



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ANÁLISIS DEL MODO DE FORRAJEО DE UN ENSAMBLE
DE LAGARTIJAS EN UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO

Tesis que para obtener el título de

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

ERNESTO TLAHUICE MÉNDEZ

DIRECTORA: M. EN C. MARÍA GUADALUPE GUTIÉRREZ
MAYÉN



ENERO 2024

DECLARATORIA

El que suscribe, **Biól. Ernesto Tlahuice Méndez**, con número de matrícula **221470312**, alumno de la **Maestría en Ciencias Biológicas** de la **Benemérita Universidad Autónoma de Puebla**, autor de la tesis titulada **“Análisis del modo de Forrajeo de un Ensamble de Lagartijas en un Bosque Tropical Caducifolio”**

DECLARO QUE:

El presente documento de tesis presentado para la obtención del grado académico de **Maestro en Ciencias Biológicas** es original, siendo los resultados de mi trabajo personal, que no ha copiado ideas, fórmulas, citas completas “sensu stricto”, ilustraciones, imágenes y esquemas, provenientes de cualquier tesis, obra, artículo, libro, memoria, etcétera, ya sea en versión impresa o digital, sin mencionar de manera clara y precisa el autor y su correspondiente procedencia, así como también cualquier información anexa a esos escritos (figuras, tablas, etc.).

DECLARO QUE:

El trabajo de investigación que pongo a su disposición para su evaluación no ha sido presentado previamente para obtener ningún grado académico, título y cuya información no ha sido publicada. Dicho esto, estoy plenamente consciente de que el no respetar los derechos de autor y obra e incurrir en plagio, son motivos de sanciones universitarias y/o legales, por lo que, en caso de incurrir en alguna de estas acciones, asumo la responsabilidad de cualquier sanción que se presente por estas acciones. Así mismo, asumo cualquier responsabilidad o daño que pudiera derivarse por incumplir lo declarado en la presente.

H. Puebla de Zaragoza a 20 de enero de 2024



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

H. Puebla de Z. a 24 de enero de 2024

Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado
PRESENTE

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

“Análisis del modo de Forrajeo de un Ensamble de Lagartijas en un Bosque Tropical Caducifolio”

Que presenta el estudiante **Ernesto Tlahuice Méndez** con número de matrícula **221470312**, aspirante al grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **“Ecología y Manejo de Recursos Bióticos”**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: Dr. Juan Héctor García Chávez

Tutor Externo: M. en C. Héctor Rafael Eliosa León

Revisor: Dr. José Luis Aguilar López

Agradecemos de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Deseo expresar mi agradecimiento a todos los que han hecho posible concluir el presente trabajo y que sin su apoyo no habría sido posible:

- Expreso mi más sincero agradecimiento al Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por haberme otorgado la beca con número de apoyo 798668, la cual hizo posible desarrollar el presente trabajo.
- A la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado, a la Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla PNPC (Clave 005671) y al comité académico de la Maestría en Ciencias Biológicas-BUAP por haber aceptado la propuesta de trabajo y dar seguimiento a los avances del mismo.
- A la M. en C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén, por aceptar ser la directora de este proyecto. Siempre ha demostrado ir un paso más allá, orientándome para estructurar el trabajo en sus diferentes etapas, mostrándome el mejor camino para realizar un proyecto de calidad y siempre revisando meticulosamente mis redacciones.
- Al Dr. Juan García Chávez y al M. en C. Héctor Rafael Eliosa León, por haber aceptado colaborar en conjunto dentro del comité tutorial, siempre estando con la mejor disposición para resolver mis dudas, delimitar los alcances del trabajo y por transmitirme sus conocimientos para enriquecer mi formación y el resultado final del proyecto.
- Al Dr. José Luis Aguilar López, por aceptar formar parte del jurado y revisar este manuscrito con la finalidad de culminar el proceso de redacción y poder presentarlo a la comunidad científica.
- A las autoridades de Santiago Quotepec: Florina Arroyo, José Concepción Osorio y Santos Romero por haberme brindado todas la facilidades para trabajar dentro de la comunidad.

- A todos los profesores del programa de Maestría que a lo largo de los diferentes cursos me otorgaron los conocimientos necesarios para cumplir con los objetivos que planteé en el proyecto.
- A las cuatro especies de lagartijas, por haberme mostrado su actividad de forrajeo y que, aunque de repente se nos olvida, sin esa gran diversidad de organismos no tendríamos nada que estudiar.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

- A mi familia, mi mamá, mi hermana y mi sobrino, por estar siempre pendientes de mí y apoyarme siempre para superarme y dedicarme a lo que realmente me hace feliz.
- A la profesora Mayén, porque siempre me ha apoyado para cumplir el objetivo de ser un buen biólogo, porque me ha brindado su amistad incondicional transmitiéndome sus conocimientos y al mismo tiempo, volviéndose un ejemplo a seguir, demostrándome que no hay nada que sea imposible siempre que se cuente con fuerza de voluntad y disciplina.
- Al profe Juan por mostrarme que, aun siendo profesionistas, seguimos siendo humanos y que no se trata de compararse siempre con los demás, sino de formar un camino propio.
- Al profe Héctor, que siempre me ha mostrado su apoyo y que me ha demostrado que la humildad y el trabajo constante logran superar cualquier obstáculo.
- A los habitantes de Santiago Quilotepec, por haberme recibido de la mejor manera, especialmente a don Pedro y doña Chabe, José Concepción, Ignacio, don Bertín y doña Rosa, Felipe y Susana y Doña Olga, todos fueron muy amables conmigo permitiéndome conocer ese lugar tan maravilloso, orientándome siempre con mis dudas respecto al conocimiento de la zona y al mismo tiempo haciéndome sentir como en mi hogar.

- A Víctor Aguilar “Vic”, que me apoyó durante las primeras salidas, transmitiéndome el conocimiento de campo que tiene y apoyándome durante las grabaciones. También agradezco a Fernanda Limón y Diego Marroquín, por haberme acompañado en algunas de las salidas brindándome su ayuda en las actividades de campo.
- A Sandra Bautista e Iván Medina, por ser mis grandes compañeros de equipo en las materias comunes siempre avanzando contra la corriente.
- A Alejandra y Gibrán por haberme acompañado durante la XVI Reunión de Herpetología, por haber participado junto conmigo en esa gran experiencia y por haberme aconsejado para cumplir con la presentación oral.
- A Fernando Juárez, Gabriela de la Cruz, Víctor Minor, Emmanuel Bello, Cesar Arcadia, Sarahí Caamaño, Cesar Díaz, Helder Sánchez y a Luis Enrique, que aún en la distancia me siguen dando su apoyo creyendo en que puedo ser un buen Biólogo.
- A los compañeros del Herpetario Universitario “Coatlicalli”: Abril “la jefa”, Andrés, Antonio, Arturo, Axel, Brandon, Carlos “Veterinario”, Carlos “Biólogo”, Cristina, Daniel, Dianita, Ernesto “Tocayín”, Jessica, Kirsten, Mariana, Miguel, Nancy, Naomi, Lizbeth, Rolando, Susan, Zaid y a David “El Doc” por haberme acompañado durante el tiempo de desarrollo del proyecto, mostrándose siempre interesados por el tema animándome a no rendirme.
- Finalmente, a todas aquellas personas que me han brindado su apoyo y que por cuestiones de espacio y falta de memoria no alcanzo a mencionar. En verdad agradezco a todos el esfuerzo que han hecho para verme concluir esta etapa de mi vida profesional.

ÍNDICE

RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN.....	10
El Modo de Forrajeo y los Índices de Movimiento	10
Características del Modo de Forrajeo.....	11
Factores que Influyen en el modo de Forrajeo	12
Controversias en el modo de Forrajeo	13
Especies de Estudio	17
MATERIAL Y MÉTODOS	18
TRABAJO DE CAMPO	18
Zona de Estudio	18
Forrajeo	19
Parámetros Ambientales	19
Índice de Cobertura Vegetal (C)	19
Abundancia Absoluta de Invertebrados (AI)	20
TRABAJO DE LABORATORIO	22
Forrajeo	22
Abundancia de Invertebrados	23
Índice de Cobertura Vegetal (C)	23
ANÁLISIS DE DATOS	23
Parámetros de Conducta	24
Tipo de Forrajeo de Acuerdo con los Parámetros de Movimiento	26
Análisis Estadístico	28
Construcción de Cladograma y Mapeo de Caracteres	29
CONSIDERACIONES ÉTICAS.....	30
RESULTADOS	30
Tipo de Forrajeo de Acuerdo a los Parámetros de Movimiento	30
Influencia de la Estacionalidad y la Especie en las Categorías de Conducta.....	33
Influencia de la Estacionalidad y la Especie en la Búsqueda y Captura	35
Influencia de la Estacionalidad y la Especie en el Desplazamiento	36
Influencia de la Estacionalidad y la Especie en las Conductas Estacionarias	37
Influencia de la Estacionalidad y la Especie en la Interacción	39
Influencia del Ambiente en las Categorías de Conducta.....	39
Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en la Búsqueda y Captura ...	39
Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en el Desplazamiento	44

Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en las Conductas Estacionarias	55
Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en la Interacción	64
Historia Evolutiva del Desplazamiento durante el Forrajeo	69
DISCUSIÓN	73
Tipo de Forrajeo	73
Influencia de la Estacionalidad en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta	75
Influencia de los Factores Ambientales en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta	76
Influencia de la Especie en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta	77
Historia Evolutiva del Modo de Forrajeo	78
CONCLUSIONES	80
REFERENCIAS	81
ANEXO 1	88
ANEXO 2	89

RESUMEN

El forrajeo es el proceso de búsqueda y captura del alimento, el cual se ha dividido en forrajeo activo y forrajeo de acecho. Los organismos con un forrajeo activo se desplazan buscando presas, mientras que los forrajeadores de acecho, principalmente permanecen estacionarios a la espera de alguna presa que entre en su rango de alcance. En el presente trabajo analicé el modo de forrajeo de las lagartijas *Aspidoscelis parvisocius*, *A. sacki*, *Sceloporus gadoviae* y *Urosaurus bicarinatus* en un Bosque Tropical Caducifolio al noroeste del estado de Oaxaca y su relación con aspectos ambientales y filogenéticos. Para documentar el forrajeo, realicé grabaciones de cada lagartija observada durante mayo y junio (secas) y julio y agosto (lluvias) de 2022. Registré la hora de grabación y después medí la temperatura, humedad, velocidad del viento, cobertura vegetal y abundancia de invertebrados en el microhábitat donde observé cada lagartija. Para analizar el forrajeo revisé los videos y establecí cuatro categorías de conducta: Búsqueda y Captura (B), Desplazamiento (D), Conductas Estacionarias (E) e Interacciones (I). Para determinar el tipo de forrajeo de cada especie en cada época, calculé la Proporción de Tiempo de Desplazamiento (PTD) y el número de Desplazamientos por Minuto (DPM). Para determinar si las conductas dependen de la especie, de la estacionalidad o su interacción, realicé un Modelo Lineal Generalizado (GLM) para cada categoría de conducta. Para determinar si la proporción de tiempo para cada categoría de conducta está influenciada por el ambiente, realicé una serie de Análisis de Covarianza para las estaciones y para las especies. Para comprobar si el forrajeo de las especies de estudio tiene relación con su historia evolutiva, realicé una reconstrucción filogenética usando 112 especies para las cuales se dispone de información en la literatura. Ambas especies de Teíidos presentaron un modo de forrajeo activo, mientras que las dos especies de Frinosomátidos mostraron un forrajeo mixto muy semejante al de acecho. La Búsqueda y Captura estuvo influenciada por la Especie, la Estacionalidad, la Velocidad del Viento y la Temperatura. El Desplazamiento estuvo influenciado por la Especie, la Cobertura Vegetal, la Hora de Grabación, la Velocidad del Viento, la Humedad Relativa y la Temperatura. Las Conductas Estacionarias estuvieron influenciadas por las mismas variables que el Desplazamiento, pero de forma inversa en las familias de lagartijas. La

categoría Interacción solo estuvo influenciada por la Especie y Hora de Grabación durante la Estación de Secas. El análisis filogenético mostró que el forrajeo de acecho es plesiomórfico y que el forrajeo activo surgió de forma independiente en varias especies. En las familias Teiidae y Lacertidae predomina el forrajeo activo, seguido de otras familias como Phrynosomatidae, Iguanidae y Dactyloidae, que se especializan en el acecho. El modo de forrajeo en las especies del ensamble fue constante entre estaciones, demostrando que la influencia del ambiente es mínima. Algunos parámetros ambientales afectaron de forma distinta a las lagartijas, pero sin afectar las Proporciones de Tiempo que dedican a cada categoría de conducta. Se demostró que, para las cuatro especies estudiadas, el modo de forrajeo que presentan es conservativo respecto a la historia evolutiva de las familias a las que pertenecen, siendo congruente con las conductas que utilizan y con las proporciones de tiempo reportadas para otras especies de las mismas familias.

Palabras clave: **Estacionalidad, conducta, factores ambientales, desplazamiento, filogenia**

INTRODUCCIÓN

El Modo de Forrajeo y los Índices de Movimiento

La capacidad para encontrar y capturar con éxito el alimento es uno de los elementos que influye en la supervivencia de los organismos (Eifler & Eifler, 1999). Las conductas relacionadas con la búsqueda de alimento se han denominado “forrajeo” y han sido estudiadas en diferentes grupos de organismos como peces, aves, mamíferos y reptiles (Pianka, 1966).

En los reptiles, el comportamiento de forrajeo se ha investigado intensamente desde mediados de la década de 1960. Pianka (1966) estudió la diversidad de especies de lagartijas respecto a la heterogeneidad ambiental usando un ensamble de algunas especies de Norte América. Además, asoció el uso del espacio con el tipo de forrajeo desde una clasificación dicotómica con base en la detección y captura de la presa, reconociendo como forrajeadores de acecho “sit-and wait” a aquellos organismos que dedican poco tiempo para la búsqueda y que se enfocan en emboscar presas móviles y en el otro extremo como forrajeadores activos “wide foraging” a los organismos que se mueven activamente buscando presas ocultas y de poco movimiento.

Para entender cuáles son las estrategias que los organismos emplean durante el forrajeo; Huey & Pianka (1981) analizaron en seis especies de lacértidos del desierto de Kalahari una serie de parámetros de conducta que sirvieron para caracterizar el forrajeo de acuerdo al nivel de movimientos, surgiendo así el número de Movimientos Por Minuto (MPM) y la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM) como los primeros parámetros para evaluar de forma cuantitativa la conducta de forrajeo. Estos criterios de movimiento aún prevalecen en las investigaciones actuales (McBrayer et al., 2007). No obstante, a lo largo del tiempo se han empleado diferentes criterios para evaluar el movimiento. Cooper y Whiting (1999) propusieron la Velocidad Global de Movimiento (AS), la Velocidad Promedio (MS) y la Proporción de Ataques a la presa Iniciados por la lagartija mientras se Mueve (PAM) como complementos para caracterizar el modo de forrajeo debido a que estas medidas se consideraron buenos estimadores para determinar los méritos relativos de los MPM y de la PTM (Cooper et al., 2001).

Los límites entre un modo de forrajeo y otro con base en los parámetros de movimiento no se han definido con exactitud. Cooper et al., (2005) evaluaron los principales parámetros de movimiento y establecieron que los forrajeadores de acecho presentan valores más bajos respecto a los forrajeadores activos, así mismo, propusieron que los organismos solo pueden crear combinaciones de movimientos dentro de ciertos límites. Por otro lado, Butler (2005) determinó que estableciendo como límites la PTM = 0.1 y los MPM = 1 se puede clasificar a los organismos en cuatro diferentes modos de forrajeo mixtos, que van desde el forrajeo completamente de acecho, dos modos de forrajeo intermedios y el forrajeo completamente activo.

Características del Modo de Forrajeo

Se han asociado convencionalmente presas blandas con poco movimiento al tipo de forrajeo activo, mientras que presas duras y altamente móviles se han asociado al modo de forrajeo de acecho. También algunos aspectos morfológicos como la amplitud de la mordida y el ancho de la cabeza se correlacionan con el modo de forrajeo evidenciando un posible patrón de coevolución entre el modo de forrajeo y la morfología (Verwajen & Van Damme, 2007a).

El forrajeo es una actividad que puede poner en riesgo a los organismos y que, además, consume tiempo y energía. El forrajeo también está directamente relacionado con aspectos importantes de la historia de vida como la supervivencia y la reproducción, por lo que es esperado que se encuentre bajo una fuerte presión de selección (McLaughlin, 1989).

Debido a la selección bajo la cual está sujeto el modo de forrajeo, se propuso la Teoría del Forrajeo Óptimo como una explicación para la evolución de los modos de forrajeo. Esta teoría analizó el modo de forrajeo en términos de costo y ganancia. Así, un animal que forrajea deberá minimizar el tiempo invertido en la búsqueda y manipulación de una presa y maximizar las calorías obtenidas (Gutiérrez, 1998; Huey & Pianka, 1981). Además, para aumentar el éxito en la obtención del alimento, se hipotetiza que los animales presentan adaptaciones estructurales, morfológicas y conductuales que están directamente relacionadas con el éxito de búsqueda y consumo de elementos nutritivos

(Gutiérrez, 1998) estableciendo lo que se conoce como “Paradigma del Forrajeo” (Cooper et al., 2014).

Los forrajadores de acecho invierten poco tiempo y energía en la búsqueda de presas ya que típicamente permanecen estacionarios y atacan presas móviles que estén dentro de su campo de visión (Verwaijen & Van Damme, 2008a; Vitt & Caldwell, 2014), en estos organismos la mayor parte de la energía es utilizada en la captura y manipulación de la presa (Vitt & Caldwell, 2014). Cuando alguna presa potencial se coloca “dentro del rango de ataque” el forrajador puede acechar y finalmente arremeter o realizar un “sprint” para capturarla, dependiendo de la habilidad de evasión de la presa y del contexto del encuentro. Debido a que se especializan en atrapar presas fáciles de detectar y que generalmente son móviles y evasivas, los forrajadores de acecho necesitan ser ágiles, apoyándose en la locomoción rápida durante la captura, involucrando aspectos mecánicos de carrera y trote (Anderson, 1993; McElroy et al., 2008).

Por otro lado, los forrajadores activos se mueven a través del ambiente en la búsqueda de presas, gastando energía considerable en la fase de búsqueda, pero poca en la fase de captura (Vitt & Caldwell, 2014). Los organismos de forrajeo activo, hacen un amplio uso de la quimiorrecepción y en menor grado la visión para encontrar presas inconspicuas y usualmente estacionarias a lo largo de parches de microhábitat (Pianka, 1966). Los mecanismos de detección de la presa implican un mayor gasto energético, lo que obliga a los forrajadores activos a mantener un mayor nivel de ingesta de calorías al mismo tiempo que deben tener una temperatura muy cercana a su óptimo (Verwaijen & Van Damme, 2007b).

Factores que Influyen en el modo de Forrajeo

Se han delimitado tres grupos de factores que restringen las estrategias y conductas del forrajeo. El primer grupo son los factores filogenéticos, que están directamente relacionados con la historia evolutiva de las especies. El segundo grupo son los factores internos, que incluyen las características morfológicas y fisiológicas; como el nivel de hambre; las experiencias adquiridas; la edad; el sexo; el modo de reproducción y las preferencias en la dieta. Por último, se encuentran los factores externos, que están

relacionados con aspectos ambientales y ecológicos, como pueden ser el riesgo a la depredación; la competencia; las oportunidades para termorregular; así como la estructura del hábitat (Donihue, 2016; Perry & Planka, 1997; Vitt & Caldwell, 2014) ya que la influencia del medio ambiente a través del microhábitat o la estacionalidad moldean las características morfológicas, ecológicas y conductuales de los organismos, y, por lo tanto, su modo de forrajeo (Johnson et al., 2008).

El modo de forrajeo está correlacionado con aspectos fisiológicos debido al gasto diferencial de energía que implican las diferentes conductas específicas de búsqueda y sometimiento de las presas. Debido a la ectotermia de los reptiles, la conducta de termorregulación puede estar restringida de acuerdo con la estrategia de forrajeo empleada (Verwaijen & Van Damme, 2007a), al mismo tiempo ambos comportamientos pueden estar influenciados por algunos factores ambientales como la temperatura y la estructura del hábitat (Belliure et al., 1996).

Controversias en el modo de Forrajeo

La clasificación de Forrajeo de Acecho y Forrajeo Activo ha sido muy útil en la práctica para entender la forma en la que los organismos obtienen su alimento. Sin embargo, aunque la mayoría de las familias de lagartijas parecen ser conservadoras en el modo de forrajeo con un gran número de especies clasificadas dentro de alguna de las categorías establecidas (Baeckens et al., 2017; Cooper, 1995; Verwaijen & Van Damme, 2007a), existen algunas especies que presentan incongruencias respecto a la dicotomía propuesta.

El tipo de dieta (Cooper et al., 2014; Donihue, 2016), la categoría de edad, la disposición de diferentes fuentes de alimento, la explotación oportunista de recursos (Greeff & Whiting, 2000; MacArthur & Pianka, 1966), la morfometría de las estructuras relacionadas con el forrajeo (Mcbrayer, 2004), así como aspectos relacionados con cambios en la estructura del hábitat provocados por la estacionalidad (Campos-Reyes, 2008; Lara-Díaz, 2008) pueden influir en el modo de forrajeo, provocando cambios en los parámetros de movimiento entre especies dentro de la misma familia como se ha observado en Gekkonidae (Cooper, 1995), Lacertidae (Huey & Pianka, 1981), Scincidae (Cooper &

Whiting, 1999) y entre familias cercanamente relacionadas como Cordylidae y Gerrhosauridae que exhiben una variación considerable entre especies respecto a sus parámetros de movimiento (Cooper et al., 1997; Verwaijen & Van Damme, 2008b).

De manera sorprendente, aún se tiene poca información en aspectos del forrajeo relacionados con la omnivoría y la herbivoría. Cooper et al. (2014) aportaron evidencia para *Podarcis lilfordi*, una lagartija omnívora que ha servido como un buen modelo para evaluar las similitudes y diferencias entre los parámetros de movimiento de acuerdo con el tipo de alimento, demostrando que algunas variables como los Movimientos Por Minuto (MPM) pueden comportarse de la misma manera entre los dos modos de forrajeo, mientras que la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM), la Velocidad Promedio de Forrajeo (AS) y la Velocidad Máxima de Forrajeo (MS) pueden variar.

Las lagartijas al ser organismos ectotermos se ven fuertemente influenciados por la temperatura. Los organismos que son capaces de controlar su temperatura de forma activa y mantenerla cerca del óptimo, pueden mantener movimientos por tiempos más prolongados aumentando el número de encuentros con sus presas mientras están en movimiento (Verwaijen & Van Damme, 2007a), mientras que los organismos que presentan mayor variación entre su temperatura corporal y la ambiental deben ajustar su modo de forrajeo a uno que requiera menor desgaste energético y que por lo tanto, los hace permanecer más tiempo inmóviles (Verwaijen & Van Damme, 2008b). En otros casos se ha documentado que los MPM y la PTM se ven disminuidos con las condiciones climáticas, la estacionalidad, así como la hora del día, ya que en las mañanas y en las tardes se puede invertir más tiempo en la termorregulación que al forrajeo (Greeff & Whiting, 2000).

