



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CAMBIOS EN LA DIETA DE *Lepidophyma tuxtlae* (SQUAMATA: XANTUSIIDAE)
DURANTE EL CRECIMIENTO Y LA ESTACIONALIDAD, EN LA ESTACIÓN
BIOLÓGICA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

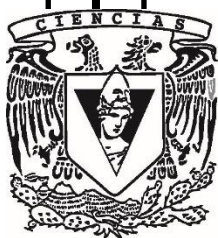
BIÓLOGO

P R E S E N T A :

ALAN GERARDO DAMIÁN RANGEL

DIRECTOR DE TESIS:

DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES



Ciudad de México, 2021



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.

ÍNDICE

DEDICATORIA	2
AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
JUSTIFICACIÓN	9
OBJETIVO GENERAL	9
Objetivos particulares	9
HIPÓTESIS	9
ANTECEDENTES	10
MÉTODO	11
Especie de estudio	11
Área de estudio	12
Trabajo de campo.....	13
Trabajo de laboratorio	14
Análisis estadísticos	15
RESULTADOS	16
DISCUSIÓN	27
CONCLUSIONES	29
REFERENCIAS	30

Dedicatoria

A mis padres, amigos y familiares que siempre confiaron en mí y me brindaron siempre su apoyo.

A todos quienes colaboran con sus acciones a convertir este mundo en un lugar mejor.

The natural world is the greatest source of excitement; the greatest source of visual beauty; the greatest source of intellectual interest. It is the greatest source of so much in life that makes life worth living...

Sir David Attenborough

Agradecimientos

Agradezco a mi asesor el Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por la dirección de este proyecto, su paciencia y comentarios al escrito de tesis; a la M. en C. Alicia Rojas Ascencio por su apoyo, consejos, enseñanzas y su sincera amistad; a la Dra. Gabriela Castaño, al Dr. Julián Bueno Villegas, al Dr. Guillermo Salgado Maldonado, a la M. en C. Blanca Estela Mejía Recamier y al M. en C. Rafael Gaviño Rojas por su apoyo en la identificación de los invertebrados encontrados; al M. en C. José Luis Bortolini Rosales por su apoyo en la fotografía de algunos ejemplares, lo cual permitió su identificación; y, finalmente al Biólogo y amigo Eday Farfán por su apoyo con los análisis estadísticos.

Agradezco a mis sinodales Alicia Rojas Ascencio, Juana Margarita Garza Castro, Noé Pacheco Coronel y Omar Hernández Ordoñez por sus valiosos comentarios que llevaron al escrito final de esta tesis.

Esta tesis fue financiada parcialmente por el Instituto de Biología y el Buró de Investigaciones y Soluciones Biológicas, A. C. Se realizó con el permiso de colecta OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/04975/13 del 24 de junio de 2013 al Dr. Víctor Hugo Reynoso, por la Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental de la Dirección General de Vida Silvestre, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Agradezco a mis padres por su apoyo incondicional y a todos los que motivaron a seguir y concluir con este proyecto.

RESUMEN

Se estudiaron los hábitos alimenticios de la lagartija nocturna de puntos amarillos, *Lepidophyma tuxtlae*, entre los meses de junio del 2013 y abril del 2014 en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Se recolectaron 69 ejemplares tomándose datos morfométricos y ambientales. A los ejemplares se les aplicó eutanasia y se les extrajo el tracto digestivo para revisar su contenido estomacal. Se obtuvo la composición alimenticia de la especie por categoría de edad (neonatos, juveniles y adultos) y el cambio de la alimentación durante las temporadas de secas y lluvias. La dieta consistió principalmente en artrópodos (insectos, quelicerados y miriápodos) los cuales se identificaron al nivel taxonómico más preciso posible. Adicionalmente los contenidos estomacales se secaron y pesaron para obtener la cantidad de biomasa de cada tipo de alimento.

El análisis de los contenidos digestivos indica que los grupos con mayor frecuencia fueron Hymenoptera (77.21 %), Acari (30.37 %), Coleoptera (29.11 %), Gastropoda (27.84 %), Arachnida (32.35 %) y Myriapoda (32.35 %). En cuanto biomasa de los componentes, los grupos más importantes fueron Hymenoptera (27.33 %), Myriapoda (16.68 %), Coleoptera (11.88 %), Hemiptera (10.25 %), Arachnida (7.9 %) y Gastropoda (4.85 %).

El análisis de los contenidos digestivos referente a los grupos de edad indica que hay una diferencia significativa ($p = 0.019$) entre el porcentaje de presas capturadas por los diferentes grupos de edad. Esta diferencia se encuentra entre los neonatos y adultos ($p = 0.012$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la biomasa consumida por los grupos de edad. También se encontró que no hay diferencias significativas entre el número y la biomasa de las presas capturadas entre las estaciones de lluvia y seca ($p = 0.128$ y $p = 0.4984$). La amplitud de nicho más grande fue la de los adultos con $H' = 1.48$, seguida de los juveniles con $H' = 1.452$ y neonatos $H' = 0.987$.

ABSTRACT

We studied the feeding habits of the yellow-spotted night lizard, *Lepidophyma tuxtlae*, between June 2013 and April 2014, at the Los Tuxtlas Tropical Biology Station in Veracruz. We collected 69 specimens of *L. tuxtlae*, taking morphometric and environmental data. The specimens were euthanized, and the digestive tract was extracted to evaluate their stomach contents. The food composition of the species was obtained by age category (neonates, juveniles and adults), their change throughout the seasons (dry and rainy). The diet consisted mainly of arthropods (insects, chelicerates and myriapods) which were identified at the most accurate taxonomic level possible. Additionally, the stomach contents were dried and weighed to obtain biomass of each food type.

The analysis of the digestive contents indicated that groups with the highest frequency were Hymenoptera (77.21%), Acari (30.37%), Coleoptera (29.11%), Gastropoda (27.84%), Arachnida (32.35%) and Myriapoda (32.35%). The most important groups in biomass were Hymenoptera

(27.33%), Myriapoda (16.68%), Coleoptera (11.88%), Hemiptera (10.25%), Arachnida (7.9%) and Gastropoda (4.85%).

We found significant differences between the percentage of type of prey captured among age classes ($p = 0.019$). This difference is found between neonates and adults ($p = 0.012$). However, we found no significant differences in the biomass consumed among age classes. It was also found that there are no significant differences between the number and biomass of prey captured between rainy and dry seasons ($p = 0.128$ and $p = 0.4984$). The largest niche width was that of adults with $H' = 1.48$, followed by juveniles with $H' = 1.452$ and neonates with $H' = 0.987$.

INTRODUCCIÓN

El nicho trófico es una de las principales dimensiones del nicho ecológico. El nicho ecológico es un hipervolumen de n dimensiones, donde cada dimensión corresponde a factores bióticos y abióticos, involucrando todos los recursos presentes en el ambiente, las adaptaciones de los organismos y su relación (Hutchinson, 1957). Es necesario estudiarlo para comprender la historia de vida de cualquier especie animal.

La alimentación es una de las funciones más importantes del organismo ya que el crecimiento, el desarrollo y reproducción se llevan a cabo a expensas de la energía que entra en el cuerpo en forma de nutrientes. Las relaciones tróficas manifiestan la interdependencia entre seres de similar o diferente comunidad. Su trascendencia se basa en que la disponibilidad alimentaria es un factor que limita el desarrollo de una población (Grosman et al, 2002).

La dieta está íntimamente ligada con la abundancia del recurso alimentario, la competencia intraespecífica, las condiciones de hábitat, la capacidad de captura por parte de los individuos, la energía necesaria para lograrlo y el crecimiento poblacional de la especie. Los estudios sobre alimentación permiten determinar estrategias de historia de vida relacionadas con la utilización de microhábitats (Aun et al., 1999). Estos estudios aún son escasos en algunos grupos de reptiles. Se ha observado que existe una diferencia entre el alimento consumido por las crías, juveniles y adultos de una misma especie en *Vipera lastei* de la Península Ibérica (Bea y Vigil 1988) y en algunas lagartijas, como *Anolis lineatopus* y *Ctenosaura pectinata*, se descubrió que hay diferencias fisiológicas en los grupos de edad que repercuten directamente en el tipo de presas que consumen (Herrel et al. 2006; Durtsche 2000). Esto puede ser como una estrategia de supervivencia ya que se evita la competencia por el alimento entre individuos de diferentes edades, resultando en que éstas conforman nichos ecológicos distintos.

