proporción de órdenes de artrópodos encontrados e índice de diversidad de Shannon–Wiener para cada período de estudio.	81

RESUMEN

En la región de Chamela se experimenta una marcada estacionalidad ambiental que modifica la estrategia de forrajeo en lagartijas, influyendo en su supervivencia, reproducción y adecuación. La estrategia de forrajeo se ha determinado para muchas especies de lagartijas, sin embargo, poco se sabe de aquellas que viven en ambientes estacionales. En este estudio definimos y caracterizamos la estrategia de forrajeo de *Aspidoscelis communis* (especie endémica de México y en categoría de riesgo), perteneciente a la familia Teiidae y presente en este ecosistema, y la influencia de la estacionalidad ambiental sobre dicha estrategia. Dentro de la Estación de Biología Chamela, perteneciente a la UNAM, se eligieron sitios con vegetación de bosque tropical caducifolio, se realizó el seguimiento y observación de individuos sobre veredas y adentrándose en la vegetación hasta donde era posible, en cuatro diferentes periodos del año, registrando en cada observación temperatura, humedad, edad y comportamiento, llevando un control estricto de la hora de ocurrencia y duración de cada evento registrado. En total se obtuvieron registros de 141 individuos juveniles y adultos, con un tiempo total de observación igual a 3448.39 minutos, y un promedio en minutos por individuo de 21.6 para secas y 27.33 para lluvias. Los resultados muestran que la estrategia de forrajeo activo de *A. communis* es influenciada significativamente por la estacionalidad, incluso en lapsos de tiempo reducidos. Los patrones de movimientos, niveles de actividad, éxito en la alimentación y las tasas de conducta, tienden a ser más altos durante los periodos de lluvias, sincronizados con la época reproductiva, que durante la época de secas, donde los organismos se enfocan a mantenerse y sobrevivir con los recursos disponibles. La distribución y disponibilidad de

recursos, la temperatura y la humedad son factores estrechamente ligados a la estacionalidad e influyen de manera significativa en la estrategia de forrajeo.

Palabras clave: estrategia de forrajeo, forrajeo activo, estacionalidad, Chamela, bosque tropical caducifolio, *Aspidoscelis*, disponibilidad de recursos.

ESTACIONALIDAD Y ESTRATEGIAS DE FORRAJEO DE *Aspidoscelis communis* (SAURIA: TEIIDAE) EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE LA REGIÓN DE CHAMELA, JALISCO

1. INTRODUCCIÓN

1.1 ESTRATEGIAS DE FORRAJEO EN EL ORDEN SQUAMATA

Algunos de los miembros del orden Squamata son herbívoros pero la mayoría de las lagartijas comen artrópodos, atacando diariamente decenas o cientos de ellos (Pianka y Vitt, 2002). La depredación ha jugado un papel importante en el pensamiento biológico y se han desarrollado varias teorías acerca de los depredadores y sus actividades. La conducta de forrajeo de los depredadores afecta: a) su supervivencia durante períodos de escasez de alimento, si es que éstos se presentan, b) la tasa de acumulación de reservas energéticas para la reproducción y c) la cantidad de tiempo que deben dedicar a las actividades de forrajeo, así como el tiempo disponible para realizar otras actividades que contribuyan a su adecuación (Charnov, 1973).

La conducta asociada a las actividades de alimentación y los mecanismos que emplean los animales para ello, son considerados un aspecto importante en su historia de vida. Estas actividades describen los patrones de movimiento que siguen los depredadores y que comparten una serie común de retos que involucran decisiones relacionadas con las preferencias de alimento y la distribución de presas, al seleccionar determinadas

especies y/o tamaños de los individuos (Stephens y Krebs, 1986; Krebs y Davies, 1997). Las actividades y mecanismos de alimentación de los depredadores están frecuentemente asociadas con la selección del hábitat, el cual debe sostener al individuo, a sus conespecíficos y su descendencia, proporcionándoles suficientes recursos energéticos y espaciales. Las actividades de alimentación se relacionan también con el modo de movimiento de los depredadores, la administración de energía, su esfuerzo reproductivo, el riesgo de depredación y la competencia (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982; Alcock, 1984; Baird *et al.*, 1999; Eifler y Eifler, 1999; Wymann y Whiting, 2002; Butler, 2005).

La conducta de forrajeo representa varios problemas para los depredadores, como el tipo de alimento que deben incluir en su dieta y las tácticas de alimentación que deben emplear, es decir, el espacio físico para buscar a sus presas, el modo de capturarlas y el tiempo invertido en ello; otro problema es que las presas pueden responder a la presencia del depredador incrementando su uso de refugios (Drickamer *et al.*, 1996; Sih, 1986; Cooper, 1998; Martín *et al.*, 2003). Los animales deben resolver estas situaciones maximizando el aprovechamiento del uso de la energía, de tal manera que la energía que gastan en buscar, perseguir, atrapar e ingerir el alimento sea menor a la energía que obtienen de sus presas. De esta forma los individuos pueden tener una ventaja que se verá reflejada en su éxito reproductivo, aún cuando en ocasiones la maximización de energía sea comprometida por la necesidad de evitar depredadores mientras forrajean (Schoener, 1971; Alcock, 1984; Drickamer *et al.*, 1996; Krebs y Davies, 1997). Los animales que consistentemente invierten más energía en forrajear

de la que ganan al coleccionar la comida están destinados a una corta vida y además tendrán menores posibilidades de dejar descendencia (Alcock, 1984).

La estrategia de forrajeo que los depredadores han desarrollado pueden ser afectadas por diversos factores externos, internos y filogenéticos (Krebs e Inman, 1992; Perry y Pianka, 1997). Dentro de los factores externos se han considerado a la disponibilidad de presas, la rapidez y la paciencia del depredador al cazar a su presa, el riesgo de depredación, las interacciones sociales (e.g. competencia), la heterogeneidad espacial y disponibilidad del hábitat y las oportunidades de termorregulación (Regal, 1978; Bowker, 1984; Magnusson *et al.* 1985; Perry y Pianka, 1997; Perry, 1999). Por otro lado, los factores internos son el hambre, las experiencias aprendidas, la edad, la madurez sexual y reproductiva, las preferencias de dieta y los requerimientos nutricionales (Perry y Pianka, 1997). Por su parte los factores filogenéticos incluyen limitaciones sensoriales, plan corporal, capacidad de quimiorrecepción, características morfológicas y parámetros fisiológicos y metabólicos (Vitt y Congdon, 1978; Huey y Pianka, 1981; Webb, 1984; Perry *et al.*, 1990; Secor y Nagy, 1994; Cooper, 1995; Lighton y Fielden, 1995; Perry y Pianka, 1997; McBrayer y Reilly, 2002). Es por ello que algunos autores han usado el modo de forrajeo de los organismos para predecir sus características ecológicas o fisiológicas, y estas características se pueden usar para predecir el modo de forrajeo (McLaughlin, 1989).

En el orden Squamata la divergencia entre los distintos clados en cuanto al modo de forrajeo se debe a la diversidad en su dieta y a sus características ecológicas. Éstas

han llevado a diferencias significativas, tanto morfológicas como funcionales entre grupos (Cooper, 1995; Herrel *et al.*, 1999; Perry, 1999; McBrayer y Reilly, 2002).

El clado representado por las familias Iguanidae, Agamidae y Sphenodontidae lleva a cabo la estrategia conocida como “forrajeo al acecho”, en la cual las lagartijas permanecen quietas por largos períodos y corren para capturar a su presa en cuanto ésta aparece frente a ellas. Sus presas son móviles (e.g. moscas, escarabajos) y la tasa de captura de presas por día tiende a ser baja, al igual que la tasa de encuentro con sus depredadores. Las lagartijas con forrajeo al acecho presentan un cuerpo robusto, una tasa metabólica y resistencia fisiológica bajas y parecen estar optimizadas para gastar poca energía. La temperatura para la actividad del cuerpo es moderada, de 25° C a 37° C. El modo sensorial que utilizan es visual y presentan una capacidad limitada para adquirir conocimientos. Estos depredadores usan nichos pequeños y definidos, y comúnmente son territoriales (Huey y Pianka, 1981; O'Brien *et al.*, 1990; Perry y Pianka, 1997, McBrayer y Reilly, 2002; Butler, 2005).

Un segundo clado, representado por las familias Teiidae, Lacertidae, Scincidae, Gerrhosauridae, Anguidae y Varanidae lleva a cabo una estrategia conocida como “forrajeo activo”. En esta estrategia las lagartijas realizan movimientos frecuentes comiendo presas conforme las van encontrando. Generalmente las lagartijas con forrajeo activo son de tamaño pequeño y su cuerpo es aerodinámico. Tienen una resistencia fisiológica alta siendo la temperatura para la actividad del cuerpo también alta, entre 32° C y 41° C. Su modo sensorial es visual u olfativo y su capacidad de adquirir conocimiento es acrecentada. El nicho que utilizan es muy amplio y su gasto de

energía es mayor al de las lagartijas con estrategia al acecho; es raro que presenten una conducta territorial. El tipo de presas que comen son sedentarias y de ocurrencia imprevisible (e.g. termitas), la captura de presas por día es alta, al igual que su tasa metabólica. Sus depredadores son forrajeros al acecho o activos y la tasa de encuentro con ellos es alta. (Huey y Pianka, 1981; O'Brien *et al.*, 1990; Perry y Pianka, 1997; McBrayer y Reilly, 2002; Butler, 2005).

A pesar de la distinción entre las estrategias, aún existe controversia por etiquetar el modo de forrajeo de las especies debido a que no hay una clara separación, aunado a esto, la efectividad de cualquier estrategia de forrajeo es una condición que depende del animal (Eifler y Eifler, 1999), porque los individuos pueden hacer uso de tácticas de forrajeo muy diferentes (Helfman, 1990) o combinar ambos tipos (Eifler y Eifler, 1999; Perry, 1999; Cooper *et al.*, 2001; Husak y Ackland, 2003). Por ejemplo, se ha reportado en diferentes ocasiones que los miembros de la familia Gekkonidae son “forrajeros al acecho”, “forrajeros activos” o “intermedios” (Werner *et al.*, 1997; en Perry, 1999). Algunos autores consideran esta clasificación como artificial y han sugerido clasificaciones alternativas con tres o más categorías o que implican que éstas sean continuas (Perry, 1999).

Algunos investigadores han utilizado medidas estandarizadas para caracterizar los modos de forrajeo de muchas lagartijas en diversos taxa. Las dos medidas más utilizadas para categorizar la actividad de forrajeo son los movimientos por minuto (MPM) y el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM). En forrajeros al acecho el PTM es bajo, pero los MPM pueden ser altos si los individuos presentan movimientos

frecuentes de corta duración, o bajos si hacen movimientos cortos pero poco frecuentes. Los forrajeros activos tienen un PTM más alto que los organismos con forrajeo al acecho pero sus valores de MPM pueden ser bajos si ellos se mueven continuamente (Cooper, 2005).

Butler (2005) ha realizado una revisión de 16 trabajos donde se muestran los datos de MPM y PTM para 44 especies de ocho familias de lagartijas, definiendo la estrategia de forrajeo que emplean. En esta compilación se incluyen dos especies de la familia Teiidae (*Aspidoscelis depii* y *A. uniparens*), ambas del trabajo de Cooper *et al.* (2001). Cooper (2007) también ha realizado una compilación de 18 trabajos donde se muestran los datos de MPM y PTM para 57 especies de 11 familias de lagartijas (Anexo I), para definir la estrategia de forrajeo que emplean. En esta compilación se incluyen 11 especies de la familia Teiidae, de las cuales 9 son del género *Aspidoscelis*. Ambos autores clasifican de modo comparativo la estrategia de forrajeo de estas especies apoyados en sus datos de MPM y PTM, usando técnicas estadísticas modernas y reexaminando la funcionalidad de la clasificación dicotómica de forrajeo (activo y al acecho).

1.2 EFECTOS DE LA ESTACIONALIDAD EN LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO

La estacionalidad, la depredación, la competencia y los cambios en la distribución, tipo y cantidad de las presas son fuerzas que moldean los niveles de actividad y la conducta social de las lagartijas, jugando un papel importante en la modificación de la dieta y de las estrategias de forrajeo (Lister y García, 1992; Eifler y Eifler, 1999; Cooper, 2007).

Los patrones de forrajeo en las lagartijas pueden ser muy flexibles (Eifler y Eifler, 1999), e incluso se han reportado modificaciones en los niveles de actividad de forrajeo a lo largo del año en ambientes marcadamente estacionales como son el bosque tropical caducifolio y el desierto (Pietruszka, 1986; Lister y García, 1992). La conducta de búsqueda de alimento de las lagartijas es influenciada por factores ambientales, y entender esta relación puede proveer información sobre la convergencia de las estrategias de forrajeo similares en taxa ampliamente diferentes (Eifler y Eifler, 1999).

El efecto que tiene la estacionalidad sobre la dinámica ecológica de las especies y comunidades tropicales se conoce a través de las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, cambios en la estructura del hábitat y en las condiciones climáticas a las cuales las especies deben sincronizar los aspectos básicos de su biología, actividad y conducta (Leighton y Leighton, 1983; Wolda, 1988; Lister y García, 1992; Ceballos, 1995; Duellman, 1995; Ceballos *et al.*, 1999; García, 2002; Noguera *et al.*, 2002).

En México los bosques tropicales caducifolios (BTC) son definidos por su estacionalidad, fisonomía y afinidad climática, exhibiendo una considerable variación espacial en estructura y composición de especies (Trejo y Dirzo, 2000). Uno de los principales representantes de este tipo de ecosistema se encuentra en la Reserva de la Biósfera Chamela–Cuixmala, donde se ha reportado que la actividad anual de los anfibios y reptiles responde a la marcada estacionalidad del ambiente. Durante la época seca del año (de enero a junio), la mayoría de los anfibios se encuentran inactivos y sólo algunos reptiles presentan actividad. En el caso de los reptiles, principalmente en las serpientes, la inactividad se relaciona con factores como la temperatura, la humedad

y la escasez de alimento; la mayor actividad de la herpetofauna se presenta principalmente en la época de lluvias (de julio a octubre), que coincide con la época de reproducción de la mayoría de las especies (Ramírez-Bautista, 1994). Durante los meses de transición (noviembre, diciembre y enero) la actividad de la herpetofauna disminuye en relación a la cantidad de recursos disponible influenciada por el nivel de precipitación durante el año. Dentro del orden Squamata, solamente 11 especies de las familias Gekkonidae, Polychridae, Iguanidae, Phrynosomatidae, Scincidae y Teiidae se han reportado con una actividad constante durante todo el año en la Reserva, aunque esta actividad disminuye en la época seca (Ramírez-Bautista, 1994).

Por otro lado, en la región de Chamela se presenta una marcada estacionalidad en la composición, riqueza y distribución de los artrópodos. Los grupos de insectos terrestres son los más comunes, principalmente en la hojarasca y durante la prolongada época de secas, estos organismos son considerados como la principal fuente de alimento para las lagartijas (Lister y García, 1992; Noguera *et al.*, 2002). Se ha reportado que el mayor número de especies de artrópodos se registra en julio, al inicio de la época de lluvias y el menor en el mes de mayo, casi al final de la época de secas. La mayoría de los registros que se han hecho son de la época de lluvias. Órdenes como Psocoptera, Orthoptera y Coleoptera presentan sus registros de abundancia más altos en alguno de los meses correspondientes a la época de lluvias (Pescador-Rubio *et al.*, 2002).

2. JUSTIFICACIÓN

Se ha establecido que las especies del género *Aspidoscelis* presentan un forrajeo de tipo activo (García y Ceballos, 1994; Pianka y Vitt, 2002), sin embargo se sabe poco sobre ellas, en especial en ambientes que presentan una marcada estacionalidad como es el BTC.

A. communis es una especie endémica de México y en categoría de riesgo (NOM-059-SEMARNAT-2001), que se ha reportado con actividad durante todo el año en la región de Chamela, lo que permite en este trabajo caracterizar su estrategia de forrajeo, y los efectos de la estacionalidad ambiental sobre ella, generando conocimiento acerca de su historia natural y la relación con el tipo de ambiente en el que habita. También, será un punto de partida para futuras evaluaciones de la dinámica entre las poblaciones de *A. communis*, y sus presas en el BTC.

3. HIPÓTESIS

Se ha reportado que el género *Aspidoscelis* presenta un forrajeo activo, por lo que se espera que la especie *A. communis* registre frecuencias y porcentajes de movimiento altos, desplazamientos largos al buscar su alimento y un número mayor de individuos buscando o consumiendo presas, en comparación con sus conespecíficos inactivos. Debido a la marcada estacionalidad de la región, esperamos que estas actividades se modifiquen durante los períodos de estudio.

Debido a las fluctuaciones climáticas y en la disponibilidad de recursos, así como a las características reproductivas de *A. communis*, se espera registrar tasas conductuales (búsqueda de alimento y movimientos corporales) más altas durante los períodos de lluvias, puesto que hay mayor cantidad de alimento disponible y los individuos requieren de mayor energía (alimento) para invertirla en su esfuerzo reproductivo. En los períodos de la época de secas las tasas serán menores debido a la inactividad provocada por la escasez de alimento.

Se ha reportado que la región de Chamela experimenta una marcada estacionalidad en la composición, riqueza, abundancia y distribución de los artrópodos, aumentando éstas considerablemente en la época de lluvias, por lo que se espera encontrar una mayor diversidad y abundancia de éstos durante los períodos correspondientes a la época de lluvias que en los correspondientes a la época seca, así como una relación directa con los cambios en estrategia de forrajeo de *A. communis*.

La temperatura y la humedad variarán de manera significativa a lo largo del año por las marcadas fluctuaciones estacionales, influyendo en la estrategia de forrajeo de *A. communis*, por lo que existirá una relación positiva significativa entre la temperatura y la actividad de la especie, del mismo modo que con la humedad, ya que esta es una variable asociada a la época de lluvias y por lo tanto de mayor abundancia de recursos, por lo que influirá positivamente en la actividad de *A. communis*.

4. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto de la estacionalidad ambiental sobre la estrategia de forrajeo de *Aspidoscelis communis* en un bosque tropical caducifolio (BTC) mediante la determinación del patrón de movimientos, conductas y el ritmo de alimentación de los individuos durante sus actividades de forrajeo.

4.1 OBJETIVOS PARTICULARES

Describir la estrategia general de forrajeo de *A. communis* en el BTC de la región de Chamela, Jalisco, y su variación durante diferentes períodos del año (durante dos meses en la época de secas y dos en la época de lluvias).

Determinar las conductas de *A. communis* durante su búsqueda de alimento y la variación que presentan a lo largo de diferentes períodos del año.

Evaluar la estacionalidad en la abundancia y diversidad de artrópodos y su relación con la estrategia de forrajeo de *A. communis*.

Determinar la relación de la temperatura y la humedad del ambiente con las variables y patrones de movimiento que definen la estrategia de forrajeo de *A. communis*.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1 LOCALIZACIÓN Y EXTENSIÓN

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala dentro de la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología de la UNAM (Figura 1).



Figura 1. Reserva de la Biósfera Chamela–Cuixmala, Jalisco (modificado de <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/reserva.html>).

