



**Universidad Autónoma del Estado de México**

**Facultad de Ciencias**

**Patrones de movimiento espacio-temporales en la  
lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare***

**TESIS TRADICIONAL**

**Que para obtener el título de:  
MAESTRO EN CIENCIAS**

**Presenta:**

**Biól. Ulises Rojas Hernández**

**Tutor académico: Dr. Oswaldo Hernández Gallegos**

**Tutora adjunta: Dra. Gisela Granados González**

**Tutor adjunto: Dr. José Fernando Méndez Sánchez**

**Toluca, Estado de México, Septiembre de 2022**

## ÍNDICE GENERAL

<b>DEDICATORIA</b> .....	2
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	3
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	6
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	7
<b>RESUMEN</b> .....	9
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	12
<b>ANTECEDENTES</b> .....	14
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	19
<b>OBJETIVOS</b> .....	20
<b>MÉTODOS</b> .....	21
Zona de estudio .....	21
Captura de organismos .....	24
Análisis de datos .....	25
<b>RESULTADOS</b> .....	28
Análisis sexual .....	30
Análisis ontogenético .....	31
Análisis estacional .....	32
Análisis anual .....	33
Interacciones .....	34
<b>DISCUSIÓN</b> .....	38
Poblacional .....	38

Comparación por sexo.....	40
Comparación Ontogenética .....	42
Comparación Estacional-Anual .....	44
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>46</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>47</b>
<b>ANEXO (ARTÍCULO)</b> .....	<b>55</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Resultados del modelo lineal generalizado mixto para las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, con el sexo, ontogenia, estación y año como factores fijos. ....	30
---	----

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribución geográfica de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en México. Cada punto representa la incidencia de la especie. Registros de incidencia de la especie obtenidos de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019). ....	15
<b>Figura 2.</b> Mapa del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México (CONABIO, 2015; INEGI, 2020).....	22
<b>Figura 3.</b> Climograma del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México. Datos de temperatura ambiental y máxima precipitación de CONAGUA correspondientes al periodo comprendido de 2016 – 2019, años donde se efectuaron los muestreos. ....	23
<b>Figura 4.</b> Diferenciación sexual en <i>Phrynosoma orbiculare</i> mediante ubicación de escamas post-cloacales. A) Macho y B) Hembra. Modificado de Sherbrooke (2003). ....	25
<b>Figura 5.</b> Mapa del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, donde, se denota en líneas de colores los 263 movimientos lineales de la población de <i>Phrynosoma orbiculare</i> ; además, en la leyenda se enuncian los principales puntos de muestreo dentro del parque. ....	29
<b>Figura 6.</b> Histograma de frecuencias de las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México. ....	29
<b>Figura 7.</b> Comparación de las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función del factor ontogenético. C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos. ....	32
<b>Figura 8.</b> Comparación de las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función del factor estacional. P) Primavera, V) Verano y O) Otoño. ....	33
<b>Figura 9.</b> Medias de las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia y la estación. Donde P) Primavera, V) Verano, O) Otoño, C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos. ....	34
<b>Figura 10.</b> Medias de las distancias de los movimientos de <i>Phrynosoma orbiculare</i> en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia y año. Donde C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos. ...	35

**Figura 11.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función de la interacción entre la estación y el año. Donde P) Primavera, V) Verano y O) Otoño.  
..... 36

**Figura 12.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia, estación y el año. Donde P) Primavera, V) Verano, O) Otoño, C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos ..... 37

## RESUMEN

El movimiento, considerado como el desplazamiento de un individuo dentro del espacio y en diferentes tiempos en este trabajo, de los animales es indispensable para poder sobrevivir y reproducirse. Diversos factores intrínsecos y extrínsecos pueden tener un efecto sobre estos movimientos. De manera intrínseca, el sexo y la ontogenia juegan un papel importante en la determinación de las conductas de movimiento espacial; extrínsecamente, la estacionalidad es uno de los principales factores que pueden moldear los patrones de movimiento de las especies. En lagartijas, la temperatura, la estructura del hábitat, el tipo de suelo, la disponibilidad del alimento y las actividades antropogénicas afectan de manera considerable el cómo se mueven. En al menos 6 de las 17 especies de lagartijas dentro del género *Phrynosoma* se han registrado los patrones de movimiento; dentro de los factores que moldean estos patrones se encuentran las características del hábitat, la disponibilidad de alimento, la edad, el sexo y la estacionalidad. Esto indica que existe una variación inter-específica en las distancias, patrones y factores que moldean los movimientos del género. En este estudio se evaluaron los patrones de movimiento espacio-temporales de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare* dentro del Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), Estado de México y los efectos que pudieran tener dos factores bióticos (sexo y ontogenia) y dos factores abióticos (estacionalidad y año). Para esto, se realizaron muestreos mensuales durante 2019 dentro del PESH con la finalidad de buscar, capturar y marcar mediante ectomización de falanges, individuos de *P. orbiculare*. De estos organismos se tomó, con ayuda de un GPS, su posición geográfica en diferentes tiempos. Adicionalmente se utilizaron datos existentes desde 2016 y que se obtuvieron bajo

la misma metodología. Se creó una base que incluyera todos los datos, posteriormente esta base fue depurada dejando sólo los datos de aquellos individuos que tuvieran al menos dos capturas continuas durante un mismo año; esto permitió calcular las distancias entre coordenadas geográficas de un mismo individuo. Los datos se clasificaron de acuerdo a cuatro factores: sexo, ontogenia, estación y año; estos datos se analizaron mediante un Modelo Lineal Generalizado Mixto donde se utilizaron a los individuos como factor aleatorio y como factor fijo al sexo, ontogenia, estación y año. Se capturaron, durante los 4 años 508 individuos diferentes, sin embargo, sólo 154 individuos tuvieron más de una captura continua. Cada individuo fue capturado en promedio cada 29.7 días. En total, 263 movimientos fueron obtenidos de los 154 individuos. En promedio, los individuos de esta población pueden desplazarse 29.4 metros por movimiento, donde solamente el 6% de estos movimientos estuvo por encima de 100 metros. Los movimientos correspondieron a 88 hembras (164 movimientos) y 66 machos (99 movimientos). 68 movimientos fueron registrados para las crías, 142 para los jóvenes y 53 en los adultos. Además, 85 de estos movimientos correspondieron a la estación de la primavera, 147 al verano y 31 al otoño; en invierno no se obtuvieron datos suficientes dado que en la población se presenta baja actividad de individuos. De los 4 años de muestreo, 111 movimientos se registraron para el 2016, 45 en 2017, 62 en 2018 y 45 en 2019. La ontogenia y la estacionalidad tuvieron un efecto sobre las distancias registradas por movimiento, donde, son los jóvenes quienes se desplazan más que las crías y los adultos; la primavera es la estación donde se encuentran las distancias más grandes recorridas por los individuos; incluso, la interacción ontogenética-estacional indicó que son los jóvenes quienes se mueven



más durante la primavera. Sin embargo, ni el sexo ni el año tuvieron un efecto sobre las distancias recorridas en *P. orbiculare*.

## INTRODUCCIÓN

El movimiento de un lugar a otro es una conducta básica en la ecología de los vertebrados que les permite sobrevivir y reproducirse (Pough et al., 2014; Breed y Moore, 2016). Así, los patrones de movimiento de los animales pueden definirse como la expresión de conductas dentro de un espacio y tiempo, que se modelan con la disposición de trayectorias definidas (Gudmunsson et al., 2008). Cada animal necesita moverse para encontrar condiciones mejores de vida, por lo que los movimientos varían intra e inter-específicamente (Vitt y Caldwell, 2014; Breed y Moore, 2016). Los organismos dependen de un complejo de interacciones sensoriales que les permitan orientarse y, de las características físicas del hábitat para la ejecución de la conducta de movimiento (Vitt y Caldwell, 2014; Breed y Moore, 2016). Muchas especies se mueven sólo cuando es necesario, en este sentido, los individuos no se encuentran distribuidos de manera aleatoria en un sitio, dado que cada hábitat es mejor que otro si se habla de recursos disponibles, pero la manera en que se mueven las especies dice mucho sobre su ecología; aquellos organismos que se mueven en patrones bien definidos, tienen mayores ventajas reproductoras y de supervivencia (Pough et al., 2014; Vitt y Caldwell, 2014). Así también, los movimientos afectan a las metapoblaciones con algunos hábitats que son ocupados por individuos provenientes de otros sitios, afectando de este modo, la estructura genética de la población (Pough et al., 2014).

Se sabe que diversos factores intrínsecos como la morfología, conducta y fisiología de los organismos, junto con factores extrínsecos como la disponibilidad de recursos, temperatura y estacionalidad moldean los patrones de movimiento

espacial (Newbold and MacMahon, 2014; Pough et al., 2014; Pérez-Pérez et al., 2018; Vitt and Caldwell, 2014). Tanto el sexo como la ontogenia también juegan un papel importante en la determinación de las conductas de movimiento en los animales (Eifler et al., 2007). El cumplimiento de necesidades diversas en hembras y machos ha llevado al planteamiento de diversas hipótesis sobre la diferencia en los movimientos entre sexos, asumiendo que durante la temporada reproductora son los machos quienes tienden a moverse más que las hembras, inversamente, durante la temporada de alumbramiento son las hembras quienes se desplazan más (Doody et al., 2002). Ontogénicamente, las necesidades alimenticias, la búsqueda de hábitats adecuados y el escape de depredadores conduce también los patrones de movimiento (Eifler et al., 2007).

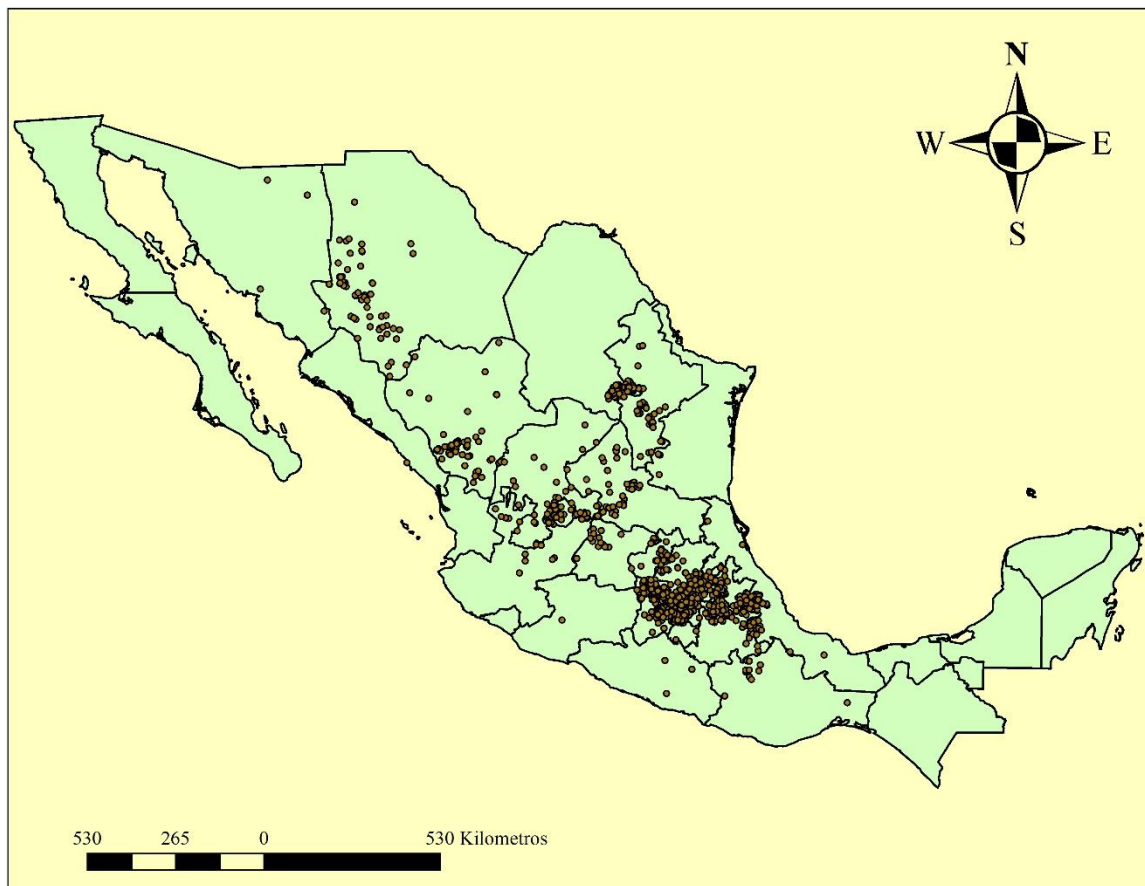
La estacionalidad es uno de los principales factores abióticos que moldea los patrones de movimiento en las especies. La disponibilidad de los recursos (agua y alimento) depende en gran medida de los cambios que ocurren de manera estacional en los sitios donde se encuentran los organismos, teniendo como consecuencia una variación espacial y temporal en esta; es decir, durante la temporada de sequía el recurso disminuye con respecto a la temporada húmeda, traduciéndose así en una modificación de los patrones de movimiento de los animales (Pérez-Pérez et al., 2018; Ariano-Sánchez et al., 2020). Por tanto, el estudio de los patrones de movimiento de las especies de lagartijas, nos ayuda a entender las diferentes conductas expresadas por las mismas, así como sus respuestas ante diferentes factores ambientales, para así saber más sobre la ecología de las mismas.

## ANTECEDENTES

Los patrones de movimiento en animales ectotermos como los reptiles, dependen en gran medida de la temperatura de los sitios en los cuales se encuentran las poblaciones para satisfacer sus necesidades esenciales, la estructura del hábitat (cobertura vegetal), tipo de suelo, disponibilidad de alimento y de la actividad antropogénica (Baharav, 1975; Ariano-Sánchez et al., 2020; Martín, 2020). La fragmentación del hábitat también afecta la capacidad de los reptiles para moverse. Un hábitat esencial, tiene características físicas y biológicas que permiten la conservación de las especies (Swift y Portnoy, 2020). La construcción de caminos, casas, sitios de agricultura o construcciones y actividades humanas, limitan el movimiento entre las poblaciones y moldean las características del hábitat (Pough et al., 2014). Los hábitats heterogéneos en los que existen asentamientos o actividad humana afectan en gran medida la cobertura vegetal que como consecuencia tiene efectos sobre la disponibilidad de recursos y los gastos energéticos de los individuos para moverse, igualmente la topografía afecta los movimientos de los individuos (Martín, 2020). El tipo de forrajeo también juega un rol importante en la determinación de los movimientos de las especies de reptiles; aquellas especies cuyo tipo de forrajeo es activo, tienden a moverse más debido a que requieren de la búsqueda constante de alimento, contrario a lo que ocurre con aquellas especies de forrajeo pasivo (Ariano-Sánchez et al., 2020).

*Phrynosoma orbiculare* es una de las 17 especies de lagartijas dentro del género *Phrynosoma* que se encuentra junto a *P. ditmarsii*, *P. douglassii* y *P. hernandesii* dentro del clado Tapaja (Leaché y Linkem, 2015). Se distribuye desde

el centro hasta el norte de México, en bosques de pino-encino con manchones de pastizales que se encuentran entre los 1500 a 3400 msnm (Figura 1; Méndez-de la Cruz et al., 2003; Bryson et al., 2012). Se encuentra amenazada según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y de acuerdo a Wilson et al. (2013), que considera el estado de conservación de las especies según su grado de vulnerabilidad, es una especie de vulnerabilidad media (12 puntos). Se sabe, además, que es una especie de forrajero pasivo que se alimenta principalmente de hormigas (Pianka and Parker, 1975; Sherbrooke, 2003; Rojas-Hernández, 2018).



**Figura 1.** Mapa de distribución geográfica de *Phrynosoma orbiculare* en México. Cada punto representa la incidencia de la especie. Registros de incidencia de la especie obtenidos de la Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2019).

Gran parte de los estudios sobre los patrones de movimiento en las especies dentro del género *Phrynosoma* versan sobre datos de ámbito hogareño y uso de hábitat, haciendo una ligera mención sobre los datos referentes a las distancias de los movimientos y los factores que los moldean. Para las especies de *Phrynosoma* en las que se han registrado los patrones de movimiento se sabe que moldean estos en función de las características del hábitat, la disponibilidad del alimento, la edad, sexo y estacionalidad (Baharav, 1975; Lahti et al., 2010; Wone and Beauchamp, 2003; Newbold and MacMahon, 2014).