Las lagartijas, como grupo, constituyen un linaje muy exitoso y es probable que parte de su éxito se deba a que en muchos hábitats son los depredadores terrestres y arbóreos más eficientes de artrópodos (Janzen, 1991). En la actualidad a menudo las lagartijas se consideran como los vertebrados terrestres más

abundantes de un área que deben alimentarse de diferentes organismos para sobrevivir. En su mayoría son especies carnívoras, aunque hay algunas herbívoras (Zug et al., 2001). Dada su alta diversidad de especies y abundancia de individuos, su impacto en los animales y plantas locales es significativo. De todas las formas actuales de reptiles, las lagartijas muestran la más amplia variación de modificaciones adaptativas a diversos tipos de vida (Bellairs y Attridge, 1975).

Algunas especies son especialistas en su dieta, consumiendo alimentos muy particulares. Por el contrario, otras especies son generalistas, consumiendo alimentos muy variados. Si el alimento de una especie especialista desaparece muy probablemente lo haga la especie también. Esto no pasa con las especies generalistas, que tienen la ventaja de alimentarse de diversos tipos de alimento. Una especie generalista es capaz de desarrollarse un nicho ecológico potencial amplio; por el contrario, una especie altamente especializada puede prosperar en solo un estrecho rango de condiciones ambientales, con lo que su nicho potencial es de tamaño pequeño (Krebs y Davies, 1993).

El conocimiento de la ecología trófica es fundamental para entender las estrategias de alimentación y la dinámica del nicho (Bellocq, 2000). Los xantusidos (Familia Xantusiidae) son un grupo de lagartijas endémicas del Continente Americano. Se distribuyen desde el este de Estados Unidos, Centroamérica, Sudamérica y en algunas islas como Cuba. Sus hábitos han sido poco estudiados. Se consideran muy sedentarias con ámbito hogareño muy pequeño, de pocos metros cuadrados. Las pupilas elípticas de estos reptiles sugieren que son de hábitos nocturnos, aunque algunas son diurnas y crepusculares (Zug et al., 2001).

La familia Xantusiidae es conocida por tener tasas metabólicas en reposo que son solo la mitad de las de otras especies de lagartijas de tamaño comparable (Mautz et al., 2000).

En general, se considera que el género *Lepidophyma* es un depredador activo, por su capacidad de discriminar entre los estímulos químicos de insectos y vegetales. Sin embargo, no se conoce el modo en que muchas especies de xantusidos buscan su alimento y del mismo modo no se conoce con certeza su dieta. Se sabe que otra especie mexicana, *L. smithi*, de hábitos cavernícolas, se

alimenta de insectos y de frutas que entran a los sistemas de cuevas que habita (Mautz et al., 1978). Debido a esto, se cree que seleccionan su comida con estímulos químicos utilizando la lengua y mordiendo. En cautiverio se ha observado que son más atraídos por insectos que por vegetales debido a que demuestran una mayor respuesta al estímulo químico (Cooper, 2000).

En varios estudios se muestra que la dinámica estacional de los insectos está íntimamente relacionada con los parámetros físicos del medio que habitan (Wennergren y Landin 1993); por tanto, esta evidencia ayudaría a visualizar si *L. tuxtlae* aprovecha los recursos que el medio le ofrece. Las poblaciones de artrópodos varían en función con la estación del año, de tal forma que la mayoría de las especies son más abundantes durante la temporada de lluvias. Así mismo, las flores, frutos y semillas aparecen en temporadas distintas a lo largo del año.

Algunos de los principales grupos de animales que conforman la macrofauna edáfica son escarabajos (larvas y adultos), lombrices de tierra, termitas, hormigas, milpiés, ciempiés, chinches, chicharras, grillos y moscas, que cumplen diferentes funciones dentro de la ecología del suelo como geófagos, detritívoros, fitófagos, depredadores, rizófagos, etc. (Brown et al, 2001).

Las crías y juveniles de *Lepidophyma* se encuentran entre los meses abril-julio (final de primavera, mediados de verano) en el periodo de lluvias (Greene, 1970; Goldberg, 2009). Llegan a la madurez sexual a los 20 meses después de su nacimiento. Sorpresivamente, se han encontrado poblaciones de este género compuestas únicamente por hembras partenogenéticas en algunas regiones de Costa Rica (Telford y Campbell, 1970).

No se han encontrado reportes sobre la alimentación de *Lepidophyma tuxtlae*. En el presente trabajo se pretende estudiar la dieta de esta especie con respecto a la biomasa de presas consumidas y porcentajes, los cambios en la dieta entre los grupos de edad (neonatos, juveniles y adultos), y las diferencias, entre las temporadas de lluvia y seca, en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz.

JUSTIFICACIÓN

En México hay 17 especies del género *Lepidophyma* (Bezy-Camarillo, 2002). La lagartija nocturna de Los Tuxtlas (*L. tuxtlae*) es una especie endémica de nuestro país y considerada como amenazada según la NOM-059 (SEMARNAT, 2010). Debido a la escasa información que existe sobre esta especie, y, en general de esta familia, es necesario realizar estudios para conocer su historia natural. Comprender el nicho alimentario es necesario para comprender la biología de los animales, sus principales fuentes de alimento y los riesgos asociados a la falta de alimento. Esta información ayudará a futuros proyectos de conservación y mantenimiento en *in situ* o *ex situ*.

OBJETIVO GENERAL

Identificar la dieta principal de *L. tuxtlae* en vida libre, así como identificar diferencias en la composición alimentaria y biomasa entre las clases de edad y su variación entre las temporadas de lluvia y de seca a lo largo de un año.

Objetivos particulares

- Determinar la composición de elementos que conforman la dieta de *Lepidophima tuxtlae*.
- Observar si existe una diferencia entre la composición de la dieta y la biomasa de neonatos, juveniles y adultos de esta especie.
- Observar las diferencias en composición y biomasa de la dieta en las temporadas de lluvias y secas

HIPÓTESIS

- Se espera que *L. tuxtlae* sea una especie generalista en cuanto a su dieta. En especies cavernícolas se ha observado que se alimentan tanto de insectos como frutas (Mautz et al., 1978)
- Se espera que haya diferencias en la alimentación de neonatos, juveniles y adultos, ya que en especies de otros grupos (subórdenes iguania y serpentes) se ha observado este efecto para evitar la competencia intraespecífica durante la ontogenia (Bea y Vigil, 1988 y Herrel, et al, 2006).

- Se espera encontrar diferencias en la alimentación a lo largo del año de acuerdo con la variación esperada de la abundancia y composición de insectos en bosques tropicales debido a la estacionalidad a lo largo del año, especialmente entre lluvias y secas.

ANTECEDENTES

Hay pocos trabajos referentes a la biología de *Lepidophyma tuxtlae*. La especie fue descrita por Werler y Shannon (1957) y no fue sino hasta 1970 que Greene (1970) publicó sobre la reproducción en esta especie y su desarrollo embrionario, describiéndola como una especie vivípara. Más adelante Bursey *et al.* (1998) estudiaron los nemátodos parásitos que se encuentran en el tracto digestivo de la especie, principalmente en el intestino grueso, identificando nemátodos del género *Raillietnema* incluyendo la nueva especie, *R. brachyspiculatum*; cuyo principal hospedero es *L. tuxtlae* de Los Tuxtlas, Veracruz.



Figura 1: Mapa de distribución potencial de *Lepidophyma tuxtlae*, (Ochoa et al., 2006).

Bezy y Camarillo (2002) incluyeron a la especie en una clave de identificación por medio de la morfología para diferenciarla de otras especies de su mismo género, y Ochoa-Ochoa et al. (2006) modelaron su área de distribución potencial que se extiende en dos zonas principales: Los Tuxtlas, Veracruz y Chimalapas, Oaxaca-Chiapas. Su presencia en Chimalapas es dudosa ya que no existen registros certeros de la especie en esta zona (Figura 1).

MÉTODO

Especie de estudio



Figura 2. Vista lateral del cráneo de *Lepidophyma tuxtlae* (Foto de "Cole Wolf", *Naturalista.mx*).