La Estación de Biología Chamela se localiza en la costa del Pacífico mexicano en el suroeste del estado de Jalisco, en el Municipio de La Huerta y se encuentra en la zona intertropical del hemisferio norte. Se ubica entre las coordenadas 19° 22' - 19° 35' latitud norte y 105° 03' -104° 56' longitud oeste. La Estación de Biología Chamela está ubicada en el kilómetro 59 de la carretera federal 200 Barra de Navidad-Puerto Vallarta. La Estación tiene una extensión aproximada de 3,200 hectáreas (Noguera *et al.*, 2002).

5.2 CLIMA

El ecosistema de la Reserva (bosque tropical caducifolio) se caracteriza por tener un patrón de lluvias marcadamente estacional, con más de cuatro meses secos (de enero a junio); aún en época de lluvias la precipitación se da en pocos días, señalando la influencia de tormentas tropicales y huracanes. La precipitación promedio anual en la Estación es de 748 mm. El mayor porcentaje de precipitación se presenta de julio a noviembre. Tiene una temperatura media anual mayor a 24° C, correspondiendo al subgrupo cálido de acuerdo a la clasificación de Köpen, modificado por García (1988). El promedio anual de temperatura máxima es de 30° C y la mínima es de 19.5° C. Tiene un cociente P/T (precipitación anual/temperatura media anual) de alrededor de 30 (García *et al.*, 2002).

5.3 GEOLOGÍA

La Estación se encuentra ubicada dentro de la unidad geológica llamada Bloque de Jalisco que forma parte de la placa continental Norteamericana. Se encuentran rocas graníticas, volcánicas y sedimentarias, así como yacimientos minerales representativos de las diferentes unidades geológicas en el interior cercano y lejano de la Sierra Madre del Sur de Jalisco, con edades entre las eras Jurásicas a Cuaternarias (Schaaf, 2002). Asimismo presenta montaña, lomeríos, superficies de erosión, superficies de nivelación y valles. Hay también una gran variación en las unidades edafológicas formando suelos entre los que destacan el regosol eútrico y el luvisol crómico (Schaaf, 2002).

5.4 HIDROGRAFÍA

En la Reserva las corrientes superficiales son escasas y no hay corrientes de agua permanentes, aún cuando existen numerosos arroyos, éstos llevan agua sólo durante algunos días de la época de lluvias o cuando se presentan ciclones (Noguera *et al.*, 2002). El principal aporte de agua dentro de la Estación está dado por el arroyo Chamela, ubicado al norte, que cuenta con varios afluentes que irrigan la localidad (Pardo, 1997).

5.5 DIVERSIDAD

Esta región mantiene una alta diversidad de especies y taxa endémicos del país; se han registrado más de 1200 especies de plantas, pertenecientes a distintos tipos de

vegetación como selva caducifolia, selva mediana subperenifolia, palmar, manglar y matorral espinoso (Pardo, 1997). También se han registrado más de 2000 especies de artrópodos y 447 especies de vertebrados en las que se incluyen 19 especies de anfibios, 68 de reptiles, 270 de aves y 90 de mamíferos (Lott y Atkinson, 2002; Noguera, 2002). Dentro de los reptiles se han registrado 20 especies de lagartijas de 17 géneros y 10 familias; la familia Teiidae está integrada por tres especies, *Aspidoscelis communis*, *A. lineattissima* y *Ameiva undulata* (Lott y Atkinson, 2002; Noguera, 2002).

5.6 AMENAZAS

Actualmente la Reserva y por lo tanto la Estación de Biología Chamela está amenazada principalmente por (1) la introducción de especies exóticas, (2) la pérdida o degradación del hábitat para crear áreas dirigidas hacia actividades agropecuarias, (3) la alteración de los ciclos de nutrientes (4) la explotación ilegal de los recursos que llevan a la desaparición de especies (Noguera *et al.*, 2002) y (5) la potencial construcción de complejos turísticos, que aceleraría las amenazas antes mencionadas.

6. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Aspidoscelis communis (COPE, 1878) pertenece a la familia Teiidae, que cuenta aproximadamente con 56 especies del género *Aspidoscelis*, distribuidas a lo largo de Centro y Sudamérica, México y Estados Unidos (Smith y Tylor, 1950; Wright, 1993; Pardo y Ramírez, 2002). *A. communis* (Figura 2) pertenece al grupo filogenético *Sexlineatus*, y es conocida como “lagartija cuije” o “huico moteado-gigante”. Es una lagartija endémica de México y considerada en riesgo según la NOM-059-SEMARNAT-2001.

Esta especie se distribuye en áreas del bosque tropical caducifolio y subperennifolio, así como en áreas de vegetación xerófila a lo largo de la costa del Pacífico, desde Jalisco hasta Michoacán (Smith y Tylor, 1950; Pardo y Ramírez, 2002; Ramírez-Bautista, 2004). En estas zonas sus poblaciones son abundantes en áreas conservadas, sin embargo disminuyen en áreas perturbadas y en muchos sitios han desaparecido (Pardo y Ramírez, 2002). Su densidad poblacional en la región de Chamela se ha calculado en 10.4 individuos por hectárea (Navarro, 2008).

Los individuos de *A. communis* se caracterizan por tener el cuerpo delgado y alargado, presentan franjas laterales claras cuando son crías y en estado juvenil, mientras que en estado adulto las franjas son oscuras, laterales y vertebrales. La cabeza es de forma triangular, cubierta por una serie de cuatro escamas supraoculares en ambos lados y con el hocico terminado en punta. Su cuerpo presenta de 105 a 175 escamas

granulares en la región dorsal, y escamas cuadrangulares en la región ventral. Sus patas son cortas y robustas (Duellman y Zweifel, 1962; Ramírez-Bautista, 1994; Pardo y Ramírez, 2002). La longitud hocico-cloaca es alrededor de 100 mm, siendo los machos más grandes que las hembras. Su longevidad va de 2 a 3 años (Pardo, 1997).

La actividad que desarrollan es unimodal, iniciándose a partir de las 08:00 h y terminando entre las 17:00 h y las 18:00 h (Pardo y Ramírez, 2002), con un pico de actividad entre las 10:00 h y las 13:00 h en días soleados (Ramírez-Bautista y Uribe-Peña, 1991; en Pardo y Ramírez, 2002).



Figura 2. *A. communis* en el BTC de la región de Chamela, Jalisco (Foto de Juan Carlos Navarro).

La actividad reproductiva de *A. communis* está sincronizada con el período de lluvias (de julio a octubre). Los machos inician antes esta actividad, a partir de la mitad de la estación seca, mientras que las hembras un poco después, a principios de la temporada de lluvias (Balderas, 1996). La temperatura y la humedad influyen en esta actividad para ambos sexos, además el fotoperiodo influye en los machos y en el caso de las hembras la masa de los cuerpos grasos (Pardo, 1997).

La especie es ovípara y el tamaño de la nidada es de tres a seis huevos, los cuáles son colocados en lugares abiertos y arenosos, donde están expuestos a la temperatura ambiental y a los rayos del sol que permiten las condiciones que favorecen la incubación (en un período aproximado de 90 días). Las crías nacen a partir de noviembre y diciembre disminuyendo el número de nacimientos en enero (Pardo, 1997).

Presentan un forrajeo activo y son insectívoras, aunque se ha visto que pueden llegar al canibalismo. Su dieta principal incluye isópteros, coleópteros (larvas y adultos) y ortópteros (Pardo, 1997).

7. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1 MUESTREOS

El presente trabajo se llevó a cabo durante cuatro períodos de 15 días en los meses de enero, abril, julio y agosto del 2007, cubriendo actividades de campo y de laboratorio en la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología de la UNAM. Los meses son representativos de los cambios estacionales registrados en el área de estudio; enero y abril representan la época de secas, el primero como una transición entre lluvias y secas y el segundo como uno de los picos de la misma; y los meses de julio y agosto representan la época de lluvias.

Dentro de la reserva se eligieron sitios con vegetación de bosque tropical caducifolio, y el seguimiento de los individuos de *A. communis* se realizó sobre veredas y adentrándose en la vegetación hasta donde ésta lo permitía

7.2 CARACTERIZACIÓN DEL PATRÓN DE MOVIMIENTOS Y ANÁLISIS DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *A. communis*.

Para determinar el patrón de movimientos durante las actividades de forrajeo se utilizó la técnica de observación focal del individuo, la cual consiste en el seguimiento y observación directa de los organismos, registrando su comportamiento, llevando un control estricto de la hora de presencia y duración de cada evento (Lister y García, 1992; Valtierra-Azotla, 1996; Butler, 2005). El registro comenzó entre dos y cuatro

minutos después del contacto visual, para que el organismo se adaptara o acostumbrara a la presencia del observador y de este modo no interferir con sus actividades normales. Cuando fue necesario se utilizaron binoculares (Lobo 8x40W).

Los organismos se buscaron diariamente de las 09:00 h hasta las 16:00 h, para abarcar su pico de actividad (Ramírez-Bautista y Uribe-Peña, 1991; en Pardo y Ramírez, 2002). Una vez localizado el individuo se seguía por todo el tiempo que era posible. Cada serie de acciones sin que existiera entre ella una pausa total del individuo, fue considerada como un movimiento. Los movimientos fueron definidos como algún cambio que resultó en el desplazamiento físico del cuerpo (Butler, 2005).

7.2.1 ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO DEL MODO DE FORRAJEO

El análisis intraespecífico del modo de forrajeo estuvo basado en estudios previos usando tasas y porcentajes de movimiento (Perry, 1999; Butler, 2005). Se calculó la frecuencia de movimientos mediante los movimientos por minuto (MPM), el porcentaje del tiempo en que se estuvo moviendo el organismo (PTM), la distancia recorrida por hora (DRPH), el tiempo entre movimientos (TEM; igual a la división del tiempo de inmovilidad en minutos entre el número de pausas que realizó el organismo) y la tasa de captura de presas por hora (TCPH).

Para los análisis estadísticos la variable de MPM fue transformada aplicando la fórmula $\sqrt{X+0.5}$, debido a que los datos provienen de variables discretas. Los datos de PTM fueron transformados aplicando arcoseno de \sqrt{X} . Estas transformaciones mejoran la

homogeneidad de varianzas visualizada a través del análisis de residuales. Para la presentación de los resultados se efectuó la transformación inversa para presentarlos en su escala de medida natural (Zar, 1999).

Para determinar diferencias en las variables MPM, PTM, DRPH, TEM y TCPH durante los cuatro períodos de estudio se utilizaron pruebas de Kruskal Wallis a pesar de la normalidad de algunas variables, esto debido a que el número desigual de individuos en los períodos de estudio afecta de manera significativa la confiabilidad de la prueba de ANOVA (Zar, 1999). Se utilizó la prueba post hoc de comparación de pares Mann Whitney, para evaluar si existían diferencias significativas entre los datos de los diferentes pares formados con los cuatro períodos de estudio para cada variable. Ambos análisis se realizaron en el programa PAST (versión 1.78; Hammer *et al.*, 2001).

Para los análisis anteriores se omitieron valores extremos o aberrantes en cada conjunto de datos, debido a que indican errores de observación y/o captura de datos, o una medida muy rara de la población (Weimer, 2003). Estos datos se identificaron mediante diagramas de caja del mismo programa (PAST 1.78) que indican si algún valor es extremo de acuerdo a su distancia de la media, mediante la desviación estándar si hay normalidad en la muestra, o mediante rangos intercuartiles (IQR) si la muestra es no paramétrica (Weimer, 2003).

7.2.2 ANÁLISIS INTERESPECÍFICO DEL MODO DE FORRAJEJO

Para localizar y determinar la estrategia de forrajeo de la especie *A. communis* (en general y para cada período de estudio) se utilizó la gráfica bivariada de cuatro

cuadrantes de PTM vs. MPM (Butler, 2005), donde los organismos con forrajeo activo presentan un PTM > 15 (Cooper *et al.*, 1997) y un límite inferior de MPM de 1.0 (McLaughlin, 1989). Estos datos se compararon con los de MPM y PTM de 58 especies con distintos tipos de forrajeo compiladas por Cooper (2007; Anexo I).

El primer cuadrante de la gráfica bivariada se caracteriza por contener especies en su mayoría inmóviles, con movimientos poco frecuentes o raros y breves (MPM y PTM bajos); el segundo cuadrante incluye a aquellas especies de movimientos frecuentes pero muy cortos (tasa alta de MPM, bajo PTM); en el tercer cuadrante se ubican las especies de movimientos frecuentes con pausas cortas (tasa de MPM alta, PTM alto); y en el cuarto cuadrante están aquellas de movimiento constante y largo con pocas pausas (MPM bajo y PTM alto; Butler, 2005). Esto quiere decir que en los cuadrantes I y II se encuentran las especies con forrajeo al acecho, y en el III y IV las de forrajeo activo.

7.3 ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO DE LA CONDUCTA DE *A. communis*

El comportamiento de búsqueda (conductas de forrajeo) observado en *A. communis* fue categorizado en una de las siguientes nueve conductas: 1) rascar directamente sobre el suelo (RS); 2) rascar sobre o entre materia que evita el contacto directo con el suelo, como la hojarasca (RH); 3) buscar directamente sobre el suelo o sustrato (BSS); 4) buscar entre la hojarasca (BEH); 5) buscar sobre ramas o troncos, implicando que la búsqueda era a más de 5 cm del suelo, sin necesidad de un desplazamiento totalmente vertical (BST); 6) cabeceos (C); 7) movimiento sin que el organismo se desplace horizontalmente alguna distancia (MSD); 8) regreso persistente para la búsqueda a un

mismo punto (RMP); y 9) movimientos exclusivamente de alimentación cuando había éxito en la captura de presas (MDA). A su vez, las acciones sin que estuviera involucrada la búsqueda de alimento se clasificaron en tres categorías (*i.e.* conductas de no forrajeo): 10) desplazamiento sin búsqueda de alimento (DSB); 11) brinco del organismo (Br), 12) persecución entre conespecíficos (Pe; Anexo II).

Las conductas fueron registradas como presencia o ausencia de la acción por movimiento. Para cada observación se sacó la frecuencia dividiendo el número total de registros de presencia de cada conducta entre el tiempo total en que el individuo permaneció en movimiento.

El análisis de los datos consistió en una regresión lineal relacionando el número de conductas realizadas por los individuos en una escala de 0 a 12 conductas contra el porcentaje de individuos que realizando este número de actividades tuvieron éxito en la alimentación; para determinar si la regresión fue significativa se realizó una prueba de F (StatSoft, Inc., 2004). Se hizo una comparación de la tasa de actividad por hora y las tasas de movimientos y alimentación por hora para cada período de estudio, con el fin de evaluar la importancia de cada una de las conductas. Además se realizaron pruebas de Kruskal Wallis (aplicando la fórmula $\sqrt{X+0.5}$; Zar, 1999) para la comparación entre los períodos de estudio y de Mann Whitney para la comparación de pares para todas las conductas.

En cada período del trabajo se realizaron muestreos de artrópodos mediante siete sistemas de trampas de caída (*i.e.* pitfall) con dos réplicas de cinco días cada una. Los sistemas fueron colocados cerca de áreas de actividad de *A. communis*. En cada sistema se colocaron tres trampas de un litro cada una, enterradas hasta ras de suelo, de modo que formaran un triángulo, cubriendo un área de 1m² por sistema (Noguera *et al.*, 2002). A cada trampa se le agregó agua con detergente para romper la tensión superficial de algunos artrópodos y reducir los efectos dañinos en otro tipo de fauna que pudiera caer. Cada sistema fue revisado diariamente y el contenido fue vaciado y conservado en alcohol al 70% para su posterior identificación, a nivel de orden, con la ayuda de un microscopio estereoscópico y claves de identificación.

Se determinó la diversidad mediante el índice de equidad de Shannon-Wiener (H') usando el programa PAST ver. 1.78 (Hammer *et al.*, 2001). Se evaluaron las diferencias entre los cuatro períodos de acuerdo a la prueba de Kruskal Wallis. Así mismo, se realizó una prueba de regresión lineal para evaluar la relación entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la tasa de captura de presas por hora (TCPH) a lo largo de los cuatro períodos, utilizando una prueba de F para evaluar si la regresión fue significativa (StatSoft, Inc., 2004).

7.5 EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD SOBRE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *A. communis*

Al inicio de cada observación se tomó una vez la temperatura y el porcentaje de humedad ambiental colocando un termohigrómetro a nivel del suelo y lo más cerca posible del organismo (de 0.5 m a 2.0 m), a modo de no alterar su comportamiento.

Mediante pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney se evaluó la existencia de diferencias significativas entre los períodos para las variables de temperatura y humedad.

Se realizaron regresiones lineales entre éstas variables ambientales y las variables de movimientos por minuto (MPM), porcentaje de tiempo en movimiento (PTM), distancia recorrida por hora (DRPH), tiempo entre movimientos (TEM) y tasa de captura de presas por hora (TCPH), para determinar posibles relaciones entre ellas. Para cada regresión se realizó una prueba de F (StatSoft, Inc., 2004) para evaluar si resultaba significativa.

8. RESULTADOS

8.1 BASE DE DATOS

Durante los cuatro períodos de estudio (enero, abril, julio y agosto) se registraron 141 organismos con un tiempo total de observación de 3448.39 minutos. En la época de secas, que comprendió los meses de enero y abril, se registraron 71 individuos con un tiempo total de observación de 1535.22 minutos y un tiempo promedio de observación de 21.6 minutos por individuo; para la época de lluvias, que comprendió los meses de julio y agosto, se registraron 70 individuos con un tiempo total de observación de 1913.17 minutos, y un tiempo de observación promedio de 27.33 minutos por individuo. En los meses de enero y agosto se registraron menos individuos, 28 y 26 respectivamente, que en los meses de abril (43 individuos) y julio (44 individuos). Asimismo, el tiempo de observación de los meses de abril y julio equivale a más del 60% del tiempo total de observación (Figura 3).

Todos los individuos observados en los meses de enero y abril ($LHC < 100$ mm) fueron juveniles (*i.e.* dentro del primer año de vida). En los períodos correspondientes a la época de lluvias se observaron más individuos dentro de una edad reproductiva (adultos; $LHC > 100$ mm); en el mes de julio el 59% de los individuos observados fueron juveniles y el 41% adultos. En el mes de agosto todos los individuos registrados fueron adultos.

El tiempo mínimo de observación para un individuo se registró en el período de abril con cuatro minutos. El tiempo máximo de observación fue en el período de julio, con 126 minutos.

