



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

TERMORREGULACIÓN Y COMPORTAMIENTO FORRAJERO DE  
*PHRYNOSOMA ORBICULARE* EN EL ARENAL, NICOLAS ROMERO, EDO. DE  
MÉXICO.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

**Biól. SANDRA FABIOLA ARIAS BALDERAS**

**Director de Tesis:** Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz

**Comité Tutorial:** Dra. Ma. Del Coro Arizmendi Arriaga

Dr. José Jaime Zúñiga Vega

MEXICO, D.F.

2011



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.



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de febrero de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **ARIAS BALDERAS SANDRA FABIOLA** con número de cuenta **400008534** con la tesis titulada **"Termorregulación y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en El Arenal, Nicolás Romero, Estado de México"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente: DR. JOSE JAIME ZÚNIGA VEGA  
Vocal: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO  
Secretario: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA  
Suplente: DRA. MA. DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
Suplente: DR. JULIO ALBERTO LEMOS ESPINAL

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 4 de abril de 2011.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS.**

**Al Posgrado en Ciencias Biológicas por permitir formarme en el campo de la Investigación y la Ciencia.**

**Al CONACYT por el apoyo de beca brindado para la realización y término de los estudios de Posgrado, con el número de becario 225416.**

**Agradezco infinitamente al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por su invaluable apoyo, motivación, consejos, sencillez y honestidad con la cual dirigió el presente trabajo de tesis, así como por la desinteresada amistad que me ha brindado y que sabe es igualmente correspondida.**

**Al Dr. Jaime Zúñiga Vega por las atinadas observaciones y consejos durante el proceso y termino de la presente.**

**A la Dra. Ma. del Coro Arizmendi Arriaga por el apoyo y las sugerencias otorgadas durante la realización de la tesis.**

**Al Dr. Sergio Cházaro Olvera por los comentarios hechos para mejorar el escrito final.**

**Al Dr. Julio A. Lemos Espinal por su valiosa contribución, así como las sugerencias y consejos atinados al escrito final.**

**Al Dr. Andrés García Aguayo por los consejos y comentarios acertados al trabajo final.**

**De igual manera quiero agradecer de manera muy especial a Alfonso Hernández Ríos por todo el apoyo brindado en campo, por compartir momentos especiales en vida (la gestación de mi bebé). Gracias por tu amistad.**

**A mis amigos Diego Chaparro y Juan Carlos Navarro por todo el apoyo que me han dado, por no dejarme claudicar en el empeño de continuar mis estudios de Posgrado. Gracias Diego por la ayuda brindada para el manejo de los gráficos y a ti Juanito por tus consejos y sugerencias, gracias amigos por enseñarme de manera sencilla lo valioso de hacer ciencia.**

**A mis amigos del Vivario: Felipe Correa, Raúl Rivera, Librado Cordero y Eduardo Cid por el apoyo brindado durante el trabajo de tesis, gracias por impulsarme a mejorar día a día. En especial a Felipe por la confianza y la oportunidad brindadas para la realización de la presente.**

**Gracias también a todos los chicos del Ajolotario por todo el apoyo recibido y porque se que cuento con ustedes, especialmente agradezco a Chucho (Juan), por la ayuda brindada para mantener la colonia de ajolotes, también a Marlen, Fernando, Jhonatan, Isabel, Renato, Ivan, Manuel y Mónica por el gran equipo de trabajo que formamos.**

## **DEDICATORIAS**

**A mi hijo Santiago Isaac.**

**Porque tú más que nadie compartiste conmigo este paso.**

**Por ser mi motivación más grande...**

**...y porque has llenado de dicha mi vida. Te amo.**

**A José Antonio Pérez.**

**Por ser mi cómplice durante este tiempo.**

**Por tu apoyo, comprensión y cuidados.**

**Por ser el compañero de mi vida y mi complemento ideal.**

**Con todo mi amor.**

**A mi madre y padre.**

**Porque yo sé que siempre cuento con ustedes.**

**Mamá por tu invaluable ayuda.**

**Por querer tanto a Santi y velar por él.**

**Por todo su amor, paciencia y cariño, millones de gracias.**

**A mis hermanos.**

**Porque sin quererlo me impulsan a dar más de mi.**

**Por todo su cariño y amor.**

**Porque lo vivido juntos ha sido un deleite...**

**...un mosaico de sazón y sabor.**

## ÍNDICE.

Resumen .....	VII
Abstract .....	VIII
<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
Antecedentes y características de la especie.....	2
<b>HIPÓTESIS .....</b>	<b>7</b>
<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>8</b>
<b>MATERIAL Y MÉTODO .....</b>	<b>9</b>
Descripción de la especie de estudio .....	9
Área de Estudio .....	11
Trabajo de Campo .....	14
Trabajo de Laboratorio ..	15
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>18</b>
Temperaturas en Campo y Laboratorio .....	18
Índices de Eficiencia Térmica .....	19
Movimientos y estrategia de forrajeo intraespecífica .....	23
Forrajeo interespecífico de <i>Phrynosoma orbiculare</i> .....	25
Conductas intraespecíficas .....	25
Relación entre índices .....	27
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>28</b>
Análisis de temperaturas e índices de eficiencia .....	28
Análisis de la estrategia de forrajeo .....	31
Relación entre índices .....	33
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>35</b>
<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>36</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>43</b>
Anexo I .....	43
Anexo II .....	44

## RESUMEN

Durante varios años se han determinado los cambios estacionales en los niveles de actividad, reproducción, y termorregulación de algunas especies de lagartijas en ambientes con diversas condiciones climáticas. Sin embargo, esto se ha hecho en general para especies de ambientes tropicales dejando de lado especies de ambientes templados o fríos. Animales ectotérmicos como las lagartijas, se encuentran distribuidas desde elevaciones y latitudes altas, donde pueden estar limitadas por el ambiente térmico del lugar pero algunas especies son capaces de compensar mediante la conducta ciertas desventajas en lugares más fríos.

Especies del género *Phrynosoma* tienen una amplia distribución, ocupando hábitats muy diversos y con climas, topografías y tipos de vegetación diferentes, que provocan una gran variedad de respuestas en cuanto a su período de actividad y termorregulación, dos factores que están muy ligados a su comportamiento. Los lacertilios se han catalogado como termoconformistas, cuando mantienen temperaturas similares a las de su hábitat; o de comportamiento termoregulador, cuando cambian su temperatura dependiendo de las condiciones ambientales. Por otra parte, la conducta asociada a las actividades de alimentación y los mecanismos que emplean, como el período de actividad y el tiempo de termorregulación, se consideran como aspectos importantes en su historia de vida, puesto que están fuertemente relacionadas a la selección del hábitat.

Diversos trabajos han tratado de responder a cuestiones sobre depredación y las estrategias para la captura de presas. En cuanto a lagartijas, se han caracterizado como forrajeras al acecho (sit and wait) o forrajeras activas, en base a los métodos de búsqueda de sus presas. Por lo que, en este trabajo se compararon requerimientos térmicos, la eficiencia de la termorregulación y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en las diferentes etapas de desarrollo y entre estaciones (secas y lluvias).

Se realizaron salidas mensuales al área de estudio, partiendo del mes de Junio de 2009 a Agosto de 2010, se observó y dio seguimiento directo al mayor número de organismos encontrados durante el período de muestreo, no perdiendo detalle de sus movimientos, finalizando el período de observación se procedió a la captura del organismo para la parte de termorregulación y se tomaron los datos de temperatura corporal, ambiental y de sustrato siguiendo el protocolo de Hertz, Huey and Stevenson, (1993) y se procedió a marcar a los individuos. Se utilizaron Análisis de Varianza (ANOVA), de una y dos vías para conocer si había diferencias entre estaciones y sexo/edad. Cuando los datos no cumplieron las características de datos paramétricos, se utilizaron pruebas de Kruskal Wallis. Se obtuvo una N=57 individuos, los cuáles mostraron una T<sub>c</sub> promedio de 32.4±4.1°C. Las temperaturas preferidas para la época de secas se fue en promedio de 33.5°C y los individuos de *Phrynosoma* alcanzaron temperaturas corporales de 37.2°C como máximo, para la época lluviosa registraron temperaturas corporales de 38.2°C y la temperatura que seleccionaron en laboratorio fue de 33°C, por lo que es de notarse que las temperaturas en campo llegan a mantenerse por encima de las que seleccionan en el gradiente térmico en laboratorio y también en las que el ambiente les provee.

En cuanto a comportamiento forrajero se tuvo una observación total de 1710 minutos, donde 57 individuos fueron observados contando crías, jóvenes y adultos. La especie se caracterizó por ser una especie con estrategia de forrajeo al acecho presentando movimientos frecuentes pero muy cortos de acuerdo a la clasificación de la estrategia de forrajeo para lagartijas, existieron diferencias significativas entre los machos con respecto a los jóvenes y las crías en el período de secas, mientras que para la época lluviosa todas las edades muestran un comportamiento similar no encontrándose diferencias entre los grupos. Se presentaron diez conductas que definieron la actividad de la especie, así como tres relaciones positivas entre las variables manejadas como es el caso de MPM (Movimientos por minuto) vs. PTM (Porcentaje de Tiempo en Movimiento), MPM vs. TA (Tasa de Alimentación) y PTM vs. TA.

## ABSTRACT

The environmental conditions determined the activity periods, reproductive season, and thermoregulation of lizards. Nevertheless, this issues has been studied mainly in tropical species and few contributions are found in reptiles from temperate or cold environments. Ectothermic animals, as lizards, are distributed whithin diverse elevations and latitudes. Lizards are limited by the local thermal environment, nevertheless, some species compensate harsh environments behavioraly.

*Phrynosoma* presents wide distribution, occupying diverse habitats, climates, topographies and different types of vegetation, aquiring a variety of behaviours as its activity period or thermoregulation. Lizards have been categorized as thermoconformers, when they maintain temperatures similar to those of its habitat; or thermoreguladors, when achive different temperatures from the environment. On the other hand, the behaviour associated to the feeding activities and the mechanisms that they use, like the period of activity and the time of thermoregulation, are considered important aspects in their life history, since are strongly related to the selection of the habitat.

Diverse studies have been addressing questions on predation. Whitin the lizards the strategies have been described as ambush (sit and wait) or active foraging, based on the way of searching for their preys. Therefore, this study address the thermal requirements, thermoregulation efficiency and foraging behaviour in a population of the high elevation horned lizard, *Phrynosoma orbiculare* according to different stages of development (juveniles and adults) considering dry or rainy season. Monthly samples were obtained from the study area, from June 2009 to August 2010, were observed and given direct pursuit to the greater number period of observation the organism. After collecting each lizard, I took the corporal, substrate and environmental temperature according to Hertz, Huey and Stevenson 's protocol, (1993) and was marked. Analyses of Varianza were used (ANOVA), of one and two way to describe differences between seasons and sex/stages. When the data did not fulfill the the assumptions of parametric data, tests of Kruskal Wallis were used. Average Tc was  $32.4 \pm 4.1^{\circ}\text{C}$  (N = 57), Tc during the dry season was  $33.5^{\circ}\text{C}$  with maximum of 37.2 whereas during the rainy season was  $38.2^{\circ}\text{C}$ . Selected temperature in the laboratory was  $33^{\circ}\text{C}$ . Is important to notice that select temperature was lower than the field body temperatures.

To describe the foraging behavior I spend 1710 minutes of observation in 57 individuals (including young and adults). *P. orbiculare* was characterized whitin the ambush strategy as displaying short frequent movements. Nevetheless, significant differences were found between males and young lizards and the young in dry season, whereas for the rainy season all the stages show a similar behaviour as not differences were found. Ten different behaviours were classified in the species, and I found three positive relations between the described behaviours: MPM (Movements per minute) vs. PTM (Percentage of Time in Movement), MPM vs. F (Feeding) and PTM vs. F.

## INTRODUCCIÓN

En las zonas boscosas, la variación de la estacionalidad ambiental, el período e intensidad de las lluvias, así como la temperatura y la humedad, tienen efectos importantes en la biología, actividad y conducta de las especies animales, principalmente a través de la fluctuación estacional en la disponibilidad de los recursos y en las condiciones climáticas (Lister, 1980; Russell, 1980; Bell, 1982; Leighton y Leighton, 1983; Wolda, 1988; Almond, 1991; Duellman, 1995; Duellman y Thomas, 1996). Esto puede verse reflejado en los reptiles de comunidades boscosas, donde la latitud y altitud afectan principalmente la biología reproductiva, debido a que estos factores influyen de manera directa en la temperatura corporal y la actividad de estos organismos (Guillette, 1993; Zug *et al.*, 2001).

Durante varios años se han determinado los cambios estacionales en los niveles de actividad, reproducción, y termorregulación de algunas especies de lagartijas y otros vertebrados en ambientes con diversas condiciones climáticas (e.g. Ceballos, 1990; Beck y Lowe, 1991; Lister y García, 1992; Casas-Andreu y Gurrola-Hidalgo, 1993; Valtierra-Azotla, 1996; García, 1996, 2003; Valenzuela y Ceballos, 2000; Gienger *et al.*, 2002; Noguera *et al.*, 2002) Sin embargo, esto se ha hecho de manera general para especies de ambientes tropicales en sus diferentes formas, desde bosques caducifolios hasta perenifolios.