Se ha llegado a plantear la pregunta sobre si existe en la naturaleza la dicotomía de forrajeo (Vitt et al., 2014). La acumulación gradual de literatura sobre estudios del comportamiento de forrajeo y la aplicación de estudios filogenéticos han permitido abandonar la idea dicotómica del forrajeo para dar paso a la hipótesis de que existe una variación continua en todas las variables de movimiento creando así un nivel continuo de parámetros de movimiento con los dos tipos de forrajeo como puntos extremos (Butler, 2005; Cooper, 2005; Cooper et al., 2013; Pietruszka, 1986).

Actualmente no existe consenso respecto a la escala y al tipo de parámetros de movimiento más adecuados para medir el comportamiento de forrajeo. Algunos investigadores han reportado solo los MPM, otros solo la PTM y un grupo más, ambos (Cooper y Fox, 2001; Cooper y Whiting, 1999). En el esfuerzo por entender el modo de forrajeo de una manera más realista, se han medido otras variables relacionadas con conductas específicas y el patrón de movimiento entre la vegetación predominante del hábitat (Anderson, 1993). Además, también se han propuesto otros parámetros de movimiento como son la Proporción de Ataques a la Presa Iniciados por la Lagartija mientras se Mueve “PAM” y su contra parte, la Proporción de Ataques Mientras la Lagartija permanece Estacionaria “AWS” (McBrayer et al., 2007). Aunque estas y otras variables pueden ser adecuadas para caracterizar cuantitativamente el modo de forrajeo, todas pueden resultar en confusión si los análisis no son hechos distinguiendo cuales variables son más apropiadas y donde se ubican las diferencias estadísticamente significativas al momento de separar los modos de forrajeo (McBrayer et al., 2007.)

El origen de cada modo de forrajeo y las adaptaciones involucradas en este proceso aún no se conocen completamente. Para poder establecer comparaciones es necesario conocer el modo de forrajeo de familias cercanamente relacionadas ya que se pueden obtener datos confusos debido a la diferencia inherente al estudiar familias muy alejadas filogenéticamente (Cooper et al., 1997; Kalyuzhny et al., 2019).

Desde que se estableció la dicotomía del forrajeo de acecho y el forrajeo activo, se han realizado estudios relacionando los parámetros de movimiento producido en esta actividad con la morfología (Herrel et al., 2001; McBrayer, 2004), dieta (Greeff & Whiting, 1999, 2000), rendimiento locomotor (Huey et al., 1984; McElroy et al., 2008; Scales et al., 2009), termorregulación (Verwajen & Van Damme, 2007a), uso del hábitat (Johnson et al., 2008) y evolución (McBrayer et al., 2007; Vitt & Pianka, 2005) para lagartijas que principalmente habitan en Sudáfrica (Cooper & Whiting, 1999; Cooper et al., 1999), Europa (Verwajen & Damme, 2008b) y Norteamérica (Cooper et al., 2005). Específicamente la información que se tiene sobre la estrategia y conducta de forrajeo en saurios que habitan en México es escasa y aún no hay estudios comparativos. García-Bastida (2007) analizó la influencia de dos tipos de vegetación en la riqueza de especies de lagartijas en el sur del Desierto Chihuahuense, obtuvo datos suficientes para realizar

el análisis de algunas conductas del modo de forrajeo de *Aspidoscelis gularis* demostrado que esta lagartija no se ve influenciada por la estacionalidad en su estrategia de forrajeo. De manera contrastante, Campos-Reyes (2008) y Lara-Díaz (2008) en la región de Chamela, Jalisco, reportaron que para *Aspidoscelis lineattissimus* y *A. communis* respectivamente, la variación en las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos debida a la estacionalidad tuvieron impacto en las conductas específicas empleadas, pero sin cambiar su modo de forrajeo. En el presente trabajo se analizan los comportamientos del modo de forrajeo de un ensamble de lagartijas y su relación con aspectos filogenéticos y ambientales. El ensamble de estudio está constituido por las lagartijas *Aspidoscelis parvisocius*, *A. sacki*, *Sceloporus gadoviae* y *Urosaurus bicarinatus*. Las dos primeras especies pertenecen a la familia Teiidae y son lagartijas consideradas como forrajeadores activos, mientras que las otras dos especies pertenecen a la familia Phrynosomatidae, organismos considerados forrajeadores de acecho (Vitt & Caldwell, 2014). Se estudiaron estas especies en un Bosque Tropical Caducifolio, ambiente que por su estacionalidad permite determinar si ésta influye en la estrategia de forrajeo de las lagartijas. Las cuatro especies son abundantes en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, región donde se han realizado trabajos sobre su ecología térmica (Melgarejo-Vélez, 2006) y trófica (Guzmán-Torres, 2021; Saldaña-Rivermar, 2016), pero aún no se cuenta con información sobre su modo de forrajeo.

Para desarrollar el presente proyecto me propuse responder a tres preguntas:

¿Lo reportado en la literatura para las familias Teiidae y Phrynosomatidae es congruente con el modo de forrajeo que presentan las especies de estudio durante las Estaciones de Secas y de Lluvias?

¿El modo de forrajeo de las especies de estudio estará influenciado por la variación ambiental y la abundancia de invertebrados entre las Estaciones de Secas y de Lluvias?

¿El modo de forrajeo de las especies de estudio es producto de su historia evolutiva o es un carácter adaptativo?

Para responder a estas preguntas planteo que el ensamble de lagartijas a estudiar comprende especies que pertenecen a dos familias diferentes, en las cuales los factores externos e internos pueden modificar su modo de forrajeo o que este puede ser explicado por aspectos filogenéticos.

Especies de Estudio

El ensamble de especies considerado en este trabajo está conformado por las cuatro especies de lagartijas más abundantes en la zona de estudio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características de las especies que constituyen el ensamble de estudio de acuerdo con la descripción de Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, (2010) y del tipo de presas consumidas (Guzmán-Torres, 2021)



	<i>Aspidoscelis parvisocius</i> (Zweifel, 1960)	<i>Aspidoscelis sacki</i> (Weigmann, 1834)	<i>Sceloporus gadoviae</i> Boulenger, 1905	<i>Urosaurus bicarinatus</i> (Duméril, 1856)
Familia	Teiidae		Phrynosomatidae	
Hábitos	Terrestre		Terrestre y saxícola	Arbóricola
Actividad	Diurna			
Dieta	Insectívora			
Presas de Mayor Importancia	Rhinotermitidae, larvas de Gelechiidae y Carabidae	Termitidae, Formicidae y larvas de Geometridae	Formicidae, Carabidae y Termitidae	Formicidae, Termitidae y Andrenidae

MATERIAL Y MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

Zona de Estudio

La localidad de Santiago Quiotepec, localizada al noroeste del estado de Oaxaca ($17^{\circ} 54'$ latitud norte y $96^{\circ} 59'$ longitud oeste, 560 msnm), pertenece al municipio de San Juan Bautista Cuicatlán, Oaxaca (INEGI, 1993). Forma parte de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Fig. 1).

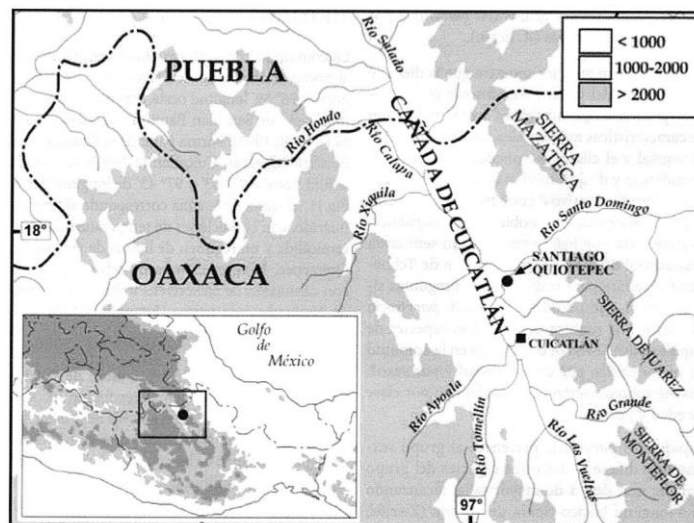


Fig. 1. Mapa de la zona de estudio (tomado de Saldaña-Rivermar *et al.*, 2016).

El clima de la zona corresponde al tipo semiárido, con condiciones de temperatura cálida y semicálida y un régimen de lluvias de verano. En Quiotepec, la vegetación es selva baja mixta con cardonales de *Pachycereus weberi* y tetecheras de *Cephalocereus tetetzo* (Dávila *et al.*, 2002, Jaramillo y González, 1983 en Saldaña-Rivermar *et al.*, 2016).

Forrajeo

Grabé videos durante los meses de mayo y junio de 2022 para cubrir la Estación de Secas y durante julio y agosto de 2022 para cubrir la Estación de Lluvias. Cada muestreo tuvo una duración promedio de diez días. Realicé caminatas para buscar a las lagartijas mediante inspección visual en un horario de 8:00 h a 19:00 h para abarcar la actividad diaria de las especies.

La técnica empleada para documentar el modo de forrajeo consistió en localizar a una lagartija y aproximarme lentamente, manteniendo una distancia de entre 1 y 6 metros para evitar alteraciones en la actividad de la lagartija. Procuré que las lagartijas no presentaran conductas de perturbación antes de comenzar las grabaciones para garantizar que el comportamiento de los individuos no estuviera influenciado por mi presencia. Grabé las conductas de las lagartijas con una cámara réflex NIKON D3500 y un lente AF-P DX NIKKOR 70-300mm f4.5-6.3G ED. Cada grabación terminó cuando perdí de vista al organismo definitivamente o hasta alcanzar 20 minutos. Las grabaciones que presentaron conductas de perturbación como mirar hacia mí, movimientos con las patas o la cola de manera fija sin atender su actividad normal fueron descartadas (Anderson, 1993). Para cada individuo registré la especie y hora de inicio de la grabación (Cooper et al., 1997).

Parámetros Ambientales

Al finalizar la grabación, con una estación meteorológica portátil Kestrel 3000 medí la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T) y la Humedad Relativa (HR) en el microhábitat que la lagartija ocupó más tiempo durante la documentación de su forrajeo.

Índice de Cobertura Vegetal (C)

La vegetación presente en la zona es caducifolia, la mayoría de las plantas permanecen sin hojas durante la época de secas, ocasionando un cambio notable en el área foliar y por consiguiente en la cobertura. Debido a lo anterior, decidí medir la cantidad de

radiación solar en el microhábitat donde la lagartija fue documentada la mayor parte del tiempo, y utilizar las lecturas obtenidas como un Índice de Cobertura Vegetal (C) considerando que un microhábitat entre menos cobertura vegetal posea recibirá mayor cantidad de radiación. Tomé lecturas de la radiación (lx) hasta 45 segundos con la aplicación Physics Toolbox Suite (versión 2022, Forinash et al., 2022) a través de la cámara frontal de un celular Huawei Mate 30 Pro.

Abundancia Absoluta de Invertebrados (AI)

Para determinar la Abundancia Absoluta de Invertebrados, seleccioné el microhábitat más cercano con características similares al microhábitat donde fue documentada cada lagartija la mayor parte de la grabación. Procuré que las características del suelo y las especies de plantas fueran las mismas en los dos sitios y en el caso de las lagartijas que pasaron la mayor parte del tiempo sobre rocas, traté de que estas fueran de las mismas dimensiones.

Realicé una colecta de diez minutos sobre un área de un metro cuadrado delimitada con cinta de tela. Para las lagartijas que ocuparon microhábitats en el suelo, la cinta se colocó a ese nivel y en el caso de lagartijas que ocuparon microhábitats a una altura inaccesible durante la grabación como *Urosaurus bicarinatus* que generalmente realiza sus actividades incluido el forrajeo sobre arbustos o árboles (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010), coloqué el centro del cuadrado de búsqueda a un metro de altura en el tallo de algún árbol o arbusto y partí del supuesto de que los mismos invertebrados pueden encontrarse a diferentes alturas (Fig. 2). Realicé la colecta con ayuda de un aspirador Bug Vacuum y un aspirador manual (Fig. 3).



Fig. 2. Ejemplos de colocación del cuadrante para colecta de invertebrados en suelo (izquierda) y en vegetación alta (derecha).



Fig. 3. Aspirador manual

Considerando que *Aspidoscelis parvisocius* y *A. sacki* al igual que otros Teíidos rascan durante la búsqueda de presas, decidí realizar una segunda colecta a nivel de subsuelo en el mismo cuadrante colocado a nivel de superficie para tener representadas a las posibles presas a las cuales tienen acceso estas lagartijas. Con una barreta excavé a una profundidad aproximada de 5 centímetros para colectar con ayuda de los aspiradores y unas pinzas entomológicas a todos los invertebrados del subsuelo durante diez minutos.

Los invertebrados recolectados en cada estrato fueron colocados en frascos con alcohol al 70 % debidamente etiquetados para su traslado al laboratorio de Herpetología de la Facultad de Ciencias Biológicas-BUAP para su posterior contabilización.

TRABAJO DE LABORATORIO

Forrajeo

En la mayor parte de la literatura se realizan los análisis considerando las acciones de las lagartijas como Movimientos, siendo estos un equivalente de desplazamiento. En mi caso, decidí hacer distinción entre el desplazamiento y otros movimientos, por lo que a partir de aquí consideraré el término “conductas” en lugar de “movimientos”, ya que este puede ser más adecuado para describir las diferentes acciones que realiza una lagartija. Establecí 28 conductas específicas agrupadas dentro de las siguientes cinco categorías principales (Anexo 1).

Búsqueda y Captura (B): Conductas en las que la lagartija inspeccionó visualmente distintos sitios buscando presas sin realizar desplazamiento y en las que intentó capturar alguna presa para someterla y tragarla.

Desplazamiento (D): Conductas en las que se generó un desplazamiento. Se excluyeron los desplazamientos donde se hinchó el cuerpo o donde se avanzó mientras se realizaron despliegues debido a que estas conductas están enfocadas a la defensa de territorio. También se excluyeron los desplazamientos que la lagartija realizó mientras intentó someter a una presa, debido a que estos forman parte del manejo para intentar consumirla y por consiguiente están incluidos en la categoría de Búsqueda y Captura. Esta categoría es el equivalente de los “Movimientos” que se emplean para calcular la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM) y los Movimientos por Minuto (MPM) en la mayoría de los trabajos.

Conductas Estacionarias (E): Conductas que la lagartija realizó en aparente reposo. Aquí se incluyen conductas relacionadas con el reposo, la termorregulación y la vigilancia para detectar presas y depredadores. La forma más empleada para documentar el

forrajeo no hace distinción de las conductas que se realizan en los periodos de tiempo entre desplazamientos por lo que decidí agruparlas en esta categoría.

Interacción (I): Conductas en las que hay interacciones intraespecíficas e interespecíficas, pero sin involucrar presas. Por ejemplo, cuando la lagartija hinchó el cuerpo o realizó despliegues en presencia de otras lagartijas.

No Visible (Nv): Periodos de tiempo en los que la lagartija no fue visible debido a desenfoques de la cámara por parte del observador o momentos en los que se encontró debajo de alguna planta que impidió verla, pero sin perder completamente su ubicación. Estos periodos de tiempo fueron excluidos de los análisis debido a que las conductas específicas no fueron visibles.

Analicé un total de 139 videos. La muestra para *Aspidoscelis parvisocius* constó de 19 videos en secas y 15 videos en lluvias, para *Aspidoscelis sacki* constó de 19 videos en secas y 15 videos en lluvias, para *Sceloporus gadoviae* constó de 23 videos en secas y 14 videos en lluvias y para *Urosaurus bicarinatus* constó de 20 videos en secas y 14 videos en lluvias. Obtuve la duración de cada una de las conductas registradas en los videos con la función de reproducción en cámara lenta del Software VideoPad, editor de video versión gratuita 13.71. Establecí los periodos de dos cuadros (0.06 s) como el tiempo de duración mínimo de cada una de las conductas específicas.

Abundancia de Invertebrados

Contabilicé los invertebrados colectados en cada muestra para obtener la abundancia absoluta para cada lagartija grabada.

Índice de Cobertura Vegetal (C)

Guardé las lecturas obtenidas con la aplicación Physics Toolbox Suite (versión 2022, Forinash et al., 2022) en formato csv y las integré en una base de datos en formato Excel.

ANÁLISIS DE DATOS

Parámetros de Conducta

Utilicé las fórmulas propuestas por Halperin et al. (2018) para evaluar las cuatro categorías principales consideradas en este trabajo. Debido a que estas fórmulas solo contemplan el desplazamiento denominándolo “Movimiento”, las modifiqué sustituyendo los términos de “Movimiento” por los términos de cada una de las cuatro categorías principales que contemplé.

Fórmula de Halperin et al., (2018)

$$OD = \sum_i^n M_i + \sum_j^t S_j$$

Donde:

OD = Observación Directa

M_i = Movimiento i

S_j = Pausa j

Para este trabajo la fórmula quedó modificada de la siguiente manera:

$$OT = \sum_i^n B_i + D_i + E_i + I_i - \sum_j^t Nv_j$$

Donde:

OT = Observación Total en segundos

B_i = Conductas de la categoría “Búsqueda y Captura” i en segundos

D_i = Conductas de la categoría “Desplazamiento” i en segundos

E_i = Conductas de la categoría “Conductas Estacionarias” i en segundos

I_i = Conductas de la categoría “Interacción” i en segundos

Nv_j = Intervalos de tiempo en los que la lagartija no fue visible j en segundos

Proporción de Tiempo en Movimiento (Halperin et al., 2018)

$$PTM = \frac{\sum_i^n M_i}{OD}$$

Donde:

PTM = Proporción de Tiempo en Movimiento

M_i = Movimiento i

OD = Observación Directa

Forma modificada para las categorías de este trabajo:

$$\mathbf{PTC} = \frac{\sum_i^n C_i}{OT}$$

Donde:

PTC = Proporción de Tiempo de Categoría pudiendo ser cualquiera de las categorías principales B, D, E ó I y reportándose como Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura (PTB), Proporción de Tiempo de Desplazamiento (PTD), Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias (PTE) y Proporción de Tiempo de Interacción (PTI).

C_i = Duración de Conducta i en segundos, pudiendo pertenecer a cualquiera de las categorías principales (B_i , D_i , E_i o I_i)

OT = Observación Total en segundos

Movimientos por Minuto (Halperin et al., 2018)

$$\mathbf{MPM} = \frac{\text{Número total de movimientos}}{OD}$$

Donde:

MPM = Movimientos por Minuto

OD = Observación Directa

La fórmula modificada en este trabajo es la siguiente:

$$\mathbf{DPM} = \frac{\text{Número total de conductas para la Categoría Desplazamiento}}{OT}$$

Donde:

DPM = Desplazamientos por Minuto

OT = Observación Total en segundos

Halperin et al. (2018) propusieron una corrección en la fórmula con el propósito de eliminar el sesgo ocasionado por la duración de la observación directa, quedando la fórmula de la siguiente manera:

$$MPM' = \widehat{MPM} - \frac{PTM}{OD}$$

Donde:

MPM' = Estimador corregido del promedio de los Movimientos por Minuto

$\widehat{MPM}$ = Promedio de los Movimientos por Minuto (se emplea el promedio debido a que en la literatura usualmente no se encuentra el valor para cada lagartija)

PTM = Proporción de Tiempo en Movimiento

OD = Observación Directa

Para el cálculo de los Desplazamientos Por Minuto tomé en cuenta la propuesta corregida por lo que la fórmula finalmente empleada fue la siguiente:

$$DPM' = DPM - \frac{PTD}{(OT/60)}$$

DPM' = Estimador corregido para los Desplazamientos por Minuto

DPM = Desplazamientos por Minuto

PTD = Proporción de Tiempo de Desplazamiento

OT = Observación Total en segundos

Tipo de Forrajeo de Acuerdo con los Parámetros de Movimiento

Butler (2005) estableció parámetros para dividir a los forrajeadores de acecho y a los forrajeadores activos, sugiriendo que para la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM) un valor menor a 0.15 sería clasificado como un forrajeo de acecho, mientras que los valores iguales o mayores a 0.15 determinarían un forrajeo activo. En cuanto a los Movimientos por Minuto (MPM), un valor inferior a 1 correspondería a un forrajeo de

acecho, mientras que valores de 1 o superiores corresponderían a un forrajeo de tipo activo.

Al graficar ambas variables de movimiento se obtienen cuatro categorías de forrajeo. El cuadrante denominado “Mayormente Inmóvil” corresponde a los forrajadores completamente de acecho donde la mayor parte del tiempo se quedan inmóviles, presentan valores por debajo de 0.15 para la PTM y menores a 1 para los MPM.

El cuadrante “Rachas Cortas” corresponde a un modo de forrajeo mixto donde se realizan varios movimientos de corta duración y que en conjunto no suman demasiado tiempo, asemejándose más al forrajeo de acecho, los organismos en este cuadrante presentan valores inferiores a 0.15 para la PTM y superiores a 1 para los MPM.

El cuadrante “Moviéndose Constantemente o Cruzando” corresponde a un modo de forrajeo mixto en el cual los organismos realizan pocos movimientos pero que tienen una larga duración, este modo de forrajeo se asemeja más al modo de forrajeo activo, se presentan valores por arriba de 0.15 para la PTM y valores por debajo de 1 para los MPM.

El cuadrante “Detente y Sigue” corresponde al modo de forrajeo completamente activo, aquí se incluyen organismos que presentan valores de 0.15 o superiores para la PTM y valores de 1 o mayores para los MPM. Son organismos que se caracterizan por alternar constantemente entre pausas y movimientos (Fig. 4).

De acuerdo con los criterios anteriores, grafiqué los promedios de la PTD y del DPM para apreciar los promedios de las muestras de cada especie durante cada estación.