Dentro del clado Tapaja, sólo se tienen registrados datos respecto al movimiento de *P. douglassii*, que de acuerdo a Dumas (1964) en un periodo de dos años, la población que analizó se mueve 155 metros en promedio por individuo. Lahti et al. (2010) asumen que el uso de hábitat y los lugares en los que se encuentran los individuos, dependen en gran medida de la cobertura vegetal, el sexo y la ontogenia en *P. douglassii*.

Fuera del clado Tapaja, Baharav (1975) registró en *P. solare* que la distancia media en los movimientos entre organismos difiere entre organismos jóvenes y adultos, y que difiere entre sexos sólo hasta que son adultos. Baharav (1975) también asume que los movimientos de *P. solare* están moldeados por la estabilidad en la disponibilidad de su principal recurso (hormigas). Por otro lado, más estudios sobre *P. solare* registran movimientos promedio que van desde los 20.5 (Lowe, 1954) a 36.1 metros (Parker, 1971), en un periodo de dos y un año respectivamente. Similar a *P. solare*, *P. cornutum* se mueve en función de la disponibilidad del

alimento, moviéndose en promedio de 36.5 a 46.8 metros por día (Fair y Henke, 1999; Stark et al., 2005; Whitford y Bryant, 1979; Vitt y Caldwell, 2014). En *P. mcalli* se ha registrado que pueden moverse, en un periodo de dos años, alrededor de 70.1 metros, en función de la dieta, el tipo de forrajeo o al comportamiento territorial (Wone y Beauchamp, 2003). A diferencia en *P. platyrhinos* donde se registró que empleando carreras cortas, en un día, puede llegar a moverse hasta 231 metros (Tanner y Krogh, 1973).

Muchos de los estudios hechos respecto al seguimiento del movimiento en el género *Phrynosoma* se han llevado a cabo mediante la implementación de telemetría en la cual se colocan radiotransmisores que emiten una frecuencia y permite el hallazgo de los individuos con mayor facilidad (Munger, 1984; Newbold y MacMahon, 2014; Wone y Beauchamp, 2003), sin embargo son pocos los estudios realizados mediante la técnica de captura-marcaje-recaptura para llevar a cabo el registro sobre los patrones de movimiento en diversas especies del género (Baharav, 1975; Moeller et al., 2005).

Diversos estudios sobre la ecología y reproducción en la población de *P. orbiculare* que se encuentra dentro del Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), han ampliado los conocimientos que se tienen sobre la especie. De esta se conoce que más del 90% de su dieta está compuesta por hormigas y que el consumo de estas es variable entre estaciones (Rojas-Hernández, 2018); se reproducen durante verano, las hembras permanecen grávidas durante el invierno hasta la primavera, donde se registra el alumbramiento, que coincide con la reincorporación de los organismos tras un periodo de dormancia (Gómez-Benitez, 2020; Hernández-

Hernández, 2020); el tamaño de camada es de 8.3 crías (Suárez-Rodríguez et al., 2018); las hembras son más longevas que los machos (5 y 3 años, 95 mm y 85 mm respectivamente; Hernández-Navarrete, 2018); el ámbito hogareño para los adultos es mayor respecto a los jóvenes, donde los machos adultos se mueven más; adicionalmente hay mayor preferencia hacia el uso de microhábitats compuestos por pastizales densos (Martínez-Nova, 2019). También se registró que en mayo, las crías son las de mayor abundancia, pero hacia el otoño, son los jóvenes y adultos quienes tienen mayor incidencia, y que hacia el invierno tienen baja actividad (Gómez-Benitez, 2020; Pérez-Arriaga et al., 2016), son también una población que depende ampliamente de la temperatura del aire como mecanismo de termorregulación (Suárez-Rodríguez, 2014); además lanzar sangre por los ojos puede ser un mecanismo de defensa que se emplea durante toda la vida de esta especie y en esta población, ya que Gómez-Benitez et al. (2021) registraron que dos individuos juveniles machos (34 y 38 mm) mostraron esta conducta al momento de ser capturados con la mano, incluso el individuo de 34 mm resultó ser el lagarto cornudo registrado con la talla más chica que ha mostrado esta conducta de defensa.



## JUSTIFICACIÓN

Gran parte de los estudios sobre la ecología de los movimientos dentro del género *Phrynosoma* y para el clado Tapaja versan sobre ámbito hogareño y uso de hábitat, dejando a un lado los patrones de movimiento y sus variaciones individuales, sexuales, ontogénicas, estacionales y anuales. Por lo tanto un estudio sobre los patrones de movimiento en una población de *P. orbiculare* presente en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, un área rodeada por asentamientos humanos y cuyas características permiten el desarrollo de diferentes actividades recreativas, permitirá reconocer los factores que moldean dichos movimientos, ampliando así los conocimientos sobre la ecología de la especie mismos que servirán para la creación de planes de conservación más robustos.

## OBJETIVOS

### **General**

- Determinar los patrones de movimiento espacio-temporales de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), Estado de México.

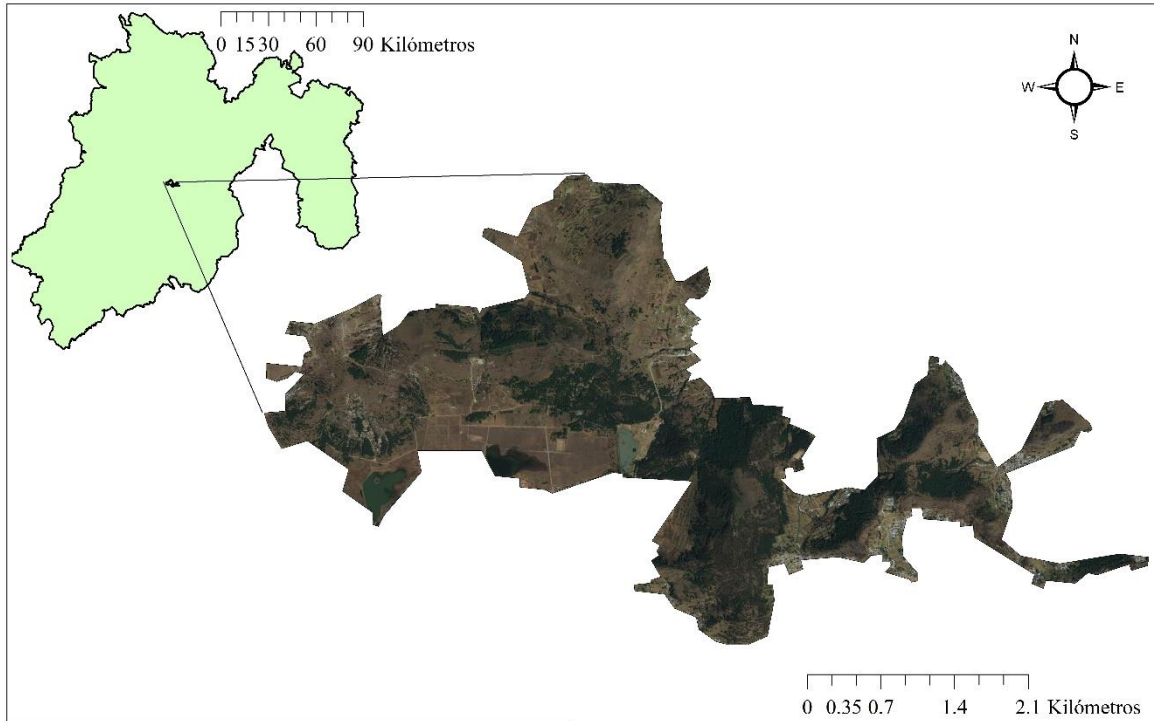
### **Particulares**

- Evaluar la variación en los patrones de movimiento de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare* en el PESH, Toluca, México, de acuerdo a los factores bióticos:
  - Sexo
  - Ontogenia
- Evaluar la variación en los patrones de movimiento de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare* en el PESH, Toluca, México, de acuerdo a los factores abióticos:
  - Estación
  - Año

## **MÉTODOS**

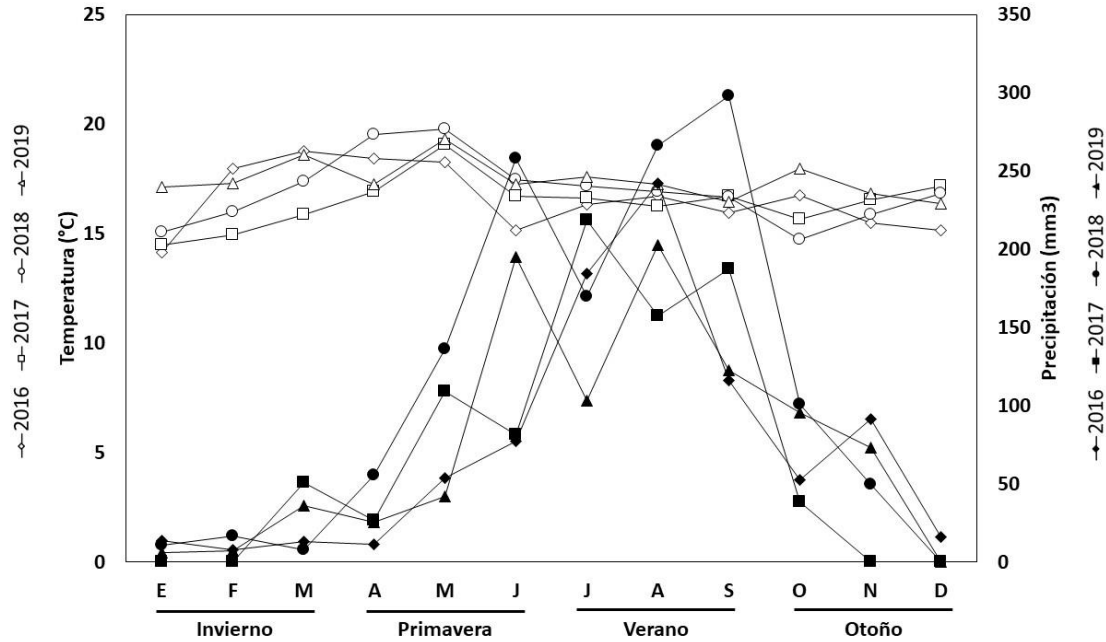
### ***Zona de estudio***

El PESM se encuentra en el municipio de Toluca, en colindancia al municipio de Zinacantepec, en el Estado de México (19°18'41.1"N, 99°41'34"O a ~2700 msnm; Figura 2). Dicho parque está caracterizado por poseer un clima templado subhúmedo (Cwb) donde las estacionalidades están resaltadas por los cambios notables en la precipitación y temperatura; las precipitaciones invernales del sitio son menores al 5% de la precipitación anual, oscilando la temperatura entre los 12 y los 18° C, siendo enero el mes más frío; durante la primavera, específicamente en el mes de mayo, es donde se registran las temperaturas más altas (~ 22° C), incluso durante el periodo comprendido de 2016 a 2019, las temperaturas más altas se registraron durante el mes de mayo (primavera) y el máximo de precipitación se registró en el periodo comprendido entre los meses de junio – septiembre (primavera - verano; Gobierno del Estado de México, 2013; Figura 3). El suelo del parque se caracteriza por 4 principales grupos: andozol, litozol, feozem y vertisol. El andozol tiene un régimen de humedad ústico que permite el desarrollo y crecimiento vegetal.



**Figura 2.** Mapa del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México (CONABIO, 2015; INEGI, 2020)

El sitio se ubica en la zona de transición entre la región Neártica y Neotropical, por lo que su cubierta vegetal se caracteriza por poseer bosques mixtos de pino - encino, aunque también se compone de diferentes especies de pinos, casuarinas, eucaliptos y acacias estos últimos provenientes de programas de reforestación. Adicionalmente, el estrato herbáceo se encuentra compuesto por pastos amacoyados que sirven como refugio y sitios de percha para *P. orbiculare*. En el parque además de *P. orbiculare* es posible encontrar al menos 7 especies más de reptiles (*Sceloporus torquatus*, *S. grammicus*, *Barisia imbricata*, *Thamnophis eques*, *T. scalaris*, *Conopsis lineata* y *Crotalus triseriatus*) y una de anuro (*Dryophytes* sp), con los cuales suele compartir microhábitat terrestres.



**Figura 3.** Climograma del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México. Datos de temperatura ambiental y máxima precipitación de CONAGUA correspondientes al periodo comprendido de 2016 – 2019, años donde se efectuaron los muestreos.

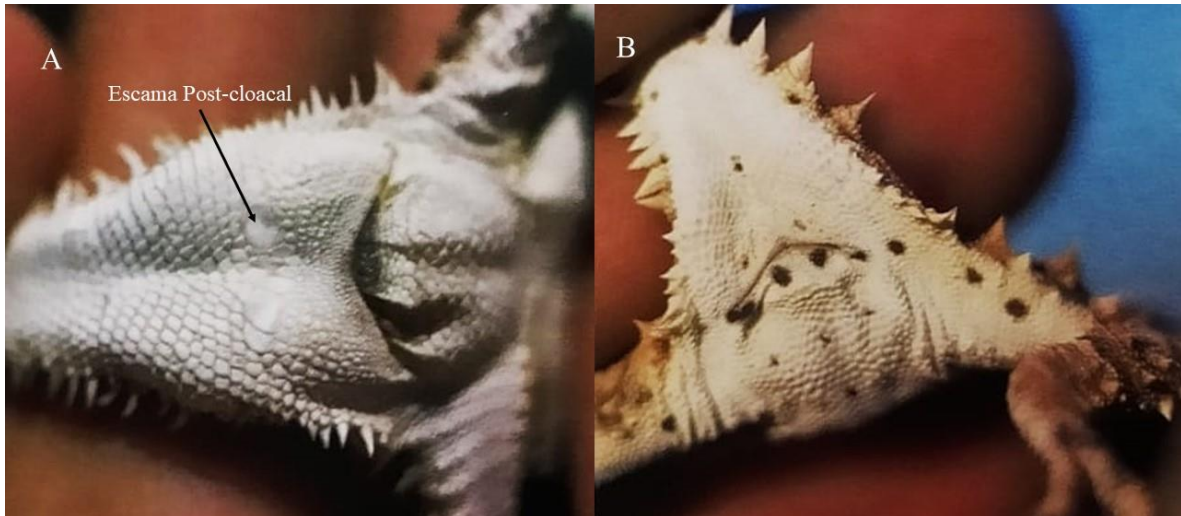
De las 1255 hectáreas que componen el parque, se han identificado 5 principales usos de suelo, de las cuales, el 70% corresponde a pastizales naturales, mientras que el área forestal sólo corresponde al 17% (Olvera-Vizcaíno, 2018). Sin embargo dentro de los pastizales se encuentra también el área recreativa que constantemente tiene gran actividad antropogénica, incluso en el área forestal, es posible identificar diversas actividades antropogénicas como ciclismo, senderismo y motociclismo deportivo que bien pueden tener un impacto en la biodiversidad del lugar.

## **Captura de organismos**

Con la finalidad de encontrar organismos de *P. orbiculare*, de manera sistemática se realizaron recorridos mensuales durante 2019 dentro del PESH. A pesar de los muestreos sistemáticos durante invierno, la presencia de individuos de *P. orbiculare* fue prácticamente nula debido a su baja actividad (Pérez-Arriaga et al., 2016; Gómez-Benitez, 2020).

Los individuos capturados fueron marcados de forma permanentemente mediante ectomización de falanges (Tinkle, 1974). Cada marca permitió la identificación y registro único. Cabe señalar que la ectomización de falanges no afecta el desempeño de los individuos (Paulissen y Meyer, 2000; Borges-Landáez y Shine, 2003). Adicionalmente cada individuo capturado fue marcado con un punto de pintura textil en la base de la cola, esto con el fin de minimizar las recapturas en un mismo día.

De cada individuo, con ayuda de un vernier, se tomaron medidas morfométricas, al milímetro más cercano, como: longitud hocico-cloaca (LHC) y, largo de la cola (LC); además con una Pesola se registró el peso corporal (g) para cada individuo. El sexo se determinó mediante la presencia de la escama post-cloacal, que en machos es más grande en comparación con las hembras (Figura 4; Sherbrooke, 2003) y con ayuda de un GPS Garmin E-trex Vista se registraron las coordenadas geográficas para las capturas de cada individuo ( $\pm 4$  metros).