Lepidophyma tuxtlae (Werler y Shannon, 1957), es una especie de xantusido de color negro, con pequeños puntos blancos. Difiere de otros miembros del mismo género por tener tubérculos alargados en cada fila paravertebral contigua y subigual, cuatro filas de gránulos entre las series paravertebrales alargadas, tubérculos en las filas laterales verticales fuertemente diferenciadas de los gránulos adyacentes, una escama media prefrontal, la primera escama loreal más arriba que la nasal posterior, la escama sexta supralabial más larga que la séptima, solo el primer par de escamas de la barbilla en contacto medialmente, de 11 a 14 poros

femorales en una fila, de 40 a 42 escamas ventrales entre el pliegue gular y el ano y tres espirales dorsales y dos ventrales de escamas pequeñas separadas por escamas alargadas a la mitad de la cola (Werler y Shannon, 1957).

Esta especie presenta hábitos nocturnos. Se encuentra en la selva alta perennifolia, en una altitud desde el nivel del mar hasta los 1500 m. Se han encontrado individuos en troncos de árboles en descomposición cerca del suelo de la selva (Vogt et al., 1997). Es una especie vivípara con reproducción a inicios del verano, ya que Greene (1970) reportó que hembras recolectadas en junio, cerca del Lago de Catemaco contenían seis embriones en etapas terminales de maduración.

Esta especie se encuentra en la sierra de los Tuxtlas, Veracruz; la sierra de Juárez, Oaxaca; el río Coatzacoalcos, la sierra Atravesada del Istmo de Tehuantepec, Veracruz y Oaxaca y en la selva del Ocote, Chiapas. Es simpátrica con *L. flavimaculatum* en el río Coatzacoalcos y en la selva del Ocote; y con *L. pajapanense* en la sierra de los Tuxtlas y el río Coatzacoalcos (Bezy y Camarillo, 2002).

Área de estudio

El estudio se realizó en la reserva de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” de la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta se localiza a 30 km Noreste del poblado de Catemaco, con las coordenadas geográficas de 18° 34´ – 18° 36´ de latitud norte y 95° 04´ – 95° 09´ de longitud oeste, en la porción sur del estado de Veracruz. Cubre una superficie total de 644 hectáreas con una vegetación de Selva Alta Perennifolia (Figura 3). El muestreo se realizó en la sección más oriental dentro del Lote 67 de la reserva con un área de 149.53.



Figura 3. Puntos de recolecta de los ejemplares usados en este estudio dentro de la porción más oriente de la Reserva de Los Tuxtlas de la UNAM.

Trabajo de campo. Se realizaron recolectas de campo, durante los meses de julio y octubre de 2013 (temporada de lluvias) y en los meses de enero y abril de 2014 (temporada de secas) separando neonatos, juveniles y adultos. Las recolectas fueron activas principalmente durante la noche.

Los ejemplares fueron recolectados manualmente buscando bajo troncos en descomposición y debajo de rocas. A cada ejemplar se le midió la longitud hocico-cloaca (LHC), largo y ancho del cráneo y fueron pesados. Además, se registraron datos de recolecta: fecha de recolecta, coordenadas, temperatura ambiental y temperatura del “microhabitat” y humedad. Se verificó la determinación de cada ejemplar utilizando la clave de Bezy y Camarillo (2002), evitando confusiones con su congénere *L. pajapanensis*, con quien vive en simpatria.

La diferenciación de clases de edad se hizo mediante las medias: longitud hocico-cloaca y largo y ancho del cráneo. A falta de un estudio comparativo con estructura de edades, se propone considerar neonatos de 2.6 cm a 4 cm; juveniles de 4.1 cm a 6.1 cm y adultos de 6.2 en adelante, 6.2 cm fue la media mínima de hembras con huevos en su vientre.

A los ejemplares recolectados se les aplicó eutanasia con una inyección letal de anestésico directamente en el cerebro, de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana (NOM-033-SAG/ZOO-2014) y su cuerpo fue conservado en alcohol al 70%. El destino final de los ejemplares fue la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles en el Instituto de Biología de la UNAM.

Trabajo de laboratorio. En el laboratorio los ejemplares de *L. tuxtlae* fueron abiertos por un corte longitudinal en el abdomen y se extrajo el tracto digestivo desde el estómago hasta el final del intestino. Los tractos se abrieron mediante un corte longitudinal para obtener los componentes del contenido digestivo (Pérez et al., 2012). Los contenidos se observaron bajo microscopio estereoscópico y las presas o partes de éstas se separaron de acuerdo con los diferentes grupos taxonómicos.

Las presas se identificaron al grupo taxonómico más preciso posible mediante el uso de diferentes claves. Se utilizaron las claves del libro *The Ants* (Hölldobler y Wilson, 1990) y de la publicación *Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae)* (Mackay y Mackay, 1989). La determinación de los himenópteros, que fue el grupo más abundante, fue corroborada por la Dra. Gabriela Castaño y la M. en C. Alicia Rojas Ascencio en el Laboratorio de Animales 3 en la Facultad de Ciencias Los moluscos se identificaron con la clave de Fahy (2003). La identificación de los miriápodos fue asistida por el Dr. Julián Bueno Villegas del Laboratorio de Sistemática Animal, de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, los ácaros por la Dra. Blanca Estela Mejía Recamier del Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, y los arácnidos por el M. en C. Rafael Gaviño Rojas del Laboratorio de Acarología

“Anita Hoffmann”, Facultad de Ciencias, UNAM. Adicionalmente se encontraron nemátodos parásitos, los cuales fueron identificados por el Dr. Guillermo Salgado Maldonado del Instituto de Biología de la UNAM.

Debido a que muchos ejemplares del contenido estomacal se encontraron incompletos y/o desarticulados, se buscaron los ejemplares más completos que se utilizaron como modelos de comparación de las partes desarticuladas para llegar a la mejor aproximación taxonómica, y en algunos casos se asociaron las partes aisladas para reconstruir un ejemplar fragmentado. Algunos ejemplares pudieron ser identificados mediante la venación alar. Se cuantificaron los cuerpos más completos y las cabezas, alas y tórax se asociaron para reconstruir de la manera más precisa los organismos fragmentados. En caso de no encontrar restos asociables, se cuantificaron únicamente las cabezas como un ejemplar. La biomasa se calculó con una balanza analítica, después de secar el alcohol de las muestras evaporándolo con calor. En el presente trabajo se utilizará el término “biomasa” para hacer referencia el peso en seco de los remanentes de las presas.

Algunos ejemplares capturados en el segundo muestreo se encontraron con los órganos sexuales desarrollados, indicando el inicio de la temporada reproductiva de enero a abril, concordando con la temporada seca. Estos componentes se compararon con la macrofauna edáfica de la Selva Tropical de Los Tuxtlas Veracruz (Brown, et al, 2001)

Análisis estadísticos. Se identificaron las presas, la abundancia de cada presa y su frecuencia relativa, y se calculó su biomasa en peso seco. Para determinar la similitud entre los componentes de la dieta de los diferentes grupos de edad se realizó una prueba de Q de Conchran (Conover, 1999), y se realizó una prueba no paramétrica de Friedman (Friedman, 1937) para comparar la abundancia de presas por grupo de alimentos de acuerdo con su grupo de edad. También se comparó la cantidad de biomasa por presa en los diferentes grupos de edad mediante un análisis multivariante de varianza (MANOVA). Esta prueba analiza la relación entre variables de respuesta y un conjunto común de predictores categóricos (Warne, 2014). Se realizó un índice de Jaccard comparando la cantidad de presas entre

cada grupo de edad. Este análisis mide el grado de similitud entre dos grupos, independientemente del tipo de elementos que los conformen (Real, 1996).

Mediante una correlación de Pearson (Pearson, 1895) se midió la correspondencia entre el porcentaje de ocurrencia y la biomasa de las presas. Se comparó la abundancia de presas y la biomasa por grupo de alimento, con respecto a la estacionalidad (lluvias y secas) utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon (1945). Esta es una prueba que compara el rango medio de dos muestras relacionadas y determina si existen diferencias entre ellas sin requerir una distribución específica.

Se calculó la amplitud de nicho trófico con el índice de Shannon-Weiner, el cual nos indica la variedad de recursos ocupados por los diferentes grupos de edad y el porcentaje de solapamiento, el cual nos indica el uso mutuo de recursos por los diferentes grupos de edad. Finalmente se calcularon índices de Diversidad Verdadera (Jost, 2006) para comparar los valores efectivos de presas en cada grupo de edad.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 69 ejemplares de *Lepidophyma tuxtlae*, 19 neonatos, 11 juveniles y 11 adultos en la temporada de lluvias (julio-octubre de 2013), un neonato, 18 juveniles y 10 adultos en la temporada de secas (enero-abril de 2014).

