



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL DESEMPEÑO DE LA LAGARTIJA
Aspidoscelis costatus costatus FRENTE A TAREAS COGNITIVAS DE DIFERENTE
COMPLEJIDAD

MODALIDAD

(TESIS TRADICIONAL)

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A:

BIÓL. INGRID CAROLINA MORALES MÉNDEZ

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DE LOURDES RUIZ GÓMEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MÉXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN EL DESEMPEÑO DE LA LAGARTIJA
Aspidoscelis costatus costatus FRENTE A TAREAS COGNITIVAS DE DIFERENTE
COMPLEJIDAD

MODALIDAD

(TESIS TRADICIONAL)

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A:
BIÓL. INGRID CAROLINA MORALES MÉNDEZ

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MARÍA DE LOURDES RUIZ GÓMEZ

COMITÉ TUTORAL:
DRA. MARÍA DE LOURDES RUIZ GÓMEZ
DRA. PETRA SÁNCHEZ NAVA
DR. CARLOS ALEJANDRO RANGEL PATIÑO

Índice

| | |
|-------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Resumen | 1 |
| 2. Introducción..... | 3 |
| 3. Antecedentes..... | 5 |
| 3.1 Cognición..... | 5 |
| 3.2 Termosensibilidad..... | 6 |
| 3.3 Impacto del estrés térmico en ectotermos..... | 8 |
| 3.4 Impacto del estrés térmico en la cognición de ectotermos..... | 9 |
| 3.5 Impacto del estrés térmico en la cognición de humanos..... | 10 |
| 3.6 Cambio climático y su efecto en ectotermos..... | 11 |
| 3.7 Generalidades de la especie..... | 12 |
| 4. Planteamiento del problema..... | 14 |
| 5. Hipótesis, objetivo y pregunta de investigación..... | 15 |
| 5.1 Hipótesis..... | 15 |
| 5.2 Objetivos..... | 15 |
| 5.3 Pregunta de investigación..... | 16 |
| 6. Materiales y métodos..... | 17 |
| 6.1 Área de estudio y colecta..... | 17 |
| 6.2 Temperatura en campo..... | 18 |
| 6.3 Condiciones en cautiverio..... | 20 |
| 6.4 Diseño experimental..... | 21 |
| 6.5 Arenas experimentales..... | 22 |

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------|----|
| 6.5.1 Tarea simple..... | 22 |
| 6.5.2 Tarea compleja | 23 |
| 6.6 Pruebas conductuales..... | 24 |
| 6.7 Variables de estudio | 26 |
| 6.7.1 Desempeño individual..... | 26 |
| 6.7.2 Aprendizaje..... | 27 |
| 6.7.3 Movimiento | 30 |
| 6.8 Análisis estadístico..... | 30 |
| 6.9 Nota ética | 31 |
| 7. Resultados..... | 32 |
| 7.1 Temperaturas en campo | 32 |
| 7.2 Aprendizaje..... | 36 |
| 7.3 Comparación entre complejidades (Tarea simple vs. Tarea compleja) | 45 |
| 7.3.1 Desempeño por individuo..... | 45 |
| 7.3.2 Movimiento..... | 48 |
| 7.4 Comparación entre temperaturas (Alta vs. Operacional vs. Baja) | 49 |
| 7.4.1 Desempeño por individuo | 49 |
| 7.4.2 Movimiento..... | 50 |
| 7.5 Resultados generales..... | 51 |
| 8. Discusiones..... | 53 |
| 9. Conclusiones..... | 64 |
| 10. Referencias..... | 65 |
| 11. Anexos..... | 70 |

Índice de figuras

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. Representación teórica de los rangos térmicos y límites de temperatura corporal en lagartijas | 6 |
| Figura 2. <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> adulto en el sitio de estudio | 13 |
| Figura 3. Mapa del municipio de Tonalico, Estado de México | 17 |
| Figura 4. Fotografía del sitio de estudio de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> | 19 |
| Figura 5. Diagrama de la arena simple para la evaluación del desempeño cognitivo de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> | 23 |
| Figura 6. Diagrama de la arena compleja para la evaluación del desempeño cognitivo de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> | 24 |
| Figura 7. Temperaturas registradas en la localidad de “El cerrito”, Tonalico Estado de México | 33 |
| Figura 8. Temperaturas registradas en la localidad de “El cerrito”, Tonalico Estado de México..... | 34 |
| Figura 9. Temperaturas en el sitio de estudio, señalando temperaturas críticas, operacional y experimentales | 35 |
| Figura 10. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea simple..... | 38 |
| Figura 11. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea simple..... | 39 |
| Figura 12. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea simple..... | 40 |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 13. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea compleja.... | 42 |
| Figura 14. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea compleja ... | 43 |
| Figura 15. Latencia en alimentarse de los individuos a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales en la tarea compleja ... | 44 |
| Figura 16. Grafica de caja para los puntajes conductuales totales obtenidos por <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> en ambas tareas a tres temperaturas experimentales | 48 |
| Figura 17. Temperaturas en el sitio de estudio, señalando temperaturas críticas, operacional y experimentales, así como el desempeño observado en las pruebas | 52 |

Índice de tablas

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 1. Terminología aplicada a estudios de termorregulación en anfibios y reptiles..... | 7 |
| Tabla 2. Descripción de los puntajes utilizados para evaluar el desempeño de <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> en una tarea simple y una compleja.... | 26 |
| Tabla 3. Estimadores calculados para las pruebas de Hatanaka y de Inversión..... | 36 |
| Tabla 4. Comparación de las variables conductuales evaluadas en <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> entre una tarea simple y una compleja..... | 46 |
| Tabla 5. Tasa de éxito alcanzada por <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> al realizar tareas simples y complejas a tres temperaturas experimentales.. | 47 |
| Tabla 6. Comparación de las variables conductuales evaluadas en <i>Aspidoscelis costatus costatus</i> entre las temperaturas..... | 50 |

1. Resumen

Existe evidencia que señala que factores abióticos como la temperatura, pueden afectar el desempeño cognitivo de los animales. En ectotermos, la termorregulación conductual, la cual incluye movimientos entre zonas frías hacia sombra o refugios y zonas calientes como los espacios soleados, es crucial para que los individuos puedan afrontar las variaciones en la temperatura. Estos aspectos de conducta están influenciados por las capacidades cognitivas de los organismos, aunque la forma y el grado de incidencia en reptiles es aún desconocida. Por tanto, en este estudio evaluamos el desempeño cognitivo de la lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* en tareas con diferente complejidad. Para ello, los individuos fueron expuestos a temperaturas ambientales por debajo, iguales y por encima de su temperatura operacional durante la resolución de tareas simples y complejas. Se reporta que las lagartijas resolvieron las tareas cognitivas en ambas complejidades, donde el mejor desempeño (completar rápido la tarea) para ambas complejidades ocurrió en las temperaturas altas, cercanas a su temperatura crítica máxima ($CT_{m\acute{a}x}$). Después de completar la tarea en la temperatura alta, las lagartijas desplegaron conductas de disipación del calor durante el resto de la prueba. En la temperatura operacional, los individuos mostraron un buen desempeño, fueron capaces de resolver ambas tareas, aunque el desempeño no se mostró tan consistente como en la temperatura alta, es decir, aunque completaron la tarea no siempre fue de manera rápida y eficaz. A temperatura baja, las lagartijas mostraron el desempeño más pobre; solo algunos individuos fueron capaces de resolver las tareas, les tomó un mayor tiempo y su desempeño no fue constante a lo largo de las pruebas. A pesar de que *A. c. costatus* alcanzó su mejor desempeño a temperaturas altas, los individuos mostraron jadeos, abriendo y cerrando el hocico constantemente, lo cual sugiere el inicio de un deterioro fisiológico. A pesar del buen desempeño en el tratamiento de temperaturas altas, las lagartijas se encontraban al borde de un shock térmico,

lo cual sugiere que, en la naturaleza, bajo estas condiciones ambientales (que han sido registradas en la zona de estudio) tendrían menos tiempo para completar otras actividades; por lo tanto, dependerían de sus capacidades cognitivas para hacerlo de manera eficiente y poder hacer frente a la variación impredecible de la temperatura como resultado del calentamiento global.

2. Introducción

Las condiciones extremas en el ambiente como calor, frío y la concentración de oxígeno, pueden alterar las funciones cognitivas de los organismos (Taylor *et al.*, 2016; Wilkinson y Huber, 2012). En el caso de la temperatura, uno de los principales efectos lo produce el estrés térmico, que es el impacto de la temperatura del ambiente sobre los animales y es consecuencia de la interacción entre el animal y las variables climáticas (Barioglio, 2001).

El efecto del estrés térmico resulta más evidente en especies ectotermas, pues obtienen la mayor parte de su calor corporal del ambiente (Campbell y Reece, 2005). Para evitar sufrir daños relacionados con el cambio de temperatura, los individuos necesitan mantener su temperatura dentro de una zona de tolerancia térmica. Dentro de la zona de tolerancia térmica encontramos la temperatura óptima corporal, donde los procesos bioquímicos y fisiológicos suceden con mayor eficacia y está delimitada por las temperaturas críticas (figura 1), las cuales alteran estos procesos (Alfaro *et al.*, 2005). Para compensar estos cambios ambientales y mantener su temperatura corporal dentro de la zona de tolerancia, los animales necesitan procesar la información que obtienen del ambiente para responder adecuadamente y la flexibilidad para ajustar sus conductas determina su supervivencia en ambientes en constante cambio (Alfaro *et al.*, 2005; Soravia *et al.*, 2021). Debido a que las habilidades cognitivas permiten a los individuos recibir, procesar y responder a los estímulos externos, es probable que estas habilidades les otorguen la ventaja de poder adaptarse a cambios del ambiente (Soravia *et al.*, 2021).

Aunado a lo anterior, se sabe que la intervención del ser humano tiene efectos directos e indirectos en la adecuación de otras especies. Por ejemplo, las actividades antropogénicas han exacerbado los efectos del calentamiento global y el consecuente aumento de las temperaturas, una de las condiciones más relevantes para la adecuación de las especies, pues genera nuevos retos para los

animales ante los cuales la primer respuesta suele ser un cambio en su conducta (Mainwaring *et al.*, 2017; Soravia *et al.*, 2021; Tuomainen y Candolin, 2011).

3. Antecedentes

3.1 Cognición

La cognición se define como las variaciones sensoriales para obtener información del entorno. Los animales la procesan, retienen y al final actúan, modificando o manteniendo cierta conducta que sea benéfica para la condición a la cual se enfrentan (Font, 2022; Shettleworth, 2001). Los procesos cognitivos de percepción, aprendizaje, memoria y toma de decisiones son especialmente importantes, pues juegan un rol importante en aspectos como la elección de pareja y forrajeo (Shettleworth, 2001), entre otros.

Debido a que los animales deben forrajear constantemente a lo largo de su vida, se espera que el aprendizaje tenga un papel importante en ello. Por lo tanto, muchos estudios se han centrado en analizar la conducta de forrajeo, al recompensar a los individuos con alimento una vez que logran resolver una tarea. En el caso de los reptiles, se ha observado que son capaces de llevar a cabo procesos de aprendizaje y memoria en diferentes contextos, como el forrajeo y las interacciones sociales (Font, 2022; Shettleworth, 2001).

El valor adaptativo del aprendizaje se ha demostrado de diferentes maneras. Por un lado, puede incrementar el crecimiento y reproducción de individuos, donde estas variables tienden a ser mayores en ambientes experimentales en los que recursos importantes (ej. parejas y alimento) se encuentran asociados a señales simples, comparado con ambientes donde los mismos recursos son impredecibles. En otros casos, se ha observado que aquellos individuos que aprendieron a realizar tareas en condiciones experimentales, sobreviven por más tiempo en su ambiente natural luego de ser liberados, que aquellos que mostraron un desempeño poco eficiente en tareas de aprendizaje (Dayananda y Webb, 2017; Font, 2022; Maille y Schradin, 2016; Shettleworth, 2001).

3.2 Termosensibilidad

La temperatura ambiental suele tener un efecto directo sobre las funciones fisiológicas de los organismos como la locomoción, reproducción o el crecimiento. La intensidad con la cual los organismos se ven afectados depende de su termosensibilidad o sensibilidad térmica hacia los cambios en la temperatura (Angilletta, 2009; Deutsch *et al.*, 2008). Para evitar los efectos negativos causados por las temperaturas extremas, los animales tienden a mantener su temperatura corporal (T_b) dentro de un rango de amplitud de rendimiento térmico (thermal performance breadth o thermal breadth), en el cual los organismos presentan un desempeño eficiente durante sus actividades (figura 1). Sin embargo, el mejor desempeño es alcanzado cuando los organismos se encuentran cerca o dentro de su óptimo térmico (thermal optimum) (T_{opt}). Fuera de estas temperaturas corporales, los animales presentan un rango térmico dentro del cual las funciones fisiológicas no se ven afectadas, que está determinado por una temperatura crítica máxima (CT_{max}) y una temperatura crítica mínima (CT_{min}) (tabla 1).

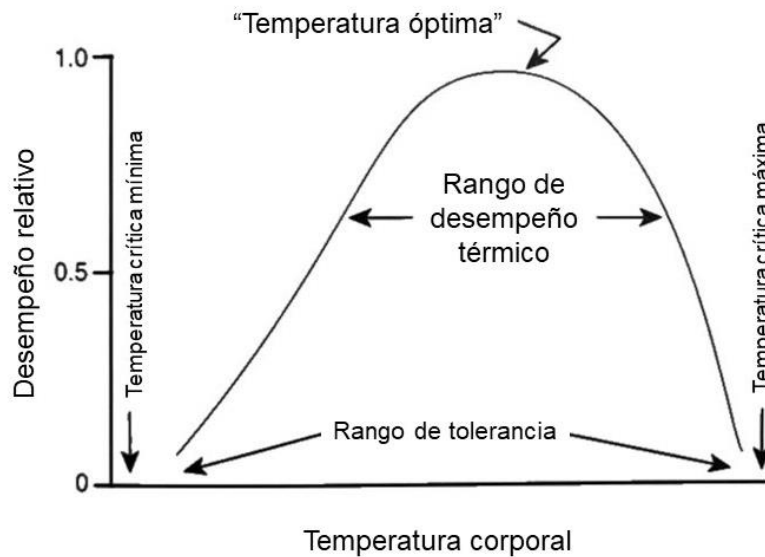


Figura 1. Representación teórica de los rangos térmicos y límites de temperatura corporal en lagartijas, se observan los límites críticos, así como

el rango de amplitud de rendimiento térmico (thermal performance breadth) dentro del cual se ubica la temperatura óptima (modificado de Vitt y Caldwell, 2009).

Cuando los organismos se encuentran por abajo o arriba de estas temperaturas críticas, su desempeño funcional y de supervivencia se ven comprometidos (Angilletta, 2009; Deutsch *et al.*, 2008; Huey y Stevenson, 1979).

Tabla 1. Terminología aplicada a estudios de termorregulación en anfibios y reptiles (modificado de Vitt y Caldwell (2009), Foster y Fisher (2012) y Tracchia (2018)).

| Término | Definición |
|------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Temperatura ambiental (T_a) | Temperatura que se puede medir con un termómetro o sensor que se toma en el entorno actual. |
| Temperatura corporal (T_b) | Temperatura interna de los organismos. |
| Rango de temperatura de actividad | Rango de temperaturas corporales a las cuales los organismos son activos y realizan sus funciones sin alteraciones. Generalmente es evaluado en condiciones naturales. |
| Temperatura óptima (T_{opt}) | Rango de temperatura corporal dentro del cual se llevan a cabo los procesos fisiológicos con normalidad. |
| Temperatura de selección (T_{set}) | Gradiente térmico ajustado donde se cumplen las funciones complejas de alimentación, digestión, absorción, espermatogénesis, foliculogénesis, activación inmunológica, etc. El cual se obtiene bajo condiciones de laboratorio y no necesariamente debe coincidir con la T_{opt} . |
| Temperatura de operación u operacional (T_e) | Temperatura obtenida mediante el uso de modelos físicos similares a los organismos en un ambiente específico, los cuales consideran tamaño, forma y reflectancia de los reptiles. |
| Temperatura crítica máxima (CT_{max}) | Temperatura corporal más alta a la cual la locomoción se vuelve descoordinada y el animal pierde la habilidad de |

| | | |
|----------------------------------------------|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| | | escapar en condiciones que conducirían a su muerte. Estimada en condiciones de laboratorio. |
| Temperatura mínima (CT_{min}) | crítica | Temperatura corporal más baja a la cual se produce un estado de narcosis por frío que impide la locomoción y escape. Estimada en condiciones de laboratorio. |

3.3 Impacto del estrés térmico en ectotermos

Las temperaturas cercanas a CT_{max} y CT_{min} han sido usadas como estímulos estresantes en animales para entender su desempeño bajo condiciones extremas. Este tipo de desempeño se mide generalmente en términos de locomoción, crecimiento, desarrollo, fecundidad, supervivencia y respuestas conductuales (Angilletta, 2009; Soravia *et al.*, 2021). Aunque las temperaturas extremas, bajas y altas son una condición cada vez más persistente y constante en los ambientes naturales, no se han dedicado suficientes estudios a evaluar el efecto que tienen como estresor durante el desempeño de tareas cognitivas en reptiles, a pesar de ser uno de los grupos más afectados por las temperaturas extremas.