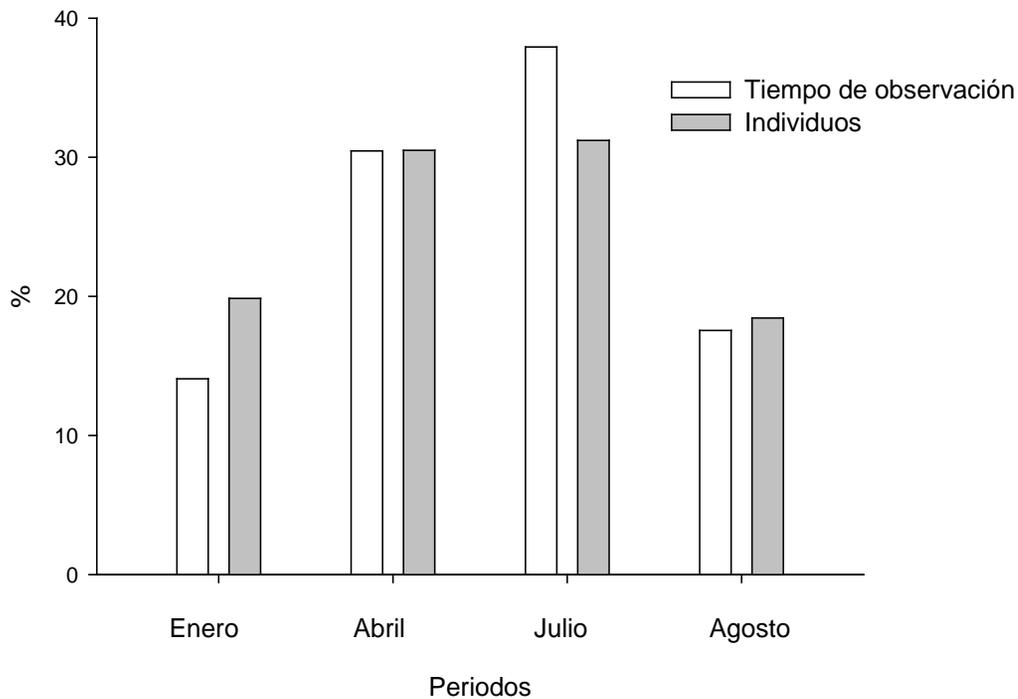


Figura 3. Porcentajes de tiempo de observación y del número de individuos registrados para los cuatro períodos de estudio (enero, abril, julio y agosto de 2007).

8.2 PATRÓN DE MOVIMIENTOS Y ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *A. communis*

8.2.1 MOVIMIENTOS POR MINUTO (MPM)

En *A. communis*, independientemente de la estacionalidad se obtuvo una media general de 0.634 MPM (± 0.022 e. e.), lo que indica que en promedio todos los individuos realizaron un movimiento o desplazamiento físico del cuerpo, que involucra

una serie continua de acciones y finaliza con una pausa total del cuerpo, en un tiempo mayor de un minuto. Para el análisis de estos datos se omitieron el valor mínimo para el mes de enero (0.13 MPM) y el máximo para el mes de abril (1.75 MPM) por considerarlos extremos, utilizando así 139 de los 141 registros totales.

El valor mínimo registrado para los MPM durante todo el estudio es cero, el cual se presentó en dos organismos en los períodos de abril y agosto que no tuvieron ningún movimiento durante todo el tiempo de observación, 11 y 20 minutos respectivamente. El valor máximo corresponde al período de enero con un valor de 1.34 MPM.

Al comparar los MPM entre los períodos de estudio mediante la prueba de Kruskal Wallis se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos ($H=9.96$, $P<0.019$). La prueba para la comparación de pares de Mann Whitney indicó que existen diferencias significativas entre los períodos de enero-abril y abril-julio ($P<0.05$; Figura 4). La diferencia se presentó entre los períodos con la media de MPM más alta, enero con una media de MPM de 0.696 y julio con una media de 0.702, y el período de abril que registró la media de MPM más baja a lo largo del estudio, igual a 0.549 MPM.

El período de abril, donde se presenta la media más baja, corresponde al pico de la época seca en la región de Chamela, mientras que el período de julio donde se presenta la media de MPM más alta, corresponde al inicio de la época de lluvias.

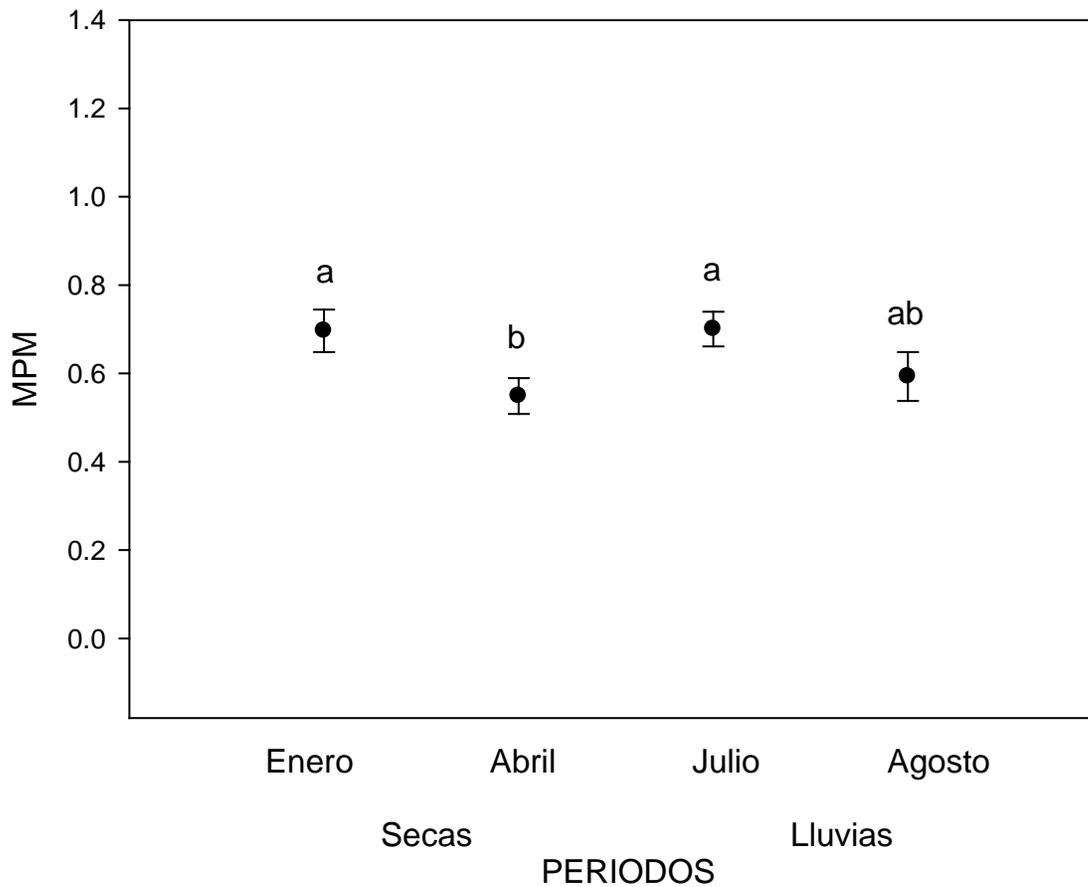


Figura 4. Variación media mensual (\pm e. e.) de los movimientos por minuto (MPM) de *A. communis* para cada uno de los períodos de estudio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

8.2.2 PORCENTAJE DE TIEMPO EN MOVIMIENTO (PTM)

Se obtuvo una media general de PTM igual a 66.28% (\pm 1.805 e. e.), de los cuales se omitieron ocho valores atípicos de un total de 141 registros.

El valor mínimo total correspondió al mes de agosto, con poco menos del 6% del tiempo de observación (61 minutos) en movimiento. En este mismo período se presentaron los valores más bajos para dicha variable ya que de los 25 individuos observados en este mes 15 tienen PTM menores al 50%. Para los períodos de enero, abril y julio los valores de PTM más bajos se encuentran por arriba del 20% y en ningún caso hay más de seis individuos que presenten un PTM menor al 50%. El valor máximo corresponde al mes de julio, en donde el individuo permaneció en movimiento durante el 97.47% del tiempo total de observación (12 minutos).

La prueba de Kruskal–Wallis para los datos de PTM en los cuatro períodos determinó la existencia de diferencias significativas entre ellos ($H = 39.64$, $P < 0.001$). La prueba de comparación de pares de Mann Whitney indicó que existen diferencias significativas entre casi todos los períodos, con excepción del par de abril-julio ($P < 0.05$; Figura 5).

En los períodos de abril y julio se registraron las medias más altas con porcentajes de tiempo en movimiento igual a 73.29% y 76.14% respectivamente. Estos períodos corresponden al pico de la época seca y el inicio de la época de lluvias en la región de Chamela, y presentaron diferencias significativas con el mes de enero, cuya media indica que los individuos permanecieron en movimiento el 58.78% del tiempo de observación. También existieron diferencias significativas entre el mes de agosto, con una media igual a 46.18%, y el resto de los períodos de estudio. Esto señala que en los primeros tres períodos los individuos pasaron la mayoría del tiempo de observación en movimiento, caso contrario a lo ocurrido en el mes de agosto, donde los individuos permanecieron más tiempo en pausa que en movimiento. Gráficamente se observa una

tendencia al aumento en el PTM desde el mes de enero hasta el mes de julio, con una disminución hacia el mes de agosto (Figura 5).

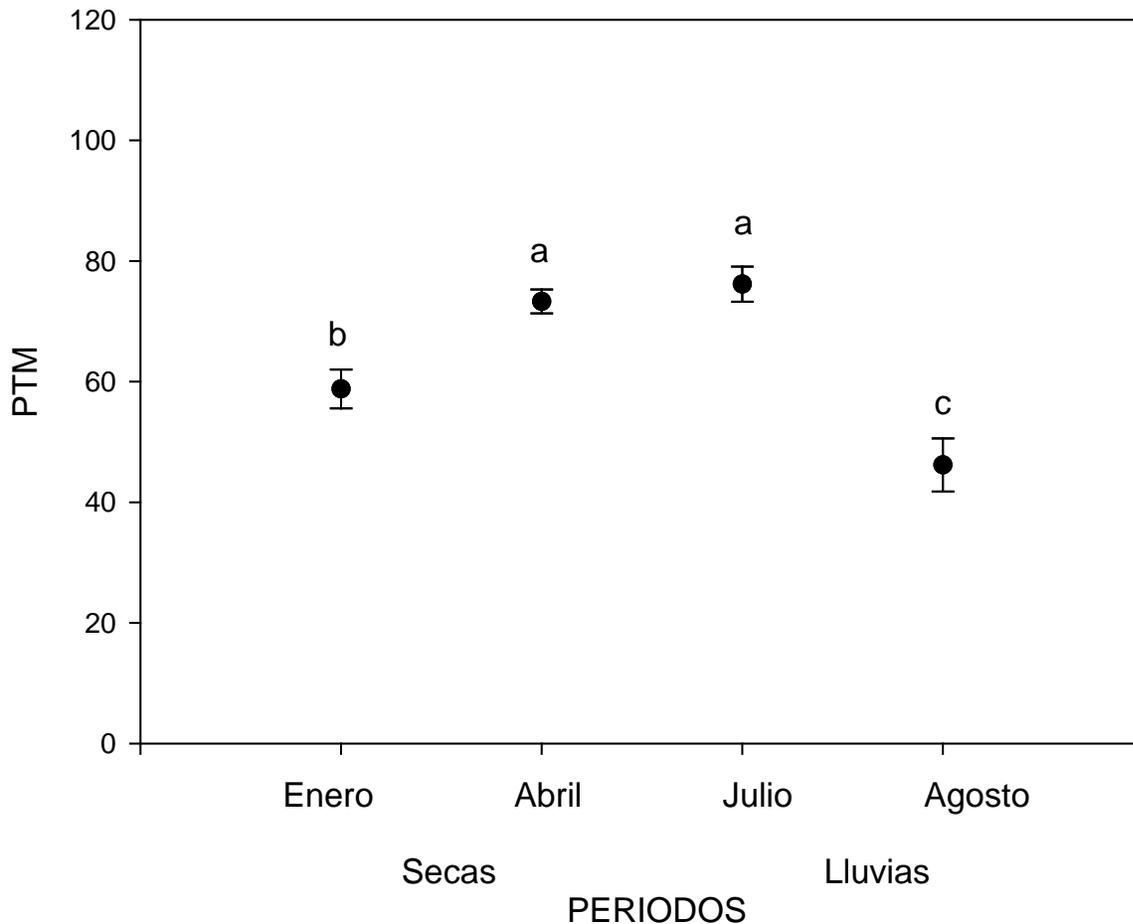


Figura 5. Porcentaje promedio del tiempo en movimiento (PTM) de *A. communis* (\pm e. e.) para cada uno de los períodos de estudio. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.05$).

8.2.3 DISTANCIA RECORRIDA POR HORA (DRPH)

El promedio general de la DRPH fue de 57.53 m/h (\pm 2.513 e. e.) para las 141 observaciones. Se presentaron registros desde 0 m/h correspondientes a los dos

individuos de los períodos de abril y agosto que no presentaron ningún movimiento, hasta el valor máximo de 151.33 m/h correspondiente a un individuo del período de abril. Las medias en los cuatro períodos de estudio (Figura 6) no presentaron diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Kruskal Wallis, obteniendo un nivel de significancia marginal ($H=7.571$, $P=0.056$).

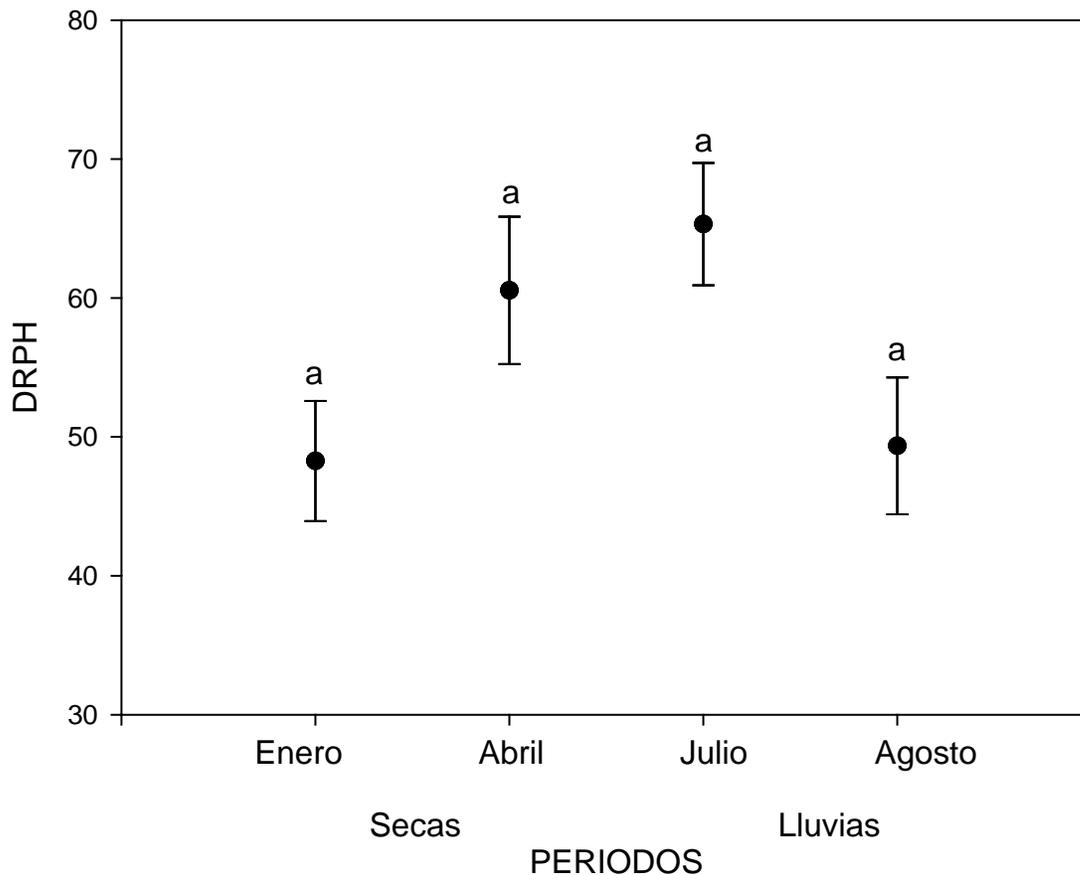


Figura 6. Distancia recorrida por hora (DRPH) promedio (\pm e. e.) de *A. communis* para cada período de estudio. Letras diferentes indican diferencias significativas.

8.2.4 TIEMPO ENTRE MOVIMIENTOS (TEM)

El TEM promedio en *A. communis* para los cuatro períodos de estudio fue de 0.54 (\pm 0.038 e. e.) minutos entre cada movimiento, utilizando 131 de los 141 datos, por la presencia de datos atípicos.

El valor mínimo para esta variable corresponde a un individuo en el período de abril cuyo movimiento fue constante durante toda la observación (12 minutos) por lo que el TEM fue igual a cero. El valor máximo fue de 2.50 minutos entre cada movimiento correspondiente a un individuo del período de agosto.

La prueba de Kruskal Wallis indicó que existen diferencias significativas en el TEM entre los cuatro períodos ($H = 42.36$, $P < 0.001$). De acuerdo a la prueba de Mann Whitney los únicos períodos que no presentaron diferencias significativas entre ellos fueron enero y abril, ambos correspondientes a la época de secas. Entre todas las otras combinaciones posibles entre los períodos si se presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$; Figura 7).

El período que presentó la media más baja de TEM fue julio, con un valor de 0.29 minutos. Es decir, en este período las pausas entre cada movimiento son significativamente menores que en el resto de los períodos. Lo contrario ocurrió en el período de agosto, donde el TEM, con una media de 1.01 minutos, es significativamente mayor al resto de los períodos. Entre los meses correspondientes a la época de secas

no se presentaron diferencias significativas, pero éstas sí existen si estos meses se comparan con ambos períodos de la época de lluvias (Figura 7).

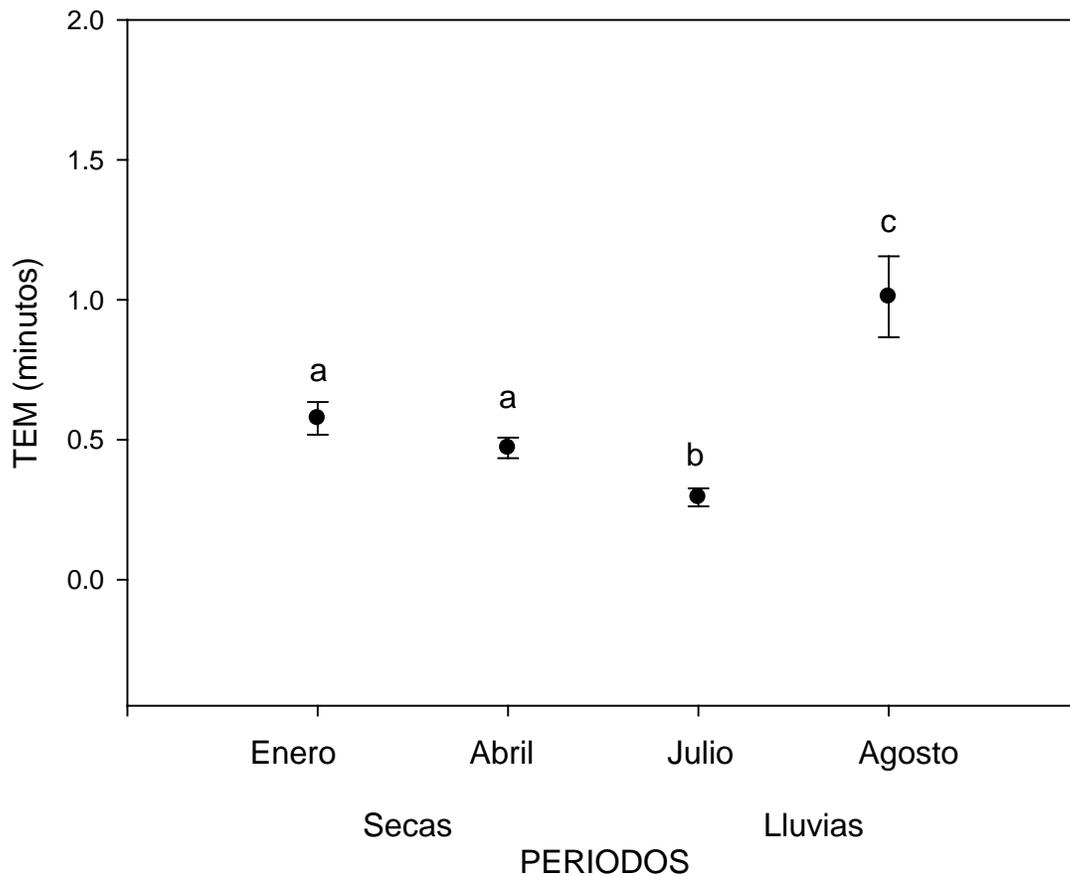


Figura 7. Tiempo entre movimientos (TEM) promedio (\pm e. e.) de *A. communis* para cada uno de los períodos de estudio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

8.2.5 TASA DE CAPTURA DE PRESAS POR HORA (TCPH)

De los 141 individuos observados durante los cuatro períodos de estudio 73 individuos (51.77%) se alimentaron al menos una vez durante las observaciones focales. En los

períodos de julio y agosto, correspondientes a la época de lluvias, la mayoría de los individuos observados (58.54% y 54.17% respectivamente) tuvieron al menos un evento de alimentación. En los meses correspondientes a la época de secas se registró un porcentaje de individuos con captura de presas de 37.04% para el mes de enero y 41.46% para el mes de abril (Figura 8).