**Figura 4.** Diferenciación sexual en *Phrynosoma orbiculare* mediante ubicación de escamas post-cloacales. A) Macho y B) Hembra. Modificado de Sherbrooke (2003).

### **Análisis de datos**

Se creó una base de datos con todos los organismos capturados durante el año 2019 y se utilizaron los registros de individuos capturados desde 2016. Todos los datos recabados desde 2016 hasta 2018 también se obtuvieron por muestreos mensuales con un intervalo de 28 días aproximados. Sin embargo, esta base de datos fue depurada y sólo se usaron aquellos organismos que cumplieran con la condición de tener al menos dos capturas continuas durante el mismo año, quedando sólo con 440 datos de capturas ocurridas bajo este criterio.

A cada captura le correspondía un par de coordenadas geográficas, así, al tener dos puntos en un mapa, fue posible calcular la distancia entre estos puntos (en metros). Se determinó que un movimiento es la distancia métrica que un individuo recorre entre puntos. Para el cálculo de estas distancias se empleó la

ecuación de Haversine (Sinott 1984; Ludwig et al., 2013; Ponti et al., 2019); esta ecuación calcula la distancia mínima (metros) entre dos puntos en una esfera usando la latitud y longitud, así como la curvatura de la Tierra para la obtención de una distancia náutica que fue transformada a metros.

Los datos fueron clasificados de acuerdo a los factores a medir: sexo, ontogenia, estación y año. Los individuos se clasificaron ontogénicamente basados en Hernández-Navarrete (2018). Las crías debían medir menos de 33 mm, los jóvenes <65 mm y adultos  $\geq 65$  mm para los machos y  $\geq 66$  mm en las hembras. Sin embargo, diferentes individuos tuvieron puntos de captura iniciales en condición de cría, seguidos de una captura como joven, por lo que esos movimientos se consideraron como de un joven. Cada estación fue identificada con tres meses, es decir: abril – mayo - junio (primavera), julio – agosto - septiembre (verano), y octubre – noviembre - diciembre (otoño). A pesar de que hacia los trópicos con baja altitud la estacionalidad se determina por las temporadas húmeda y seca, es posible separar estas estaciones por la cantidad de lluvia percibida a la altitud que se encuentra la población de *P. orbiculare*, ya que en otros estudios hechos en phrynosomatidos que habitan lugares altos, como *Sceloporus bicanthalis*, se han acoplado 4 estaciones en función de las características climáticas (Hernández-Gallegos et al., 2002). Cabe señalar que, algunos individuos no tuvieron capturas durante los dos primeros meses que correspondieron a cada estación pero sí en el último y en el primero de la estación siguiente, por lo que ese movimiento se consideró para la estación a la que correspondiera la segunda captura.

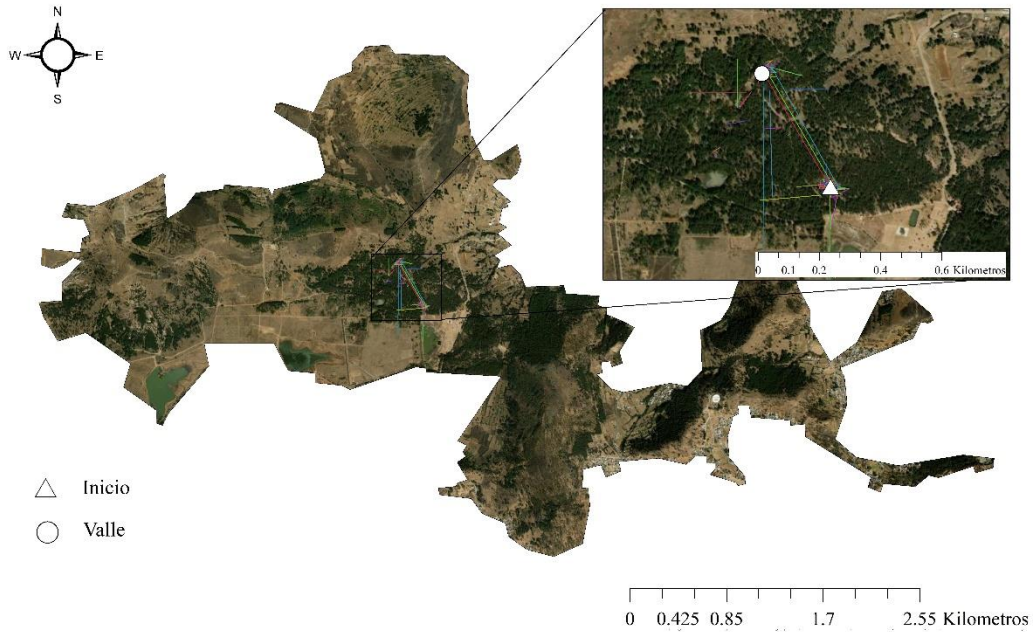


En estudios sobre movimientos, para evaluar las diferencias entre factores cuando se tiene al menos un factor aleatorio, se usa el modelo lineal mixto (Pérez-Pérez et al., 2018); este modelo, es ampliamente usado porque asume que las diferencias entre los sujetos tienen una distribución normal e independiente, además, contempla la autocorrelación temporal entre las estaciones y los años (Hohestein et al., 2017; Pérez-Pérez et al., 2018). Sin embargo, a pesar de tener datos continuos, estos tuvieron una distribución no normal (Kolmogorov-Smirnov  $p < 0.05$ ) aún con la transformación logarítmica de los mismos. Una alternativa no paramétrica son los modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), que permite el uso de datos con diferentes distribuciones y con tendencia no-normal (Bolker et al., 2008; Pérez-Pelea 2018). En este sentido, se evaluaron los efectos de los factores fijos: sexo, estación, ontogenia y año, así como sus interacciones usando un GLMMs, empleando también a los individuos como un factor aleatorio. Los análisis se hicieron con el software SPSS con un alfa de 0.05.

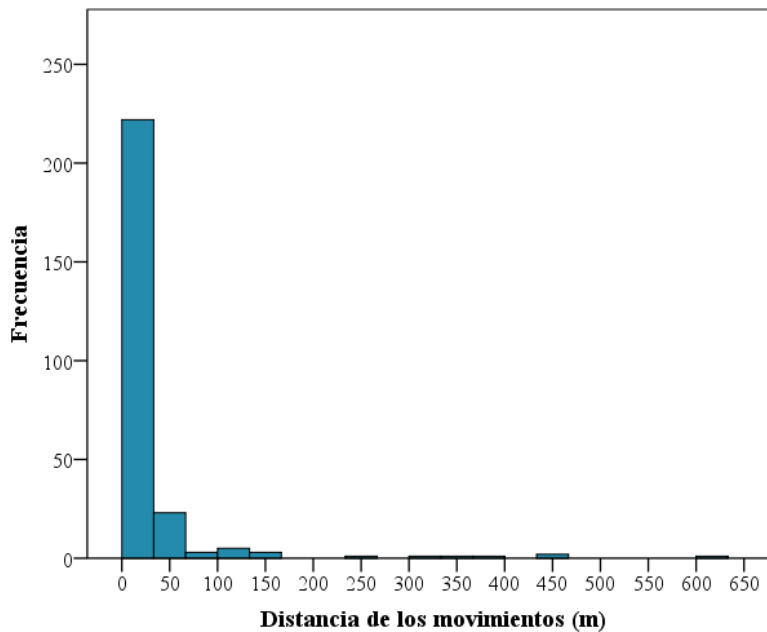
## RESULTADOS

Un total 508 individuos diferentes de *P. orbiculare* fueron capturados y monitoreados durante los 4 años de muestreo, sin embargo, sólo 154 organismos tuvieron más de una captura continua. De estos 154 organismos, 88 fueron hembras y 66 machos. Cada individuo fue capturado  $2.6 \pm 0.1$  veces en promedio (intervalo de 2 a 6 capturas por individuo) cada  $29.7 \pm 1.4$  días. El 67.5% de todos los individuos sólo tuvieron 2 capturas (104 individuos), el 16.9% de los individuos tuvo 3 capturas (26 individuos), el 10.4% de estos tuvieron hasta 4 capturas continuas (16 individuos), el 3.3% tuvo 5 capturas (5 individuos) y sólo el 1.9% de los individuos tuvo hasta 6 capturas continuas (3 individuos).

Un total de 263 movimientos fueron obtenidos de los 154 individuos (Figura 5). La distancia media por movimiento en la población fue de  $29.4 \pm 4.2$  metros (0 – 620.4 m); los valores 0 se utilizaron a pesar de no representar un movimiento, dado que correspondían al menos a dos capturas precedidas por una más o la ubicación inicial del movimiento con 0 distancia, coincidía con el final de un movimiento y la ubicación final de dicho valor correspondía a una inicial de otro movimiento para un mismo organismo. El 93.2% de las distancias fue menor a 64 metros (245 distancias) y sólo el 6.8 % de las distancias calculadas fue mayor a 67 metros (18 distancias; Figura 6).



**Figura 5.** Mapa del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, donde, se denota en líneas de colores los 263 movimientos lineales de la población de *Phrynosoma orbiculare*; además, en la leyenda se enuncian los principales puntos de muestreo dentro del parque.



**Figura 6.** Histograma de frecuencias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México.

### **Análisis sexual**

164 movimientos fueron registrados para las hembras con un promedio de distancias medidas de  $29.9 \pm 5.8$  metros (0 – 620.4 m), mientras que 99 movimientos fueron registrados para los machos con una media de distancia de  $28.6 \pm 6.1$  metros (0 – 394.2 m).

De acuerdo al GLMM, no existen diferencias significativas entre las distancias recorridas entre sexos ( $gl = 1$ ;  $F = 1.314$ ;  $p = 0.25$ ), ni en sus interacciones (Cuadro 1).

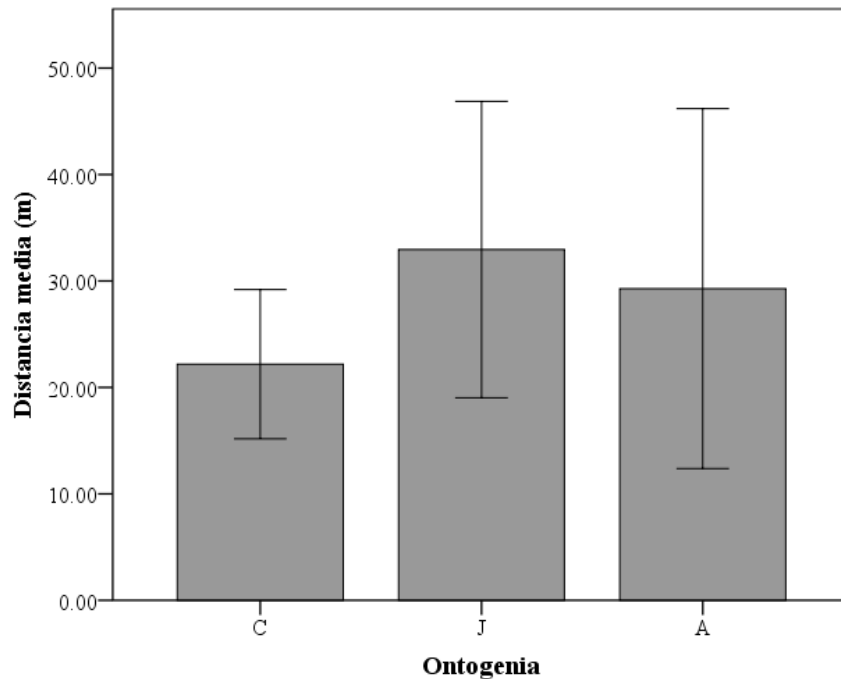
**Cuadro 1.** Resultados del modelo lineal generalizado mixto para las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, con el sexo, ontogenia, estación y año como factores fijos.

<b>Factor</b>	<b>gl</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<b>Sexo</b>	1	1.314	0.25
<b>Estación</b>	2	13.535	<b>&lt; 0.05</b>
<b>Ontogenia</b>	2	7.556	<b>&lt; 0.05</b>
<b>Año</b>	3	1.944	0.12
<b>Sexo*Estación</b>	2	2.072	0.12
<b>Sexo*Ontogenia</b>	2	1.836	0.16
<b>Sexo*Año</b>	3	0.669	0.57
<b>Estación*Ontogenia</b>	3	7.707	<b>&lt; 0.05</b>
<b>Estación*Año</b>	6	2.324	<b>&lt; 0.05</b>
<b>Ontogenia*Año</b>	6	8.919	<b>&lt; 0.05</b>

<b>Sexo*Estación*Ontogenia</b>	3	2.117	0.09
<b>Sexo*Estación*Año</b>	6	1.434	0.20
<b>Estación*Ontogenia*Año</b>	8	7.787	<b>&lt; 0.05</b>
<b>Sexo*Estación*Ontogenia*Año</b>	1	2.947	0.08

### ***Análisis ontogenético***

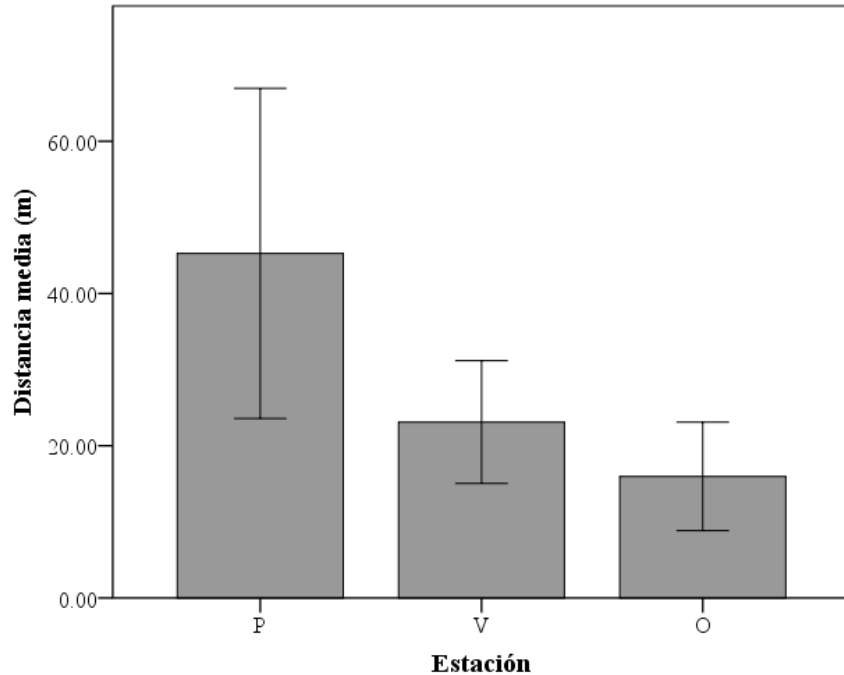
Las crías tuvieron un LHC promedio de  $33.9 \pm 0.3$  mm, registrándose 68 movimientos para estas con una distancia media de  $21.2 \pm 3.5$  metros (0 – 166.0 m). El LHC de los jóvenes fue de  $44.7 \pm 0.6$  mm, con 142 movimientos registrados y una media de la distancia por movimiento de  $32.9 \pm 7.0$  metros (0 – 620.4 m). Mientras que para los adultos el LHC fue de  $78.7 \pm 1.1$  mm, con una media de distancias para 53 movimientos de  $29.3 \pm 8.4$  metros (0 – 439.1 m). En este sentido las distancias de los movimientos de los jóvenes son más grandes que las distancias de crías y adultos. A nivel ontogenético, existen diferencias significativas entre las distancias recorridas por cada nivel de factor ( $F = 7.556$ ;  $p < 0.05$ ; Figura 7), así como con sus interacciones (Tabla 1).



**Figura 7.** Comparación de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función del factor ontogenético. C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos.

### **Análisis estacional**

A nivel estacional, los movimientos tuvieron diferencias significativas en las distancias calculadas ( $F = 13.535$ ;  $p < 0.05$ ; Figura 8) incluso en su interacción anual y ontogenética (Tabla 1). Se registraron 85 movimientos para primavera con una distancia media de  $45.3 \pm 10.9$  metros (0 – 620.4 m), 147 movimientos para verano cuya media fue de  $23.1 \pm 4.1$  metros (0 – 397.2 m) y 31 movimientos en otoño en un intervalo de 0 a 95.7 metros y una media de  $15.9 \pm 3.5$  metros. Las distancias por movimiento durante primavera fueron más grandes respecto a las otras estaciones. No hubo registros de movimientos para el invierno dada la baja actividad de los organismos durante este periodo.