La longitud hocico-cloaca mínima de los ejemplares fue de 2.6 cm mientras que la máxima fue de 7.6 cm. La temperatura promedio del microhábitat de recolecta en que se encontraron los ejemplares recolectados fue de 25.9 °C, siendo la temperatura de microhábitat un poco más alta que la temperatura ambiental externa. Los ejemplares fueron recolectados manualmente y fueron encontrados principalmente bajo troncos en descomposición y debajo de rocas. De los adultos recolectados en la temporada de secas, 10 hembras presentaron huevos en formación en su interior, con una media mínima de 6.2 cm en LHC.

En total se identificaron 616 presas componentes de la dieta, principalmente artrópodos y una especie de nemátodo parásito. La determinación taxonómica de los grupos encontrados en los contenidos estomacales se muestra en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Lista de taxones identificados como componentes de la dieta de *Lepidophyma tuxtlae*.

Phylum	Subphylum	Clase	Subclases	Orden	Familia	Género	Especie
			Oligochaeta				
Annelida		Clitellata		Crassiclitellata	Lumbricidae		
Arthropoda	Chelicerata	Arachnida		Aranae	Salticidae		
				Amblypygi			
				Opiliones			
				Pseudoscorpiones	Atemnidae	Paratemnoides	<i>Paratemnoides sp</i>
					Pholcidae	Spermophora	<i>Spermophora sp</i>
				Ricinulei			
				Scorpiones	Euescorpiidae	Plesiochactas	
			Acari	Oribatida	Arceremaidae		
					Pticoidae		
					Hermanniellidae		
				Mesostigmata	Laelapidae		
					Uropodidae		
					Olioganisidae		
				Prostigmata	Caeculidae		
	Myriapoda	Chilopoda		Geophilomorpha	Ballophilidae		
				Scolopendromorpha			
		Diplopoda		Stemmiulida	Stemmiulidae		
				Polydesmida	Sphaeriodesmidae	Sphaeriodesmus	
					Rhachodesmidae		
					Aphelidesmidae	Amplinus	<i>Amplinus bitumidus</i>
				Glomerida	Glomeridae	Glomeriodes	
				Spirobolida			
	Hexapoda	Insecta		Hymenoptera	Formicidae	Pseudomyrmex	<i>Pseudomyrmex simplex</i> <i>Pseudomyrmex boopis</i> <i>Pseudomyrmex peperi</i> <i>Pseudomyrmex gracilis</i> <i>Pseudomyrmex sp.</i>
						Crematogaster	

(Cuadro 1. Continuación)

					Camponotus	<i>Camponotus cerbrulus</i> <i>Camponotus sp.</i>
					Dorymyrmex Brachymyrmex Cephalotes	<i>Dorymyrmex insanus</i> <i>Brachymyrmex musculus</i> <i>Cephalotes scutulatus</i> <i>Cephalotes sp</i>
			Diptera	Cynipidae Ceratopogonidae Platypezidae Asilidae Psychodidae	Atrichopogon	<i>Atrichopogon sp.</i>
			Coleoptera	Curculionidae Rhyzodidae		
			Blattodea			
			Lepidoptera	Nymphalidae		
			Hemiptera	Cydnidae		
	Entognatha		Collembola	Entomobryidae	Seira	<i>Seira sp.</i>
<i>Mollusca</i>	Gastropoda	Tectipleura	Stylomatophora	Thysanophoridae	Thysanophora	<i>Thysanophora sp.</i>

El análisis de los contenidos digestivos de todos los grupos de edad indica que los grupos con mayor porcentaje de ocurrencia fueron Hymenoptera (77.21%), Acari (30.37%), Coleoptera (29.11%), Gastropoda (27.84%), Arachnida (32.35) y Myriapoda (32.35%) (Figura 4).

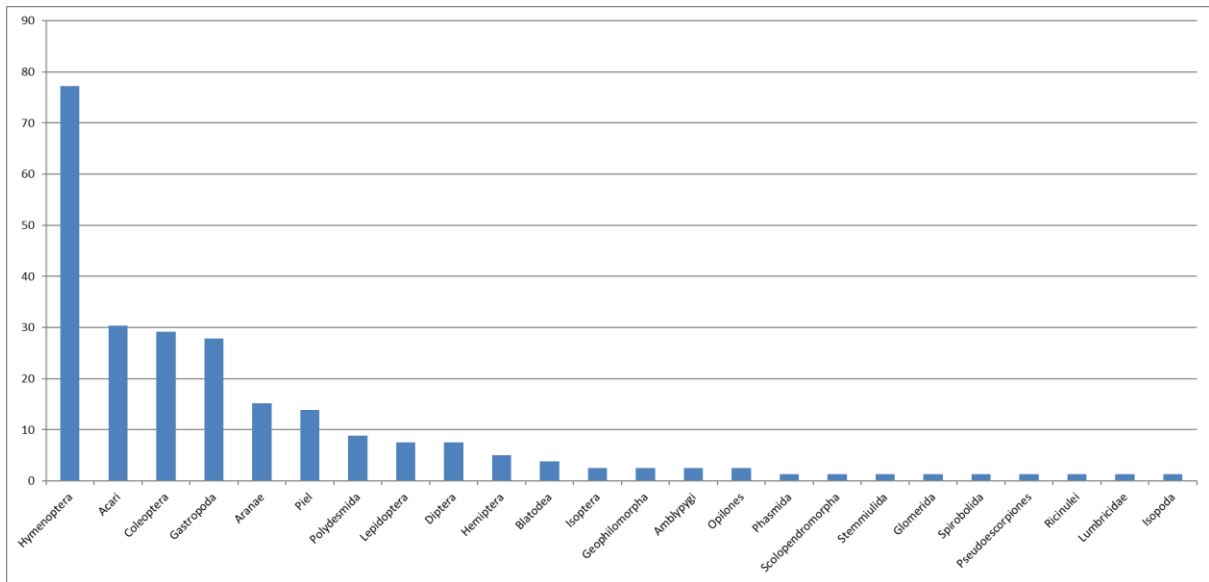


Figura 4. Gráfica que muestra el porcentaje de ocurrencia de componentes de la dieta de *Lepidophyma tuxtlae*.

En cuanto al análisis de la biomasa en seco de los componentes, los grupos más importantes fueron Hymenoptera (27.33%), Myriapoda (16.68%), Coleoptera (11.88%), Hemiptera (10.25%), Arachnida (7.9%) y Gastropoda (4.85%). También se encontraron restos de muda de su propia piel, como una estrategia para recuperar nutrientes (Bustard y Maderson, 1965) (12.75%) (Figura 5).

Diferencias entre clases de edad

La gráfica de rango-abundancia compara la cantidad de los componentes encontrados en los tractos digestivos, agrupados por los grupos de edad (Figura 6). En esta se observa que Hymenoptera es considerablemente el más consumido en las tres categorías de edad y que Gastropoda, Acari y Coleoptera son los grupos de mayor importancia en los tres grupos de edad.

