



Universidad Autónoma del Estado de México

Facultad de Ciencias

**Dieta de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata:
Phrynosomatidae) en una población del Estado de
México**

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I Ó L O G O

Presenta:

Ulises Rojas Hernández

Director de Tesis:

Dr. Oswaldo Hernández Gallegos

Toluca, Estado de México, octubre 2018



AGRADECIMIENTOS

A mis padres y a la vida por permitirme llegar hasta este punto, por ser un ejemplo de que cuando se quiere se lucha por ello, por ser la base y fortaleza ante cada adversidad, por el esfuerzo hecho apoyando cada una de mis metas, por estar continuamente apoyando cada uno de mis sueños, por los consejos dados durante cada etapa escolar y la ayuda otorgada ante cada problema sucedido, por cada regaño y cada “¡Ay Ulises!”.

A mi hermana por ser ejemplo a seguir, porque sé que con esfuerzo algún día seré tan grande como ellos lo ha demostrado ser; a mi cuñado por casi no decir nada ante las situaciones pero las piensa y te lo hace saber con el silencio, por estar detrás de mi hermana y ser también un ejemplo de lo que quiero obtener por el esfuerzo que llegue a hacer durante toda mi vida.

A mi familia en general porque tal vez por situaciones pasadas no pensaron que existiría este momento y sin embargo aquí estoy.

A quien ha sido tan especial por tanto tiempo con altas y bajas, por cada pelea, por su amor, por el apoyo que me dio durante casi toda la carrera, por los “Mi Uli”, por los “Tú puedes, mi Uli”, por ayudarme a estudiar en materias difíciles, y seguir aquí.

A mis amigos, el Gera, la Quet, el Hugo e incontables amigos, por cada fiesta, cada discusión y el apoyo que me han brindado, por el cariño que me han dado y las prácticas de campo vividas, por los viajes, las risas y los enojos, las pláticas largas y las noches de desvelo.

A mis profesores que transmitieron tanto de su conocimiento a lo largo de mi carrera, conocimiento que me ha permitido llegar hasta este punto.

Al Dr. Oswaldo, por las salidas a campo, por esas comidas en medio de la práctica lagartijeando, sobre todo por la primer salida académica a Los Tuxtles donde me enamoré por completo de la vida y estudio de esta, por su apoyo y el reforzamiento de las ideas, por los congresos que me han enseñado bastante, por cada vivencia.

A los revisores el Dr. Felipe y la Dra. Gisela por su tiempo y los valiosos comentarios y observaciones que hicieron de este un mejor trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio de Herpetología, por su apoyo continuo para poder realizar mi trabajo de tesis, por las risas en el laboratorio, por sus consejos.

INDICE

RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN.....	8
ANTECEDENTES	10
OBJETIVOS	13
MATERIAL Y MÉTODOS.....	14
RESULTADOS.....	20
DISCUSIÓN.....	28
CONCLUSIONES.....	39
REFERENCIAS	40

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la población de <i>Phrynosoma orbiculare</i> dentro del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México.....	14
Figura 2. Temperatura y precipitación estacional (2011-2015). La línea indica el promedio de la temperatura y las barras indican la precipitación acumulada (CONAGUA, 2017). 15	
Figura 3. Abundancia relativa de las tres categorías de presa más importantes en la dieta de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México	20
Figura 4. Abundancia relativa estacional respecto a las tres categorías de presa más importantes en la dieta de <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. P: Abundancia relativa en primavera, V: Abundancia relativa en verano, O: Abundancia relativa en Otoño	26
Figura 5. Variación individual en el volumen absoluto de Hymenoptera consumido por <i>Phrynosoma orbiculare</i> del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. Se utiliza el mismo símbolo para un solo individuo. Estaciones 1= Primavera, 2= Verano, 3= Otoño	27
Figura 6. Ciclo reproductor de <i>Phrynosoma orbiculare</i> . Modificada de Hodges (2002).	35

INDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Composición de la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo de la presa, AR: Abundancia relativa de la presa, IP: Incidencia de presa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's. En negritas se resaltan los valores más altos obtenidos, en rojo los valores para la muda que, aunque no es una presa, presenta un VR y VI similar a las categorías de presa más representativas. 21
- Cuadro 2. Categorías de presa de la dieta para machos y hembras de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo, AR: Abundancia relativa, IP: Incidencia de presa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's para cada sexo, Ojk: Índice de similitud de Pianka. En negritas se resaltan los valores más altos obtenidos; en rojo los valores para la muda en machos que, aunque no es una presa, presenta un VR mayor a Hymenoptera y VI similar a las categorías de presa más representativas. 22-23
- Cuadro 3. Variación estacional en la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo, AR: Abundancia relativa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's por temporada. Los valores en negritas señalan aquellas categorías de presa que sobresalen en cuanto a VR, AR y VI en las diferentes temporadas; en rojo se señala el valor de la muda que aunque no es una presa tiene mayor VR y VI por encima de las categorías de presa más importantes en primavera. 24-25

RESUMEN

La dieta es un elemento primordial en la vida diaria de los organismos, ya que gracias a ésta obtienen la energía necesaria que les permita sobrevivir y reproducirse. En reptiles, la dieta se ha determinado mediante diversos métodos, entre ellos: la extracción estomacal; sin embargo, también se han utilizado heces fecales, lavado estomacal, isotopos estables o mediante observación directa. De acuerdo a diversos estudios, se ha registrado que la dieta de las lagartijas del género *Phrynosoma* está compuesta principalmente de hormigas (i. e., mirmecofagia), aunque coleópteros y ortópteros también han sido encontrados frecuentemente. La evidencia disponible indica que el grado de mirmecofagia varía intra e interespecíficamente. En este estudio se observó la composición alimentaria (incluyendo el grado de mirmecofagia) y su variación individual, sexual y estacional de *Phrynosoma orbiculare* en una población del Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), en Toluca, Estado de México. Se capturaron individuos adultos a los que se les aplicó la técnica de lavado estomacal. Las presas se determinaron al nivel taxonómico más bajo, se contó cada presa, se tomó su largo y ancho y se calculó su volumen con la fórmula de un elipsoide. Para cada categoría de presa se calcularon los siguientes parámetros: (1) volumen relativo, (2) abundancia relativa, (3) incidencia de presa, y (4) valor de importancia. Adicionalmente, se calculó la amplitud del nicho trófico mediante el índice estandarizado de Levin's para la población, para cada sexo y en cada estación; el índice de similitud de Pianka se calculó entre sexos; se determinó la variación individual en el volumen consumido de himenópteros por estación y se realizó una regresión lineal para determinar si

existía una correlación entre la LHC y las medidas morfométricas de las presas consumidas. Se capturaron 68 individuos, sin embargo solo se utilizaron 62 (29 machos y 33 hembras). Los individuos se obtuvieron en tres estaciones climáticas: primavera (n = 16), verano (n = 39) y otoño (n = 7); debido a una actividad prácticamente nula, durante invierno no se capturaron individuos. Se registraron 13 categorías de presa; adicionalmente se registró en dos individuos el consumo de muda. Los resultados indicaron que *P. orbiculare* en el PESM es especialista, con un elevado grado (91.2%) de mirmecofagia (se registraron 1365 himenópteros de un total de 1494 presas). Aunque existen variaciones ligeras en la abundancia de himenópteros, coleópteros e isópodos, existe un alto solapamiento de nicho entre sexos. Existe variación en el grado de mirmecofagia entre estaciones, donde el mayor consumo se presentó en primavera y el menor en otoño. Individualmente el volumen consumido de himenópteros disminuye entre las estaciones o tiende a mantenerse. No se encontró relación de la LHC de los individuos con la morfometría de sus presas. *P. orbiculare* en el PESM presenta el mayor grado de mirmecofagia dentro del clado Tapaja y el segundo más elevado dentro del género *Phrynosoma*. Finalmente, se registra por vez primera el consumo de muda para el clado Tapaja.

INTRODUCCIÓN

El 15.9% de las especies de lagartijas que se encuentra en México pertenecen a la familia Phrynosomatidae, dentro de la cual se encuentra el género *Phrynosoma* (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014). Este género se identifica por poseer una serie de características surgidas como consecuencia de adaptaciones ocurridas a lo largo del tiempo (Sherbrooke, 2003). Cada una de estas características le confiere diversos beneficios. Tener un cuerpo en forma de disco y un patrón de coloración críptico los hace menos visibles ante los depredadores y capaces de calentarse con mayor facilidad, la forma puntiaguda de sus escamas y sus cuernos dificulta su depredación; así mismo, poseer un cuerpo ancho favorece su reproducción ya que en este se pueden almacenar mayor cantidad de huevos o crías, además de que permite que los organismos tengan un estómago más amplio (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003); sin embargo, las escamas dorsales en forma de espinas y las patas cortas dificulta su movimiento a través de pastos, haciéndolos susceptibles ante ciertos depredadores y afectando su capacidad de caza (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003).