**Figura 8.** Comparación de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función del factor estacional. P) Primavera, V) Verano y O) Otoño.

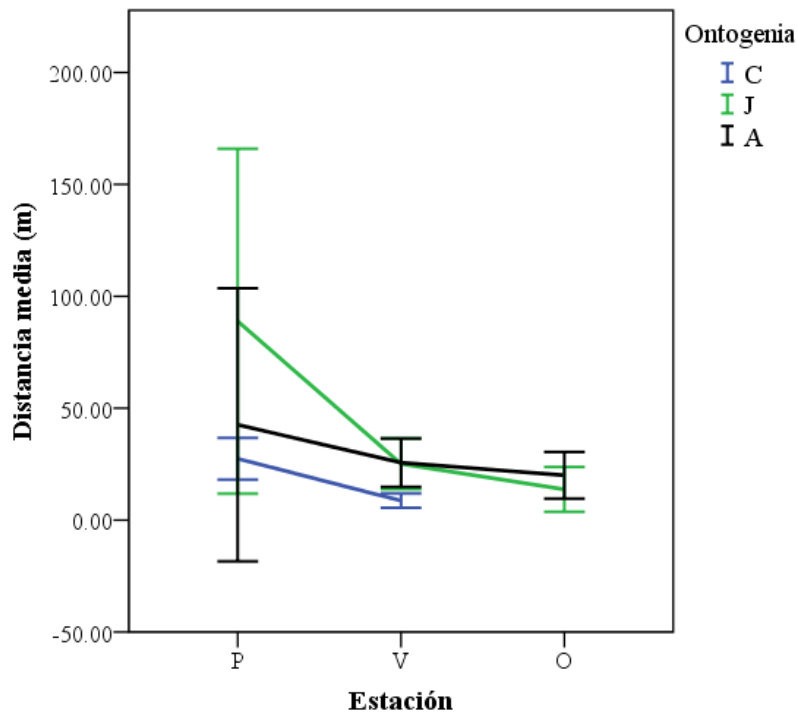
### **Análisis anual**

De los 263 movimientos totales, se registraron 111 movimientos para el año 2016 con una media de  $29.6 \pm 5.2$  metros por movimiento (0 – 439.1 m), 45 movimientos en 2017 con una distancia de  $37.9 \pm 14.1$  metros (0 – 620.4 m), 62 correspondieron al año 2018 donde se movieron en promedio una distancia de  $31.1 \pm 10.1$  metros (0 – 447.3 m) y 45 movimientos para 2019 con una media de distancia por movimiento de  $18.09 \pm 7.6$  metros (0 – 345.8 m). Sin embargo, para el factor anual, no se encontraron diferencias significativas ( $gl = 3$ ;  $F = 1.944$ ;  $p = 0.12$ ) en las distancias por movimiento.

## Interacciones

Sólo se registraron efectos significativos en las interacciones ontogenia\*estación, ontogenia\*año, estación\*año y ontogenia\*estación\*año (Tabla 1).

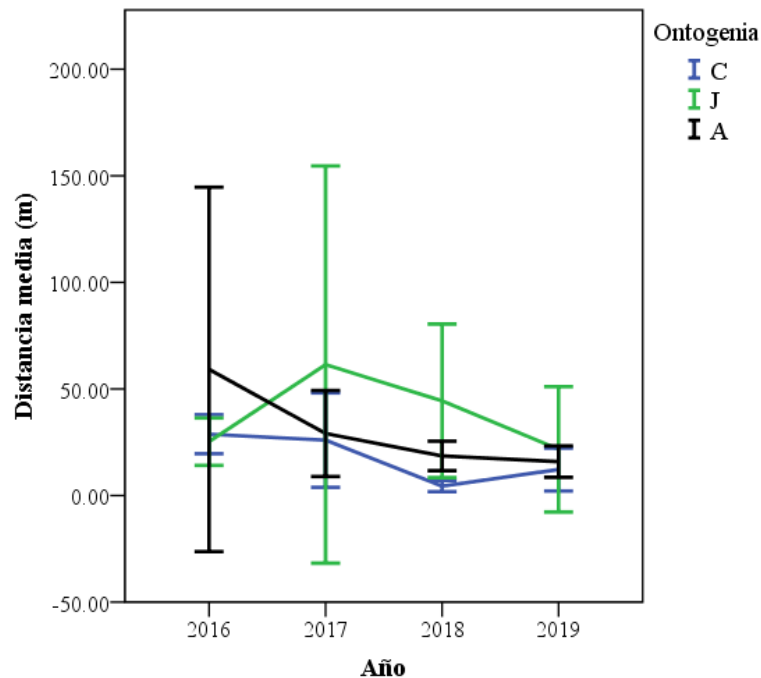
**Ontogenia\*Estación:** Durante la primavera, son los jóvenes quienes se mueven distancias más largas ( $88.8 \pm 36.9$  m) en comparación con las crías ( $27.4 \pm 4.6$  m) y los adultos ( $42.5 \pm 28.4$  m). Además, existe una disminución en las distancias recorridas por cada categoría ontogenética conforme pasan las estaciones (Figura 9). No se registraron movimientos para las crías durante el otoño dada la tasa rápida de crecimiento de la población.



**Figura 9.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia y la estación. Donde P) Primavera, V) Verano, O) Otoño, C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos.



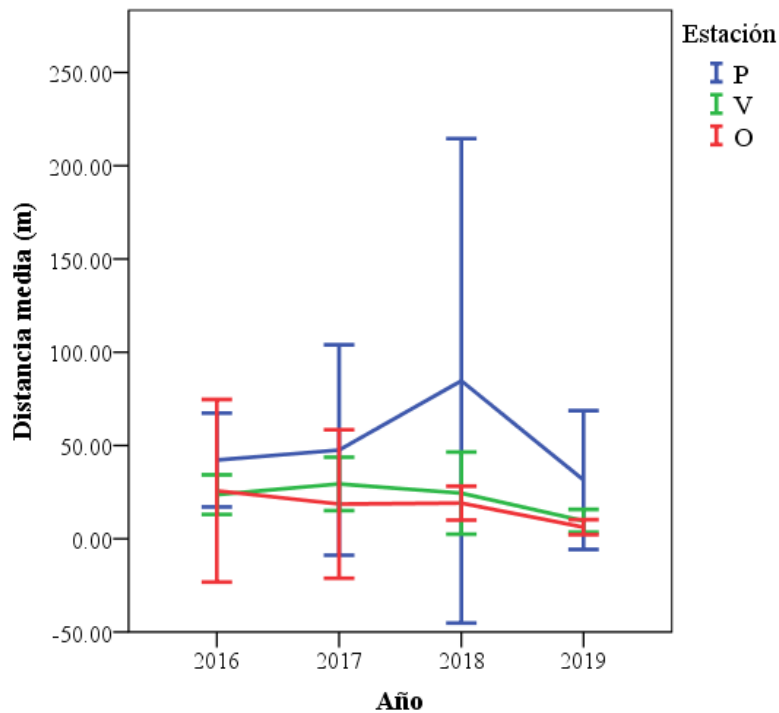
*Ontogenia*\*Año: Los movimientos anuales por ontogenia fueron variables durante los 4 años de muestreo (Figura 10). Los adultos, al igual que las crías disminuyeron las distancias recorridas de 2016 a 2019, mientras que los jóvenes aumentaron considerablemente las distancias por movimiento de 2016 ( $25.2 \pm 5.5$  m) a 2017 ( $61.4 \pm 43.21$ ), registrándose en este último la distancia más grande (620.4 m). Sin embargo, siguieron el mismo patrón que las crías y los adultos hacia el 2018 y 2019.



**Figura 10.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia y año. Donde C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos.

*Estación*\*Año: Primavera fue la estación que en los 4 años presenta medias más grandes. La media más alta de la distancia de los movimientos se registró en primavera de 2018 ( $84.7 \pm 54.9$  m). Las distancias de los movimientos para verano

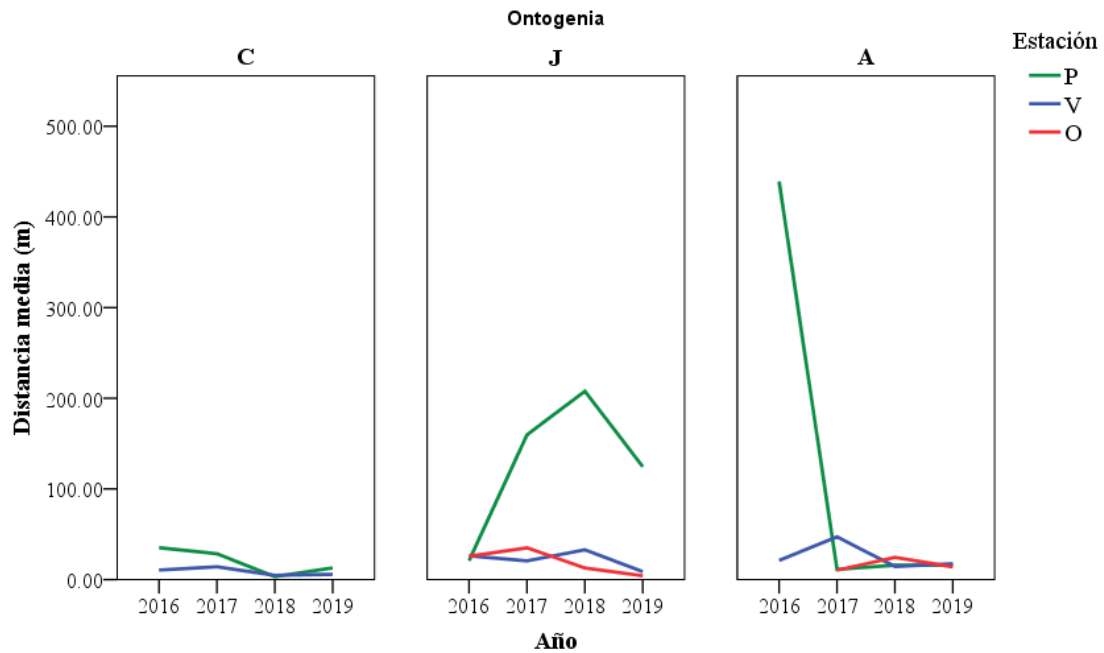
aumentaron de 2016 ( $23.6 \pm 5.3$  m) a 2017 ( $29.4 \pm 6.8$  m) y disminuyeron hacia los años siguientes; de manera similar, las distancias registradas para otoño disminuyeron gradualmente de 2016 ( $25.7 \pm 17.6$  m) a 2019 ( $6.2 \pm 1.8$  m; Figura 11).



**Figura 11.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, en función de la interacción entre la estación y el año. Donde P) Primavera, V) Verano y O) Otoño.

*Ontogenia\*Estación\*Año:* La media de la distancia por movimiento en las crías durante primavera y verano fue similar durante los 4 años de muestreo. No así con los datos obtenidos para los jóvenes, quienes para la primavera de 2018 mostraron un aumento en la media de las distancias por movimiento registrado que disminuyó hacia 2019, manteniéndose similares en verano y otoño durante los 4 años.

En los organismos adultos, hubo un solo registro para la primavera de 2016 con una distancia de 439.1 metros. Sin embargo, las medias de las distancias de los movimientos para la misma estación en los siguientes años (2017 – 2019) se mantuvieron por debajo de los 16 metros. No obstante, las medias de las distancias para verano y otoño fueron similares durante los 4 años (Figura 12).



**Figura 12.** Medias de las distancias de los movimientos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México en función de la interacción entre la ontogenia, estación y el año. Donde P) Primavera, V) Verano, O) Otoño, C) Crías, J) Jóvenes y A) Adultos

## DISCUSIÓN

### *Poblacional*

Los individuos de *P. orbiculare* fueron capturados en su mayoría en claros solares dentro del PESM, donde, según Gómez-Benitez et al. (2021) son zonas de alta ocurrencia para la especie; cabe destacar que en estas zonas, la vegetación está representada en su mayoría por pastos y macoyos, donde se notó la presencia de hormigueros y presas potenciales para la especie. En general, el movimiento de las lagartijas depende en gran medida de la alimentación; las especies de lagartijas herbívoras como *Iguana iguana*, tienen ámbitos hogareños reducidos y como consecuencia movimientos donde recorren distancias cortas, las lagartijas carnívoras como el *Varanus komodensis* o *Heloderma horridum* y *H. suspectum*, por su parte, recorren distancias grandes que les permiten tener ámbitos hogareños amplios que les otorguen recursos (Pough et al., 2014; Ariano-Sánchez et al., 2020). Por otro lado, muchas de las especies de lagartijas de tamaño pequeño (*Moloch horridus*) son insectívoras o se han especializado en el consumo de un cierto tipo de invertebrado, por lo que emplean movimientos cortos dado que existe una estabilidad constante de los recursos que utilizan dentro del hábitat en el que se encuentran (Pough et al., 2014).

La media (29.7 m) de las distancias recorridas mensualmente en los movimientos de la población de *P. orbiculare* en el PESM sugiere que, estos son relativamente cortos en comparación con aquellas lagartijas de mayor tamaño y con diferentes requerimientos alimenticios, donde el 93.2% de las distancias registradas están por debajo de 67 metros. Aunque anualmente, no hubo una diferencia significativa entre los años de muestro, hubo una variación en las distancias medias

de los movimientos recorridos por la población de *P. orbiculare* analizada, donde, una media las distancia recorridas nos resulta en 29.17 metros por año. Esta media de las distancias anuales por movimiento son similares a las registradas para *P. solare*. Lowe (1954) registró que *P. solare* se movió en promedio 20.5 m en un lapso de 2 años, por su lado, Parker (1971) registró que esta misma especie puede, en 1 año, moverse en promedio 36.1 m. En *P. cornutum* se ha registrado que puede moverse de 36.5 m a 46.8 m diarios (Stark et al., 2005; Fair y Henke, 1999; Whitford y Bryant, 1979). Wone y Beauchamp (2003) registraron que *P. mcalli* se mueve en promedio 70.1 m en un lapso de dos años. Dumas (1964) registró que *P. douglassii* se movió 155 metros en promedio en un periodo de 2 años; en este mismo periodo registró distancias máximas de movimiento de 820, 850 y 900 metros para *P. platyrhinos*. Tanner y Krogh (1973) observaron que *P. platyrhinos* puede moverse hasta 231 metros en un día.

Los individuos de las especies dentro del género *Phrynosoma* son considerados depredadores pasivos (Sherbrooke, 2003). Como una de sus características, este tipo de depredadores no necesita moverse grandes distancias para encontrar su alimento, lo que implica un gasto energético menor en comparación con aquellos depredadores activos (Brown y Nagy, 2007). Además, la dieta de estos organismos ha llegado a especializarse en el consumo de hormigas (Sherbrooke, 2003). En *P. solare*, *P. cornutum* y *P. mcalli*, los movimientos son cortos y responden en gran medida a la disponibilidad del alimento, dado que se observó que los individuos se movían hacia los hormigueros o caminos hechos por las mismas hormigas (Lowe, 1954; Parker, 1971, Fair y Henke, 1999; Wone y Beauchamp, 2003; Stark et al., 2005; Vitt y Caldwell, 2014).

Dada la influencia de la dieta sobre los movimientos registrados en otras especies dentro del género *Phrynosoma* y los estudios previos referentes a la dieta de la población de *P. orbiculare* dentro del PESM, donde se registró que el 91.2% de su alimentación está compuesta por hormigas (Rojas-Hernández, 2018), es posible que la limitación en las distancias por movimiento recorridas por la población analizada esté dirigida en gran medida por la estabilidad de este recurso. Dentro del PESM la homogeneidad de la cobertura vegetal del micro-hábitat donde se encuentra principalmente *P. orbiculare* permite esta estabilidad y escasa variación en el consumo de su presa principal.