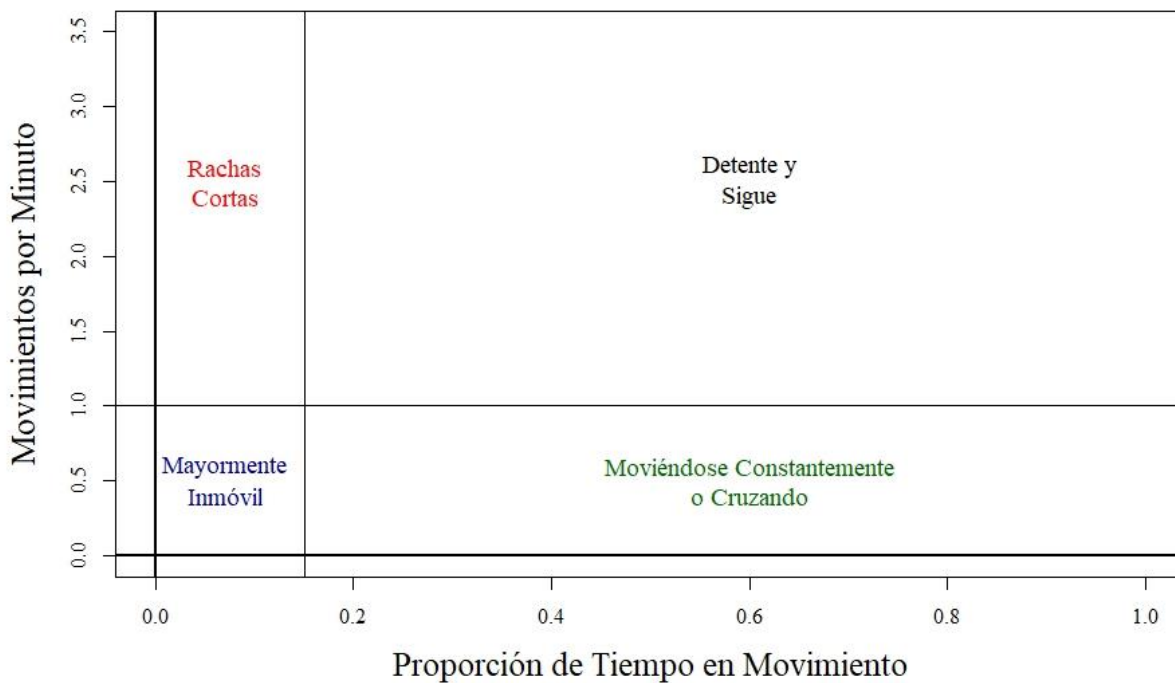


Fig. 4. Gráfica de los parámetros de “Movimiento” mayormente empleados para documentar el forrajeo (reproducido de Butler ,2005).

Análisis Estadístico

Todo el análisis estadístico lo realicé en el Software R (versión 4.1.2, R Core Team, 2023). Para determinar la importancia de la estacionalidad y de las especies en cada una de las categorías principales, apliqué una serie de Modelos Lineales Generalizados para la Proporción de Tiempo de Conducta (PTC) de las cuatro categorías principales (Búsqueda y Captura, Desplazamiento, Conductas Estacionarias, e Interacción) asumiendo una distribución Binomial y con la función de enlace logit con respecto a la estación y a las especies. En los modelos estadísticos que se presentó sobredispersión, realicé un ajuste con el método de cuasiverosimilitud (Crawley, 2013).

Apliqué una serie de análisis de Covarianza corridos como Modelos Lineales Generalizados para determinar si la Proporción de Tiempo de Categoría (PTC) de cada una de las cuatro categorías principales depende de la Estacionalidad o de las Especies como variables categóricas por separado y como covariables utilicé El Índice de

Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (HR) y la Abundancia de Invertebrados (AI). Cada modelo estadístico fue simplificado para saber los términos que influyen significativamente en las variables de comportamiento consideradas (Crawley, 2013).

Construcción de Cladograma y Mapeo de Caracteres

Para determinar si los parámetros de movimiento del modo de forrajeo de las lagartijas son resultado de su historia evolutiva, construí una matriz de datos moleculares. Incluí especies de distintas familias para las cuales se dispone del valor de los Movimientos Por Minuto (MPM) y de la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM) en la literatura.

Para determinar la posición filogenética de las especies de interés seleccioné los genes Citocromo Oxidasa I (COI), NADH deshidrogenasa 1 (ND1), NADH deshidrogenasa 2 (ND2) y NADH deshidrogenasa 4 (ND4).

Descargué las secuencias de nucleótidos en Gen Bank (National Center for Biotechnology Information, 2023) excepto para *Aspidoscelis parvisocius* y *A. sacki*, las cuales obtuve de la información del trabajo de Barley *et al.* (2019). Generé una matriz con 112 especies y 4406 posiciones y en el Software PhyDE (versión 1.0, 2010), realicé el alineamiento de secuencias apoyándome del algoritmo Muscle (versión 5.1, Robert Edgar, 2022).

Realicé el análisis filogenético bajo el enfoque de Máxima Verosimilitud con el modelo evolutivo GTR + Gamma + I en el Software RAXML HPC-PTHREADS versión 8.2.10 en el Portal Cipres. Debido a la controversia con respecto a las relaciones internas de Squamata, utilicé el trabajo de Pyron y Wiens (2013) como referencia para establecer a *Sphenodon punctatus* como grupo externo.

Para determinar la historia de los parámetros de movimiento, elaboré el mapeo de los valores de la Proporción de Tiempo en Movimiento (PTM) en el árbol filogenético transformado a cladograma con el software FigTree (versión 1.4.4, FigTree Project, 2018) asumiendo que *Sphenodon punctatus* es un forrajeador de acecho, dado que es una especie de hábitos nocturnos y que prefiere presas con cierto grado de movilidad (Walls, 1981).

CONSIDERACIONES ÉTICAS

Se tramitó el permiso de colecta científica en materia de vida silvestre por proyecto SGPA/DGV/S/03594/22 ante la SEMARNAT para la grabación de los ejemplares.

RESULTADOS

Tipo de Forrajeo de Acuerdo a los Parámetros de Movimiento

De acuerdo con los criterios de Butler (2005), ambas especies de *Aspidoscelis* quedaron incluidas dentro de la categoría “Detente y Sigue”, debido a que se caracterizan por tener el modo de forrajeo de mayor actividad. Por otro lado, ambas especies de Frinosomátidos quedaron incluidas en la categoría de “Rachas Cortas”, porque realizan un forrajeo mixto más cercano al forrajeo de acecho, estos organismos se caracterizan por realizar varios movimientos de corta duración y que de forma global no poseen una proporción alta de desplazamiento. La Proporción de Tiempo de Desplazamiento para todas las especies del ensamble entre estaciones fue muy similar, por lo que el tipo de forrajeo asignado para cada especie fue el mismo durante la Estación de Secas y en la Estación de Lluvias (Cuadro 2, Fig. 5).

Cuadro 2. Tipo de forrajeo asignado para cada especie durante las dos Estaciones de estudio. a) Estación de Secas. b) Estación de Lluvias

a)						
Especie	N	Desplazamiento en Temporada de Secas				Tipo de Forrajeo de acuerdo con Butler 2005
		Proporción de Tiempo de Desplazamiento		Desplazamientos por Minuto		
		$\bar{X}$	$\pm$ Error Estándar	$\bar{X}$	$\pm$ Error Estándar	
<i>Aspidoscelis parvisocius</i>	19	0.35	0.05	14.34	2.80	Detente y Sigue
<i>Aspidoscelis sacki</i>	19	0.31	0.05	11.30	2.57	Detente y Sigue
<i>Sceloporus gadoviae</i>	23	0.05	0.03	4.67	3.45	Rachas Cortas
<i>Urosaurus bicarinatus</i>	20	0.02	0.01	2.66	0.96	Rachas Cortas
b)						
Especie	N	Desplazamiento en Temporada de Lluvias				Tipo de Forrajeo de acuerdo con Butler 2005
		Proporción de Tiempo de Desplazamiento		Desplazamientos por Minuto		
		$\bar{X}$	$\pm$ Error Estándar	$\bar{X}$	$\pm$ Error Estándar	
<i>Aspidoscelis parvisocius</i>	15	0.26	0.04	21.00	4.62	Detente y Sigue
<i>Aspidoscelis sacki</i>	15	0.42	0.07	13.39	2.55	Detente y Sigue
<i>Sceloporus gadoviae</i>	14	0.08	0.04	3.45	0.93	Rachas Cortas
<i>Urosaurus bicarinatus</i>	14	0.02	0.01	5.00	1.50	Rachas Cortas

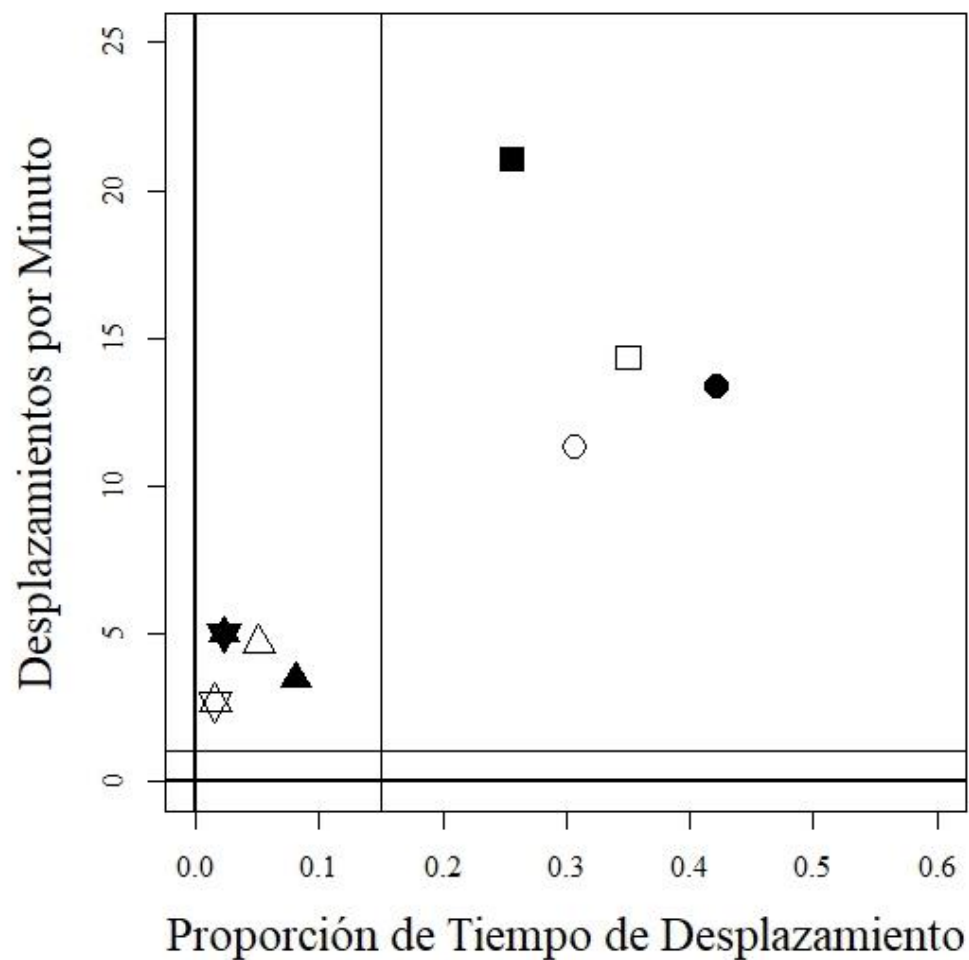


Fig. 5. Promedios de la Proporción de Tiempo de Desplazamiento (PTD) y los Desplazamientos por Minuto (DPM) para *Aspidoscelis parvisocius* (cuadrados), *A. sacki* (círculos), *Sceloporus gadoviae* (triángulos) y *Urosaurus bicarinatus* (estrellas) durante la Estación de Secas (figuras blancas) y la Estación de Lluvias (Figuras negras).

Influencia de la Estacionalidad y la Especie en las Categorías de Conducta

Los modelos lineales generalizados realizados para cada categoría de comportamiento de las especies respecto a la estacionalidad mostraron diferencias en tres de las cuatro categorías consideradas, siendo estas la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura (PTB), la Proporción de Tiempo de Desplazamiento (PTD) y la Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias (PTE). En todas ellas hubo diferencias de acuerdo con el modo de forrajeo de cada especie (Cuadro 3).

Cuadro 3. Prueba de χ^2 para los términos de cada uno de los modelos lineales generalizados empleados en las cuatro Categorías Principales. Se remarkan en negro los valores de $P < 0.05$.

Término	g.l.	χ^2	$P=$	% de Explicación
Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
Estación	1	114.7	0.032	1.4
Especie * Estación	3	226.7	0.027	2.7
Error	131	3014.7	---	36.3
Total	138	8307.0	---	100.0
Proporción de Tiempo de Desplazamiento				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
Estación	1	78.4	0.431	0.4
Especie * Estación	3	94.2	0.863	0.5
Error	131	12405.0	---	67.3
Total	138	18437.0	---	100.0
Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
Estación	1	80.8	0.429	0.4
Especie * Estación	3	180.5	0.707	0.8
Error	131	14804.0	---	64.7
Total	138	22896.0	---	100.0
Proporción de Tiempo de Interacción				
Especie	3	567.9	0.052	11.6
Estación	1	126.7	0.189	2.6
Especie * Estación	3	97.4	0.723	2.0
Error	131	4093.7	---	83.8
Total	138	4885.6	---	100.0

Influencia de la Estacionalidad y la Especie en la Búsqueda y Captura

El modelo completo fue el de mejor ajuste incluyendo la especie que mostró diferencias entre forrajeadores activos y forrajeadores de acecho ($\chi^2 = 4950.9$, g.l. = 3, $P < 0.001$), la estacionalidad ($\chi^2 = 114.7$, g.l. = 1, $P = 0.032$) y su interacción ($\chi^2 = 226.7$, g.l. = 3, $P = 0.027$). Las comparaciones entre Frinosomátidos y Teíidos por estaciones fueron distintos mostrando promedios más altos para *Aspidoscelis parvisocius* ($\bar{x}_{\text{secas}} = 0.151 \pm 0.038$ E.E.; $\bar{x}_{\text{lluvias}} = 0.195 \pm 0.039$ E.E.) y *A. sacki* ($\bar{x}_{\text{secas}} = 0.089 \pm 0.023$ E.E.; $\bar{x}_{\text{lluvias}} = 0.082 \pm 0.020$ E.E.) respecto a *Sceloporus gadoviae* ($\bar{x}_{\text{secas}} = 0.002 \pm 0.0005$ E.E.; $\bar{x}_{\text{lluvias}} = 0.006 \pm 0.003$ E.E.) y *Urosaurus bicarinatus* ($\bar{x}_{\text{secas}} = 0.001 \pm 0.0004$ E.E.; $\bar{x}_{\text{lluvias}} = 0.004 \pm 0.002$ E.E.). El promedio de la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura se incrementó durante la Estación de Lluvias para tres de las cuatro especies y solo *A. sacki* disminuyó su tiempo promedio dedicado a la búsqueda de alimento, pero con un aumento de la variación (Fig. 6).

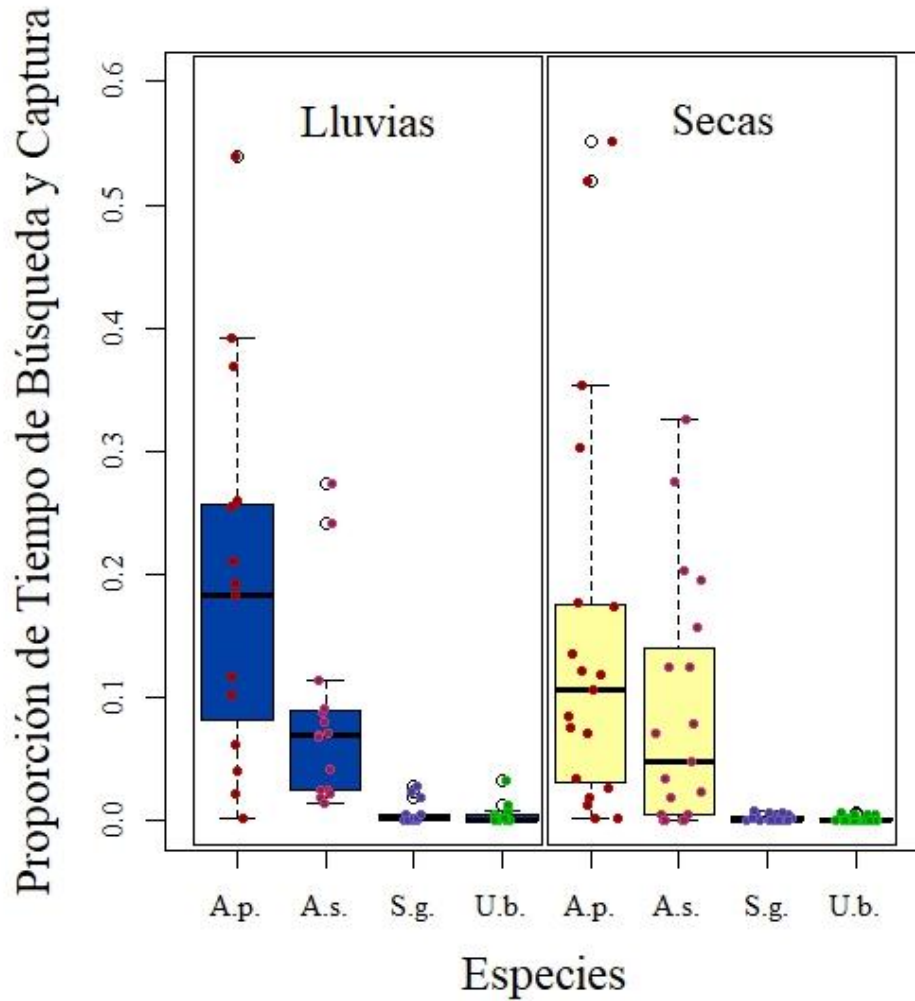


Fig. 6. Proporción de Tiempo dedicado a la Búsqueda y Captura de presas para *Aspidoscelis parvisocius* (A.p.), *Aspidoscelis sacki* (A.s.), *Sceloporus gadoviae* (S.g.) y *Urosaurus bicarinatus* (U.b.). La línea dentro de cada caja representa la mediana, la altura de cada caja representa el primer y el tercer cuartil, los puntos a lo largo de las cajas y alambres representan la dispersión de los datos.

Influencia de la Estacionalidad y la Especie en el Desplazamiento

El modelo con el mejor ajuste de datos fue el que incluyó solo la especie comparando entre forrajadores activos y forrajadores de acecho ($\chi^2 = 7830$, g.l. = 3, $P < 0.001$) ya

que entre la estación de Lluvias y de Secas, así como la interacción especie * estacionalidad no presentaron diferencias en el desplazamiento (Fig. 7).

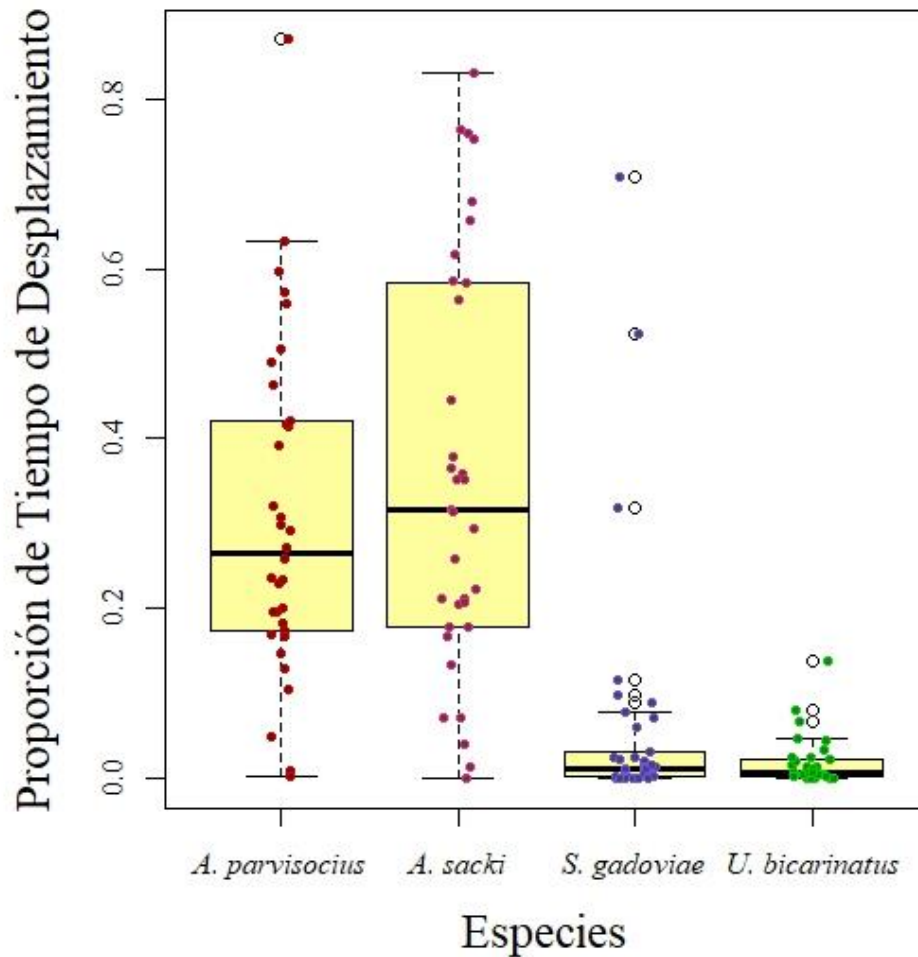


Fig. 7. Proporción de Tiempo de Desplazamiento para las cuatro especies del ensamble. La línea dentro de cada caja representa la mediana y la altura de cada caja representa el primer y el tercer cuartil, los puntos a lo largo de las cajas y alambres representan la dispersión de los datos.

Influencia de la Estacionalidad y la Especie en las Conductas Estacionarias

De igual forma que para el Desplazamiento, solo la comparación entre las especies con modos de forrajeo distintos ($\chi^2 = 7830$, g.l. = 3, $P < 0.001$) fue importante en el modelo de

mejor ajuste mostrando mayor variación para *A. sacki*. Esta categoría se comporta como un inverso de la categoría principal Desplazamiento debido a la forma en la que se agruparon las conductas específicas en cada una de ellas. *A. parvisocius* ($\bar{x} = 0.518 \pm 0.037$ E.E.) y *A. sacki* ($\bar{x} = 0.542 \pm 0.044$) permanecieron menos tiempo estacionarios respecto a *S. gadoviae* ($\bar{x} = 0.907 \pm 0.029$) y a *U. bicarinatus* ($\bar{x} = 0.945 \pm 0.014$) (Fig. 8).

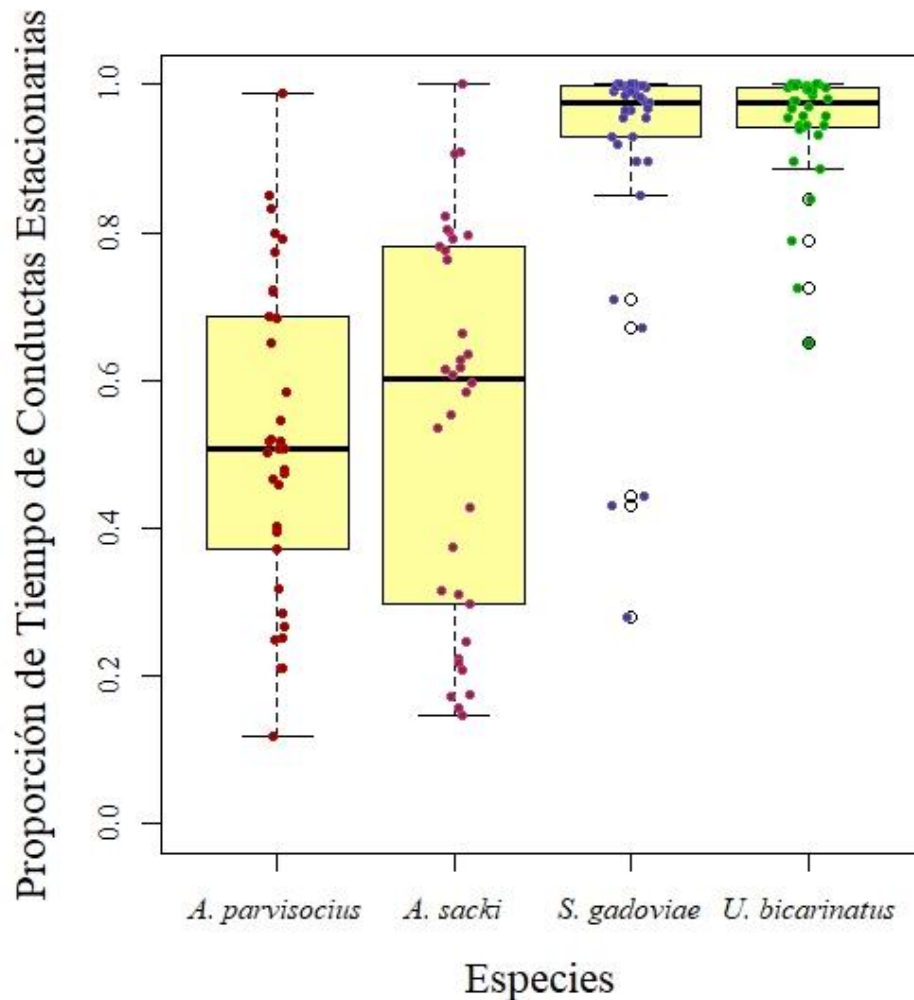


Fig. 8. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias para las cuatro especies del ensamble. La línea dentro de cada caja representa la mediana y la altura de cada caja representa el primer y el tercer cuartil, los puntos a lo largo de las cajas y alambres representan la dispersión de los datos.