Por otra parte, animales ectotérmicos como las lagartijas, se encuentran distribuidas desde elevaciones y latitudes altas, donde pueden estar limitadas por el ambiente térmico del lugar (Bauwens *et al.*, 1990; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995). En algunos casos, éstas son capaces de compensar mediante la conducta ciertas desventajas en lugares más fríos, como es el caso de *Phrynosoma douglasi* el cual manteniendo una distribución nortea (desde California hasta parte de Canadá), resulta un claro ejemplo de lo mencionado anteriormente, puesto que en su hábitat se detectan temperaturas de hasta 6°C y ella mantiene temperaturas alrededor de los 25°C (Hertz y Huey, 1981; Adolph, 1990; Christian, 1998).

Siguiendo en esta misma dirección, se ha registrado que ciertas especies del género *Phrynosoma* tienen una amplia distribución, ocupando hábitats muy diversos y con climas, topografías y tipos de vegetación diferentes, que provocan una gran variedad de respuestas en cuanto a su período de actividad y termorregulación, dos factores que están muy ligados a su comportamiento (Christian, 1998).

Es importante resaltar que este género integra 17 especies, dentro de las cuáles once son ovíparas y seis son vivíparas, en este sentido, diversos estudios han observado una relación entre el modo reproductor con la altura y las condiciones climáticas, siendo las especies ovíparas más comunes en zonas con una altura media y temperatura cálida, mientras que en especies vivíparas hay predominio de clima frío y mayor altitud (Sherbrooke, 2003; Hodges, 2004, Leache y McGuire, 2006). Sin embargo, dadas las características propias del ambiente, dicho género, puede verse directamente afectado o beneficiado por la capacidad de termorregulación y alimentación de la especie (Tinkle y Gibbons, 1997; Shine, 2004). En el caso de *Phrynosoma orbiculare*, se muestra una amplia distribución con un marcado gradiente latitudinal y altitudinal, teniendo un gran contraste en los ambientes que ha colonizado, por lo que la temperatura debe ser un factor limitante en su período de actividad y comportamiento en general, reflejándose en el tiempo que dedica a la alimentación.

Uno de los pioneros en investigar la importancia de la temperatura fue (Bogert, 1949) quién estudio lacertilios de la familia *Phrynosomatidae*, encontrando una relación entre la temperatura corporal y el comportamiento en general, influenciados por la temperatura ambiental. En trabajos consecuentes, Huey, 1982 relacionó datos de temperaturas corporales de organismos ectotermos con temperaturas ambientales y de su microhábitat, abriendo un panorama más amplio de factores que posiblemente intervienen en la manerade termorregular de los ectotermos. Posteriormente Hertz y Huey, 1981, siguieron esta línea y encontraron variaciones en el comportamiento termorregulador de *Anolis* debido a la diferencia entre factores ambientales en los diferentes hábitats explotados, dando mayor peso al aspecto de la termorregulación en este tipo de organismos.

A lo largo del tiempo sucedido, se han realizado evaluaciones de varias especies de saurios en cuanto a sus temperaturas corporales, las del sustrato y las ambientales en diferentes hábitats desde zonas boscosas hasta zonas tropicales (Huey, 1982). En estos estudios se han catalogado a las especies como termoconformistas, cuando mantienen temperaturas similares a las de su hábitat y de comportamiento termoregulador, como por ejemplo lacertilios de la familia Phrynosomatidae, los cuales pueden cambiar su temperatura dependiendo de las condiciones ambientales y su relación con las exigencias en su historia de vida (Huey, 1982; Lemos-Espinal et al., 2002).

Hertz, *et al.*, 1993, plantea modelos para evaluar la precisión y la efectividad de la regulación de las Temperaturas corporales ( $T_b$ ), de diferentes especies de lagartijas y serpientes, a través de la  $T_b$  de campo, la temperatura seleccionada en gradiente térmico en laboratorio ( $T_{set}$ ) y las temperaturas ambientales u operativas ( $T_e$ ) disponibles para los organismos. Esto lo hace, mediante el empleo de modelos de cobre que se aproximan en forma y tamaño al animal analizando las temperaturas disponibles de su ambiente, con la finalidad de conocer más a fondo la eficiencia en la termorregulación de estas especies.

Entre los aspectos que han cobrado gran relevancia dentro del conocimiento acerca de la termorregulación en ectotermos, se menciona que en un ambiente heterogéneo en cuanto a temperaturas, como lo predice el modelo de termorregulación en lacertilios, permite a éstos tener un control más preciso en la selección de las  $T_b$  para poder desempeñar sus diferentes procesos fisiológicos (Huey y Slatkin, 1976). Asimismo existen registros que nos hablan de las diferencias que pueden existir en la termorregulación entre machos y hembras, o bien entre edad o estadios de vida. Dado que entre las mismas, se pueden tener diferentes requerimientos y de ahí su eficiencia en el modo de termorregular; sin embargo, ciertos estudios han mostrado que las diferencias entre sexos son muy pocas (menos de un  $1^{\circ}\text{C}$  en el 80.4% de especies estudiadas en Africa, Australia y Norteamérica), pudiendo existir pocas excepciones (Huey y Pianka, 2007).

Es aquí donde la conducta de cada especie cobra gran importancia, posiblemente porque explica la manera en que las especies están aprovechando los recursos que le aporta el hábitat donde se encuentran. Por otra parte, la conducta asociada a las actividades de alimentación y los mecanismos que emplean los animales para ello, como lo es el período de actividad y el tiempo que dedican a la termorregulación, se consideran como aspectos importantes en su historia de vida, puesto que están fuertemente relacionadas a la selección del hábitat, dado que éste, debe sostener al individuo y a su descendencia, proporcionándole suficientes recursos energéticos y espaciales, a su vez necesarios para el esfuerzo reproductivo, contrarrestar la depredación y competencia (Eifler y Eifler, 1999; Butler, 2005).

Es en este sentido, donde el comportamiento alimentario o de forrajeo permite a las especies de lacertilios explotar estrategias que les permitan cubrir sus requerimientos energéticos. Estos requerimientos son necesarios para la reproducción y reducir el riesgo de depredación, entre otros aspectos de su historia de vida (Wymann y Whiting, 2002).

Durante las últimas décadas se han realizado diversos trabajos tratando de responder a cuestiones sobre depredación y las estrategias para la captura de presas. En cuanto a lagartijas, diversos trabajos las han caracterizado como forrajeras al acecho (sit and wait) o forrajeras activas, con base en los métodos de búsqueda de sus presas (Evans, 1961; Huey y Pianka, 1981).

Estas estrategias involucran diversos factores que los depredadores tienen que enfrentar con la finalidad de maximizar la energía, la cual se verá reflejada en su éxito reproductor (Bogert, 1949; Krebs y Davies, 1997). Dichos factores pueden ser internos; como el hambre, la edad o estadio de vida, la madurez sexual y/o reproductora, las experiencias que se van aprendiendo, los requerimientos nutrimentales, así como las preferencias alimentarias (Perry y Pianka, 1997); externos, como la competencia, el riesgo de ser depredados, disponibilidad del hábitat, la rapidez al cazar a su presa, la misma disponibilidad de las presas, entre otros aspectos primordiales tales como las oportunidades para termorregular (Magnusson *et al.*, 1985; Perry, 1999).

Por otra parte también se menciona que los factores fijados filogenéticamente intervienen de manera importante en la manera de caza de la presa. Ejemplo de esto es el caso de las capacidades en la quimiorrecepción, las limitaciones sensitivas o sensoriales, morfología y procesos metabólicos (Perry *et al.* 1990; Cooper, 1995; Mc Brayer y Reilly, 2002), los cuales pueden ayudar a predecir como será el modo de forrajeo.

Entre los diferentes grupos de lacertilios se han dado a lo largo del tiempo diferencias notorias en su morfología y fisiología las cuales han dado pauta a una diversificación en sus preferencias alimentarias así como de utilización del hábitat (Cooper, 1995; Cooper, 2005). En general las familias Phrynosomatidae, Cordylidae, Agamidae y algunas especies de Corytophanidae y Gekkonidae se desempeñan por la estrategia de “forrajeo al acecho” la cual se caracteriza porque las lagartijas esperan inmóviles y acechan hasta que la presa se aproxima. Las presas tienden a ser móviles, y la tasa de captura de presas por día por lo regular es muy baja (Butler, 2005).

Ciertas medidas que se han utilizado en la mayoría de los trabajos relacionados con forrajeo para caracterizar a una especie hacia cierta estrategia, son los movimientos por minuto (MPM) y el porcentaje de tiempo en movimiento (PTM). Estas variables, han sido estandarizadas en base a un vasto número de trabajos, en donde se han analizado los promedios de dichas variables (Cooper, 2005).

Los forrajeros activos se caracterizan por presentar altas tasas de PTM, aunque sus valores de MPM pueden ser bajos si se mueven continuamente. En el caso de los forrajeros al acecho el PTM es bajo, pero los MPM pueden ser altos si los individuos presentan movimientos frecuentes y con corta duración; o bajos, si hacen movimientos cortos y poco frecuentes (Cooper, 2005).

El género *Phrynosoma*, se ha catalogado de manera general en su conducta alimentaria, con la estrategia de “forrajeo al acecho”. Se ha descrito de manera general que los organismos que presentan este tipo de estrategia presentan cuerpo robusto, tasa metabólica y resistencia fisiológica baja, temperatura del cuerpo moderada ( 25-37°C), un modo sensorial visual, usan nichos pequeños y definidos así como un horario de actividad corto, teniendo como resultante modificaciones en su conducta termorreguladora, reproductora y alimentaria (Perry y Pianka, 1997; Butler, 2005).

No obstante, las características de estos dos tipos de estrategias, aún sigue habiendo discrepancia en caracterizar a las especies en un modo o en otro, debido a que no existe una clara separación. Aunado a lo anterior también se registra que las distintas especies pueden hacer uso de tácticas de forrajeo diferentes, o bien, combinar ambos modos, incluso se ha descrito que miembros de la familia Gekkonidae tienden a buscar algo intermedio (Perry, 1999; Eifler y Eifler, 1999).

De acuerdo a los puntos mencionados anteriormente, el presente trabajo pretende relacionar ciertos factores externos (estrategias de alimentación) e internos de *Phrynosoma orbiculare* con la finalidad de brindar un panorama más completo acerca de su historia de vida en cuanto al modo de forrajeo y su eficiencia en la termorregulación y como estos factores intervienen en que la especie logre una mayor eficiencia y precisión en la temperatura corporal con el reto de obtener una mejor tasa de captura de las presas durante todo el año (época de secas y época de lluvias).

## HIPÓTESIS

- De acuerdo a las condiciones ambientales en las distintas estaciones del año (Sequía y Lluvias), se esperaría que los patrones de comportamiento en horarios de actividad y de termorregulación se vean modificados de acuerdo a las limitantes en la temperatura ambiental disponible y al estadio de desarrollo de la especie.
- En un período con menor disponibilidad de recursos y de presas potenciales (estación seca), el comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* se verá afectado mostrando tasas de movimientos menores debido a las condiciones de inactividad o hibernación por la escasez de alimento, en comparación a la estación lluviosa donde las tasas de movimientos serán mayores derivadas de las condiciones ambientales (e.g. microhábitat, refugios, clima, humedad), las cuales se mostrarán más heterogéneas y las presas también se encontrarán en mayor cantidad.

## **OBJETIVOS:**

### **Objetivo General.**

- Conocer el período de actividad, los requerimientos térmicos y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en El Arenal, Nicolás Romero, Edo. de México.

### **Objetivos Particulares:**

- Comparar los requerimientos térmicos de *Phrynosoma orbiculare* en los diferentes estadios de desarrollo y entre estaciones secas y lluviosas.
- Determinar la calidad térmica del hábitat y la eficiencia de la termorregulación de *Phrynosoma orbiculare*.
- Describir el comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en dicha zona.
- Comparar las respuestas conductuales de forrajeo de *Phrynosoma orbiculare* en época seca y de lluvias.
- Comparar dichas respuestas entre estadios de desarrollo.

## **MATERIAL Y MÉTODOS:**

### **Descripción de la especie de estudio.**

*Phrynosoma orbiculare.*

Es una lagartija con espinas en la cabeza y con una sola fila de espinas alargadas sobre los lados del cuerpo, las espinas occipitales se extienden más que las espinas parietales y nacen sobre una base protuberante. Presentan una muesca occipital más angosta que la longitud de las espinas occipitales. La LHC es de aproximadamente 83mm (Lemos-Espinal y Smith, 2007) (Fig. 1).

Las escamas dorsales son altamente irregulares en tamaño, sobrepuestas y quilladas. Hay varias filas irregulares de espinas agrandadas extendidas hasta la parte posterior, desde la cabeza hasta por encima de la cola (Fig. 1). Las escamas del abdomen son lisas, tienen poros femorales muy pequeños y en los machos hay un par de escamas postanales agrandadas (Lemos-Espinal y Smith, 2007).

La coloración va de bronceada o café claro a grisáceo, aunque pueden pasar por coloraciones amarillo rojizas con manchas alargadas de color más oscuro (Fig. 2).