### **Comparación por sexo**

No se encontraron diferencias significativas entre las distancias de los movimientos de los sexos, ni en su interacción con la ontogenia, la estación y el año, en la población analizada de *P. orbiculare*. Diferente a la población de *P. orbiculare* del PESM, en otras especies, como *P. cornutum*, *P. solare* y *P. mcalli*, los machos son quienes se mueven distancias más grandes (Baharav, 1975; Wone y Beauchamp, 2003; Stark et al., 2005). Estas diferencias dependen de la estación y la edad. En *P. cornutum* los movimientos de los machos son más grandes durante la temporada reproductiva debido a que al recorrer distancias más grandes, amplían su ámbito hogareño y aumentan la probabilidad de reproducirse con más hembras (Stark et al., 2005); en *P. solare* cuando ambos sexos son jóvenes, tienden a moverse lo mismo pero son diferentes cuando son adultos (Baharav, 1975).

Respecto a los movimientos entre sexos se han planteado cuatro hipótesis por las cuales se pueden asumir diferencias: 1) cuando los machos buscan pareja,

tienden a moverse más que las hembras, 2) los machos pueden moverse más para incrementar la cantidad de cópulas, 3) cuando existen nichos tróficos similares, los movimientos son iguales en ambos sexos y 4) las hembras pueden aumentar las distancias de los movimientos en temporada de anidación/alumbramiento (Doody, 2002). Comúnmente los machos de las diferentes especies de lagartijas establecen territorios mediante la defensa de áreas que son invadidas por otros machos (Sherbrooke, 2003). En el género *Phrynosoma* no se tiene una conducta de defensa de territorios por parte de los machos, en su lugar, establecen áreas bien definidas, que pueden sobreponerse e incluso cambiar estacionalmente y, en las cuales los organismos pueden adquirir recursos que les permitan sobrevivir y reproducirse (Sherbrooke, 2003; Hernández-Gallegos et al., 2015); además este género es diferente respecto a otros vertebrados porque se ha identificado que las hembras son más grandes (Zamudio, 1998; Sherbrooke, 2003). En *P. orbiculare* del PESM, no existe una conducta de territorialidad dado que las áreas ocupadas por los machos son, en su mayoría, pequeñas y se solapan entre sí (Martínez-Nova, 2019).

En este sentido y a pesar de la existencia de diferencias en las distancias de los movimientos registrados para otras especies dentro del género, donde son los machos quienes se mueven más que las hembras, los movimientos de la población analizada de *P. orbiculare* no difieren aunque exista un dimorfismo sexual donde las hembras son más grandes que los machos (Hernández-Navarrete, 2018). Incluso, no existe diferencia entre la interacción sexo\*estación, a pesar de que primavera es la temporada donde las hembras dan a luz a la progenie y de manera poblacional es la temporada donde se registraron las distancias más grandes y, en temporada

reproductiva (verano-otoño; Hernández-Hernández, 2020) donde hipotéticamente los machos tendrían que moverse más que las hembras.

Además, entre individuos de diferente sexo en diferentes estados ontogenéticos, tampoco hay diferencias en las distancias por movimiento, como se registró para *P. solare* (Baharav, 1975). Sin embargo, esta similitud en las distancias recorridas por movimiento entre sexos puede estar cumpliendo con la hipótesis de los nichos tróficos similares, dado que se conoce que la dieta sexual de la población es similar, ya que ambos consumen las mismas categorías de presa y dependen en gran medida del consumo de hormigas (Rojas-Hernández, 2018).

### ***Comparación Ontogenética***

Los movimientos ontogenéticos de la población analizada de *P. orbiculare*, son diferentes. Los jóvenes son quienes recorren distancias más grandes. Así también, estos recorren siempre distancias más grandes durante la primavera aunque estas distancias tuvieron una variación entre 2016 y 2019. A diferencia, en *P. solare*, la distancia de los movimientos es mayor en los adultos; estas diferencias ontogenéticas, se deben principalmente al establecimiento de lugares con recursos suficientes, por parte de los jóvenes, que les permitan cumplir con todas y cada una de sus necesidades esenciales y en adultos, por el establecimiento de áreas más amplias que les permitan un mayor éxito reproductor (en el caso de los machos) y de las hembras, para encontrar sitios buenos para tener a sus crías (Baharav, 1975). Incluso, los movimientos de las crías no son tan grandes dado que se encuentran por lo regular cercanas a los sitios de nacimiento (Baharav, 1975).



Las variaciones intra-específicas en el uso del hábitat puede deberse a diversos factores, tales como las conductas sociales, la alimentación, el riesgo de ser depredado y diferentes cuestiones fisiológicas (Eifler et al., 2007). Gómez-Benitez (2020) menciona que los horarios de actividad de *P. orbiculare* en el PESM, difieren entre clases de edad; también, que los jóvenes y las crías no se exponen de manera significativa a temperaturas muy elevadas para evitar sobrecalentarse. Sin embargo, es durante la primavera donde se registran las temperaturas ambientales más altas durante los 4 años de muestreo y donde, los jóvenes recorren las distancias más largas. Muchos de los jóvenes capturados durante primavera provienen de crías que se capturaron durante la temporada primavera-verano del año anterior y tuvieron un periodo de dormancia (Gómez-Benitez, 2020); probablemente la baja cantidad de jóvenes capturados durante primavera de 2016 sea la razón por la cual el promedio de las distancias de los movimientos registrados durante esa estación y año sea menor con respecto a los otros años.

Los patrones de dispersión permiten a los animales encontrar lugares adecuados y establecer centros de actividad que les permita sobrevivir (Breed y Moore, 2016). La diferencia en los movimientos y la tendencia a que los jóvenes se muevan más que las crías y adultos, se debe probablemente a la necesidad de establecer centros de actividad bien definidos. Así también es posible que los movimientos de los adultos no sean tan grandes dado que ya tienen establecidas las áreas donde llevan a cabo todas sus actividades. Inversamente, al menos en *P. solare*, Baharav (1975) menciona que los movimientos de los adultos son más amplios debido a que no tienen bien establecidos sus ámbitos hogareños.

### **Comparación Estacional-Anual**

En la población de *P. orbiculare* analizada, la estacionalidad tiene un efecto sobre las distancias de los movimientos. Es durante el comienzo de la temporada de lluvias (primavera) donde se presentan las distancias más grandes de los movimientos durante los 4 años de muestreo, disminuyendo siempre hacia el inicio de la sequía (otoño). Similarmente, en *P. solare*, los movimientos son más grandes durante la primavera y disminuyen hacia el verano y otoño (Baharav, 1975). Fair y Henke (1999) asumen que en *P. cornutum* los ámbitos hogareños disminuyen conforme avanza la primavera. De manera inversa, en *P. mcalli* durante la primavera los movimientos son más cortos y en otoño, pueden llegar a desplazarse más en cada movimiento (Wone y Beauchamp, 2003).

Dentro de los factores extrínsecos con más efecto en los movimientos de las especies, la estacionalidad es uno de los principales (Pérez-Pérez et al., 2018; Ariano-Sánchez et al., 2020). Esta puede modificar la disponibilidad de recursos e incluso marcar puntos críticos en el ciclo reproductor de las especies. En este sentido, para muchas lagartijas, la primavera es la temporada donde se lleva a cabo la reproducción, sin embargo, en algunas especies el género *Phrynosoma* se da durante el otoño (Sherbrooke, 2003). En *P. solare* y *P. mcalli*, los movimientos registrados para la primavera responden a la temporada reproductiva y los de otoño al inicio de la temporada de dormancia (Baharav, 1975; Wone y Beauchamp, 2003). Durante el periodo que corresponde a la primavera es donde se registraron las temperaturas ambientales más altas en el PESM (Figura 3) y las distancias de los movimientos más grandes en la población de *P. orbiculare* analizada, que bien no puede coincidir con la temporada reproductiva ya que en esta especie, la temporada

reproductiva se da durante el verano y el otoño (Hernández-Hernández, 2020), pero sí, pueden darse grandes distancias en los movimientos por el efecto de los jóvenes por establecer áreas bien definidas, además de la búsqueda de sitios adecuados de termorregulación y de alumbramiento. Durante primavera de 2018, se registraron las temperaturas ambientales y las precipitaciones más altas de todo el muestreo, afectando también en un sentido los movimientos registrados para este año en cada categoría ontogenética y cada nivel estacional.

En *P. solare* los movimientos grandes durante la temporada reproductiva le permite tener acceso a más hembras, inversamente, los movimientos de *P. mcalli* durante este mismo periodo le da la oportunidad de tener a sus parejas reproductivas relativamente más cerca (Baharav, 1975; Wone y Beauchamp, 2003). Es posible que la disminución de los movimientos de *P. orbiculare* en el PESM hacia el verano-otoño se deba, en parte, a la temporada reproductiva que, como sucede en *P. mcalli*, les permita tener más cerca a sus parejas reproductivas, así también al aumento de la precipitación en el sitio de muestreo y al incremento la diversidad de presas disponibles para la población. En otoño, además, el inicio de la dormancia puede también estar provocando que los movimientos sean más cortos, como sucede con *P. solare*. Gómez-Benitez (2020) también menciona que los jóvenes hacia esta temporada no utilizan sitios donde haya incidencia de temperaturas altas a pesar de tratarse de una temporada con temperaturas bajas.

Estacionalmente se puede observar un patrón bien definido en la disminución de las distancias por movimiento de *P. orbiculare* en el PESM. Así también, este patrón se ve repetido en la ontogenia por estación, donde siempre son los jóvenes

quienes se desplazan más y anualmente, en la mayoría de los años, es durante la primavera donde se registran los movimientos más grandes de toda la población.

A pesar del poco conocimiento que se tiene sobre la ecología de *Phrynosoma orbiculare*, los patrones de movimiento espacio-temporales son esenciales para conocer quién y en qué momento la población de esta especie puede llegar a cubrir distancias más grandes dentro del hábitat en el que se encuentra. Este estudio, en conjunto con otros estudios hechos para la misma población de *P. orbiculare*, puede ser fundamental para el establecimiento y creación de planes y áreas de conservación y preservación que consideren todos y cada uno de los aspectos ecológicos conocidos para la especie.

## CONCLUSIONES

- Los patrones de movimiento de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos varían y se relacionan con la ontogenia y la estacionalidad.
- Ontogenéticamente, son los jóvenes quienes tienen patrones de movimiento más amplios en comparación con las crías y los adultos. Son los jóvenes quienes tienen patrones de movimiento más amplios durante la primavera en el periodo de 2017 a 2019.
- Estacionalmente es durante la primavera donde las distancias de los movimientos registrados son más grandes para toda la población.
- *P. orbiculare* reduce las distancias de los movimientos hacia el verano y otoño a pesar de encontrarse dentro del periodo reproductor.

## REFERENCIAS

- Ariano-Sánchez, D., Mortensen, R. M., Reinhardt, S., y Rosell, F. (2020). Escaping drought: Seasonality effects on home range, movement patterns and habitat selection of the Guatemalan Beaded Lizard. *Global Ecology and Conservation*, 23: e01178.
- Baharav, D. (1975). Movement of the Horned Lizard *Phrynosoma solare*. *Copeia*, 4: 649–657.
- Bolker, B., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. y White, J.S. (2008). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24: 127–135.
- Borges-Landáez, P. A., y Shine, R. (2003). Influence of Toe-Clipping on Running Speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian Scincid Lizard. *Journal of Herpetology*, 37: 592–595.
- Breed, M. y Moore, J. (2016). *Animal Behavior*. 2a edición. Academic Press. Oxford, UK.
- Brown, T. K., y Nagy, K. A. (2007). Lizard energetics and the sit-and-wait vs. wide-foraging paradigm. En *Lizard Ecology*: 120–140.
- Bryson, R. García-Vázquez, U. O. y Riddle, B. (2012). Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 87–96.

- CONABIO. (2015). Áreas Naturales Protegidas Estatales, Municipales, Ejidales y Privadas de México 2015. En línea: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Doody, J. S., Young, J. E., y Georges, A. (2002). Sex differences in Activity and Movements in the Pig-Nosed Turtle, *Carettochelys insculpta*, in the Wet-Dry Tropics of Australia. *Copeia*, 1: 93–103.
- Dumas, P. (1964). Species-pair allopatry in the genera *Rana* and *Phrynosoma*. *Ecology*, 45: 178–181.
- Eifler, D. A., Eifler, M. A., y Eifler, E. N. (2007). Habitat use and movement patterns in the graceful crag lizard, *Pseudocordylus capensis*. *African Zoology*, 42(2): 152–157.
- Fair, S. y Henke, S. (1999). Movements, Home Ranges, and Survival of Texas Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum*). *Journal of Herpetology*, 33: 517–525.
- GBIF Secretariat. (2019). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei>.
- Gobierno del Estado de México. (2013). Resumen ejecutivo del programa de conservación y manejo del Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México. *Gaceta de Gobierno* 45: 1–32.
- Gómez-Benitez, A. (2020). Temporada reproductora y patrones de actividad espacio-temporales de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de México: México.
- Gómez-Benitez, A., Mastachi, C., Velázquez-Rodríguez, A., Rheubert, J. y Hernandez-Gallegos, O. (2021). Spatial-Temporal Activity Patterns of the

Mexican Plateau Horned Lizard in a Natural Protected Area. *South American Journal of Herpetology*, 55: 271–278.

- Gómez-Benitez, A., Sherbrooke, W. C., Granados-González, G., Suárez-Varón, G., Pérez-Pérez, A., López-Moreno, A. E. y Hernández-Gallegos, O. (2021). Blood-Squirt occurrence in the Mexican Plateau Horned Lizard (*Phrynosoma orbiculare*). *The Southwestern Naturalist*, 65 (1).
- Gudmunsson, J., Laube, P. y Wolle, T. (2008). *Movement Patterns in Spatio-temporal Data*. Springer, Boston, MA. En línea: [https://doi.org/10.1007/978-0-387-35973-1\\_823](https://doi.org/10.1007/978-0-387-35973-1_823).
- Hernández-Gallegos, O., López-Moreno, A. E., Méndez-Sánchez, J. F., Rheubert, J. L. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2015). Ámbito hogareño de *Aspidoscelis cozumela* (Squamata, Teiidae): una lagartija partenogenética microendémica de Isla Cozumel, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(3): 771–781.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F. R., Villagrán-Santa Cruz, M. y Andrews, R. M. (2002). Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: Phrynosomatidae) from high elevation habitat of central Mexico. *Herpetologica*, 58(4): 415–421.
- Hernández-Hernández, L. 2020. Ciclo reproductor de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata, Phrynosomatidae): una visión hormonal. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de México: México.



- Hernandez-Navarrete, D. (2018). Edad y crecimiento corporal de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México: México.
- Hohenstein, S., Matuschek, H. y Kliegl, R. (2017). Linked linear mixed models: A joint analysis of fixation locations and fixation durations in natural reading. *Psychonomic Bulletin and Review*, 24: 637–651.
- INEGI. (2021). División política estatal, 1:250000. En línea: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>
- Lahti, M. E., Beck, D. D., y Cottrell, T. R. (2010). Ecology of the Pygmy Short-Horned Lizard [*Phrynosoma* (Tapaja) *douglasii*] in Washington. *Northwestern Naturalist*, 91: 134–144.
- Leaché, A. y Linkem, C. (2015). Phylogenomics of Horned Lizards (Genus: *Phrynosoma*) Using Targeted Sequence Capture Data. *Copeia*, 103: 586–594.
- Lowe Jr. C. (1954). Normal Field movements and growth rates marked regal horned lizards (*Phrynosoma solare*). *Ecology*, 35: 420–421.
- Ludwig, G., Sinsch, U. y Pelster, B. (2013). Migratory behavior during autumn and hibernation site selection in common frogs (*Rana temporaria*) at high altitude. *Herpetological Journal*, 23: 121–124.
- Martin, A. (2020). Reptilian Activity, Movements and Spatial Ecology within the Oak Openings Region. Tesis de doctorado en filosofía. Bowling Green State University, Biological Sciences.
- Martínez-Nova, N. (2019). Uso de hábitat y ámbito hogareño de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos,

Estado de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México: México.