Influencia de la Estacionalidad y la Especie en la Interacción

El modelo nulo fue el que tuvo un mejor ajuste. Ninguno de los términos presentó diferencias indicando que en esta categoría de conducta no influyen la estacionalidad y las especies (Cuadro 3).

Influencia del Ambiente en las Categorías de Conducta

Debido a que la mayor parte de los análisis de la influencia de la estacionalidad y la especie no mostraron diferencias entre las estaciones, presento los análisis de la influencia del ambiente para la estación y las especies por separado.

Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en la Búsqueda y Captura

La PTB no se vio influenciada por la Estacionalidad ni el ambiente demostrando que esta categoría de conducta no está explicada por los cambios en los parámetros ambientales entre Estaciones (Cuadro 4).

En los análisis realizados contemplando la Especie y los factores ambientales, el tiempo dedicado a la búsqueda fue diferente entre especies ($\chi^2 = 4950.9$, g.l. = 3, $P < 0.001$) en todos los casos (Fig.6), explicando el 59.6 % de la variación total. Algunas covariables como el Índice de Cobertura Vegetal, la Hora de Grabación, la Humedad Relativa y la Abundancia de Invertebrados no influyeron y solo tuvieron porcentajes de explicación entre el 0.1 y el 1 % de la variación total (Cuadro 5).

Cuadro 4. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura respecto a la Estacionalidad como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables.

Proporción de Tiempo Búsqueda y Captura				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Estación	1	48.9	0.493	0.6
C	1	128.1	0.267	1.5
C * Estación	1	287.8	0.096	3.5
Error	135	7842.2	---	94.4
Total	138	8307.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Estación	1	48.9	0.507	0.6
HG	1	14.8	0.715	0.2
HG * Estación	1	1.9	0.895	0.0
Error	135	8241.3	---	99.2
Total	138	8307.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Estación	1	48.9	0.469	0.6
V	1	343.3	0.055	4.1
V * Estación	1	209.2	0.134	2.5
Error	135	7705.6	---	92.8
Total	138	8307.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Estación	1	48.9	0.515	0.6
T	1	55.9	0.486	0.7
T * Estación	1	13.1	0.736	0.2
Error	135	8189.1	---	98.6
Total	138	8307.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Estación	1	48.9	0.504	0.6
HR	1	31.4	0.592	0.4
HR * Estación	1	187.7	0.190	2.3
Error	135	8039.0	---	96.8
Total	138	8307.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Estación	1	48.9	0.498	0.6
AI	1	39.9	0.541	0.5
AI * Estación	1	26.6	0.618	0.3
Error	135	8191.7	---	98.6
Total	138	8307.0	---	100.0

Cuadro 5. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura respecto a la Especie como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarkan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo Búsqueda y Captura				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
C	1	24.8	0.328	0.3
C * Especie	3	120.3	0.199	1.4
Error	131	3211.0	---	38.7
Total	138	8307.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
HG	1	42.5	0.203	0.5
HG * Especie	3	45.0	0.633	0.5
Error	131	3268.5	---	39.3
Total	138	8307.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
V	1	16.4	0.420	0.2
V * Especie	3	274.2	0.012	3.3
Error	131	3065.5	---	36.9
Total	138	8307.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
T	1	27.7	0.271	0.3
T * Especie	3	290.8	0.005	3.5
Error	131	3037.6	---	36.6
Total	138	8307.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
HR	1	6.3	0.617	0.1
HR * Especie	3	108.4	0.229	1.3
Error	131	3241.4	---	39.0
Total	138	8307.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Especie	3	4950.9	< 0.001	59.6
AI	1	86.9	0.071	1.0
AI * Especie	3	120.5	0.210	1.5
Error	131	3148.7	---	37.9
Total	138	8307.0	---	100.0

En el análisis de la Especie y la Velocidad del Viento (V), la covariable por sí sola no tuvo un efecto importante en la variación de los datos ($\chi^2 = 16.4$, g.l. = 1, $P = 0.420$) explicando solo el 0.2% de la variación. Sin embargo, al interactuar con la especie hubo un efecto importante ($\chi^2 = 274.2$, g.l. = 3, $P = 0.012$). La Velocidad del viento no afectó de la misma forma a todas las especies, mientras que *Aspidoscelis parvisocius* ($t = -1.780$, $P = 0.077$) presentó una pendiente con tendencia negativa, *A. sacki* ($t = 2.464$, $P = 0.015$) y *S. gadoviae* ($t = 2.330$, $P = 0.021$) presentaron pendientes con tendencias positivas y *U. bicarinatus* no presentó ningún tipo de pendiente ($t = -0.730$, $P = 0.467$). (Fig. 9).

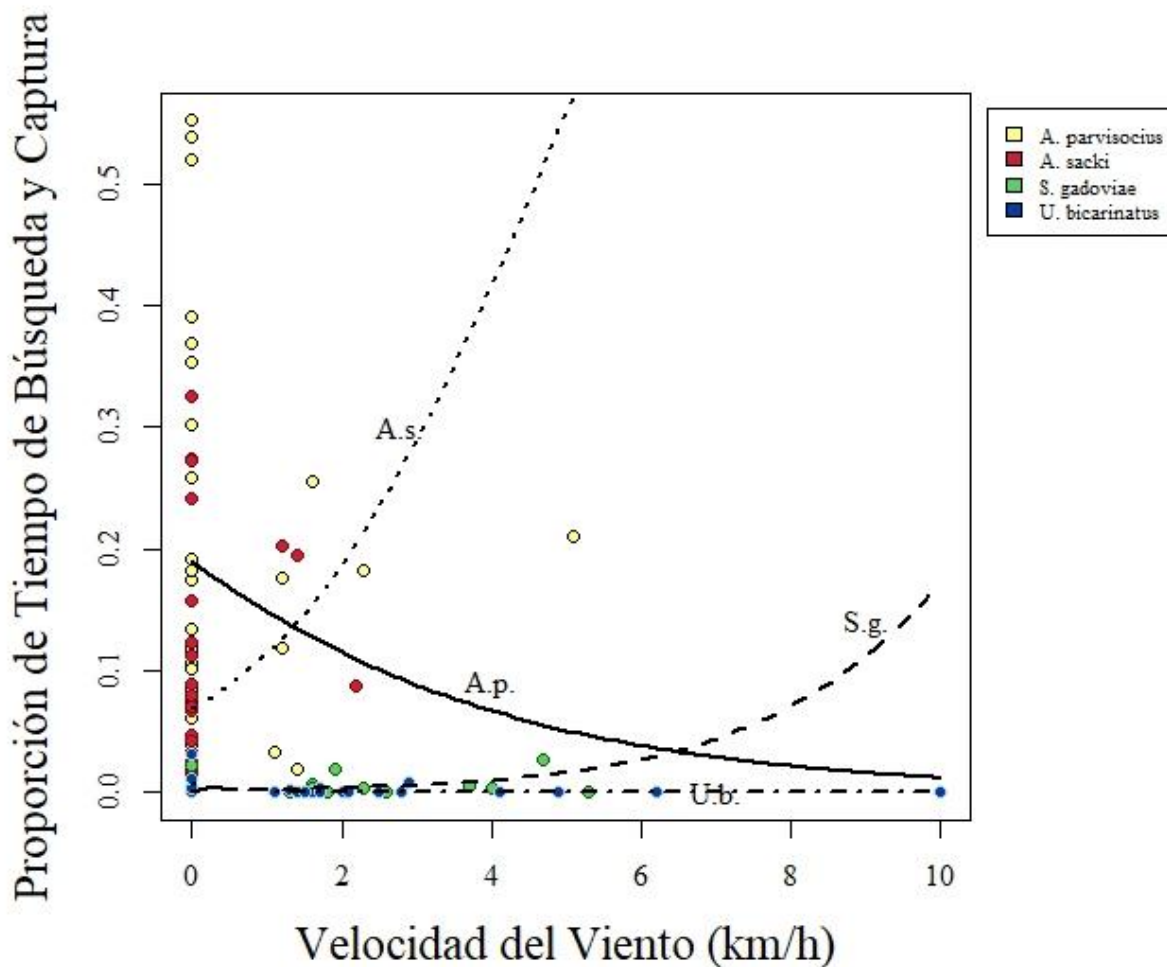


Fig. 9. Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura usando como variable categórica la Especie y como covariable la Velocidad del Viento. Las líneas representan las tendencias esperadas de acuerdo al modelo para: *Aspidoscelis parvisocius* (A.p., línea continua), *A. sacki* (A.s., línea punteada), *Sceloporus gadoviae* (S.g., línea segmentada) y *Urosaurus bicarinatus* (U.b., línea mixta)

La interacción de la especie con la Temperatura ($\chi^2 = 290.8$, g.l. = 3, $P = 0.005$) igualmente tuvo un efecto importante. La Temperatura ($\chi^2 = 27.7$, g.l. = 1, $P = 0.271$) por sí sola no influyó en la variación de los datos, pero en la interacción *Aspidoscelis parvisocius* ($t = 1.772$, $P = 0.079$) y *A. sacki* ($t = -3.110$, $P = 0.002$) presentaron pendientes diferentes de 0 con tendencias inversas, mientras que *A. parvisocius* presentó una tendencia positiva. *A. sacki* presentó una tendencia negativa. (Fig. 10).

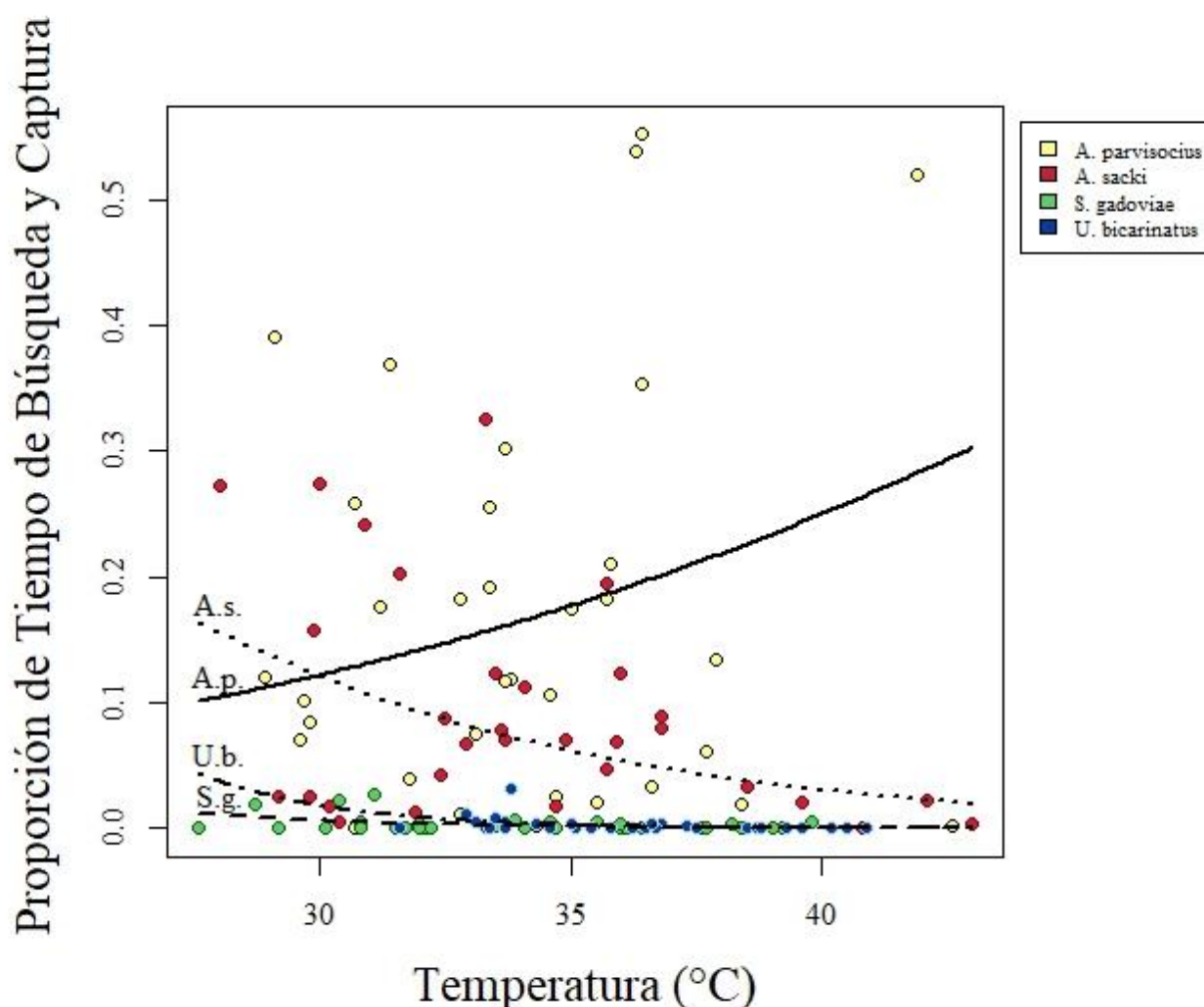


Fig. 10. Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura usando como variable categórica la Especie y como covariable la Temperatura. Las líneas representan las tendencias esperadas de acuerdo al modelo para: *Aspidoscelis parvisocius* (A.p., línea continua), *A. sacki* (A.s., línea punteada), *Sceloporus gadoviae* (S.g., línea segmentada) y *Urosaurus bicarinatus* (U.b., línea mixta)

Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en el Desplazamiento

Los análisis de Covarianza de la PTD probaron de manera contraria a mi predicción que las lagartijas no cambian el tiempo que se desplazan entre la Estación de Secas y la Estación de Lluvias, sin embargo, algunos factores ambientales tuvieron relevancia para todas las especies por igual (Cuadro 6).

Cuadro 6. Pruebas de χ^2 para los Análisis de Covarianza de la Proporción de Tiempo de Desplazamiento respecto a la Estación como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarcan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo de Desplazamiento				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Estación	1	156.2	0.316	0.8
C	1	1095.4	0.008	5.9
C * Estación	1	88.4	0.451	0.5
Error	135	17097.0	---	92.7
Total	138	18437.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Estación	1	156.2	0.332	0.8
HG	1	1202.2	0.007	6.5
HG * Estación	1	43.9	0.607	0.2
Error	135	17035.0	---	92.4
Total	138	18437.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Estación	1	156.2	0.294	0.8
V	1	2630.3	< 0.001	14.3
V * Estación	1	204.4	0.230	1.1
Error	135	15446.0	---	83.8
Total	138	18437.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Estación	1	156.2	0.324	0.8
T	1	1211.3	0.006	6.6
T * Estación	1	600.3	0.053	3.3
Error	135	16469.0	---	89.3
Total	138	18437.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Estación	1	156.2	0.290	0.8
HR	1	1537.6	0.001	8.3
HR * Estación	1	1337.1	0.002	7.3
Error	135	15406.0	---	83.6
Total	138	18437.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Estación	1	156.2	0.321	0.8
AI	1	170.2	0.301	0.9
AI * Estación	1	429.2	0.100	2.3
Error	135	17682.0	---	95.9
Total	138	18437.0	---	100.0

El Índice de Cobertura Vegetal ($\chi^2 = 1095.4$, g.l. = 1, $P = 0.008$) tuvo un efecto significativo en la PTD, con una tendencia ligeramente positiva, provocando que en los sitios con menor Cobertura Vegetal se presentara un incremento del Desplazamiento (Fig. 11).

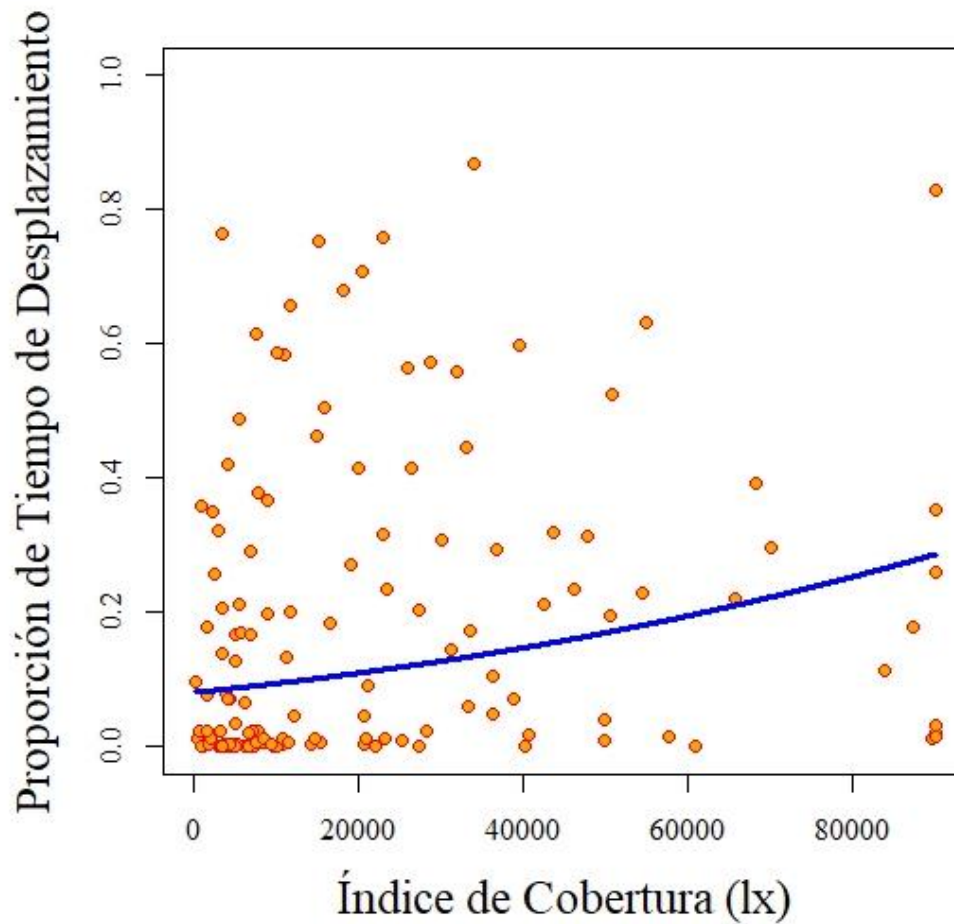


Fig. 11 Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando como covariable el Índice de Cobertura Vegetal. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Hora de Grabación (HG) ($\chi^2 = 1202.2$, g.l. = 1, $P = 0.007$) tuvo un efecto negativo en el desplazamiento, durante las primeras horas del día la curva del modelo presentó una tendencia más alta y fue disminuyendo conforme las horas de día transcurrieron (Fig. 12).

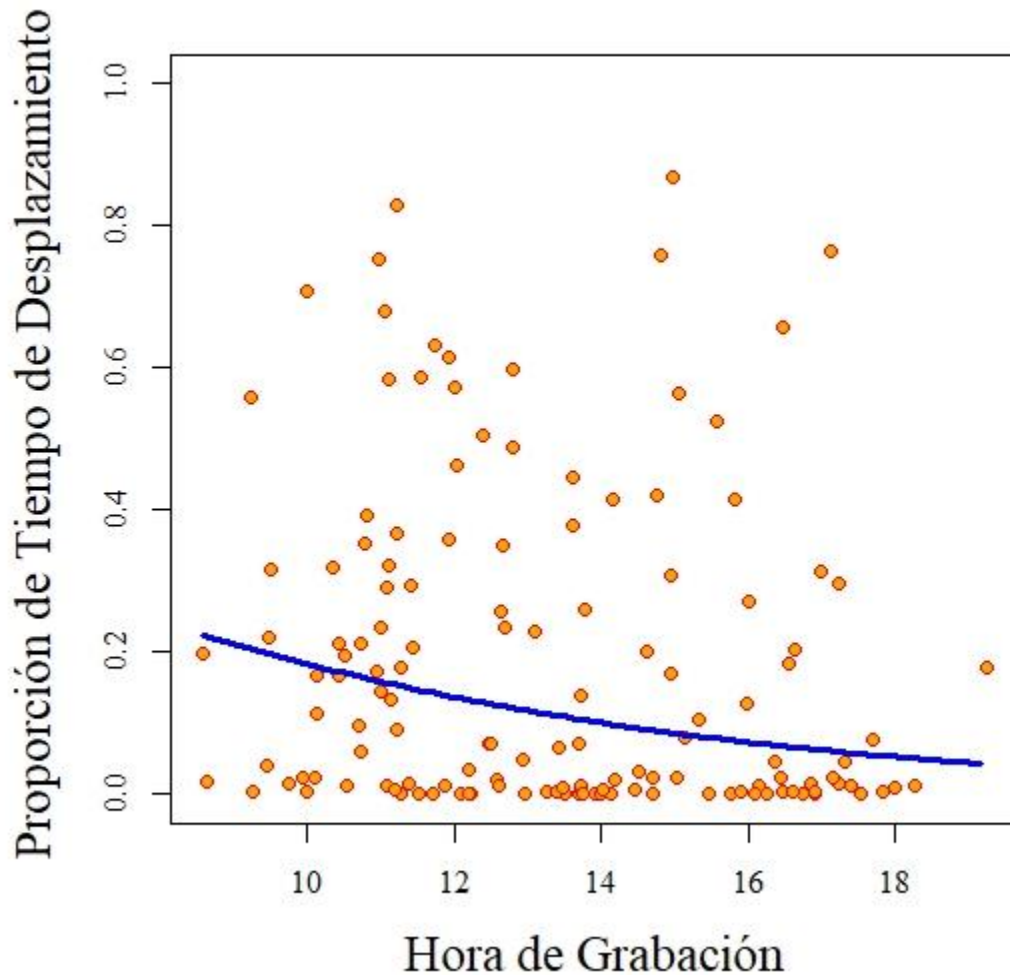


Figura 12. Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando la Estacionalidad como variable categórica y la Hora de Grabación como Covariable. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Velocidad del Viento (V) ($\chi^2 = 2630.3$, g.l. = 1, $P < 0.001$) impactó de forma negativa a la PTD, ya que la mayor parte de la actividad se realizó hasta los 2 km/h y a valores más altos de la velocidad del viento los desplazamientos tendieron a 0 (Fig. 13).