Poseen puntos sobre la superficie ventral de color negro. Se distribuye desde la parte central de la Sierra Madre Occidental en el oeste de Chihuahua hasta el sur de Puebla y Guerrero y de ahí hacia el norte a través de la Sierra Madre Oriental hasta el Sur de Nuevo León utilizando una gran variedad de hábitats montañosos, principalmente en parches abiertos de pastizales en bosques de encino y pino, pero también en áreas de matorral semiárido, a altitudes de 1500-3400msnm (Lemos-Espinal y Smith, 2007).



Fig. 1 *Phrynosoma orbiculare*



Fig. 2 *Phrynosoma orbiculare* mostrando las diferencias en el patrón de coloración dorsal

### **Área de estudio**

El presente trabajo se llevó a cabo en El Arenal dentro del municipio de Nicolás Romero, Estado de México. A continuación la descripción del área.

### **Nicolás Romero, Edo. de México**

Esta zona se encuentra localizada entre los 19° 33' 50" y 19° 42' 16" de latitud Norte, y los 99° 15' 53" y 99° 32' 00" de longitud Oeste. Limita al norte con los municipios de Villa del Carbón y Tepotzotlán; al sur con Atizapán de Zaragoza e Isidro Fabela; al este con Cuautitlán Izcalli; al oeste con Jiquipilco y Temoaya.

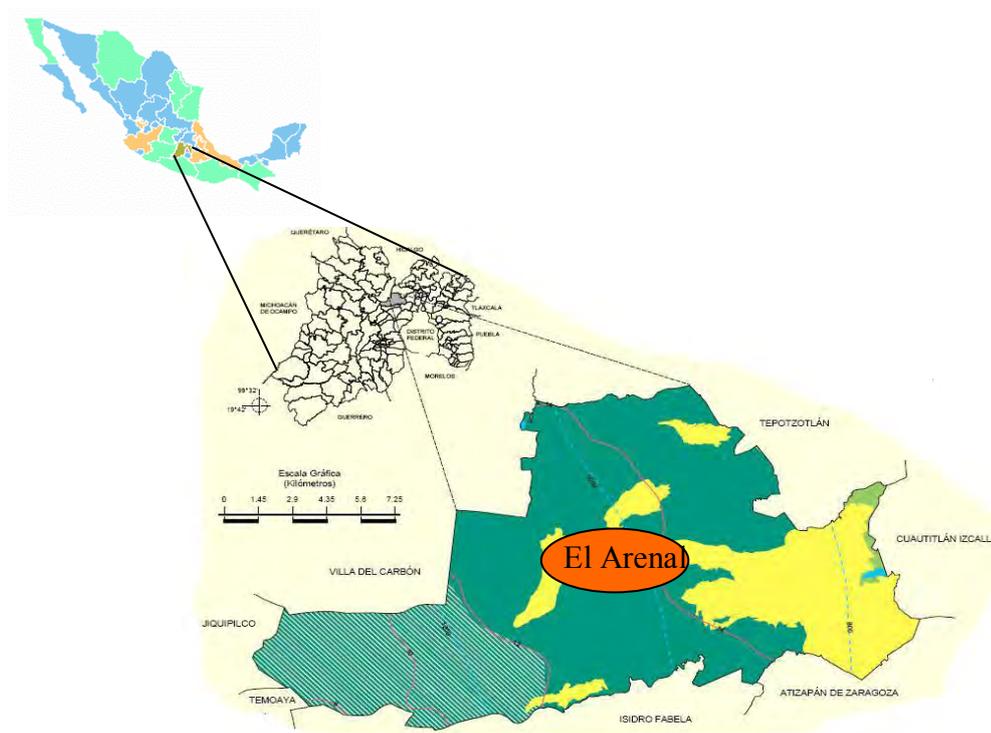


Fig. 3 Área de estudio en el municipio de Nicolás Romero.

## **Orografía**

El sistema orográfico del municipio en especial la zona centro, donde se encuentra el área de estudio, está formado por el conjunto montañoso conocido como la Sierra de Monte Alto, de la que se derivan varios cerros como: “El Escorpión, Tres Piedras, El Águila, El Negro, Río Frío, Peñas de San Isidro y Peña Blanca”; que son las principales formaciones o las más conocidas. La altitud media sobre el nivel del mar es de 2,370 metros. Sin embargo, pueden encontrarse elevaciones de hasta 3000 msnm (INEGI, 1994).

## **Hidrografía**

El Arenal, pertenece a la región hidrológica 26, cuenca D. Los sistemas de ríos son: San Pedro y El Portezuelo, e incluyen los arroyos: Grande, Chiquito, Cuautitlán, El Trigo, Los Tepozanes, La Zanja, La Concepción, La Ladrillera, El Esclavo, El Puerto y Lanzarote (INEGI, 1994).

## **Clima**

Nicolás Romero se ubica en la clasificación climática de Köppen, modificada por García, 1988; como Cw, Templado subhúmedo con lluvias en verano con temperaturas medias de 16 grados y con máximas de 30 grados, mínimas de 7 grados.

Las precipitaciones pluviales promedio anuales suman 1136 mm. Las primeras heladas principian en octubre y terminan en abril (INEGI, 1994).

## **Principales Ecosistemas**

El municipio ha sufrido una intensa depredación en cuanto a flora y fauna; no obstante, existen aún regiones que conservan una gran variedad de animales y plantas.

El principal ecosistema es el Bosque de pino y encino, éste es evidente en los poblados de Cahuacán, El Arenal, San Juan de las Tablas y Transfiguración. Los árboles más comunes son: encinos (*Quercus spp.*), oyamel (*Abies religiosa*), pino (*Pinus sp*), aile (*Alnus jorullensis*), madroño (*Arbutus spp.*), trueno (*Ligustrum lucidum*).

En temporada de lluvias, hay gran variedad de hongos silvestres y entre las herbáceas que se encuentran en la zona las más conocidas son: Santa maría (*Tanacetum balsamita*), siempreviva (*Sempervivium sp.*), ruda (*Ruta graveolens*), verbena (*Verbena sp.*), árnica (*Arnica*), tabaquillo (*Solanum mauritianum*), gordolobo (*Verbascum thapsus*), ajenjo (*Artemisia absinthium*), hierbabuena (*Mentha sp.*), manzanilla (*Chamomilla sp.*), etc.

Otras plantas incluyendo de ornato son: violeta (*Viola sp.*), begonia (*Begonia sp.*), magnolia (*Magnolia schiedeana*), entre otras, etc.

La fauna que comúnmente se encuentra en el municipio es la liebre (*Lepus callotis*), conejo (*Sylvilagus cunicularius*, *S. floridanus*), ardilla (*Spermophilus sp.*), tejón (*Nasua larica*, tlacuache (*Didelphis virginianus*), armadillo (*Dasypus novemcinctus*) y algunas especies de lagartijas (*Sceloporus sp.*, *Barisia sp.*, *Phrynosoma orbiculare*), anfibios (*Hyla sp.*) y serpientes (*Crotalus sp.*, *Conopsis sp.*, *Thamnophis sp.*), entre otras.

### **Características y Uso del Suelo**

Según estudios realizados por el INEGI, en la parte este del municipio, predominan los suelos vertisoles, que por su alto contenido de arcilla se dificulta su manejo tanto para actividades agrícolas como para la construcción; la parte central de norte a sur, se caracteriza por la presencia de suelos de tipo luvisol, los cuales se caracterizan por su fertilidad moderada, al oeste se ubican los suelos andasoles, de origen volcánico y gran fertilidad (INEGI, 1994).

## **TRABAJO DE CAMPO**

### **Muestreo de especies**

Se realizaron salidas mensuales con una duración de uno a dos días de trabajo al área de estudio, partiendo del mes de Junio de 2009 a Agosto de 2010, se eligieron sitios y senderos ya presentes en el área, en buen estado de conservación, para trabajar en ellos, así como áreas cercanas a hormigueros donde se ha detectado la presencia de *Phrynosoma orbiculare* (e.g. Gienger et al., 2002; García y Whalen, 2003). En lo que respecta al estudio de comportamiento forrajero, se observó y dio seguimiento directo al mayor número de organismos encontrados durante el período de muestreo, no perdiendo detalle de sus movimientos, teniendo un período de observación durante el día, de las 09:00 a las 14:30h. que es cuando la especie se encuentra activa. Esta técnica ha sido empleada en estudios similares en selva baja con buenos resultados (Lister y García, 1992; Valtierra-Azotla, 1996). Mediante esta técnica, se localiza un individuo y se registra todo lo que hace durante la observación, la cual se estandarizó a 30 minutos, dado que son organismos que no muestran gran actividad (puesto que confían en sus formas y colores crípticos, para el camuflaje y evitar el riesgo de depredación). Al inicio de la observación, se identificó a la especie, el sexo y estadio de edad aproximada (crías, jóvenes y adultos), así como el tipo de sustrato utilizado. Además se registró la hora de inicio y de término. La información obtenida fue 1) número de desplazamientos y/o movimientos, (entendido movimiento como algún cambio aparente en el desplazamiento (Butler, 2005); 2) protusión de la lengua (cuando el individuo exponía su lengua y luego la metía repetidas veces, lo cual indicaba la captación de “olores” a su alrededor); 3) alimentación (cuando el organismo tragaba a su presa) 4) conducta de búsqueda (cuando el organismo se desplaza moviendo la cabeza en varias direcciones) 5) movimientos de cabeza (hacia arriba y/o abajo) 6) levantar el cuerpo. En cuanto finalizó el período de observación se procedió a la captura del organismo para la parte de termorregulación y se tomaron los datos de temperatura corporal, ambiental y de sustrato, con un termómetro de lectura rápida Miller-Weber (precisión 0.1°C), no excediendo más de 30 segundos en la toma de temperatura desde que se capturó al organismo, también se procedió a marcar a los individuos similar a la ectomización de falanges, sin embargo, en este caso, en lugar de dedos se cortaron escamas laterales funcionando de la misma manera (cinco escamas de cada lado), sólo que se dejaron

libres las tres primeras y fue hasta la cuarta escama donde se contó como inicio del marcaje (Ver Anexo I).

Una vez tomados los datos, todos los organismos recolectados se llevaron al laboratorio, donde se mantuvieron en condiciones de cautiverio, acondicionando sus terrarios comunales lo más parecido a su ambiente, en encierros de 82 x 60 x 57cm., con sustrato de bosque de encino previamente esterilizado para evitar enfermedades, troncos y bebederos a una temperatura de entre 20 y 28°C, con la finalidad de realizar la parte del gradiente térmico que señala el protocolo de Hertz *et al.*, 1993 y que al término de esta parte fueron regresados a la zona de muestreo (máximo una semana después). La alimentación fue a base de grillos recién nacidos proporcionados por el Laboratorio de Herpetología-Vivario de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

A la par de la observación de los organismos y la toma de datos en campo, se siguió el protocolo de Hertz, Huey y Stevenson, (1993), que consistió en colocar modelos de cobre con la forma del organismo (Anexo II), así como Data Logger (HOBO) en sustratos preferidos por *Phrynosoma orbiculare* para conocer las temperaturas disponibles en el ambiente (Temp. Operativas To). Se registró hora y microhábitat donde se pusieron los modelos, y se tomó la temperatura registrada por éstos, en intervalos de quince minutos de las 09:00 a las 15:00 h.

## **TRABAJO DE LABORATORIO.**

En laboratorio, se obtuvieron las temperaturas preferidas o seleccionadas (Tsel), mediante un gradiente térmico (18-48°C) que se habilitó en un encierro de sustrato anteriormente mencionado, donde se creó un gradiente de temperatura con dos focos de 150 watts a una altura de 50cm por encima del inicio de la caja, así como dos placas térmicas de 35 x 28cm y una de 50 x 28cm colocándolas en dos lados de la caja, correspondientes a las paredes y la otra por debajo de la caja, para crear la temperatura máxima de 48°C, mientras que para lograr el gradiente de los 28 a los 38°C se colocó otro foco de 150 watts mas parte de la placa térmica, el resto del encierro se dejó a temperatura del ambiente exterior. Cabe mencionar que para lograr datos precisos, se aclimataron a las lagartijas durante dos horas previas al comienzo de la toma de datos,

las temperaturas seleccionadas se registraron con un termómetro Miller-Weber durante el tiempo de actividad que regularmente tienen (09:00 a las 14:00 h), cada hora.

Estas temperaturas junto con las temperaturas corporales ( $T_c$ ), nos dieron la precisión en la termorregulación ( $db$ ); la cual es la diferencia en el número absoluto entre la  $T_b$  y la  $T_{sel}$ , así como la calidad térmica del hábitat ( $de$ ) que es la desviación en número absoluto entre la  $T_o$  y la  $T_{sel}$ , y por lo tanto es un indicador cuantitativo del promedio térmico de un hábitat desde el punto de vista del organismo.

Cuando los valores de ( $T_c$ ) estuvieron dentro del intervalo se consideró ( $db$ ) igual a cero, donde, valores altos de ( $db$ ) implican una falta de la regulación de la temperatura y valores bajos (cerca de cero) implican alta precisión por parte del organismo.

Por su parte, valores altos de ( $de$ ) indican baja calidad térmica y un hábitat con un ( $de$ ) igual o cercano a cero son térmicamente ideales.