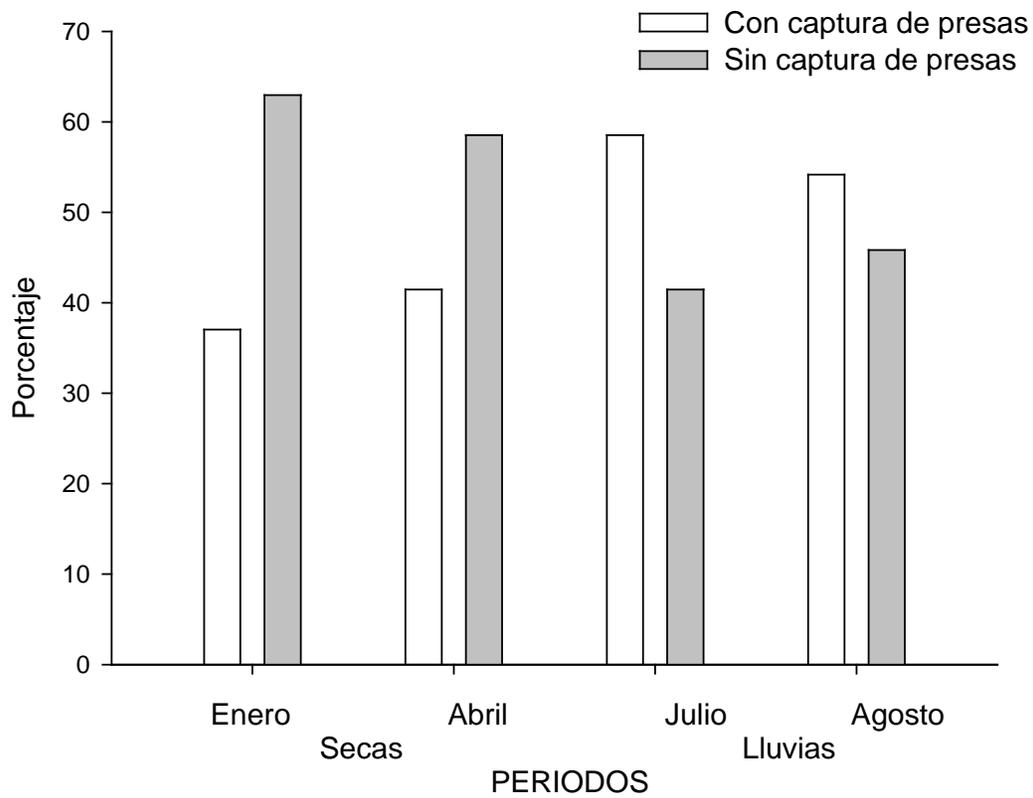


Figura 8. Porcentaje del número de individuos con y sin captura de presas por período de estudio y época.

A lo largo de los períodos de estudio el 1.52% del total de individuos registrados tuvieron fracasos en la captura de presas, es decir, se observó que intentaron capturar alguna presa pero ésta escapó (al menos una vez por cada individuo); además, durante

todo el período de observación éstos individuos no tuvieron éxito en la alimentación. Por otra parte existió un 2.27% de individuos que también presentaron fracasos en la captura de presas, pero durante el período de observación si tuvieron éxito en la alimentación.

La TCPH para los cuatro períodos de estudio presenta una media de 4.28 (± 0.68 e. e.) presas por hora, omitiendo nueve valores extremos.

Se encontró que al menos uno de los períodos de estudio para la TCPH es significativamente diferente al resto mediante la prueba de Kruskal–Wallis ($H = 11.63$, $P = 0.01$). Mediante la prueba de comparación de pares Mann – Whitney se encontraron diferencias significativas entre el período de julio y ambos períodos correspondientes a la época seca (enero y abril, $P < 0.05$; Figura 9).

La tasa más alta para la captura de presas se registró en el mes de julio, al inicio de la época de lluvias, con un valor medio de 9.81 presas capturadas por hora (e. e. 1.85). En este período también se presentó la mayor variación llegando a un máximo de 40 presas por hora. La TCPH en los períodos de secas, enero con un valor medio de 1.50 (e. e. 0.42) presas/hora y abril con un valor medio de 1.48 (e. e. 0.34) presas por hora, resultaron significativamente más bajos, lo que implica que el éxito en la alimentación se vio significativamente favorecido por el inicio de la época de lluvias (Figura 9).

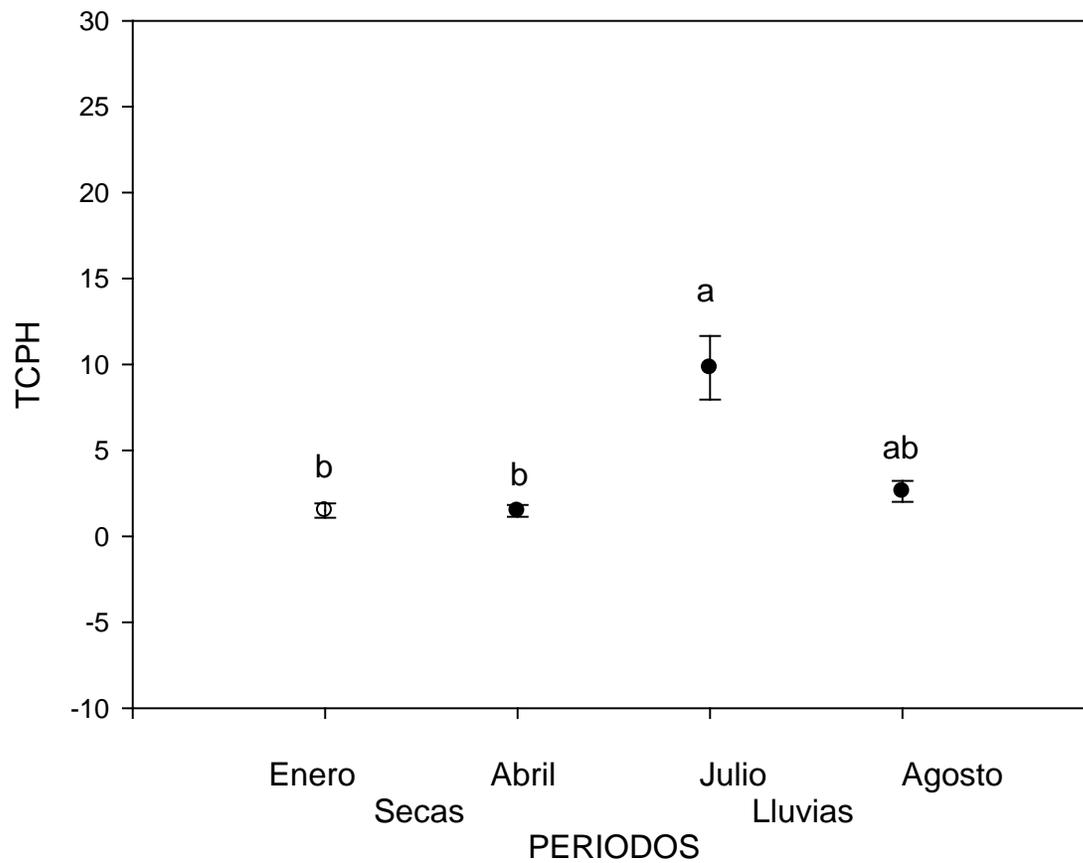


Figura 9. Tasa de captura de presas por hora (TCPH) promedio (\pm e. e.) de *A. communis* para los cuatro períodos de estudio. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre los períodos.

8.3 ANÁLISIS INTERESPECÍFICO DEL MODO DE FORRAJEO DE *A. communis*

Los datos obtenidos en este estudio de PTM y MPM (media total y media de todos los períodos) para la especie *A. communis* fueron graficados de acuerdo a Butler (2005). En esta gráfica se incluyeron de modo comparativo los datos de PTM y MPM de otras 58 especies (Cooper, 2007; Campos, 2008; Anexo I).

Se observa que *A. communis* cae en el cuarto cuadrante, presentando de acuerdo a Butler (2005) un forrajeo de tipo activo con movimientos constantes, largos y con pocas pausas. En el mismo cuadrante se ubican siete especies más de la familia Teiidae (*Aspidoscelis lineattissima*, *A. deppei*, *A. exsanguis*, *A. tigris*, *A. uniparens*, *Ameiva exsul* y *Kentropyx calcarata*) y una especie de la familia Scincidae (*Eumeces laticeps*) caracterizadas también como forrajeras activas (Figura 10).

Durante los diferentes períodos de estudio *A. communis* se sigue manteniendo en el mismo cuadrante, lo que indica que su estrategia general de forrajeo, a pesar de los cambios estacionales, es de tipo activo, con movimientos continuos y un porcentaje de tiempo en movimiento alto (Figura 10).

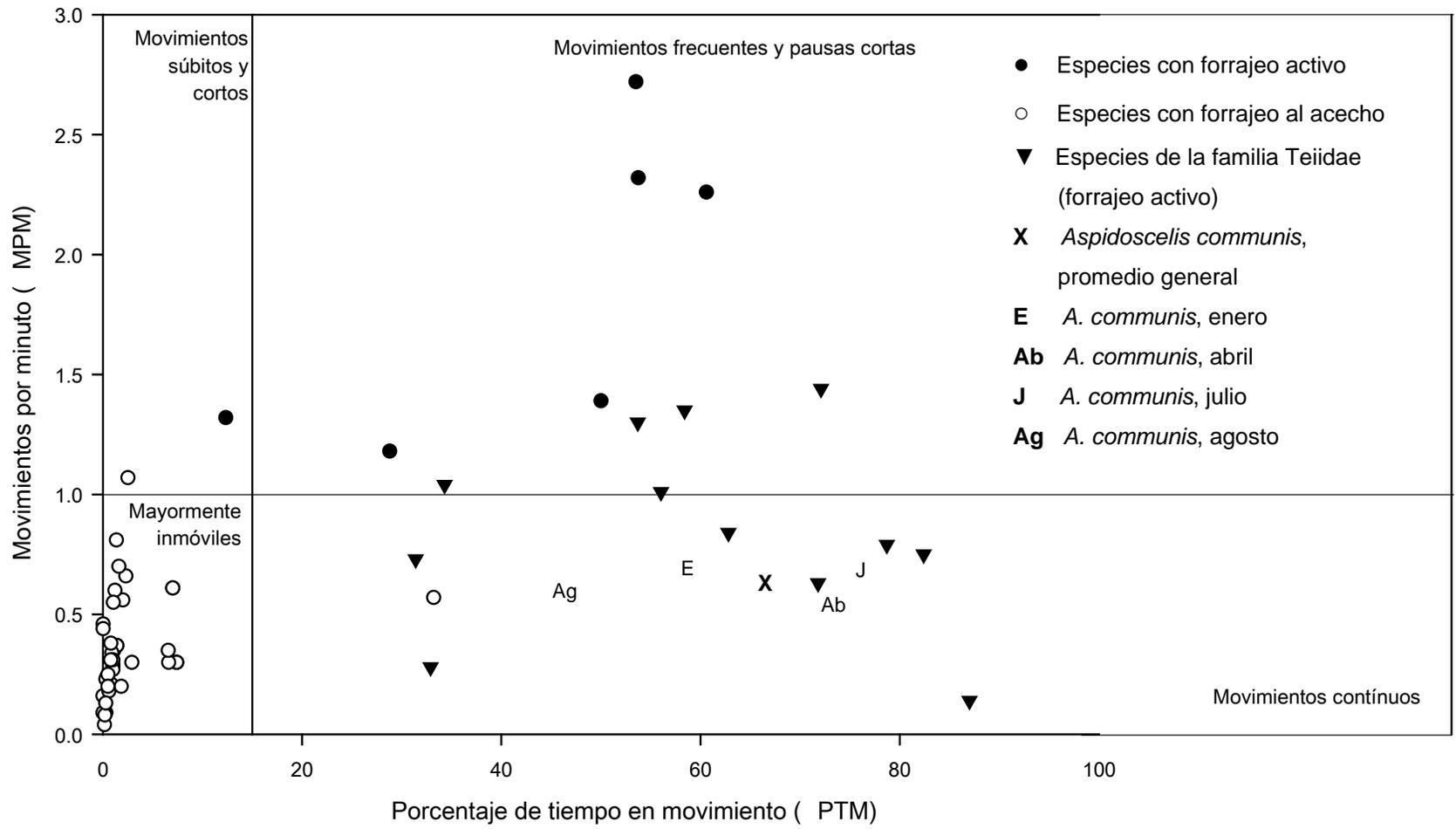


Figura 10. Análisis interespecífico del modo de forrajeo de 59 especies de lagartijas (Anexo I), incluida *A. communis*. Se muestra el patrón de forrajeo general de acuerdo al PTM y MPM, y se incluyen las medias generales y de cada período de estudio para *A. communis* (los autores de los datos para las otras 57 especies se incluyen en el Anexo I).

8.4 ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO DE LA CONDUCTA DE *A. communis*

La mayoría de los 141 individuos realizaron durante el tiempo de observación entre cinco y nueve de las doce conductas registradas (rascar sobre el suelo, RS; rascar sobre hojarasca, RH; buscar sobre el suelo, BSS; buscar entre la hojarasca, BEH; buscar sobre ramas o troncos, BST; cabeceos, C; movimiento sin desplazamiento, MSD; regreso al mismo punto, RMP; movimientos de alimentación, MDA; desplazamiento sin búsqueda de alimento, DSB; brinco del organismo, Br; persecución entre conespecíficos, Pe). Solo en dos individuos no se registraron conductas debido a que no realizaron ningún movimiento (Figura 11). Es importante señalar que de los individuos que realizaron solo una actividad, para tres de ellos ésta fue un desplazamiento sin búsqueda (DSB) y sólo un organismo realizó una búsqueda sobre el suelo (BSS). La mayoría de los individuos presentaron siete conductas (30 individuos) y solo nueve individuos realizaron de 10 a 12 de las conductas registradas (Figura 11).

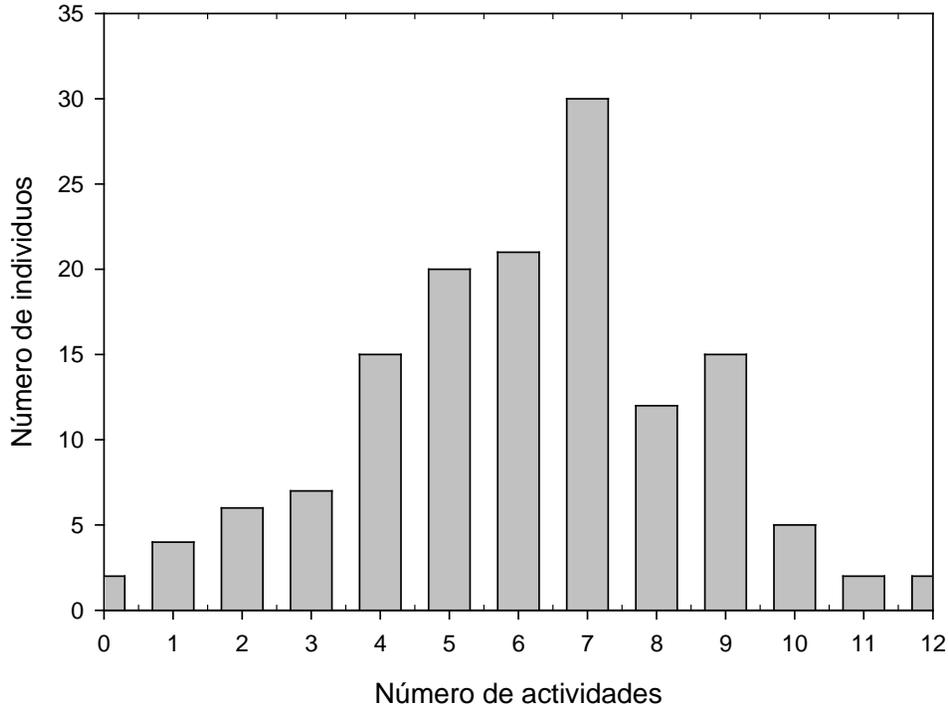


Figura 11. Distribución de los individuos de *A. communis* durante todo el estudio de acuerdo al número de actividades que realizaron.

Al comparar el número de conductas que presentaron los individuos con el porcentaje de individuos que tuvo éxito en la alimentación al realizar determinado número de conductas, se encontró una relación positiva significativa de acuerdo al análisis de regresión lineal ($R^2 = 0.8934$; $F=92.1920$, $P<0.0001$). Un porcentaje igual al 70% de los individuos que realizaron siete o más conductas durante el tiempo de observación tuvo éxito en la captura de presas (Figura 12).