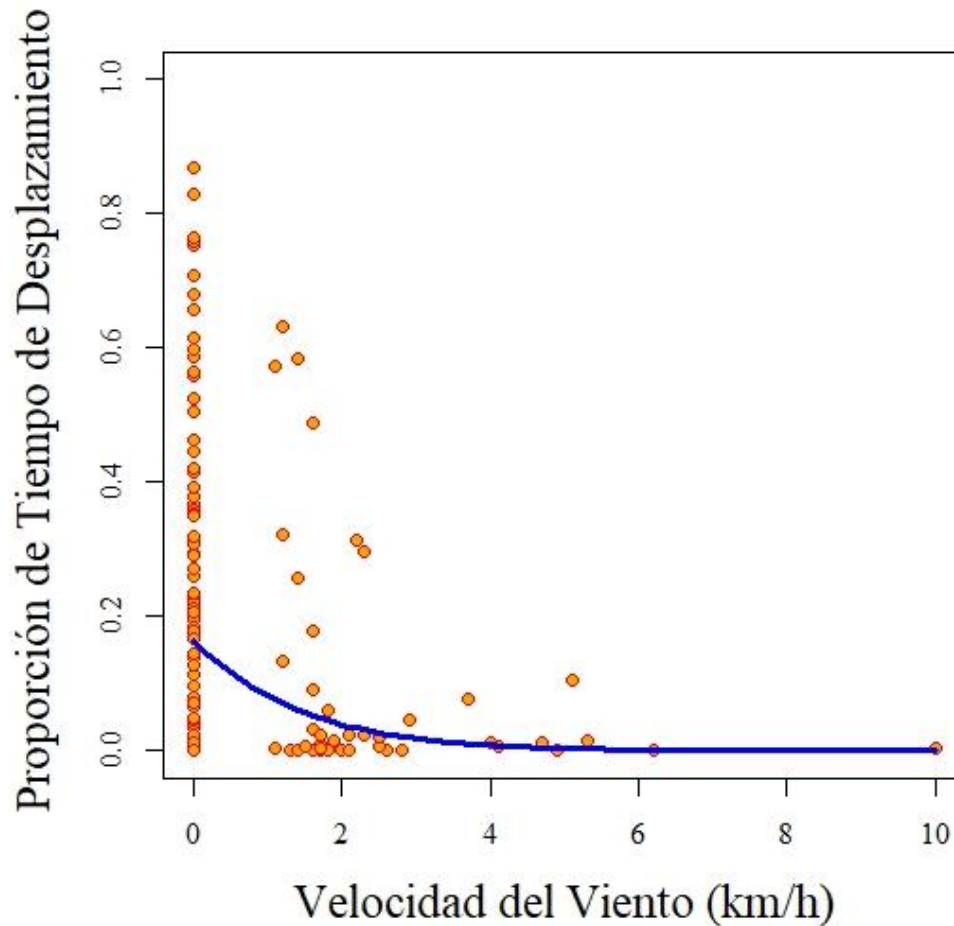


Figura 13. Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando la Estacionalidad como variable categórica y la Velocidad del Viento como Covariable. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Temperatura (T) ($\chi^2 = 1211.3$, g.l. = 1, $P = 0.006$) de igual forma a las dos covariables anteriores tuvo un efecto negativo mostrando una relación inversa (Fig. 14).

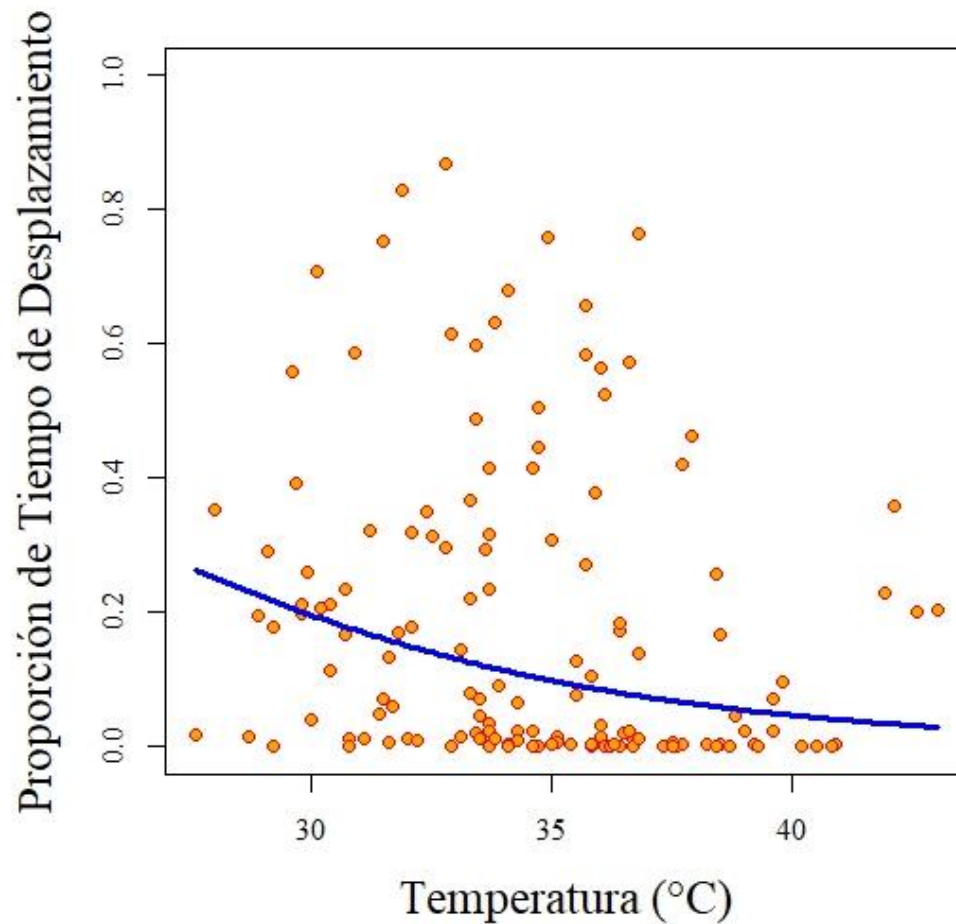


Figura 14. Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando la Estacionalidad como variable categórica y la Temperatura como Covariable. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

Aunque la Estacionalidad por sí sola no es una variable explicativa, la Humedad Relativa (HR) ($\chi^2 = 1537.6$, g.l. = 1, $P = 0.001$) y su interacción con la Estacionalidad fueron importantes ($\text{Chi}^2 = 1337.1$, g.l. = 1, $P = 0.002$) indicando que un incremento en la HR provoca un incremento de la PTD y que éste es significativamente mayor durante la Estación Seca (Fig. 15).

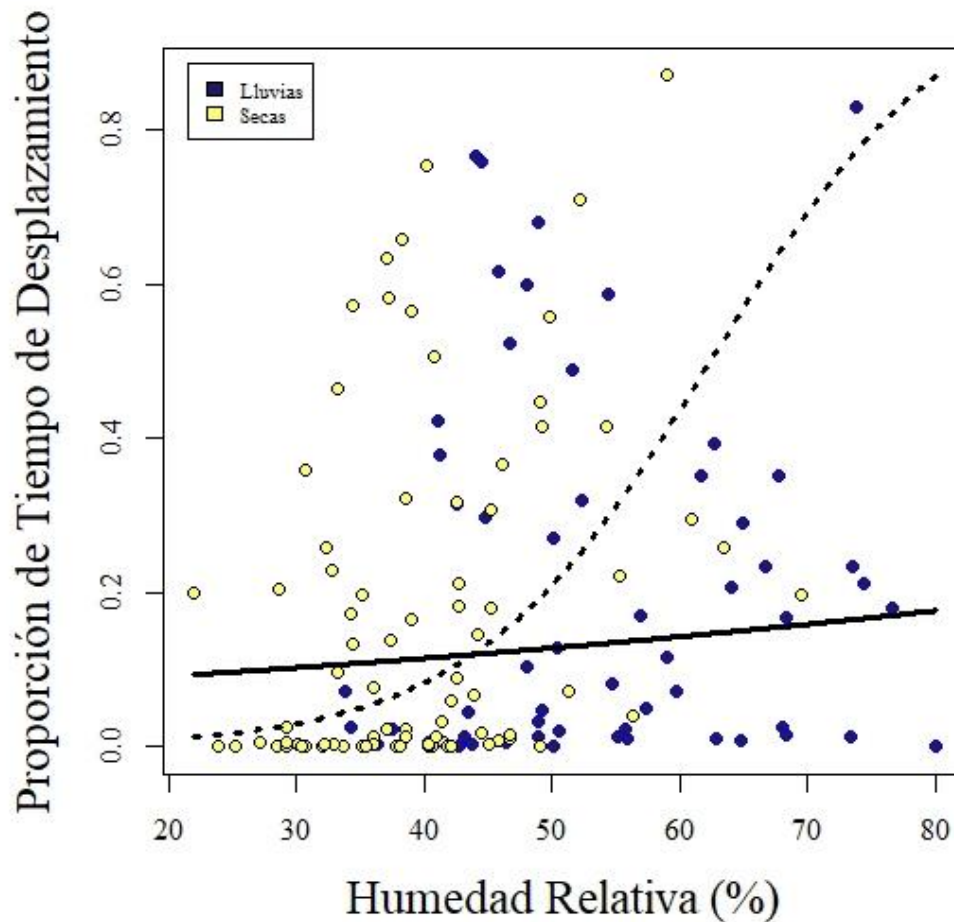


Figura 15. Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando la Estacionalidad como variable categórica y la Humedad Relativa como Covariable. Se muestra la tendencia esperada para la Estación de Lluvias (línea continua) y para la Estación de Secas (línea segmentada).

La Abundancia de Invertebrados no mostró ser explicativa para la Proporción de Tiempo de Desplazamiento, ajustándose mejor al modelo nulo (Cuadro 6).

Al realizar los análisis usando la Especie como variable categórica y las covariables ambientales encontré que ambos factores son importantes, pero sin interactuar entre sí. La especie en todos los análisis demostró tener influencia en la PTD ($\chi^2 = 5860.1$, g.l. 3, $P = < 0.001$) y explicó el 31.8% de la variación total (Fig. 7, Cuadro 7).

Cuadro 7. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Desplazamiento respecto a la Especie como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarkan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo de Desplazamiento				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
C	1	647.1	0.021	3.5
C * Especie	3	40.8	0.953	0.2
Error	131	11889.0	---	64.5
Total	138	18437.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
HG	1	1049.3	0.003	5.7
HG * Especie	3	195.2	0.660	1.1
Error	131	11333.0	---	61.5
Total	138	18437.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
V	1	1144.3	0.001	6.2
V * Especie	3	143.2	0.694	0.8
Error	131	11290.0	---	61.2
Total	138	18437.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
T	1	762.1	0.011	4.1
T * Especie	3	84.0	0.870	0.5
Error	131	11731.0	---	63.6
Total	138	18437.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
HR	1	786.9	0.011	4.3
HR * Especie	3	98.2	0.846	0.5
Error	131	11692.0	---	63.4
Total	138	18437.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Especie	3	5860.1	< 0.001	31.8
AI	1	3.7	0.860	< 0.1
AI * Especie	3	375.2	0.368	2.0
Error	131	12198.0	---	66.2
Total	138	18437.0	---	100.0

El Índice de Cobertura Vegetal (C) fue explicativo ($\chi^2 = 647.1$, g.l. = 1, $P = 0.021$) y la interacción con respecto a la especie no fue relevante, indicando que, al disminuir la Cobertura Vegetal, se presenta un aumento en la PTD para las cuatro especies (Fig. 11). La Hora de Grabación ($\chi^2 = 1049.3$, g.l. = 1, $P = 0.021$) de forma independiente fue una covariable explicativa indicando que conforme se incrementa la hora de grabación la PTD disminuye para las cuatro especies (Fig. 12).

La Velocidad del Viento (V) ($\chi^2 = 1144.3$, g.l. = 1, $P = 0.001$) para todas las especies tuvo un efecto negativo ya que cuando esta covariable presentó un valor de 0 km/h la PTD tuvo una gran variación, pero conforme la Velocidad del Viento se incrementó, la PTD disminuyó, representando una relación inversa (Fig. 13).

La Temperatura ($\chi^2 = 762.1$, g.l. = 1, $P = 0.011$) tuvo un efecto inverso en la PTD, sin embargo, al igual que en las covariables anteriores esta no tuvo interacción con la Especie (Fig. 14).

La Humedad Relativa ($\chi^2 = 647.1$, g.l. = 1, $P = 0.021$) fue una covariable importante pero que tuvo un efecto independiente de la especie, provocando que, al aumentar la humedad, las cuatro especies aumentarían su tiempo de desplazamiento (Fig. 16).

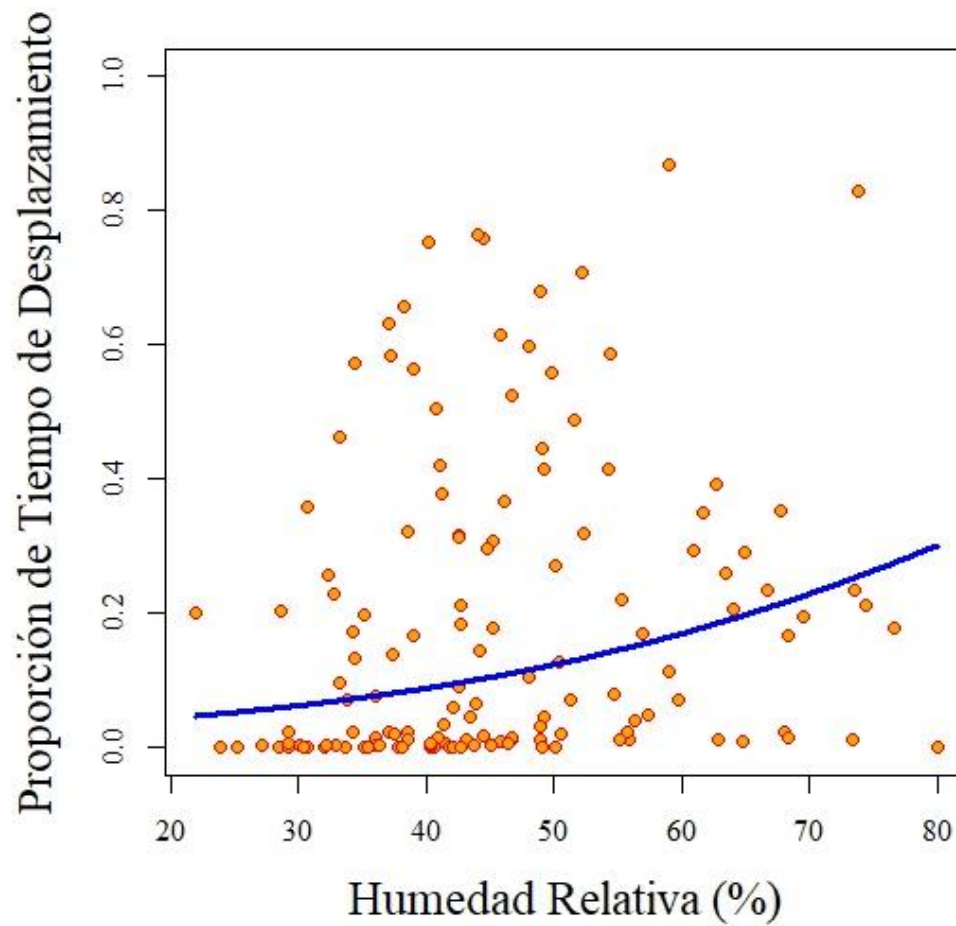


Figura 16. Proporción de Tiempo de Desplazamiento usando la Especie como variable categórica y la Humedad Relativa como Covariable. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Abundancia de Invertebrados (AI) no fue una covariable explicativa para la Proporción de Tiempo de Desplazamiento ya que las diferencias solo fueron dadas entre las especies. (Cuadro 7).

Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en las Conductas Estacionarias

La Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias probaron que la Estacionalidad por sí sola no es explicativa ($\chi^2 = 96.9$, g.l. = 1, $P = 0.448$) explicando tan solo el 0.4% de la variación total de los datos (Cuadro 8).

Los análisis con la especie como variable categórica demostraron que esta variable es significativamente explicativa ($\chi^2 = 7830.0$, g.l. = 3, $P < 0.001$) con respecto a todas las covariables del ambiente. Para esta categoría principal la especie logró explicar el 34.2% de la variación (Cuadro 9).

Cuadro 8. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias respecto a la Estación como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarcan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Estación	1	96.9	0.448	0.4
C	1	1229.0	0.007	5.4
C * Estación	1	227.5	0.245	1.0
Error	135	21342.0	---	93.2
Total	138	22896.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Estación	1	96.9	0.460	0.4
HG	1	1594.1	0.003	7.0
HG * Estación	1	1.0	0.941	<0.1
Error	135	21204.0	---	92.6
Total	138	22896.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Estación	1	96.9	0.443	0.4
V	1	2228.1	<0.001	9.7
V * Estación	1	77.4	0.493	0.3
Error	135	20493.0	---	89.5
Total	138	22896.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Estación	1	96.9	0.462	0.4
T	1	1258.7	0.008	5.5
T * Estación	1	593.7	0.068	2.6
Error	135	20946.0	---	91.5
Total	138	22896.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Estación	1	96.9	0.438	0.4
HR	1	1410.3	0.003	6.2
HR * Estación	1	1454.7	0.003	6.4
Error	135	19934.0	---	87.1
Total	138	22896.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Estación	1	96.9	0.453	0.4
AI	1	98.8	0.448	0.4
AI * Estación	1	386.6	0.133	1.7
Error	135	22313.0	---	97.5
Total	138	22896.0	---	100.0

Cuadro 9. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias respecto a la Especie como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarcan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
C	1	676.8	0.022	3.0
C * Especie	3	148.4	0.763	0.6
Error	131	14240.0	---	62.2
Total	138	22896.0	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
HG	1	1727.9	< 0.001	7.5
HG * Especie	3	398.2	0.372	1.7
Error	131	12939.0	---	56.5
Total	138	22896.0	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
V	1	746.4	0.014	3.3
V * Especie	3	77.3	0.891	0.3
Error	131	14242.0	---	62.2
Total	138	22896.0	---	100.0
Temperatura (T)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
T	1	854.3	0.009	3.7
T * Especie	3	245.7	0.578	1.1
Error	131	13966.0	---	61.0
Total	138	22896.0	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
HR	1	652.0	0.024	2.8
HR * Especie	3	175.8	0.712	0.8
Error	131	14238.0	---	62.2
Total	138	22896.0	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Especie	3	7830.0	< 0.001	34.2
AI	1	126.0	0.310	0.6
AI * Especie	3	287.0	0.504	1.3
Error	131	14652.0	---	64.0
Total	138	22896.0	---	100.0

Algunas covariables tuvieron efecto a nivel general. El Índice de Cobertura Vegetal ($\chi^2 = 1229$, g.l = 1, $P = 0.007$) tuvo un efecto inverso al ocasionado en la Proporción de Tiempo de Desplazamiento. Al usar la especie como variable categórica, el Índice de Cobertura Vegetal ($\chi^2 = 676.8$, g.l. = 1, $P = 0.022$) tuvo un impacto independiente de la especie. Al igual que en la comparación por estación la relación entre la covariable y la PTE fue negativa únicamente cambiando el porcentaje de variación explicada viéndose reducido hasta explicar el 3% (Fig. 17)

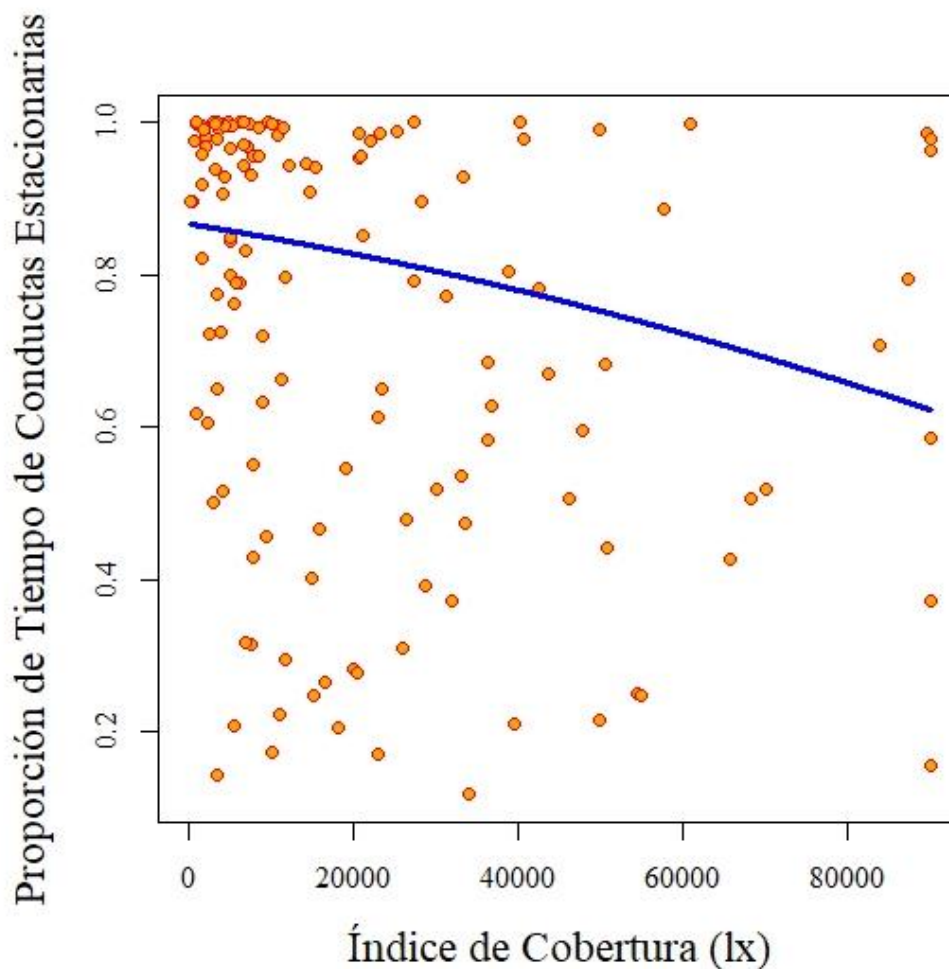


Fig. 17. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias usando como variable categórica la Estacionalidad y como covariable el Índice de Cobertura Vegetal. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Hora de Grabación ($\chi^2 = 1594.1$, g.l. = 1, $P = 0.003$) también influyó en la PTE de la misma forma para ambas estaciones y explicó el 7% de la variación total. Con respecto a la especie, la Hora de Grabación ($\chi^2 = 1727.9$, g.l. = 1, $P < 0.001$) explicó el 7.5% de la variación. Afectando a todas las especies por igual de la misma forma que entre las estaciones. Conforme avanza la hora del día las lagartijas tienden a aumentar las conductas relacionadas con actividades que no implican desplazamiento (Fig. 18).