Se han identificado 17 especies dentro del género, clasificadas en cuatro clados: Tapaja, Anota, Doliosaurus y Brevicauda, distribuidas a lo largo de Norte América hasta Centro América, desde Canadá hasta Guatemala (Lara-Reséndiz *et al.*, 2015; Leaché y Linkem, 2015). A pesar de su amplia distribución, la mayoría de las especies se encuentran en México (Sherbrooke, 2003).

Phrynosoma orbiculare se encuentra dentro del clado Tapaja, junto con *P. ditmarsii*, *P. douglasii* y *P. hernandesii*, caracterizados por ser vivíparos y tener

cuernos pequeños (Leaché y Linkem, 2015). Es una especie endémica que se encuentra distribuida desde el norte hasta la planicie central de México, entre los 1371 y 3370 msnm; habita principalmente bosques de pino-encino y matorral espinoso (Ramírez-Bautista *et al.*, 2009; Moreno-Barajas *et al.*, 2013). Dicha especie se encuentra amenazada según la NOM-059-SEMARNAT-2010 y es diferente a otras especies del género por poseer, en la parte posterior de la cabeza, una serie de 8 escamas con apariencia de cuernos, además de una serie de escamas heterogéneas dispuestas de manera dorso-lateral en el cuerpo; se le puede encontrar durante el día por lo cual es considerada una especie de hábitos diurnos (Sherbrooke, 2003; Ramírez-Bautista *et al.*, 2009).

ANTECEDENTES

Llevar a cabo estudios sobre la dieta de alguna especie es de importancia crucial, ya que permite entender diferentes aspectos referentes a la historia evolutiva, ecología, la historia de vida, las interacciones y el flujo de energía que existe dentro y entre los ecosistemas (Dodd, 2016). La dieta es un factor fundamental para los organismos, gracias a esta son capaces de llevar a cabo diferentes actividades, y es indispensable para que los organismos crezcan desde que nacen hasta que son adultos y además, cumple un rol importante en la reproducción, ya que aporta la energía que se requiere para el desarrollo de los gametos y crías; dicho de otro modo, la dieta permite a los organismos sobrevivir y reproducirse, con base en la cantidad y calidad del alimento (Sherbrooke, 2003; Muñoz-Manzano, 2010).

Existe una serie de factores bióticos y abióticos que determinan la capacidad de los organismos para obtener alimento, dentro de estos se pueden identificar: el tamaño corporal de los organismos, las capacidades sensitivas, el tiempo de forrajeo, las limitantes fisiológicas, la termorregulación, la disponibilidad del recurso, el tiempo de actividad y las características biomecánicas como lo son la forma de la mandíbula y la lengua; además, evolutivamente los organismos han desarrollado características que determinan la preferencia hacia algún tipo de presa (Vitt y Caldwell, 2014).

Se han llevado a cabo diversos estudios sobre la dieta de las especies que se encuentran dentro del género *Phrynosoma*, y han demostrado que estos presentan una dieta basada en el consumo de diversos artrópodos, destacando las

hormigas, los coleópteros y los ortópteros (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003).

A pesar de ello, las especies del género, presentan variaciones en cuanto al nivel de mirmecofagia (consumo de hormigas). Por ejemplo, Pianka y Parker (1975) registraron porcentajes de volumen de hormigas consumidas distintos para *Phrynosoma solare* y *P. asio*, siendo así para la primera un 88.8% de volumen y para la segunda un 31.1%. De igual manera, en México, Lemos-Espinal *et al* (2004) registraron en una población de *P. asio* que el volumen de hormigas consumido era del 72.07%.

La dieta de las especies que se encuentran en el clado Tapaja también ha sido analizada; Montanucci (1981) obtuvo la dieta de distintas poblaciones de *P. orbiculare* y *P. douglasii* donde registró que el 69.4% y 41.8% de los volúmenes estomacales, respectivamente, correspondían a hormigas. En otra población de *P. douglasii* el 71% de la dieta fueron hormigas (Lahti y Beck, 2008); mientras que para *P. hernandesi* el 41% y para *P. ditmarsii* el 11% fueron hormigas (Meyers *et al.*, 2018). A pesar de la elevada mirmecofagia en las especies del género *Phrynosoma*, no se conoce en la actualidad una que sea completamente consumidora de hormigas. Un caso particular es el de *Moloch horridus*, una especie de agamido de Australia, cuya dieta se basa al 100% en el consumo de hormigas, principalmente del género *Iridiomyrmex* y *Crematogaster* (Whiters y Dickman, 1995; Pianka *et al.*, 1998).

Debido a las características morfológicas que presentan las especies del clado Tapaja, son consideradas especies generalistas, es decir, se alimentan de

gran cantidad de organismos de diferentes taxa; esto por la capacidad de la mandíbula para triturar insectos de gran tamaño y con un exoesqueleto duro; a diferencia de aquellas especies cuya mandíbula no ejerce una fuerza suficiente para triturar, lo que las hace especialistas en el consumo de hormigas (Meyers *et al.*, 2018).

Los estudios sobre el análisis de la dieta en las distintas especies de *Phrynosoma* se han llevado a cabo mediante el análisis de heces fecales (Lahti y Beck, 2008; Hult, 2015), extracción estomacal (Pianka y Parker, 1975; Montanucci, 1981) y lavado estomacal (Powell y Russel, 1984). A pesar de los estudios que se han llevado a cabo con respecto a la dieta de las especies del género *Phrynosoma*, es de gran importancia resaltar que existen variaciones en el grado de mirmecofagia a nivel especie, dichas diferencias pueden ser debidas a la ubicación de las poblaciones analizadas. La población de *P. orbiculare* analizada para el presente trabajo se encuentra en un Parque Estatal que se caracteriza por poseer un área recreativa rodeada de bosque de pino-encino; dicho parque se encuentra delimitado por zona urbana. Debido a esto, a continuación, se dan a conocer los hábitos alimenticios de la especie en dicha área dada la cercanía de las actividades antropogénicas que pueden llegar a impactar el ambiente donde se encuentra la población.

OBJETIVOS

General

- Determinar la dieta en una población de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México.

Particulares

- Determinar el grado de mirmecofagia.
- Evaluar la variación individual, sexual y estacional de la dieta.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se llevaron a cabo muestreos en el Parque Estatal Sierra Morelos (PESM; 19°20' 00" a 19° 17' 47" y -99° 39' 00" a -99° 43' 25") ubicado en el municipio de Toluca, Estado de México (Figura 1).

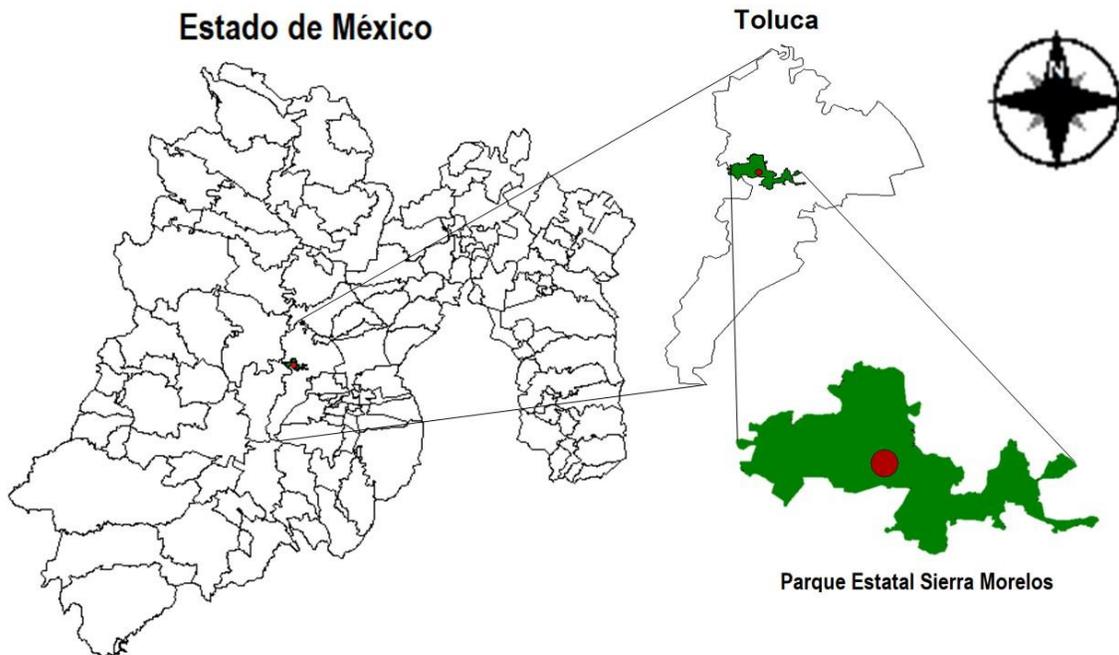


Figura 1. Ubicación de la población de *Phrynosoma orbiculare* dentro del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México.