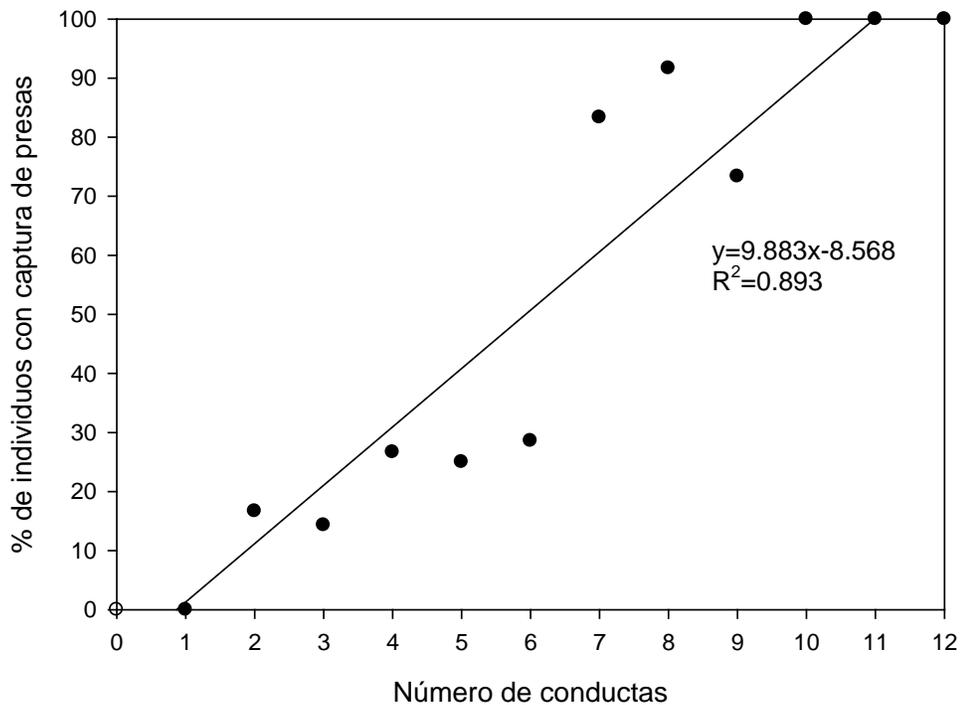


Figura 12. Relación (R^2) entre el porcentaje de individuos con éxito en la alimentación (captura de presas) de acuerdo al número de conductas que presentaron durante el tiempo de observación.

La conducta que se presentó con mayor frecuencia durante los movimientos de los organismos a lo largo de los cuatro períodos de estudio fue la de búsqueda directa sobre el suelo (BSS) con una tasa media por hora de 27.21 BSS/h, además de que la realizaron la mayoría de los individuos (94.33%). A esta conducta le sigue la de rascar sobre el suelo (RS) con una tasa media de 11.48 RS/h, realizada por el 79.43% de los individuos; los cabeceos (C) representan la tercer conducta en importancia con una tasa igual a 8.94 C/h realizada por el 68.8% de los individuos; la cuarta conducta en

importancia son los desplazamientos sin búsqueda con una tasa de 8.31 DSB/h con el 78% de los individuos que realizan esta actividad. Otras actividades que realizaron la mayoría de los individuos (más del 50%) fueron rasca sobre la hojarasca (6.41 RH/h), buscar entre la hojarasca (5.72 BEH/h), y el regreso al mismo punto de búsqueda (2.53 RMP/h). Las otras cinco actividades (búsqueda sobre troncos, BST; movimiento sin desplazamiento, MSD; brinco, Br; persecución, Pe y movimientos de alimentación, MDA) presentaron una tasa de actividad menor a 1.5 por hora y un porcentaje de individuos que la realizan menor a 35%.

La mayoría de las conductas de forrajeo registran las tasas por hora más bajas en los períodos de secas (enero y abril), y en el segundo período de lluvias (agosto), sin embargo en este último período se registra una tasa de captura de presas por hora (TCPH) más alta en comparación con la registrada en los períodos secos. Dos de las tres tasas de conducta que no involucran la búsqueda de alimento tienen sus valores más altos en el período de agosto, éstas son el desplazamiento sin búsqueda (DSB) y la persecución entre conoespecíficos (Pe). En el período de enero, también correspondiente a la época seca, no se registraron movimientos sin desplazamiento evidente (MSD), lo que implica que ningún organismo registrado en este período concentró su búsqueda de alimento en un solo punto. En este mismo período, se registraron las tasas por hora más bajas de DSB y Pe. En general, los valores más altos para las conductas de forrajeo se presentan en el período de julio, correspondiente al inicio de la época de lluvias, también con las tasas de movimientos y captura de presas por hora más altas (Figura 13).

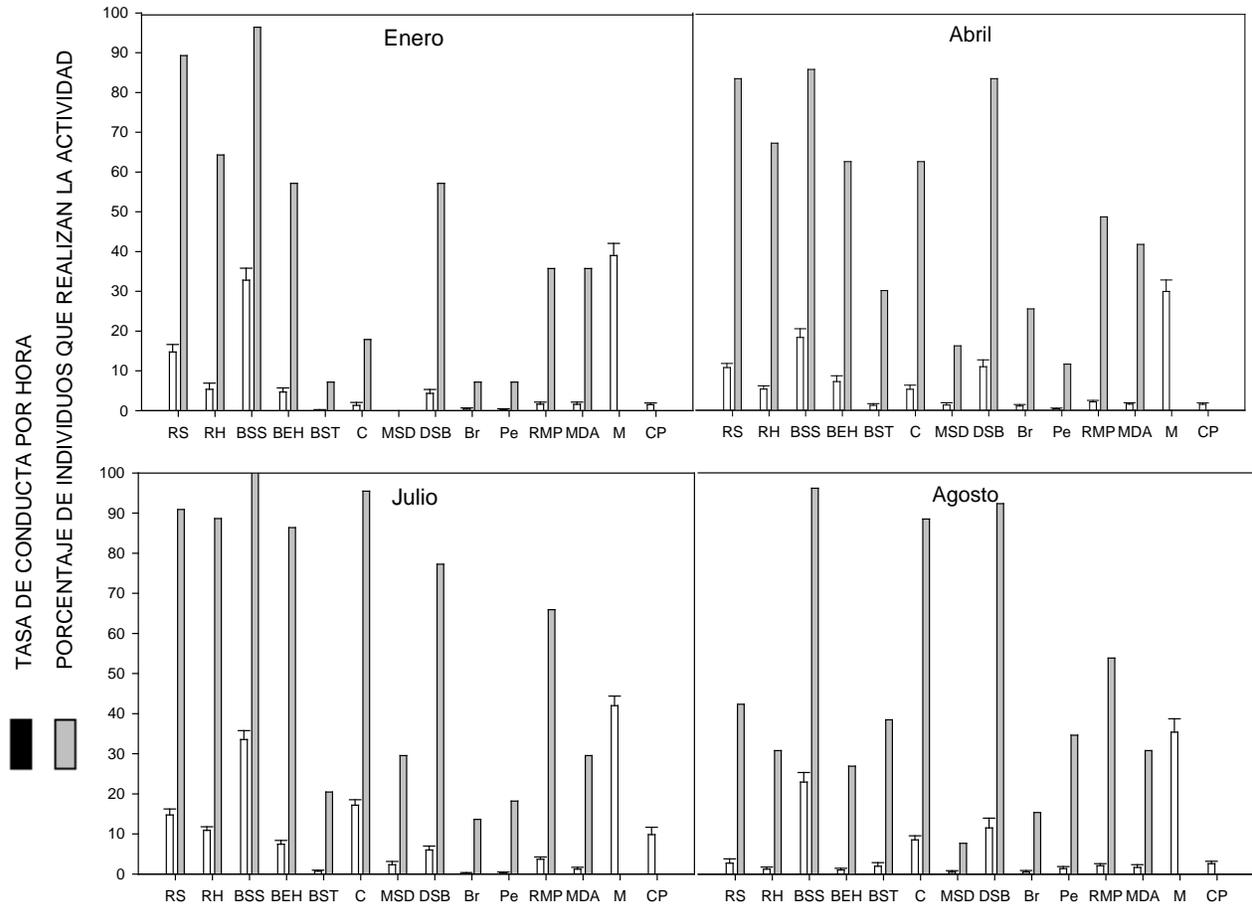


Figura 13. Tasas de conducta, movimientos y captura de presas por hora (+e. e.) de *A. communis* para los cuatro períodos de estudio, donde: RS-rasca suelo, RH-rasca hojarasca, BSS-búsqueda sobre el suelo, BEH-Búsqueda entre hojarasca, BST-búsqueda sobre troncos, C-cabeceos, MSD-movimiento sin desplazamiento, DSB-desplazamiento sin búsqueda, Br-brinco, Pe-persecución, RMP-regreso al mismo punto, MDA-movimientos de alimentación, M-movimientos, CP- captura de presas.

En la figura 13 también se observa la proporción de las tasas de conducta por hora comparadas con los movimientos por hora (MPM*60). Una tasa de actividades por hora implica el número de movimientos por hora en los que se realiza alguna de las

conductas. Por ejemplo, en el período de enero, una tasa media de 26.83 BSS/h implica que en 26.83 de los 36.6 movimientos por hora en promedio va a estar presente la acción de BSS.

Al analizar las tasas de actividad por hora entre los distintos períodos mediante la prueba de Kruskal – Wallis se encontraron diferencias significativas en las tasas de RS, RH, BSS, BEH, C, DSB y RMP (Figuras 14 y 15).

La tasa mayor para la actividad de rascar el suelo (RS) correspondió a los períodos de enero y julio entre los cuales no existe diferencia significativa de acuerdo a la prueba de comparación de pares de Mann Whitney, la tasa menor para esta actividad correspondió al período de agosto. Para las actividades rascar sobre hojarasca (RH) y buscar entre la hojarasca (BEH) la mayor tasa se registró en el período de julio y la menor en el de agosto. La tasa mayor de las actividades de cabeceos (C) y regreso al mismo punto (RMP) perteneció al período de julio y la menor al período de enero. La tasa más grande para la actividad de búsqueda sobre el sustrato (BSS) fue registrada en los períodos de enero y julio y la menor en los de abril y agosto, sin que existan diferencias significativas entre ambos pares de acuerdo a la prueba de Mann Whitney. Para los desplazamientos sin búsqueda (DSB) la tasa mayor perteneció al período de agosto y la menor a los períodos de enero y julio (Figuras 14 y 15).

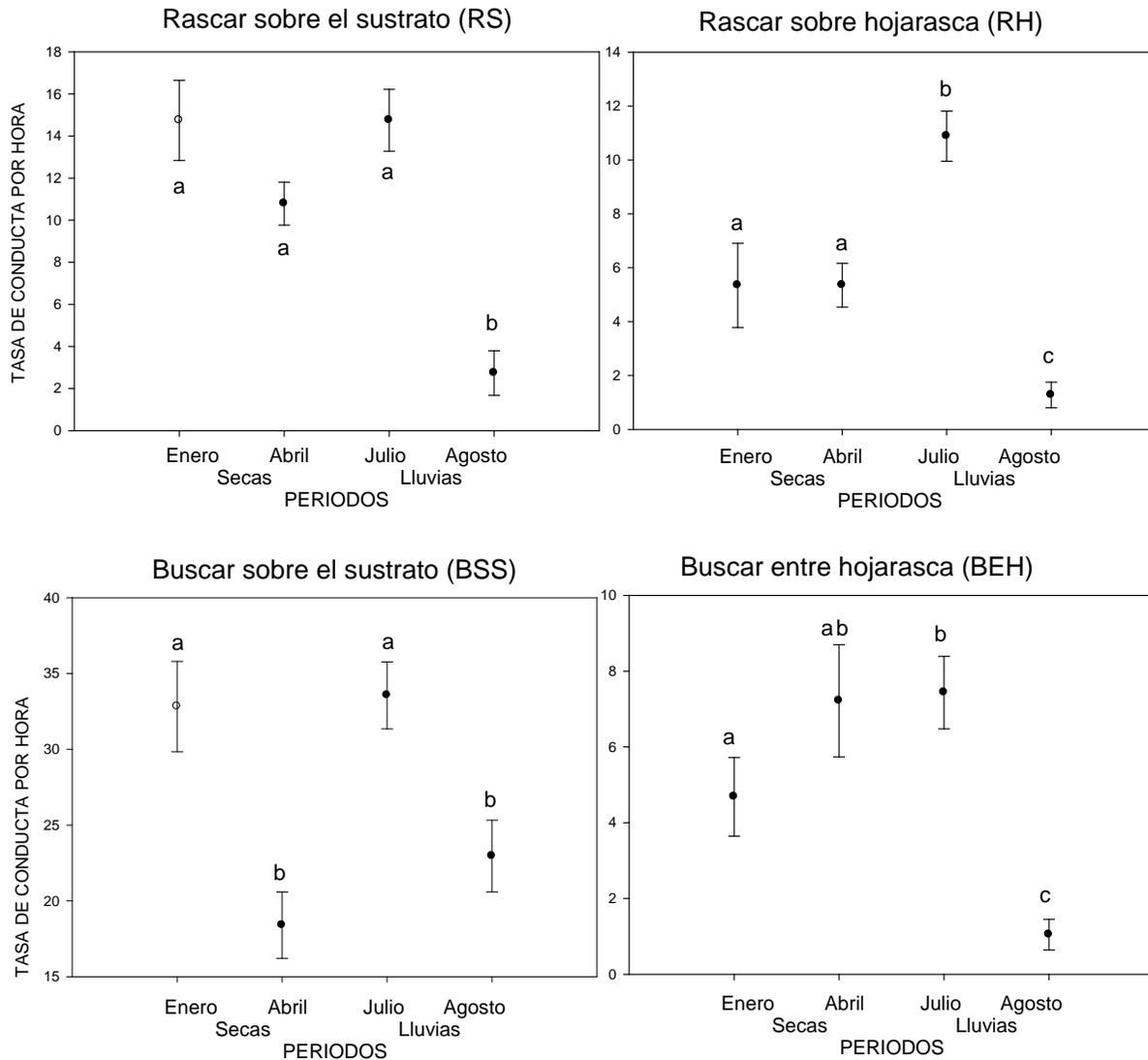


Figura 14. Tasas por hora de variables conductuales de *A. communis* con diferencias significativas entre los cuatro períodos de estudio de acuerdo a las pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney: rascar el suelo (RS), rascar sobre hojarasca (RH), buscar sobre el suelo (BSS), buscar entre hojarasca (BEH). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

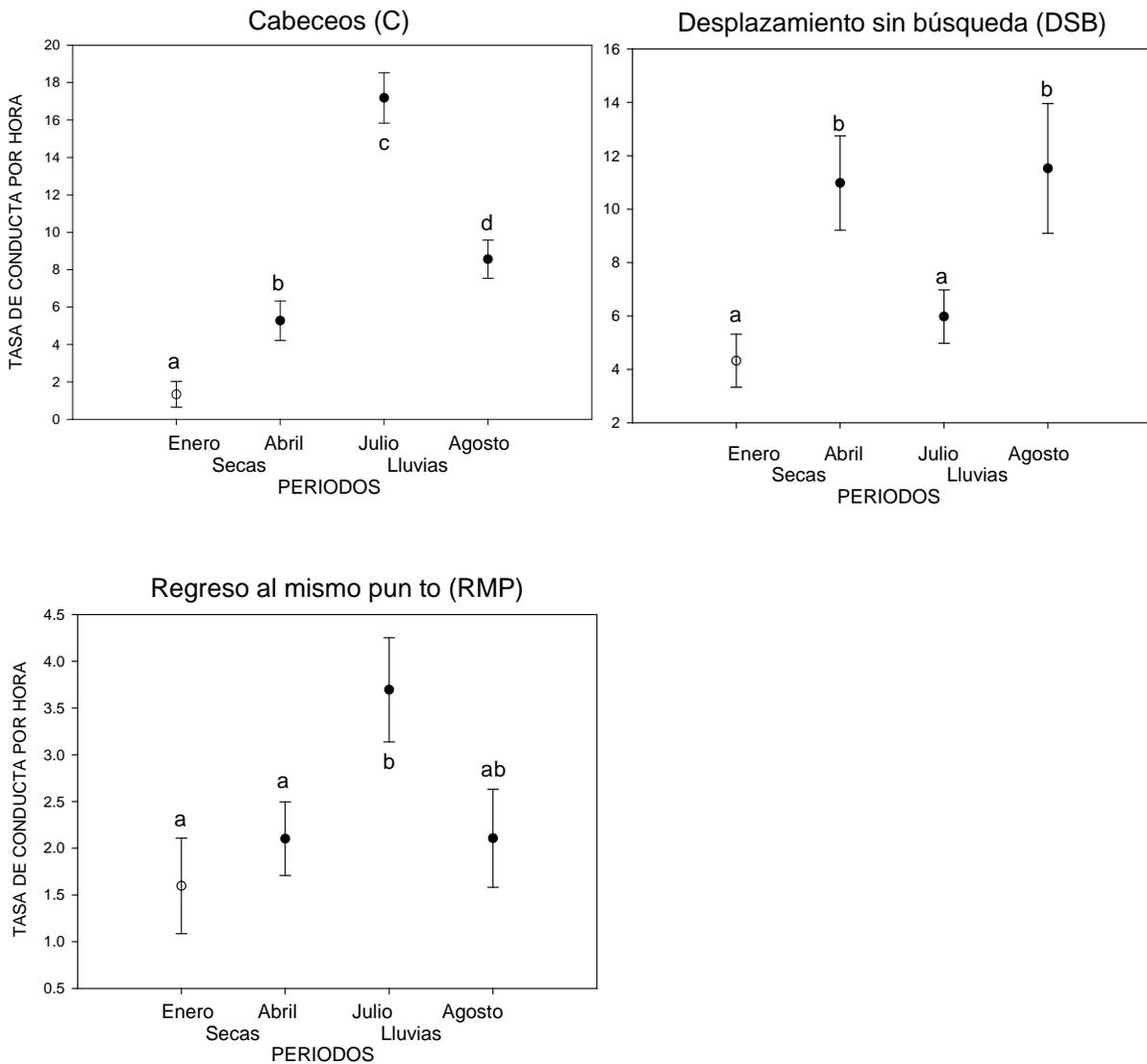


Figura 15. Tasas por hora de variables conductuales de *A. communis* con diferencias significativas entre los cuatro períodos de estudio de acuerdo a las pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney: cabeceo (C), movimiento sin desplazamiento (MSD), regreso al mismo punto (RMP). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Casi todas las tasas de variables conductuales que presentaron diferencias significativas entre los períodos de estudio (RS, RH, BSS, BEH, C y RMP) tienen su mayor tasa en el mes de julio, con excepción de la tasa de desplazamientos sin

búsqueda (DSB), cuyo valor es menor en este mes. Así, la mayoría de los movimientos en el período de julio están más enfocados hacia la búsqueda de presas. Estas tasas conductuales alcanzan sus valores más bajos (al contrario de los DSB) en los períodos de agosto y enero.

8.5 ESTACIONALIDAD DE LA ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS

Durante los cuatro períodos de muestreo con los sistemas de trampas de caída se obtuvieron registros de cuatro clases de artrópodos, Hexapoda, Arachnida, Chilopoda y Collembola. Además se registraron una clase de moluscos, Gasteropoda, y una clase de anélidos, Oligoqueta. Hexapoda estuvo representada por 14 órdenes, Arachnida por cinco órdenes y el resto de las clases las representó un orden, teniendo así un total de 23 órdenes. Las larvas encontradas de cualquier artrópodo se incluyeron en una categoría aparte (Anexo III).

El índice de Shannon–Wiener indicó que la mayor diversidad se encuentra en el período de agosto ($H'=1.612$), seguido por el período de julio ($H'= 1.474$). Los períodos de enero y abril presentaron una menor diversidad con un índice de 1.16 y 1.02, respectivamente (Anexo III). A pesar de que existe una tendencia hacia una mayor diversidad de artrópodos en los períodos correspondientes a la época de lluvias, la prueba de Kruskal Wallis indica que no hay diferencias significativas entre los cuatro períodos ($H'=3086$, $P=0.95$).