- Méndez-de la Cruz, F., Hernández-Gallegos, O. y Rodríguez-Romero, F., (2003). *Phrynosoma orbiculare*: Elaboración de fichas de 5 especies de lacertilios: PROY-NOM-059ECOL-2000. UNAM-CONABIO, México.
- Moeller, B. A., Hellgren, E. C., Ruthven, D. C., Kazmaier, R. T., y Synatzske, D. R. (2005). Temporal Differences in Activity Patterns of Male and Female Texas Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum*) in Southern Texas. *Journal of Herpetology*, 39: 336–339.
- Munger, J. C. (1984). Home ranges of horned lizards (*Phrynosoma*): circumscribed and exclusive? *Oecologia*, 62: 351–360.
- Newbold, T. A. S., y MacMahon, J. A. (2014). Determinants of Habitat Selection by Desert Horned Lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): The Importance of Abiotic Factors Associated with Vegetation Structure. *Journal of Herpetology*, 48: 306–316.
- Newbold, T. A. S., y MacMahon, J. A. (2014). Determinants of Habitat Selection by Desert Horned Lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): The Importance of Abiotic Factors Associated with Vegetation Structure. *Journal of Herpetology*, 48: 306–316.
- Olvera-Vizcaíno, D. (2018). Gobernanza ambiental en el Parque Estatal Sierra Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Planeación Urbana y Regional. Universidad Autónoma del Estado de México: México.
- Parker, W. S. (1971). Ecological observations on the regal horned lizard (*Phrynosoma solare*) in Arizona. *Herpetologica*, 27: 333–338.

- Paulissen, M. A., y Meyer, H. A. (2000). The Effect of Toe-Clipping on the Gecko *Hemidactylus turcicus*. *Journal of Herpetology*, 34: 282–285.
- 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*. Presentado en: XIV Reunión Nacional de Herpetología, Nayarit, México
- Pérez-Pelea, L. (2018). ¿Cómo proceder ante el incumplimiento de las premisas de los métodos paramétricos? O ¿cómo trabajar con variables biológicas no normales? *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 39: 1–12.
- Pérez-Pérez, A., López-Moreno, A. E., Suárez-Rodríguez, O., Rheubert, J. L., y Hernández-Gallegos, O. (2017). How far do adult turtles move? Home range and dispersal of *Kinosternon integrum*. *Ecology and Evolution*, 7(20): 8220–8231.
- Pianka, E., y Parker, W. S. (1975). Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 1: 141–162.
- Ponti, R., Arcones, A., Ferrer, X. y Vieites, D. (2019). Seasonal climatic niches diverge in migratory birds. *International Journal of Avian Science*, 162: 318–330.
- Pough, F., Andrews, R., Crump, M., Savitzky, A., Wells, K. y Brandley, M. (2014). *Herpetology*. 4a edición. Sinauer Associates, USA.
- Rojas-Hernández, U. (2018). Tesis de Licenciatura. Dieta de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en una población del Estado de México. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma del Estado de México: México.

- SEMARNAT. (2010). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. México.
- Sherbrooke, W. C. (2003). Introduction to Horned Lizards of North America. University of California Press, California.
- Sinott, R. W. (1984). Virtues of the Haversine. *Sky and Telescope*, 68: 158.
- Stark, R., Fox, S. y Leslie Jr. D. (2005). Male Texas Horned Lizards Increase Daily Movements and Area Covered in Spring: A Mate Searching Strategy? *Journal of Herpetology*, 39: 169–173.
- Suárez-Rodríguez, O. (2014). Tasa de adquisición de temperatura por medio de diferentes modos de transmisión y su relación con la forma del cuerpo en la lagartija *Phrynosoma orbiculare*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México: México.
- Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Chávez-Siles, F., Pérez-Arriaga, F., Andrade-Soto, G., Aguilar-Isaac, L., Sherbrooke, W. C. y Hernández-Gallegos, O. (2018). Masa relativa de la camada en *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 282–289.
- Swift, D. G., y Portnoy, D. S. (2020). Identification and Delineation of Essential Habitat for Elasmobranchs in Estuaries on the Texas Coast. *Estuaries and Coasts*: doi:10.1007/s12237-020-00797-y.
- Tanner, W. y Krogh, J. (1973). Ecology of *Phrynosoma platyrhinos* at the Nevada test site, Nye County, Nevada. *Herpetologica*, 29: 327–342.

- Tinkle, D. W. (1967). The Life and Demography of the Side-Blotched Lizard, *Uta stansburiana*. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology.
- Vitt, L. y Caldwell, J. (2014). Herpetology: An introductory biology of Amphibians and Reptiles. 4ª edición. Academic Press.
- Whitford, W. G. y Bryant, M. (1979). Behavior of a predator and its prey: the horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) and harvester ants (*Pogonomyrmex spp.*). *Ecology*, 60: 686–694.
- Wilson, L. D., Mata-Silva, V. y Johnson, J. D. (2013). A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation*, 7: 1–47.
- Wone, B. y Bauchamp, B. (2003). Movement, home range, and activity patterns of the horned lizard, *Phrynosoma mcalli*. *Journal of Herpetology*, 37: 679–686.
- Zamudio, K. R. (1998). The Evolution of Female-Biased Sexual Size Dimorphism: A Population-Level Comparative Study in Horned Lizards (*Phrynosoma*). *Evolution*, 52(6): 1821–1833.

## ANEXO (ARTÍCULO)

 Montse Ferrer <montseferrerf@telefonica.net>  
Vie 30/10/2020 03:37 AM  
Para: Usted

Ms #ABC-2086  
Title: Do sex and season affect the diet of the Mountain Horned Lizard (*Phrynosoma orbiculare*)?  
Authors: Rojas-Hernández, Pérez-Pérez, Suárez-Varón, Granados-González, Gómez-Benitez, Sherbrooke, Hernández-Gallegos

---

Dear Dr Ulises Rojas-Hernández,  
We have just received your paper entitled:  
" Do sex and season affect the diet of the Mountain Horned Lizard (*Phrynosoma orbiculare*)?"  
submitted for publication in [Animal Biodiversity](#) and Conservation.

Your work will be send to the Editor and, if he considers it appropriate, to referees, and we will inform you as soon as possible.  
Should you contact regarding article, please state its registration number (#ABC-2086).

Thank you very much for thinking of our journal for the publication of your work,

Sincerely yours,

Montserrat Ferrer  
Managing Editor  
[Animal Biodiversity](#) and Conservation

## **Do sex and season affect the diet of the Mountain Horned Lizard (*Phrynosoma orbiculare*)?**

U. Rojas-Hernández<sup>1</sup>, A. Pérez-Pérez<sup>1</sup>, G. Suárez-Varón<sup>1</sup>, G. Granados-González<sup>2</sup>, A. Gómez-Benitez<sup>1</sup>, W. C. Sherbrooke<sup>3</sup>, O. Hernández-Gallegos<sup>1</sup>

### **Abstract**

*Do sex and season affect the diet of the Mountain Horned Lizard (Phrynosoma orbiculare)?*

Food acquisition is fundamental in animals. Some dietary studies of *Phrynosoma* have shown a strong preference for ants. The present study details sexual and seasonal dietary characteristics, analyzed through stomach flushing, of 59 adult *Phrynosoma orbiculare* captured seasonally in the State of Mexico, México. This population is strongly myrmecophagous within the genus *Phrynosoma* and the most myrmecophagus within its Tapaja clade. Despite minimal sexual and seasonal variation in diet, a multivariate analysis showed no differences in diet for both factors. This study allows for comparisons with other studies of diets within species and genus and may be crucial in planning for the conservation and recovery of this and other *Phrynosoma* species.

**Key words:** Diet, Sexual differences, Seasonal differences, Myrmecophagia, Phrynosomatidae.

### **Resumen**

*¿El sexo y la estacionalidad tienen un efecto en la dieta del Lagarto Cornudo de Montaña (Phrynosoma orbiculare)?* La obtención de alimento es fundamental en animales. Algunos estudios hechos sobre la dieta de *Phrynosoma* han mostrado una preferencia hacia el consumo de hormigas. En este estudio se detallan las características alimenticias sexuales y estacionales de 59 adultos de *Phrynosoma orbiculare*, analizadas a través de lavado estomacal, que fueron capturados estacionalmente en el Estado de México, México. La población analizada es altamente mirmecófaga

dentro del género *Phrynosoma* y la más mirmecófaga dentro del clado Tapaja. A pesar de existir una mínima variación sexual y estacional en la dieta, un análisis multivariado indicó que no existen diferencias en la dieta para ambos factores. Este estudio permitió comparar con estudios sobre la dieta de otras especies dentro del género y puede ser importante para el desarrollo de planes de conservación y recuperación de esta y otras especies de *Phrynosoma*.

**Palabras clave:** Dieta, Diferencias sexuales, Diferencias estacionales, Mirmecofagia, Phrynosomatidae.

<sup>1</sup>Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario #100, Centro, Toluca, Estado de México, México, C. P. 50000; <sup>2</sup>Laboratorio de Morfofisiología de la Reproducción, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario # 100, Centro, Toluca, Estado de México, México, C. P. 50000; <sup>3</sup>Southwestern Research Station, American Museum of Natural History, P.O. Box 16553, Portal, Arizona, 85632, USA.

**Corresponding author:** U. Rojas-Hernández. E-mail: ulises.rojas.h@hotmail.com

**ORC ID:** U. Rojas-Hernández: 0000-0002-5078-526X; O. Hernández-Gallegos: 0000-0002-7850-3033.

## Introduction

Food is one of the fundamental factors for the survival and reproduction of animals. Obtaining it is modified by various biotic and abiotic factors that determine the potential of organisms to obtain certain types of prey (Vitt & Caldwell, 2014). Therefore, variation in the composition of diet can be attributed to differences between sexes, ontogenetic stages and/or seasonal aspects of their lives (Cappellari et al., 2007; Verrastro & Ely, 2015). Sexual variations can decrease competition qualitatively and quantitatively (due to morphological differences), vary to meet an energy-nutritional need (allowing females to improve the quantity and quality of eggs/embryos), and/or enhance survival of the sexes during winter (Munger, 1984; Verrastro & Ely, 2015; Cocilio et al., 2016; Ramakrishnan et al., 2018). Some lizard species, such as *Cnemidophorus ocellifer* (= *Ameivula ocellifera*), *Sceloporus torquatus* and *S. grammicus* do not exhibit sex related feeding differences, or these are



minimal (Feria-Ortíz et al., 2001; Leyte-Manrique & Ramírez-Bautista, 2010; Santana et al., 2010). In contrast, in other species such as *Ptyodactylus hasselquistii guttatus* the differences between sexes are substantial, related mainly to morphological differences in head size (Perry & Brandeis, 1992).

Seasonal variations in habitat structure may modify the abundance and diversity of prey available for some species, thus reducing the ability of organisms to specialize (Verrastro & Ely, 2015; Gainsbury & Meiri, 2017). For example, in *Sitana ponticeriana* and *Liolaemus occipitalis* there are seasonal differences in prey preferences and in prey abundances due to seasonal climatic changes that affect food availability (Pal et al., 2007; Verrastro & Ely, 2015). In contrast, Ferreira et al., (2017) found no seasonal changes in the diets of six equatorial lizard species.

The 17 species of horned lizards, genus *Phrynosoma*, have been classified into four clades: Tapaja, Anota, Brevicauda and Doliosaurus (Leaché & Linkem, 2015). Various studies on diets of *Phrynosoma* have shown nutritional preference for arthropods, mainly ants, beetles and orthopterans (Pianka & Parker, 1975). The degree of myrmecophagia varies among different clades. Within the Anota clade, ant diet consumption may be above 90% (90.3 – 97.3%), while within Tapaja myrmecophagia is lower (67.5 – 85.8%) (Pianka & Parker, 1975). Currently, there is no known species whose diet is 100% myrmecophagous, as occurs within the Australian Thorny Devil *Moloch horridus* (Withers & Dickman, 1995; Pianka et al., 1998), a species exhibiting many convergent adaptations with horned lizards (Sherbrooke, 2003). To date, few dietary studies of *Phrynosoma* emphasize the influence of sexual dimorphism, ontogeny, and seasonal environmental changes on modifying diets of horned lizards (Powell & Russell, 1984; Lahti & Beck, 2007; Newbold & MacMahon, 2009; Lahti, 2010).

The mountain horned lizard, *Phrynosoma orbiculare*, is endemic to Mexico and has a wide geographical distribution (Bryson et al., 2012), at elevations ranging between 1500 and 3400 m, inhabiting pine-oak forests and semi-arid scrub areas (Méndez-de la Cruz et al., 2003). The mating season occurs during summer, females remain pregnant for more than seven months and birth occurs during spring (Gómez-Benitez, 2020; Hernández-Hernández, 2020). As with other species of the genus (Sherbrooke, 2003), *P. orbiculare* is considered a sit-and-wait forager and, according to Pianka and Parker (1975), it mainly consumes ants. However Pianka and Parker (1975) combined different populations in their review from different elevations and vegetation types. This can result in significant dietary results not necessarily universal to a particular species (Refsnider et al., 2019). For example, in other species within *Phrynosoma* it has been recorded that the incidence and abundance of different ant species, at different sites, and altitudinal differences at which the populations are found influence the species of ants consumed (Suárez et al., 2000; Newbold & MacMahon, 2009). The current study addresses the diet and variation related to sex and season in a single population of *P. orbiculare* located in the State of Mexico, México.

*Phrynosoma orbiculare* is considered threatened according to the current official Mexican standard NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). Moreover, under the Environmental Vulnerability Score (EVS), *P. orbiculare* has a score of 12 points, thus designating it a species of medium vulnerability (Wilson et al., 2013), and least of concern by the IUCN Red List.

### **Materials and methods**

The *P. orbiculare* population studied is found in the Parque Estatal Sierra Morelos (PESM), Toluca, State of Mexico (19°18'41.1"N, 99°41'34"W at ~2700 m). This region exhibits a

temperate-humid climate with predominant vegetation of pines and cedars (Gobierno del Estado de México, 2013) that have been used, along with eucalyptus, in reforestation. In addition, within the sampling site there are different species of clump-forming grasses that serve as refuges for *P. orbiculare*. Recreational and agricultural activities are carried out within and around the park. There are other herpetofauna in the area (including squamates and frogs), however it is not known if these share any dietary overlap with *P. orbiculare* (Rojas-Hernández, personal observation).

Between 2016 and 2018, sampling was carried out during spring (April-June), summer (July-September) and fall (October-December). No sampling was done in winter since there is a significant decrease in lizard activity (Pérez-Arriaga et al., 2016), due to dormancy (Gómez-Benitez, 2020). Adult individuals (SVL  $\geq$  65 mm) were captured, marked by toe clipping (Tinkle, 1967) and sexed by the presence of post-cloacal scales in males (Sherbrooke, 2003). Snout-to-vent length (SVL) and tail length (TL) were taken with a digital vernier caliper (precision 0.01 mm). Body weight was obtained with a Pesola® spring scale (precision 0.5 g), and locations were determined with a Garmin Etrex Vista GPS ( $\pm$  4 m accuracy).

Captured individuals were taken in cloth bags to the Herpetology Laboratory of the Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, where stomach flushing techniques were applied (Legler, 1977; Refsnider et al., 2019). A 3.5 cm long feeding tube, with a diameter of 2.7 mm, was connected to a 5 ml syringe, and this was used to orally inject 3 ml of tap water into the buccal cavity and stomach of each lizard. Following collection of flushed materials, the lizards were kept under observation, provided with water and food, and their healthy recovery was verified prior to release at their capture sites.

Stomach flushing samples were fixed in 70% ethyl alcohol for later identification to the lowest taxonomic level possible, using taxonomic keys (McGabin, 2000) and a stereoscopic microscope. Identified prey were counted and their width and length were recorded for volume determination (shape was assumed as an ellipsoid) using the equation:  $V = (4/3)\pi(L/2)(W/2)^2$  (Feria-Ortiz et al., 2001).

An importance value ( $VI$ ) for prey was obtained according to the relative abundance ( $RA = N'_{ij}$ ), relative volume ( $RV = V'_{ij}$ ) and incidence ( $IP = F'_{ij}$ ) for each of the identified prey categories (Leyte-Manrique & Ramírez-Bautista, 2010; Gadsden & Palacios-Orona, 2000):  $VI = V'_{ij} + N'_{ij} + F'_{ij}$ . Standardized Levin's indexes were calculated to determine for the population, in sex-related and seasonal ways, if the lizards were specialists or generalists, with the following equation: ( $B' = \frac{(\frac{1}{\sum P_i^2})^{-1}}{n-1}$ ). Values close to 0 corresponded to a specialist and values close to 1 to a generalist. In order to make an inference regarding sex, Pianka's similarity index (Krebs, 1999) was applied ( $Ojk = \frac{\sum P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2}}$ ). Like Levin's index, it uses two reference values, where those values close to 1 corresponded to a high niche overlap, and values close to 0 to low overlap. In addition, in order to compare the abundance of the prey categories, between sexes and seasons, from a multivariate perspective, a multidimensional scaling analysis was performed, using the Bray-Curtis similarity index, included in the Past3 statistical package. The difference in data of the two dimensions was evaluated with a Mann-Whitney W for sexes and a Kruskal-Wallis for the seasons because the data did not have the normal parametric conditions. A Levene's test was performed to verify the difference in the standard deviations of prey abundance between seasons. Additionally, an analysis of covariance (ANCOVA) was performed where the dependent variable was the metric characteristics (length, width and volume) of prey as well as the

number of prey consumed (by sex), using sex and season as factors, and, as a covariate, the SVL of each individual. Moreover, it was determined, through a Student's T-test, if there was sexual size dimorphism. Analyses were carried out with the Statgraphics Centurion XVIII package, alpha of 0.05.