Dicho parque contiene un área de 1,255 ha y se encuentra entre los 2,630 y 3,040 msnm. Posee un clima templado-húmedo en donde la temperatura del mes más frío oscila entre los 12° y 18°C y la del mes más cálido (mayo) se encuentra debajo de los 22°C; tiene largos veranos frescos y lluvias invernales menores a los 5 mm, además durante enero ocurre la temperatura más baja. El caudal del recurso hídrico es intermitente debido a la anualidad de las lluvias (600-800 mm) que

ocurren principalmente en verano (Figura 2; Gobierno del Estado de México, 2013; Gobierno del Estado de México, 2015).

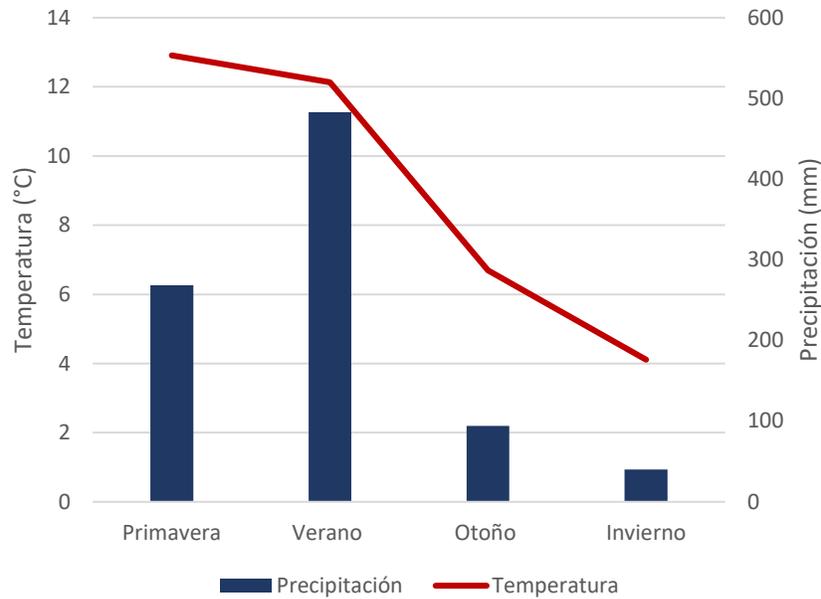


Figura 2. Temperatura y precipitación estacional (2011-2015). La línea indica el promedio de la temperatura y las barras indican la precipitación acumulada (CONAGUA, 2017).

El sitio se caracteriza por poseer bosques mixtos de pino-encino y encino, vegetación característica de la Faja Volcánica Transmexicana; además dentro de los bosques de encino existen matorrales caducifolios que se ven desfavorecidos por la incidencia de incendios, también se pueden encontrar plantas de la familia Asteraceae, Cactaceae y Agavaceae; la fauna conocida incluye mamíferos como el murciélago (*Mormoops megalophylla*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*); aves como la lechuza (*Tyto alba*) y el colibrí (*Selasphorus platycercus*); anfibios del género *Hyla* y reptiles como la víbora de cascabel (*Crotalus triseriatus*) y el escorpión *Barisia imbricata* (Gobierno del Estado de México, 2013; Gobierno del Estado de México, 2015). En el área comprendida dentro del parque se llevan a

cabo actividades pecuarias y agrícolas, así como de minería, servicios recreativos y zonas con asentamientos humanos, estas zonas comprenden alrededor del 49.29% del área total del parque, mientras que el área destinada para la conservación de recursos es del 44.92% cerca de 628.39 ha (Gobierno del Estado de México, 2015)

Datos

Se colectaron individuos que tuvieran características métricas de un adulto, es decir, su medida de LHC fuera >65 mm (Hernández-Navarrete, 2018). Los individuos se marcaron permanentemente por ectomización de falanges (Tinkle, 1967) y fueron sexados conforme a la presencia de escamas post-cloacales para los machos (Sherbrooke, 2003); adicionalmente, se tomó la LHC, LC y peso. Los individuos fueron capturados durante primavera (abril-junio), verano (julio-septiembre) y otoño (octubre-diciembre), entre los años 2016 y 2018, excepto en invierno (enero-marzo), donde existe una disminución significativa en la actividad de los individuos (Pérez-Arriaga *et al.*, 2016).

Los individuos capturados fueron transportados en costales de manta al laboratorio de Herpetología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma del Estado de México, donde se les aplicó la técnica del lavado estomacal (Legler, 1977). La técnica consistió en la introducción de un tubo de plástico o sonda alimenticia que tuviera un diámetro, largo y flexibilidad adecuada para evitar en un principio la obstrucción del esófago además que permitiera llegar al estómago a través del tracto digestivo y facilitando la introducción de agua bajo presión para provocar una regurgitación del contenido (Legler, 1977; Dodd, 2016).

Posteriormente, los individuos se mantuvieron bajo observación con agua y comida para constatar su buen estado de salud y regresarlos al sitio donde fueron capturados.

Cada una de las muestras estomacales obtenidas se fijó en alcohol al 70% en tubos de 2 ml, para posteriormente determinarlas a nivel más bajo posible con ayuda de claves y un microscopio estereoscópico. Las presas se contabilizaron y se registró su ancho y largo con el fin de aplicar una ecuación para obtener su volumen considerándolas de forma elíptica (Feria-Ortíz *et al.*, 2001):

$$V = \frac{4}{3} \pi \left(\frac{\text{longitud}}{2} \right) x \left(\frac{\text{ancho}}{2} \right)^2$$

Se determinó el valor de importancia (VI) para cada uno de los ítems identificados para la población, entre sexos y estacionalmente. El VI es la resultante de la sumatoria de los valores del volumen relativo de las presas (V'_{ij}), la abundancia relativa (N'_{ij}) y la incidencia de la presa (F'_{ij}) (Gadsden y Palacios-Orona, 2000; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010):

$$VI = V'_{ij} + N'_{ij} + F'_{ij}$$

Además, se obtuvo la amplitud de nicho trófico para la población, por sexo y estacionalmente, con base en la abundancia de las presas, mediante la aplicación del índice estandarizado (B') de Levin's (Krebs, 1999). Este índice indica qué tan especialista o generalista puede llegar a ser una especie según el valor obtenido;

valores cercanos a 0 indican que existe una o pocas categorías de presa preferidas mientras que los valores cercanos a 1 indican que la mayoría de las presas son consumidas en proporciones iguales, es decir no hay preferencia hacia una sola presa:

$$B' = \frac{\left(\frac{1}{\sum P_i^2}\right) - 1}{n - 1}$$

Donde:

Pi: Proporción por categoría de presa

n: Número total de categorías de presa

Se calculó el solapamiento de nicho entre sexos mediante el índice de similitud (*O_{jk}*) de Pianka (Krebs, 1999). El valor obtenido, al igual que el del índice estandarizado de Levin's, refleja valores que van de 0 a 1, donde los valores cercanos a 1 indican un alto grado de solapamiento entre los nichos:

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$$

Donde:

P_{ij} = Proporción de categoría de presa en el depredador j

P_{ik} = Proporción de categoría de presa en el depredador k

De manera individual se determinó la variación en el consumo de himenópteros según la temporada en que fueron capturados y recapturados; en caso de ser recapturados en una misma temporada se obtuvo un promedio del volumen absoluto. Se determinó la relación, mediante regresión lineal, del LHC de los individuos respecto al largo, ancho y volumen promedio de las presas consumidas.

RESULTADOS

Se capturaron un total de 68 individuos, de los cuales sólo se contemplaron 62 que incluyeron primavera (n = 16), verano (n = 39) y otoño (n = 7). Se utilizó un total de 29 machos y 33 hembras cuyo LHC fue 72.9 ± 12 mm y 80.1 ± 7 mm, respectivamente.

Análisis Poblacional

Se registraron 13 categorías de presa dentro de las cuales, el orden Hymenoptera resultó ser la categoría con mayor abundancia 91.2% (1365 de 1494 presas identificadas), observándose en el 98.4% de los estómagos analizados, seguido de Coleoptera (3.4%) e Isopoda (3.1%, ver Cuadro 1 y Figura 3). El resto de las categorías de presa (artrópodos) estuvieron por debajo del 1% (Cuadro 1). Así mismo se registró la aparición de mudas en sólo 2 de los 63 contenidos estomacales analizados.