Posteriormente, con los promedios de ( $db$ ) y ( $de$ ) se calculó la eficiencia de la termorregulación ( $E$ ), mediante la siguiente ecuación:

$$E = 1 - (db / de),$$

donde, una  $E$  igual o cercana a cero, se refiere a organismos que no están termorregulando; es decir muestran un comportamiento termoconformista, mientras que para una  $E$  cercana a uno, nos está refiriendo a organismos que continuamente están termorregulando (Hertz et al., 1993). Se utilizó un Análisis de Varianza (ANOVA), de una y dos vías para conocer si había diferencias entre estaciones y sexo/estadio. Cuando los datos no cumplieron las características de datos paramétricos, se utilizaron pruebas de Kruskal Wallis para su análisis con el programa Sigma Plot versión 11.0.

Para el análisis de forrajeo se calculó la frecuencia de los movimientos mediante Movimientos por Minuto (MPM) el Porcentaje de Tiempo en Movimiento (PTM), es decir el tiempo que se estuvo moviendo el organismo expresado en porcentaje y la Alimentación ( $A$ ), que indica literalmente cuando el individuo se alimentó tragando a la presa. Para conocer si existían diferencias entre las variables de MPM, PTM y  $TA$  durante las estaciones de lluvias y secas así como entre estadio/sexo, se corrió una prueba de Kruskal Wallis para datos no paramétricos, dado que los datos no se ajustaron a los requerimientos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Por otra parte, con la finalidad de saber como se relacionan dichas variables entre si y con la Eficiencia Térmica del individuo (E), se utilizó un análisis de correlación de Spearman. Todos los análisis estadísticos fueron hechos en el programa Sigma Plot versión 11.0.

Una vez calculadas las frecuencias de las variables de forrajeo se cotejó con datos de otras especies reportadas en (Cooper *et al.* 1997; Butler, 2005) donde los datos son comparables con los reportados en la presente, con la finalidad de conocer de manera más precisa el comportamiento forrajero interespecífico que presenta *Phrynosoma orbiculare*.

De igual manera, se analizaron las conductas intraespecíficas de la especie por presencias o ausencias de cada conducta registrada así como el porcentaje de individuos que realizaron dicha acción.

## RESULTADOS

### Temperaturas en Campo y Laboratorio.

Durante el trabajo realizado en campo se obtuvo una  $n=57$  individuos, los cuáles mostraron una  $T_c$  promedio de  $32.4^{\circ}\text{C}$ . Durante el año de muestreo sólo se encontraron seis hembras, las cuales no mostraron estar gestantes. En lo que respecta al período de actividad de la especie se observó que para el período de secas que comprendió de Noviembre a Mayo, la actividad mayor se da entre las 11:00 y las 13:00h. con una temperatura promedio de 26 a los  $28^{\circ}\text{C}$ , mientras que en la época lluviosa (Junio a Octubre) el horario de mayor actividad se dio de las 10:40 a las 12:30h con una temperatura promedio de  $25-30^{\circ}\text{C}$  (Fig 4).

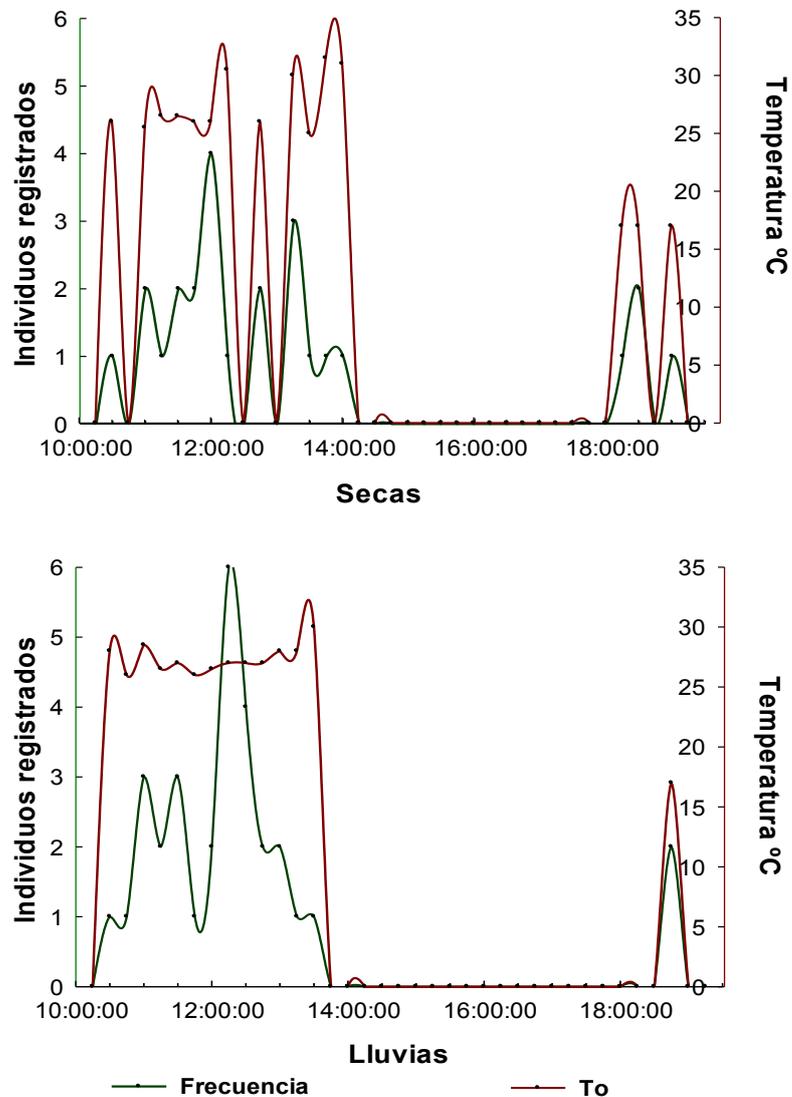


Fig. 4 Período de Actividad de *Phrynosoma orbiculare* durante las dos estaciones.

Cuadro 1. Valores de Temperaturas Generales de *Phrynosoma orbiculare*

	<b>Promedio</b>	<b>Desv. Estan.</b>	<b>Mín</b>	<b>Máx</b>
<b><i>Tb</i></b>	32.430357	4.13	22.40	38.20
<b><i>Tsel</i></b>	33.064444	1.43	29.50	35.50
<b><i>Te</i></b>	26.17807	4.03	17.20	31.60
<b><i>db</i></b>	1.372807	1.45	0.00	6.00
<b><i>de</i></b>	2.8574561	1.54	0.00	9.13
<b><i>E</i></b>	0.37342386	0.81	-3.78	1.00

Por otra parte, en el Cuadro 1, se muestran los promedios de las temperaturas seleccionadas (*Tsel*) y operativas (*To*) que se obtuvieron en el transcurso del estudio, así como las temperaturas de la precisión en la termorregulación (*db*) y la calidad térmica del hábitat (*de*), en este Cuadro muestra que en general, la especie tuvo una Eficiencia en la termorregulación buena, mientras que la calidad térmica que el hábitat le brinda a la especie no lo es tanto.

### **Índices de Eficiencia Térmica.**

En cuanto a la Eficiencia en la Termorregulación entre estadios (edades)/sexo, el análisis de varianza arrojó que no hay diferencias estadísticamente significativas, ( $P=0.232$ ); sin embargo, las crías muestran una Eficiencia térmica mayor a las registradas por los adultos, haciendo énfasis en los machos, los cuáles reportaron Eficiencias por debajo de -0.5 (ver Fig. 5, Cuadro 2).

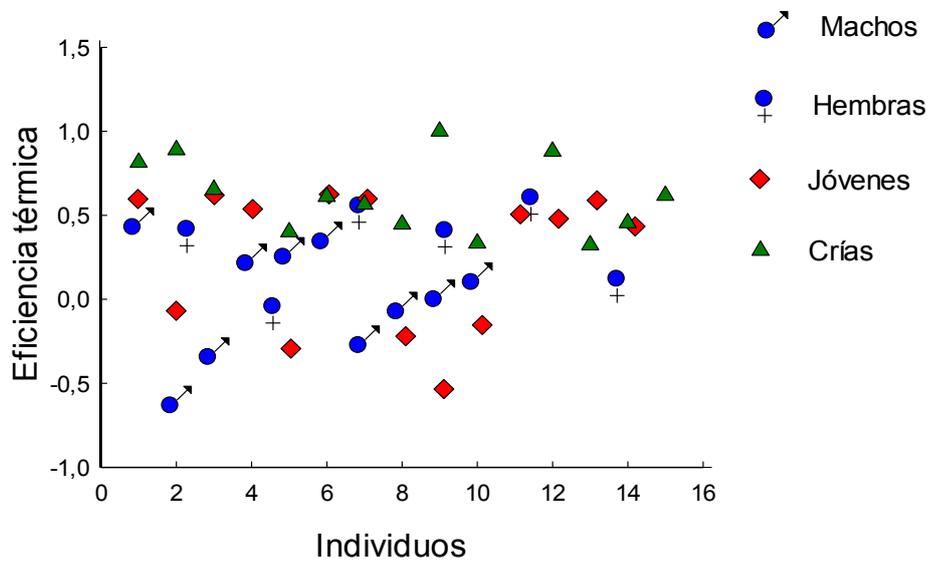


Fig. 5 Eficiencia Térmica entre estadios/sexo.

Entre estaciones, aclarando que la época de sequía (Primavera-Invierno) y lluvias (Verano-Otoño), la prueba de Mann Whitney arrojó que no existen diferencias en la Eficiencia de la termorregulación, puesto que en ambas épocas, *P. orbiculare*, mostró tener un buen control en la regulación de su temperatura (Fig. 6).

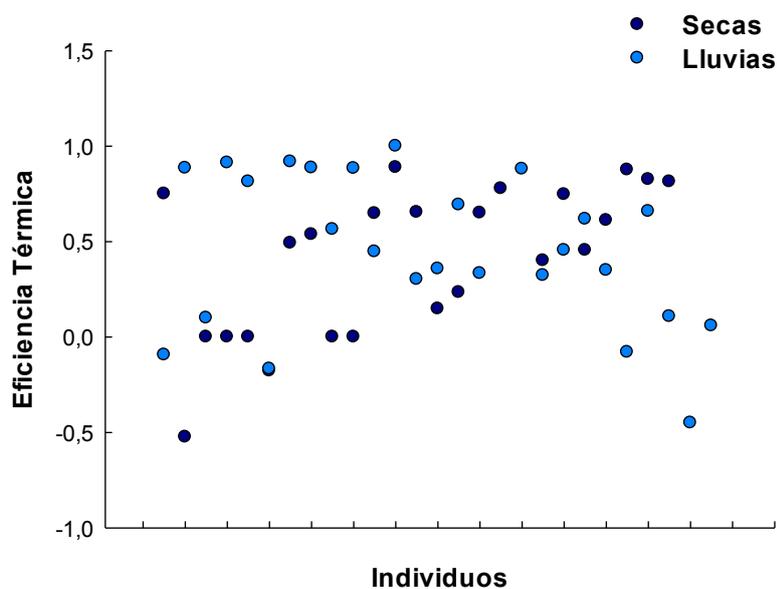


Fig. 6 Índice de Eficiencia Térmica de los individuos entre época de sequía y lluvia.

Tabla 2. Precisión en la Termorregulación, Calidad térmica del hábitat y Eficiencia termorreguladora (Machos=M, Hembras=H, Jóvenes=J y Crías=C).

	General	H	M	J	C
$db =$	1.37280702	1.94166667	2.06	1.24642857	1.784375
$de =$	2.85745614	4.13571429	2.82	3.14285714	4.36833333
$E =$	0.51957022	0.53051238	0.269503546	0.60340909	0.59152041

En cuanto al comportamiento de la especie con respecto a las temperaturas seleccionadas ( $T_{sel}$ ) y operativas ( $T_e$ ) las gráficas de la Fig. 7 describen las diferencias entre estadios, en éstas podemos apreciar que la especie llega a mantener temperaturas corporales por encima de las seleccionadas y de las disponibles en el ambiente, también se aprecia que los jóvenes y las crías son las que alcanzan las temperaturas corporales más altas, registrándose picos por varios individuos de hasta  $38.2^{\circ}\text{C}$  en ambos estadios; para los adultos, los picos más altos registrados fueron de una hembra,  $36.2^{\circ}\text{C}$  y un macho con  $37.2^{\circ}\text{C}$ , mientras que la mayor parte de éstos registraron temperaturas alrededor de los  $35^{\circ}\text{C}$ .