## **Results**

A total of 59 individuals (27 males and 32 females) were captured during three seasons: spring ( $n = 16$ ), summer ( $n = 36$ ) and autumn ( $n = 7$ ). The SVL ( $\bar{x} \pm SD$ ) of the males was  $76.0 \pm 5$  mm (range = 68 - 85 mm) and that of the females was  $81.1 \pm 5$  mm (range = 66 - 95 mm), where the females were significantly larger ( $t = -3.75$ ,  $p = 0.0004$ ).

### Population analysis

A total of 1,451 prey, were identified in 11 orders and one unidentified category. The Hymenoptera had the highest *RA* (91.4%; 1326 prey), since it was present in 93.6% of the stomachs analyzed, followed by Coleoptera and Isopoda (table 1). Despite the fact that the rest of the prey categories were below 1%, Hemiptera and Araneae were found in 12.9% and 14.52% of the total stomachs analyzed; Levin's index was close to 0 ( $B' = 0.01$ ). Additionally, skin molts of *P. orbiculare* were observed in two of the 59 stomach samples analyzed.

### Analysis between sexes

The relative abundance with respect to the consumption of Hymenoptera in males was slightly higher (92.7%, 759 prey) than in females (89.6%, 567 prey), thus being the category of prey most widely consumed for both sexes. Additionally, a minimal variation was obtained between sexes regarding the consumption of Coleoptera and Isopoda; five of the 12 prey

categories registered for the population were present in the diet of males, while females had at least one prey in each category (table 2). Despite this, the  $B'$  for males and females was close to 0 ( $M = 0.01$ ;  $F = 0.01$ ). Pianka's similarity index was close to 1 ( $O_{jk} = 0.99$ ). Multidimensional scaling analysis did not reveal a significant difference between sexes (fig. 1). Because both sexes were very similar in diet, the data were pooled together for seasonal analysis.

#### Seasonal analysis

Multivariate analysis revealed a non-significant difference between seasons according to individual relative abundance (fig. 2). During the analyzed seasons, the abundance of consumed Hymenoptera decreased from spring to autumn, 94.3% in spring, 90.0% in summer and 77.1% in autumn (fig. 3). In addition, a seasonal increase in abundance was observed in the two next most abundant prey categories, Coleoptera and Isopoda, during the periods from spring through autumn. Coleoptera increased from 2.5% in spring to 4.8% in autumn, while isopods increased from 1.9% to 13.3%. Isopod volume was higher (32.9%) during the fall, differing greatly from spring (12.7%) and summer (10.4%). The remaining prey categories varied across seasons, when abundance was significantly less or even null (table 3). However, the Levin's index ( $B'$ ) by seasons detected that the niche width increased as the seasons progressed (spring = 0.01; summer = 0.02; autumn = 0.05). Similarly, Levene's analysis showed that there is a statistically significant difference in the dimensions between seasons ( $df = 58$ ,  $F = 6.08$ ,  $p = 0.004$ ), where spring is the season with the least variation, differing from summer and autumn (fig. 3). Sex ( $df = 1$ ) and seasonal ( $df = 2$ ) comparisons indicated non-significant differences in prey size dimensions (length:  $F = 1.04$ ,  $p > 0.05$ ;  $F = 0.17$ ,  $p > 0.05$ ; width:  $F = 0.07$ ,  $p > 0.05$ ;  $F = 2.34$ ,  $p > 0.05$  and volume:  $F = 2.43$ ,  $p >$

0.05;  $F = 0.70$ ,  $p > 0.05$ , respectively) and abundance of prey consumed by sex ( $F = 0.64$ ,  $p > 0.05$ ).

## Discussion

The results indicated that the population of *P. orbiculare* in the PESM is highly myrmecophagous. Together Hymenoptera, Coleoptera and Isopoda make up more than 95% of this lizard's diet. Nine other orders, with minimal abundance, complete the food spectrum of *P. orbiculare* in the study population.

It has been reported that the diets of *Phrynosoma* species are strongly based on ants, although beetles and other arthropods have been noted. However, there is variation regarding the percentage of ants that are consumed by each species (Pianka & Parker, 1975). Our results indicated that 91.4% of total prey consumed by *P. orbiculare* from the PESM are ants, making it a highly myrmecophagous and specialized population (Levin's index close to 0). According to previous reports, within the Tapaja clade, *P. ditmarsii* was the species with the highest degree of myrmecophagia (85.8%), followed by other populations of *P. douglasii* (81%), *P. orbiculare* (67.5%) and *P. hernandesi* (41%) (Pianka & Parker, 1975; Meyers et al., 2018). In species of the Anota clade (*P. mcallii*, *P. solare* and *P. coronatum*) ant consumption is above 90% of the diet (Pianka & Parker, 1975). Currently, the high degree of myrmecophagia obtained in the *P. orbiculare* population of the PESM is the highest reported within the Tapaja. Our results indicate a higher degree of myrmecophagia for the species than the reported by Pianka & Parker (1975), where they included data from different populations. In the same way, our population can be considered as having a high degree of myrmecophagia in the genus along with *P. cornutum* (99.95%) (Eifler et al., 2012), *P. mcallii* (97.2%), and *P. solare* (90.3%) (Pianka & Parker, 1975).

The genus *Phrynosoma* shares a series of characteristics that differentiate it from other species within the family Phrynosomatidae: highly cryptic coloration, flattened and broadly-rounded body, presence of cranial spines, large stomach, slow movements, passive foraging, large clutch/litter size, wide abdominal cavity surrounded by laterally extending fringe scales, and ant-based diet (Suárez-Rodríguez et al., 2018). The myrmecophagous or specialist diet, although it differs between species or clades of the genus and between populations. Species with reduced dietary incorporation of ants exhibit more robust cranial morphology, and dentition (Meyers et al., 2018). These characteristics within the Tapaja are not-reduced, as is currently found in other more myrmecophagus clades. They remain myrmecophagous but with a greater capacity and predilection to consume hard-bodied invertebrates requiring jaw-crushing capture and ingestion than members of other *Phrynosoma* clades that are more limited to hyolingual tongue capture of ants (Schwenk, 2000; Lahti, 2010; Meyers et al., 2018). However, the population we analyzed differs from this hypothesis about the generalist feeding trend in the Tapaja, given the high proportion of hymenoptera consumed. Since ants are an apparently highly predictable resource in the study area, given the size, distribution and activity of the ant hills, ant specialization here may maximize feeding rewards (Newbold & MacMahon, 2009) in spite of apparent phylogenetic/morphological divergences.

The presence of skin molts in lizard stomach contents can have ecological (reduction of external parasites), nutritional, survival and other effects (Mitchell et al., 2006). This behavior has only been recorded in three species of *Phrynosoma* (*P. cornutum*, *P. modestum* and *P. platyrhinos*: all in the Doliosaurus clade). To our knowledge, this is the first record of skin molt ingestion in *P. orbiculare* and in the Tapaja clade.



As in other studies using phrynosomatid lizards (Feria-Ortíz et al., 2001; Leyte-Manrique & Ramírez-Bautista, 2010), the diet of *P. orbiculare* does not present sex related feeding differences due to the high hymenopterans abundances consumed by both males and females. This may be due to the use of habitat that is equally preferred by the two sexes in the PESM (Martínez-Nova, 2019). In *P. hernandesi* and *P. douglasii* males tend to consume ant prey at a higher percentage of diet than females (M = 92.6% and F = 81.7%, M = 77.1% and F = 75.5%, respectively) (Lahti and Beck, 2007; Lahti, 2010). Moreover, within the Tapaja clade, Powell & Russell (1984) observed that sex-related differences in the diet of *P. douglasii* are due to the food niche of the sexes; conversely, beetles are more abundant in *P. douglasii* females than in *P. hernandesi*, where males have the highest affinity for this type of prey (Lahti & Beck, 2007; Lahti, 2010). Therefore, our data resemble those obtained in *P. douglasii*, where females tend to consume more Coleoptera than males. Even in *P. cornutum* (Anota clade), sex-related feeding differences were observed due to the size, availability and abundance of prey consumed (Ramakrishnan et al., 2018). It has previously been reported that sex difference with respect to size has an effect on the metric characteristics of prey and even on the exploited food niche, in the case of females, which is not explored by males, and which offers them energy resources during vitellogenesis and/or gestation (Powell & Russell, 1984). We did not find this in *P. orbiculare* despite the fact that there is sexual size dimorphism in the population. The similarity in prey size between sexes could have more to do with available prey sizes rather than prey selection by the lizards. If there is limited variation in prey size, we wouldn't expect to necessarily see a difference in prey size consumed. A current study of prey availability may resolve this issue.

According to the diet indexes, the analyzed population presents slightly seasonal variations with respect to the abundance of prey consumed, however, the multidimensional

scaling and the covariance analysis indicated that there are no significant differences between the three analyzed seasons, despite the fact that spring turned out to be the season with the highest myrmecophagia compared to summer and fall. Variations in environmental conditions affect the dietary preferences of a species, that is, seasonal fluctuations modify the diversity of prey available, reducing the ability of the predator to specialize towards certain prey categories (Gainsbury & Meiri, 2017). The high abundances of ants that were consumed among all seasons apparently made them advantageous prey, but it is possible that the increased incidence of rainfall during the summer at the PESM promotes an increase in the amount of other resources or prey categories available for *P. orbiculare*, such as coleopterans and isopods. In this sense it is possible that this variation in myrmecophagia is related to the population dynamics of ants, since it has been recorded that some ant species in central Mexico and North America have bimodal surface activity and that they decrease or cancel such activity towards winter (Sanders, 1972; Ríos-Casanova et al., 2014). Our Levene's analysis supports the idea of greater variability in diet during the summer and autumn with respect to the spring.

*Phrynosoma douglasii* and *P. platyrhinos* exhibit more pronounced seasonal variations in diet (Lahti & Beck, 2007; Newbold & MacMahon, 2009) than the population of *P. orbiculare* analyzed in the present study. In *P. douglasii*, hymenopteran prey were low in numbers from spring into summer but increased in autumn, and in *P. platyrhinos* the proportion of ants consumed increases throughout the year. In contrast, in both species the abundance of consumed coleopterans in the diet decreased towards autumn (Lahti & Beck, 2007; Newbold & MacMahon, 2009).

The diet of the *P. orbiculare* population in the PESM is highly myrmecophagous. In terms of sex and season there is always a tendency for preferential consumption of

Hymenoptera (ants). Sex sharing of the resources available in the population's habitat results in a wide overlap of niche that is also seasonal, despite there being a slight variation regarding the abundance of the prey categories consumed during the seasons. The high consumption of hymenoptera is present throughout. As in other studies (Pianka & Parker, 1975; Powell & Russell, 1984; Lahti & Beck, 2007; Newbold & MacMahon, 2009; Lahti, 2010; Leyte-Manrique & Ramírez-Bautista, 2010; Ramakrishnan et al., 2018) knowledge regarding the diet of species may be useful for implementation of conservation plans for habitat protection and selection in the future.

### **Acknowledgements**

We thank the students of the Herpetology Laboratory (Ana Esthela López Moreno, Orlando Suárez Rodríguez, Gabriel Andrade Soto, Daniel Sánchez Manjarrez, Gerardo Salas Mercado and María Fernanda Pérez Arriaga) of the Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, for their assistance in the field. CEPANAF granted permission to carry out the study in the PESM and SEMARNAT gave permission (Office SGPA/DGVS/002491/18 and permission FAUT-0074) to collect the animals. This work was supported by the Universidad Autónoma del Estado de México under the grant project 4310/2017/CI.

### **References**

Bryson, R. W., García-Vázquez, U. O., Riddle, B. R., 2012. Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Ecology*, 62: 87–96.

- Cappellari, L. H., de Lema, T., Prates, Jr, P., da Rocha, C. F. D., 2007. Diet of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). *Inheringia Série Zoologia*, 97: 31–35.
- Cocilio, R. A. N., Blanco, G. M., 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: e2016013.
- Eifler, D. A., Eifler, M. A., Brown, T. M., 2012. Habitat selection by foraging Texas horned lizards, *Phrynosoma cornutum*. *Southwestern Naturalist*, 57: 39–43.
- Feria-Ortiz, M., Nieto-Montes de Oca, A., Salgado-Ugarte, I., 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology*, 35: 104–112.
- Ferreira, A., de Oliveira Silva, A., da Conceição, B. M., Faria, R., 2017. The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 26: 151–160.
- Gadsden, H., Palacios-Orona, L., 2000. Composición de dieta de *Cnemidophorus tigris marmoratus* (Sauria: Teiidae) en dunas del centro del desierto chihuahuense. *Acta Zoológica Mexicana*, 79: 61–76.
- Gainsbury, A., 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, Estado de México*. Gaceta de Gobierno 45: 1–32.

- Gómez-Benitez, A., 2020. Temporada reproductora y patrones de actividad espacio-temporales de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Hernández-Hernández, L. 2020. Ciclo reproductor de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata, Phrynosomatidae): una visión hormonal. Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México.
- Krebs, C. J., 1999. *Ecological methodology*. Menlo Park, Addison Wesley Longman, New York.
- Lahti, M., 2010. The status of dwarfed populations of short-horned lizards (*Phrynosoma hernandesi*) and great plains toads (*Anaxyrus cognatus*) in the San Luis Valley, Colorado. Tesis doctoral, Utah State University.
- Lahti, M., Beck, D., 2007. Ecology and ontogenetic variation of diet in the pigmy short-horned lizard (*Phrynosoma douglasii*). *American Midland Naturalist*, 159: 327–339.
- Leaché, A., Linkem, C., 2015. Phylogenomics of horned lizards (Genus: *Phrynosoma*) using targeted sequence capture data. *Copeia*, 103: 586–594.
- Legler, J., 1977. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetologica*, 33: 281–284.
- Leyte-Manrique, A., Ramírez-Bautista, A., 2010. Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 55: 98–103.
- Martínez-Nova, N., 2019. Uso de hábitat y ámbito hogareño de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae). Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México.

- McGabin, G. C., 2000. *Insects, spiders and other terrestrial arthropods*. Dorling Kindersley Limited, London.
- Méndez-de la Cruz, F., Hernández-Gallegos, O., Rodríguez-Romero, F., 2003. *Phrynosoma orbiculare*: Elaboración de fichas de 5 especies de lacertilios: PROY-NOM-059ECOL-2000. UNAM-CONABIO, México.
- 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: 214–226.
- Mitchell, J. C., Groves, J. D., Walls, S. C., 2006. Keratophagy in reptiles: review, hypotheses, and recommendations. *South American Journal of Herpetology*, 1: 42–53.
- Munger, J., 1984. Optimal foraging? patch use by horned lizards (Iguanidae: *Phrynosoma*). *American Naturalist*, 123: 654–680.
- Newbold, T. A. S., 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: 112–123.
- Pal, A., Swain, M. M., Rath, S., 2007. Seasonal variation in the diet of the fan-throated lizard *Sitana ponticeriana* (Sauria: Agamidae). *Herpetological Conservation and Biology*, 2: 145–148.
- Pérez-Arriaga, F., Chávez-Siles, F., Andrade-Soto, G., Suárez-Varón, G., Aguilar-Isaac, L., Hernández-Gallegos, O., 2016. Estructura Poblacional de la lagartija cornuda *Phrynosoma orbiculare*. Poster session presented at: XIV Reunión Nacional de Herpetología; Nayarit, México.
- Perry, G., Brandeis, M., 1992. Variation in stomach contents of the gecko *Ptyodactylus hasselquistii guttatus* in relation to sex, age, season and locality. *Amphibia-Reptilia*, 13: 275–282.