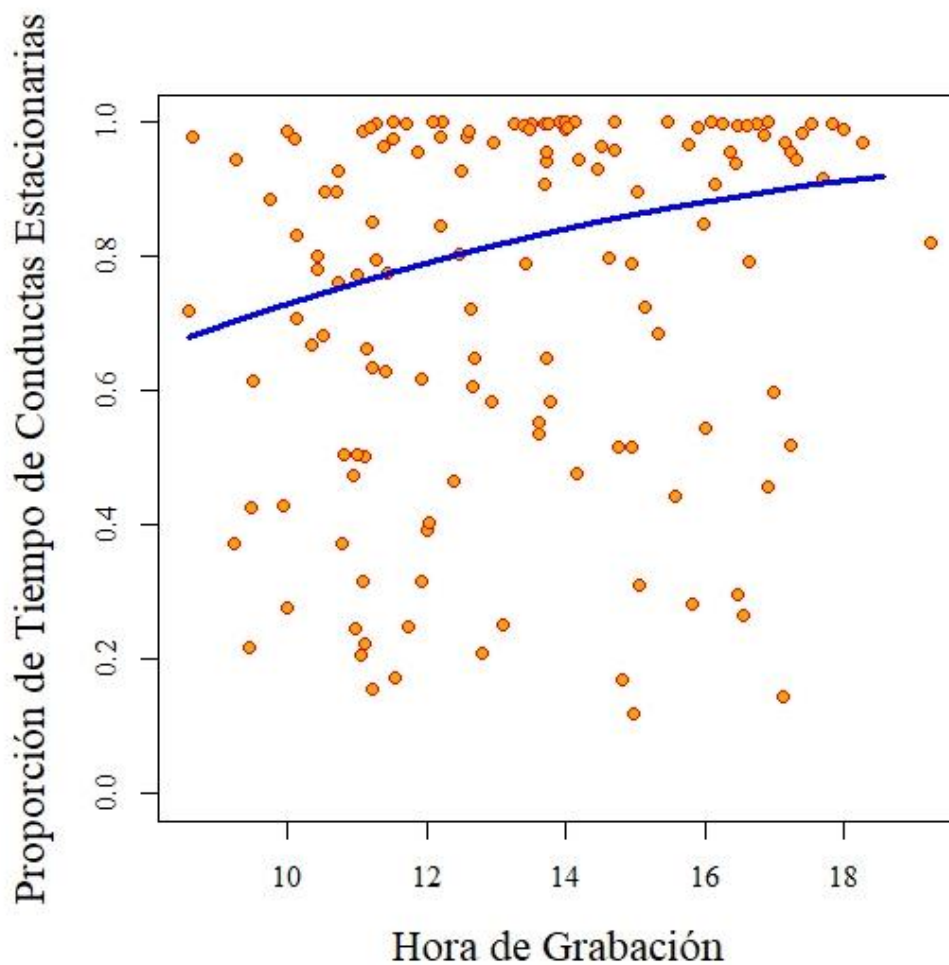


Fig. 18. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias usando como variable categórica la Estacionalidad y como covariable la Hora de Grabación. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Velocidad del Viento (V) ($\chi^2 = 2228.1$, g.l. = 1, $P < 0.001$) explicó el 9.7% de la variación de los datos con una relación positiva respecto a la PTE. Al comparar entre especies, la Velocidad del Viento ($\chi^2 = 746.4$, g.l. = 1, $P = 0.014$) fue menos explicativa, pero afectó a todas las especies por igual (Fig. 19.)

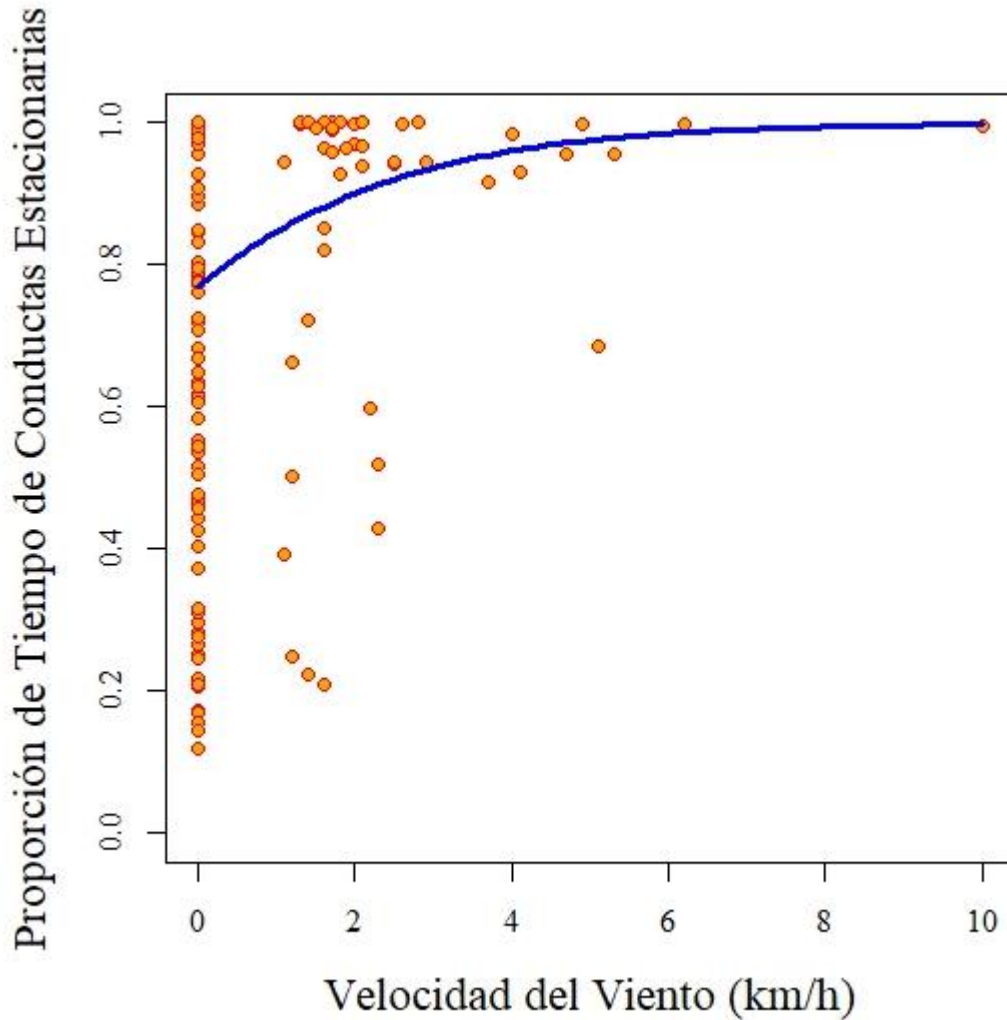


Fig. 19. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias usando como variable categórica la Estación y como covariable la Velocidad del Viento. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

La Temperatura (T) ($\chi^2 = 1258.7$, g.l. = 1, $P = 0.008$) de forma independiente tuvo un impacto importante en la Proporción de Tiempo que las lagartijas pasaron en un mismo sitio con una relación positiva entre la T y la PTE. De igual forma que para las estaciones, la Temperatura ($\chi^2 = 854.3$, g.l. = 1, $P = 0.009$) en la comparación entre especies fue importante, pero sin interactuar con la variable categórica (Fig. 20)

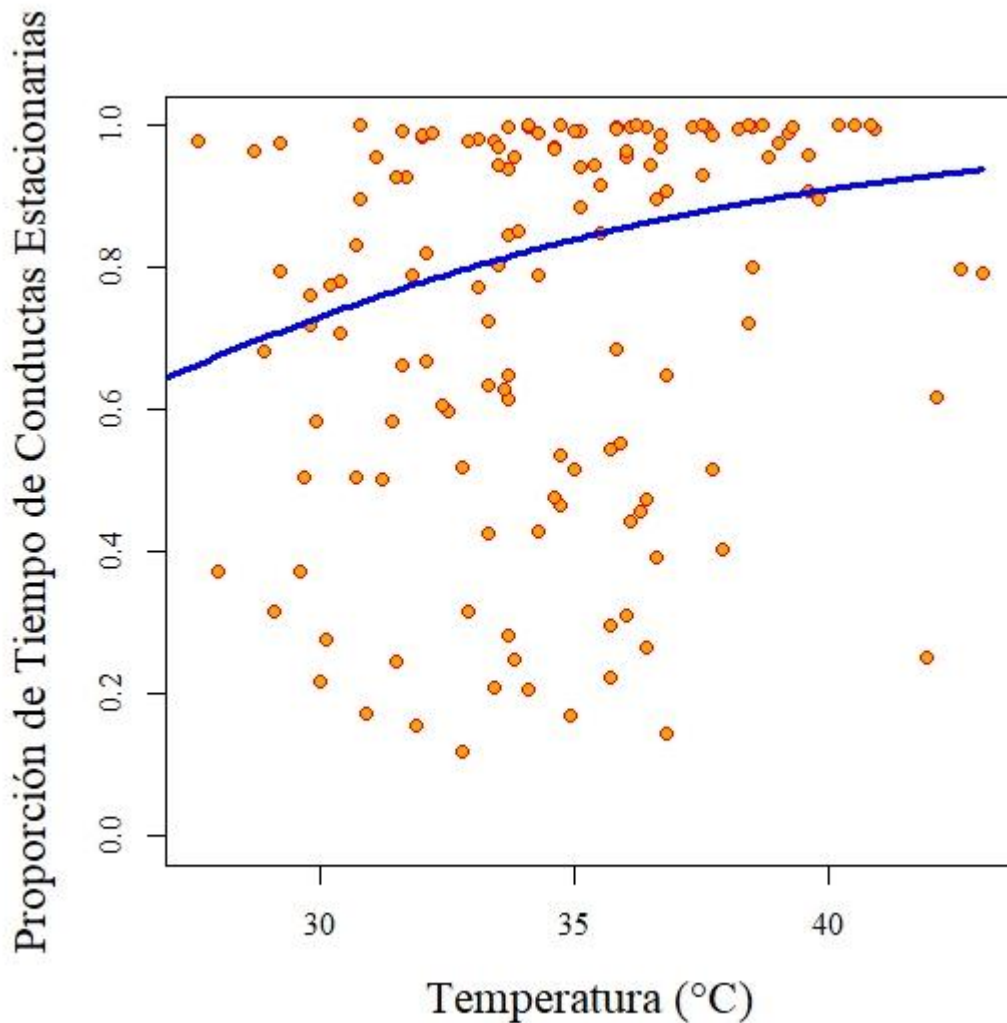


Fig. 20. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias usando como variable categórica la Estacionalidad y como covariable la Temperatura. La línea color azul representa la tendencia esperada de acuerdo con el modelo.

Al considerar la Humedad Relativa (HR) como covariable, tanto esta ($\chi^2 = 1410.3$, g.l. = 1, $P = 0.003$) como su interacción con la Estacionalidad ($\chi^2 = 1454.7$, g.l. = 1, $P = 0.003$) tuvieron un efecto en la Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias. Al analizar el efecto entre especies y la Humedad Relativa ($\chi^2 = 652.0$, g.l. = 1, $P = 0.024$), ambas fueron importantes, pero de forma independiente. Se puede apreciar que al ser una categoría con conductas que solo se diferencian por el hecho de que la lagartija permanezca en el mismo sitio muestran una tendencia inversa con respecto a la categoría de Desplazamiento (Fig. 21).

Además, la Abundancia de Invertebrados no fue un término explicativo ya que el modelo nulo fue el de mejor ajuste a la variación presentada (Cuadro 9).

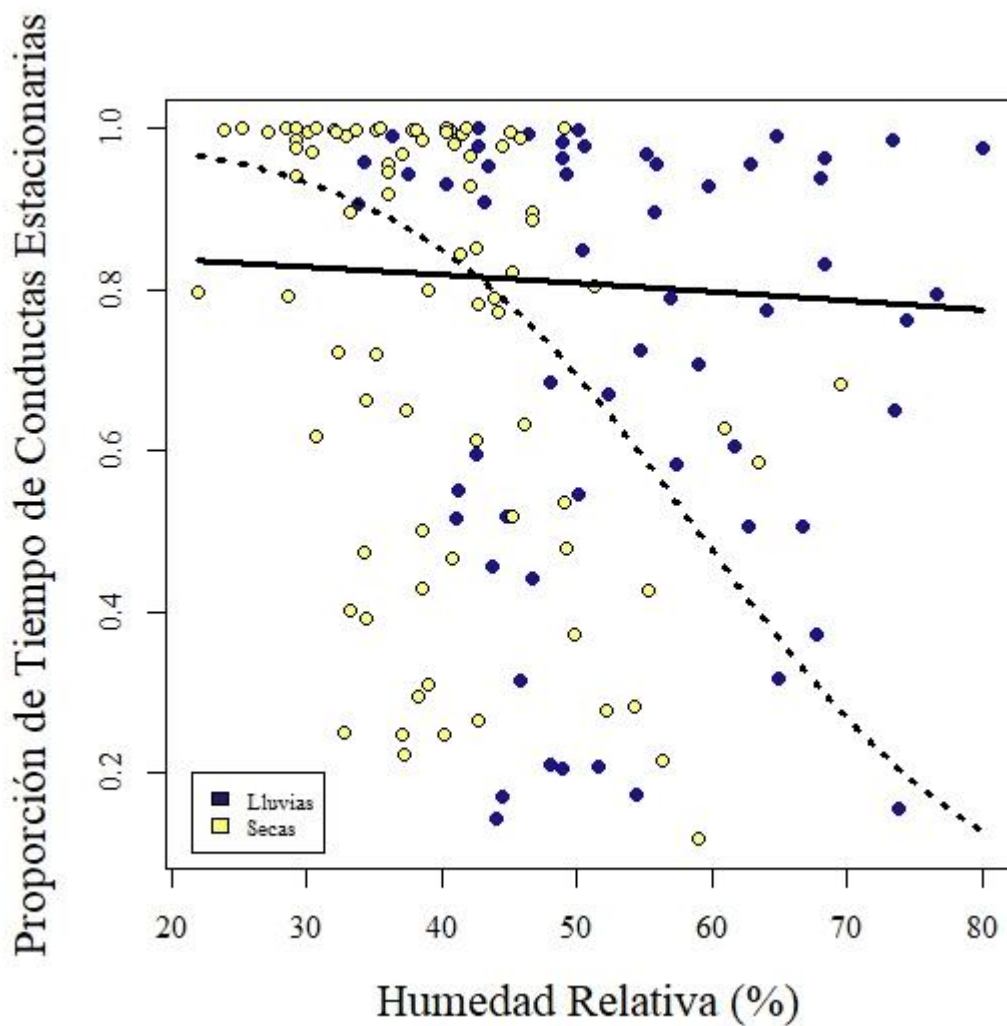


Fig. 21. Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias usando como variable categórica la Estacionalidad y como covariable la Humedad Relativa. Se muestra la tendencia esperada para la Estación de Lluvias (línea continua) y para la Estación de Secas (línea segmentada).

Influencia del Ambiente con respecto a la Estacionalidad y la Especie en la Interacción

Los modelos en los que se consideró Estacionalidad como variable categórica y los parámetros ambientales como covariables, en su mayoría demostraron no ser términos explicativos para esta categoría principal. Solo el modelo de la Hora de Grabación de forma independiente ($\chi^2 = 623.2$, g.l. = 1, $P < 0.001$) y su interacción con la estacionalidad ($\chi^2 = 226.4$, g.l. = 1, $P = 0.034$) fueron explicativas (Cuadro 10).

Cuadro 10. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Interacción respecto a la Estación como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarcan en negro los valores de $P < 0.05$.

Proporción de Tiempo de Interacción				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Estación	1	148.2	0.180	3.0
C	1	2.9	0.852	0.1
C * Estación	1	6.9	0.773	0.1
Error	135	4727.7	---	96.8
Total	138	4885.6	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Estación	1	148.2	0.086	3.0
HG	1	623.2	<0.001	12.8
HG * Estación	1	226.4	0.034	4.6
Error	135	3887.8	---	79.6
Total	138	4885.6	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Estación	1	148.2	0.161	3.0
V	1	30.2	0.528	0.6
V * Estación	1	38.4	0.476	0.8
Error	135	4668.9	---	95.6
Total	138	4885.6	---	100.0
Temperatura (T)				
Estación	1	148.2	0.171	3.0
T	1	45.0	0.450	0.9
T * Estación	1	58.2	0.391	1.2
Error	135	4634.2	---	94.9
Total	138	4885.6	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Estación	1	148.2	0.182	3.0
HR	1	15.0	0.671	0.3
HR * Estación	1	3.0	0.850	0.1
Error	135	4719.5	---	96.6
Total	138	4885.6	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Estación	1	148.2	0.190	3.0
AI	1	295.3	0.064	6.0
AI * Estación	1	233.9	0.099	4.8
Error	135	4208.3	---	86.1
Total	138	4885.6	---	100.0

La interacción de la Estacionalidad y la Hora de Grabación mostró una pendiente diferente de 0 únicamente para la Estación de Secas ($t = -2.162$, $P = 0.0324$) con una tendencia negativa, indicando que conforme avanza la hora del día las conductas de Interacción disminuyen (Fig. 22).

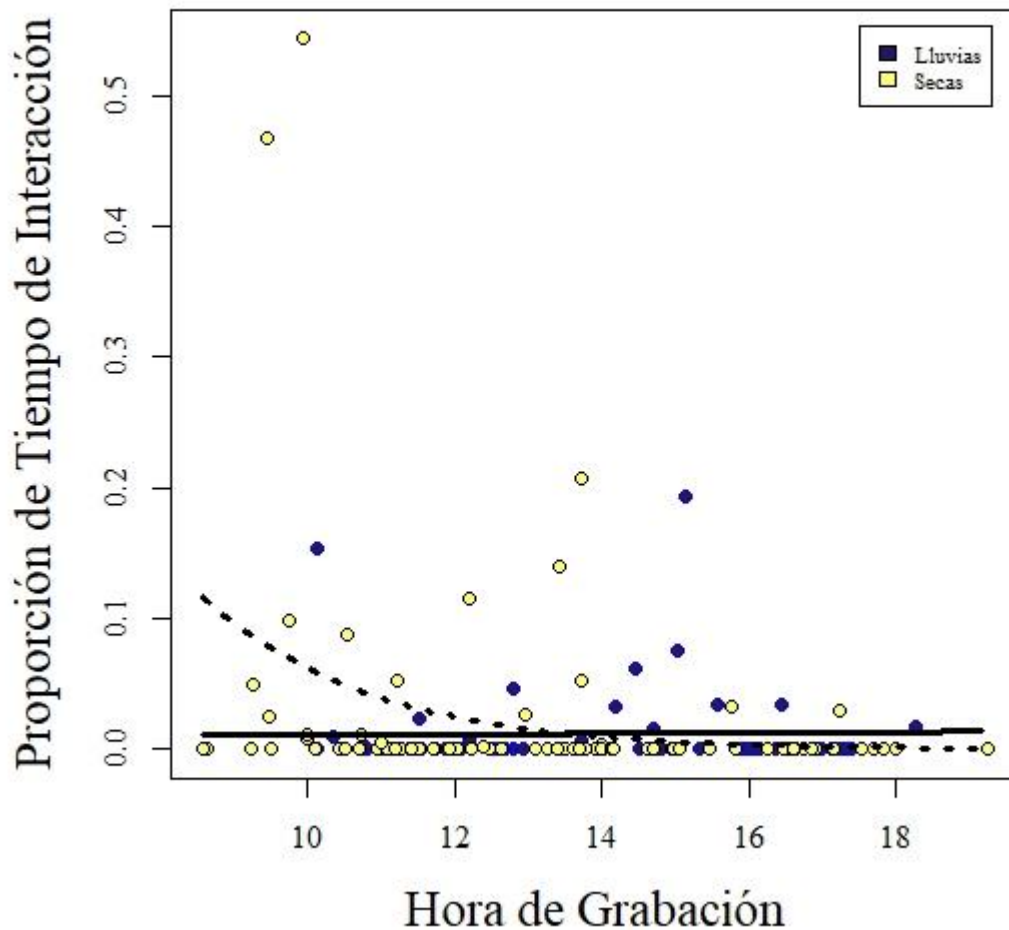


Fig. 22. Proporción de Tiempo de Interacción usando como variable categórica la Estacionalidad y como covariable la Hora de Grabación. Se muestra la tendencia esperada para la Estación de Luvias (línea continua) y para la Estación de Secas (línea segmentada).

Respecto a los modelos usando la Especie como variable categórica y las covariables del ambiente, ningún término fue explicativo para esta conducta. Esto podría indicar que independientemente de la especie, ninguna de las lagartijas de este estudio dedicó más tiempo que el resto para interactuar con otros individuos y que los despliegues que *Sceloporus gadoviae* y *Urosaurus bicarinatus* realizaron mientras forrajearon no representaron una Proporción de Tiempo más alta respecto a las conductas que llegaron a presentar ambos *Aspidoscelis* (Cuadro 11)

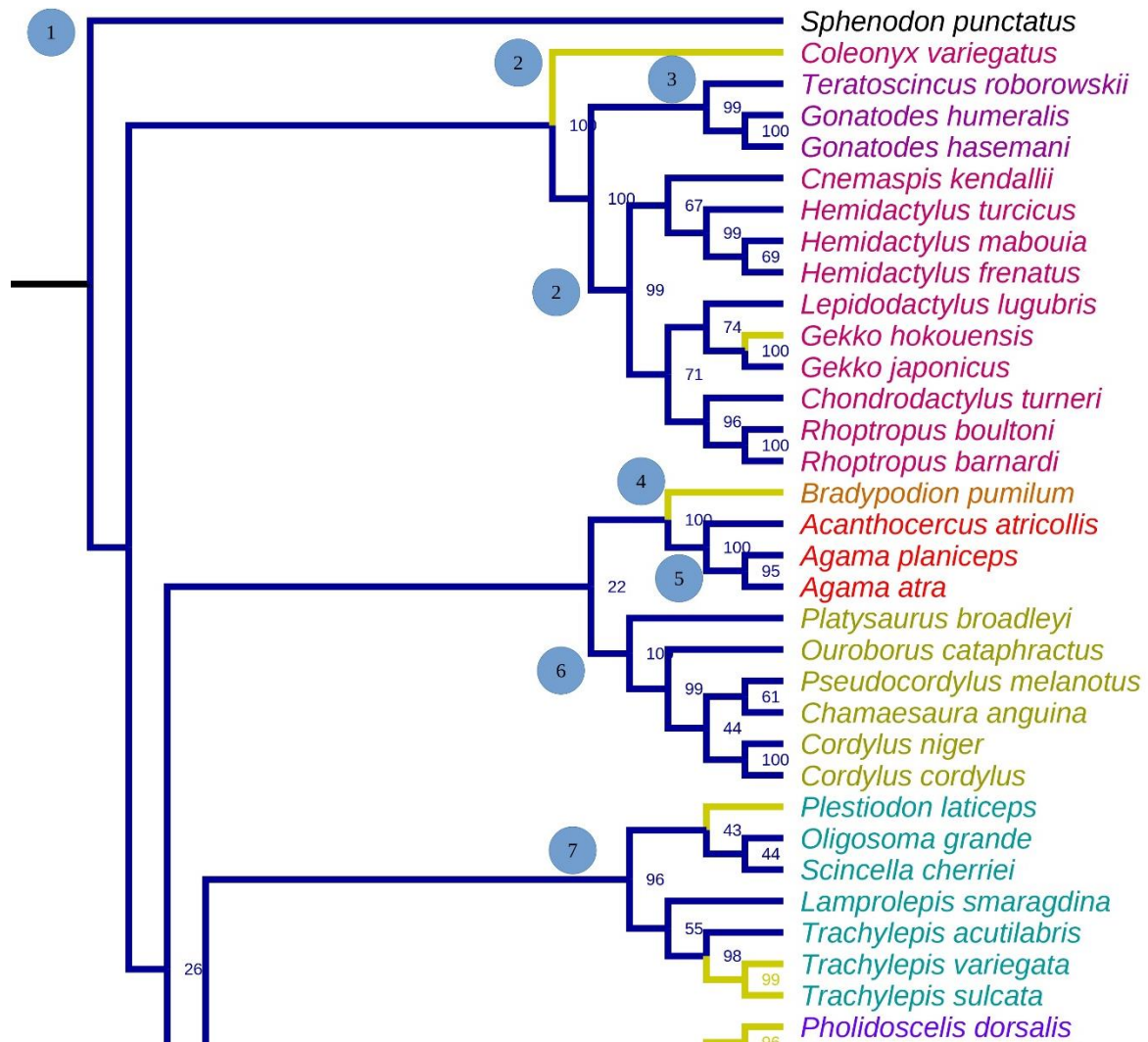
Cuadro 11. Pruebas de χ^2 para la Proporción de Tiempo de Interacción respecto a la Especie como variable Categórica y el Índice de Cobertura Vegetal (C), la Hora de Grabación (HG), la Velocidad del Viento (V), la Temperatura (T), la Humedad Relativa (R) y la Abundancia de Invertebrados (AI) como Covariables. Se remarcan en negro los valores de $P < 0.05$.