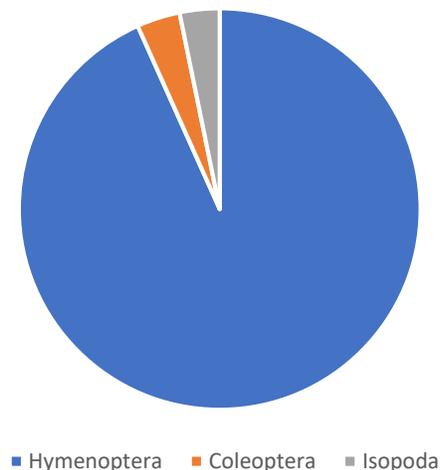


Figura 3. Abundancia relativa de las tres categorías de presa más importantes en la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México.

El índice de Levin's de acuerdo a la abundancia relativa de la presa (B'= 0.015) es relativamente cercano a cero, lo que indica que la población analizada es altamente especialista, con mayor enfoque al consumo de organismos dentro del orden Hymenoptera (hormigas, abejas y avispas).

Cuadro 1. Composición de la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo de la presa, AR: Abundancia relativa de la presa, IP: Incidencia de presa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's. En negritas se resaltan los valores más altos obtenidos, en rojo los valores para la muda que, aunque no es una presa, presenta un VR y VI similar a las categorías de presa más representativas.

	VR (%)	AR (%)	IP (%)	VI (%)
Hymenoptera	42.87	91.24	98.39	58.73
Coleoptera	13.34	3.41	46.77	12.25
Araneae	0.69	0.80	14.52	2.57
Acarii	0.003	0.07	1.61	0.25
Opiliones	0.05	0.07	1.61	0.27
Isopoda	9.39	3.14	41.94	10.16
Miriapoda	0.02	0.07	1.61	0.26
Dermaptera	0.07	0.07	1.61	0.27
Hemiptera	0.85	0.60	12.90	2.32
Diptera	0.07	0.07	1.61	0.27
Lepidoptera	0.39	0.13	3.23	0.64
Orthoptera	0.98	0.07	1.61	0.58
Muda	31.22	0.13	3.23	10.91
Sin Identificar	0.06	0.13	3.23	0.52
Total	100	100	-	100
B'	0.015			

Análisis entre Sexos

En los machos la abundancia de Hymenoptera fue ligeramente mayor (92.4%) que en las hembras (89.6%), a pesar de esto, la abundancia de este orden

en las hembras ocupa más volumen (50.9%) que en los machos (38.6%). Coleoptera ocupa de igual forma más volumen en las hembras (27.6%) que en los machos (5.8%), aunque la abundancia fue muy similar (H = 3.6%, M=3.3%). Al igual que los coleópteros, los isópodos ocupan mayor volumen en las hembras (13.4%) que en los machos (7.3%), aunque la abundancia es similar (3.5%, 2.9%; respectivamente) (Cuadro 2).

Se registró la incidencia de muda en los contenidos estomacales de los machos, cuyo volumen estuvo muy por encima de los himenópteros (47.72%), a pesar de esto la abundancia es apenas perceptible (0.23%), sin embargo modifica el valor de importancia para este ítem. Es apenas un poco más importante para las hembras consumir himenópteros (60.6%) que para los machos (57.0%), así como coleópteros (17.5% y 10.6%, respectivamente) (Cuadro 2). Los himenópteros se encontraron en el 100% de las muestras analizadas para las hembras, es decir, en 33 estómagos, mientras que el 96.6% de los estómagos de machos tenían esa misma categoría de presa.

Cuadro 2. Categorías de presa de la dieta para machos y hembras de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo, AR: Abundancia relativa, IP: Incidencia de presa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's para cada sexo, Ojk: Índice de similitud de Pianka. En negritas se resaltan los valores más altos obtenidos; en rojo los valores para la muda en machos que, aunque no es una presa, presenta un VR mayor a Hymenoptera y VI similar a las categorías de presa más representativas.

	Machos				Hembras			
	VR (%)	AR (%)	IP (%)	VI (%)	VR (%)	AR (%)	IP (%)	VI (%)
Hymenoptera	38.60	92.44	96.55	57.02	50.95	89.62	100.00	60.61
Coleoptera	5.80	3.26	55.17	10.64	27.61	3.62	51.52	17.49
Araneae	0.27	0.47	13.79	2.15	1.48	1.26	18.18	3.41

Acarii	0.004	0.12	3.45	0.52	0	0	0.00	0
Opiliones	0	0	0.00	0	0.15	0.16	3.03	0.52
Isopoda	7.28	2.91	48.28	10.06	13.40	3.46	36.36	10.62
Miriapoda	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.16	3.03	0.49
Dermaptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.16	3.03	0.53
Hemiptera	0.31	0.47	13.79	2.16	1.87	0.79	12.12	2.55
Diptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.16	3.03	0.53
Lepidoptera	0.02	0.12	3.45	0.52	1.09	0.16	3.03	0.83
Orthoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	2.84	0.16	3.03	1.42
Muda	47.72	0.23	6.90	16.94	0.00	0.00	0.00	0.00
Sin Identificar	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.31	6.06	0.99
Total	100.00	100.00	-	100.00	100.00	100.00	-	100.00
B'	0.013				0.019			
Ojk	0.9999							

El índice de Levin's para machos ($B' = 0.013$) y hembras ($B' = 0.019$) cercano a cero, indica que la dieta para ambos sexos según la abundancia de la presa es especialista hacia un tipo de presa, para este caso, los himenópteros. Los nichos resultaron indistinguibles según el índice de similitud de Pianka ($Ojk = 0.9999$), el valor cercano a uno indica que ambos sexos están consumiendo de igual manera cada categoría de presa.

Análisis Estacional

Debido a la elevada similitud entre sexos, las muestras se conjuntaron para realizar la comparación estacional. Durante la primavera fueron más abundantes los himenópteros (94.0%), respecto a verano (90.1%) y otoño (77.1%) (Cuadro 3; Figura 4). El descenso en la abundancia de una categoría de presa aumenta otras categorías de presa. En otoño es más abundante encontrar coleópteros en la dieta (4.8%); de igual manera el consumo de isópodos es creciente hacia otoño donde se registra mayor abundancia de esta presa (13.25%) (Cuadro 3; Figura 4).

A pesar de la alta abundancia de himenópteros en primavera, verano es la temporada en la cual este orden tiene mayor importancia en la dieta (64.4%), los coleópteros ocupan mayor volumen relativo (28.6%) y son de mayor importancia que los isópodos (17.7% y 10.2%, respectivamente). Otoño es la temporada donde los isópodos son más abundantes (13.3%) que los coleópteros (4.82%), el volumen relativo de coleópteros se ve reducido considerablemente (0.9%), incrementando el volumen de lepidópteros (5.8%) y ortópteros (15.1%) a pesar de tener una baja abundancia.

Cuadro 3. Variación estacional en la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. VR: Volumen relativo, AR: Abundancia relativa, VI: Valor de importancia, B': Índice estandarizado de Levin's por temporada. Los valores en negritas señalan aquellas categorías de presa que sobresalen en cuanto a VR, AR y VI en las diferentes temporadas; en rojo se señala el valor de la muda que aunque no es una presa tiene mayor VR y VI por encima de las categorías de presa más importantes en primavera.

	Primavera			Verano			Otoño		
	VR (%)	AR (%)	VI (%)	VR (%)	AR (%)	VI (%)	VR (%)	AR (%)	VI (%)
Hymenoptera	34.90	94.01	55.67	57.86	90.07	64.39	43.72	77.11	52.56
Coleoptera	6.63	2.51	10.19	28.63	4.17	17.68	0.87	4.82	7.16

Araneae	0.34	0.28	1.79	1.38	1.29	3.27	0.52	1.20	2.33
Acarii	0.00	0.00	0.00	0.01	0.14	0.45	0.00	0.00	0.00
Opiliones	0.09	0.14	0.87	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Isopoda	6.23	1.95	8.28	10.69	3.17	10.17	32.88	13.25	24.15
Miriapoda	0.00	0.00	0.00	0.05	0.14	0.46	0.00	0.00	0.00
Dermaptera	0.11	0.14	0.88	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Hemiptera	0.77	0.70	3.66	1.17	0.58	2.17	0.00	0.00	0.00
Diptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.04	1.20	2.50
Lepidoptera	0.00	0.00	0.00	0.04	0.14	0.46	5.84	1.20	4.10
Orthoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	15.14	1.20	7.20
Muda	50.93	0.28	18.66	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sin Identificar	0.00	0.00	0.00	0.17	0.29	0.95	0.00	0.00	0.00
Total	100.00								

El volumen relativo de las mudas encontradas en los contenidos estomacales analizados en primavera es superior (50.93%) a la categoría de presa con mayor abundancia durante la temporada (Hymenoptera, 94.01%), elevando así su valor de importancia (18.66%), sin embargo, la abundancia de la muda en los estómagos es apenas perceptible (0.28%).