En reptiles, se ha evaluado el efecto del estrés térmico en diferentes ámbitos. En la lagartija *Phymaturus tenebrosus* se observó que el desempeño locomotor y fisiológico se ven beneficiados por las temperaturas extremas altas, sugiriendo que un incremento en la temperatura ambiental a causa del calentamiento global podría beneficiar a la especie (Cabezas-Cartes *et al.*, 2019). También se ha evaluado el efecto de las temperaturas en los niveles de glucocorticoides en reptiles, los cuales generalmente aumentan su producción en respuesta a condiciones que amenazan su supervivencia. Se ha observado una mayor producción de glucocorticoides cuando los individuos son expuestos a temperaturas extremas bajas indicando una fuerte respuesta a este estresor, mientras que las temperaturas extremas altas no muestran una diferencia significativa en la producción de glucocorticoides comparado con los niveles base a una

temperatura óptima (Dupoué *et al.*, 2013; Telemeco y Addis, 2014). En lagartijas, las altas temperaturas ambientales también promueven la accesibilidad para invadir ambientes urbanos (Campbell-Staton *et al.*, 2020).

En peces, altas temperaturas pueden incrementar la probabilidad de tomar riesgos, así como aumentar la actividad, individuos a altas temperaturas tuvieron hasta un 40% más de actividad que aquellos en temperaturas bajas (Culumber, 2020). Por otra parte, las bajas y altas temperaturas pueden afectar la habilidad o necesidad de los peces de alimentarse, disminuyendo en ambos casos el consumo de alimento y afectando las tasas metabólicas de los individuos (Volkoff y Rønnestad, 2020).

En aves, las altas temperaturas tienen un efecto en el éxito reproductivo y la mortalidad, las hace cantar menos y provoca un declive en sus funciones motoras, donde les toma más tiempo manejar las semillas para alimentarse (Danner *et al.*, 2021).

3.4 Impacto del estrés térmico en la cognición de ectotermos

En reptiles, se han evaluado los efectos de diferentes temperaturas durante el desarrollo embrionario en el aprendizaje de crías así como en organismos sexualmente maduros (Amiel *et al.*, 2014, 2016; Amiel y Shine, 2012; Beltrán *et al.*, 2020; Clark *et al.*, 2014; Dayananda y Webb, 2017; Siviter *et al.*, 2017). Por su parte, en peces y aves se ha analizado el efecto de las temperaturas durante procesos de aprendizaje (Danner *et al.*, 2021; Toni, *et al.*, 2019; Valenzano *et al.*, 2006).

Como se mencionó, los estudios en reptiles se han centrado principalmente en el efecto de la temperatura de incubación en el desempeño cognitivo. Por ejemplo, en crías del scíncido *Bassiana duperreyi*, se ha observado que las altas temperaturas de incubación generan individuos que aprenden más rápido y cometen menos errores en tareas de aprendizaje, además de producir individuos con mayor densidad neuronal en ciertas áreas del cerebro implicadas en el

proceso de aprendizaje (Amiel *et al.*, 2014, 2016; Amiel y Shine, 2012; Clark *et al.*, 2014). Por su parte en la lagartija *Pogona vitticeps* sucede lo contrario, los individuos incubados a bajas temperaturas son los que muestran un mejor desempeño en tareas de aprendizaje social (Siviter *et al.*, 2017). De manera similar, en el gecko *Amalasia lesuri*, los individuos incubados a bajas temperaturas aprenden más rápido y cometen menos errores que aquellos incubados a altas temperaturas (Dayananda y Webb, 2017).

Por otro lado, en peces se ha observado que las temperaturas extremas (bajas y altas) afectan el interés de los individuos por objetos novedosos (Toni *et al.*, 2019). Mientras que en otras especies los individuos evaluados a bajas temperaturas, tuvieron una mejor tasa de éxito en tareas de asociación, que aquellos mantenidos a una temperatura control (Valenzano *et al.*, 2006).

En aves, las altas temperaturas hacen que los individuos requieran más pruebas para poder completar una tarea de alimentación y que no se alimenten en algunas pruebas, indicando un bajo desempeño cognitivo. También provoca un cambio en su manejo de tiempo, donde las aves dejan de realizar las tareas de aprendizaje para ejecutar conductas de disipación de calor (Danner *et al.*, 2021).

3.5 Impacto del estrés térmico en la cognición de humanos

El efecto del estrés térmico en humanos ha sido ampliamente estudiado, pues representa un riesgo de trabajo, ya que incrementa la probabilidad de cometer errores al disminuir la capacidad cognitiva de los individuos (López-Sánchez y Hancock, 2018; Taylor *et al.*, 2016). Este estrés ha probado tener diversos efectos cognitivos dependiendo de la complejidad de las tareas que se realicen, donde el estrés por frío afecta negativamente el desempeño en tareas simples y complejas mientras que el estrés por calor solo afecta negativamente las tareas complejas (Hancock y Vasmatazidis, 2003; Taylor *et al.*, 2016). Las tareas simples son aquellas que requieren habilidades motoras de percepción simple, como el tiempo de

reacción u orientación visual, mientras que las tareas complejas requieren un mayor esfuerzo o atención, como las tareas de coordinación motora múltiple, la capacidad para recordar información o el rastreo (Bradley y Higenbottam, 2003; Hancock y Vasmatzidis, 2003; Taylor *et al.*, 2016).

3.6 Cambio climático y su efecto en ectotermos

Uno de los factores ambientales más importantes en la actualidad y que determina en gran parte la supervivencia de las especies es el cambio climático. Este tiene un efecto directo en la distribución y densidad de las poblaciones (Reside *et al.*, 2019; Sinervo *et al.*, 2010). Debido a que los ectotermos dependen de la temperatura ambiental para llevar a cabo sus funciones fisiológicas básicas, son considerados como los organismos más susceptibles a estos cambios (Deutsch *et al.*, 2008). Sin embargo, es importante considerar que los organismos no se encuentran confinados a estas temperaturas, pues son capaces de regular su temperatura al modificar sus conductas. La termorregulación les permite evitar un aumento extremo en su T_b , o en algunos casos tomar ventaja de las altas temperaturas y alcanzar su temperatura óptima en menos tiempo. Esta capacidad de mantenerse dentro de su temperatura deseada, depende en gran medida de la disponibilidad de sombra, refugios, madrigueras y microhábitats, así como de la habilidad de los individuos para reconocer, recordar y poder encontrar estos refugios (Huey y Tewksbury, 2009; Kearney *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010). Debido al cambio climático, el tiempo que las lagartijas destinan a tareas de forrajeo ha disminuido, generando horas de restricción, dentro de las cuales los individuos no pueden abandonar sus refugios. Al mismo tiempo, las especies que viven en ambientes con temperaturas por debajo de su T_{opt} podrían verse beneficiadas por este aumento de temperatura al ampliar sus horarios de forrajeo (Deutsch *et al.*, 2008). Estas restricciones también limitan las funciones metabólicas de los individuos como el crecimiento, mantenimiento y

reproducción, poniendo en riesgo la estabilidad de las poblaciones y aumentando el riesgo de extinción. Se estima que para 2050, en México, el 46% de los sitios disponibles para lagartijas ovíparas desaparecerá. Sin embargo, si el aumento en las temperaturas es gradual, es probable que las especies sean capaces de moverse a sitios más favorables o de ajustarse a las nuevas condiciones, siempre y cuando la plasticidad térmica y conductual de la especie lo permita (Sinervo *et al.*, 2010), así como la disponibilidad de hábitats aledaños para cumplir sus necesidades básicas.

3.7 Generalidades de la especie

La lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* (figura 2) pertenece a la familia Teiidae, la cual posee una termorregulación helioterma con las temperaturas óptimas más altas en lagartijas (Vitt y Pianka, 2004). Para *A. costatus costatus*, se ha reportado una temperatura operacional de 38.8 ± 0.19 °C (Rubio-Blanco, 2011). Es una especie ovípara, endémica a la cuenca del Balsas (Duellman y Zweifel, 1962). Presenta dimorfismo sexual y tiene una dieta compuesta principalmente por insectos (ortópteros, coleópteros e isópteros) (Aguilar *et al.*, 2010; Muñoz-Manzano, 2010). Se han realizado diversos estudios de comportamiento en la especie en condiciones de laboratorio, los cuales han mostrado que las características conductuales son consistentes en los individuos a lo largo de su vida y en diferentes contextos (Heredia-Morales, 2016). Además, en esta población, un estudio en cautiverio observó un mayor número de individuos reactivos, los cuales suelen prestar más atención al ambiente y desempeñarse mejor cuando este es inestable, aunque son afectados por la presencia de objetos novedosos (Rangel-Patiño, 2014). Asimismo, se ha observado que son capaces de recordar información adquirida como crías y utilizarla en estadios ontogenéticos posteriores (Morales-Méndez, 2019).



Figura 2. *Aspidoscelis costatus costatus* adulto en la localidad “El Cerrito”, Tonicaco, Estado de México. Se observa a la lagartija termorregulando sobre rocas que utilizan como refugio.

4. Planteamiento del problema

En la actualidad, la temperatura ambiental se eleva rápidamente en todo el planeta; aunado al cambio de uso de suelo que ha sufrido el área de colecta, las condiciones para la lagartija *Aspidoscelis costatus costatus* son cada vez más adversas, por lo que la capacidad de reconocer y adaptarse a estos cambios les otorgaría una ventaja para su supervivencia en comparación con otras especies. Por este motivo resulta importante indagar si las capacidades cognitivas de la especie son suficientes para contrarrestar conductualmente los efectos del calentamiento global y proporcionar información sobre el impacto de la temperatura durante la realización de tareas cognitivas en reptiles, pues existe poca información al respecto.

5. Hipótesis, objetivos y pregunta de investigación

5.1 Hipótesis

Dado que en la especie de estudio la temperatura ambiental influye sobre la temperatura corporal, al evaluar el desempeño conductual de *Aspidoscelis costatus costatus*, se observarán diferencias ante tareas cognitivas de diferente complejidad en función de la temperatura ambiental y corporal a la que se realicen. Particularmente, se espera que las temperaturas altas mejoren el desempeño conductual logrando que los individuos concluyan las tareas de manera eficiente en un menor tiempo mientras que las temperaturas bajas tendrán un efecto negativo en el desempeño aumentando el tiempo necesario para completar la tarea.

5.2 Objetivos

General

Determinar el efecto de diferentes temperaturas ambientales sobre el desempeño cognitivo de *Aspidoscelis costatus costatus* ante diferentes tareas según su complejidad

Particulares

- Determinar el efecto de una temperatura menor a la temperatura operacional de la especie en una tarea cognitiva simple y en una compleja
- Determinar el efecto de una temperatura mayor a la temperatura operacional de la especie en una tarea cognitiva simple y en una compleja
- Determinar las diferencias en el desempeño de tareas simples y complejas y entre la temperatura operacional y las dos temperaturas límite

5.3 Pregunta de investigación

Dado que las temperaturas ambientales tienen un efecto directo sobre los reptiles y pueden afectar la supervivencia y adecuación de los individuos, la pregunta de investigación planteada en este proyecto es:

¿Cuál es el efecto de las temperaturas ambientales sobre las habilidades cognitivas de *Aspidoscelis costatus costatus* en tareas de diferente complejidad?

6. Materiales y métodos

6.1 Área de estudio y colecta

Se colectaron 34 individuos adultos de *Aspidoscelis costatus costatus* (LHC en machos 76-129mm y en hembras 68-110mm; Rubio-Blanco, 2007), en cinco colectas individuales en Tonicato, Estado de México, en la localidad “El Cerrito” (18°47'10.3" N y 99° 36'52.4" W; figura 3. Permiso de colecta 09/K5-0644/11/19). El sitio se localiza al sur del Estado de México y presenta un clima semicálido subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2010). Para el año de estudio (2021) se registró una temperatura máxima anual de 33°C, una mínima anual de 9.1°C, una media mensual de 21.2°C y una precipitación anual de 816.47mm (CONAGUA, 2023).



Figura 3. Mapa del municipio de Tonicato, Estado de México. Se señala en verde la localidad “El Cerrito” donde se colectaron los ejemplares de *Aspidoscelis costatus costatus* empleados en este estudio.

La colecta se realizó durante los meses de mayo a agosto de 2021, entre las 08:00 y 15:00 h con una trampa de desvío. Una vez que los individuos eran guiados hacia la trampa por dos o tres miembros y colaboradores del Laboratorio de Ecología y Conducta, esta se cerraba para evitar que los individuos se escaparan y una vez dentro de la trampa eran colectados con la mano. Los individuos capturados

fueron trasladados individualmente en sacos de tela al Laboratorio de Ecología y Conducta de la Universidad Autónoma del Estado de México, donde fueron medidos al milímetro más cercano con un vernier digital Fowler (modelo No. 54-101-2) ($LHC 76.25 \text{ mm} \pm 7.16 \text{ mm}$), pesados con una balanza digital Ohaus (modelo YA102) ($13.64 \text{ g} \pm 3.79 \text{ g}$), sexados mediante la identificación de diferencias en el tamaño de las escamas cloacales (19 hembras y 15 machos) y se les asignó un número de identificación, el cual fue marcado en cada encierro individual junto con el sitio y fecha de colecta. De esta manera no fue necesario marcar a los individuos.

6.2 Temperatura en campo

De manera complementaria, se registró la temperatura del sustrato directamente en el sitio de colecta eligiendo tres puntos de importancia para la especie: en el sustrato sin ninguna cobertura (rocas, vegetación, etc.), el cual se denominó “sustrato sin cobertura”; bajo la sombra de una planta denominado “sustrato con cobertura” y por último, bajo un grupo de rocas donde se ha observado que las lagartijas se esconden al sentirse amenazadas, el cual se denominó como “refugio”. Para ello se colocaron dos registradores automáticos con sensores de temperatura iButton® en el punto sustrato sin cobertura y refugio, mientras que en el punto sustrato con cobertura se colocó un registrador de temperatura BlueMaestro (Tempo Disc™) (figura 4). Los cuales se programaron para registrar la temperatura cada cinco minutos.

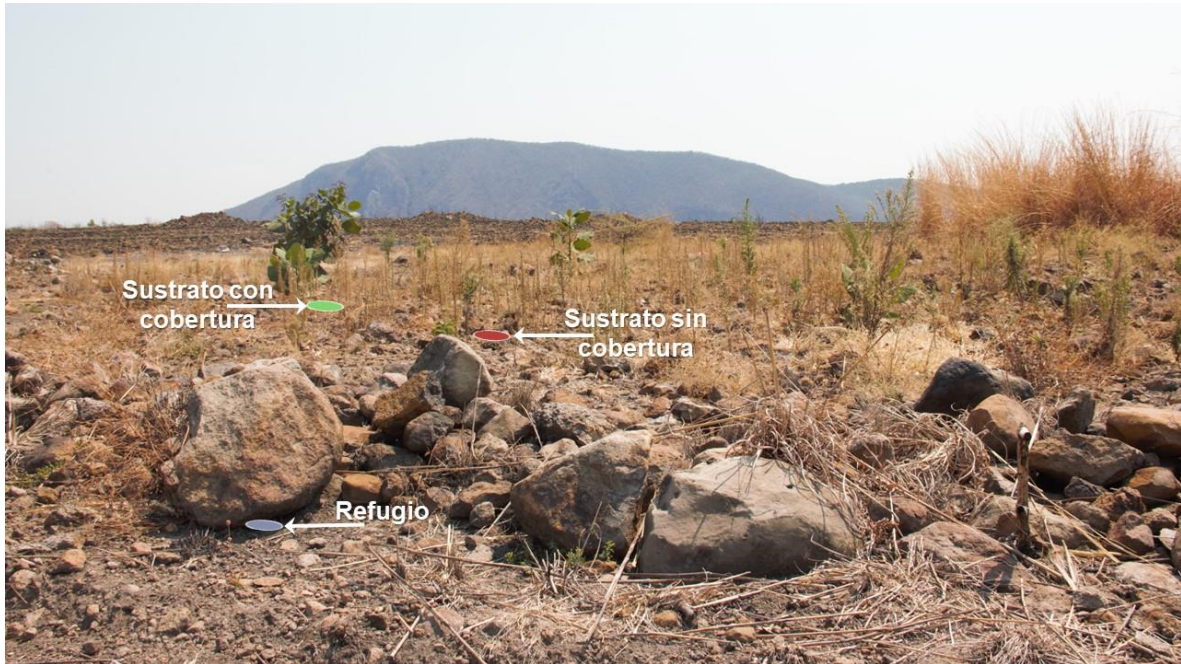


Figura 4. Fotografía del sitio de estudio de *Aspidoscelis costatus costatus* en Tonatico, Estado de México. Se señalan los sitios donde se colocaron los registradores de temperatura.