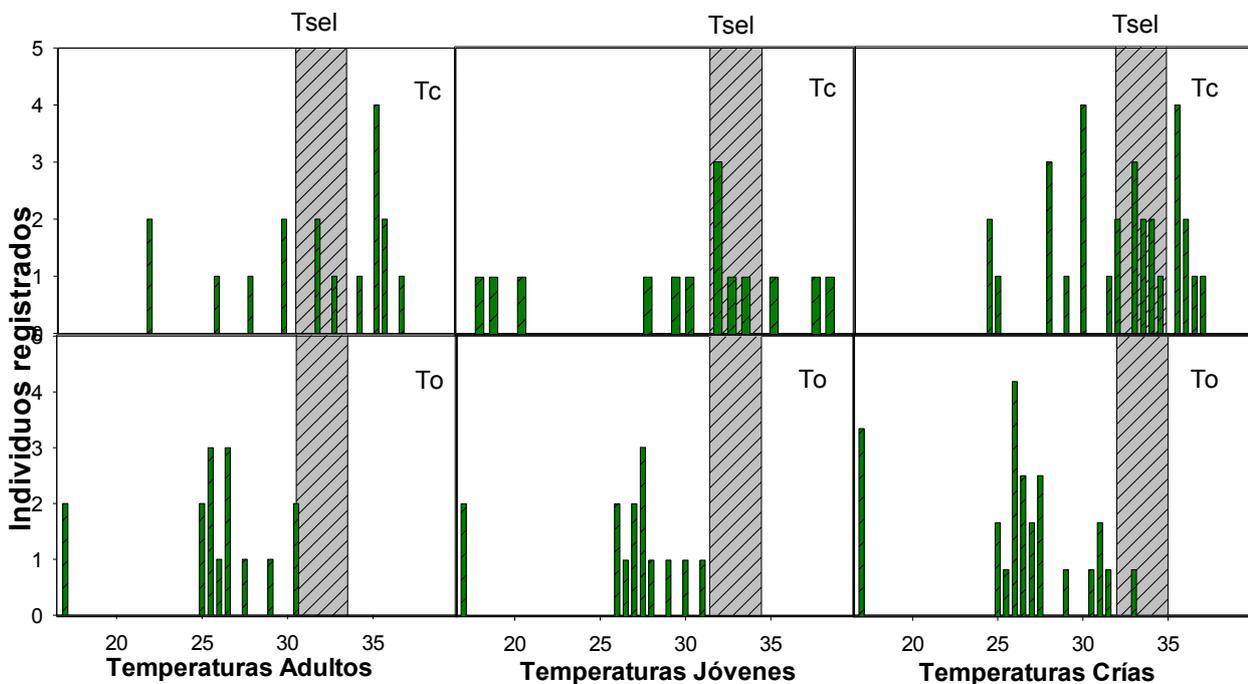


Fig. 7 Temperaturas operativas ( $T_o$  corporales ( $T_c$ ) y seleccionadas ( $T_{sel}$ ), en los diferentes estadios.

Las Temperaturas disponibles en el ambiente ( $T_o$ ), se marcan por debajo de las temperaturas preferidas por la especie, reportándose a un máximo de  $33^{\circ}\text{C}$ , a diferencia de las temperaturas seleccionadas que se marcan en un intervalo de los 32 a los  $35^{\circ}\text{C}$ .

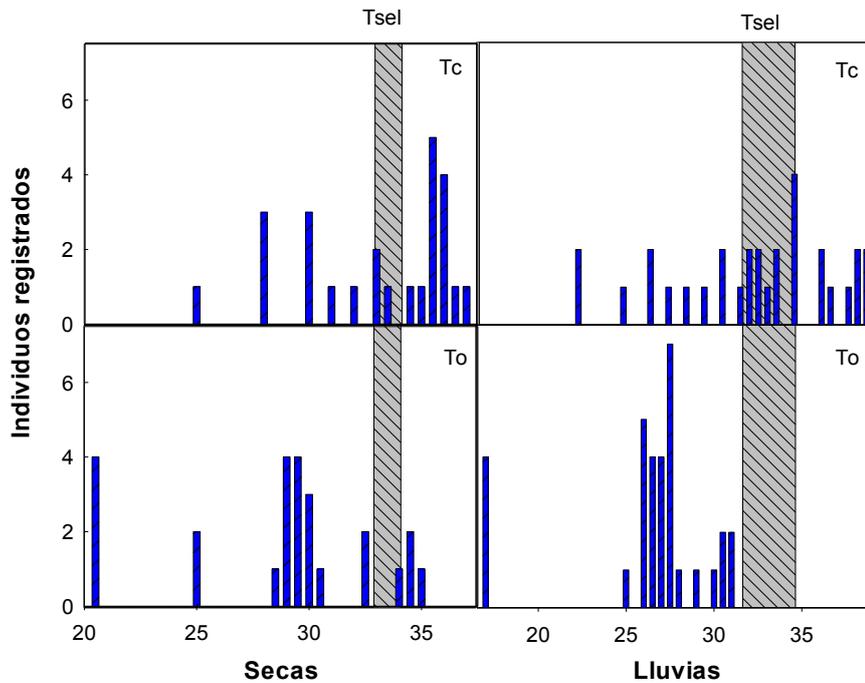


Fig. 8 Temperaturas operativas ( $T_o$ ), corporales ( $T_c$ ) y seleccionadas ( $T_{sel}$ ), entre estaciones.

En tanto que, las temperaturas preferidas para la época de secas se mantuvieron en un promedio de  $33.5^{\circ}\text{C}$  y los individuos de *Phrynosoma* alcanzaron temperaturas corporales de  $37.2^{\circ}\text{C}$  como máximo; por otro lado durante la época lluviosa registraron temperaturas corporales de  $38.2^{\circ}\text{C}$  y la temperatura que seleccionaron en laboratorio fue en promedio  $33^{\circ}\text{C}$ , por lo que es de notarse que las temperaturas en campo llegan a mantenerse por encima de las que seleccionan en el gradiente térmico en laboratorio y también en las que el ambiente les provee, cabe resaltar que en la época de secas las temperaturas operativas correspondientes a la Primavera, estuvieron por encima de las temperaturas seleccionadas (desde los 32 a los  $35^{\circ}\text{C}$ ) (Fig. 8).

## MOVIMIENTOS Y ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE *Phrynosoma orbiculare*.

Durante el período que abarcó este estudio, se tuvo una observación total de 1710 minutos, donde 57 individuos fueron observados contando crías, jóvenes y adultos. Para la época seca, se registraron datos de 24 organismos con un tiempo de observación de 720 minutos. El tiempo de observación para la época lluviosa fue de 930 minutos correspondientes a 31 individuos focales (Fig.9). Cabe resaltar que durante todas las estaciones se tuvo registro de crías y adultos, los jóvenes se detectaron durante tres estaciones a excepción del invierno.

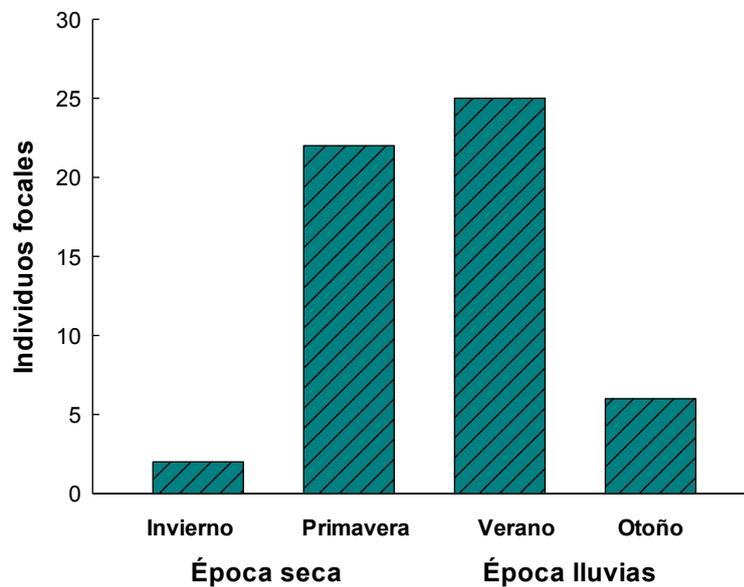


Fig. 9 Individuos observados entre estaciones

Los Movimientos Por Minuto (MPM), registrados durante el período total de trabajo en campo fueron en promedio 0.694, por lo que nos señala que todos los individuos focales registraron por lo menos un movimiento y/o desplazamiento, entendiéndose éste, como cualquier acción sin que exista una pausa total del individuo. En cuanto al análisis, la prueba de Kruskal Wallis nos muestra que existen diferencias notorias entre los estadios, durante la época de secas ( $H=17.257$ ,  $P=0.001$ ), mientras que los grupos que muestran un marcado contraste entre sí son los Machos vs. Jóvenes y Crías (Fig. 10).

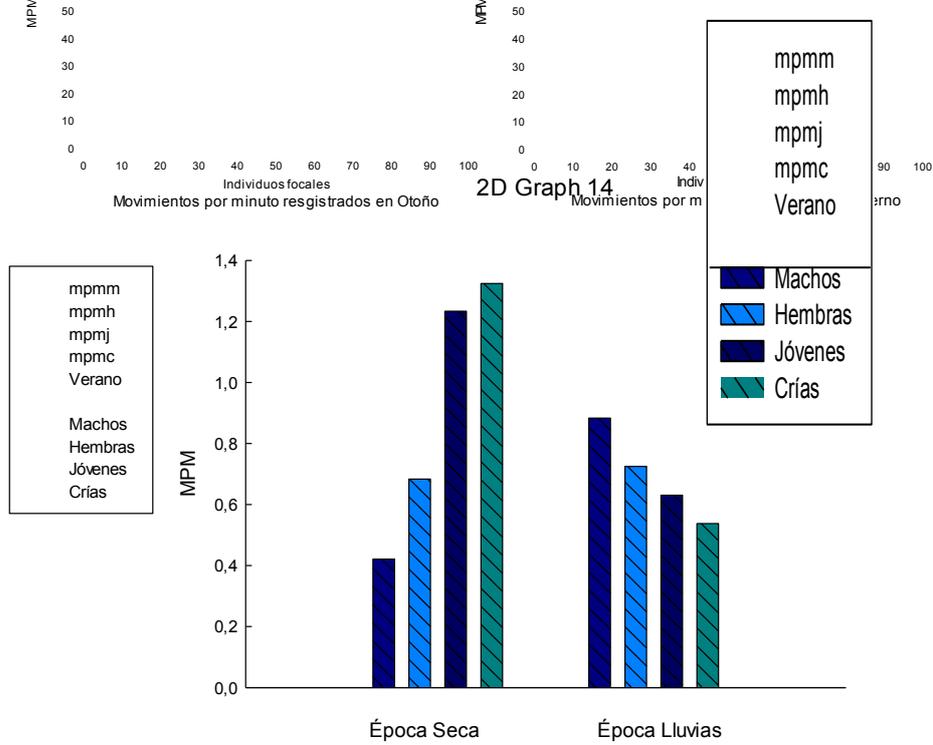


Fig. 10 Movimientos por minuto entre estadios y estaciones

La época de lluvias no muestra diferencias entre los estadios de acuerdo con la prueba de Anova ( $P=0.563$ ). No obstante, sí existen diferencias entre estaciones ( $P=0.002$ ), y con la prueba de Mann-Whitney se observa que éstas son diferentes entre las crías ( $T=236, P=0.004$ ).

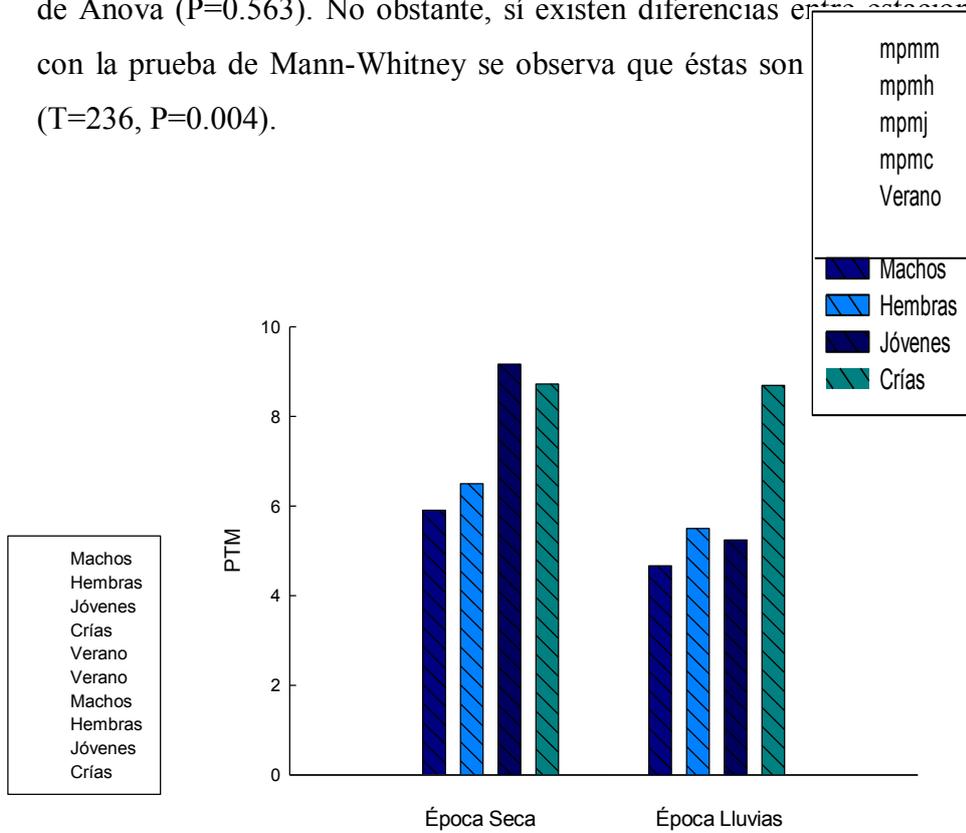


Fig. 11 Porcentaje de Tiempo en Movimiento entre estadios y estaciones

En lo que respecta al Porcentaje de Tiempo en Movimiento (PTM), el promedio fue de 7.228, donde los grupos que más porcentaje de tiempo se movieron fueron los jóvenes y las crías (Fig. 11).