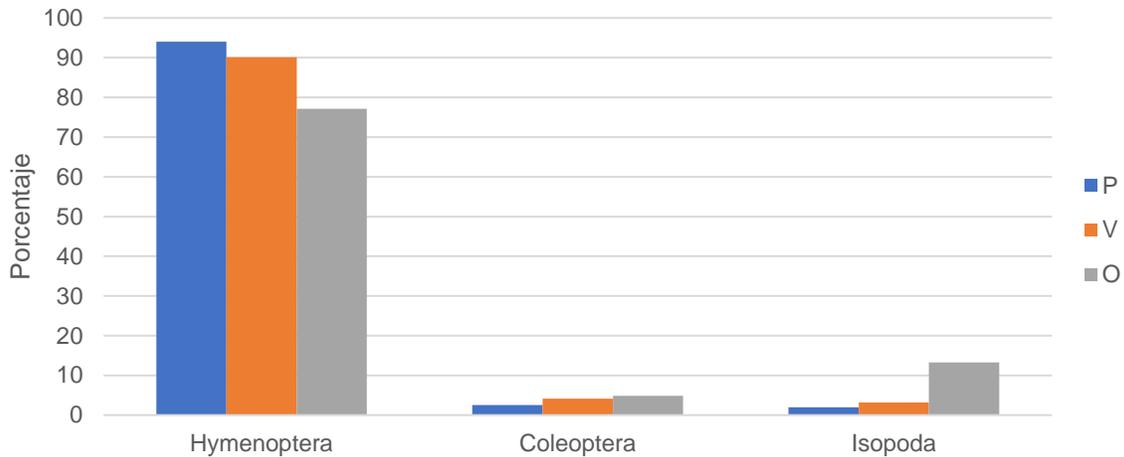


Figura 4. Abundancia relativa estacional respecto a las tres categorías de presa más importantes en la dieta de *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. P: Abundancia relativa en primavera, V: Abundancia relativa en verano, O: Abundancia relativa en Otoño.

El índice estandarizado de Levin's para cada temporada fue cercano a cero (primavera = 0.01, verano = 0.02, otoño = 0.05), por lo que a pesar de existir un aumento en el volumen de coleópteros, isópodos y ortópteros, los himenópteros siguen siendo de mayor prioridad en la dieta de *P. orbiculare*.

Variación Individual

Se obtuvieron un total de 13 individuos recapturados en las diferentes estaciones. De los cuales sólo 3 individuos tuvieron dos recapturas y los 10 restantes una recaptura. Algunos de estos fueron recapturados en la misma temporada. La tendencia de estos organismos en cuanto al volumen absoluto de himenópteros consistió en mantenerse en un volumen durante las estaciones e incluso disminuir el volumen consumido. Similar a lo registrado estacionalmente con respecto a la abundancia de himenópteros para la población (Cuadro 3). Los individuos cuyo volumen se encontró por encima de los 50 mm³ durante la primavera

tendieron a disminuir el volumen consumido hacia el verano (Figura 5). Algunos individuos tuvieron menos de 50 mm³ de himenópteros y se mantuvieron así durante las temporadas siguientes, e incluso si fueron recapturados durante la misma temporada (Figura 5).

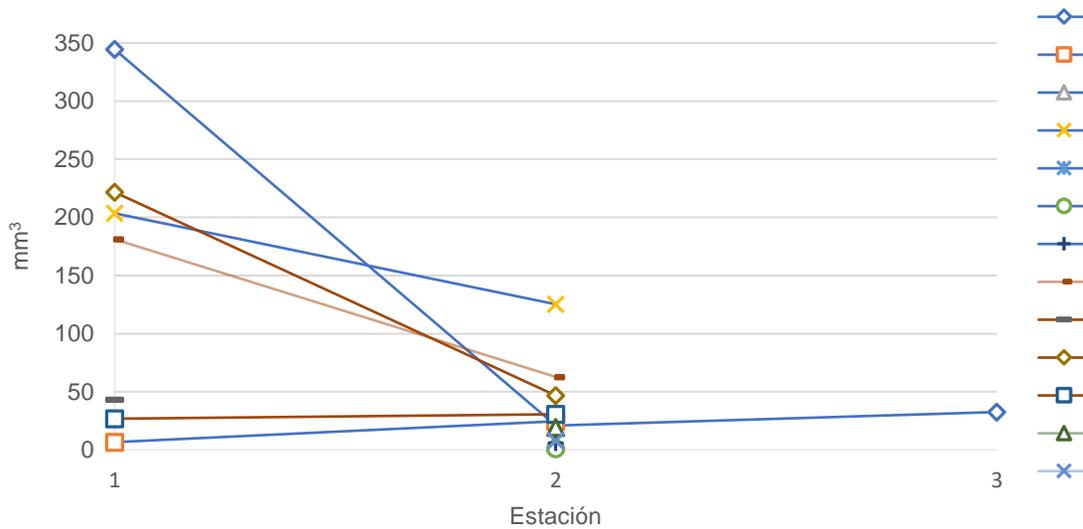


Figura 5. Variación individual en el volumen absoluto de Hymenoptera consumido por *Phrynosoma orbiculare* del Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. Se utiliza el mismo símbolo para un solo individuo. Estaciones 1= Primavera, 2= Verano, 3= Otoño.

Relación del Tamaño Individuo-Presa

El largo de las presas consumidas por los diferentes individuos es independiente de su LHC ($p = 0.96$). Una situación similar sucedió con el ancho de las presas ($p = 0.45$) y su volumen ($p = 0.15$), donde ambos son independientes de la LHC de los individuos.

DISCUSIÓN

Análisis Poblacional

Dentro del género *Phrynosoma* la dieta se basa principalmente en el consumo de hormigas, aunque algunas veces hay gran incidencia de coleópteros. A pesar de esto, entre las especies existe variación en el porcentaje de hormigas consumido (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003). Esta variación es evidente si se compara el porcentaje en abundancia y volumen consumido por *P. orbiculare* del PESH con las especies dentro del clado Tapaja e incluso con estudios en la misma especie pero en diferentes poblaciones. Pianka y Parker (1975) registraron un 67.5% de hormigas consumidas por *P. orbiculare*, mientras que Montanucci (1981), analizando la dieta de distintas poblaciones de *P. orbiculare* ubicadas al noroeste de nuestro país, registró 69.4% en el volumen de hormigas consumido. La población del PESH presentó mayor abundancia en el consumo de himenópteros (91.2%; principalmente hormigas) que la registrada por Pianka y Parker (1975); a pesar de esto, el volumen de hormigas consumido por *P. orbiculare* en el PESH resultó ser menor (38.6%) que el registrado por Montanucci (1981). El volumen consumido de hormigas de la población del PESH es menor que el registrado por Montanucci (1981) para *P. douglasii* (41.8%); sin embargo, la abundancia es mayor a la registrada por Lahti y Beck (2008) donde el 71% de la dieta de *P. douglasii* está compuesta de hormigas.

La abundancia de himenópteros consumidos por *P. orbiculare* del PESH (91.2%) es la mayor registrada dentro del clado Tapaja (*P. hernandesi* y *P. ditmarsii*), donde menos del 42% de la abundancia de presas fueron hormigas; también es la

segunda más alta dentro del género *Phrynosoma*: *P. solare* (89%) y *P. mcalli* (97%) (Pianka y Parker, 1975; Meyers *et al.*, 2018).

Según Meyers *et al.* (2018) las especies que se encuentran dentro del clado Tapaja tienden a ser generalistas, ya que la morfología de la mandíbula les permite triturar presas con una morfología más rígida; sin embargo, el índice de Levin's cercano a cero representa que la población del PESM de *P. orbiculare* tiende a ser especialista hacia una categoría de presa, en este caso los himenópteros, sin sostener así la idea de Meyers *et al.* (2018); la especialización en el consumo de hormigas también se ha atribuido a la capacidad aprensiva de la lengua, la forma dental y modificaciones en el tracto faríngeo (Ramakrishnan *et al.*, 2018).