Durante los días de visita los sensores se colocaron al llegar al sitio de colecta y fueron retirados al terminar el muestreo de ese día. En total, se obtuvieron 916 registros durante siete días de muestreo a lo largo del proyecto.

Estos datos fueron analizados con estadística descriptiva con el fin de describir las condiciones térmicas del sustrato en el sitio de estudio en puntos de importancia para la especie. Posteriormente, se realizaron pruebas de normalidad. Al no cumplir con los supuestos de una distribución normal, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la temperatura entre los tres sitios. Una vez que se obtuvieron los resultados de esta prueba, se realizó una prueba *post-hoc* Wilcoxon para determinar entre qué sitios existieron diferencias.

6.3 Condiciones en cautiverio

Las lagartijas se mantuvieron individualmente en contenedores de plástico opaco (50 cm largo x 34cm ancho x 33 cm alto) con peatmoss como sustrato y un refugio que consistía en la mitad de un tubo de PVC opaco. La tapa hermética de los contenedores se modificó al cambiar una parte del plástico por malla para permitir el flujo constante de aire y no interferir con el espectro de luz y calor emitido por los focos colocados sobre los encierros. A 5 cm de la tapa se colocaron una lámpara de calor de 100 watts y una lámpara de luz natural VitaLite® (<https://www.naturallighting.com/>), bajo un fotoperiodo de 10 horas luz y 14 horas oscuridad, similar a las condiciones en el sitio de captura al momento de los experimentos.

Se mantuvieron en un periodo de aclimatación al cautiverio y a las arenas experimentales por una semana, durante el cual fueron alimentadas cada dos días con un puré preparado con dos grillos (*Achaeta domestica*), dos tenebrios (*Tenebrio molitor*) y cuatro croquetas comerciales (Mazuri®, Exotic Animal Nutrition, Insectivory Diet). La razón por la cual se empleó puré en lugar de alimento vivo (grillos y/o tenebrios) fue que estos pueden moverse libremente y salir del espacio de alimentación asignado en las arenas experimentales. También se les proporcionó agua *ad libitum* y la temperatura de los encierros se mantuvo entre 37° y 39°C, debido a que la temperatura promedio de selección de la especie es de 38.5 (± 1.25) °C. Se han reportado diferencias entre sexos, donde los machos presentan temperaturas corporales de hasta dos grados menos que las hembras (Rubio-Blanco, 2011). Los individuos no fueron alimentados un día antes de iniciar los experimentos.

Luego de dos días en cautiverio, cada individuo se colocó dos veces al día, por tres días consecutivos en las arenas experimentales (seis exposiciones) para que reconocieran el espacio y evitar que al evaluar la conducta de interés se observara una respuesta debido a la exposición a un ambiente novedoso. Durante este

periodo no hubo alimento en las arenas y la temperatura se mantuvo igual a la de los encierros (37°-39°C).

6.4 Diseño experimental

Se formaron tres grupos experimentales aleatorios de acuerdo con tres rangos de temperatura, los cuales se eligieron con base en la temperatura de operación (T_e) reportada para la especie en el sitio de colecta, la cual es de 38.8 (± 0.19) °C (Rubio-Blanco, 2011), así como los registros directos en campo y lo observado durante pruebas piloto. Estos fueron temperatura baja (debajo de la T_e de la especie, 27-29°C) con 12 individuos (cinco machos, siete hembras); operacional (cercana a la T_e de la especie, 36-38°C) con 11 individuos (cinco machos, seis hembras) y alta (arriba T_e de la especie, 40-42°C) con 11 individuos (cinco machos, seis hembras). Las pruebas piloto mostraron que por encima de los 43°C y cerca de los 45°C los individuos comienzan a mostrar conductas de jadeo, abriendo y cerrando la boca, así como cerrar los ojos, disminución de movimiento y la elevación de extremidades, conductas asociadas a un estrés térmico extremo, las cuales se presentan cuando se acercan a su CT_{max} (Huey y Stevenson, 1979; Loughran y Wolf, 2020).

La temperatura experimental se controló mediante lámparas de calor de diferente wattage con reguladores de intensidad (dimmers). La temperatura se monitoreó en las arenas mediante un termómetro digital de cuatro canales (HOBO® UX120-006M) con cuatro registradores TMC6-HD (rango = -40°C a 100°C, precisión $\pm 0.15^\circ\text{C}$) (figura 5 y figura 6). Al inicio y final de cada prueba se tomó la temperatura en el dorso de cada individuo mediante un termómetro digital de dos canales (Kamtop®, rango -50°C ~200°C) con un termopar tipo k de sonda pequeña. Considerando a Bishop y Echternacht (2004), comparamos la temperatura cloacal y dorsal en las lagartijas en cautiverio y en el sitio de estudio, la cual se tomó durante el primer minuto después de ser capturada. No

encontramos diferencias significativas entre las temperaturas cloacal y dorsal (prueba de Wilcoxon, $\alpha= 0.05$, $V=725$, $p= 0.3982$) y el coeficiente de relación entre temperaturas fue significativo (correlación de Spearman, $\alpha= 0.05$, $\tau= 0.4828$, $p<0.001$); por lo que la medición de la temperatura en el dorso de las lagartijas (y no en la cloaca) con un sensor termopar es una técnica menos invasiva, precisa y ética para medir la T_b de nuestra especie de estudio. Estas temperaturas se tomaron con el fin de comprobar que las lagartijas realizaron las tareas a la temperatura asignada, sin embargo, se observó que las lagartijas a altas temperaturas modificaron su conducta después de alimentarse, permaneciendo inmóviles en las esquinas de las arenas, disminuyendo su temperatura, por lo que estos datos no se consideraron al realizar las comparaciones.

6.5 Arenas experimentales

Se utilizaron dos arenas experimentales durante el proyecto, una para la tarea simple y otra para la tarea compleja. Cada una contó con una pared de acrílico para permitir que los experimentos se videograban y se analizaran posteriormente. En ambos casos, al final de cada prueba la arena se limpió con alcohol al 70% para eliminar rastros odoríferos y evitar que estos influyeran en las conductas observadas.

La complejidad de las pruebas se adaptó a la especie a partir de la clasificación realizada por Taylor (2016) en humanos, siendo estas la orientación visual simple al tener que llegar a un alimento conocido (puré) y la navegación a través de paredes de acrílico hasta el alimento (puré).

6.5.1 Tarea simple

Se colocó cada individuo en una arena experimental rectangular de 100 cm de largo por 50 cm de ancho, dividida en dos partes: la zona de aclimatación de 25 cm X 50 cm, donde solo la mitad de la barrera es removible y la zona de

alimentación de 75 cm X 50 cm (figura 5). La prueba inició en la zona de aclimatación, donde el individuo permaneció por 20 min, después de los cuales se levantó la barrera y se le permitió explorar por 30 min (Morales-Méndez, 2019) en la zona de alimentación, al final de la cual se encontraba un plato con el alimento (puré) como se muestra en la figura 5. Este procedimiento se repitió para cada uno de los individuos.

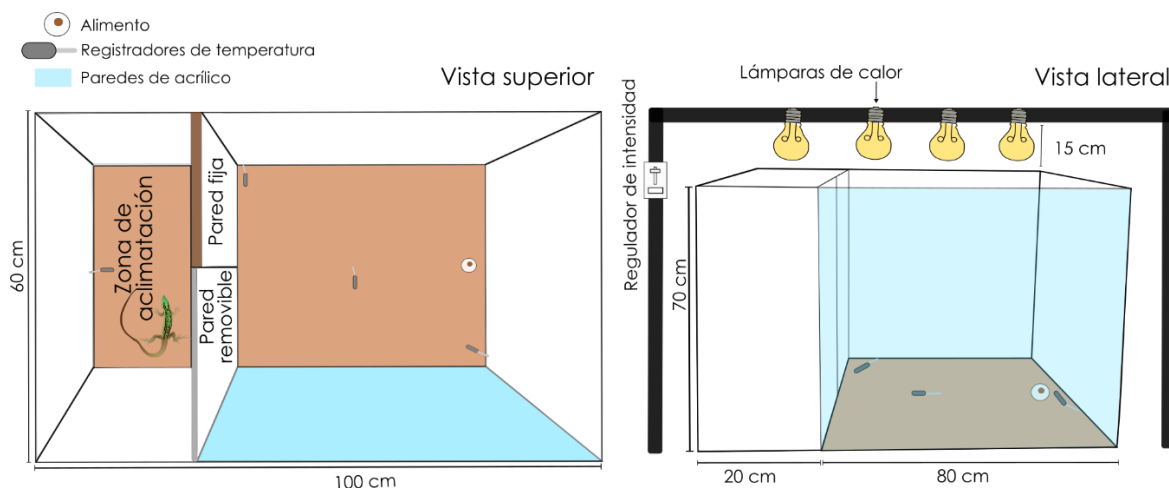


Figura 5. Diagrama de la arena experimental para la prueba cognitiva simple. Se muestra la ubicación de las lámparas de calor y los registradores de temperatura, así como del plato con alimento.

6.5.2 Tarea compleja

La arena experimental simple y la compleja eran de las mismas dimensiones y contaban con una barrera removible similar. Sin embargo, en la arena compleja la zona de alimentación consistió en un área con diferentes paredes de acrílico. Una de ellas dividió totalmente la zona de alimentación a lo largo, y contó con un pasaje al extremo contrario de la barrera removible (punto de inicio de la prueba), el cual debían cruzar, mientras que las otras paredes solo dividieron la mitad del espacio y las lagartijas solo debían rodear las paredes para pasar, permitiendo la observación del alimento (puré) pero dificultando el acceso a esta (figura 6). Estas

paredes también contaron con pequeñas aperturas, lo que permitió la distribución del olor en la arena pero no el paso de las lagartijas, pues solo podían cruzar por el pasaje como se muestran en la figura 6. Los tiempos de experimentación en cada zona fueron iguales a los descritos para la prueba simple y el mismo procedimiento se repitió para cada individuo.

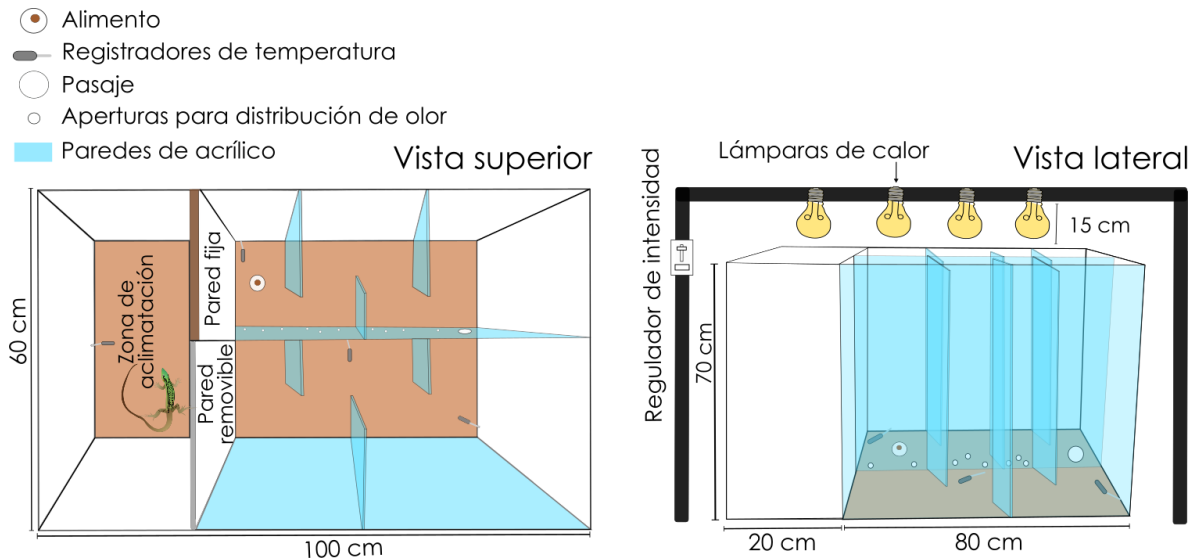


Figura 6. Diagrama de la arena compleja para la evaluación de la conducta en *Aspidoscelis costatus costatus*. Se muestra la ubicación del alimento, lámparas de calor, registradores de temperatura y paredes de acrílico. Además, se pueden observar pequeñas aperturas para la distribución del olor, así como un pasaje por el cual las lagartijas cruzaron la pared.

6.6 Pruebas conductuales

Durante la evaluación conductual, cada organismo realizó dos tareas al día, una simple y una compleja, con un descanso de 4 horas entre ambas. Estas pruebas se realizaron durante dos rondas. Debido a las complicaciones que existieron durante las pruebas piloto para modificar la temperatura de las arenas experimentales se decidió un orden específico en las temperaturas para realizar

las pruebas, de manera que el cambio entre una temperatura y otra fuera lo más rápido posible. Cada día se inició con las pruebas de temperatura alta, seguido por la baja y posteriormente la temperatura operacional en ambas arenas, al finalizar la primer ronda de experimentos se repitió este orden para la segunda ronda.

Con el fin de evitar que las lagartijas se acostumbraran a un patrón específico en el orden de las pruebas (primero prueba simple y segundo la compleja o viceversa) las lagartijas fueron sorteadas entre las pruebas mediante un código de aleatorización en R (Team, 2021). Una vez que se eligió el orden para la primera ronda de experimentos se utilizó el mismo para la segunda ronda, pero con las arenas invertidas, es decir, aquellas lagartijas que iniciaron en la arena simple realizaron la segunda ronda en la arena compleja en el mismo orden, de esta manera se aseguró que cada una de ellas tuviera el mismo tiempo de descanso entre pruebas.

El alimento utilizado durante las pruebas fue el mismo al que se les acostumbró durante el periodo de aclimatación, un puré colocado en tapas de caja Petri, utilizado como plato, las cuales tenían el fondo blanco para sobresalir del sustrato de corcho café. Cuando un individuo no se alimentó durante seis pruebas se le proporcionaron dos grillos acordes a su tamaño en su encierro individual, para evitar que sufrieran inanición, pero considerando que esta cantidad no fuera suficiente para satisfacerlo y para que su desempeño durante las pruebas no se afectara por su estado nutricional.

En ambas pruebas, los individuos se colocaron durante 20 minutos en la zona de aclimatación (figura 5, figura 6), posteriormente se abrió la pared removible y se permitió el acceso de las lagartijas a la zona experimental. Cuando las lagartijas no se movieron a esta zona en los primeros dos minutos fueron tocadas gentilmente con un pincel para motivarlas a moverse hacia la zona experimental, en la cual permanecieron por 30 minutos y se les permitió alimentarse libremente. Cada individuo realizó 15 pruebas para cada tarea, pues se ha observado que después

de este número, el desempeño no mejora y permanece estable en la especie (Morales-Méndez, 2019).

6.7 Variables de estudio

6.7.1 Desempeño por individuo

Para evaluar el desempeño individual se consideraron dos variables, la tasa de éxito y el puntaje conductual. Las tasas de éxito por individuo se calcularon al multiplicar el número de pruebas en las cuales los individuos comieron una parte o todo el alimento disponible (sin importar el tiempo que necesitaron para hacerlo) por cien y se dividió entre el total de pruebas para cada tarea (15) (Davis y Burghardt, 2007). Los puntajes conductuales (Behavior rating scale (BRS), Kohler y Strain, 1992) se describieron en función del desempeño de las lagartijas, el cual considero la rapidez para realizar la prueba, el número de errores cometidos (interactuar con el alimento sin comer), la voracidad y actividad en general. Estos puntajes van de 0 a 6, y se asignaron a cada individuo según lo observado durante las pruebas (tabla 2). Después de las 15 pruebas, se sumaron todos los puntajes y se obtuvo una puntuación total para cada individuo, siendo 90 la puntuación máxima a obtener.