El orden Hymenoptera (representado en su mayoría por hormigas) es el de mayor abundancia relativa de individuos en las muestras durante los cuatro períodos de estudio, seguido por el orden Araneae, Coleoptera y Hemiptera (Figura 16).

Se realizó una prueba de regresión lineal que no indica una relación significativa entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la tasa de captura de presas por hora TCPH ($R^2=0.247$; $F= 0.6675$, $P=0.4998$).

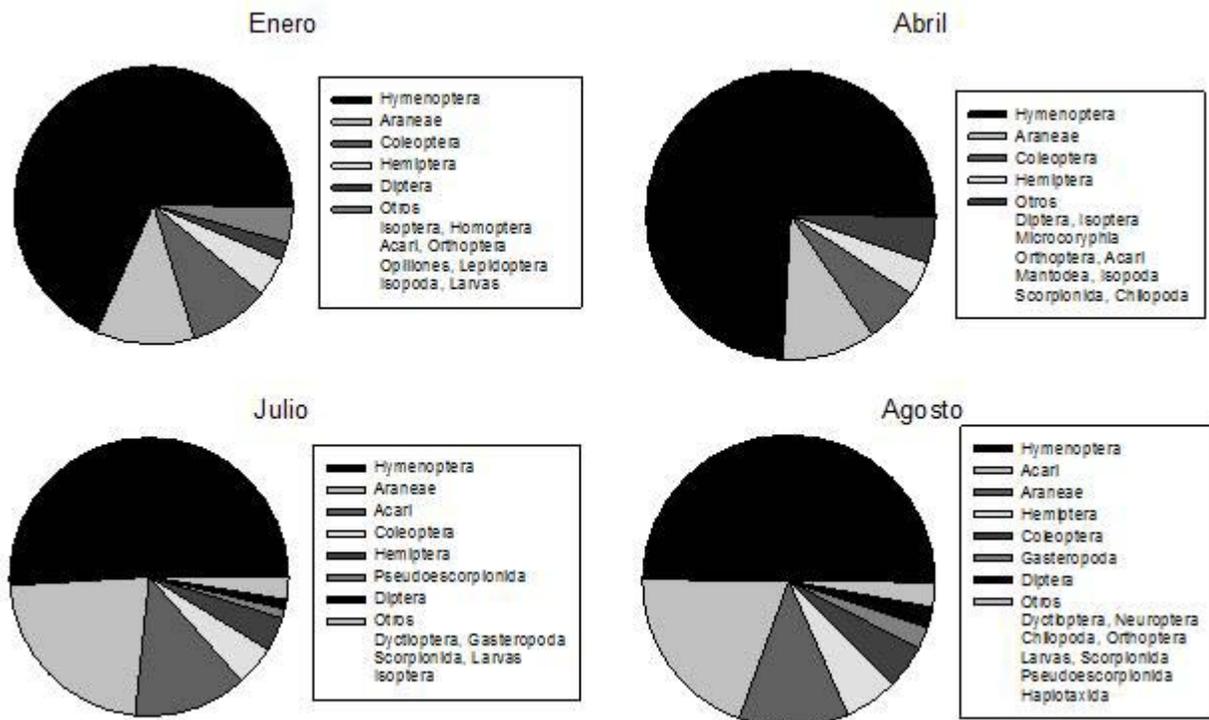


Figura 16. Porcentaje de individuos por orden de invertebrados durante los cuatro períodos de estudio. En la categoría “otros” cada orden representa menos de 0.02% de los individuos.

8.6 EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD SOBRE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *A. communis*

La temperatura promedio durante los cuatro períodos de muestreo fue de 34.84°C (d. e. 3.99°C), siendo mayor en los períodos de abril y julio y menor en los de enero y agosto (Figura 17). Más del 70% de los datos de temperatura (99 de los 141 registros) se encuentran en el rango registrado de actividad del cuerpo de especies con forrajeo activo, que va de 32°C a 41°C (Huey y Pianka, 1981; O'Brien *et al.*, 1990; Perry y Pianka, 1997; McBrayer y Reilly, 2002; Butler, 2005).

Por otra parte la humedad tuvo una media de 50.17% (d. e. 19.42%), llegando a ser más baja en los períodos de la época seca (enero y abril) y aumentando hacia los períodos de la época de lluvias (julio y agosto). La humedad alcanzó su valor más alto en el período de agosto (Figura 17).

La prueba de Kruskal Wallis para la temperatura en los cuatro períodos indica una diferencia significativa entre ellos ($H = 58.04$, $P < 0.01$). Así mismo, la prueba de Mann Whitney para la comparación de pares indica que existen diferencias significativas ($P < 0.05$) entre casi todos los pares posibles con excepción del par enero- agosto, cuya diferencia de temperatura es de poco más de 1°C (Figura 17).

La diferencia del porcentaje de humedad entre los períodos de estudio mediante la prueba de Kruskal Wallis resultó significativa ($H = 86.35$, $P < 0.01$). De acuerdo a la

prueba de Mann Whitney existe también diferencia significativa entre los valores de humedad para todos los pares de períodos posibles ($P < 0.05$).

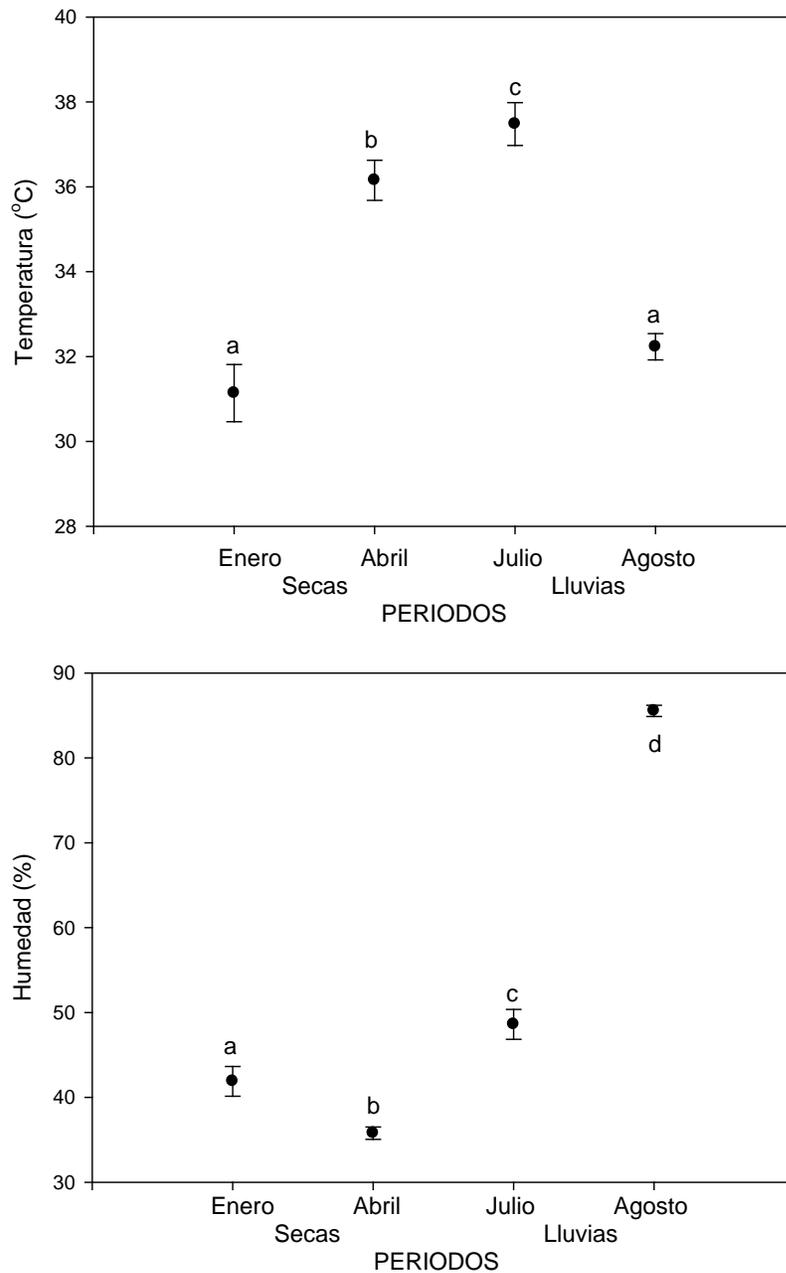


Figura 17. Variación (media \pm e. e.) de la temperatura ambiente ($^{\circ}\text{C}$; superior) y la humedad (%; inferior) registradas a lo largo de los cuatro períodos de estudio durante las observaciones de *A. communis*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Al relacionar la temperatura con las variables que definen la estrategia de forrajeo (MPM, PTM, DRH, TEM y TCPH) a lo largo de todo el estudio mediante pruebas de regresión lineal, se obtuvieron relaciones significativas positivas con el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM), la distancia recorrida por hora (DRH) y el tiempo entre movimientos (TEM). También se encontraron relaciones significativas positivas entre la humedad registrada a lo largo del estudio comparada con el PTM, el TEM y la tasa de captura de presas por hora (TCPH). Ninguna de las variables ambientales registradas en este estudio tuvo una relación significativa con los movimientos por minuto (MPM: Tabla 1).

Tabla 1. Regresiones lineales entre las variables ambientales de temperatura y humedad y las variables de estrategia de forrajeo de *A. communis* registradas a lo largo del estudio ($P < 0.05$ indica diferencias significativas).

Variables		MPM	PTM	DRPH	TEM	TCPH
Temperatura (°C)	R ²	0.01	0.124	0.057	0.042	8.00E-05
	F	1.47	19.83	8.52	6.12	0.01
	P	0.22	<0.001	0.004	0.01	9.18
Humedad (%)	R ²	0.0005	1.37E-01	0.011	0.036	0.035
	F	0.074	22.09	1.57	5.21	5.11
	P	0.78	<0.01	0.21	0.024	0.025

9. DISCUSIÓN

Existió una diferencia importante en el número de individuos registrados para la población muestreada de *Aspidoscelis communis* entre los períodos de enero y agosto comparados con los períodos de abril y julio, ya que en estos últimos el número de individuos observados fue mayor. Creemos que la alta cantidad de individuos registrados en abril y julio estuvo influenciada por las fluctuaciones estacionales en la región de Chamela. Uno de los cambios que provocan estas fluctuaciones se da en la estructura de la vegetación, ya que la mayoría de las especies pierden sus hojas durante un período de cinco a ocho meses del año (Trejo y Dirzo, 2000), aproximadamente de noviembre a junio (García *et al.*, 2002). En abril esta característica es predominante, lo que lleva a una mayor facilidad para encontrar y seguir a los organismos en un paisaje con menor cobertura vegetal. Lo contrario pasa en enero y agosto debido a su cercanía con la época de lluvias, el primer mes por las del año anterior y el segundo mes por su inicio en el año de muestreo; la mayor cobertura vegetal pudo influir en el número bajo de registros para estos períodos, dada la mayor dificultad del contacto visual y del seguimiento de los organismos. En el mes de julio, a pesar de que existía más cobertura vegetal que en los períodos secos, hubo más observaciones probablemente debido al aumento en el registro de la densidad poblacional (Navarro, 2008), relacionada con el aumento de actividad por el inicio de la época reproductiva (Balderas, 1996). Otro factor que pudo influir en el mayor número de registros de *A. communis* en los períodos de abril y julio es el aumento de su actividad relacionado con el aumento en la abundancia de artrópodos, ya que este último se ha registrado hacia el final de la época seca y en la transición hacia la época de lluvias

debido a la acumulación de hojarasca (Lister y García, 1992). En el período de agosto se presentaron algunas lluvias aumentando la humedad de manera importante y disminuyendo la temperatura durante los muestreos (Figura 17), influyendo en los cambios de actividad de *A. communis* (Tabla 1), además de que se ha reportado el cambio en patrones y sitios de actividad relacionada con los cambios estacionales y la capacidad de termorregulación (Paulissen, 1988; Pianka y Vitt, 2002), de modo que al disminuir la actividad de *A. communis* por la disminución de temperatura se detectaron menos individuos en comparación con los períodos de abril y julio.

La distribución de edades en *A. communis* tampoco resultó homogénea a lo largo del estudio, ya que en los meses secos (enero y abril), se observaron solo individuos juveniles; en el período de julio se observaron individuos adultos pero siguió existiendo una dominancia de juveniles y en agosto todos fueron adultos. No se registraron crías debido probablemente a que éstas se observan generalmente alrededor de noviembre (Pardo, 1997), y los meses de muestreo no fueron cercanos a este período. Los individuos juveniles en enero y abril se observaron hacia las áreas más abiertas (sitios donde se realizaron los muestreos) y fueron desplazados por organismos adultos hacia la época de lluvias. Esta distribución diferencial de edades de los individuos de *A. communis*, donde los organismos juveniles se encuentran en los primeros meses de secas, los adultos principalmente en la época lluviosa y las crías hacia el final de la época de lluvias, ya había sido reportada, y está relacionada con cambios climáticos (e.g. temperatura), biológicos (e.g. estivación) y de disponibilidad de recursos (e.g. abundancia de artrópodos) debidos a la estacionalidad (Casas-Andreu y Gurrola-Hidalgo, 1993; Navarro, 2008).

A pesar de estas variaciones dentro de la muestra poblacional, esta resultó representativa de la estrategia de forrajeo a lo largo de todo el estudio, esto basado en el número de individuos registrados y su tiempo de seguimiento.

9.1 CARACTERIZACIÓN DEL PATRÓN DE MOVIMIENTOS, ANÁLISIS DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO Y ESTACIONALIDAD

De acuerdo a la clasificación de la actividad de forrajeo para lagartijas (McLaughlin, 1989; Cooper *et al.*, 1997; Butler 2005), *A. communis* se define como una especie de forrajeo activo que presenta movimientos constantes y largos (MPM), ya que cada movimiento registrado durante las observaciones duraba en promedio más de un minuto. El tiempo que los organismos permanecen en pausa (TEM) es menor al que dedican al movimiento y por tanto el porcentaje de tiempo que pasan en movimiento (PTM) durante la actividad de búsqueda de alimento es en general mayor al porcentaje de tiempo que permanecen inmóviles. *A. communis* comparte esta clasificación con la mayoría de las especies de la familia Teiidae para las que se tiene registro, y es más parecida en cuanto a MPM y PTM con *A. lineattissima* y *A. deppei* (Apéndice II).

La distancia recorrida por hora (DRPH), con un promedio mayor a 57 metros, es reflejo del esfuerzo invertido en la búsqueda de alimento, sin embargo, este patrón resulta bajo en comparación con otros miembros del mismo género ya que el valor mínimo registrado, para la especie *A. exsanguis*, es de 104.4 metros por hora (Cooper, 2007). Durante todos los períodos de estudio solo 13 de los 141 individuos registrados de *A. communis* recorrieron más de 100 metros por hora. Estas diferencias pueden deberse a

que *A. communis* forrajea en un área relativamente pequeña ya que solo recorre en promedio 57.53 metros por hora y constantemente regresa a un mismo punto de búsqueda, utilizando de manera regular estrategias para encontrar su alimento que no implican el desplazamiento de grandes distancias, como rascar sobre el suelo (RS) o sobre la hojarasca (RH). El hecho de que *A. communis* presente este patrón puede estar relacionado con la estructura y fisionomía de la vegetación que determinan la disponibilidad de alimento y refugio (Rotenberry y Wiens, 1980), y también pueden influir el riesgo de depredación y la competencia (Perry y Pianka, 1997), estos factores podrían provocar que la especie concentre sus esfuerzos de búsqueda de alimento en un área menor, variando en mayor o menor medida a lo largo del año.

Las tasas de captura de presas por hora (TCPH) resultan en general bajas, ya que los promedios registrados para los períodos de enero (1.50 presas por hora) y abril (1.48 presas por hora) se equiparan a la tasa de especies de forrajeo al acecho (e.g. *Meroles knoxii* (Lacertidae); Cooper y Whiting, 1999), e incluso en su promedio más alto en el mes de julio (9.81 presas por hora) es similar a la especie *Acanthocercus a. atricollis* (Agamidae), también con forrajeo al acecho (Reaney y Whiting, 2002). Los valores más altos de tasa de captura de presas se presentaron en el 44% de los individuos del período de julio, con un rango de 10.94 a 40 presas capturadas por hora. Al medir esta variable solo se tomó en cuenta la cantidad de presas que se consumían, no su tamaño ni la biomasa que aportaban por dificultades para identificar en todos los casos el tipo de presas, sin embargo, a pesar de que no se llevó un control estricto, si se observó que en algunos casos cuando se consumían muchas presas éstas eran de tamaño pequeño (e.g. termitas), y cuando se registraban menos presas capturadas eran en

ocasiones de tamaño más grande (e.g. escarabajos, arañas). Este factor podría estar marcando diferencias importantes en las tasas de captura registradas para *A. communis*, de modo que varíen de manera inversa en relación al tamaño de los artrópodos capturados. Sin embargo es necesario evaluar metódicamente si este factor determina una baja tasa de captura registrada para *A. communis*.

A. communis modifica significativamente su estrategia de búsqueda de alimento a lo largo del año, de acuerdo a las fluctuaciones fuertemente estacionales que caracterizan a la región de Chamela, ya que para casi todas las variables (MPM, PTM, TEM y TCPH) se registraron diferencias significativas entre los cuatro períodos de estudio. Estas diferencias podrían estar asociadas a los cambios en las condiciones climáticas, disponibilidad de recursos, época reproductiva, depredación e interacciones sociales (Leighton y Leighton, 1983; Wolda, 1988; Lister y García, 1992; Ceballos, 1995; Duellman, 1995; Ceballos *et al.*, 1999; Noguera *et al.* 2002; García, 2002), que llevan a la adaptación biológica y conductual de la especie para hacerla exitosa a lo largo del año.

En promedio los movimientos durante los períodos de abril y agosto fueron más largos que en enero y julio, el porcentaje de tiempo en movimiento fue en aumento desde enero hasta julio, pero se redujo hacia agosto alcanzando su valor más bajo, tendencia similar a lo ocurrido con la DRPH e inversa al TEM registrado. A pesar de que la estrategia de forrajeo sigue presentando las mismas características en todos los períodos de estudio (Figura 11), hay una importante disminución de la actividad durante el mes de agosto, correspondiente a la época de lluvias. En abril y julio (secas y lluvias

respectivamente) se registran las tasas de actividad más altas, y a pesar de que en ambos se invirtió más tiempo en la búsqueda de alimento, el mayor éxito en la captura de presas se dio en los períodos de la época de lluvias, incluyendo el de agosto. Es de destacar que en agosto, a pesar de no invertir tanto tiempo en la búsqueda de alimento y registrando un porcentaje de tiempo en movimiento de 43.1%, los organismos tuvieron más capturas de presas que en los períodos de enero y abril, con una inversión de tiempo en movimiento mayor a 58% y 73% respectivamente. Esto implica que existe una mayor disponibilidad de recursos, reportado como un incremento en la biomasa de plantas y artrópodos en los meses de lluvias (Pianka, 1977; Lister y García, 1992) y este aumento de recursos se ve reflejado en el éxito de alimentación y los niveles de actividad registrados. Las diferencias encontradas en la estrategia de forrajeo de *A. communis* entre julio y agosto, reflejan el alto grado de estacionalidad y la rapidez de cambios estructurales en la región, ya que a pesar de ser períodos de muestreo muy cercanos, dicha estrategia cambia de manera significativa como resultado de los cambios en las condiciones ambientales durante el muestreo y, a pesar de que no fueron registrados, también como resultado de cambios conductuales principalmente relacionados con la reproducción (Lister y García, 1992). Se puede inferir por los valores obtenidos, que durante el año de muestreo en el período de julio los organismos dedicaron mucho más esfuerzo a la actividad de alimentación, reduciéndose durante agosto probablemente por la inversión de su esfuerzo hacia la actividad reproductiva. Por otra parte la reducción de la actividad de los organismos en el período de enero puede deberse a la espera de condiciones más favorables, por lo que conservan parte de su energía para utilizarla en días posteriores, como se ha reportado para especies

como *Sceloporus virgatus* y *S. occidentalis*, las cuáles pueden permanecer inactivas incluso más de seis días (Merker, 1980; Rose, 1981).