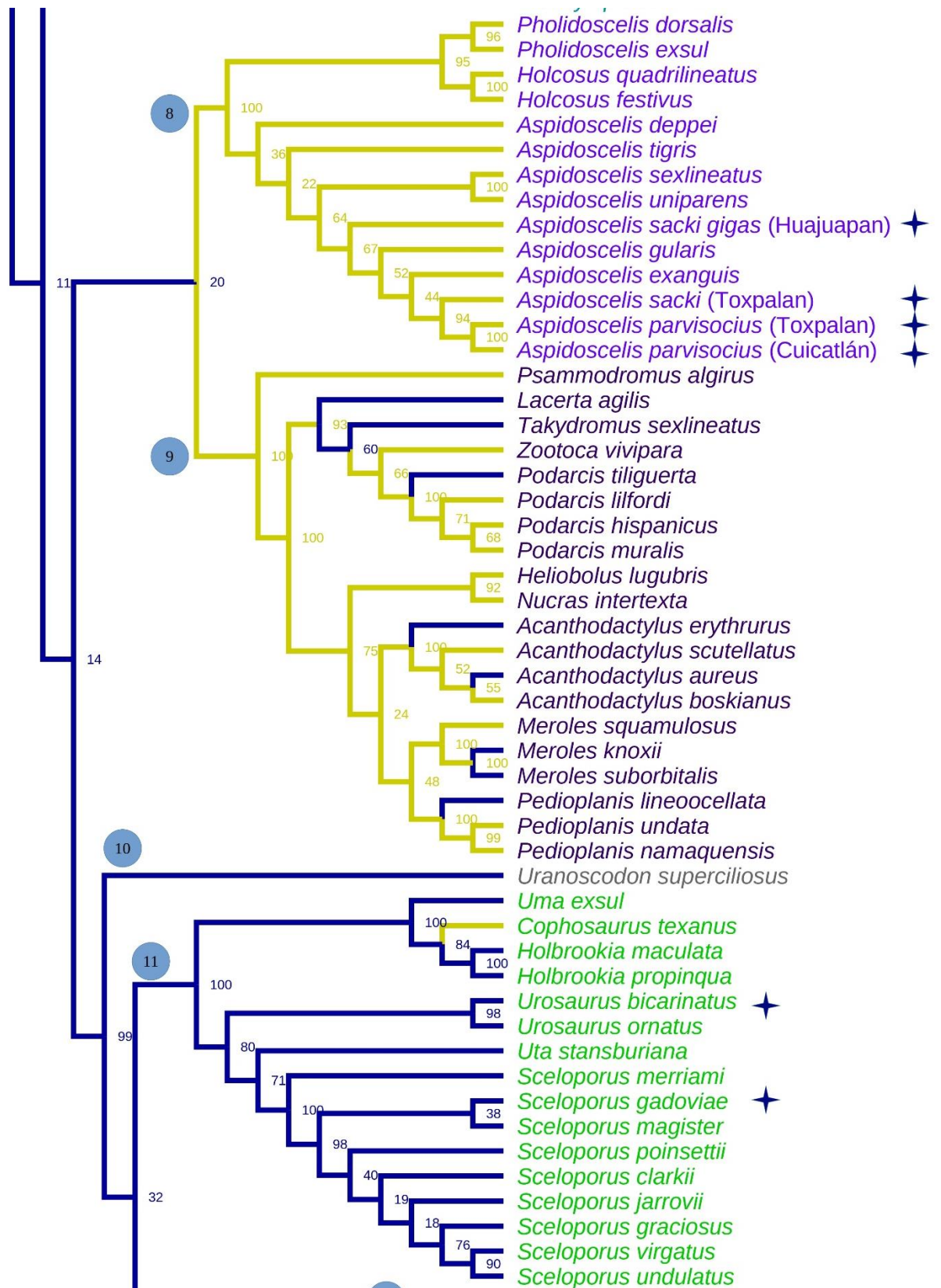
Proporción de Tiempo de Interacción				
Término	g.l.	χ^2	P=	% de Explicación
Índice de Cobertura (C)				
Especie	3	567.9	0.122	11.6
C	1	8.6	0.767	0.2
C * Especie	3	83.0	0.839	1.7
Error	131	4226.2	---	86.5
Total	138	4885.6	---	100.0
Hora de Grabación (HG)				
Especie	3	567.9	1.000	11.6
HG	1	744.1	0.900	15.2
HG * Especie	3	376.5	1.000	7.7
Error	131	3197.1	---	65.4
Total	138	4885.6	---	100.0
Velocidad del Viento (V)				
Especie	3	567.9	0.099	11.6
V	1	0.1	0.981	< 0.1
V * Especie	3	233.5	0.461	4.8
Error	131	4084.2	---	83.6
Total	138	4885.6	---	100.0
Temperatura (T)				
Especie	3	567.9	0.094	11.6
T	1	40.6	0.499	0.8
T * Especie	3	72.5	0.846	1.5
Error	131	4204.7	---	86.1
Total	138	4885.6	---	100.0
Humedad Relativa (HR)				
Especie	3	567.9	0.112	11.6
HR	1	0.5	0.941	< 0.1
HR * Especie	3	95.0	0.801	1.9
Error	131	4222.2	---	86.4
Total	138	4885.6	---	100.0
Abundancia de Invertebrados (AI)				
Especie	3	567.9	0.067	11.6
AI	1	192.2	0.119	3.9
AI * Especie	3	164.5	0.557	3.4
Error	131	3961.1	---	81.1
Total	138	4885.6	---	100.0

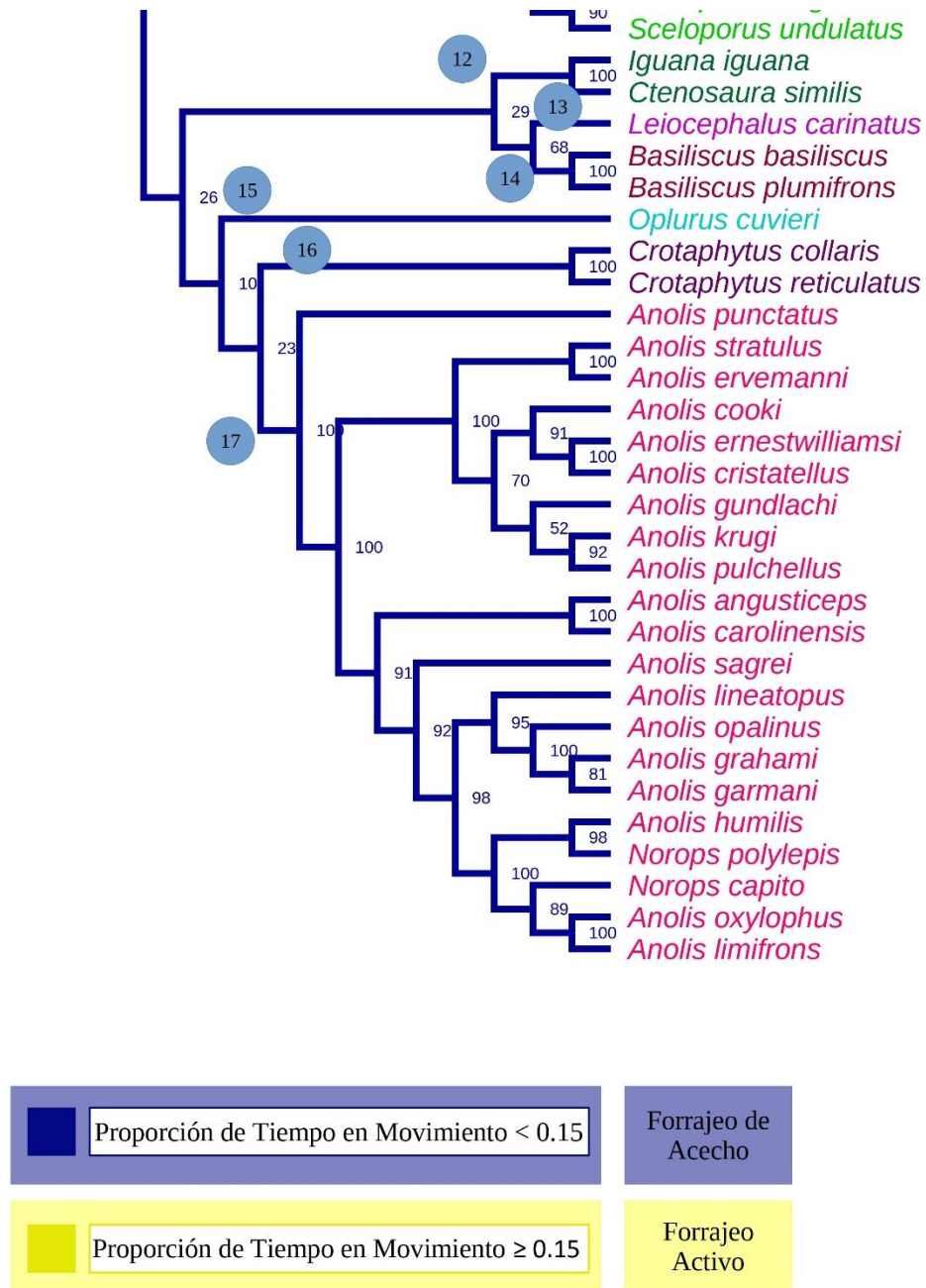
Historia Evolutiva del Desplazamiento durante el Forrajeo

La evolución de la Proporción de Tiempo de Desplazamiento para las 112 especies consideradas en el cladograma mostró que el forrajeo de acecho corresponde al estado ancestral y que el forrajeo activo se presentó como un estado apomórfico. Sin embargo, algunas especies de las familias Gekkonidae (*Coleonyx variegatus* y *Gekko hokouensis*), Chamaeleonidae (*Bradypodion pumilum*) y Scincidae (*Plestiodon laticeps*) han desarrollado por paralelismo un modo de forrajeo activo, ya que el modo forrajeo predominante en sus familias es el de acecho. Por otra parte, en el ancestro común de las familias Teiidae y Lacertidae aparece también de manera independiente el forrajeo activo, manteniéndose como el modo de forrajeo predominante para ambas familias, aunque algunas especies de la familia Lacertidae han revertido al forrajeo de acecho. En familias más derivadas (Tropiduriade, Phrynosomatidae, Iguanidae, Leiocephalidae, Corytophanidae, Opluridae, Crotaphytidae y Dactyloidae) se presenta de forma predominante el modo de forrajeo de acecho y solamente una especie de la familia Phrynosomatidae (*Cophosaurus texanus*) presenta un modo de forrajeo activo (Fig. 23).

Fig. 23. Cladograma para la Proporción de Tiempo en Movimiento de algunas Especies de la literatura y las especies del ensamble de estudio. Los números en círculos azules representan a las familias. Las especies de estudio se remarcan con ✦







Listado de Familias:

1. Sphenodontidae (Grupo Externo), 2. Gekkonidae, 3. Sphaerodactylidae, 4. Chamaeleonidae, 5. Agamidae, 6. Cordylidae, 7. Scincidae, 8. Teiidae, 9. Lacertidae, 10. Tropiduridae, 11. Phrynosomatidae, 12. Iguanidae, 13. Leiocephalidae, 14. Corytophanidae, 15. Opluridae, 16. Crotaphytidae, 17. Dactyloidae

DISCUSIÓN

Tipo de Forrajeo

De acuerdo con los criterios de Butler (2005), las cuatro especies del ensamble presentaron un modo de forrajeo congruente con lo reportado para otras especies de las familias Teiidae y Phrynosomatidae. La estacionalidad no tuvo un efecto importante en el tiempo dedicado al desplazamiento, aunque *A. parvisocius*, *A. sacki* y *S. gadoviae* presentaron una ligera variación, las cuatro especies mantuvieron el mismo modo de forrajeo durante la Estación de Secas y la Estación de Lluvias. *Aspidoscelis parvisocius* y *A. sacki* quedaron clasificados en la categoría “Detente y Sigue”, aunque su Proporción de Tiempo de Desplazamiento promedio fue menor con respecto a otras especies del mismo género, como *A. tigris* PTD ($\bar{x}$) = 0.87 (Anderson, 1993) o *A. lineattissimus* PTD ($\bar{x}$) = 0.72 (Campos-Reyes, 2008) que se desplazan durante más tiempo. *A. parvisocius* y *A. sacki* presentan temperaturas corporales promedio dentro del mismo rango respecto a otras especies del género *Aspidoscelis* por lo que la diferencia en el tiempo dedicado al desplazamiento puede deberse a las diferencias en la estructura de la vegetación, así como a la escala y categorización de conductas del presente trabajo. Por el contrario, el número de Desplazamientos por Minuto mostró valores muy superiores a lo reportado en la literatura para otras especies con el mismo tipo de forrajeo (Butler, 2005) y con una gran variación, lo cual puede estar explicado por la duración mínima de cada conducta registrada en este trabajo, confirmando que este índice es muy susceptible ante la escala mínima de duración de cada conducta, así como por la duración de las observaciones (Kalyuzhny et al., 2019). Este sesgo ocasionó que tanto *A. parvisocius* como *A. sacki* estén clasificados en la categoría de mayor actividad a diferencia de otras especies de *Aspidoscelis* que se clasifican en la categoría “Moviéndose Constantemente o Cruzando”, que es un forrajeo de tipo mixto. *Sceloporus gadoviae* y *Urosaurus bicarinatus* presentaron valores de Proporción de Tiempo de Desplazamiento inferiores a 0.1, lo cual es congruente con el modo de forrajeo de acecho. Sin embargo, los Desplazamientos por Minuto también mostraron valores superiores, colocándolos en la categoría mixta

“Rachas cortas”, lo cual indicaría que, aunque la mayor parte del tiempo no se desplacen, pueden estar alerta o llevando a cabo conductas relacionadas con la termorregulación. El promedio de la temperatura corporal de actividad reportada para *S. gadoviae* es de 35° C (Lemos-Espinal, et al., 1997a) y para *U. bicarinatus* es de 34.6°C (Lemos-Espinal, et al., 1997b), que en conjunto con los valores de Desplazamientos por Minuto podrían indicar que son termorreguladores activos y que los distintos ajustes de postura también pueden formar parte de la búsqueda visual de presas.

La distinción entre categorías de comportamiento influyó en los valores de Desplazamiento presentados en este trabajo, ya que la mayoría de las investigaciones categorizan las conductas en movimiento y pausas. Los Desplazamientos por Minuto para la muestra en conjunto de las cuatro especies mostró valores superiores a la literatura debido a la duración mínima establecida para cada conducta, lo cual también influyó para que las especies aquí estudiadas se clasificaran en las categorías con más Desplazamientos por Minuto. Esto podría describir mejor el estado de alerta al buscar alimento o la conducta de termorregulación siendo congruente nuevamente con las conductas de termorregulación de *S. gadoviae* que es considerado una especie de Frinosomátido con una temperatura corporal relativamente alta respecto a otros miembros del mismo género y que regula su temperatura de forma activa (Lemos-Espinal, et al., 1997b). La distancia recorrida por las lagartijas podría ser una variable a tomar en cuenta, ya que al incluirla se puede tener una idea más clara de la amplitud y la distancia entre los sitios de búsqueda de cada una de las lagartijas, considerando que el rango de búsqueda de los forrajeadores activos es más grande que el de los forrajeadores de acecho. Al igual que *A. communis* (Lara-Díaz, 2008), *A. parvisocius* y *A. sacki* presentaron un patrón de movimientos en los que se desplazaron en torno a un punto central ubicado por lo regular en el centro del parche de vegetación que estaban inspeccionando, lo cual les puede ayudar en la termorregulación, en la evasión de depredadores y en la disminución del costo energético que implica el desplazamiento.

Influencia de la Estacionalidad en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta

Los análisis de las categorías de conducta demostraron que, la estacionalidad no tiene un efecto en la mayoría de ellas respecto a las proporciones de tiempo. Al considerar la Proporción de Tiempo de cada Categoría de Conducta para las cuatro especies en conjunto, el tiempo dedicado al Desplazamiento, a las Conductas Estacionarias y a las Interacciones fueron similares entre la Estación de Secas y la Estación de Lluvias. Este efecto se ha documentado en varias especies en las que la estacionalidad no provoca cambios en el modo de forrajeo, pero si provoca un cambio en las conductas específicas como excavar, perseguir o rascar (Anderson, 1993; Campos-Reyes, 2008; Lara-Díaz, 2008), permitiendo la coexistencia con otras especies cercanamente relacionadas (Kolodiuk et al., 2009). En la categoría de Búsqueda y Captura se presentaron diferencias entre las cuatro especies durante ambas estaciones, indicando que entre la estación de Secas y de Lluvias hay diferencias en el tiempo de búsqueda de alimento, probablemente ocasionada por la distribución y abundancia de las presas, siendo esta última mayor durante la Estación de Lluvias. El aumento en la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura puede estar relacionada con la abundancia de cada tipo de presa entre Estaciones, ya que las predicciones de algunos modelos matemáticos han demostrado que la distribución y abundancia de presas en conjunto con el riesgo de depredación podrían inducir un cambio en el modo de forrajeo, pasando de un estado de menor a mayor movimiento cuando el gasto energético y riesgos son menores que la recompensa obtenida (Higginson & Ruxton, 2015). Guzmán-Torres (2021) demostró que *A. parvisocius*, *A. sacki*, *S. gadoviae* y *U. bicarinatus* consumen presas de acuerdo con su abundancia, esto puede permitirles incrementar el tiempo de Búsqueda y Captura durante la Estación de Lluvias y al mismo tiempo maximizar el número de presas consumidas por unidad de tiempo con la finalidad de generar reservas de energía para el periodo de hibernación y la Estación de Secas. La categoría Interacción no presentó diferencias entre estaciones, lo cual puede indicar que las conductas de defensa del territorio no dependen de la estacionalidad y que se llevan de forma constante entre estaciones.

Influencia de los Factores Ambientales en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta

Las conductas de Búsqueda y Captura fueron muy constantes, demostrando que los factores ambientales no influyen en esta categoría durante ambas Estaciones. En cambio, la especie con respecto a los factores ambientales demostró ser un factor muy importante, ya que ambas especies de *Aspidoscelis* dedican más tiempo a la búsqueda de alimento mediante conductas que implican movimiento de las extremidades respecto a los Frinosomátidos, que utilizan mayormente la vista. Debido a los criterios que se utilizaron para definir las conductas específicas de esta categoría, no es posible reflejar las conductas de Búsqueda de los Frinosomátidos, ya que los movimientos de la cabeza que pueden estar relacionados con la búsqueda visual, no fueron incluidos en esta categoría. Sin embargo, la categoría fue capaz de mostrar el contraste entre Teídos y Frinosomátidos de acuerdo con el modo de forrajeo que presentan. La Velocidad del Viento afectó de forma distinta a las lagartijas de este estudio. En el caso de *A. parvisocius* y *A. sacki*, su talla puede influir en la forma que responden al incremento de la velocidad del viento. Por un lado, la talla grande de *A. sacki* lo hace capaz de mantener de forma más estable su temperatura corporal de actividad permitiéndole mitigar el efecto del viento en los microhábitats más abiertos, mientras que *A. parvisocius*, al ser de talla mediana, se ve obligado a buscar presas en sitios de mejor cobertura vegetal y que al mismo tiempo le permitan resguardarse de las corrientes de viento para regular de forma activa su temperatura (Woolrich-Piña et al., 2011). Por otro lado, *S. gadoviae* debido a su talla y al tipo de microhábitats que selecciona puede incrementar su Proporción de Tiempo de Búsqueda hasta un grado de temperatura en el microhábitat, pudiendo utilizar las corrientes de aire para evitar un sobrecalentamiento, mientras que *U. bicarinatus* al ser arborícola, es capaz de cambiar la orientación de su cuerpo con respecto al viento y adoptar distintas posturas para que su sitio de percha funcione como una barrera y así evitar el efecto de la convección en su temperatura corporal y continuar activo (Obs. Personal). El mismo efecto de la Velocidad del Viento se pudo observar para la relación de la Proporción de Tiempo de Búsqueda y Captura con respecto a la Temperatura, pero con tendencias inversas, lo cual puede estar explicado por el tipo de microhábitat que

cada especie selecciona, mostrando que *A. parvisocius* al preferir los microhábitats con mayor cobertura vegetal, al ser un termorregulador altamente activo y al poseer una temperatura corporal de actividad mayor a la de ambos Frinosomátidos, es capaz de continuar buscando aun con temperaturas ambientales superiores a los 40°C. El aumento en la cobertura vegetal, la Hora de Grabación, la Velocidad del Viento y la Temperatura provocaron una disminución en la Proporción de Tiempo de Desplazamiento y un aumento en la Proporción de Tiempo de Conductas Estacionarias independientemente de la Estacionalidad y de la Especie. Esto puede estar mayormente asociado a la necesidad de termorregular, buscando o utilizando microhábitats donde sea menor el efecto de las condiciones ambientales. La categoría Interacción solo tuvo relación con la hora de grabación y la Estacionalidad ya que, en la Estación de Secas, al tener condiciones de temperatura mayores y fuertes ráfagas de viento por la tarde, estas conductas se vieron restringidas a los momentos del día cuando las condiciones ambientales fueron más favorables. De forma contraria, durante la Estación de Lluvias, al tener condiciones más favorables, esta tendencia desapareció.