Tabla 2. Descripción de los puntajes utilizados para evaluar el desempeño de *Aspidoscelis costatus costatus* en una tarea simple y una compleja.

| Puntaje | Descripción |
|---------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 0 | La lagartija se queda quieta la mayor parte de la prueba (más de 1600s). No come ni interactúa con la comida y usualmente extiende las extremidades y coloca el vientre sobre el suelo. |
| 1 | La lagartija se mueve poco (entre 200s y 1000s) y sin dirección, chocando repetidamente contra las paredes de las arenas. No come ni interactúa con el alimento. |

| | |
|---|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 2 | La lagartija se mueve poco (menos de 600s) y sin dirección, chocando constantemente con las paredes de las arenas. La lagartija come todo o una parte del alimento en una interacción con el plato o solo interactúa con el plato en múltiples ocasiones sin comer. |
| 3 | La lagartija se mueve mucho (más de 1000s) sin dirección, mientras choca con las paredes de la arena. No tienen ninguna interacción con el alimento o el plato debido a que no llega hasta él o lo ignora. |
| 4 | La lagartija se mueve mucho (más de 1000s) y cada vez que choca con las paredes de la arena recompone el camino. Las lagartijas tardan más de 600s en consumir el alimento y generalmente continúan interactuando con el plato después de comer. |
| 5 | La lagartija come el alimento, pero necesita acercarse al plato en varias ocasiones durante la prueba. Come, se mueve y regresa a comer. Se mueven entre 500s y 1200s. |
| 6 | La lagartija se mueve con una dirección clara, es decir, sin chocar con las paredes de acrílico. Llega rápido al alimento y lo consume en su totalidad en menos de 600s. Después dedica el tiempo a explorar la arena experimental o termorregular. |

6.7.2 Aprendizaje

Para determinar si un individuo había aprendido evaluamos la tendencia de cada individuo en disminuir la latencia en alimentarse (tiempo que tardan en alimentarse por primera vez después de iniciada la prueba) a lo largo de las 15 pruebas con los tests de Hatanaka (Hatanaka y Yamada, 2003) y de Inversión (Yevjevich, 1972). Este enfoque no paramétrico permite evaluar de manera más precisa el aprendizaje comparado con otros métodos estadísticos convencionalmente usados, pues considera la variabilidad conductual individual y no deja fuera los valores atípicos como sucede cuando se utilizan únicamente los promedios de los datos.

El test de Hatanaka busca la homogeneidad; es decir, que la serie de datos provenga de una sola población. La falta de homogeneidad puede cambiar el valor medio de una distribución, así como incrementar la varianza (Kite, 1985). Esta prueba evalúa si una serie de tiempo es aleatoria (hipótesis nula) contra el supuesto de que existe una tendencia en los datos (hipótesis alternativa). Considerando una muestra de serie de datos temporal X de tamaño n con elementos x_1, x_2, \dots, x_n donde x_j es cualquier observación en la muestra. La serie es dividida en dos grupos de acuerdo con la siguiente transformación:

$$x_j = \begin{cases} l & \text{if } x_j < x_k \quad \forall j < k \\ u & \text{if } x_j \geq x_k \quad \forall j < k \end{cases} \quad \text{Eq. 1}$$

Sean N_l y N_u el número de l 's y u 's observados respectivamente, entonces la diferencia entre los tamaños de cada grupo (ω) esta dado por la diferencia $N_u - N_l$. El estimador estadístico de la prueba ε es dado como:

$$\varepsilon = \frac{\omega}{\sqrt{2 \ln(n) - 0.845}} \quad \text{Eq. 2}$$

Para un nivel de significancia α , el estimador ε es comparado con el valor correspondiente de la distribución normal estándar $z_{\alpha/2}$. La hipótesis nula es aceptada si la condición $-z_{\alpha/2} \leq \varepsilon \leq z_{\alpha/2}$ se cumple.

Por otra parte, la prueba de inversión toma en cuenta la independencia, esto significa que cualquier observación dentro de la serie de tiempo no tiene gran influencia con cualquier otra de las observaciones siguientes, entonces la serie de datos es considerada como no relacionada o independiente.

La prueba evalúa si una serie de tiempo es independiente (hipótesis nula) contra el supuesto de que hay una tendencia dentro de los datos (hipótesis alternativa). Considerando una muestra de serie de datos temporal X de tamaño n con elementos x_1, x_2, \dots, x_n donde x_j es cualquier observación en la muestra. Si $x_1 < x_2 < \dots < x_n$, no habrá ninguna inversión. Por otra parte, si $x_1 > x_2$; $x_2 < x_3$; $x_1 < x_3 < x_4$, ...

entonces hay una inversión en los datos. Por tanto, una serie de tiempo es transformada a:

$$\omega_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{if } x_i \geq x_j \quad \forall j = i + 1 \\ 0 & \text{if } x_i < x_j \quad \forall j = i + 1 \end{cases} \quad \text{Eq. 3}$$

El estimador estadístico de la prueba ε sigue una distribución normal estándar y se expresa como:

$$\varepsilon = \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n \omega_{ij} \quad \text{Eq. 4}$$

Para un nivel de significancia α , y un tamaño de muestra n ; el estimador ε se compara con el valor crítico Q_α .

En el proceso cognitivo, los supuestos de aleatoriedad e independencia no son necesariamente ciertos ya que aprender una tarea implica realizar una determinada actividad repetidamente donde la latencia en alimentarse se correlaciona de manera negativa con el número de prueba; es decir, conforme el número de pruebas que realizan aumenta, la latencia en alimentarse debe disminuir.

Por lo que, en ambos casos, el análisis busca rechazar la hipótesis nula, para poder demostrar que existe una tendencia en los datos. De manera específica, en este proyecto se busca que los valores del estimador de la prueba de Hatanaka sean $1.96 > \varepsilon < -1.96$. Mientras que para la prueba de inversión cada valor del estimador calculado debe ser comparado con un valor crítico. Estas pruebas se realizaron con la herramienta Hydra-Flow (Arévalo-Mejía *et al.*, 2023) para Matlab.

Adicionalmente a los tests de Hatanaka e Inversión, consideramos como lagartijas que aprendieron aquellas cuyos puntajes fueron altos (un tiempo de alimentación corto) desde la primer prueba. Debido a que estas pruebas buscan un cambio a lo largo del tiempo, lagartijas que mostraron un buen desempeño desde el inicio y

lo mantuvieron constante a lo largo de las pruebas no mostraron cambios, por lo que manualmente fueron consideradas como lagartijas que aprendieron.

6.7.3 Movimiento

Se contabilizó el tiempo que las lagartijas invirtieron moviéndose dentro de las arenas, independientemente del tiempo que tardaron en alimentarse. Estos datos se registraron como segundos totales a lo largo de cada prueba; posteriormente, se analizaron los datos de cada individuo en las 15 pruebas, las cuales fueron comparadas entre los tratamientos.

6.8 Análisis estadístico

Los datos de conducta (puntajes, tasas de éxito, movimiento) no cumplieron con los supuestos de una distribución normal (Shapiro-Wilk test, todos $p < 0.05$), por lo que se utilizó estadística no paramétrica para su análisis. No se evaluaron diferencias entre sexos, pues al dividir las muestras por sexos, resultarían grupos de análisis muy pequeños, lo que no permitiría determinar diferencias confiables. Todos los datos fueron utilizados sin transformar.

Todas las variables (tasas de éxito, puntajes y movimiento) fueron comparadas de dos maneras: entre las complejidades a cada temperatura; es decir, tarea simple a temperatura baja contra tarea compleja a temperatura baja y de la misma manera para las otras dos temperaturas. Estas fueron comparadas con una prueba de Wilcoxon signed-rank test.

Por otra parte, los datos se compararon entre las tres temperaturas en ambas complejidades; es decir, la tarea simple a temperatura alta contra la tarea simple a temperatura operacional contra la tarea simple a temperatura baja y de la misma manera para la tarea compleja. Para estos datos se realizó una prueba Kruskal-Wallis y posteriormente un análisis *post-hoc* Wilcoxon rank-sum test.

Todos los datos fueron analizados con R (Team, 2021) con los paquetes ggpubr, pgirmess y ggplot2 (Giraudoux, 2023; Kassambara, 2020; Wickham, 2016).

6.9 Nota ética

Todas las actividades se realizaron bajo las normas éticas establecidas en la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999 Especificaciones técnicas para la Producción, Cuidado y Uso de los animales de Laboratorio (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación [SAGARPA], 1999), así como en las Guías Internacionales para el Manejo de Animales en Investigación Conductual y Enseñanza (ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee, 2023).

7. Resultados

7.1 Temperaturas en campo

Se obtuvieron registros de temperaturas en campo en siete ocasiones que correspondieron a las fechas de colecta, realizadas de mayo a agosto 2021. Solo para junio, julio y agosto se cuenta con registros de temperatura para la zona sustrato con cobertura, debido a la disponibilidad de los sensores de temperatura en ese momento.

Se observaron diferencias en las temperaturas en el sitio de captura entre los tres puntos donde se colocaron los sensores (Kruskal-Wallis, $\alpha = 0.05$, $H(2) = 641.26$, $p < 2.2e^{-16}$), donde las temperaturas más bajas se registraron en el refugio y las más altas en el sustrato sin cobertura. Una prueba *post-hoc* mostró diferencias entre las tres zonas, la diferencia más pequeña fue entre la zona de sustrato sin cobertura y sustrato con cobertura (diferencia observada = 67.88), mientras que entre las zonas de sustrato sin cobertura y refugio (diferencia observada = 468.25) y entre sustrato con cobertura y refugio (diferencia observada = 400.37) las diferencias observadas fueron altas y muy similares.

En la figura 7 se puede observar la variación en temperatura entre el refugio y el sustrato sin cobertura; además, se observa cómo las temperaturas en ambos sitios son similares por la mañana, cerca de las 9:00h, y divergen drásticamente una hora después, alcanzando un máximo de 60°C en el sustrato sin cobertura el 9 de abril de 2021 a las 13:00h, mientras que, en el mismo momento en el refugio, la temperatura fue cercana a los 25°C.

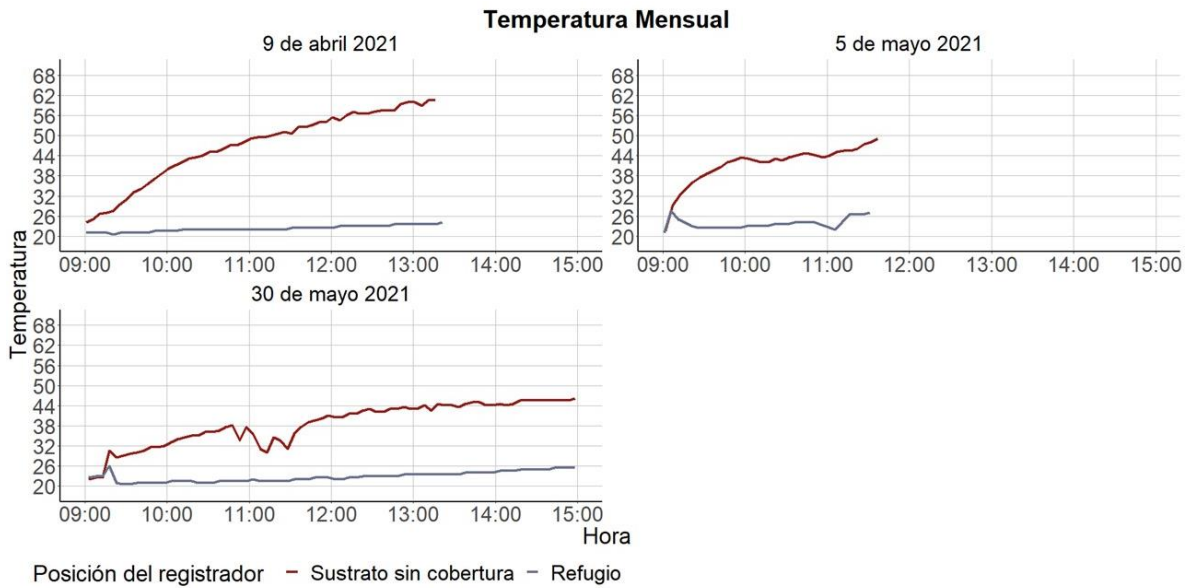


Figura 7. Temperaturas registradas en la localidad de “El Cerrito”, Tonicaco, Estado de México donde se colectaron los ejemplares de *Aspidoscelis costatus costatus* empleados en este estudio. Las gráficas corresponden a los meses de abril y mayo 2021, este último con dos registros, donde se aprecia la temperatura y hora registrada en los sitios de sustrato sin cobertura (en café) y refugio (en gris).

En la figura 8 se puede observar la temperatura del sustrato con cobertura en la que el sensor fue colocado bajo una planta, la cual fue la única cobertura vegetal que encontramos cerca del sitio donde se observaron las lagartijas. Nuevamente se observa la diferencia entre las temperaturas de las zonas refugio y sustrato sin cobertura, y entre la zona sustrato sin cobertura y sustrato con cobertura diferencia observada = 67.88) aunque esta última no resulta evidente (figura 8).

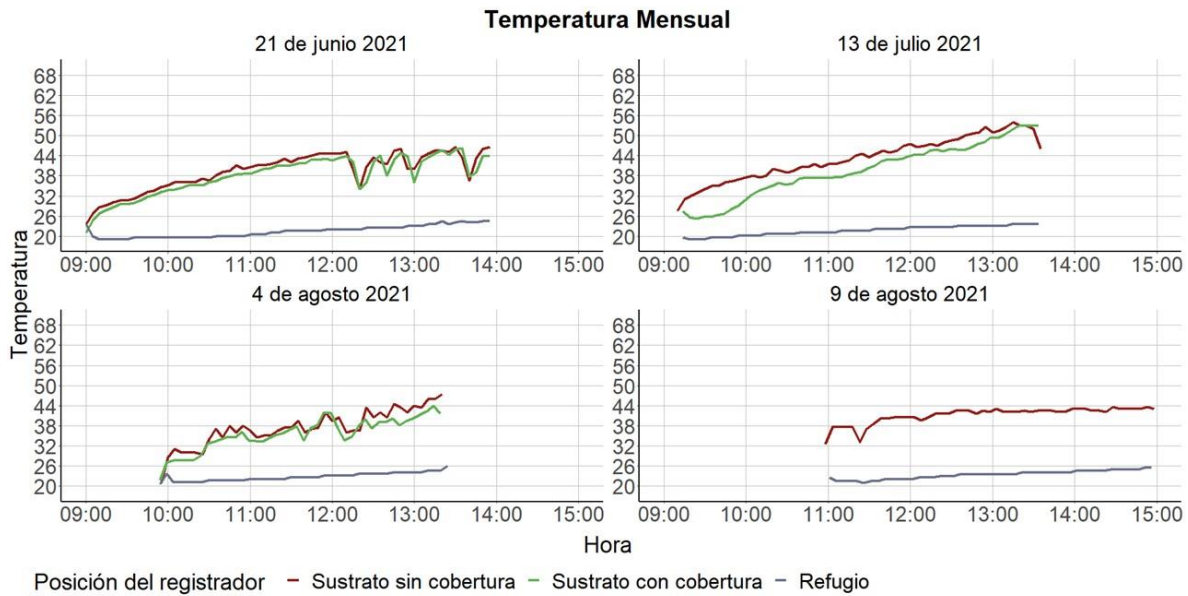


Figura 8. Temperaturas registradas en la localidad de “El Cerrito”, Tonicaco, Estado de México donde se colectaron los ejemplares de *Aspidoscelis costatus costatus* empleados en este estudio. Se muestran las temperaturas correspondientes a junio, julio y agosto de 2021, este último con dos registros, donde se aprecia la temperatura y hora registrada en las zonas sustrato sin cobertura (café), sustrato con cobertura (verde) y refugio (gris).

Durante los siete días en que se registraron las temperaturas, la mínima en el sustrato sin cobertura fue de 21.04°C mientras que su máxima fue de 60.47°C cerca de las 13:00h, siendo este el día más caluroso que registramos (Figura 9). La temperatura promedio registrada en el sustrato sin cobertura fue de 40.92°C, la cual se alcanzaba entre las 9:30h y las 12:00h; después de esta hora la temperatura continuaba incrementando, con excepción de los días nublados en los que la temperatura disminuía por algunos minutos. Generalmente la temperatura del sustrato sin cobertura alcanzó 50°C cerca de las 13:00h y en este punto no se observaron lagartijas fuera de los refugios.

En el caso de la zona de sustrato con cobertura se registró una temperatura mínima de 21.1°C, mientras que la temperatura máxima fue de 53°C, siete grados menos que en el sustrato sin cobertura. El promedio de temperatura en esta zona fue de 37.93°C, tres grados menos que el promedio en el sustrato sin cobertura. Las temperaturas más bajas se registraron en el refugio, donde la mínima fue de 19.03°C y la máxima no alcanzó los 30°C llegando únicamente a 28.04°C, con una temperatura promedio de 22.57°C.