Durante todo el estudio se registraron pocos fracasos en la alimentación de los individuos, estas fallas se dieron debido a la alta movilidad y rapidez de las presas, ya que en los cuatro intentos fallidos las presas eran insectos voladores. A pesar de que no se logró especificar el tipo de presas para todos los eventos de captura, si se logró identificar que eran presas de baja movilidad, como lo define la estrategia de forrajeo (O'Brien *et al.*, 1990; Huey y Pianka, 1981, McBrayer y Reilly, 2002; Perry y Pianka, 1997, Butler, 2005), en general arácnidos, coleópteros, termitas y diferentes larvas.

Es importante señalar que durante el muestreo no fueron detectados eventos de depredación sobre *A. communis*, sin embargo es un factor importante asociado con los niveles de actividad, la conducta social, la modificación de la dieta y las estrategias de forrajeo (Alcock, 1984; Lister y García, 1992; Baird *et al.*, 1999; Eifler y Eifler, 1999; Wymann y Whiting, 2002; Butler, 2005; Cooper, 2007). Navarro (2008) durante su estudio en la región encontró un ejemplar adulto de *Boa constrictor* (boa común) comiéndose a una *A. communis*. En la zona se encuentran otras especies de reptiles, aves y mamíferos depredadores de ésta y otras especies de lagartijas, como *Loxocemus bicolor* (víbora sorda), *Salvadora mexicana* (cuijera), *Buteo magnirostris* (gavilán lagartijero) y *Nasua narica* (tejón), entre otros (Navarro, 2008). Debido a los cambios estacionales en la región la gran actividad de la fauna en general se da principalmente en la época de lluvias (de finales de junio a finales de octubre), haciendo

más fuerte el riesgo de depredación y por lo tanto su impacto en la estrategia de alimentación de las lagartijas hacia estos meses.

9.2 ANÁLISIS INTRAESPECÍFICO DE LA CONDUCTA DE *A. communis*

Además de las variables comúnmente medidas para la estrategia de forrajeo (MPM, PTM, DRPH, TEM y TCPH), la conducta general de *A. communis* se clasificó en actividades de búsqueda y no búsqueda de alimento, obteniéndose así 12 diferentes conductas (Figura 13). Se determinó que la mayoría de los individuos presentan alrededor de siete conductas diferentes durante el tiempo que permanecen activos (Figura 11), siendo las más importantes la de búsqueda directa sobre el suelo (BSS), rasca sobre el suelo (RS), sobre la hojarasca (RH) y buscar entre la hojarasca (BEH). Se observó constantemente que los organismos después de buscar en un punto y seguir hacia otra dirección, eran insistentes y volvían al mismo punto de búsqueda, lo que se daba con mayor frecuencia si había existido captura de presas en ese punto. Esto hacía que los movimientos casi nunca fueran en línea recta, sino que la mayoría de las veces la búsqueda se concentraba en una misma área de forma circular; este patrón puede estar determinando la distancia que recorre *A. communis* por hora. Otra actividad con una alta tasa por hora fueron los desplazamientos sin búsqueda de alimento (DSB).

A pesar de que no todas las conductas fueron de búsqueda de alimento, sí existió una tendencia lineal significativa en la cual si existe una mayor diversidad de conductas hay un mayor porcentaje de individuos con éxito en la captura de presas (Figura 12). Estas conductas donde no se buscaba alimento, que son los DSB, brincos (Br) y

persecuciones (Pe), pudieron estar encaminados a evitar riesgos de depredación o competencia, y por los eventos de reproducción, ya que aumentaron su tasa hacia el período de agosto (Figura 13).

La tasa RS presentó diferencias significativas durante los períodos de estudio debido principalmente al período de agosto, ya que los valores obtenidos indican que este esfuerzo de búsqueda de alimento (artrópodos que pudieran estar bajo tierra) fue mucho mayor durante toda la época seca e inicio de la época de lluvias (Figura 14). Este esfuerzo se redujo de manera importante en el período de agosto debido probablemente al incremento en la biomasa de artrópodos (Lister y García, 1992). Las actividades de búsqueda entre la hojarasca (BEH) y rascar sobre la hojarasca (RH) también presentaron diferencias significativas, alcanzando su mayor tasa en el período de julio, lo que indica probablemente que debido al aumento de artrópodos por acumulación de hojarasca hacia el final de la época seca y durante la transición de secas a lluvias (Lister y García, 1992) la búsqueda en la hojarasca resultó más eficiente, por lo que *A. communis* le dedicó más tiempo en este período, para obtener una mayor proporción de éxito en la captura de presas. Estas diferencias en las actividades en los diferentes períodos de estudio indican la búsqueda de alimento de los recursos disponibles en ese momento, es decir, *A. communis* buscó diferentes comunidades de artrópodos de acuerdo a la época del año, ya sea que se encontraran asociadas a la hojarasca o al suelo.

Otras actividades que presentaron diferencias significativas entre los períodos de estudio son los cabeceos (C) y el regreso al mismo punto (RMP), ambos alcanzando

sus tasas más altas en ambos períodos correspondientes a la época de lluvias. La búsqueda sobre el sustrato (BSS) también presentó diferencias significativas entre los períodos de estudio, sin embargo siempre fue la conducta predominante en cada uno de ellos.

En general siempre se realizaron las mismas actividades, pero como se indica existió una diversidad en las tasas por hora de acuerdo con los diferentes períodos, aumentando o disminuyendo en relación a las fluctuaciones estacionales que se presentan en la región. Estos cambios conductuales, sumados a las variables analizadas anteriormente (MPM, PTM, DRPH, TEM y TCPH), se modifican a lo largo del año para hacer más eficiente la estrategia de forrajeo de *A. communis*, que probablemente se verá reflejado en una mayor adecuación, de modo que influya positivamente en la supervivencia del organismo, su reproducción y el número de crías que pueden aportar a la población (Charnov, 1973). De este modo, las conductas analizadas son un factor importante en el estudio y diversidad de la estrategia de forrajeo en ambientes fuertemente estacionales.

9.3 ESTACIONALIDAD DE LA ABUNDANCIA DE ARTRÓPODOS

Existió una tendencia hacia una mayor diversidad de artrópodos y otros invertebrados en los dos períodos de lluvias comparados con los períodos correspondientes a la época seca (Anexo III), y las mayores tasas de captura de presas registradas de *A. communis* coinciden con estos datos; sin embargo, la diversidad de artrópodos obtenida en este estudio no refleja de manera clara el cambio en la disponibilidad de recursos ya

que no se encontraron diferencias significativas para la diversidad entre los períodos. Por otra parte, las variables de estrategia de forrajeo y conductuales que se registraron a lo largo del estudio, sí parecen estar estrechamente ligadas a las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, ya que la conducta puede ser modificada en respuesta a los cambios en la distribución y abundancia de las presas (e.g. *Oligosoma grande*; Eifler y Eifler, 1999).

A pesar de que en esta ocasión no se demostró el diferencial en la disponibilidad de recursos ni una relación significativa con la tasa de captura de presas por hora (TCPH) de *A. communis*, probablemente debido a la falta de suficientes sistemas de trampas de caída, de identificación a nivel morfoespecífico de los artrópodos encontrados, y de otro tipo de muestreos de artrópodos entre la hojarasca y bajo tierra, las fluctuaciones en la abundancia de artrópodos en la región y su relación con la estrategia de forrajeo han sido demostradas. La abundancia de artrópodos en zonas tropicales presenta sus valores más bajos durante la época seca y aumenta considerablemente en la época de lluvias (Lister, 1981; Lister y García, 1992; Pescador-Rubio *et al.*, 2002), y se ha encontrado una relación directa entre la abundancia de artrópodos y el porcentaje de alimentación en especies como *Anolis nebulosus* (Polychrotidae; Lister y García, 1992) y *Agama impalearis* (Agamidae; Znari y Mouden, 1997).

9.4 EFECTO DE LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD SOBRE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *A. communis*

Debido al ambiente marcadamente estacional de la región de Chamela (Noguera *et al.*, 2002), las diferencias en variables ambientales como temperatura y humedad fueron evidentemente significativos entre los períodos de estudio.

En el pico de la época seca y el inicio de la época de lluvias se registraron los valores más altos de temperatura durante las observaciones de *A. communis*, cercanos a 37° C. A pesar de que se presentan temperaturas muy semejantes en estos meses hay un cambio importante en los niveles de humedad, 35.78% para abril y 48.6% para julio, influenciado por las primeras lluvias en la región (Figura 17). Estos dos meses son los que presentan mayor similitud a lo largo del estudio para algunas variables, tales como movimientos por minuto (MPM) y porcentaje de tiempo en movimiento (PTM). El período de agosto es indicador de una época de lluvias más avanzada, puesto que registra la temperatura más baja y una humedad mayor a 85% (Figura 17); en este mes se presentan los niveles de menor actividad para *A. communis*. El período de enero es visto como una transición de la época seca hacia la lluviosa; presenta la menor temperatura promedio registrada y una humedad superior a la del mes de abril (pico de la época seca) pero mucho menor al período de agosto. La actividad general de *A. communis* durante enero parece presentarse también como una transición o punto medio entre la época seca y la época de lluvias.

Existen diferencias significativas en la temperatura entre los períodos de estudio de acuerdo a las pruebas de Kruskal Wallis y Mann Whitney, y se encontraron relaciones significativas con las variables de porcentaje de tiempo en movimiento (PTM), distancia recorrida por hora (DRPH) y tiempo entre movimientos (TEM; Tabla 1) y el hecho de

que el valor de la regresión sea bajo puede indicar la influencia conjunta de varias variables sobre la actividad de *A. communis*. Se encontró, por ejemplo, que en la región de Chamela, la temperatura cloacal tiene una relación directa con la temperatura del sustrato y la temperatura ambiental en *A. lineattissima* durante la época seca y la época de lluvias (Navarro, 2008) relaciones que podrían marcar los niveles de actividad de la especie; del mismo modo, esta relación se podría encontrar en *A. communis* debido a su relación filogenética con *A. linneattissima*, ya que muchos grupos de lagartijas filogenéticamente relacionadas presentan temperaturas corporales similares (Pianka, 1977). La variación en la temperatura registrada puede estar influyendo en el inicio y término de la actividad, la elección de sitios para forrajear (Paulissen, 1988) y la estrategia de forrajeo general, sin embargo, resulta necesario evaluar más variables ambientales y microambientales conjuntamente con la temperatura que puedan estar influyendo en los cambios registrados en la actividad de *A. communis*.

La humedad a lo largo del estudio también presentó diferencias significativas (Figura 17), y se encontraron relaciones significativas con el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM), el tiempo entre movimientos (TEM) y la tasa de captura de presas por hora (TCPH; Tabla 1), sin embargo puede ocurrir algo similar al caso de la temperatura debido a los bajos valores de la regresión, es decir, ambas variables ambientales están relacionadas significativamente con la estrategia de forrajeo de *A. communis*, pero posiblemente serían más explicativas si se tomaran en cuenta más variables ambientales, tales como nubosidad, sol, precipitación y disponibilidad de sombra (Casas-Andreu y Gurrola-Hidalgo, 1993).

Otro de los factores que pudo influir en que se dieran valores de regresión bajos, es que las variables ambientales que se midieron, por cuestiones prácticas, únicamente se registraron al inicio de cada observación y no se tomó en cuenta el rango en el que cada organismo se encontraba en actividad. Es decir, las condiciones microclimáticas a lo largo de cada observación pudieron variar lo suficiente para explicar más parte de la estrategia de forrajeo de *A. communis*. Los cambios en temperatura y humedad se pueden además reflejar indirectamente en la estrategia de forrajeo como factores que afectan la abundancia y el uso de hábitat de las especies (Siliceo, 2007).

10. CONCLUSIONES

La estrategia general de forrajeo activo de *Aspidoscelis communis* es consistente a lo largo del año, presentando movimientos constantes, largos y con pocas pausas, al igual que la mayoría de los teiidos para los que se tiene registro.

Las mayoría de las variables que definen la estrategia de forrajeo de las lagartijas (los movimientos por minuto (MPM), el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM), el tiempo entre movimientos (TEM) y la tasa de captura de presas por hora (TCPH)), reflejan de manera significativa la marcada estacionalidad de la región y la adaptación de la estrategia de forrajeo de *A. communis* a los cambios estructurales de la vegetación y a las fluctuaciones ambientales y en la disponibilidad de recursos.

A. communis presentó al menos 12 conductas diferentes durante su actividad, la mayoría encaminadas a la búsqueda de alimento. La variación periódica de las tasas para estas actividades refleja los cambios en la estrategia de acuerdo a las condiciones que se presentan, principalmente de disponibilidad de recursos, debido a la estacionalidad. Las actividades que no implican búsqueda de alimento pueden intervenir en la disminución del riesgo de depredación o competencia, que aumentan hacia la época de lluvias.

La diversidad de artrópodos muestreados no reflejó de manera significativa un impacto en la estrategia de forrajeo de *A. communis*, sin embargo mediante el cambio en sus patrones conductuales se observó que la búsqueda de alimento se enfoca hacia diferentes comunidades de artrópodos (hojarasca o suelo) de acuerdo a la época del año.

La temperatura y la humedad varían de manera significativa a lo largo del estudio y afectan la estrategia de forrajeo de *A. communis* teniendo ambas variables ambientales una relación significativa con el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM) y el tiempo entre movimientos (TEM), además la temperatura tiene una relación significativa con la distancia recorrida por hora (DRPH) y la humedad con la tasa de captura de presas por hora (TCPH).

La estrategia de forrajeo de *A. communis* en la época de secas está encaminada a mantenerse y sobrevivir con los recursos disponibles, en la época de lluvias la estrategia cambia significativamente teniendo un mayor éxito en la captura de presas y modificando sus niveles de actividad. Estos cambios están sincronizados con las fluctuaciones ambientales y de recursos que han sido registrados en la región, así como con la época reproductiva de la especie.

Los cambios en la estrategia de forrajeo pueden darse incluso en lapsos de tiempo muy cortos, reflejo de la adaptación y sincronización de la especie al grado de fluctuaciones presentes en el ecosistema debido a la marcada estacionalidad.

11. LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1984. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 3a Ed. 596 pp.
- Baird, L., D. Crews y W. Wilczynski. 1999. Spatial and reversal learning in congeneric lizards with different foraging strategies. *Animal Behaviour*. **57**:393-407.
- Balderas-Valdivia, C. 1996. Biología reproductiva de *Cnemidophorus lineatissimus duodecemlineatus* (Reptilia: Teiidae) en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Bowker, R. G. 1984. Precision of thermoregulation of some African lizards. *Physiological Zoology*. **57**: 401-412.
- Butler, M. 2005. Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: a challenge to the sit-and-wait vs. active forager paradigm? *Biological Journal of the Linnean Society*. **84**:797-808.
- Campos, F. 2008. Caracterización de la estrategia de forrajeo de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y el efecto de la estacionalidad en la misma dentro del bosque tropical caducifolio, en la región de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Casas-Andreu, C. y M. A. Gurrola-Hidlgo. Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in coastal Jalisco, Mexico. En: J. W. Wright y L.J. Vitt (Eds.). In *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Herpetologists' league special publication. **34**:133-150. Oklahoma.

- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. Pages 195-219. in S. Bullock, H. Mooney and E. Medina, editors. Seasonal dry forests. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Ceballos, G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. Plan de manejo de la reserva de la biósfera Chamela-Cuixmala. SEMARNAT, Mexico D.F.
- Charnov, E. 1973. Optimal foraging: Some theoretical explorations. Ph.D. dissertation. Univ. of Washington, Seattle
- Cooper, W. Jr. 1995. Prey chemical discrimination, and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetological Monographs*. **9**:120-129.
- Cooper, W.E., Jr., 1998. Risk factors and emergence from refuge in the lizard *Eumeces laticeps*. *Behaviour*, **135**:1065-1076.
- Cooper, W. E. Jr 2000. Tradeoffs between feeding and predation risk in a lizard, the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Behaviour* **137**:1175-1189.
- Cooper, W. Jr. 2005. Ecomorphological variation in foraging behaviour by Puerto Rican *Anolis* lizards. *Journal of the Zoological Society of London*. **265**:133-139.
- Cooper, W. Jr. 2007. Foraging modes as suites of coadapted movement traits. *Journal of Zoology*. **272**: 45- 56.
- Cooper, W. Jr, M. J. Whiting y J.H. VanWyk, J. H. 1997. Foraging modes of cordyliform lizards. *South African Journal of Zoology*. **32**: 9-13.
- Cooper, W., L. Vitt, J. Caldwell y S. Fox. 2001. Foraging modes of some american lizards: relationships among measurement variables and discreteness of modes. *Herpetologica*. **57**:65-76.
- Drickamer, L., S. Vessey y D. Meikle. 1996. Animal Behavior. Mechanisms, Ecology, Evolution. Wm. C. Brown Publishers. 4a Ed. USA. Pp. 446.

- Duellman, W. 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rain-forest. *Journal of Herpetology*. 29:13-21.
- Duellman, W.E. y R.G. Zweifel. 1962. A sinopsis of the lizards of the sexlineatus group (genus *Cnemidophorus*). *Bull. American Museum of Natural History*. **123**: 155-210.
- Eifler, D. y Eifler, M. 1999. The influence of prey distribution on the foraging strategy of the lizard *Oligosoma grande* (Reptilia: Scincidae). *Behavior, Ecology and Sociobiology*. 45:397-402.
- García, A. 2002. *Sceloporus utiformis*. Paginas 275-276 en F. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avenidaño (Editores). Historia Natural de Chamela Instituto de Biología, UNAM. México D.F. México.
- García, A. y G. Ceballos. 1994. Guía de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco. Fundación Ecológica de Cuixmala-Instituto de Biología (UNAM). México, D. F.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- García, F., A. Camou y J. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Noguera, F., J. Vega, A. García, M. Quesada (Eds). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. UNAM. México. Pp 3-16.
- Hammer, Ø., D.A.T Harper and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Helfman, G. 1990. Mode selection and mode switching in foraging animals. In: Slater PJB, Rosenblatt JS, Beer C (eds) *Advances in the study of animal behavior*, vol 19. Academic Press, New York. Pp 249-298.