Alimentarse preferentemente de hormigas puede resultar contraproducente para la dieta en una especie, dado que estas contienen algunas toxinas que implican una mayor acción metabólica para poder ser procesadas, sin embargo también se ahorra energía que se puede gastar al buscar otro tipo de presas; a pesar de esto, existen algunas especies de anuros que incorporan las toxinas de sus presas en sus mecanismos de defensa (Norval *et al.*, 2014) Vitt y Caldwell, 2014). En el género *Phrynosoma* dicha especialización puede denotar la eficacia del tipo de forrajeo que posee, debido a que se mantienen cerca o sobre el hormiguero hasta que la cantidad de hormigas disponibles disminuye o hasta que el organismo se encuentra saciado, además de que involucra consumir mayor cantidad de presas con menos esfuerzo lo que permite que cumpla con otras demandas metabólicas como mantener la energía para producir huevos más grandes o en mayor cantidad y tener

la energía necesaria para sobrevivir durante el invierno (Munger, 1984; Ramakrishnan *et al.*, 2018).

Respecto a los coleópteros, su abundancia (3.41%) resultó menor a la registrada para *P. douglasii* (11%-29.15%), e incluso más baja que la registrada para otra población de *P. orbiculare* (13.62%; Montanucci, 1981; Lahti y Beck, 2008). Similar a otras especies pertenecientes a la familia Phrynosomatidae, *P. orbiculare* también tiende a alimentarse de coleópteros, asociando este consumo a la abundancia continua de la presa durante el año y la poca motilidad que éstos presentan (Méndez-De la Cruz *et al.*, 1992; Feria-Ortíz *et al.*, 2001; Serrano-Cardozo *et al.*, 2008; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). A diferencia de lo registrado en la población del PESM de *P. orbiculare*, los isópodos no son una categoría de presa que sea representativa en otros estudios realizados para las especies incluidas dentro del clado Tapaja e incluso para aquéllos que no se encuentran dentro del mismo. La humedad, la temperatura y la luz son factores determinantes para la incidencia de los isópodos (Warburg, 1964), es posible que las características de precipitación y temperatura del PESM conforme pasan las estaciones (Figura 2), influya sobre la abundancia de estos.

Se ha sugerido que la incidencia de muda en el contenido estomacal puede tener una función ecológica, nutricional, de supervivencia e incluso beneficios evolutivos para la especie (Mitchell *et al.*, 2006); sin embargo, sólo se ha registrado en tres especies del género *Phrynosoma* (*P. cornutum*, *P. modestum* y *P. platyrhinos*). Cabe señalar que ninguna de las especies en las que se ha registrado esta incidencia se encuentra dentro del clado Tapaja, por lo tanto, *P. orbiculare* del

PESM sería el primer registro de dicha incidencia, ocurrida durante la primavera; alimentarse de una muda puede reducir la carga parasitaria de la piel de los escamados e incluso evitar que los depredadores puedan detectarle con mayor facilidad durante el periodo en que se lleva a cabo la muda (Mitchell *et al.*, 2006).

Análisis entre Sexos

Las diferencias alimentarias entre sexos pueden reducir la competencia intersexual y puede ser debida a diferencias morfológicas e incluso por necesidades nutritivas-energéticas diferenciales como lo es tener energía que permita a las hembras generar huevos de mayor tamaño o en mayor número e incluso para ambos sexos tener la energía necesaria para sobrevivir durante la temporada invernal (Munger, 1984; Verrastro y Ely, 2015; Cocilio *et al.*, 2016; Ramakrishnan *et al.*, 2018).

El consumo de himenópteros entre machos y hembras de *P. orbiculare* en el PESM es ligeramente diferente, favoreciendo en cuanto a abundancia a los machos (92.4%). Esta tendencia fue similar a la registrada para una población de *P. hernandesii*, donde los machos consumen más hormigas (92.6%) que las hembras (81.7%; Lahti, 2010); incluso esta misma tendencia se tiene registrada para una población de *P. douglasii*, donde la dieta de los machos y hembras en cuanto a la proporción consumida de hormigas fue de 77.1% y 75.5%, respectivamente. Sin embargo, en ocasiones ambos sexos pueden coincidir en la proporción de hormigas consumidas (Lahti y Beck, 2008).

Respecto a los coleópteros, Lahti y Beck (2008) registraron que en *P. douglasii* el consumo fue mayor en las hembras (10.6%) que en los machos (8.6%). Lo anterior, es similar a lo ocurrido en *P. orbiculare* del PESM donde el consumo de coleópteros es más abundantes en la dieta de las hembras (3.6%) que en la de los machos (3.3%). En *P. hernandesi* no ocurre esta tendencia, aquí los machos son quienes consumen más coleópteros (Lahti, 2010). A pesar de encontrarse dentro del mismo clado, las especies llegan a presentar diferencias intersexuales respecto al consumo de ciertas categorías de presa esto es normal con respecto a lo que ellos pueden encontrar disponible para alimentarse.

No obstante, los isópodos no son una presa que haya sido registrada en la dieta de *Phrynosoma*, sin embargo en *P. orbiculare* del PESM existe una variación en el consumo de isópodos entre los machos y las hembras, donde las hembras tienden más a consumir esta categoría de presa (3.5%) que los machos (2.9%).

El índice de Levin's para machos y hembras de *P. orbiculare* ($B= 0.013, 0.019$; respectivamente) resalta la especialización alimentaria respecto a una categoría de presa, en este caso, hacia los himenópteros. Sin embargo, existe una preferencia hacia otros órdenes como lo fueron los coleópteros e isópodos. En casos registrados para otras lagartijas dentro de la familia Phrynosomatidae, como lo es *Sceloporus grammicus*, la situación es similar dado los sexos presentan un nicho poco amplio y su dieta se basa en el consumo de pocas categorías de presa por lo que ambos sexos tienden a seleccionar presas que aumentan su abundancia durante el año (Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010).

El solapamiento de nicho expresa el porcentaje de espacio o hábitat compartido por dos o más organismos, esto indica la intensidad en que estos se encuentran compitiendo por un recurso (Turlure *et al.*, 2009). En el caso de *P. orbiculare* del PESM, existe un total solapamiento entre sexos en sus nichos alimentarios, donde machos y hembras consumen las mismas categorías de presa con igual frecuencia. Una situación similar fue registrada en *S. grammicus* y *S. torquatus*, donde no existe una diferencia entre lo que consumen machos y hembras debido a que ambos sexos se alimentan de las mismas presas (Feria-Ortíz *et al.*, 2001; Leyte-Manrique y Ramírez-Bautista, 2010). Una posibilidad para la amplia similitud de nicho entre sexos en *P. orbiculare* del PESM puede deberse a que los individuos forrajean dentro de un mismo hábitat y se encuentran principalmente en áreas pequeñas con pastizales densos (Martínez-Nova *et al.*, 2016), compartiendo así los recursos que se encuentran disponibles y que cambian respecto a las estaciones.

Análisis Estacional

Los cambios estacionales del hábitat afectan las preferencias en dieta de una especie (Gainsbury y Meiri, 2017); esta variación estacional en la dieta está relacionada con las características abióticas presentes en el lugar donde se encuentra la población, principalmente depende de la precipitación y la temperatura que modifican la disponibilidad de un recurso (Muñoz-Manzano, 2010), es decir, las fluctuaciones estacionales modifican la diversidad de presas disponibles (Gainsbury y Meiri, 2017), lo que reduce la capacidad del depredador a especializarse en ciertas categorías de presa, haciendo que éstos tengan una tendencia hacia una

alimentación generalista (Gainsbury y Meiri, 2017); sin embargo, cuando el clima en el que se encuentra el depredador es constante, es más constante la presencia de ciertas categorías de presa, promoviendo que el depredador tienda a especializarse (Gainsbury y Meiri, 2017).

En *P. orbiculare* del PESM la variación estacional de la dieta es evidente puesto que las proporciones de alimento consumido cambian entre primavera, verano y otoño. Hacia la primavera el consumo de himenópteros es más alto y tiende a disminuir en las estaciones siguientes. Sin embargo, los coleópteros son más comunes de encontrar hacia el verano y se mantienen en otoño; los isópodos aumentan de igual manera su abundancia en los contenidos estomacales. En *P. douglasii* la tendencia alimentaria es diferente a la de *P. orbiculare* del PESM. Durante la primavera, *P. douglasii* consume mayormente coleópteros, disminuyendo estas presas hacia el otoño, con respecto a los himenópteros su abundancia disminuye en verano pero aumenta en otoño (Lahti y Beck, 2008). A pesar de que *Phrynosoma* sea una especie conocida en muchos aspectos por su característica mirmecófaga, no hay estudios que demuestren la variación estacional en su dieta.