Adicionalmente, se obtuvieron las temperaturas cloacales de las lagartijas dentro del primer minuto de ser capturadas. La T_b de los individuos fluctuó entre 25.1°C y 41.9°C, el promedio fue de T_b 36.43°C. Cinco lagartijas (5 de 34, 15%) capturadas presentaron una temperatura cloacal mayor a 40°C.

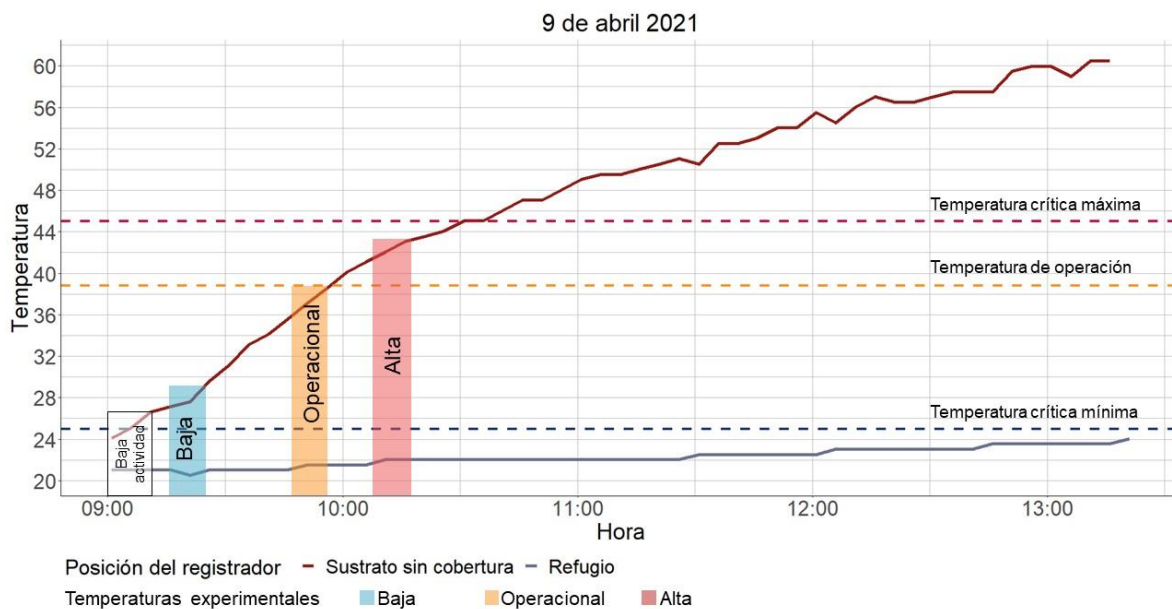


Figura 9. Temperaturas en la localidad de “El Cerrito”, Tonicaco, Estado de México para el 9 de abril 2021 en dos puntos del sitio de colecta, donde frecuentemente se observaron lagartijas: el sustrato sin cobertura y el refugio bajo las rocas. Las temperaturas utilizadas durante los experimentos se señalan dentro de la gráfica para mostrar el intervalo de tiempo en el día durante el cual las lagartijas deben desempeñarse bajo

estas condiciones térmicas en campo. Además, se señala el CT_{max} , CT_{min} observados durante pruebas piloto y la T_e .

7.2 Aprendizaje

Como una medida de aprendizaje, la latencia en alimentarse se analizó con las pruebas de Hatanaka (Hatanaka y Yamada, 2003) y de Inversión (Yevjevich, 1972). Los estimadores para ambas pruebas, así como los puntajes totales se muestran en la tabla 3, donde las lagartijas que mostraron tendencias significativas o presentaron puntajes altos desde la primer prueba están marcadas con negritas, en los casos donde no se pudo calcular el estimador se marcaron con NA.

Tabla 3. Estimadores calculados para las pruebas de Hatanaka y de Inversión para cada individuo de *Aspidoscelis costatus costatus* evaluado en las tareas simples y complejas, así como los puntajes totales. Se marca sombreado la condición en la cual se encontró evidencia de un aprendizaje y en negritas la prueba que lo determinó.

| No. Lagartija | Temperatura | Prueba Simple | | | Prueba Compleja | | |
|------------------|-------------|-----------------------------|------------------------------|------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------|
| | | Estimador de Hatanaka | Estimador de Inversión | Puntaje total | Estimador de Hatanaka | Estimador de Inversión | Puntaje total |
| 1 | Baja | 0.47 | 0.25 | 66 | 1.87 | 0.25 | 56 |
| 2 | Baja | 0 | NA | 23 | 0 | NA | 26 |
| 3 | Baja | 6.08 | NA | 25 | 0 | NA | 16 |
| 4 | Baja | 0.47 | NA | 40 | 0.94 | NA | 30 |
| 5 | Baja | 0.94 | NA | 51 | 0 | NA | 14 |
| 6 | Baja | 0 | 1.33 | 54 | 0.94 | NA | 29 |
| 7 | Baja | 0 | NA | 8 | 0 | NA | 4 |
| 8 | Baja | 0.94 | 0.83 | 90 | 1.87 | NA | 34 |
| 9 | Baja | 0.94 | 0.25 | 54 | 2.34 | NA | 26 |
| 10 | Baja | 0.94 | 0.79 | 59 | 1.87 | 1.33 | 45 |
| 11 | Baja | 0 | NA | 21 | 0.47 | NA | 20 |

| | | | | | | | |
|-----------|-------------|-------------|-------------|-----------|-------------|-------------|-----------|
| 12 | Baja | 0 | NA | 8 | 0 | NA | 16 |
| 13 | Operacional | 0.47 | 0.79 | 70 | 4.21 | NA | 39 |
| 14 | Operacional | 1.87 | 0.25 | 64 | 0.47 | 1.33 | 71 |
| 15 | Operacional | 0.47 | 1.33 | 58 | 2.34 | 0.25 | 33 |
| 16 | Operacional | 1.4 | 2.41 | 51 | 1.4 | NA | 28 |
| 17 | Operacional | 0 | 0.25 | 90 | 2.81 | 2.41 | 68 |
| 18 | Operacional | 2.34 | 1.87 | 86 | 3.27 | 1.33 | 88 |
| 19 | Operacional | 0.47 | 0.83 | 74 | 5.61 | NA | 25 |
| 20 | Operacional | 2.34 | 0.29 | 79 | 0.47 | 0.79 | 67 |
| 21 | Operacional | 0 | 1.87 | 53 | 4.68 | NA | 19 |
| 22 | Operacional | 1.4 | 1.33 | 73 | 2.81 | 1.33 | 48 |
| 23 | Operacional | 1.4 | 0.25 | 84 | 1.87 | 2.41 | 66 |
| 24 | Alta | 1.4 | 0.25 | 51 | 0.94 | 0.29 | 43 |
| 25 | Alta | 2.34 | 1.33 | 75 | 0.94 | 1.33 | 39 |
| 26 | Alta | 1.44 | 0.83 | 88 | 1.4 | NA | 39 |
| 27 | Alta | 0.47 | 0.83 | 77 | 2.81 | 3.48 | 48 |
| 28 | Alta | 0.94 | 2.41 | 71 | 0.47 | 3.48 | 60 |
| 29 | Alta | 2.34 | 0.25 | 89 | 0.47 | 0.25 | 57 |
| 30 | Alta | 0.94 | 1.91 | 86 | 2.81 | 2.41 | 71 |
| 31 | Alta | 1.4 | 2.41 | 76 | 3.74 | NA | 63 |
| 32 | Alta | 0.47 | 2.41 | 74 | 0.47 | 0.29 | 70 |
| 33 | Alta | 0.94 | NA | 39 | 2.81 | 0.39 | 4 |
| 34 | Alta | 2.34 | 1.33 | 82 | 0.94 | 2.41 | 61 |

En la tarea simple, encontramos una tendencia clara a disminuir la latencia en alimentarse, o aprendizaje, en siete lagartijas de la temperatura alta (7 de 11, 73%), ocho de la operacional (8 de 11, 73%) y cuatro de la temperatura baja (4 de 12, 33%), como se puede observar en las figuras 10, 11 y 12.

Latencia en alimentarse en una tarea simple

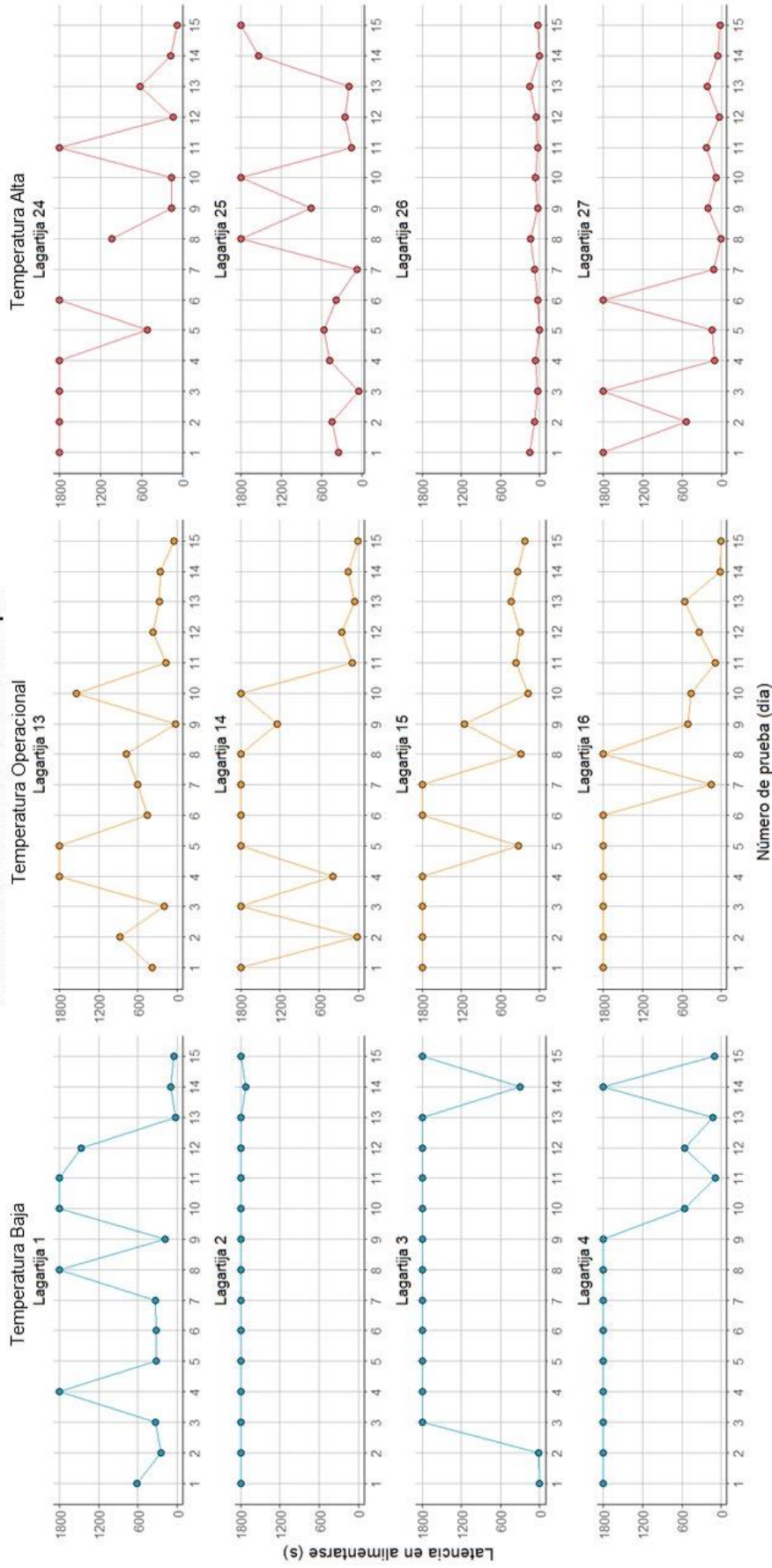


Figura 10. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea simple. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Latencia en alimentarse en una tarea simple

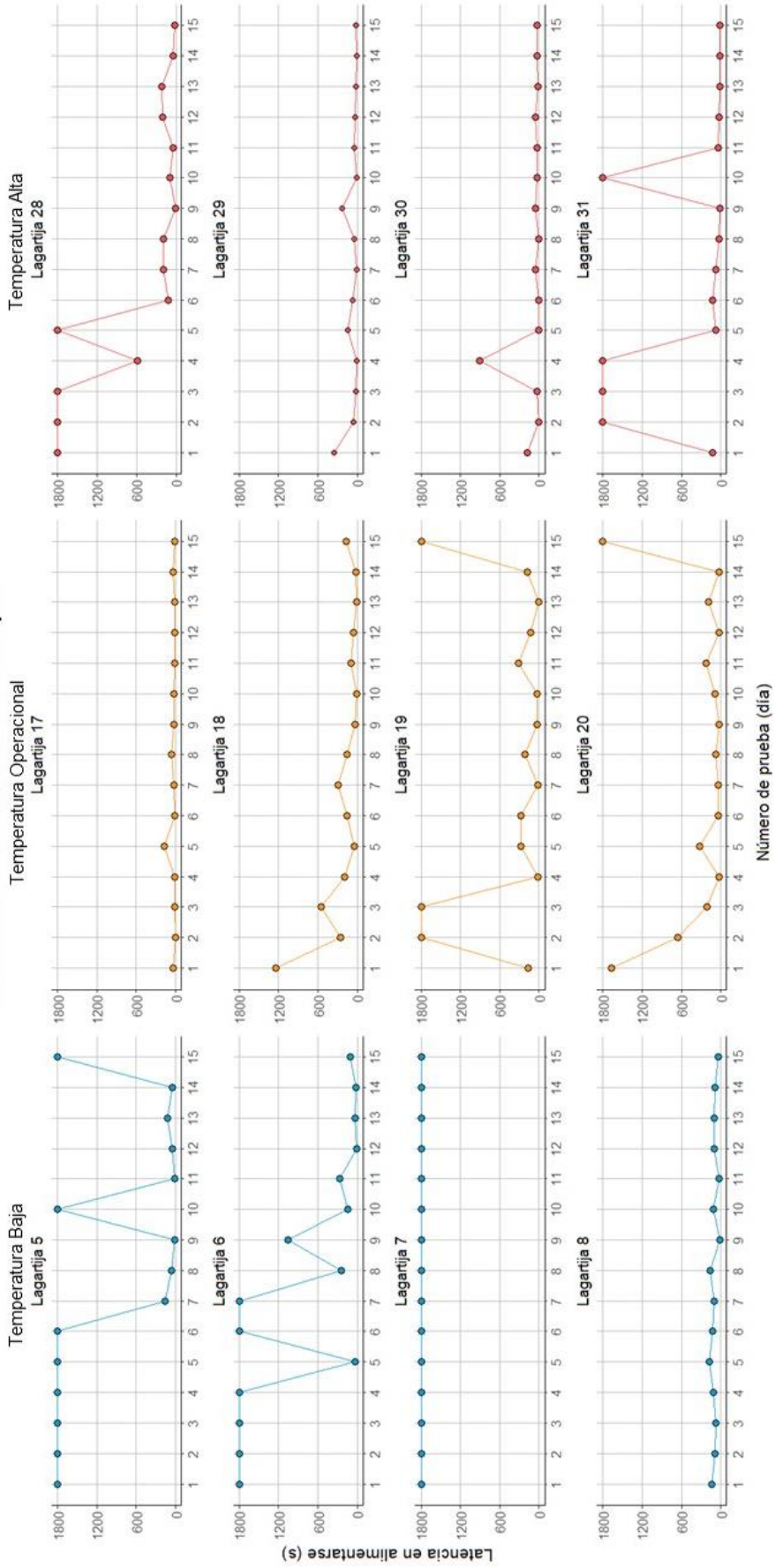


Figura 11. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea simple. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Latencia en alimentarse en una tarea simple