- Herrel A., L. Spithoven, R. Van Damme y F. De Vree. 1999. Sexual dimorphism of head in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*. **13**: 289-297.
- Huey R.B. y Pianka E.R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*. **62**: 991–999.
- Husak, J. y E. Ackland. 2003. Foraging mode of the reticulate collared lizard, *Crotaphytus reticulatus*. *Southwestern Naturalist*. 2(48):282-286.
- Krebs, J. y A. Inman. 1992. Learning and foraging: individuals, groups, and populations. *American Naturalist*. 140: S63-S84.
- Krebs, J. y N. Davies. 1997. Behavioural ecology: an evolutionary approach. Fourth edition. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. 456 pp.
- Leighton, M. y D. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pp. 181-195, in Sutton, S.L., Withmore, T. C., and A. C. Chadwick, editors. Tropical rain forest: ecology and management. Special Publication, No.2. British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Lighton J. y L. Fielden. 1995. Mass scaling of standard metabolism in ticks: A valid case of low metabolic rates in sit-and-wait strategists. *Physiological Zoology*. **68**: 43-62.
- Lister, B. 1981. Resource variation and the structure of British bird communities. *Proceedings from the National Academic of Sciences, USA*. **77**: 4185-4187.
- Lister, B. y A. Garcia. 1992. Seasonality, Predation, and the Behaviour of a Tropical Mainland Anole. *Journal of Animal Ecology*. 3 (61):717-733.
- Lott, E. y T. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: Noguera, F., J. Vega, A. García, M. Quesada (Eds). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. UNAM. México. Pp 83-97.

- Magnusson, W., L. Paiva, R. Rocha, C. Franke, L. Kasper y A. Lima. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. *Herpetologica*. **41**: 324-332.
- Martín, J. y A. Salvador. 1993. Tail loss and foraging tactics of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Oikos* **66**: 318-324.
- Martín, J. y R. Avery. 1997. Tail loss affects prey capture 'decisions' in the lizard *Psammodromus algirus*. *Journal Herpetology*. **31**:292-295.
- Martín, J., P. López y W. Cooper Jr. 2003. When to Come Out from a Refuge: Balancing Predation Risk and Foraging Opportunities in an Alpine Lizard. *Ethology*. **109**: 77-87.
- Merker, G., 1980. Energy expenditure in free ranging *Sceloporus virgatus*. Thesis, University of California, Riverside.
- McBrayer, L. y S. Reilly. 2002. Prey processing in lizards: behavioral variation in sit-and-wait and widely foraging taxa. *Canadian Journal of Zoology*. **80**: 882-892.
- McLaughlin, R. 1989. Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *American Naturalist*. **133**:654-670.
- Navarro, J. C. 2008. Estacionalidad, Densidad Poblacional y Uso del Hábitat de los Teidos (Géneros *Aspidoscelis* y *Ameiva*) de la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de maestría Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Noguera, F., J. Vega, A. García y M. Quesada (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. UNAM. México. Pp. 568
- Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental, especies nativas de México de Flora y Fauna; categorías de Riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio; lista de especies en riesgo. Instituto Nacional de

Ecología, Unidad Ejecutiva de Asuntos Jurídicos y Enlace Institucional, Diario Oficial 6 marzo 2002.

O'Brien, W., H. Browman y B. Evans. 1990. Search strategies of foraging animals. *American Scientist*. **78**:152 - 160

Pardo, D. 1997. Patrón reproductivo de la lagartija *Cnemidophorus communis communis* (Sauria: Teiidae) en un ambiente tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Pardo, D. y A. Ramírez. 2002. *Cnemidophorus communis*, Cope 1878, Lagartija cuije. En: Noguera, F., J. Vega, A. García, M. Quesada (Eds). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. UNAM. México. Pp 277-280.

Paulissen, M. 1988. Ontogenetic and Seasonal Comparisons of Daily Activity Patterns of the Six-lined Racerunner *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Amr. Mid. Nat.* **120 (2)**: 355-361.

Perry, G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *The American Naturalist*. **153**:98-109.

Perry G. y E. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*. **12**: 360-384.

Perry, G., I. Lampl, A. Lerner, D. Rothenstein, E. Shani, N. Sivan y Y. Werner. 1990. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology*. **47**: 1055-1059.

Pescador-Rubio, A., A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En: Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp. 183-201

- Pianka, E.R. 1977. Reptilian species diversity, pp 1-34. In: C. Gans & D.W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press.
- Pianka, E. R. y Vitt, L. J. 2002. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley, California.
- Pietruszka, R. 1986. Search tactics of desert lizards: how polarized are they? *Animal Behaviour*. **34**:1742-1758.
- Ramírez-Bautista, A. 2004. Diversidad de estrategias reproductivas en un ensamble de lagartijas de una región tropical estacional de las costas del Pacífico de México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica de México*. **12**: 7-16.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuadernos del Instituto de Biología 23. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Regal, P. 1978. Behavioral differences between reptiles and mammals: An analysis of activity and mental capabilities. In N. Greenberg and P. D. MacLean (eds.), *Behavior and neurology of lizards*, pp. 183–202. NIMH, Bethesda, Maryland.
- Reaney, L. y M. Whiting. 2002. Life on a limb: ecology of the tree agama (*Acanthocercus a. atricollis*) in southern Africa. *Journal of Zoology*. **257**: 439-448
- Rose, B., 1981. Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology*. **62 (3)**: 706-716.
- Rotenberry, J. y J. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* **61**: 1228-1250.
- Schaaf, P. 2002. Geología y geofísica de la costa de Jalisco. En: Noguera, F., J. Vega, A. García, M. Quesada (Eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. UNAM. México. Pp. 11-16.

- Schoener, T. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **2**: 369-404.
- Secor, S. y K. Nagy. 1994. Bioenergetic correlates of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Ecology*. **75**:1600–1614
- Sih, A. 1986. Antipredator responses and the perception of danger by mosquito larvae. *Ecology*. **67**: 434 – 441.
- Siliceo C. H. 2006. Efecto de la estacionalidad y estructura del hábitat en la abundancia y uso de hábitat de *Sceloporus utiformis* (Sauria: Prynomatidae) del bosque tropical caducifolio. Tesis de Licenciatura, FES Zaragoza, UNAM.
- Smith, R. y E. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of México exclusive of the snakes. Bull. U. S. Nat. Mus. **199**:1-IV, 1-253.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Sthephens, D. y J. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 247 pp.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. **94**: 133-142.
- Valtierra-Azotla, M. 1996. Estacionalidad de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus* en una Selva Baja Caducifolia. Tesis de Licenciatura, Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Puebla, México.
- Vitt, L., y J. Congdom. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*. **112**: 595-608.
- Vitt, L. y H. Price. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*. **38**:237-255.

- Webb, P. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Amer. Zool.*, **24**: 107-120.
- Weimer, R. Estadística. 2003. México. CECSA. 839 p.
- Wolda, H. 1988. Seasonality and the community. Pages 69-95 in Gee, J. and Giller, editors. *The organizations of communities*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. In J. W. Wright and L. J. Vitt (eds.), *Biology of Whiptail Lizards (genus Cnemidophorus)*, pp. 27-81, Oklahoma Museum of Natural History, Norman.
- Wymann, M. y M. Whiting. 2002. Foraging Ecology of Rainbow Skinks (*Mabuya margaritifera*) in Southern Africa. *Copeia*. **4**:943–957
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey, USA. Prentice Hall.
- Znari M. y E. El Mouden, 1997. Seasonal changes in the diet of adult and juvenile *Agama impalearis* (Lacertilia: Agamidae) in the central Jebilet mountains, Morocco. *Journal of Arid Environments*. **37**:403-412.

12. ANEXOS

12.1 Anexo I. Modo de forrajeo (MF), porcentaje de tiempo en movimiento (PTM) y movimientos por minuto (MPM) para 59 especies de lagartijas. Se incluyen los datos de *A. communis* en general y para cada período de estudio. FA-Especies con forrajeo activo; FaA-Especies con forrajeo al acecho.

TAXÓN	FAMILIA	ESPECIE	MF	PTM	MPM	Referencia		
SCLEROGLOSSA	TEIIDAE	<i>Aspidoscelis communis</i>	FA	66.28	0.634	En este trabajo		
		<i>A.communis (Enero)</i>	FA	58.79	0.696	En este trabajo		
		<i>A.communis (Abril)</i>	FA	73.29	0.549	En este trabajo		
		<i>A.communis (Julio)</i>	FA	76.14	0.702	En este trabajo		
		<i>A.communis (Agosto)</i>	FA	46.19	0.594	En este trabajo		
		<i>Aspidoscelis lineattissima</i>	FA	71.8	0.63	19		
		<i>Aspidoscelis deppei</i>	FA	62.80	0.84	15		
		<i>Aspidoscelis exsanguis</i>	FA	82.40	0.75	4		
		<i>Aspidoscelis gularis</i>	FA	56.04	1.01	16		
		<i>Aspidoscelis laredoensis A</i>	FA	58.40	1.35	16		
		<i>Aspidoscelis laredoensis B</i>	FA	53.70	1.30	16		
		<i>Aspidoscelis sexlineata</i>	FA	72.10	1.44	3,4		
		<i>Aspidoscelis tigris</i>	FA	87.00	0.14	17		
		<i>Aspidoscelis uniparens</i>	FA	78.70	0.79	3,4		
		<i>Ameiva exsul</i>	FA	32.90	0.28	2, 14		
		<i>Kentropyx calcarata</i>	FA	31.40	0.73	11		
		<i>Kentropyx pelviceps</i>	FA	34.30	1.04	18		
			EUBLEPHARIDAE	<i>Coleonyx variegatus</i>	FA	33.20	0.57	7

Compilación de Cooper (2007): 1) Cooper *et al.* (1999); 2) W.E. Cooper (datos no publicados); 3) Cooper *et al.* (2001); 4) Cooper *et al.* (2005); 5) Cooper (2005); 6) Vitt, Zani y Durtsche (1995); 7) Kingsbury (1989); 8) Vitt *et al.* (2000); 9) Cooper, Whiting y Wyk (1997); 10) Cooper y Whiting (2000); 11) Vitt, Zani y Lima (1997); 12) Huey y Pianka (1981); 13) Cooper y Whiting (1999); 14) Perry (1999); 15) Vitt *et al.* (1993, datos no publicados); 16) Paulissen (2001, comunicación personal); 17) Anderson (1993); 18) Vitt *et al.* (1995); 19*) Campos (2008; trabajo no incluido en Cooper, 2007)

12.1 Anexo I. (Continuación) FA- Especies con forrajeo activo; FaA-Especies con forrajeo al acecho

TAXÓN	FAMILIA	ESPECIE	MF	PTM	MPM	Referencia
SCLEROGLOSSA	GEKKONIDAE	<i>Gonatodes hasemani</i>	FaA	7.40	0.30	8
		<i>Gonatodes humeralis</i>	FaA	6.60	0.3	8
		<i>Hemidactylus turcicus</i>	FaA	1.09	0.35	3,4
		<i>Pachydactylus turneri</i>	FaA	0.00	0.16	1,2
		<i>Rhotropus barnardi</i>	FaA	1.00	0.28	1,2
		<i>Rhotropus boultoni</i>	FaA	1.00	0.29	1,2
	CORDYLIDAE	<i>Cordylus cordylus</i>	FaA	0.3	0.09	2,9
		<i>Cprdylus niger</i>	FaA	0.19	0.09	2,9
		<i>Cordylus polyzonus</i>	FaA	0.15	0.04	2,9
	SCLEROGLOSSA	SCINCIDAE	<i>Eumeces laticeps</i>	FA	72.4	0.6
<i>Mabuya acutilabris</i>			FaA	1.4	0.37	10
<i>Mabuya nigropunctata</i>			FaA	6.55	0.35	11
<i>Mabuya spilogaster</i>			FaA	2.9	0.3	10
<i>Mabuya sulcata</i>			FA	49.2	1.35	10
<i>Mabuya variegata</i>			FA	28.8	1.18	10
LACERTIDAE		<i>Heliobolus lugubris</i>	FA	60.59	2.26	12
		<i>Meroles knoxii</i>	FaA	7	0.61	12
		<i>Meroles suborbitalis</i>	FA	13.5	1.83	12
		<i>Nucras tessellata</i>	FA	53.52	2.72	12,13
		<i>Pedioplanis lineocellata</i>	FA	12.34	1.32	12,13
		<i>Pedioplanis namaquensis</i>	FA	53.75	2.32	12,13
		<i>Pedioplanis undata</i>	FA	50	1.39	12,13
IGUANIA	AGAMIDAE	<i>Agama atra</i>	FaA	1	0.27	1,2

Compilación de Cooper (2007): 1) Cooper *et al.* (1999); 2) W.E. Cooper (datos no publicados); 3) Cooper *et al.* (2001); 4) Cooper *et al.* (2005); 5) Cooper (2005); 6) Vitt, Zani y Durtsche (1995); 7) Kingsbury (1989); 8) Vitt *et al.* (2000); 9) Cooper, Whiting y Wyk (1997); 10) Cooper y Whiting (2000); 11) Vitt, Zani y Lima (1997); 12) Huey y Pianka (1981); 13) Cooper y Whiting (1999); 14) Perry (1999); 15) Vitt *et al.* (1993, datos no publicados); 16) Paulissen (2001, comunicación personal); 17) Anderson (1993); 18) Vitt *et al.* (1995); 19*) Campos (2008; trabajo no incluido en Cooper, 2007)

12.1 Anexo I. (Continuación). FA- Especies con forrajeo activo; FaA-Especies con forrajeo al acecho

TAXÓN	FAMILIA	ESPECIE	MF	PTM	MPM	Referencia
IGUANIA	AGAMIDAE	<i>Agama planiceps</i>	FaA	2	0.56	1,2
	CROTAPHYTIDAE	<i>Crotaphytus collaris</i>	FaA	0	0.09	3,4
	PHRYNOSOMATIDAE	<i>Cophosaurus texanus</i>	FaA	0.02	0.46	3,4
		<i>Holbrookia propinqua</i>	FaA	0.02	0.44	3,4
		<i>Sceloporus clarkii</i>	FaA	0.8	0.21	3,4
		<i>Sceloporus jarrovii</i>	FaA	0.9	0.34	3,4
		<i>Sceloporus merriami</i>	FaA	2.51	1.07	4
		<i>Sceloporus poinsettii</i>	FaA	0.2	0.08	4
		<i>Sceloporus sleveni</i>	FaA	0.4	0.24	4
		<i>Sceloporus undulatus</i>	FaA	1	0.31	4
		<i>Sceloporus virgatus</i>	FaA	0.8	0.38	3,4
		<i>Urosaurus ornatus</i>	FaA	2.3	0.66	3,4
	<i>Uta stansburiana</i>	FaA	0.6	0.18	3,4	
	IGUANIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis cooki</i>	FaA	0.29	0.13
<i>Anolis cristatellus</i>			FaA	0.78	0.31	5
<i>Anolis evermanni</i>			FaA	1.21	0.6	5
<i>Anolis gundlachi</i>			FaA	0.3	0.23	5
<i>Anolis krugi</i>			FaA	1.6	0.7	5
<i>Anolis oxylophus</i>			FaA	1.84	0.2	6
<i>Anolis pulchellus</i>			FaA	1.35	0.81	5
<i>Anolis sagrei</i>			FaA	0.5	0.25	4
<i>Anolis stratulus</i>			FaA	1.04	0.55	5
TROPIDURIDAE			<i>Leiocephalus carinatus</i>	FaA	0.5	0.2

Compilación de Cooper (2007): 1) Cooper *et al.* (1999); 2) W.E. Cooper (datos no publicados); 3) Cooper *et al.* (2001); 4) Cooper *et al.* (2005); 5) Cooper (2005); 6) Vitt, Zani y Durtsche (1995); 7) Kingsbury (1989); 8) Vitt *et al.* (2000); 9) Cooper, Whiting y Wyk (1997); 10) Cooper y Whiting (2000); 11) Vitt, Zani y Lima (1997); 12) Huey y Pianka (1981); 13) Cooper y Whiting (1999); 14) Perry (1999); 15) Vitt *et al.* (1993, datos no publicados); 16) Paulissen (2001, comunicación personal); 17) Anderson (1993); 18) Vitt *et al.* (1995); 19*) Campos (2008; trabajo no incluido en Cooper, 2007)

12.2 Anexo II. Formato de la base de datos tomados para cada individuo de *A. communis* durante las observaciones a lo largo del estudio.

# de Ind.		Fecha:																		
Hora	Min	Ti (seg)	Tf (seg)	Dist (m)	Edad	RS	RH	BSS	BEH	BST	C	MSD	DSB	Br	Pe	RMP	CP(#)	MDA	F	Obs.
10:45	0	20	30	0.3	J	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	6	1	0	
	0	36	57																	
	1	3	40																	
	2	9	18																	
	.	.	.																	
	.	.	.																	
	.	.	.																	
	n																			
Temperatura																				
Humedad																				

Donde: Hora-inicio del registro; Min: minutos, 0 a partir de que empieza el registro, 1-trascurrido el primer minuto de registro, etc.; Ti (seg)- segundo (del minuto en curso) donde el organismo inicia el movimiento, Tf (seg)- segundo (del minuto correspondiente) donde el organismo termina un movimiento; Dist (m)-distancia recorrida durante el movimiento; Edad-C- cría, J-juvenil y A-adulto; Conductas 0-ausencia, 1 presencia: RS-rasca suelo, RH-rasca hojarasca, BSS-búsqueda sobre el suelo, BEH-Búsqueda entre hojarasca, BST-búsqueda sobre troncos, C-cabeceos, MSD-movimiento sin desplazamiento, DSB-desplazamiento sin búsqueda, Br-brinco, Pe-persecución, RMP-regreso al mismo punto, CP(#)- número de presas capturadas, MDA-movimientos de alimentación, F- fracasos, Obs.- observaciones.

Anexo III. Proporción de órdenes de artrópodos encontrados e índice de diversidad de Shannon–Wiener para cada período de estudio.

Clase	Orden	Enero	Abril	Julio	Agosto
Arachnida	Araneae	0.115	0.105	0.224	0.122
	Acari	0.004	0.006	0.133	0.197
	Scorpionida	0.000	0.002	0.003	0.002
	Opiliones	0.002	0.000	0.000	0.000
	Pseudoescorpionida	0.000	0.000	0.011	0.002
Chilopoda	Chilopoda	0.000	0.001	0.000	0.003
Collembola	Collembola	0.000	0.000	0.000	0.000
Gasteropoda	Gasteropoda	0.000	0.000	0.008	0.025
Hexapoda	Coleoptera	0.094	0.063	0.047	0.050
	Hymenoptera	0.682	0.740	0.509	0.497
	Orthoptera	0.004	0.008	0.000	0.003
	Diptera	0.021	0.010	0.011	0.023
	Lepidoptera	0.002	0.000	0.000	0.000
	Neuroptera	0.000	0.000	0.000	0.006
	Homoptera	0.006	0.000	0.000	0.000
	Hemiptera	0.045	0.039	0.039	0.059
	Isoptera	0.019	0.010	0.002	0.000
	Isopoda	0.002	0.003	0.000	0.000
	Blattaria	0.000	0.000	0.000	0.000
	Microcoryphia	0.000	0.010	0.000	0.000
	Mantodea	0.000	0.004	0.000	0.000
	Dyctioptera	0.000	0.000	0.009	0.008
Oligoqueta	Haplotaxida	0.000	0.000	0.000	0.002
Larvas	Larvas	0.002	0.000	0.003	0.003
Índice de Shannon-Wiener		1.16	1.02	1.474	1.612