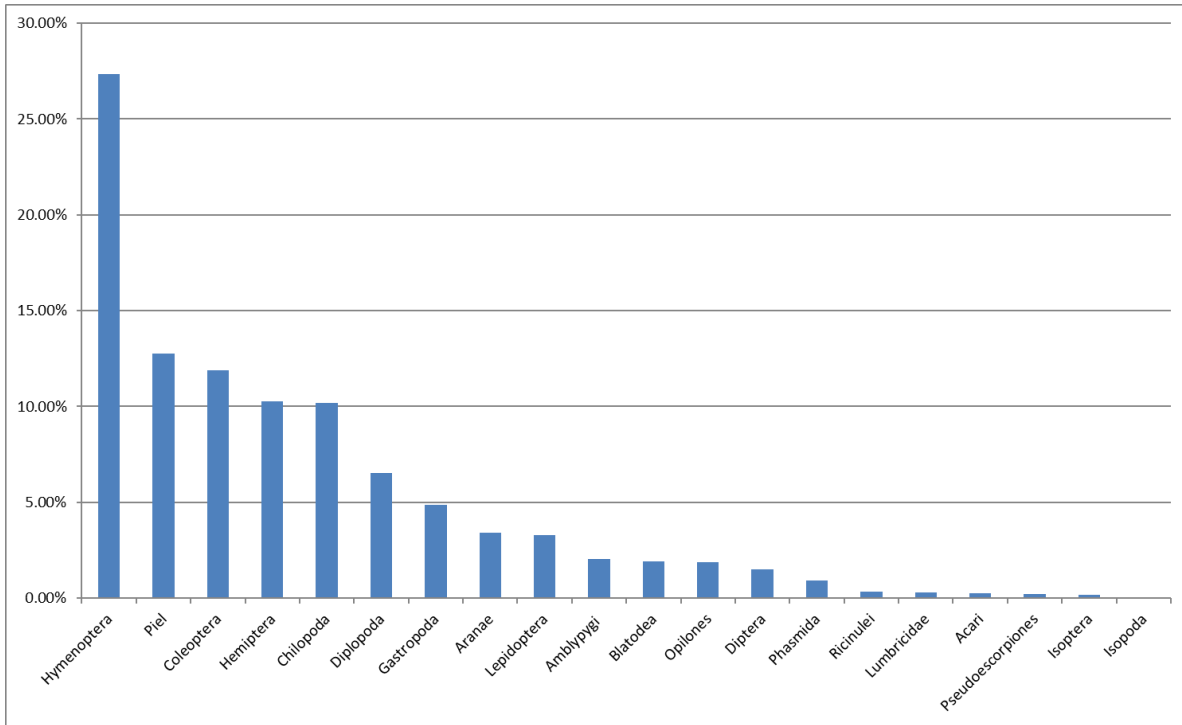


Figura 5. Gráfica que muestra los porcentajes en biomasa total de los componentes de la dieta de *Lepidophyma tuxtlae*.

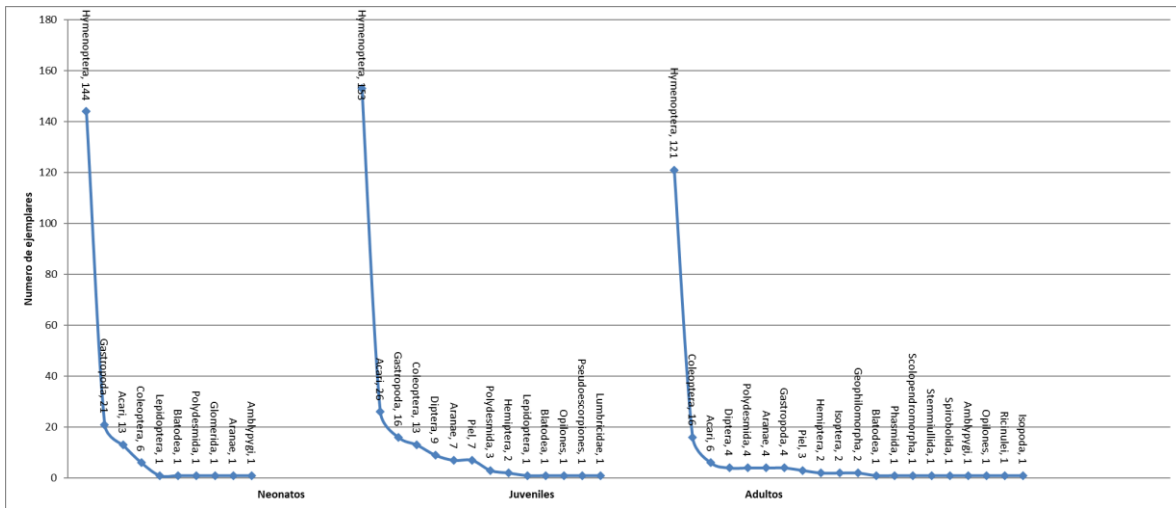


Figura 6. Gráfica de rango/abundancia de presas por grupo de edad de *L. tuxtlae*.

En el Cuadro 2 se muestra el número de presas recuperadas, y el porcentaje de ocurrencia (medido como número de individuos por presa en cada grupo de edad) y el porcentaje en la biomasa.

Cuadro 2. Órdenes de presas indicando número de presas, porcentaje de ocurrencia y porcentaje de biomasa, identificadas ordenadas por grupo de edad de *Lepidophyma tuxtlae*.

	Neonatos			Juveniles			Adultos		
	Número de ejemplares	Porcentaje de ocurrencia	Porcentaje de Biomasa	Número de ejemplares	Porcentaje de ocurrencia	Porcentaje de Biomasa	Número de ejemplares	Porcentaje de ocurrencia	Porcentaje de Biomasa
Hymenoptera	144	95.00%	59.97%	153	61.54%	33.86%	121	90.00%	16.69%
Coleoptera	6	20.00%	5.79%	13	25.64%	8.46%	16	45.00%	15.41%
Hemiptera	0	0.00%	0.00%	2	5.13%	0.42%	2	10.00%	19.30%
Lepidoptera	4	50.00%	3.22%	1	2.56%	0.21%	3	20.00%	5.46%
Blattodea	1	50.00%	2.70%	1	2.56%	1.43%	1	5.00%	2.08%
Phasmida	0	0.00%	0.00%	0	0.00%	0.00%	1	5.00%	1.69%
Isoptera	0	0.00%	0.00%	1	0.00%	0.21%	2	10.00%	0.17%
Diptera	0	0.00%	0.00%	9	10.26%	1.95%	4	10.00%	1.47%
Chilopoda	0	0.00%	0.00%	0	0.00%	9.57%	3	10.00%	5.60%
Diplopoda	3	0.00%	15.19%	3	0.00%	1.39%	6	5.00%	15.34%
Acari	13	0.00%	0.51%	26	0.00%	0.42%	6	5.00%	0.05%
Aranae	1	50.00%	0.13%	7	7.69%	1.01%	4	15.00%	5.72%
Amblypygi	1	50.00%	0.51%	0	0.00%	0.00%	1	0.00%	3.77%
Opiliones	0	0.00%	0.00%	1	0.00%	1.32%	1	5.00%	2.63%
Pseudoscorpiones	0	40.00%	0.00%	1	28.21%	0.56%	0	25.00%	0.00%
Ricinulei	0	50.00%	0.00%	0	17.95%	0.00%	1	20.00%	0.63%
Gastropoda	21	50.00%	9.01%	16	0.00%	8.49%	4	5.00%	1.55%
Lumbricidae	0	0.00%	0.00%	1	2.56%	0.77%	0	5.00%	0.00%
Isopoda	0	0.00%	0.00%	0	2.56%	0.00%	1	0.00%	0.07%
Piel	1	0.00%	2.96%	7	0.00%	30.38%	3	5.00%	2.37%

La prueba de Q de Cochran mostró diferencias significativas entre el porcentaje de presas capturadas por los diferentes grupos de edad ($p = 0.019$). La diferencia significativa se encontró entre los neonatos y adultos ($p = 0.012$). En la siguiente lista se observa los grupos exclusivos de cada categoría de edad, siendo la categoría de adultos la que tiene mayor cantidad de grupos exclusivos.

Cuadro 3. Grupos exclusivos de presas por categoría de edad.

Neonatos	Juveniles	Adultos
Glomerida	Pseudoscorpiones	Phasmida
		Geophilomorpha
		Scolopendromorpha
		Stemmiulida
		Spirobolida
		Ricinunlei
		Isopoda

La prueba de Friedman comparando la cantidad de presas consumidas por los grupos de edad demostró que hay una diferencia significativa en cuanto a cantidad de presas en los grupos de edad ($p = 0.0210$). Se encontraron diferencias significativas entre el número de presas consumidas entre Neonatos y Juveniles ($p = 0.0180$).

Los resultados de MANOVA comparando la biomasa de las presas por grupo de edad encontró que no hubo una diferencia significativa en la biomasa consumida por los grupos de edad con excepción de los coleópteros donde son un alimento más importante en los adultos que en los neonatos (Figura 7). Para tener una respuesta más detallada se realizó una prueba de Kruskal-Wallis en el cual se encontró una significancia de $p = 0.026$ entre la masa de los coleópteros consumidos por neonatos y adultos.