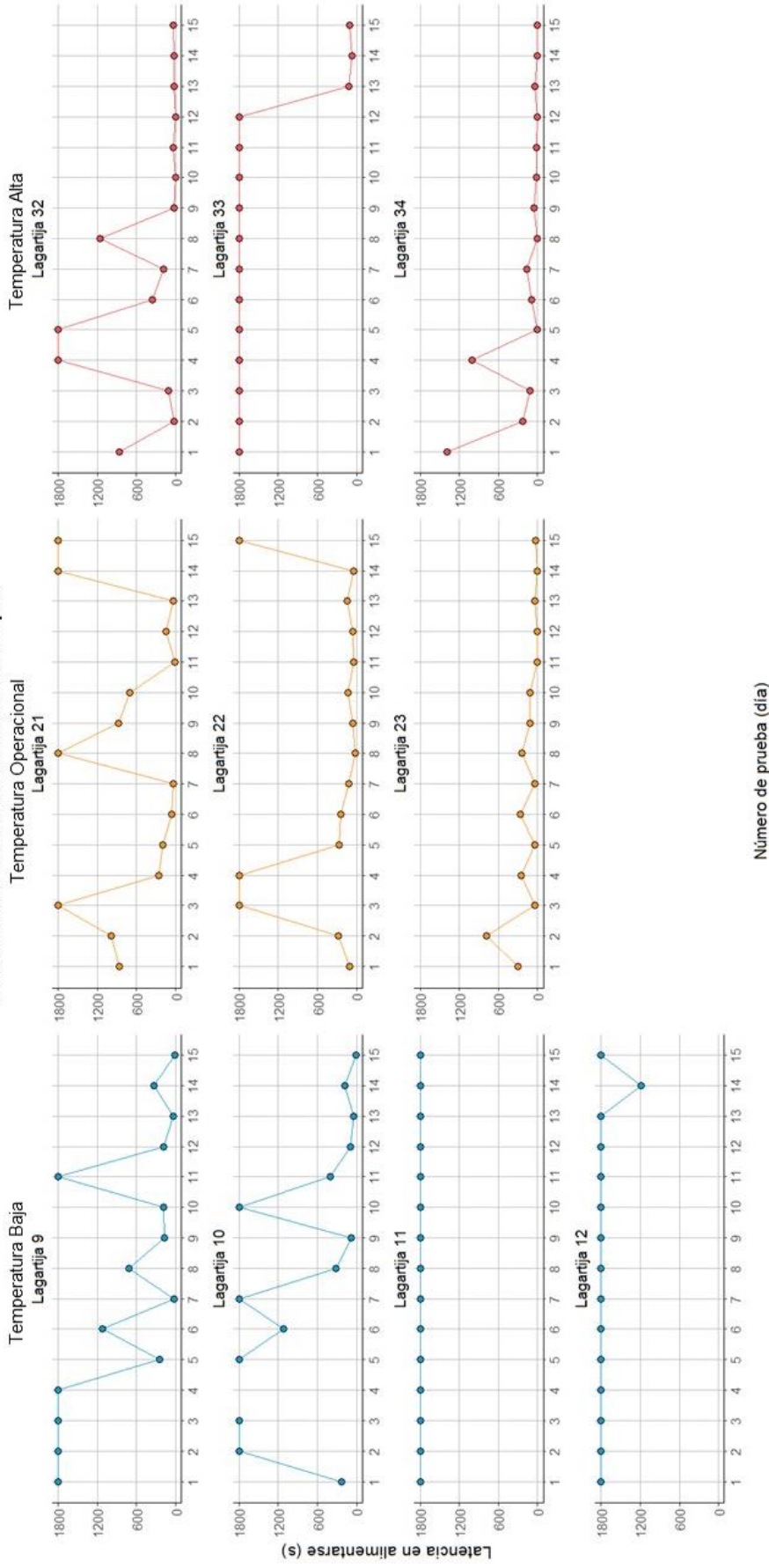


Figura 12. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea simple. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Para la tarea compleja, cuatro lagartijas de la temperatura alta (4 de 36%), dos de la temperatura operacional (2 de 11, 18%) y ninguna de la temperatura baja mostraron esta tendencia, como se muestra en las figuras 13,14 y 15.

Latencia en alimentarse en una tarea compleja

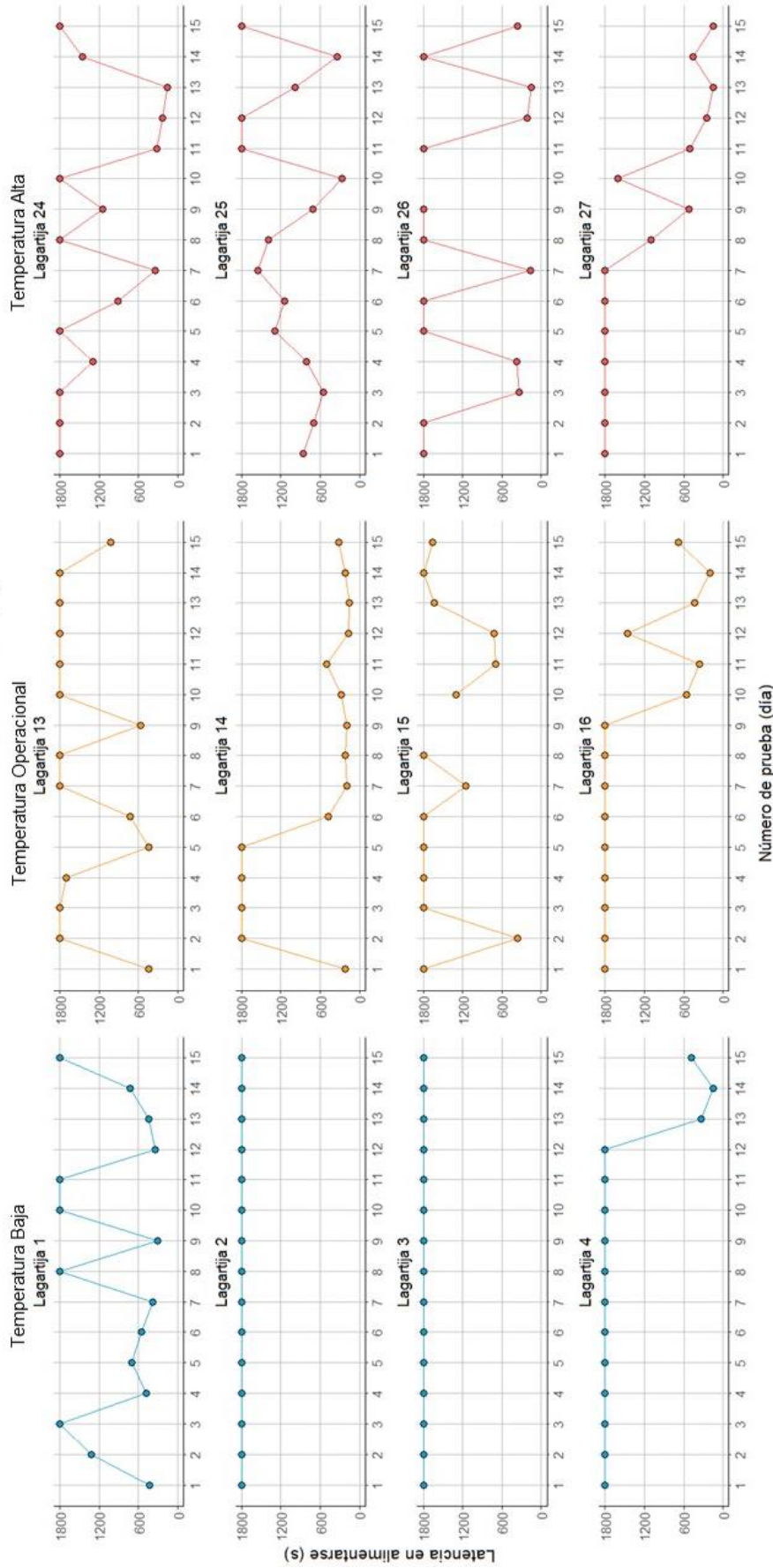


Figura 13. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea compleja. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Latencia en alimentarse en una tarea compleja

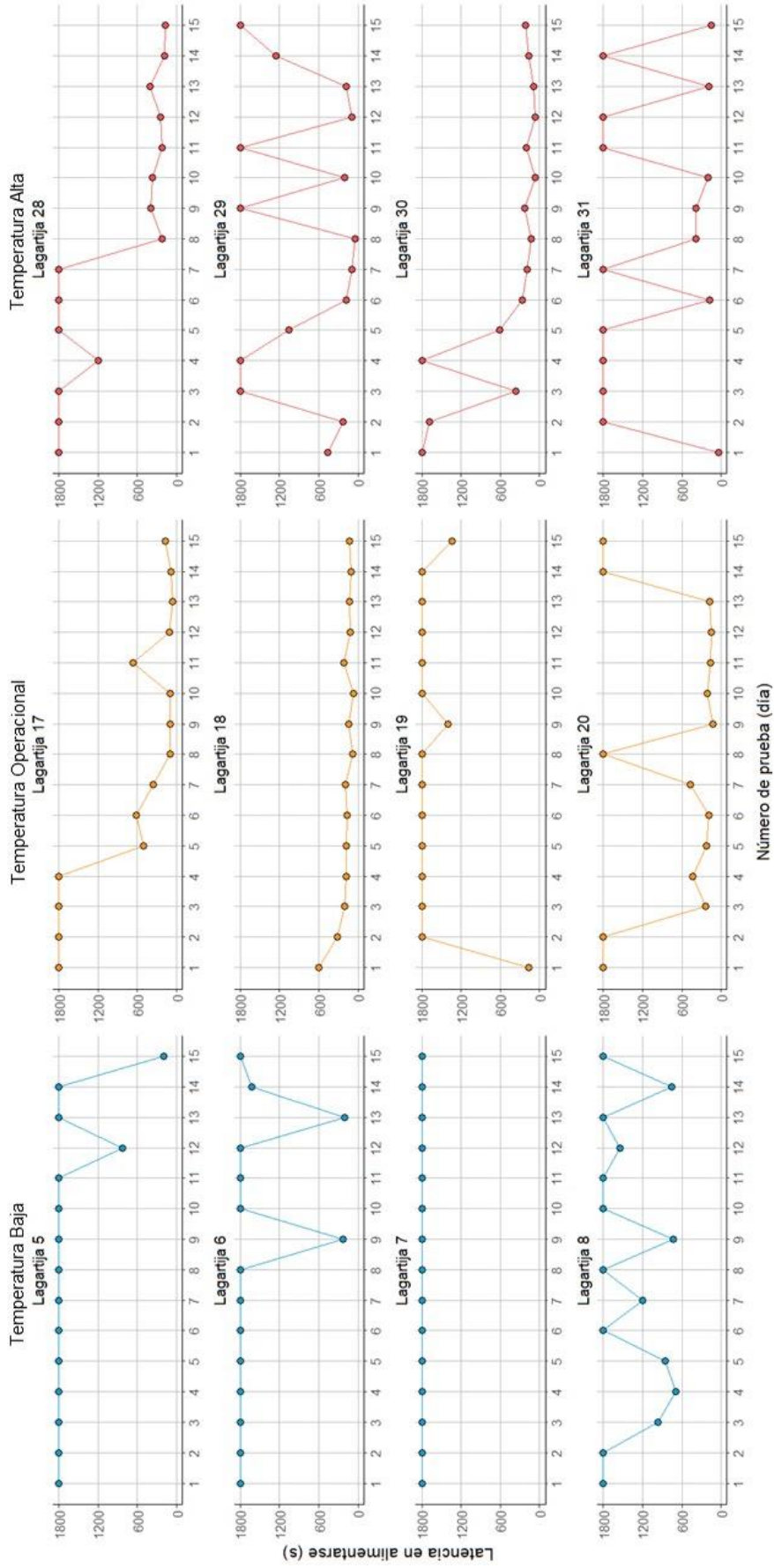


Figura 14. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea compleja. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Latencia en alimentarse en una tarea compleja

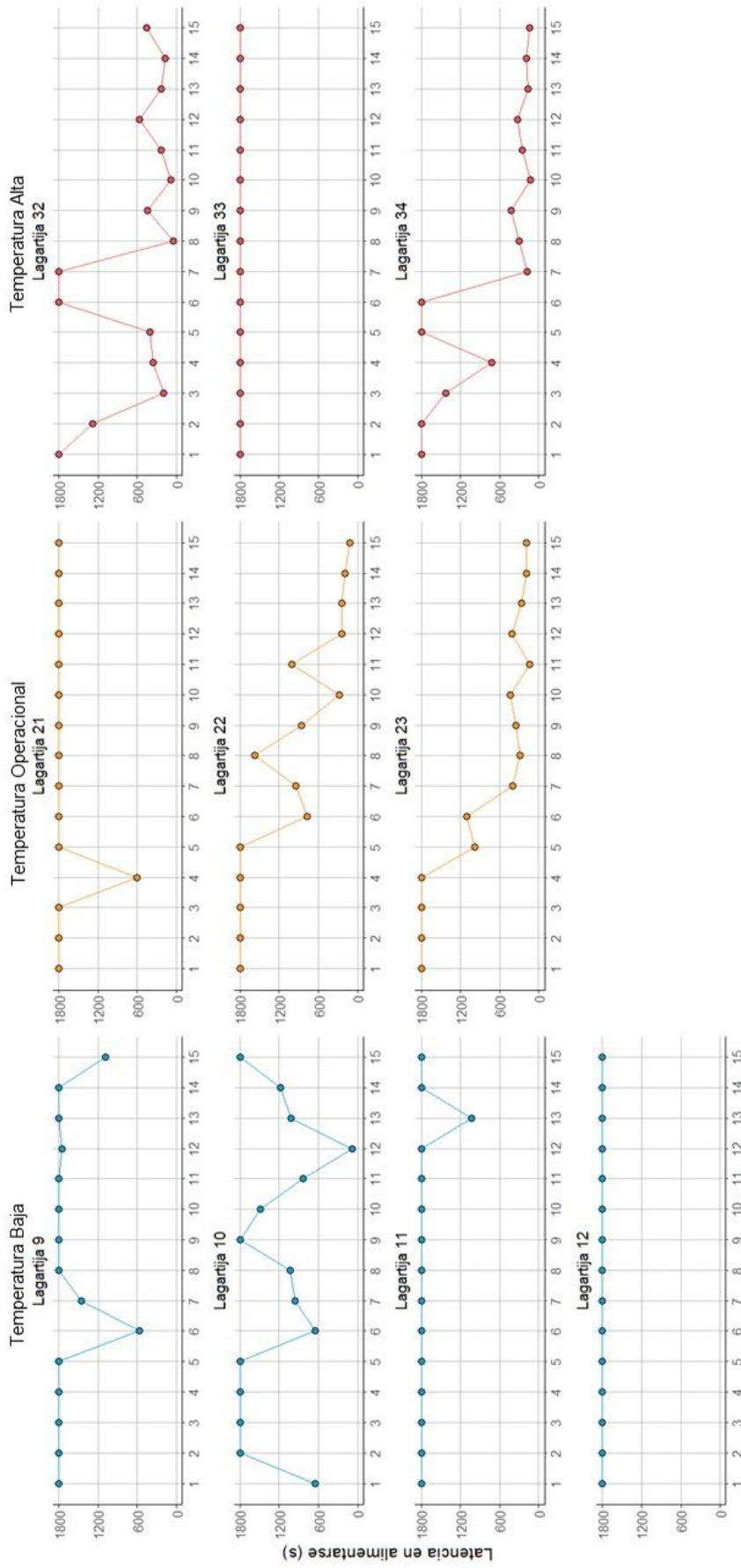


Figura 15. Latencia en alimentarse de los individuos de *Aspidoscelis costatus costatus* a lo largo de las pruebas en las tres temperaturas experimentales. La primera columna corresponde a los individuos de temperatura baja, la segunda a temperatura operacional y por último temperatura alta, en la tarea compleja. En cada gráfica se indica el número de individuo.

Al comparar estos resultados entre temperaturas, no encontramos diferencias significativas en ninguna de las complejidades (Kruskal-Wallis, $\alpha = 0.05$, simple $H(2) = 3.8912$, $p = 0.1429$; compleja $H(2) = 5.0714$, $p = 0.0792$). Sin embargo, encontramos diferencias al comparar entre complejidades. En la temperatura operacional (Wilcoxon, $\alpha = 0.05$, $V = 10$, $p = 0.0196$), la mayoría de los individuos mostraron una tendencia clara a disminuir su latencia en alimentarse en la tarea simple, pero no en la compleja. Por otra parte, no encontramos diferencias entre las tareas complejas y simples en la temperatura baja (Wilcoxon, $\alpha = 0.05$, $V = 10$, $p = 0.0718$) o en la temperatura alta (Wilcoxon, $\alpha = 0.05$, $V = 12$, $p = 0.233$).

En general, más de la mitad de nuestras lagartijas (56%, 19 de 34 individuos), mostraron una tendencia a disminuir la latencia en alimentarse en la tarea simple, mostrando un proceso de aprendizaje importante. Durante la tarea compleja, menos de un cuarto de ellas (18%, 6 de 34 individuos) fue capaz de mostrar este proceso de aprendizaje, aun cuando el desempeño mostrado en la tarea simple fue bueno.