Influencia de la Especie en las Proporciones de Tiempo de cada Categoría de Conducta

Las diferencias en las categorías de Búsqueda y Captura, Desplazamiento y Conductas Estacionarias se atribuyen a las especies. Esto se debe a los modos de forrajeo contrastantes entre Frinosomátidos y Teíidos. Las categorías Desplazamiento y Conductas Estacionarias, se comportaron de manera inversa, ya que, ambas especies de *Aspidoscelis* presentaron valores altos de Desplazamiento y bajos para las Conductas Estacionarias, mientras que ambos Frinosomátidos presentaron valores bajos de Desplazamiento y altos para las Conductas Estacionarias. La forma en la que se categorizó el Desplazamiento en este trabajo, reflejó adecuadamente la forma en que las lagartijas de las cuatro especies recorrieron distintos parches de vegetación para localizar presas. La categoría de Conductas Estacionarias presentó una gran variación debido a que no hace distinción entre ajustes de postura relacionados con la termorregulación, conductas de vigilancia o de algunos movimientos relacionados con la comodidad de la

lagartija. *S. gadoviae* y *U. bicarinatus*, invirtieron la mayor parte del tiempo en esta categoría, lo cual puede indicar, aunque no se desplacen, llevan a cabo movimientos con la cabeza y ajustes de postura relacionados con la búsqueda visual de presas, de la cual dependen en gran medida los forrajadores de acecho (Baeckens et al., 2017; Cooper, 1995). La categoría Interacción no presentó diferencias entre especies, ya que probablemente las conductas relacionadas con la reproducción no se llevan a cabo de forma simultánea al forrajeo, por lo tanto, hay una separación clara entre actividades. Esto es importante, ya que para las especies de acecho que comúnmente llevan a cabo un patrullaje y defensa de territorio, mientras no haya un intruso claro, estas actividades no consumen demasiado tiempo y probablemente energía, permitiéndoles defender su territorio que está principalmente influenciado por su sistema de apareamiento (Verwaijen & Van Damme, 2008a). *A. parvisocius* y *A. sacki*, al igual que el resto de los Teídeos, se caracterizan por no ser territoriales y solo durante la época de reproducción llevan a cabo la defensa secuencial de la pareja, por lo que en general el tiempo dedicado a las interacciones es bajo (Verwaijen & Van Damme, 2008a).

Cabe mencionar que, de las cuatro categorías de conducta definidas en este trabajo, tres de ellas se vieron fuertemente influenciadas por la especie, lo cual indica que la historia evolutiva del modo de forrajeo para el ensamble de estudio es el factor que tiene más peso al igual que en algunas especies de *Anolis* en las que las distintas ecoformas presentan valores de movimiento distintos independientemente de las características del microhábitat (Johnson, 2008).

Historia Evolutiva del Modo de Forrajeo

La filogenia de las familias presentas en este trabajo es congruente en su mayoría con la filogenia propuesta por Pyron y Wiens (2013). El forrajeo de acecho fue la primera estrategia de alimentación en surgir debido a que implica un gasto energético menor y no involucra una especialización para detectar señales químicas, por lo que se ha mantenido y es el más extendido en las lagartijas, entre ellas los Frinosomátidos. Por otra parte, el cambio al forrajeo activo, como el observado en la familia Teiidae, puede resultar de la especialización de los órganos olfativos permitiendo detectar presas ocultas (Vitt &

Pianka, 2005). La estacionalidad y los factores ambientales no tienen mayor influencia en el modo de forrajeo de las especies estudiadas, lo que sugiere que el forrajeo realizado por ellas obedece a un rasgo filogenético*como ocurre en *Pedioplanis namaquensis*, *P. undata* (Huey & Pianka, 1981; Cooper & Whiting, 1999), *Aspidoscelis tigris* (Anderson, 1993), *A. communis* (Lara-Díaz, 2008), y *A. lineattissimus* (Campos-Reyes, 2008). Los análisis demostraron que las Especies son el factor que explican mejor la variación en las proporciones de tiempo de cada categoría de conducta y la filogenia demuestra que el modo de forrajeo de las lagartijas analizadas es conservativo a nivel de familia, con algunas excepciones, las cuales pueden estar dadas por la fisiología que ha desarrollado cada especie, como lo es la detección de señales químicas mediante una lengua bífida (Cooper, 1995). La diferenciación entre modos de forrajero es congruente con el surgimiento de algunas características, como el tipo de locomoción (caminar y correr), el tipo de fibras musculares, la biomecánica asociada a cada técnica de forrajeo (McElroy et al., 2008), la divergencia entre la discriminación de presas de forma visual y la discriminación por señales químicas, las cuales se hipotetiza que ocurrieron en las etapas tempranas de divergencia entre Iguania y Scleroglossa (Vitt & Pianka, 2005) y que podrían estas asociadas a rasgos coadaptados con el modo de forrajeo (Cooper, 2007).

CONCLUSIONES

Las cuatro especies estudiadas en este trabajo presentaron un modo de forrajeo congruente con el forrajeo predominante en las familias Teiidae y Phrynosomatidae respectivamente. La estacionalidad no es un factor que por sí solo influya lo suficiente para alterar completamente el modo de forrajeo, pero si tiene cierto impacto en el tiempo dedicado a cada tipo de conducta. Por otro lado, los factores ambientales si tienen un cierto grado de relación con las conductas de forrajeo de cada especie, pero su impacto está muy relacionado con la fisiología de cada especie. Las diferencias observadas en los aspectos del modo de forrajeo y la historia evolutiva de las lagartijas aquí estudiadas se atribuyen principalmente a las especies.

Aún se necesita más información de la relación existente entre la ecología térmica y el modo de forrajeo de cada especie. Es necesario implementar una metodología común a las distintas especies para poder realizar comparaciones y al mismo tiempo integrar la historia evolutiva de cada especie. Contar con una escala común a todos los trabajos de investigación permitirá reestablecer los límites existentes en los modos de forrajeo propuestos y así mejorar la exactitud de los índices de conducta propuestos hasta el momento.

REFERENCIAS

- Anderson, R. A. (1993). An analysis of foraging in the lizard, *Cnemidophorus tigris*. En Wright, J. W y L. J. Vitt., Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*), 83-116. Oklahoma Museum of natural History and The University of Oklahoma. <https://www.researchgate.net/publication/294091180>
- Baeckens, S., Van Damme, R., & Cooper, W. E. Jr. (2017). How phylogeny and foraging ecology drive the level of chemosensory exploration in lizards and snakes. *Journal of Evolutionary Biology*, 30(3), 627–640. <https://doi.org/10.1111/jeb.13032>
- Barley, A. J., Nieto-Montes de Oca, A., Reeder, T. W., Manríquez-Morán, N. L., Arenas Monroy, J. C., Hernández-Gallegos, O., & Thomson, R. C. (2019). Complex patterns of hybridization and introgression across evolutionary timescales in Mexican whiptail lizards (*Aspidoscelis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 132, 284–295. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.12.016>
- Belliure, J., Carrascal, L. M. & Díaz, J. A. (1996.). Covariation of termal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology*, 77(4), 1163-1 173
- Butler, M. A. (2005). Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: a challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm? *Biological Journal of the Linnean Society. Linnean Society of London*, 84(4), 797–808. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00465.x>
- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M. G. (2010). Anfibios y reptiles del valle de Tehuacán- Cuicatlán. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A. C. y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Campos-Reyes, F. E. (2008). Caracterización de la estrategia de forrajeo de *Aspidoscelis lineattisima* (Sauria: Teiidae) y el efecto de la Estacionalidad en la misma dentro del Bosque Tropical Caducifolio, en la Región de Chamela, Jalisco [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cooper, W. E. Jr. (1995). Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour*, 50(4), 973–985. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80098-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80098-0)

- Cooper, W. E. Jr. (2005). The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. *Journal of Zoology (London, England: 1987)*, 267(2), 179–190. <https://doi.org/10.1017/s0952836905007375>
- Cooper, W. E., Jr. (2007). Foraging modes as suites of coadapted movement traits. *Journal of Zoology (London, England: 1987)*, 272(1), 45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00236.x>
- Cooper, W. E. Jr., Castañeda, G., García-De la Peña, C., Wilson, B., Caldwell, J.P. & Vitt, L. J. (2016). Foraging modes of some Jamaican, Costa Rican, and Mexican lizards. *Herpetology Notes*, 6, 591-597.
- Cooper, W. E. Jr., & Fox, S. F. (2001). Foraging modes of some American lizards: Relationships among measurement variables and discreteness of modes. *Herpetologica*, 57(1), 65-76.
- Cooper, W. E. Jr, Pérez-Mellado, V., & Hawlena, D. (2014). Foraging by the omnivorous lizard *Podarcis lilfordi*: Effects of nectivory in an ancestrally insectivorous active forager. *Journal of Herpetology*, 48(2), 203–209. <https://doi.org/10.1670/11-321>
- Cooper, W. E., Jr, Vitt, L. J., Caldwell, J. P., & Fox, S. F. (2001). Foraging modes of some American lizards: Relationships among measurement variables and discreteness of modes. *Herpetologica*, 57(1), 65–76.
- Cooper, W. E. Jr, Vitt, L. J., Caldwell, J. P., & Fox, S. F. (2005). Relationships among foraging variables, phylogeny, and foraging modes, with new data for nine north American lizard species. *Herpetologica*, 61(3), 250–259. <https://doi.org/10.1655/04-82.1>
- Cooper, W. E., Jr., & Whiting, M. J. (1999). Foraging modes in lacertid lizards from southern Africa. *Amphibia-reptilia: publication of the Societas Europaea Herpetologica*, 20(3), 299–311. <https://doi.org/10.1163/156853899507086>
- Cooper, W. E. Jr, Whiting, M. J., & Van Wyk, J. H. (1997). Foraging modes of cordyliform lizards. *South African Journal of Zoology*, 32(1), 9–13. <https://doi.org/10.1080/02541858.1997.11448420>
- Cooper, W. E., Jr, Whiting, M. J., Van Wyk, J. H., & Mouton, P. le F. N. (1999). Movement- and attack-based indices of foraging mode and ambush foraging in some gekkonid and agamine lizards from southern Africa. *Amphibia-*, 20, 391–399.

- Crawley, M. J. (2013). *The R Book: Crawley/the R book* (2nd ed.). Wiley-Blackwell.
- Donihue, C. M. (2016). Aegean wall lizards switch foraging modes, diet, and morphology in a human-built environment. *Ecology and Evolution*, 6(20), 7433–7442. <https://doi.org/10.1002/ece3.2501>
- Eifler, D. A., & Eifler, M. A. (1999). The influence of prey distribution on the foraging strategy of the lizard *Oligosoma grande* (Reptilia: Scincidae). *Behavioral ecology and sociobiology*, 45(6), 397–402. <https://doi.org/10.1007/s002650050576>
- FigTree Project (2018). Ed.ac.uk. Recuperado el 14 de junio de 2023, de <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Forinash, K., Vieyra, C., Vieyra, R., Price, D., Xu, B., Chevrier, J., Gonzalez, M. A., Marti, A., Monteiro, M., Pendrill, A.-M., Pezzi, G., Richter, J.-L. & Stari, C. (2022). Physics Toolbox Suite Version 2022.
- Greeff, J. M., & Whiting, M. J. (1999). Use of heterospecific cues by the lizard *Platysaurus broadleyi* for food location. *Behav Ecol Sociobiol*, 45, 420–423.
- Greeff, J. M., & Whiting, M. J. (2000). Foraging Mode Plasticity in the lizard *Platysaurus broadleyi*. *Herpetologica*, 56(3), 402–407.
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de forrajeo. En, W. Ardila, W., López, A. M., Pérez, R. y Quiñones, F. (Eds.), *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*. 359–381.
- Guzmán-Torres (2021). Ecología trófica de un ensamble de lagartijas en un bosque tropical caducifolio al noroeste de Oaxaca [Tesis de licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Halperin, T., Kalyuzhny, M., & Hawlena, D. (2018). How to use (and not to use) movement-based indices for quantifying foraging behaviour. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 1088–1096. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12943>
- Herrel, A., Van Damme, R., Vanhooydonck, B., & Vree, F. D. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4), 662–670. <https://doi.org/10.1139/z01-031>
- Higginson, A. D., & Ruxton, G. D. (2015). Foraging mode switching: the importance of prey distribution and foraging currency. *Animal Behaviour*, 105, 121–137. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.014>

- Huey, B. Y. R. B., Bennett, A. F., & Nagy, H. J.-A. & K. (1984). Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari Lacertid Lizards. *Animal Behaviour*, 32, 41–50.
- Huey, R. B., & Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62(4), 991–999. <https://doi.org/10.2307/1936998>
- INEGI. 1993. Cuaderno estadístico municipal de San Juan Bautista Cuicatlán, Oaxaca
- Johnson, M. A., Leal, M., Rodríguez Schettino, L., Lara, A. C., Revell, L. J., & Losos, J. B. (2008). A phylogenetic perspective on foraging mode evolution and habitat use in West Indian Anolis lizards. *Animal Behaviour*, 75(2), 555–563. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.012>
- Kalyuzhny, M., Haran, T., & Hawlena, D. (2019). Observation resolution critically influences movement-based foraging indices. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50017-2>
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B., & Freire, E. M. X. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba, Brazil)*, 26(3), 581–585. <https://doi.org/10.1590/s1984-46702009000300026>
- Lara-Díaz, N. E. (2008). Estacionalidad y estrategias de forrajeo de *Aspidoscelis communis* (Sauria: Teiidae) en el Bosque Tropical Caducifolio de la Región de Chamela, Jalisco [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Ballinger, A. R. E. (1997a). Thermal ecology of the lizard, *Sceloporus gadoviae*, in an arid tropical scrub forest. *Journal of Arid Environments*, 35(2), 311–319. <https://doi.org/10.1006/jare.1995.0150>
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Ballinger, A. R. E. (1997b). Temperatura relationships of the tropical tree lizard (*Urosaurus bicarinatus*) from the Canon del Zopilote, Guerrero, Mexico. *The Herpetological Journal*, 7, 26–27.
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American naturalist*, 100(916), 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>

- Mcbrayer, L. D. (2004). The relationship between skull morphology, biting performance and foraging mode in Kalahari lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(3), 403–416. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2003.00106.x>
- McBrayer, L. D., Miles, D. B., & Reilly, S. M. (2007). The evolution of the foraging mode paradigm in lizard ecology. En S. M. Reilly, L. B. McBrayer, & D. B. Miles (Eds.), *Lizard Ecology*, 508–521. Cambridge University Press.
- McElroy, E. J., Hickey, K. L., & Reilly, S. M. (2008). The correlated evolution of biomechanics, gait and foraging mode in lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 211(7), 1029–1040. <https://doi.org/10.1242/jeb.015503>
- McLaughlin, R. L. (1989). Search modes of birds and lizards: Evidence for alternative movement patterns. *The American naturalist*, 133(5), 654–670. <https://doi.org/10.1086/284943>
- Melgarejo-Vélez, E. Y. (2006). Ecología térmica de *Aspidoscelis parvisocia* (Lacertilia: Teiidae), en Santiago Quiotepec, Oaxaca [Tesis de Licenciatura]. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010) Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), New Orleans, LA, 1-8.
- National Center for Biotechnology Information (2023). National Library of Medicine (US), Nucleotide [Internet]. Bethesda (MD) [cited 2023 jun 08]. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/>
- Pérez-Cembranos, A., Pérez-Mellado, V., & Cooper, W. E. (2013). Predation risk and opportunity cost of fleeing while foraging on plants influence escape decisions of an insular lizard. *Ethology: Formerly Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 119(6), 522–530. <https://doi.org/10.1111/eth.12092>
- Perry, G., & Pianka, E. R. (1997). Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(9), 360–364. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(97\)01097-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(97)01097-5)
- PhyDE® - Phylogenetic Data Editor. (2010). Recuperado el 08 de junio de 2023, de <http://www.phyde.de/download.html>

- Pianka, E. R. (1966). Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 47(6), 1055–1059. <https://doi.org/10.2307/1935656>
- Pietruszka, R. D. (1986). Search tactics of desert lizards: how polarized are they? *Animal Behaviour*, 34(6), 1742–1758. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(86\)80261-5](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(86)80261-5)
- Pyron, R., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 93. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Robert Edgar (2022). Drive5.com. Recuperado el 06 de julio de 2022, de <https://drive5.com/about.html>
- Rodríguez-Ruiz, G., Recio, P., López, P., & Martín, J. (2021). Foraging decisions of rock lizards may be dependent both on current rival assessment and dear enemy recognition. *Behavioural Processes*, 192(104494), 104494. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104494>
- Saldaña-Rivermar, T., Gutiérrez- Mayen, M. G., y Eliosa-León, H. R. (2016). Nicho Trófico de una población de *Aspidoscelis parvisocius* (Squamata: Teiidae) en Santiago Quiotepec, Oaxaca. 25-27. En: Gutiérrez- Mayén, M. G., Ramírez -Bautista, A. & Pineda-Arredondo, (Eds.). Ecología y conservación de anfibios y reptiles de México. Sociedad Herpetológica Mexicana A. C., y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Scales, J. A., King, A. A., & Butler, M. A. (2009). Running for your life or running for your dinner: what drives fiber-type evolution in lizard locomotor muscles? *The American Naturalist*, 173(5), 543–553. <https://doi.org/10.1086/597613>
- Verwajen, D., & Van Damme, R. (2007a). Does foraging mode mould morphology in lacertid lizards? *Journal of Evolutionary Biology*, 20(5), 1950–1961. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01367.x>
- Verwajen, D., & Van Damme, R. (2007b). Correlated evolution of thermal characteristics and foraging strategy in lacertid lizards. *Journal of Thermal Biology*, 32(7–8), 388–395. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.05.005>

- Verwaijen, Dave, & Van Damme, R. (2008a). Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology (Jena, Germany)*, 111(1), 37–47. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.04.001>
- Verwaijen, Dave, & Van Damme, R. (2008b). Foraging mode and its flexibility in lacertid lizards from Europe. *Journal of Herpetology*, 42(1), 124–133. <https://doi.org/10.1670/07-136r1.1>
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (4th Ed.). Academic Press.
- Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(22), 7877–7881. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501104102>
- Walls, G. Y. (1981). Feeding Ecology of the Tuatara (*Sphenodon punctatus*) on Stephens Island, Cook Strait. *New Zealand Journal of Ecology*, 4, 89–97.
- Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R., & Lemos-Espinal, J. A. (2011). Body temperatures of two species of *Aspidoscelis* from Zapotitlán Salinas. *Herpetology Notes*, 4, 387–390.

ANEXO 1

Conductas específicas y su recategorización para analizarlas.

#	CLAVE	DESCRIPCIÓN	CATEGORÍA
1	BU	Buscar, movimientos en los que la lagartija inclinó la cabeza o se introdujo total o parcialmente entre hojarasca, huecos o debajo de piedras y plantas.	Búsqueda y Captura
2	CP	Cambio de Postura, movimientos que ocasionaron una rotación total o parcial del cuerpo pero sin desplazamiento.	Conductas Estacionarias
3	CPS	Cambio de Postura Social, cambio de postura en presencia de una pareja potencial.	
4	CPT	Cambio de Postura Territorial, cambio de postura mientras se tuvo el cuerpo hinchado o se realizaron despliegues.	Interacción
5	DC	Descender, desplazamiento realizado por los Teiidos cuando bajaron de una planta a la que se treparon.	Desplazamiento
6	DE	Desplazamiento, incluye pequeños pasos siempre que la lagartija avanzó usando al menos tres extremidades.	Desplazamiento
7	DEP	Desplazamiento mientras la lagartija sujetó alguna presa.	Búsqueda y Captura
8	DES	Desplazamiento Social, desplazamiento en presencia de una pareja potencial.	Interacción
9	DET	Desplazamiento Territorial, desplazamiento mientras se hinchó el cuerpo o se realizaron despliegues.	Interacción
10	DPU	Desplazamiento y Levantar, movimiento en el que la lagartija se desplazó y justo al final tomó algo no visible del sustrato.	Desplazamiento
11	DS	Desplante, flexionamiento de las extremidades para defender el territorio.	Interacción
12	ET	Empujar Tierra, movimiento con las patas para retirar tierra suelta.	Búsqueda y Captura
13	FR	Frotarse, desplazamiento en el que las extremidades posteriores no se movieron y la lagartija usó únicamente las extremidades anteriores dando varias vueltas de 180°.	Interacción
14	LA	Lanzar una Presa, movimiento en el que la lagartija intencionalmente arrojó una presa para recuperarla después.	Búsqueda y Captura
15	LI	Liberar (subyugar), movimiento en el que la lagartija abrió la boca y soltó su presa para recuperarla después.	Búsqueda y Captura
16	MA	Manejo, movimiento realizado con la mandíbula para consumir una presa.	Búsqueda y Captura
17	NV	No Visible, periodos de tiempo en los que no fue posible observar a la lagartija.	No registrado
18	PE	Perseguir, desplazamiento rápido en el que la lagartija corrió intentando atrapar una presa que estaba escapando.	Búsqueda y Captura
19	PU	Atrapar, movimiento realizado por la lagartija para capturar una presa.	Búsqueda y Captura
20	RA	Rascar, movimiento realizado con las extremidades para cavar.	Búsqueda y Captura
21	RE	Reposo Estacionario, intervalos de tiempo en los que la lagartija aparentemente no realizó ninguna acción pero donde pudo adoptar distintas posturas.	Conductas Estacionarias
22	RES	Reposo Social, intervalos de reposo en presencia de una pareja potencial.	
23	RET	Reposo Territorial, intervalos de reposo en presencia de un individuo que ocasionó movimientos territoriales.	Interacción
24	SA	Saltar, movimiento para desplazarse entre superficies discontinuas.	Desplazamiento
25	SC	Sacudir, movimiento brusco para intentar someter y consumir una presa relativamente grande o difícil de manipular.	Búsqueda y Captura
26	SU	Sujetar, situación en la que la lagartija sostuvo entre sus mandíbulas a una presa.	Búsqueda y Captura
27	TR	Trepar, movimiento realizado por los Teiidos en los que la lagartija se trepó a una planta.	Desplazamiento
28	ZA	Zarpazo, movimiento realizado con las extremidades anteriores para el manejo de una presa.	Búsqueda y Captura

ANEXO 2

Constancia de participación oral libre en la XVI Reunión Nacional de Herpetología



**La Sociedad Herpetológica Mexicana y la Universidad
Autónoma de Baja California otorgan la presente**

CONSTANCIA

a:

**Tlahuice Méndez Ernesto, Gutiérrez Mayén María
Guadalupe, García Chávez Juan Héctor y Eliosa León
Héctor Rafael**

Por su participación con la presentación oral

**ANÁLISIS DEL MODO DE FORRAJE DE UN
ENSAMBLE DE LAGARTIJAS EN UN BOSQUE
TROPICAL CADUCIFOLIO AL NOROESTE DE
OAXACA**

Presentado en la XVI Reunión Nacional de Herpetología,
celebrada del 16-20 de Enero del 2023, en la ciudad de
Ensenada, Baja California

**Dr. Alberto Leopoldo Morán y Solares
Director de la Facultad de Ciencias**

**Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza
Presidente de la SHM A.C.**