Es posible que los cambios en el ciclo reproductor de *P. orbiculare* estén relacionados con la abundancia de las presas consumidas conforme pasan las estaciones, atendiendo así las necesidades energéticas necesarias para alcanzar los puntos máximos de crecimiento testicular y ovárico (Figura 6) e incluso puede también atender las necesidades de las hembras para llevar a cabo la gestación (Hodges, 2002) y letargo de los individuos en la población (Luna-Kamyshev, 2012).

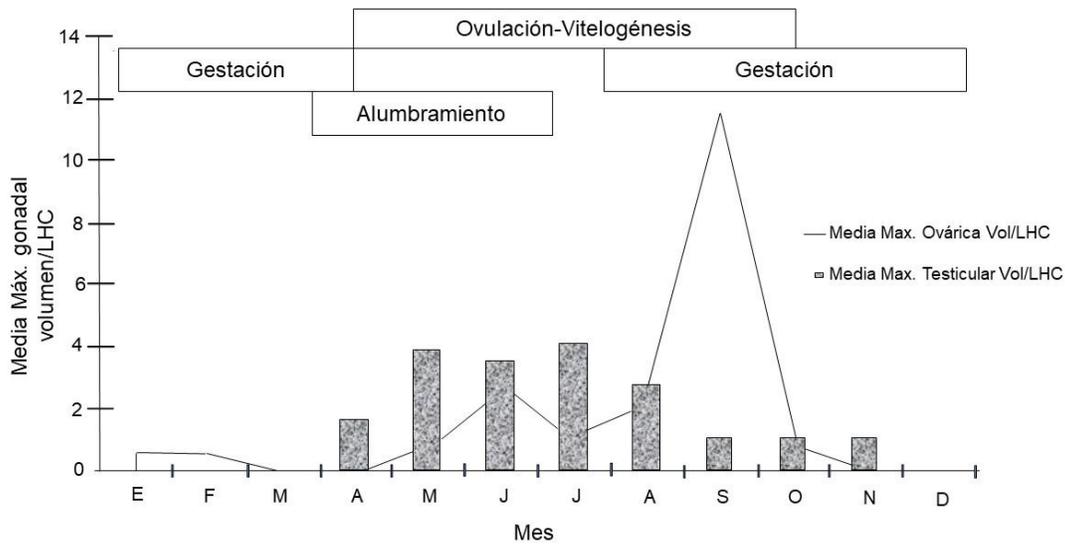


Figura 6. Ciclo reproductor de *Phrynosoma orbiculare*. Modificado de Hodges (2002).

La amplitud de nicho trófico de una especie hace referencia al conjunto de recursos que la misma especie tiende a utilizar en el medio (Gainsbury y Meiri, 2017). De acuerdo a esto, la amplitud de nicho obtenida para cada una de las estaciones evaluadas en *P. orbiculare* del PESM permite determinar que durante cada estación la dieta de la especie se enfoca en el consumo en mayor abundancia de una sola categoría de presa, Hymenoptera, cuya abundancia relativa se encontró por encima del 75% en cada estación en los estómagos analizados; a pesar de esto, existe un aumento en la abundancia de coleópteros e isópodos en los contenidos estomacales, posiblemente debido a las características del sitio en donde se encuentra la población en donde hacia el verano existe mayor precipitación que en las otras dos estaciones, propiciando así el aumento en la cantidad de recursos disponibles (Figura 2; Gobierno del Estado de México, 2013; Gobierno del Estado de México, 2015).

Variación Individual

La técnica de lavado estomacal es comúnmente utilizada en lagartijas y quelonios e incluso en cocodrilos. Sin embargo, algunos autores han determinado que la técnica llega a ser peligrosa, llegando a tener efectos negativos sobre la supervivencia de los organismos (Dodd, 2016). En este estudio las recapturas de los individuos de *P. orbiculare* del PESM utilizados para el análisis de variación individual, asegura que la técnica utilizada (lavado estomacal) para obtener los contenidos no solo es eficaz sino también segura, dado que algunos de los individuos fueron hallados y procesados en temporadas diferentes e incluso durante las tres temporadas muestreadas.

De este modo, la dieta en los organismos puede variar según la capacidad y habilidad de forrajeo de estos; como consecuencia, diferentes individuos pueden tener capacidades distintas para detectar presas disponibles o vulnerables a ser consumidas (Costa *et al.*, 2015). En *P. orbiculare* del PESM, existe una variación individual estacional respecto al volumen absoluto de himenópteros consumido. En algunos individuos el volumen consumido disminuye de primavera a verano y se mantiene en otoño; e incluso pueden llegar a mantener un mismo volumen consumido entre las estaciones. La variación en el consumo de una categoría de presa puede deberse a que uno de los individuos tenga capacidades diferentes de forrajeo y por esta razón exista una variación entre los individuos, además de las características climáticas y altitudinales del lugar que modifican la disponibilidad de presas.

Relación tamaño del individuo-presa

Los depredadores de mayor tamaño tienden a consumir presas grandes y pequeñas, a diferencia de aquellos depredadores de menor tamaño que están limitados a consumir presas de tamaño pequeño; en lagartijas, es común encontrar una relación entre el tamaño del depredador y la presa (Suarez y Case, 2002; Gainsbury y Meiri, 2017). Se ha registrado esta relación del tamaño del depredador con respecto al tamaño de la presa en *P. douglasii* (Powell y Russel, 1984), *P. plathyrinos* (Rissing, 1981; Newbold y MacMahon, 2009), *P. cornotum* y *P. blainvillii* (Ramakrishnan *et al.*, 2018), esto sugiere que el LHC de *Phrynosoma* se relaciona con el tamaño de presas a consumir. A diferencia de lo registrado para otras especies dentro del género *Phrynosoma*, en *P. orbiculare* del PESH, no existe una relación entre el LHC y las características morfométricas de la presa (largo, ancho y volumen) posiblemente debido a que sólo se utilizó una clase de edad para llevar a cabo el estudio. En diferentes especies dentro de la familia Phrynosomatidae (*Uta ornatus*, *U. graciosus*, *Sceloporus magister*, *S. clarkii* y *S. nelsonii*) se ha registrado que no existe una relación entre el LHC y el tamaño de la presa, atribuyéndose esta tendencia a la diversidad de tamaños de las presas encontradas e incluso a la variedad de presas que pueden ser consumidas como un efecto de las variaciones estacionales (Vitt *et al.*, 1981; Brooks y Mitchell, 1989) inclusive la selección de presas sucede de dicha manera donde todo lo que quepa en el hocico, se puede tragar, y los adultos no ven tal diferencia, depredan todo lo que quepa en su hocico, a diferencia de las otras clases de edad (crías y jóvenes).

Es posible que el tipo de forrajeo en *P. orbiculare* y la variación estacional en la disponibilidad de presas, esté relacionada con el consumo de presas de cualquier tamaño ya que, en campo, se observó a un individuo consumir el primer artrópodo que ocasionalmente pasó frente a él, similar a lo observado por Powell y Russel (1984) en *P. douglasii*.

CONCLUSIONES

- *Phrynosoma orbiculare* del PESM tiene una dieta especialista, caracterizada por un elevado grado de mirmecofagia (91.2%).
- El grado de mirmecofagia de *P. orbiculare* en el PESM es el mayor para el clado Tapaja y el segundo mayor para el género *Phrynosoma*.
- Entre sexos existe una variación en el consumo de las tres categorías de presa más representativas y una amplia similitud de nichos.
- Existe variación en el grado de mirmecofagia entre estaciones; a pesar de esto, individualmente, la mirmecofagia es poco variable.

REFERENCIAS

- Brooks, G. y Mitchell, J. (1989). Predator-Prey Size Relations in Three Species of Lizards from Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 34 (4): 541- 546.
- Cocilio, R. A. N., Blanco, G. M., y Acosta, J. C. (2016). Effects of season, sex and age on the diet of *Homonota fasciata* (Squamata, Phyllodactylidae) from Monte region of Argentina. *Iheringia. Série Zoologia*, 106.
- Comisión Nacional del Agua. (2017). Dirección Local Estado de México, Departamento de aguas superficiales e ingeniería en ríos, Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Costa, A., Salvidio, S., Posillico, M., Manteucci, G., De Cinti, B. y Romano, A. (2015). Generalization within specialization: inter-individual diet variation in the only specialized salamander in the world. *Scientific Reports*, 5: 13260.
- Dodd, C. K. (2016). *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press.
- Feria-Ortíz, M., Nieto-Montes de Oca, A. y Salgado-Ugarte, I. (2001). Diet and Reproductive Biology of the Viviparous Lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35 (1): 104-112.
- Flores-Villela, O., y García-Vázquez, U. O. (2014). Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 467–475.
- Gadsden, H. y Palacios-Orona, L. (2000). Composición de dieta de *Cnemidophorus tigris marmoratus* (Sauria: Teiidae) en dunas del centro del Desierto Chihuahuense. *Acta Zoológica Mexicana*, 79.
- Gainsbury, A. y Meiri, S. (2017). The Latitudinal Gradient and Interspecific Competition: No Global Relationship between Lizard Dietary Niche Breadth and Species Richness. *Global Ecology and Biogeography*, 26: 563-572.
- Gobierno del Estado de México. (2013). Resumen ejecutivo del programa de conservación y manejo del Parque Estatal Sierra Morelos. *Gaceta de Gobierno*, 45.