7.3 Comparación entre complejidades (Tarea simple vs Tarea compleja)

7.3.1 Desempeño por individuo

Al comparar entre complejidades, encontramos diferencias en las dos variables de desempeño (tasas de éxito y puntajes) donde en general, las lagartijas tuvieron un mejor desempeño en la tarea simple comparada con la tarea compleja (tabla 4), a excepción de los puntajes a temperatura baja, donde no se observaron diferencias entre tareas.

Tabla 4. Comparación de las variables conductuales evaluadas en *Aspidoscelis costatus costatus* entre una tarea simple y una compleja. Se compararon ambas tareas en cada temperatura experimental. Las diferencias estadísticas se señalan en negritas.

| Variable | Comparación | Wilcoxon signed-rank test |
|--------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------|
| Desempeño: | Simple alta vs Compleja alta | 0.00903 |
| Tasa de éxito | Simple operacional vs Compleja operacional | 0.0429 |
| | Simple baja vs Compleja baja | 0.007556 |
| Desempeño: | Simple alta vs Compleja alta | 0.0009766 |
| Puntajes totales | Simple operacional vs Compleja operacional | 0.008686 |
| | Simple baja vs Compleja baja | 0.1076 |
| Latencia en comer | Simple alta vs Compleja alta | 1.972⁻¹⁵ |
| | Simple operacional vs Compleja operacional | 5.805⁻¹⁴ |
| | Simple baja vs Compleja baja | 1.04⁻¹⁹ |
| Movimiento | Simple alta vs Compleja alta | <2.2⁻¹⁶ |
| | Simple operacional vs Compleja operacional | 0.0007039 |
| | Simple baja vs Compleja baja | 0.7893 |

Para la tasa de éxito, encontramos diferencias en las tres temperaturas (tabla 4). Las tasas de éxito más altas se alcanzaron en la tarea simple, donde las lagartijas fueron capaces de completar la tarea y comer todo o una porción del alimento independientemente del tiempo que necesitaron para lograrlo (tabla 5).

Tabla 5. Tasa de éxito alcanzada por *Aspidoscelis costatus costatus* al realizar tareas simples y complejas a tres temperaturas experimentales diferentes.

| Temperatura experimental | Tasa de éxito (mediana y rango) para la tarea simple | Tasa de éxito (mediana y rango) para la tarea compleja |
|-----------------------------------------|-------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| Baja (n=12) (26-28°C) | 40% ± 30.93 | 16.66% ± 22.71 |
| Operacional (n=11) (36-38°C) | 73.33% ± 22.97 | 60% ± 30.01 |
| Alta (n=11) (40-42°C) | 80% ± 24.48 | 66.67% ± 24.05 |

Sin embargo, al evaluar los puntajes solo se encontraron diferencias entre las tareas simple y compleja a temperatura alta y operacional, pero no a temperatura baja (tabla 4). Las temperaturas altas y operacional presentaron puntajes más altos en la tarea simple, lo cual indica que las lagartijas pertenecientes a esos grupos fueron capaces de realizar la tarea simple con éxito en menor tiempo y de una manera más eficiente que la tarea compleja (figura 16). Los individuos que se pusieron a prueba a temperaturas bajas obtuvieron los puntajes más bajos para ambas tareas (figura 16), aun cuando un número alto de lagartijas fue capaz de completar la tarea simple (como lo sugiere la tasa de éxito), lo hicieron de una manera lenta (figuras 10, 11, 12 primer columna), cometiendo errores durante la navegación y en ocasiones, consumiendo solo una parte del alimento disponible.

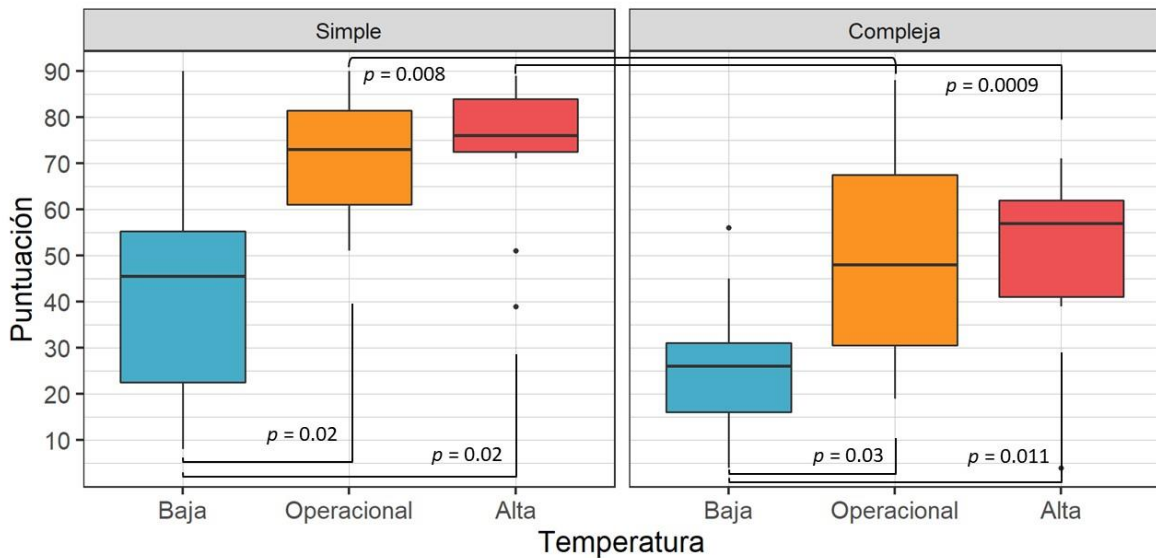


Figura 16. Gráfica de caja para los puntajes conductuales totales obtenidos por *Aspidoscelis costatus costatus* en una tarea simple (izquierda) y una tarea compleja (derecha) a tres temperaturas experimentales (baja en azul, operacional en naranja y alta en rojo). Se muestran las diferencias significativas.

7.3.2 Movimiento

Para el movimiento, no se encontraron diferencias para la temperatura baja entre la tarea simple (mediana = 545s ± 479.457) y la compleja (mediana = 412s ± 558) (tabla 4), en ambas tareas los individuos se movieron muy poco. Sin embargo, encontramos diferencias en las temperaturas operacional y alta (tabla 4), en ambos casos los individuos se movieron más en la tarea simple (mediana temperatura alta = 996s ± 337; mediana temperatura operacional = 829s ± 432), que en la tarea compleja (mediana temperatura alta = 529s ± 371; mediana temperatura operacional = 683s ± 393).

7.4 Comparación entre temperaturas (Alta vs. Operacional vs. Baja)

7.4.1 Desempeño por individuo

En la tarea simple, encontramos diferencias en la tasa de éxito entre las tres temperaturas (tabla 6), donde las lagartijas de la temperatura alta y operacional obtuvieron tasas más altas que las de temperaturas bajas (tabla 5); sin embargo, no se observaron diferencias entre las temperaturas operacional y alta pues los individuos alcanzaron tasas de éxito similares (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea simple).

En la tarea compleja también se encontraron diferencias entre las tres temperaturas (tabla 6), específicamente entre la temperatura alta y la baja (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea compleja). Las temperaturas operacional y alta obtuvieron tasas de éxito nuevamente similares (tabla 5), donde no se observaron diferencias, mientras que, entre la temperatura operacional y baja, aunque las tasas parecían muy diferentes (tabla 5) tampoco se encontraron diferencias significativas (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea compleja).

En cuanto a los puntajes, encontramos diferencias entre la temperatura alta y baja y entre operacional y baja para las dos complejidades, pero no entre la temperatura alta y operacional (tabla 6). Los individuos de las temperaturas alta y operacional fueron más rápidos y eficientes para resolver ambas tareas que aquellos pertenecientes a la temperatura baja, y los individuos de la temperatura alta y operacional obtuvieron puntajes similares (figura 16).

Tabla 6. Comparación de las variables conductuales evaluadas en *Aspidoscelis costatus costatus* entre las temperaturas, alta (A), operacional (O) y baja (B), en una tarea simple y una compleja. Las diferencias estadísticas significativas están señaladas con negritas.

| Variable | Kruskal-Wallis para una tarea simple | Post-hoc para una tarea simple | | Kruskal-Wallis para una tarea compleja | Post-hoc para una tarea compleja | |
|--------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|------------------------|----------------------------------------|----------------------------------|------------------------|
| | | Temperatura | Diferencia estadística | | Temperatura | Diferencia estadística |
| Desempeño: | $H(2)=10.438$ | A-B | Sí | $H(2)=9.7017$ | A-B | Sí |
| Tasas de éxito | $p=0.005413$ | A-O | No | $p=0.007822$ | A-O | No |
| | | O-B | Sí | | O-B | No |
| Desempeño: | $H(2)=10.379$ | A-B | Sí | $H(2)=9.7638$ | A-B | Sí |
| Puntajes | $p=0.005576$ | A-O | No | $p=0.007583$ | A-O | No |
| | | O-B | Sí | | O-B | Sí |
| Latencia en alimentarse | $H(2)=74.263$ $p=2.2^{-16}$ | A-B | Sí | $H(2)=70.947$ $p=3.928^{-16}$ | A-B | Sí |
| | | A-O | No | | A-O | No |
| | | O-B | Sí | | O-B | Sí |
| Movimiento | $H(2)=58.413$ $p=2.069^{-13}$ | A-B | Sí | $H(2)=10.025$ $p=0.006655$ | A-B | No |
| | | A-O | Sí | | A-O | No |
| | | O-B | Sí | | O-B | Sí |

7.4.2 Movimiento

En la tarea simple, el tiempo que las lagartijas invirtieron moviéndose fue diferente según la temperatura a la que se encontraban (tabla 6). Aquellas que pertenecían al grupo de temperatura baja se movieron menos (mediana = 545s ± 479.457) que las de temperatura operacional (mediana = 829s ± 432), quienes a su vez se movieron menos que las de temperatura alta (mediana temperatura alta = 996s ± 337), estas últimas fueron las que más se movieron durante las pruebas (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea simple).

Por otra parte, en la tarea compleja los individuos se movieron de manera similar en las temperaturas alta (mediana temperatura alta = 529s ± 371) y baja (mediana = 412s ± 558), y entre la temperatura operacional (temperatura operacional = 683s ± 393) y la alta (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea compleja). Sin embargo,

si se encontraron diferencias entre la temperatura operacional y baja (tabla 6, columna *post-hoc* para una tarea compleja), donde las lagartijas de temperatura operacional se movieron más.

7.5 Resultados generales

Las lagartijas tuvieron un mejor desempeño en la tarea simple al ser capaces de completar una mayor cantidad de pruebas en un tiempo menor, o al menos logrando llegar hasta el objetivo y alimentarse aun cuando no ingirieran todo el alimento. En el caso de la temperatura operacional y alta, también mostraron más conductas exploratorias al moverse durante un mayor tiempo en la arena simple comparado con la compleja.

Entre temperaturas, los individuos de las temperaturas alta y operacional tuvieron un desempeño similar en todas las variables, excepto en el movimiento, donde los individuos de temperatura alta se movieron más que aquellos de temperatura operacional cuando se trataba de una tarea simple. El desempeño más pobre fue mostrado por las lagartijas de la temperatura baja en ambas complejidades, siendo las más lentas en realizar las tareas (cuando lograron completarlas), alimentándose con solo una parte de la comida disponible y moviéndose erráticamente alrededor de las arenas.

En la figura 17, se pueden observar las temperaturas que se registraron en los diferentes sustratos el día más caluroso, donde se marcan las temperaturas experimentales junto al desempeño observado durante las pruebas. En el espacio de sustrato sin cobertura las temperaturas aumentan rápidamente. Las tres temperaturas experimentales se alcanzan en un lapso de una hora, lo cual deja a los individuos con un tiempo muy corto para llevar a cabo sus actividades diarias. Especialmente si se considera que el sustrato alcanza la temperatura crítica máxima observada en pruebas piloto cerca de las 10:30h, por lo que alrededor de

esa hora las lagartijas pudieran sufrir un sobrecalentamiento si se mantienen fuera de los refugios o zonas con sombra.

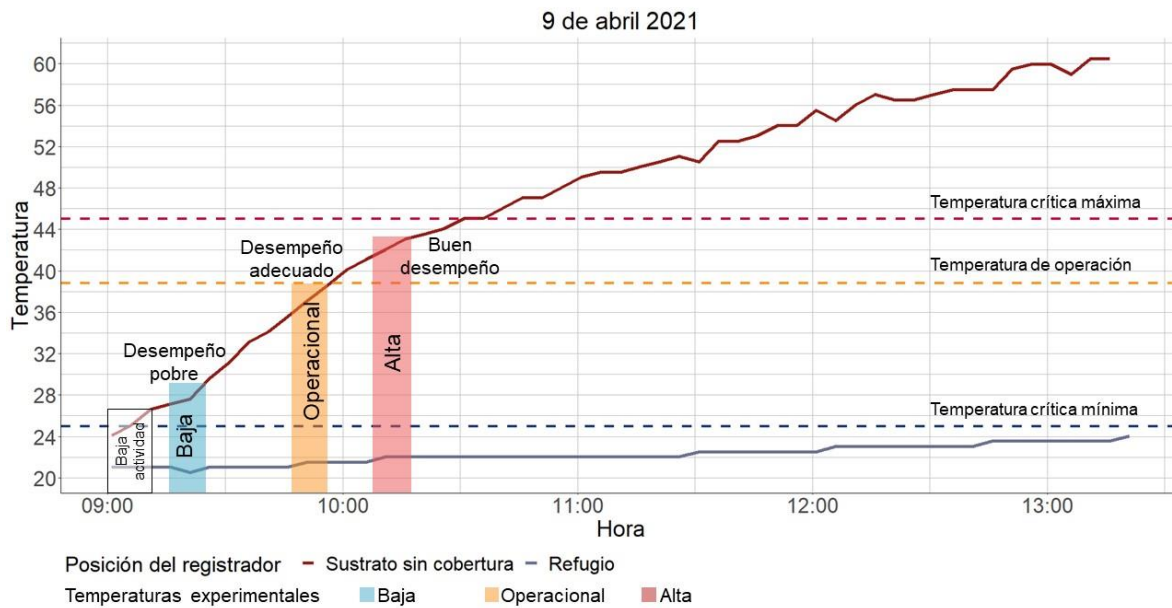


Figura 17. Temperaturas en la localidad de “El Cerrito”, Tonalico, Estado de México para el 9 de abril 2021 en dos puntos del sitio de colecta, sustrato sin cobertura y refugio. Se señalan las temperaturas utilizadas durante los experimentos, así como el desempeño que se observó durante las pruebas conductuales en cautiverio. Además, se señala la CT_{max} , CT_{min} observadas durante pruebas piloto y la T_e .

8. Discusiones

Durante las pruebas conductuales, las lagartijas fueron capaces de aprender, esto se observó como una disminución del tiempo para completar ambas tareas a lo largo de las 15 pruebas. Los individuos demostraron que tienen la capacidad de reunir información sobre su entorno y usarla para alcanzar su objetivo de una manera más rápida y eficiente. Independientemente de la temperatura, el 56% de nuestros individuos fue capaz de aprender la tarea simple y el 18% la tarea compleja. En general, otros estudios en lagartijas reportan que entre el 22% y 50% de los individuos utilizados son capaces de aprender (Carazo *et al.*, 2014; Clark *et al.*, 2014; Kang *et al.*, 2018; Noble *et al.*, 2012). Es importante considerar que la cantidad de individuos y el tipo de aprendizaje que se evalúa es diferente en cada estudio, siendo las pruebas más comunes el aprendizaje por asociación y el espacial. Estos tipos de aprendizaje requieren una mayor atención y podrían ser considerados como tareas complejas. Por lo que, aunque en este estudio el porcentaje de individuos capaz de resolver tareas simples es alto comparado con otros estudios y muestra que *A. c. costatus* una buena especie modelo para evaluar aprendizaje, la tarea empleada fue relativamente sencilla para los individuos.

El aprendizaje y la memoria espacial están asociadas con la tasa de supervivencia, siendo los individuos que se desempeñan mejor en pruebas de aprendizaje los que sobreviven por más tiempo en vida libre (Dayananda y Webb, 2017; Maille y Schradin, 2016). Las capacidades cognitivas y de aprendizaje han sido constantemente asociadas con el tipo de forrajeo, la variación en el hábitat y la especialización ecológica de las especies, donde aquellas que presentan un forrajeo activo y son consideradas como generalistas, en cuanto a la preferencia de hábitat, suelen tener un mejor desempeño comparado con aquellas que presentan un forrajeo pasivo y una mayor especialización en cuanto al hábitat que utilizan (Henke-von der Malsburg *et al.*, 2020). Lo anterior, es particularmente

cierto cuando se trata de un procesamiento especial y flexibilidad conductual, pues parece que los hábitats más complejos requieren habilidades cognitivas superiores (Henke-von der Malsburg *et al.*, 2020). La especie de estudio presenta un tipo de forrajeo activo, y se distribuye en un ambiente que se encuentra en constante cambio antropogénico, lo cual podría propiciar un aumento en sus habilidades de aprendizaje espacial y explicar su capacidad para aprender a realizar una tarea en tan solo 15 pruebas, lo cual es un tiempo menor al reportado para otras especies de lagartijas que han sido evaluadas. En algunos casos se han llegado a realizar hasta 60 pruebas y aún así algunos individuos no logran el criterio de aprendizaje por lo que son clasificados como “non-learners” (Szabo *et al.*, 2019). Por otra parte, no se cuenta con suficiente información sobre el grado de especialización en cuanto a hábitat para la especie, el cual podría ayudar a entender y predecir su éxito frente a la situación actual en el mundo, debido al cambio climático.