- Pianka, E., Parker, W. S., 1975. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 1: 141–162.
- Pianka, G. A., Pianka, E. R., 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., 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., Bogosian, V., 2018. Diet selection by a lizard ant-specialist in an urban system bereft of preferred prey. *Journal of Herpetology*, 52: 79–85.
- Refsnider, J., Carter, S., Kramer, G., Siefker, A., Streby, H., 2019. Is dietary or microhabitat specialization associated with environmental heterogeneity in horned lizards (*Phrynosoma*). *Ecology and Evolution*, 9: 5542–5550.
- Ríos-Casanova, L., Castaño, G., Farías-González, V., Godínez-Alvarez, H. O., 2014. Activity patterns of a harvester ant in an inter-tropical semiarid zone in Central Mexico. *Sociobiology*. 61: 133–135.
- Sanders, C. J., 1972. Seasonal and daily activity patterns of carpenter ants (*Camponotus spp.*) in Northwestern Ontario (Hymenoptera: Formicidae). *The Canadian Entomologist*, 104: 1681–1687.
- Santana, G. G., Vanconcellos, A., Gadelha, Y. E. A., Vieira, W. L. S., Almeida, W. O., Nóbrega, R. P., Alves, R. R. N., 2010. Feeding habits, sexual dimorphism and size at maturity of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Spx, 1825) (Teiidae) in a reforested restinga habitat in Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70: 409–416.

- SEMARNAT., 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. México.
- Schwenk, K., 2000. Feeding in lepidosaurs. In: *Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates*: 175-291 (K. Schwenk, Ed.). Academic Press, San Diego.
- Sherbrooke, W. C., 2003. *Introduction to Horned Lizards of North America*. University of California Press, California.
- Suárez, A. V., Richmond, J. Q., Case, T. J., 2000. Prey selection in horned lizards following the invasion of argentine ants in Southern California. *Ecological Applications*, 10: 711–725.
- Suárez-Rodríguez, O., Suárez-Varón, G., Chávez-Siles, F., Pérez-Arriaga, F., Andrade-Soto, G., Aguilar-Isaac, L., Sherbrooke, W. C., Hernández-Gallegos, O., 2018. Masa relativa de la camada en *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: Phrynosomatidae) en el Parque Estatal Sierra Morelos, Toluca, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 282–289.
- Tinkle, D. W., 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *University of Michigan, Museum of Zoology. Miscelaneus*, 132: 21–182.
- Verrastro, L., Ely, I., 2015. Diet of the lizard *Liolaemus occipitalis* in the coastal sand dunes of southern Brazil (Squamata: Liolaemidae). *Brazilian Journal of Biology*, 75: 289–299.
- Vitt, L., Caldwell, J., 2014. *Herpetology: An introductory biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, Norman.
- Withers, P., 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: 3–11.



Wilson, L. D., Mata-Silva, V., Johnson, J. D., 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation*, 7: 1–47.

Table 1. Prey categories that make up the diet of *Phrynosoma orbiculare* in the Parque Estatal Sierra Morelos, State of México, México. The values of volume (RV), abundance (RA) and incidence of prey (IP) obtained for the calculation of the importance value (VI) are shown for each determined category. The highlighted values correspond to the most common prey categories.

*Tabla 1. Categorías de presa que componen la dieta de Phrynosoma orbiculare en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México. Se muestran para cada categoría de presa los valores de volumen (RV), abundancia (RA) e incidencia de presa (IP) obtenidos del cálculo del valor de importancia. Los valores resaltados corresponden a las categorías de presa más comunes.*

Prey category	RV%	RA%	IP%	VI%
Hymenoptera	<b>62.08</b>	<b>91.39</b>	<b>93.55</b>	<b>65.16</b>
Coleoptera	<b>19.71</b>	<b>3.51</b>	<b>46.77</b>	<b>14.75</b>
Opiliones	0.08	0.07	1.61	0.29
Araneae	1.01	0.83	14.52	2.79
Isopoda	<b>13.55</b>	<b>3.10</b>	<b>40.32</b>	<b>11.59</b>
Miriapoda	0.02	0.07	1.61	0.27
Dermaptera	0.10	0.07	1.61	0.30
Hemiptera	1.26	0.62	12.90	2.56
Diptera	0.10	0.07	1.61	0.30
Lepidoptera	0.56	0.07	3.23	0.69
Orthoptera	1.45	0.07	1.61	0.75
Sin ID	0.08	0.14	3.23	0.56
Total	100	100	-	100

Table 2. Dietary characterization related to sex in *Phrynosoma orbiculare* in the Parque Estatal Sierra Morelos, State of Mexico, México. The volume (RV), abundance (RA) and importance value (VI) of the different prey categories are shown; the highlighted values correspond to the most common prey categories.

*Tabla 2. Caracterización alimenticia respecto al sexo en Phrynosoma orbiculare en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México. Para las diferentes categorías de presa, se muestran el volumen (RV), abundancia (RA) y valor de importancia (VI); los valores resaltados corresponden a las categorías de presa más comunes.*

Prey category	Males			Females		
	RV%	RA%	VI%	RV%	RA%	VI%
Hymenoptera	<b>73.81</b>	<b>92.79</b>	<b>69.51</b>	<b>50.74</b>	<b>89.57</b>	<b>60.99</b>
Coleoptera	<b>11.41</b>	<b>3.42</b>	<b>13.55</b>	<b>27.73</b>	<b>3.63</b>	<b>16.23</b>
Opiliones	0.00	0.00	0.00	0.15	0.16	0.55
Araneae	0.52	0.49	1.95	1.49	1.26	3.58
Isopoda	<b>13.64</b>	<b>2.81</b>	<b>12.47</b>	<b>13.46</b>	<b>3.48</b>	<b>10.98</b>
Miriapoda	0.00	0.00	0.00	0.05	0.16	0.51
Dermaptera	0.00	0.00	0.00	0.20	0.16	0.56
Hemiptera	0.62	0.49	2.52	1.88	0.79	2.67
Diptera	0.00	0.00	0.00	0.20	0.16	0.56
Lepidoptera	0.00	0.00	0.00	1.10	0.16	0.86
Orthoptera	0.00	0.00	0.00	2.85	0.16	1.45
Sin ID	0.00	0.00	0.00	0.16	0.32	1.05
Total	100	100	100	100	100	100

Table 3. Prey identified from the stomach contents of *Phrynosoma orbiculare* during the sampling seasons analyzed in the Parque Estatal Sierra Morelos, State of México, México; the volume (RV), abundance (RA), and importance value (VI) for each of the most common identified prey categories are highlighted.

*Tabla 3. Presas identificadas de los contenidos estomacales de Phrynosoma orbiculare durante los muestreos estacionales analizados en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México; se destacan los valores de volumen (RV), abundancia (RA) y valor de importancia (VI) para las categorías de presa más comunes.*

Prey category	Spring			Summer			Autumn		
	RV%	RA%	VI%	RV%	RA%	VI%	RV%	RA%	VI%
Hymenoptera	<b>71.13</b>	<b>94.27</b>	<b>68.47</b>	<b>57.15</b>	<b>90.03</b>	<b>64.02</b>	<b>43.72</b>	<b>77.11</b>	<b>52.56</b>
Coleoptera	<b>13.50</b>	<b>2.51</b>	<b>12.84</b>	<b>29.63</b>	<b>4.45</b>	<b>18.62</b>	<b>0.87</b>	<b>4.82</b>	<b>7.16</b>
Opiliones	0.17	0.14	0.94	0	0	0	0	0	0
Araneae	0.69	0.28	1.99	1.43	1.38	3.50	0.52	1.20	2.33
Isopoda	<b>12.70</b>	<b>1.96</b>	<b>10.72</b>	<b>10.35</b>	<b>3.07</b>	<b>10.03</b>	<b>32.88</b>	<b>13.25</b>	<b>24.15</b>
Miriapoda	0	0	0	0.05	0.15	0.50	0	0	0
Dermaptera	0.22	0.14	0.95	0	0	0	0	0	0
Hemiptera	1.58	0.70	4.09	1.21	0.61	2.32	0	0	0
Diptera	0	0	0	0	0	0	1.04	1.20	2.50
Lepidoptera	0	0	0	0	0	0	5.84	1.20	4.10
Orthoptera	0	0	0	0	0	0	15.14	1.20	7.20
Sin ID	0	0	0	0.18	0.31	1.02	0	0	0
Total	100	100	100	100	100	100	100	100	100

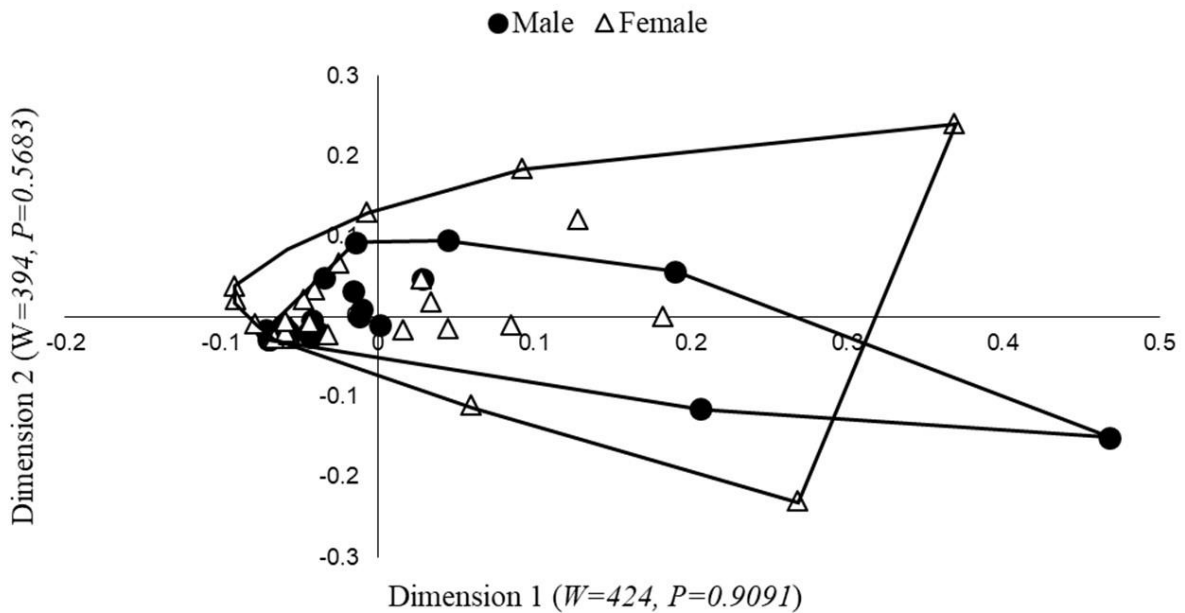


Fig. 1. Comparison of multidimensional scaling between *Phrynosoma orbiculare* sexes in the Parque Estatal Sierra Morelos, State of México, México, where a marked overlap of the male and female polygons is shown. Statistical values, according to a Mann-Whitney W, indicate that there are no significant differences between sexes.

Fig. 1. Comparación de escalamiento multidimensional entre sexos de *Phrynosoma orbiculare* en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, donde se muestra una marcada sobreposición de los polígonos. Los valores estadísticos según una W de Mann-Whitney, indican que no hay diferencias significativas entre sexos.

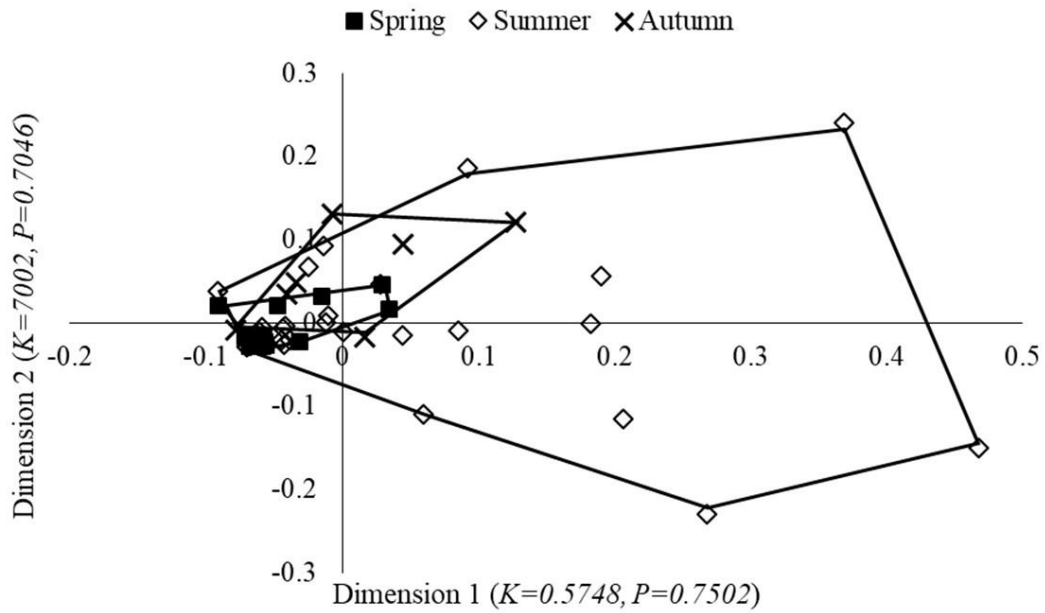


Fig. 2. Order of food abundances in *Phrynosoma orbiculare* diet in the Parque Estatal Sierra Morelos, State of México, México, using multidimensional scaling and a comparison of coordinates between seasons. The Kruskal-Wallis test shows that there are no significant differences between the sampled seasons.

*Fig. 2. Orden de abundancias alimenticias en la dieta de Phrynosoma orbiculare en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México, usando un escalamiento multidimensional y una comparación de coordenadas entre estaciones. La prueba de Kruskal-Wallis muestra que no hay diferencias significativas entre las estaciones muestreadas.*

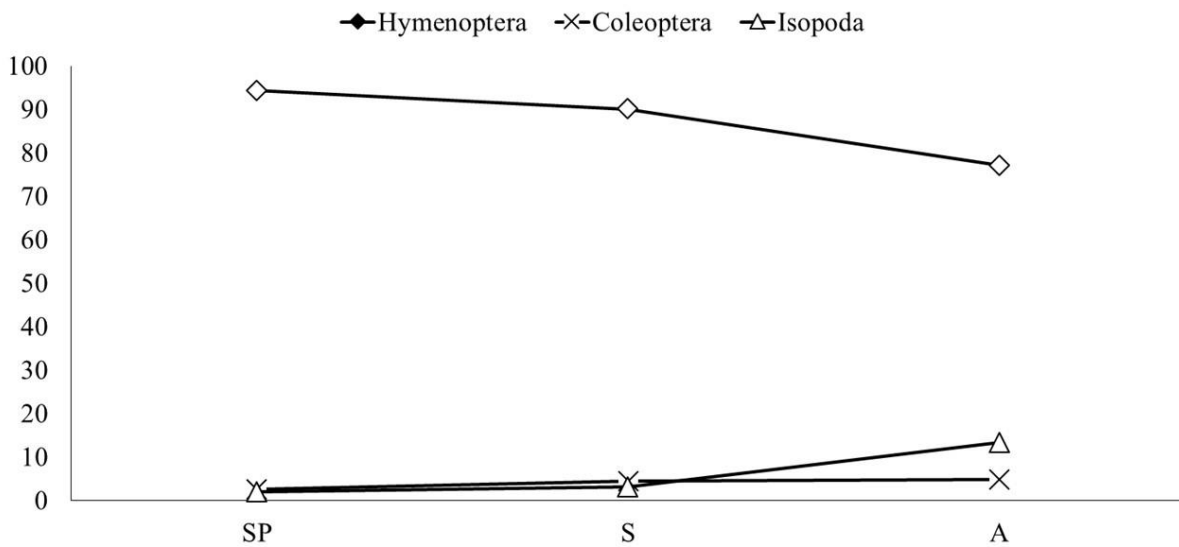


Fig. 3. Seasonal variation with respect to the consumption of the three most representative prey categories in *Phrynosoma orbiculare* diet in the Parque Estatal Sierra Morelos. Where SP = spring, S = summer, A = autumn and RA = relative abundance.

*Fig. 3. Variación estacional respecto al consume de las tres categorías de presa más representativas en la dieta de Phrynosoma orbiculare en el Parque Estatal Sierra Morelos, Estado de México, México.*

*Donde SP = primavera, S = verano, A = otoño y RA = abundancia relativa.*