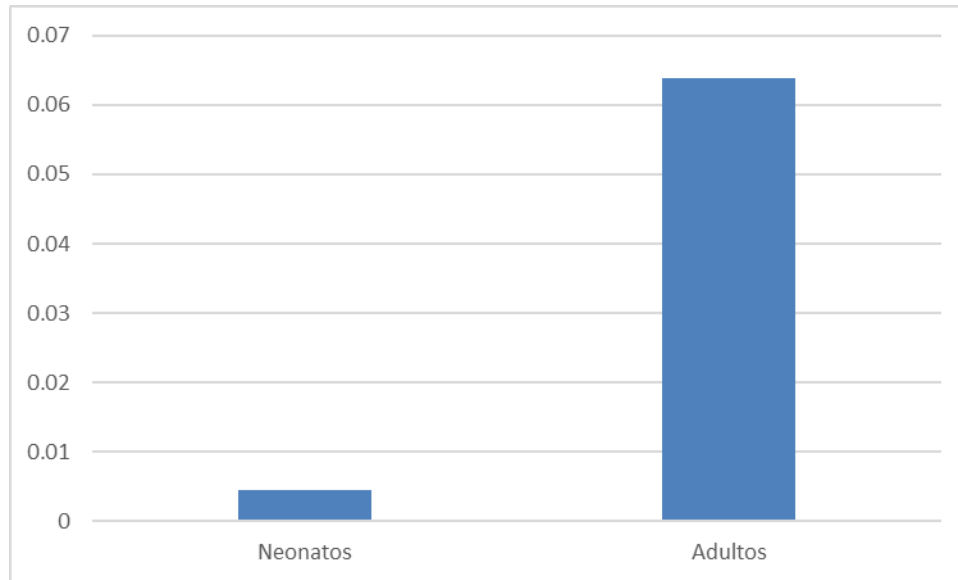


Figura 7. Gráfica que ilustra la biomasa en gramos de los coleópteros consumidos por neonatos y adultos de *L. tuxtlae*.

La correlación de Pearson mostró una relación entre el porcentaje de ocurrencia y la biomasa de las presas en cada grupo de edad, siendo 0.876 en neonatos ($p < 0.001$), 0.725 en juveniles ($p < 0.001$) y 0.619 en adultos ($p = 0.002$), mostrando una disminución en el índice de correlación en el grupo de mayor edad. Todas las correlaciones son significativas.

Comparando la cantidad de presas entre cada grupo de edad mediante un análisis de Jaccard se observó que los grupos neonatos y juveniles son más parecidos entre sí (Similitud 0.6) que el grupo de edad de adultos.

Amplitud y solapamiento de nicho.

Según el índice de Shannon-Weiner la amplitud de nicho más grande fue la de los adultos con $H' = 1.48$, seguida de los juveniles con $H' = 1.452$ y neonatos $H' = 0.987$. El solapamiento de nicho trófico de los tres grupos de edad fue alto (Cuadro 4), especialmente en los grupos juveniles-adultos con un 92.2%, mientras que en los grupos neonatos-juveniles fue de 82.5% y neonatos-adultos de 88.1%.

Cuadro 4. Porcentaje de solapamiento de nicho trófico en los grupos de edad.

	Neonatos	Juveniles	Adultos
Neonatos			
Juveniles	0.825172		
Adultos	0.8812405	0.92207801	

De acuerdo con los índices de diversidad verdadera (Cuadro 5) el grupo de edad con más riqueza de presas fue adultos, mientras que el grupo de los neonatos presentó la menor riqueza. También, las presas comunes fueron menos en los neonatos, mientras que en juveniles y adultos tuvieron un valor muy similar. El grupo de juveniles destaca con mayor cantidad de especies abundantes.

Cuadro 5. Índices de diversidad verdadera.

		Neonatos	Juveniles	Adultos
Riqueza	q = 0	10	15	20
Presas comunes	q = 1	2.54	4.27	4.28
Cantidad de presas abundantes	q = 2	1.71	2.41	2.13

Diferencias entre estaciones lluvias y secas.

La prueba de Wilcoxon para determinar diferencias de las presas de acuerdo con la estacionalidad, lluvias y secas, demostró que no hay una diferencia significativa en cuanto a la abundancia de cada tipo de presas capturadas en las estaciones de lluvia y seca ($p = 0.128$).

En la siguiente gráfica de rango abundancia (Figura 8) se observan las diferencias en cuanto la cantidad de presas capturadas en las temporadas de lluvia y de seca. La mayor diferencia se encuentra en la cantidad de himenópteros consumidos, la cual es notablemente mayor en la temporada de lluvia.

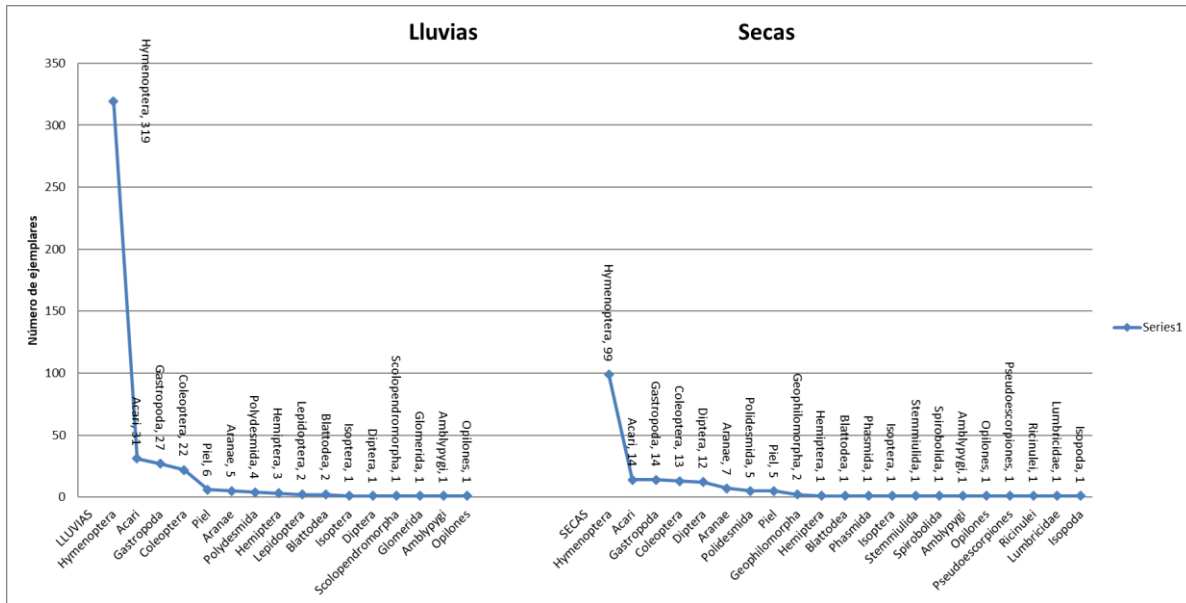


Figura 8. Gráfica donde se ilustra la abundancia del consumo de presas en las temporadas de lluvias y secas.

Para comparar la biomasa de las presas capturadas en lluvias y secas también se realizó una prueba de Wilcoxon, demostrando que no hay una diferencia significativa entre estas ($p = 0.4984$).

Relación del tamaño de la presa con el tamaño del depredador. La biomasa de las presas está directamente relacionada con el tamaño de los depredadores ($r = 0.561$; $p < 0.001$); es decir, una lagartija de mayor tamaño se alimenta de presas más grandes; sin embargo, en algunos casos hay una tendencia lineal entre la masa de las presas con relación al tamaño de los depredadores (Cuadro 5)

Cuadro 5. Valores de correlación y significancia entre la biomasa de las presas de *L. tuxtlae* y el tamaño (LHC) de los ejemplares recolectados

	r	p
Hymenoptera	0.1960702	0.106
Coleoptera	0.36850945	0.002
Hemiptera	0.23345771	0.054
Lepidoptera	0.14903483	0.222
Blattodea	0.04235176	0.73
Phasmida	0.18828737	0.121
Isoptera	0.04933509	0.687
Diptera	0.08878256	0.468
Diplopoda	0.25194408	0.037
Chilopoda	0.1102571	0.367
Acari	-0.12325785	0.313
Aranae	0.27959767	0.02
Amblypygi	0.11292856	0.356
Opiliones	0.12417383	0.309
Pseudoscorpiones	-0.048093	0.695
Ricinulei	0.12464651	0.308
Gastropoda	0.05366086	0.661
Lumbricidae	0.00645632	0.958
Isopoda	0.12464651	0.308