Durante la época seca no se registran diferencias entre los estadios, la prueba de ANOVA lo confirma con una  $(P=0.086)$ , al contrario de la época de lluvias donde ANOVA registra diferencias entre los grupos  $(P=0.001)$  y la prueba de Holm-Sidak el cuál ajusta la P para comparación múltiple de pares nos indicó diferencias entre las Crías vs. Machos  $(P=0.001)$ ; Crías vs. Jóvenes  $(P=0.001)$ ; y Crías vs. Hembras  $(P=0.002)$ .

#### **FORRAJEO INTERESPECÍFICO DE *Phrynosoma orbiculare*.**

Con los datos que se obtuvieron de MPM y PTM (medias totales y entre estaciones), se comparó el modo de forrajeo de *Phrynosoma orbiculare* contra el de 60 especies ya conocidas, el cual se caracterizó por la estrategia de “Forrajeo al acecho”, colocándose en el segundo cuadrante caracterizado por alta tasa de MPM y bajo PTM (Butler, 2005). En el período de secas y lluvias el modo de forrajeo de *P. orbiculare* no cambia, por lo que se mantiene como especie acechadora.

#### **CONDUCTAS INTRAESPECÍFICAS**

Se distinguieron diez conductas realizadas por *Phrynosoma orbiculare*, estas son: Cabeceos de tres (Ct), Exposición lingual (EL), Desplazamiento sin buscar alimento (DSA), Movimiento de alimentación (MA), Levantar la cabeza (Lc), Levantar el cuerpo (LC), Búsqueda (B), Rascar sobre suelo (RS), Meter la cabeza en el suelo (MCS), Levantar cuerpo abriendo la boca y aspirando (LCBA) (Fig. 12).

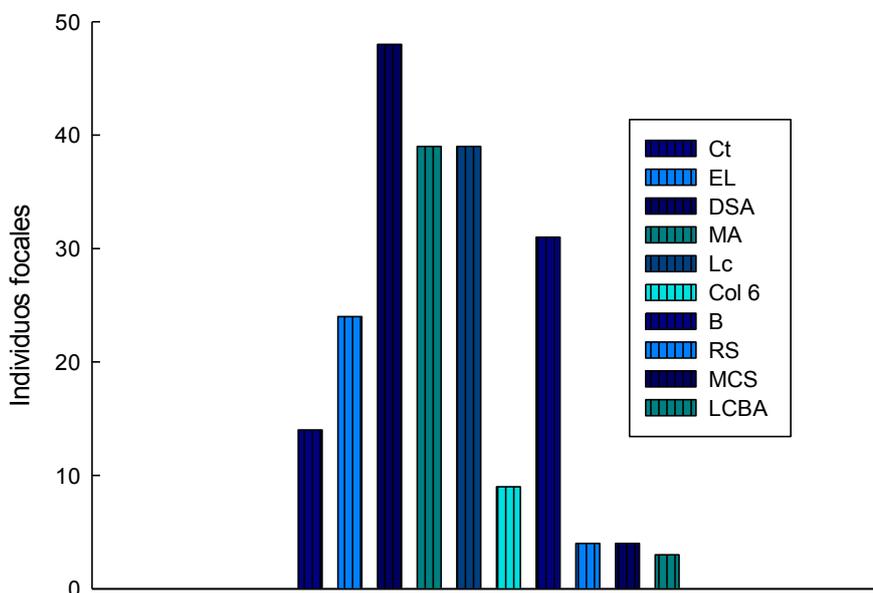


Fig. 12 Conductas observadas en *Phrynosoma orbiculare*

La conducta más realizada fue la de los Desplazamientos sin buscar alimento (DSA), donde 48 individuos la realizaron, por otro lado entre las conductas menos observadas se encontraron, Rascar sobre el suelo (RS), Meter la cabeza en el suelo (MCS) y Levantar cuerpo abriendo la boca y aspirando (LCBA), con cuatro organismos observados para las primeras dos y tres organismos para la tercera conducta. Resulta importante mencionar que a excepción de las últimas conductas mencionadas que sólo se observaron durante el período de secas, (Mayo); todas las demás conductas se observaron durante los dos períodos y en casi todos los casos al mostrar las conductas, hubo éxito en la alimentación.

## RELACIÓN ENTRE ÍNDICES

La prueba de correlación de Spearman indicó que existen índices muy relacionados entre sí, tal es caso de MPM y PTM ( $P=0.00005$ ) MPM y Alimentación (A) ( $P=0.0000002$ ), PTM y A ( $P=0.00002$ ), así como A y Eficiencia térmica (ET) ( $P=0.0480$ ) (Fig. 13 y Fig. 14). La longitud Hocico-Cloaca también fue tomada en cuenta para estos análisis, con la finalidad de que no se viera mermada la influencia que pudiera tener la talla del organismo, por lo que también se mostraron relaciones muy estrechas entre LHC y PTM ( $P=0.00651$ ), LHC y A ( $P=0.00217$ ) (Fig. 15).

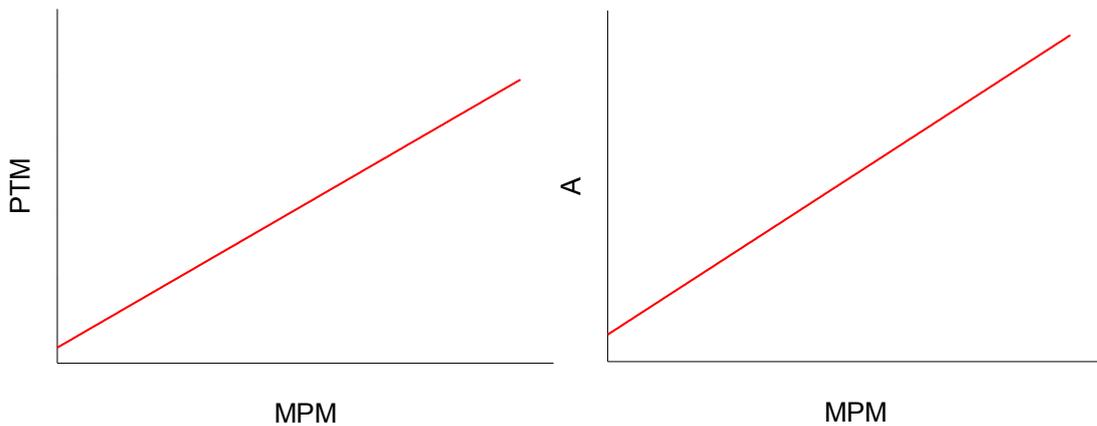


Fig. 13 Relación movimientos por minuto con el porcentaje de tiempo en movimiento y la alimentación.

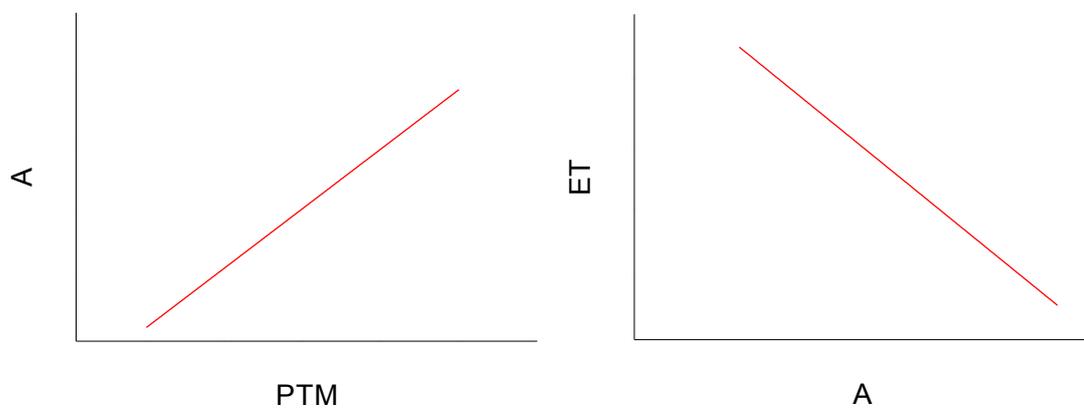


Fig. 14 Relación alimentación con porcentaje de tiempo en movimiento y eficiencia térmica.

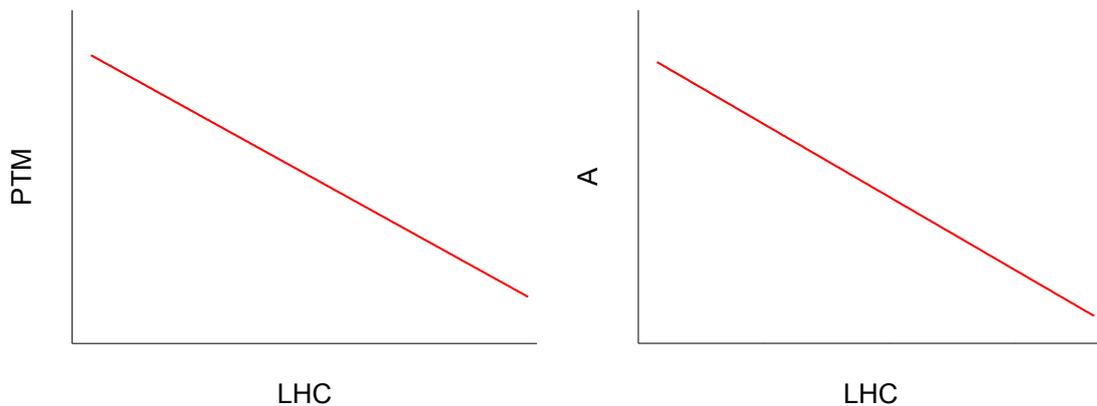


Fig. 15 Relación Longitud del individuo con el porcentaje de tiempo en movimiento y la alimentación.

Como se puede observar en las gráficas de la Fig.13, a mayor número de movimientos se incrementa el porcentaje de tiempo en que la especie se mueve; asimismo, a mayor porcentaje moviéndose, mayor será la tasa de alimentación Fig. 14.

En el caso de las relaciones LHC, podemos observar que a mayor longitud, menos tiempo se mueven y menor es la alimentación.

### **ANÁLISIS DE TEMPERATURAS E ÍNDICES DE EFICIENCIA.**

La temperatura media reflejada en campo ( $T_c=32.4^{\circ}\text{C}$ ), muestra que los organismos de *Phynosoma orbiculare*, tienden a mantener dichas temperaturas por encima de otras especies del mismo género, tal es el caso de *P. douglasi*, el cual mantiene una temperatura corporal promedio de  $24.5^{\circ}\text{C}$  y habita a una elevación alrededor de los 2290msnm (Christian, 1998), mientras que la especie de este trabajo se caracterizó por estar en un intervalo de los 2556-2780m. A diferencia de lo que se ha registrado para especies de zonas altas donde la temperatura corporal tiende a ser menor que la de especies de zonas bajas, dadas las características ambientales a diferentes altitudes (Andrews, 1998). *P. orbiculare* muestra una  $T_c$  más alta posiblemente dada por una adecuada precisión termorreguladora (db), lo que le facilita el mantener las temperaturas corporales adecuadas para realizar sus actividades, así como también el hecho de que en

este caso el clima parece no ser un atributo que afecte de manera directa o negativa a la especie (Christian, 1998; Andrews, 1998).

Según (Hertz *et al*, 1993), el índice de Eficiencia señala que tan hábiles son los organismos para mantener su temperatura corporal seleccionada, ya sea por comportamiento termorregulador o porque las condiciones del ambiente se los permiten, éste es otro aspecto que cabe resaltar, *P. orbiculare* mantiene temperaturas corporales mas altas que las seleccionadas en laboratorio, lo cual nos estaría corroborando la adecuada precisión en la regulación de su temperatura.

Algunos trabajos de termorregulación hechos con especies de la familia Lacertidae confirman este hecho, donde la especie llega a mantener temperaturas corporales por encima de las que prefiere ( $T_{sel}$ ); o bien, de la que el ambiente les provee ( $T_o$ ), con la finalidad de optimizar este requerimiento tan necesario para realizar acciones que tienen que ver con su sobrevivencia (Pearson y Bradford, 1976, Christian, 1998).

En este sentido, la Eficiencia en la termorregulación (EF) recalcó el hecho de que la regulación de temperatura que mantiene la especie es buena, aún cuando la calidad que el hábitat le ofrece (de), en cuanto a temperatura no sea el deseado, sin embargo, en algunas especies se ha demostrado que optimizan la temperatura que el ambiente les provee de tal forma que mantienen temperaturas corporales por encima de las seleccionadas, esto lo hacen maximizando la superficie de absorción de la radiación solar y permanecen cerca de la superficie del sustrato, donde la temperatura del aire es más alta y la velocidad del viento es mas baja (Porter y Gates, 1969), esto se pudo constatar al poner a los individuos de la especie dentro del gradiente térmico, puesto que *P. orbiculare* tuvo una tendencia a tomar la temperatura del sustrato y de las paredes donde se encontraban las placas térmicas.