- Gobierno del Estado de México. (2015). Estudio previo justificativo referente a la desafectación del servicio público y desincorporación de una superficie del Parque Estatal denominado "Sierra Morelos". Gaceta de Gobierno, 30.
- Hernández-Navarrete, D. (2018). Edad y Crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- Hodges, W. (2002). *Phrynosoma* Systematics, Comparative Reproductive Ecology, and Conservation of a Texas Native (Tesis Doctoral). University of Texas, Austin.
- Hult, S. (2015). Diet Analysis of a Population of *Phrynosoma blainvillii* From the San Joaquin Desert, California. *Western Wildlife*, 2: 46-47.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. 2ª edición. Addison Wesley Educational Publishers, Inc.
- Lahti, M. (2010). The Status Of Dwarfed Populations Of Short-Horned Lizards (*Phrynosoma hernandesii*) And Great Plains Toads (*Anaxyrus Cognatus*) In The San Luis Valley, Colorado. Utah State University.
- Lahti, M. y Beck, D. (2008). Ecology and Ontogenetic Variation of Diet in the Pigmy Short-Horned Lizard (*Phrynosoma douglasii*). *The American Midland Naturalist*, 159: 327-339.
- Lara-Reséndiz, R., Arenas-Moreno, D., Beltrán-Sánchez, E., Gramajo, W., Verdugo-Molina, J., Sherbrooke, W. y Méndez-De la Cruz, F. (2015). Selected Body Temperature of Nine Species of Mexican Horned Lizards (*Phrynosoma*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 275-278.
- Leaché, A. y Linkem, C. (2015). Phylogenomics of Horned Lizards (Genus: *Phrynosoma*) Using Targeted Sequence Capture Data. *Copeia*, 103 (3): 586-594.
- Legler, J. (1977). Stomach Flushing: A Technique for Chelonian Dietary Studies. *Herpetologica*, 33: 281-284.
- Lemos-Espinal, J., Smith, G. y Ballinger, R. (2004). Diets of Four Species of Horned Lizards (Genus *Phrynosoma*) from Mexico. *Herpetological Review*, 35: 131-134.

- Leyte-Manrique, A. y Ramírez-Bautista, A. (2010). Diet of Two Populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 55 (1): 98-103.
- Luna-Kamyshev, N. (2012). Aspectos poblacionales y del ciclo de vida de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en tres diferentes hábitats del Estado de México (Tesis de Licenciatura). Universidad autónoma de México. México.
- Martínez-Nova, N., Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Pérez-Pérez, A. y Hernández-Gallegos, O. (2016). Uso de Hábitat y Ámbito Hogareño de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. *Memorias de la XIV Reunión Nacional de Herpetología*, Nayarit, México. Tepic: Sociedad Herpetológica Mexicana A.C
- Méndez-De la Cruz, F., Casas-Andreu, G. y Me-Santa Cruz, M. (1992). Variación Anual en la Alimentación y Condición Física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *The Southwestern Naturalist*, 37 (4): 349-355.
- Meyers, J. J., Nishikawa, K. C., & Herrel, A. (2018). The evolution of bite force in horned lizards: the influence of dietary specialization. *Journal of Anatomy*, 232(2): 214–226.
- Mitchell, J. C., Groves, J. D. y Walls, S. C. (2006). Keratophagy in Reptiles: Review, Hypotheses, and Recommendations. *South American Journal of Herpetology*, 1(1): 42–53.
- Montanucci, R. (1981). Habitat Separation between *Phrynosoma douglassi* and *P. orbiculare* (Lacertilia: Iguanidae) in Mexico. *Copeia*, 1: 147-153.
- Moreno-Barajas, R., Rodríguez-Romero, F., Velázquez-Rodríguez, A., y Aragón-Martínez, A. (2013). Variación Geográfica en *Phrynosoma orbiculare* (Sauria: Phrynosomatidae): Análisis de las Subespecies. *Acta Zoológica Mexicana*, 29: 129-143.
- Munger, J. (1984). Optimal Foraging? Patch use by Horned Lizards (Iguanidae: *Phrynosoma*). *The American Naturalist*, 123 (5): 654- 680.

- Muñoz-Manzano, J. (2010). Dieta de *Aspidoscelis costata costata* en el sur del Estado de México (Tesis de Licenciatura). Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- Newbold, T. A. S., y MacMahon, J. A. (2009). Spatial and seasonal dietary patterns of the desert horned lizard (*Phrynosoma platyrhinos*): harvester ant specialist or generalist ant feeder? Canadian Journal of Zoology, 87 (2): 112–123.
- Norval, G., Huang, S. C., Mao, J. J., Goldberg, S. y Yang, Y. (2014). Notes on the diets of five amphibian species from southwestern Taiwan. International Journal of Batrachology, 30: 69-77.
- Pérez-Arriaga, F., Chávez-Siles, F., Andrade-Soto, G., Suárez-Varón, G., Aguilar-Isaac, L. y Hernández-Gallegos, O. (2016). Estructura Poblacional de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare*. Memorias de la XIV Reunión Nacional de Herpetología, Nayarit, México. Tepic: Sociedad Herpetológica Mexicana A.C
- Pianka, E. y Parker, W. (1975). Ecology of Horned Lizards: A Review with Special Reference to *Phrynosoma platyrhinos*. Copeia, 1: 141-162.
- Pianka, G. A., Pianka E. R. y Thompson, G. (1998). Natural History of thorny devil *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in the Great Victoria Desert. Journal of the Royal Society of Western Australia, 81: 183-190.
- Powell, G. y Russell, A. (1984). The diet of the Eastern short-horned lizard (*Phrynosoma douglasii brevirostre*) in Alberta and its relationship to sexual size dimorphism. Journal of Zoology, 62: 428-440.
- Ramakrishnan, S., Wolf, A. J., Hellgren, E. C., Moody, R. W. y Bogosian, V. (2018). Diet Selection by a Lizard Ant-Specialist in an Urban System Bereft of Preferred Prey. Journal of Herpetology, 52 (1): 79–85.
- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., García-Vázquez, U., Leyte-Manrique, A. y Canseco-Márquez, L. (2009). Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- Rissing, S. W. (1981). Prey Preferences in the Desert Horned Lizard: Influence of Prey Foraging Method and Aggressive Behavior. *Ecology*, 62 (4): 1031–1040.
- SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación. Texto vigente.
- Serrano-Cardozo, V., Lemos-Espinal, J. y Smith, G. (2008). Comparative diet of three sympatric *Sceloporus* in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 427-434.
- Sherbrooke, W. (2003). Introduction to Horned Lizards of North America. University of California Press.
- Suarez, A. V., y Case, T. J. (2002). Bottom-Up Effects on Persistence of a Specialist Predator: Ant Invasions and Horned Lizards. *Ecological Applications*, 12(1): 291–298.
- Tinkle, D. W. (1967). The Life and Demography of the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology. University of Michigan, 132: 1-182.
- Turlure, C., Van Dyck, H., Schtickzelle, N. y Baguette, M. (2009). Resource-based habitat definition, niche overlap and conservation of two sympatric glacial relict butterflies. *Oikos*, 118 (6): 950–960.
- Verrastro, L. y Ely, I. (2015). Diet of the lizard *Liolaemus occipitalis* in the Coastal sand dunes of southern Brazil (Squamata-Liolaemidae). *Braz. J. Biol.*, 75 (2): 289- 299.
- Vitt, L. y Caldwell, J. (2014). Herpetology: An introductory biology of Amphibians and Reptiles. 4ª edición. Academic Press.
- Vitt, L., van Loben Sels, R., y Ohmart, R. (1981). Ecological Relationships among Arboreal Desert Lizards. *Ecology*, 62 (2): 398–410
- Warburg, M. R. (1964). The response of isopods towards temperature, humidity and light. *Animal Behaviour*, 12(1), 175–186.

- Whithers, P. y Dickman, C. (1995). The role of diet in determining water, energy and salt intake in the thorny devil *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae). *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 78 (1): 3-11.