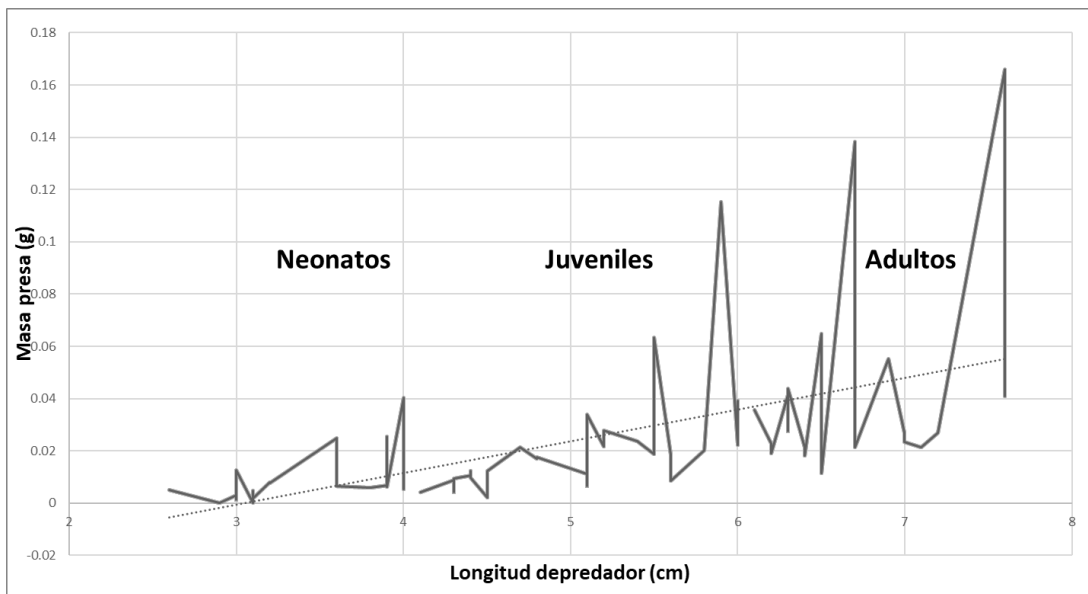


Figura 9. Relación entre la biomasa en gramos de la presa con el tamaño del depredador, por grupo de edad.

Comparación de las presas encontradas con la diversidad de la macrofauna edáfica de Los Tuxtlas.

El porcentaje de ocurrencia de las presas que conforman la dieta de *L. tuxtlae* comparado con el porcentaje de abundancia de la macrofauna edáfica (Brown, *et al*, 2001) mediante una prueba de Wilcoxon no mostro diferencias significativas ($p=0.7695$) (Figura 10).

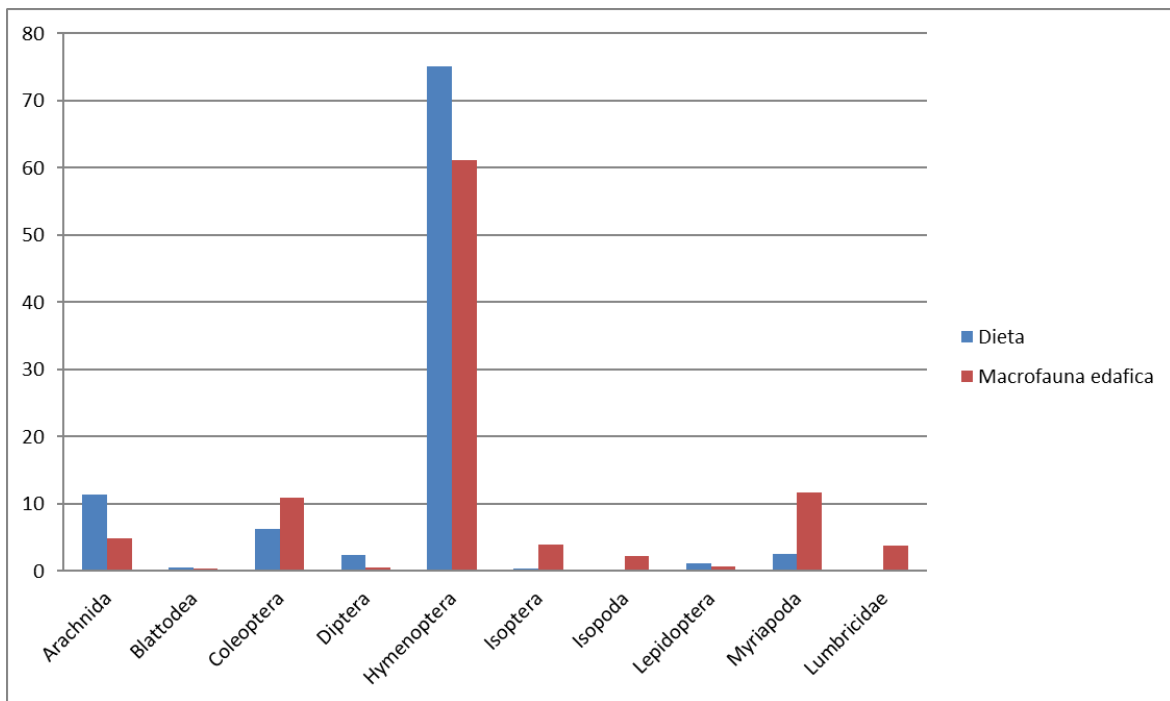


Figura 10. Gráfica que representa la comparación entre los porcentajes en la dieta con los porcentajes de abundancia en la macrofauna edáfica de la Selva Tropical de Los Tuxtlas Veracruz (Brown, *et al*, 2001)

DISCUSIÓN

Este estudio constituye el primer trabajo sobre la dieta de *Lepidophyma tuxtlae* y uno de los pocos trabajos sobre la biología de esta especie. Con la información obtenida es posible contribuir con el estudio de la historia de vida de esta especie.

Se identificaron un total de 45 taxones, predominantemente artrópodos, que constituyen el nicho trófico esencial de *L. tuxtlae* en estado natural. En su mayoría está compuesta por insectos de los cuales destacan himenópteros y coleópteros.

Además, son importantes los quelicerados y miriápodos. También los gasterópodos, como caracoles terrestres, forman parte importante de la composición del nicho trófico de esta especie. Estos animales son considerados parte de la macrofauna de suelo; diplópodos, hormigas y lombrices son los principales grupos que intervienen en la fragmentación y consumo de material vegetal en estos ecosistemas (Álvarez-Sánchez y Naranjo-García, 2003).

Los resultados de porcentajes de ocurrencia de la dieta de *L. tuxtlae* indican que esta especie aprovecha presas de la mayoría de los grupos taxonómicos que conforman la macrofauna edáfica en Los Tuxtlas (Brown et al., 2001); sin embargo, en el estudio mencionado no se incluyen a los moluscos como una parte importante de la macrofauna edáfica de la región de Los Tuxtlas.

Los himenópteros son el grupo de presas más importantes de *L. tuxtlae*, tanto en cantidad (77.21%) como en biomasa (27.33%). Dentro de la macrofauna edáfica, las hormigas son siempre uno de los grupos más abundantes y diversos (Delabie y Fowler, 1995). En este estudio se identificaron dos familias, seis géneros y ocho especies de hormigas presentes en los contenidos digestivos de *L. tuxtlae*, siendo este el principal grupo presa de esta especie, muy probablemente porque es el grupo que representa una mayor densidad dominando las comunidades macrofaunísticas del suelo (Brown et al., 2001); adicionalmente que el resto de los grupos presa coinciden directamente con esta relación con respecto a la densidad en la fauna de suelo.

Considerando toda esa información se puede afirmar que *L. tuxtlae* es una especie generalista, alimentándose directamente de las presas que le ofrece su hábitat inmediato.

L. tuxtlae comparte el área con otras lagartijas, como *Anolis barkeri*, la cual también se considera que tiene una dieta generalista, sin embargo, la diversidad de presas difiere debido a que tienen hábitos de vida distintos, teniendo nichos tróficos muy diferentes (Villela, et al. 2019).

Con los datos obtenidos sobre la composición de la dieta (presencia y ausencia de presas y la cantidad de presas) puede considerarse que los grupos de edad neonatos, juveniles y adultos conforman nichos tróficos distintos; sin embargo,

esto no ocurre comparando las biomásas, en el cual no hubo diferencias significativas entre los tres grupos. La diversidad del alimento consumido está en relación de varios factores como su disponibilidad, el tamaño de los depredadores (grupo de edad) y la biomasa de las presas (Méndez et al., 1992).