Las eficiencias térmicas entre sexo/estadio, no fueron significativas, sin embargo, los jóvenes y las crías, tienen un índice de efectividad termorreguladora mayor que los adultos, indistintamente del sexo; esto podemos relacionarlo en el sentido de que organismos termorreguladores activos regulan mejor la temperatura de su cuerpo en un hábitat térmicamente heterogéneo teniendo como propósito alcanzar los requerimientos necesarios propios de la especie (Hertz *et al.*, 1999; Huey y Pianka, 2007); en este caso, el crecimiento y madurez sexual.

Por otra parte, hembras y machos no mostraron grandes contrastes en cuanto a temperaturas corporales y preferidas, sin embargo, las hembras mantenían  $T_c$  poco más altas que los machos; sin embargo, es posible que ésta varíe, pudiendo disminuirla durante el período de gestación puesto que ciertas hembras gestantes termorregulan a temperaturas más bajas para evitar una mala adecuación en las crías, (Beuchat, 1986), aunque también se ha registrado que algunas hembras gestantes pueden mantener temperaturas similares a las no gestantes, claro es que con el riesgo de que las crías tengan algún efecto negativo (Mathies y Andrews, 1997). En el presente trabajo no se pudo analizar esta parte puesto que ninguna de las hembras observadas estaba grávida.

Por otro lado, las temperaturas entre los períodos de secas y lluvias ofrecen similar panorama en cuanto a temperaturas seleccionadas y temperaturas corporales, observándose solo ciertos cambios en cuanto a las temperaturas operativas (Fig. 6), donde la época seca registró temperaturas por encima de las que la especie selecciona, no obstante, esto no afecta a su biología, por lo que se ha estado mencionando con respecto a su precisión en la regulación de la temperatura en un ambiente heterogéneo (Hertz *et al.*, 1999), además de que era de esperarse que durante la Primavera se registrarán las temperaturas más elevadas las cuales oscilaron en un intervalo que va de los 20.9 y los 31.1°C.

La calidad térmica del hábitat (de) se define como la cantidad de sitios adecuados en los que un organismo ectotermo puede conseguir su temperatura corporal dadas las características del ambiente (Hertz *et al*, 1999). Las calidades térmicas que se registraron entre estadio/sexo y entre los períodos de estudio fue muy similar (Ver Tabla 1), salvo en el período seco correspondiente a la Primavera donde la (de) fue pobre, brindándole menos posibilidades de sitios para termorregular., la calidad térmica en ambos períodos fue buena comparada con estudios registrados anteriormente en otros ambientes templados para especies de la misma familia (género *Sceloporus*) (Sartorius *et al*, 2002; Lara-Resendiz, 2008), mientras que fue pobre en comparación a *P. douglasi* el cual reportó una (de) promedio de 1.69 (Christian, 1998).

Como puede observarse los resultados obtenidos en el presente estudio confirman lo registrado en anteriores trabajos acerca de la regulación de la temperatura, en cuanto a la importancia de conocer ciertos índices que nos den una perspectiva de lo que sucede a nivel especie e incluso intraespecie en la termorregulación de ectotermos escamosos como *Phrynosoma* (Andrews *et al.*, 1999; Lemos-Espinal, *et al.*, 2002). Asimismo, el presente trabajo constata lo expuesto en dichos estudios acerca de que lacertilios de altas elevaciones resultan ser ectotermos con una alta Eficiencia Térmica, que pueden ser exitosos en ambientes con diferentes condiciones, incluyendo las menos favorables para sobrevivir.

## **ANÁLISIS DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO.**

*Phrynosoma orbiculare* se caracterizó por ser una especie con estrategia de forrajeo al acecho presentando movimientos frecuentes pero muy cortos de acuerdo a la clasificación de la estrategia de forrajeo para lagartijas (McLaughlin, 1989; Cooper *et al*, 1997; Butler 2005). Los individuos focales permanecieron en pausa más tiempo que el dedicado a los movimientos y por ende su PTM resultó ser bajo compartiendo esta característica con organismos de la familia Lacertidae, género *Meroles* (Huey y Pianka, 1981).

El área de forrajeo de *Phrynosoma orbiculare*, es pequeña ya que la distancia más larga registrada en el total de los organismos focales fue de cinco metros, hasta el momento en el que regresa al sitio encontrado o a un refugio cercano. El hecho de que forrajeé en un área tan pequeña, corrobora las características de una especie con forrajeo al acecho (Butler, 2005), además la estructura del hábitat así como la fisonomía del paisaje influyen en la disponibilidad de presas potenciales y refugios (Rotenberry y Wiens, 1980), puesto que en un área pequeña se reduce el riesgo de depredación así como la competencia (Perry y Pianka, 1997), dicho esto, la especie podría enfocar su método de forrajeo a la búsqueda de alimento en un área menor, pudiendo ser más grande en época seca.

En cuanto a la Alimentación (A), se consideró sólo la cantidad de presas ingeridas, no la biomasa que aportaban; no obstante, se registraron observaciones de consumo de presas pequeñas como hormigas y dípteros muy pequeños, también se tiene el registro de semillas de plantas entre las que se encuentran las de la familia Solanaceae.

Se observó que 39 de los 57 organismos observados se alimentaron por lo menos de una presa. El registro mayor de presas consumidas fue de 23 correspondiendo a una cría en la estación de Primavera, esto es similar a lo registrado para especies de forrajeo al acecho (Cooper y Whiting, 1999; Reaney y Whiting, 2002).

Aún cuando la estrategia de forrajeo es persistente a lo largo de las estaciones del año, hay diferencias entre los machos con respecto a los jóvenes y las crías, mientras que para la época lluviosa todas los estadios muestran un comportamiento similar no encontrándose diferencias entre los grupos, posiblemente por la disponibilidad de recursos que todos los grupos tienen reflejándose en el éxito de alimentación y los niveles de actividad (Lister y García, 1992), mientras que en la época seca, crías y jóvenes tienden a alimentarse más aunque se vea comprometida la sobrevivencia por el riesgo de depredación (Pianka, 1977). Esto también nos puede hablar de la eficiencia en el forrajeo de acuerdo a los estadios de desarrollo, por ejemplo en aves del género Junco se ha observado que los jóvenes son mucho menos eficientes en el forrajeo si gastan mucho tiempo en ello (90%), debido a que se exponen a ser depredados, por lo que para tener baja mortandad y menos pérdida de masa corporal deben gastar solo una parte de su tiempo en el forrajeo (aproximadamente 62% de su tiempo), que aún así es

mucho mayor que los adultos, los cuales son también muy eficientes pero solo pasan un 30% de su tiempo en dicha tarea (Sullivan, 1990).

Todas las acciones realizadas por *Phrynosoma orbiculare*, se mostraron en todos los estadios y entre los períodos estacionales, cabe resaltar que en todos los casos se llegó a la ingesta de la presa, por lo que las conductas exhibidas fueron exitosas, coincidiendo con el hecho de que especies acechadoras se caracterizan por mostrar ciertas conductas con el fin de conseguir alimento, como las vistas en el presente trabajo, entre las conductas que caracterizan este modo de forrajeo se encuentran las habilidades quimiosensoriales que involucran exposiciones linguales las cuales se relacionan a cráneos pequeños y angostos para la captura y procesamiento de la presa (Losos, et.al., 2002), buena visión para la búsqueda de su alimento que generalmente son presas activas ( Crozier y Wolf, 1940; McBrayer y Corbin, 2007; Reilly y McBrayer, 2007; McElroy *et al*, 2008).

## **RELACIÓN ENTRE ÍNDICES**

Los movimientos por minuto y el porcentaje de tiempo en movimiento están íntimamente relacionados puesto que estas variables son las que mejor describen las conductas de movimientos de una especie en un plano espacial, lo cual se pudo observar claramente en la Fig. 11, apreciándose el plano bidimensional que la mayoría de los organismos forrajeros presentan (Cooper, 2005b; Cooper, 2005a).

Estas variables también señalan que cuando una especie está invirtiendo tiempo en moverse para conseguir alimento desarrolla ciertas conductas que aseguren la captura de presas (Robinson y Wilson, 1998), por lo que se presenta una relación positiva en la que a mayor movimiento del depredador ya sea en la búsqueda o en la captura de presas potenciales, mayor será la tasa de presas consumidas (Fig. 11 y Fig. 12).

Sin embargo, Pearson y Bradford (1976), hicieron un análisis detallado relacionado con el tiempo que destina una lagartija a sus diversas actividades, en el mismo, describen que alrededor del 80% del tiempo permanecieron inactivas o en su refugio, el 16% ( $\pm 3.5$  h) a la termorregulación, sólo 0.3% (menos de 5 min) se dedicó a la alimentación y el 3.7% a las relaciones sociales y desplazamientos.

De acuerdo a dicho estudio se mostraría una relación negativa entre la Eficiencia Térmica y la Alimentación la cual se nota en la Fig. 12, puesto que los costos de la regulación de la temperatura son inversiones de energía y tiempo, dado que los períodos de termorregulación requieren muchas de las veces de desplazamientos, pudiendo en este caso, ser mutuamente excluyente con actividades o conductas tales como forrajeo (Huey, 1982). Del mismo modo, cuando la calidad térmica disminuye, es necesario invertir tiempo y energía para conseguir una óptima termorregulación, comprometiendo en su mayoría otros aspectos importantes, como lo es el riesgo de depredación o el tiempo destinado al forrajeo (Hertz *et al*, 1993, Blouin-Demers y Nadeau, 2005), aunque para algunas especies no resulta ser tan importante comprometer algún aspecto y realizan las llamadas estrategias de costo-beneficio (Christian, 1998; Blouin-Demers y Nadeau, 2005).

Con respecto a la longitud de la especie y los movimientos, así como la tasa de alimentación, parece ser que se presenta la misma situación de ser conductas excluyentes puesto que se observó que conforme la especie va creciendo y llega a la longitud necesaria para la madurez sexual, presentan menos movimientos y su tasa de alimentación se mantiene por debajo de la que respecta cuando son crías, (Losos, et.al., 2002; Meyers *et al.*, 2006), menciona que especies fuertemente armadas como los Cordylidos, y en este caso *Phrynosoma*, son organismos abultados, de patas cortas y corren más lentamente que las especies menos armadas lo cual justificaría el hecho de que no gaste tanto tiempo en moverse y lo que conlleva a predecir que especies con armadura más fuerte, pueden aventurarse lejos de áreas cubiertas o protegidas y permanecer más tiempo en áreas abiertas confiando más en su cripsis y defensa, muy al contrario de especies sin armaduras (Losos, et.al., 2002) y aún cuando desde pequeños cuentan con armadura en sus cuerpos, no poseen todavía la dureza que se necesita, además de ser más ágiles, lo que representa la ventaja de aprovechar los recursos y optimizar sus requerimientos para llegar a la madurez sexual y posteriormente a la reproducción.

## CONCLUSIONES.

- ✚ *Phrynosoma orbiculare* mostró tener los mismos requerimientos térmicos de temperaturas corporales promedio entre estaciones, así como las preferidas en laboratorio.
- ✚ La precisión en la termorregulación, así como la Eficiencia en la Termorregulación fueron buenas y similares para ambos períodos de estacionalidad, así como entre sexo/estadio.
- ✚ A pesar de no mostrarse una buena calidad térmica, *P. orbiculare* mostró ser eficiente en la regulación de su temperatura.
- ✚ *Phrynosoma orbiculare* se caracterizó por mostrar un modo de forrajeo al acecho y éste es continuo a lo largo del año.
- ✚ Se presentaron diez conductas que definieron la actividad de la especie.
- ✚ Se presentaron tres relaciones positivas entre las variables manejadas como es el caso de MPM vs. PTM, MPM vs. A y PTM vs. A.
- ✚ Tres relaciones fueron consideradas como mutuamente excluyentes las cuales fueron A vs. ET, LHC vs. PTM y LHC vs. A.

## LITERATURA CITADA

- Adolph, S.C. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71:315-327.
- Almond, W. D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:503-522.
- Andrews, R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 263(6):329-334.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y F. Rodríguez-Romero. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 34(1):93-100.
- Bauwens, D., Castilla, A.M., Van Damme, R. and Verheyen, R.F. 1990. Field body temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard. *Lacerta bedriagae*. *J. Herpetol.* 24: 88-91.
- Beck, D.D., and C. H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard *Heloderma horridum* in a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *Journal of Herpetology* 25:395-406.
- Bell, H. L. 1982. Abundance and seasonality of the savanna avifauna at Port Moresby, Papua New Guinea. *Ibis.* 124:252-274.
- Beuchat, C. A. 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia* 1986(4): 971-979.
- Blouin-Demers and G., P. Nadeau. 2005. The cost benefit of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86 (3):560-566.
- Bogert, C.M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution.* 3(3):195-211.
- Bullock, S., y A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- 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.