Los datos obtenidos comparando la cantidad de presas y su biomasa entre las temporadas de lluvia y seca nos indican que no hubo diferencias significativas lo cual sugiere una estabilidad en las poblaciones del ecosistema de hojarasca a través del año. Esta especie tiene el hábito de la dermatofagia como una estrategia para recuperar nutrientes como algunas proteínas y la vitamina D (Bustard y Maderson, 1965). Este hábito no había sido descrito para el género en vida libre (Weldon et al. 1993). En el tracto digestivo del 8.8% de los ejemplares estudiados se encontró la presencia de nemátodos parásitos de la especie *Raillietnema brachyspiculatum* concordando con lo descrito por Bursey et al. (1998).

CONCLUSIONES

1. Debido a la diversidad de componentes encontrados en los contenidos digestivos en *L. tuxtlae* podemos afirmar que ésta es una especie generalista, alimentándose directamente de los recursos que le ofrece el hábitat.
2. La composición de la alimentación no cambia en función de la temporada del año, no se encontraron diferencias significativas.
3. Existen diferencias significativas en los componentes de la alimentación de los diferentes grupos de edad, de esta manera podemos afirmar que cada grupo conforma un nicho trófico diferente.
4. La biomasa de las presas identificadas está directamente relacionada con el tamaño del depredador, permitiéndole un acceso a presas más voluminosas a los depredadores de mayor talla.
5. El nicho trófico de *L. tuxtlae* está principalmente formado por macrofauna edáfica, siendo los artrópodos las presas más abundantes.
6. Los himenópteros, especialmente la familia Formicidae son la principal fuente de alimento de *L. tuxtlae* durante todo el año y en todas las clases de edad.

Referencias

- Aun, L., Martori, R. y Rocha, C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmanii* (Squamata: Tropicuridae) en un agroecosistema del Sur de Córdoba, Argentina. Cuadernos de Herpetología, 13 (1-2): 69-80.
- Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. 2003. Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, A.C., Facultad de Ciencias e Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 302 p.
- Bea, A., y Vigil, F. B. 1988. Nota sobre la alimentación de " *Vipera latastei*" Boscá, 1878 (Reptilia, Viperidae). Munibe Ciencias Naturales. Natur zientziak, 40: 121-124.
- Bellairs, A. y Attridge, J. 1975. Los Reptiles. Ediciones Blume, Madrid, España. 261 pp.
- Belloq, M. I. (2000). A review of the trophic ecology of the Barn Owl in Argentina. Journal of Raptor Research, 34(2), 108-119.
- Bezy, R. L. y Camarillo, J. L. 2002. Systematics of Xantusiids lizards of the genus *Lepidophyma*. Serial Publications of The Natural History Museum of Los Angeles County, 493, 1-41.
- Brown, G. G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patrón, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle, V. Ordaz y Rodríguez, C. 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. Acta Zoológica Mexicana (n.s.). Número Especial 1: 79–110.
- Burse, C. R., Goldberg, S. R., Salgado-Maldonado, G., y Mendez-de La Cruz, F. R. 1998. *Raillietnema brachyspiculatum* sp. n. (Nematoda: Cosmocercidae) from *Lepidophyma tuxtlae* (Sauria: Xantusiidae) from Mexico. Journal Helminthological Society. Washington. 65, 164-168.
- Bustard, H. R. y Maderson, P. F. A. 1965. The eating of shed epidermal material in squamate reptiles. Herpetologica, 21:306-308.
- Conover, W. J. (1999), Practical Nonparametric Statistics (3rd ed.), New York: Wiley.
- Cooper, W. E. 2000. Chemical discrimination of potential food items by a Xantusiid lizard, *Lepidophyma flavimaculatum*. Journal of Herpetology, 43(2): 323-325.

- Delabie, J. H. C. y Fowler, H. G. 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. *Pedobiologia*, 39: 423-433.
- Durtsche, R. D. (2000). Ontogenetic plasticity of food habits in the Mexican spiny-tailed iguana, *Ctenosaura pectinata*. *Oecologia*, 124(2), 185-195.
- Fahy, N. E. 2003. Clave de géneros de moluscos terrestres mexicanos usando caracteres conquiológicos. *Revista de Biología Tropical*, 51: 474-478.
- Friedman, M. 1937. The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance. *Journal of the American Statistical Association*, 32 (200): 675–701.
- Greene, H. W. 1970. Reproduction in a Mexican Xantusiid Lizard, *Lepidophyma tuxtlae*. *Journal of Herpetology*, 4: 85-87.
- Goldberg, S.R. 2009. Reproduction in the Yellow-spotted night lizard, *Lepidophyma flavimaculatum* (Squamata, Xantusiidae), from Costa Rica. *Phyllomedusa*, 8 (1): 59-62.
- Grosman, F., Gonzalez, G., Sanzano, P. y Agüería, D. 2002. Alimentación, nichos tróficos y competencia interespecífica de peces de la laguna de Monte, Argentina. In, *Actas del Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura CIVA 2002* (pp. 129-140).
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B. y Irschick, D. J. 2006. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3), 443-454.
- Hölldobler, B. y Wilson, E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press. Pp. 5-141.
- Hutchinson, G. E. 1957. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. Concluding remarks, 22: 415-427.
- Janzen, D. H. y Wilson, D. E. 1991.. *Historia Natural de Costa Rica*. San José, Editorial de la Universidad de Costa Rica, 100-102.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–375.

- Krebs, J. R. y Davies, N. B. (1993). An Introduction to Behavioural Ecology. Wiley-Blackwell. Pp. 654.
- Mackay, W. P. y Mackay, E. (1989). Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). Pp. 1-82, in, Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales, Oaxtepec. Sociedad Mexicana de Entomología.
- Mautz, J. W. y López, W. F. 1978. Observations on the activity and diet of the cavernicolous lizard *Lepidophyma smithii* (Sauria: Xantusiidae). *Herpetologica*, 34 (3): 311-313.
- Mautz, W. J., y Nagy, K. A. (2000). Xantusiid lizards have low energy, water, and food requirements. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(4), 480-487.
- Méndez de la Cruz, F., Casas-Andreu, G. y Villagran-Santa Cruz, M. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *The Southwestern Naturalist*, 37(4): 349.
- Ochoa-Ochoa, L., Flores-Villela, O., García-Vázquez, U., Correa-Cano, M., & Canseco-Márquez, L. (2006). Áreas potenciales de distribución de la herpetofauna de México. Especie: *Lepidophyma tuxtlae*. Proyecto DS009: Áreas potenciales de distribución y GAP análisis de la herpetofauna en México. CONABIO, México.
- Pérez, J., Echevarrías, L. Y., Álvarez, S. C., Vera, A., Alarcón, J. G., y Andía, M. 2012. Ecología trófica de la lagartija *Stenocercus modestus* (Squamata: Tropiduridae) en una zona urbana, Lima, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 19(3): 323-326.
- Pearson, K. 1895. Note on regression and inheritance in the case of two parents. *Proceedings of the Royal Society of London*, 58: 347-352.
- Real, R. y Vargas, J. M. 1996. The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic Biology*, 45(3): 380-385.
- Schoener, W. T. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-726.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-

Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-
Lista de especies en riesgo. México, D.F.: Secretaría de Medio Ambiente y
Recursos Naturales.

- Telford, S. R. y H. W. Campbell. 1970 Ecological observations on an all female population of the lizard *Lepidophyma flavimaculatum* (Xantusiidae) in Panama. *Copeia*, 1970 (2): 379-381.
- Villela, O. A. F. 2019. Dietary analysis of three species of the genus *Anolis* (Sauria: Dactyloidae) In Los Tuxtlas, Veracruz, México *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 2(01), 26-30.
- Vogt, R. C., Villareal, B. J. L., y Pérez-Higareda, G. 1997. Lista Anotada de Anfibios y Reptiles. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 507-528.
- Warne, R. T. 2014. A primer on multivariate analysis of variance (MANOVA) for behavioral scientists. *Practical Assessment, Research and Evaluation*, 19 (17): 1–10.
- Weldon, P. J., Demeter, B. J. y Rosscoe, R. 1993. A survey of shed skin-eating (Dermatophagy) in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology*, 27 (2): 219-228.
- Wennergren, U. y Landin, J. 1993. Population growth and structure in a variable environment. *Oecologia*, 93(3): 394-405.
- Werler, J. y Shannon, F. 1957. A new genus of lizard "*Lepidophyma*" from Veracruz, México, *Herpetologica*, 13(2): 119-122.
- Wilcoxon, F. 1945. Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics*, 1: 80-83.
- Zug, G.; Vitt, L. y Caldwell, J. 2001. *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles. Second edition. Academia Press. USA. 630 pp.*