- Casas-Andreu, G. y M. A. Gurrola-Hidalgo. 1993 .Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in coastal Jalisco, Mexico. PagInas 133-149. en J. W. Wright y L. J. Vitt, editores. Biology of whiptail izards (genus *Cnemidophorus*). Herpetologists' league special publication No. 3.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forests in Western Mexico. Journal of Mammalogy 71:263-266.
- Ceballos, G., A. Szekely, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. Plan de Manejo de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. SEMARNAP, México D.F.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. Páginas 195-219. en S. Bullock, H. Mooney y E. Medina, editores. Seasonal dry forests. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Christian, K. 1998. Thermoregulation by de short-horned lizard *Phrynosoma douglasi* at high elevation. J. Therm. Biol. 6(23):395-399.
- Cooper, W. Jr. 1995. Prey chemical discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. Herpetological Monographs. 9:120-129.
- Cooper, W.E. Jr, Whiting, M.J., Van Wyk, J.H. and Mouton, P.L.F.N. (1999). Movement- and attack-based indices of foraging mode and ambush foraging in some gekkonid and agamine lizards from southern Africa. Amphibia-Reptilia 20, 391–399.
- Cooper, W. E. Jr., Whiting, M. J. and VanWyk, J. H. 1997. Foraging modes of cordyliform lizards. S. Afr. J. Zool. 32: 9–13.
- Cooper, W. Jr. 2005. Duration of movement as a lizard foraging movement variable. Herpetologica. 61(4):363-372.
- Cooper, W. E. Jr. 2005a. The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging occur. J. Zool.Lond. 267:179-190.
- Crozier, W. J. E. Wolf. 1940. The flicker response contour for *Phrynosoma* (Horn lizard; cone retina). The journal of General Physiology. 317-324.
- Duellman, W. E. 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rain-forest. Journal of Herpetology 29:13-21.

- Duellman, W. E., and R. Thomas. 1996. Anuran amphibians from seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anuran among sites in the upper Amazon Basin. *Ocasional Papers of the Natural History Museum, University of Kansas* 180:1-34.
- Eifler, D. and 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. 1996. Estudio de la actividad diurna y anual de *Sceloporus melanorhinus*, *Sceloporus utiformis*, *Anolis nebulosus* y *Urosaurus bicarinatus* de Chamela, Jalisco, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- García, A. 2003. Biogeography, Ecology and Conservation of Tropical Dry Forest Herpetofauna in Western Mexico. Doctoral Dissertation, University of New Mexico, Albuquerque, NM., USA.
- García, A. y G. Ceballos. 1994. Guia de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco. Fundacion Ecologica de Cuixmala, A.C. – Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- García, A, y D. Whalen. 2003. Lizard community structure along an inland desert-intertidal transition zone on the coast of Sonora, Mexico. *Journal of Herpetology* 37:378-382.
- Gienger, C. M., D. D. Beck, N. C. Sabari, And D. L. Stumbaugh. 2002. Dry season habitat use by lizards in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Herpetology* 36:487-490.
- Hertz, P. E., B. R. Huey y R. D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*. 142:796-818.
- Hertz, P.E. and Huey, R.B. 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology* 62:15-521.
- Hodges, W.L. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold climate hipótesis. *J. Evol. Biol.* 17:1230-1237.

- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. Pages 25-91 in C. Gans y F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Academic press, New Cork. Food chemical discrimination in iguanian and ambush foraging.
- Huey, R. B. and Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991–999.
- Huey, R. B. and E. Pianka. 2007. Natural History Miscellany. Lizard Thermal Biology: do genders differ? *Am. Nat.* 170:473-478.
- Huey, R. B. and M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51:363-384.
- INE-SEMARNAP (Instituto Nacional de Ecología-Secretaria de Recursos Naturales y Pesca). 2000. Programa de manejo de la reserva de la biosfera Sierra de Manantlán. D.F., México.
- INEGI. 1994. I. Carta Geológica. 1:1000,000.
- INEGI. 1994. II. Carta fisiográfica. 1:1000,000.
- INEGI. 1994. III. Carta de Climas. 1: 1000,000
- INEGI. 1994. IV. Carta efectos climáticos. 1:25,000 E142.
- INEGI. 1994. V. Carta uso de suelo y vegetación. 1:25,000.
- Krebs, J. and n. Davies. 1997. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. Fourth Edition. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom. 456pp.
- Lara-Resendiz, R. A. 2008. Eficiencia de la termorregulación y modelación del nicho ecológico de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis Maestría. UNAM. México. 61pp.
- Leache, A.D. y J.A. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 39:628-644.
- Lemos-Espinal, J.A. and Ballinger, R.E. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl volcano, Puebla, Mexico. *Can. J. Zool.* 73:2184-2191.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2002. Body temperature and sexual dimorphism of *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus palaciosi* from Mexico. *Amphibia-Reptilia* 23:114-119.

- Lemos- Espinal, J., H. M. Smith. 2007. Anfibios y reptiles del Estado de Chihuahua. CONABIO. México. 613p.
- Leighton, M., and D. R. Leighton. 1983. Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest. Pages 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.
- Lister, B. 1980. Resource variation and the structure of British bird communities. Proceedings from the National Academic of Sciences, USA 77: 4185-4187.
- Lister, B., and García, A. 1992. Seasonality, predation and behavior of a mainland anole. Journal of Animal Ecology 61:717-733.
- Losos, J. B., P. Le Fras, R. Bickel, I. Cornelius, and L. Ruddock. 2002. The effect of body armature on escape behaviour in cordylid lizards. Animal Behaviour. 64:313-321.
- MacBrayer, L. B. and Corbin, C. E. 2007. Patterns of head shape variation in lizards: morphological correlates of foraging mode. In Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode (ed. S. M. Reilly, L. B. McBrayer and D. B. Miles), pp. 271-301. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mac Brayer, L. and S. Reilly. 2002. Prey processing in lizards: behavioural variation in sit and wait and widely foraging taxa. Canadian Journal of Zoology. 80:882-892.
- Magnusson, W. L., L. Paiva, R. Rocha, C. Franke, L. Kasper and A. Lima. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. Herpetologica. 41:324-332.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? Functional Ecology 11: 498-507.
- McLaughlin, R. L. 1989. Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement patterns. American Naturalist 133:654-670.
- Meyers, J. J., A. Herrel and K. C. Nishikawa. 2006. Morphological correlates of ant eating in horned lizards (*Phrynosoma*). Biological Journal of the Linnean Society. 89:13-24.

- Noguera, F., J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela Instituto de Biología, UNAM. México D.F. México.
- Pearson, O. P. and Bradford, D. F. (1976). Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia*. 1976, 155-170.
- Perry, G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *Am. Nat.* 153:98-109.
- Perry, G. and E. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*. 12:360-384.
- Pianka, E. R. 1977. Reptilian species Diversity, pp 1-34. In: C. Gans and D.W. Tinkle (eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press.
- Reaney, L. and M. Whiting. 2002. Life on a limb: ecology of the tree agama (*Acanthocercus a. atricollis* in Southern Africa. *Journal of Zoology*. 257:439-448.
- Reilly, S. M. and McBrayer, L. B. (2007). Prey capture and prey processing behavior and the evolution of lingual and sensory characteristics: divergences and convergences in lizard feeding biology. In *Lizard Ecology: The Evolutionary Consequences of Foraging Mode*(ed. S. M. Reilly, L. B. McBrayer and D. B. Miles), pp. 302-333. Cambridge: Cambridge University Press.
- Robinson, B. W. and D. S. Wilson. 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's Paradox. *The American Naturalist*. 151(3):223-235.
- Rotenberry, J. and J. Wiens., 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61:1228-1250.
- Russell, S. M. 1980. Distribution and abundance of North American migrants in lowlands of northern Colombia.P. 249-252. En: *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation* (A.Keast, y E. S. Morton, Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Sartorius, S. S., J. P. S. do Amaral, R. D. Durtsche, C. M. Deen y W. I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80:1966-1976.

- Sherbrooke, W.C. 2003. Introduction to horned lizards of North America. University of California Press. Berkeley.
- Shine, R. 2004. Does the viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperature? *Evolution*. 58(8):1809-1818.
- Sullivan, K.A. 1990. Daily time allocation among adult and immature yellow – eyed juncos over the breeding season. *Anim. Behav.* 39:380-387.
- Tinkle, D. W., and J. W. Gibbons. 1997. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 154:1–55.
- Trejo-Vázquez, R. 1998. Distribución y diversidad de las selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Valenzuela, D. y G. Ceballos. 2000. Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy* 81:810-819.
- 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, Escuela de Biología, México.
- Wolda, H. 1988. Seasonality and the community. Pages 69-95 in Gee, J. and Giller, editors. *The organizations of communities*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Wymann, M. and M. Whiting. 2002. Foraging Ecology of rainbow skinks (*Mabuya margaritifer*), in southern África. *Copeia*. 4:943-957.

**ANEXO I**  
**Marcaje de individuos de *Phrynosoma orbiculare*.**

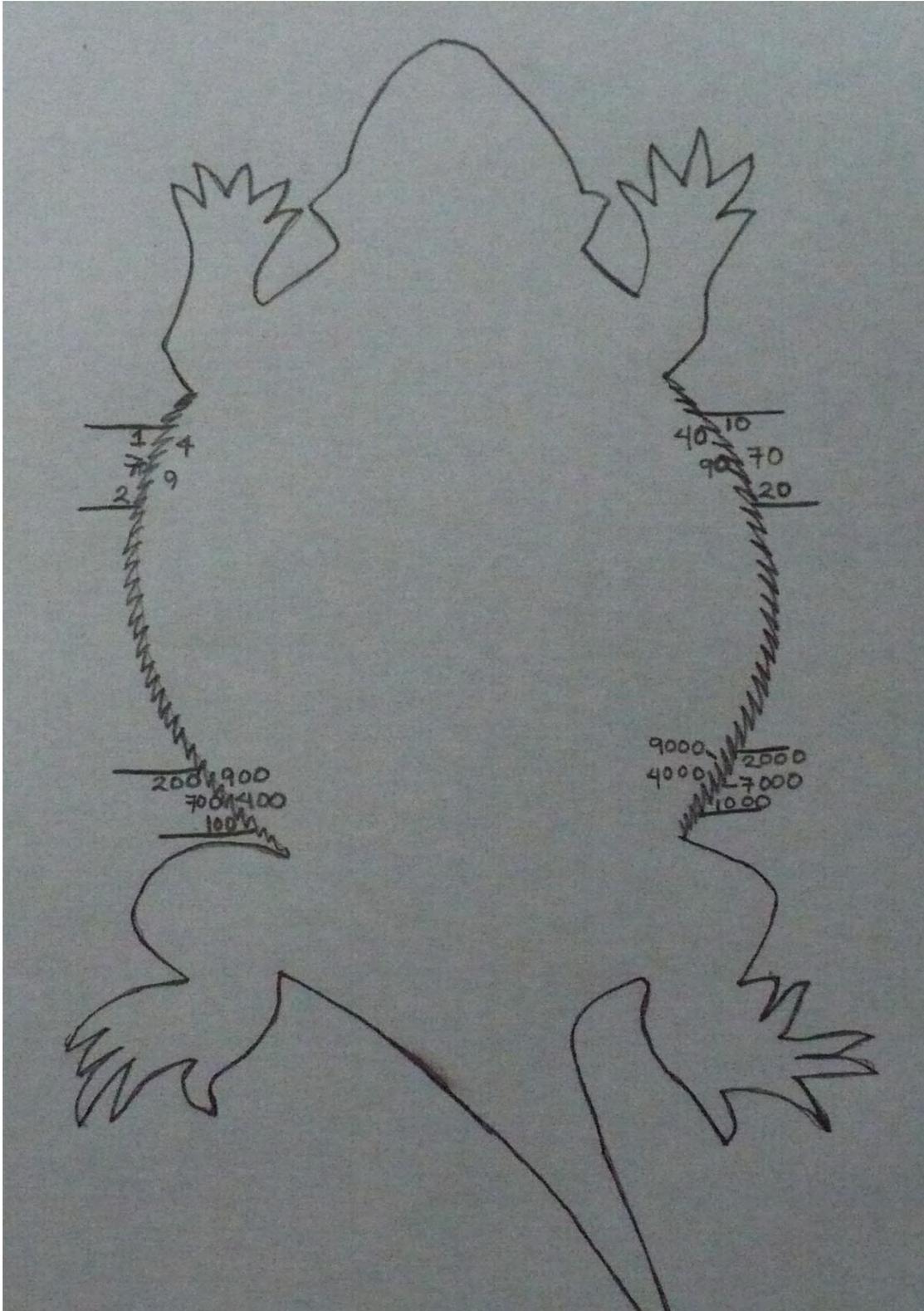


Fig. 16 Forma de marcar a los organismos encontrados adaptado de la ectomización de falanges a escamas.

**ANEXO II.**  
**Modelos de cobre utilizados para la parte de Termorregulación.**



Fig. 17 Modelo de *Phrynosoma orbiculare* (dorso)



Fig. 18 Modelo de *Phrynosoma orbiculare* (parte ventral)

Los moldes para el modelo de cobre se tomaron de un dibujo realizado con un organismo de *Phrynosoma orbiculare* adulto vivo para su posterior manufactura en metal. Estos modelos tienen una LHC (Longitud Hocico-Cloaca) de 99mm, semejante al tamaño que en general presentan los organismos adultos de la especie.