En humanos, las tareas simples son afectadas tanto por temperaturas bajas como temperaturas altas (Hancock y Vasmatazidis, 2003; Taylor *et al.*, 2016). En general, nuestras lagartijas tuvieron un mejor desempeño en la tarea simple comparado con la tarea compleja, independientemente de la temperatura experimental. Sin embargo, las bajas temperaturas fueron un factor que afectó de gran manera el desempeño de los individuos en ambas complejidades, contrastando con lo observado en humanos, donde las tareas complejas solo son afectadas por las altas temperaturas (Hancock y Vasmatazidis, 2003; Taylor *et al.*, 2016). Si bien es posible que este resultado sea consecuencia de exponer a las lagartijas a una temperatura baja menor a su T_e , se han observado lagartijas activas en campo en temperaturas menores a las temperaturas experimentales utilizadas (27-29°C). De hecho, se han capturado lagartijas activas en el sitio de colecta con una T_b de 25.01°C, además en este estudio se observó que a bajas temperaturas algunas lagartijas pueden permanecer activas, aunque no todas mostraron el mismo nivel

de actividad; este resultado es posible que se deba a diferencias individuales en la conducta. Aunque no se puede descartar totalmente el efecto de las bajas temperaturas en la motricidad, también es posible que el bajo desempeño se deba a que las bajas temperaturas por si solas afecten los procesos cognitivos de los individuos de esta especie.

El mejor desempeño y aprendizaje en ambas complejidades fue obtenido por las lagartijas evaluadas a altas temperaturas. En el caso de aves evaluadas a altas temperaturas durante tareas de aprendizaje se observó que, contrario al presente estudio, su desempeño no mejoró a lo largo de las pruebas realizadas (Danner *et al.*, 2021). En cambio, nuestros resultados coinciden con lo observado en crías de la lagartija *Bassiana duperreyi*, donde los individuos incubados a altas temperaturas se desempeñan mejor en tareas cognitivas, en comparación con aquellos incubados en temperaturas frías (Amiel *et al.*, 2014, 2016; Amiel y Shine, 2012; Clark *et al.*, 2014). Aun cuando desconocemos la temperatura de incubación de las lagartijas evaluadas en este estudio, si se controló la temperatura durante las pruebas y las diferencias que se observaron en relación con el desempeño de las lagartijas son un ejemplo de cómo la temperatura juega un papel importante en las habilidades cognitivas. Después de que las lagartijas expuestas a altas temperaturas completaron las tareas y comieron, se observó que permanecían en las esquinas de las arenas experimentales. En aves, se ha observado un cambio en el manejo del tiempo cuando son expuestas a altas temperaturas, ya que interrumpen la realización de tareas para destinar el tiempo a realizar conductas que ayuden a disipar el calor (Danner *et al.*, 2021). Contrario a esto, los individuos de *A. c. costatus* realizaron las tareas primero y pasaron el resto del tiempo en áreas más frías, en la sombra. Aunque el mejor desempeño observado fue a temperaturas altas, es importante recordar que la temperatura experimental (40 – 42°C), fue la temperatura máxima a la cual observamos a las lagartijas activas en el sitio de captura y solo unos cuantos grados por debajo de la temperatura a la

cual observamos la conducta de jadeo, la cual es una conducta emergente en respuesta a una exposición inevitable de calor que se da cuando la T_b se acerca a la CT_{max} y una señal inequívoca de que la temperatura se está acercando cada vez más a valores letales (Loughran y Wolf, 2020). Por lo que aun cuando las altas temperaturas vuelven a las lagartijas más “listas”, uno o dos grados por encima de la temperatura experimental, expondría a las lagartijas a valores de T_b cercanos a la CT_{max} , que es la temperatura en la que las habilidades motoras y la supervivencia de los individuos se verían comprometidas (Angilletta, 2009; Deutsch *et al.*, 2008; Huey y Stevenson, 1979; Loughran y Wolf, 2020).

En el caso de las habilidades motoras, únicamente se analizó el movimiento dentro de la arena, contabilizando el tiempo total en movimiento durante la prueba. En general, las lagartijas expuestas a las temperaturas altas y operacional, se movieron más en la tarea simple que en la tarea compleja, contrastando con las lagartijas de temperatura baja, las cuales realizaron pocos movimientos en ambas pruebas. Al comparar entre las tres temperaturas, los individuos puestos a prueba a temperatura alta se movieron más que los de temperatura operacional, quienes a su vez se movieron más que los de temperatura baja en la tarea simple. Por otra parte, en la tarea compleja, los individuos de temperatura operacional se movieron más que los de temperatura alta y baja, quienes se movieron de manera similar. Durante la tarea simple, el movimiento de *A. costatus costatus* fue similar a lo esperado, como se ha mencionado la especie presenta un forrajeo activo, el cual está asociado con una tasa de movimiento alta, donde los individuos invierten gran parte de su tiempo moviéndose en busca de alimento (Vitt y Caldwell, 2009). De la misma manera, los individuos evaluados a la temperatura operacional presentaron un alto movimiento en la tarea compleja. Sin embargo, las lagartijas expuestas a una temperatura baja en ambas tareas y las que pertenecían al grupo de temperaturas altas en la tarea compleja, presentaron un bajo movimiento. Aunque es probable que el bajo movimiento observado en la temperatura baja

esté asociado con el hecho de que necesitan temperaturas más altas para ser más activas, no se puede descartar el efecto que tuvo la temperatura en el desempeño cognitivo; pues en el caso de los individuos de temperatura alta en la tarea compleja, aunque el tiempo que invirtieron moviéndose fue similar, estos individuos si lograron completar las tareas y tuvieron el mejor desempeño en las tareas complejas.

El forrajeo activo está asociado a una alta ingesta de alimento, pues los individuos necesitan consumir una alta cantidad de energía para reponer los costos de forrajeo (Vitt y Caldwell, 2009). Si el movimiento se restringe por las altas y bajas temperaturas, así como por la complejidad de las tareas que los individuos deben realizar, la obtención de energía en *A. costatus costatus* se verá comprometida y por consecuencia también su supervivencia.

La composición del hábitat en el sitio de estudio está en constante cambio debido a que, en su mayoría, es utilizado con fines agrícolas. Gran parte del espacio es ocupado por invernaderos y los trabajadores que tienden a limpiar el campo (generalmente cuando se acerca la época de siembra), retiran las rocas que estorban su camino y las apilan en sitios específicos. También tienden a cortar y/o quemar la vegetación que crece alrededor de los invernaderos. Esto ocasiona que el ambiente en el cual encontramos a *A. costatus costatus* sea espacios abiertos, que carecen de cobertura vegetal, como árboles, arbustos o incluso césped que pudieran ayudar a mantener la humedad del suelo y a bajar la temperatura. Al mismo tiempo, estas actividades han creado sitios específicos que las lagartijas utilizan como refugios, pues suelen esconderse bajo las pilas de rocas, donde observamos que la temperatura es más baja y constante que en otros puntos del sitio de estudio.

Esta estructura del hábitat alrededor de los invernaderos crea un ambiente simple y sin barreras, pero proporciona una vista clara del espacio que rodea a los animales, lo cual podría ser benéfico para *A. costatus costatus*, pues como

observamos en nuestras pruebas, el mejor desempeño de la especie se da en este tipo de espacios. Sin embargo, las lagartijas no se mantienen activas en los espacios abiertos todo el tiempo, en campo se les ha observado huir ante la presencia de personas, incluidos nosotros durante la colecta generalmente huyendo hacia el interior de los invernaderos a través de pequeños orificios en las barreras de plástico o hacia los montículos de rocas. Lo anterior sugiere que, aun cuando su ambiente natural se ha vuelto simple debido a las actividades antropogénicas, también necesitan ser capaces de desempeñarse bien en microhábitats complejos que han sido creados artificialmente, como lo son los espacios bajo las pilas de rocas y las barreras de los invernaderos.

Estos cambios en el hábitat también modifican el gradiente térmico disponible para los organismos. La falta de cobertura vegetal, el calor generado por los invernaderos y las pilas de rocas ocasionan que las lagartijas tengan pocas opciones para regular sus temperaturas y realizar sus actividades normales. Para los ectotermos, la disponibilidad de sombra es un recurso muy importante que determina su capacidad para regular su temperatura y mantenerse alejados de la CT_{max} a la cual las funciones motoras se detienen. En el caso de lagartijas se puede observar incluso la aparición de espasmos (OS), los cuales son considerados como el final definitivo de la tolerancia térmica (Angilletta, 2009; Deutsch *et al.*, 2008; Huey y Stevenson, 1979; Kearney *et al.*, 2009). Esta puede ser la razón por la cual no observamos lagartijas fuera de los refugios cuando la temperatura del sustrato sobrepasó los 50°C, lo cual fue confirmado durante las pruebas piloto en el laboratorio, donde empezamos a ver conductas de jadeo a los 45°C, uno de los primeros indicios de que se está llegando al límite térmico (Loughran y Wolf, 2020).

Como se ha mencionado, en el laboratorio se determinó la CT_{max} para *Aspidoscelis costatus costatus* cercana a los 45°C, la cual fue alcanzada en el sustrato sin cobertura durante todos los muestreos realizados (figuras 4, 5 y 6). Esta

temperatura se registra en las primeras horas del día, en los sitios abiertos sin cobertura vegetal, cerca de las 10:30h y aunque en días nublados no se llegó a esta temperatura sino hasta después de las 13:00h, generalmente la temperatura en el sitio de colecta sobrepasa la CT_{max} de las lagartijas después de medio día. Las altas temperaturas podrían reducir el tiempo de actividad disponible para las lagartijas, ya que los individuos pueden preferir invertir tiempo en buscar refugios y esconderse que arriesgarse a sufrir un sobrecalentamiento, limitando el tiempo que dedican a actividades como el forrajeo, y a completar su presupuesto energético (energy budget), resultando en un impacto directo en su crecimiento, reproducción y supervivencia (Danner *et al.*, 2021; Kearney *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010).

Deutsch *et al.* (2008) mencionan la existencia de un margen térmico seguro, el cual es definido como la diferencia entre la T_{opt} del organismo y la temperatura del hábitat actual. Especies que viven en ambientes con temperaturas muy cercanas a su T_{opt} como *A. costatus costatus*, tienen un margen térmico seguro pequeño y son más susceptibles a ser afectadas por cualquier incremento de temperatura que se presente en su ambiente. Por otra parte, aquellas especies cuya T_{opt} es mayor a la temperatura ambiental, tienen un margen térmico seguro más grande y pueden beneficiarse de incrementos en la temperatura ambiental, pues podrán alcanzar fácilmente su T_{opt} sin arriesgarse a un sobrecalentamiento. *A. costatus costatus* en Tonatico, vive en un ambiente con temperaturas cercanas a su T_{opt} , pero a lo largo del día la temperatura aumenta hasta alcanzar su CT_{max} . Estas condiciones, así como la mínima presencia de sombra (resultado de las actividades antropogénicas), vuelven a la especie vulnerable a cualquier incremento de temperatura, como el que se ha proyectado para los próximos años como consecuencia del calentamiento global, los cuales disminuirán los espacios disponibles para las especies ovíparas (Sinervo *et al.*, 2010). Sin embargo, la información sobre la temperatura en el sitio de estudio a lo largo del año no es

suficiente para poder calcular adecuadamente el margen térmico seguro de la especie.

Aunque las lagartijas tuvieron un mejor desempeño a altas temperaturas que en su T_e , solo lo hicieron por periodos de tiempo cortos; lo anterior, debido probablemente a que estaban realizando actividades en una zona térmica peligrosa ya que se encontraban cerca de su CT_{max} . Utilizamos 42°C como la temperatura máxima de nuestros experimentos, porque en las pruebas piloto observamos conductas de disipación (e.g. jadeo abriendo y cerrando el hocico) cuando la temperatura alcanzaba los 45°C. Por razones éticas, se evitó alcanzar el punto de espasmos, los cuales son considerados el límite térmico crítico para lagartijas (Huey y Stevenson, 1979), pues aunque no se sabe con certeza la temperatura letal para la especie, se puede asumir que se encuentra por encima de los 45°C. Normalmente, las lagartijas no se encuentran activas a temperaturas cercanas a la letal a menos que sea una emergencia (Huey y Stevenson, 1979). Aun cuando los individuos pueden termorregular conductualmente, moviéndose para mantenerse en una temperatura ideal o para enfriarse cuando las condiciones no son las óptimas, dependen totalmente de la disponibilidad de sombra, madrigueras o refugios que les proporcionen condiciones más frías (Huey y Stevenson, 1979; Kearney *et al.*, 2009). Es importante señalar que, aunque el sitio de estudio no provee a los animales con sombras naturales o refugios permanentes, *A. costatus costatus* sigue siendo capaz de mostrar una eficiencia superior en tareas cognitivas simples y complejas bajo estas condiciones. Sin embargo, si en el sitio de estudio existiera un incremento abrupto y sostenido en la temperatura, es probable que la especie no tenga la capacidad térmica de afrontar estas nuevas condiciones y continuar mostrando un desempeño superior, en especial si consideramos que las temperaturas en el sitio sobrepasan la CT_{max} de los individuos cerca del mediodía.

Aspidoscelis costatus costatus se desempeñó pobremente a temperaturas bajas, independientemente de la complejidad de la tarea realizada, mientras que su desempeño fue adecuado a la temperatura operacional y mejor a temperaturas altas. Considerando estos resultados y nuestras observaciones en campo, se puede sugerir que en la naturaleza, aunque la T_e de *A. costatus costatus* es 38.8°C, su actividad empieza cerca de los 25°C, temperatura que es alcanzada en el sitio de estudio cerca de las 09:00h. En este momento del día se pueden observar algunas lagartijas activas, aunque con motricidad lenta. Cerca de las 09:20h, cuando la temperatura se encuentra alrededor de los 28°C, la actividad de las lagartijas aumenta. En los primeros minutos de actividad de la especie, aunque el desempeño puede ser pobre como se observó en las pruebas a temperatura baja, las lagartijas aún pueden llevar a cabo actividades como la búsqueda de alimento. Sin embargo; unos minutos más tarde, cerca de las 09:40h la temperatura del sitio alcanza la T_e de la especie, que es cuando los individuos mostrarían un buen desempeño. De hecho, las lagartijas son más fáciles de atrapar antes de las 10:00h, pero después de eso son muy rápidas para ser capturadas. Después de las 10:00h, el sustrato alcanza la temperatura más alta utilizada en este proyecto, donde las lagartijas mostraron el mejor desempeño. Sin embargo, a lo largo del día la temperatura continúa aumentando, llegando a la CT_{max} de la especie y superándola en algunos días. Por lo anterior, *A. costatus costatus* debe buscar refugio, generalmente ocultándose bajo las rocas, donde la temperatura más alta registrada en campo fue de 24°C, mientras que simultáneamente, la temperatura en el sustrato sin cobertura estaba por encima de 55°C (figura 6). Lo anterior sugiere que las lagartijas tienen un periodo de actividad disponible de aproximadamente dos horas durante el día en los meses más cálidos, los cuales coinciden con la temporada reproductiva de la especie. Es importante considerar que durante este estudio, los datos de temperatura en el sitio se obtuvieron únicamente durante los meses de mayor actividad de la especie, por lo que es

probable que el resto del año, las lagartijas empleen diferentes estrategias como la brumación para contrarrestar los efectos de las altas temperaturas o de las bajas temperaturas durante los meses más fríos.

Aspidoscelis costatus costatus ha sido catalogada como una lagartija unimodal, con solo un pico de actividad al día. En algunas especies de lagartijas, el patrón de actividad cambia durante temporadas como el verano, donde pasan de un patrón unimodal a bimodal cuando las temperaturas son demasiado altas y el riesgo de sobrecalentarse es mayor (Foà *et al.*, 1994; Foa y Bertolucci, 2001), o durante la temporada de reproducción cuando las hembras se vuelven más activas que los machos (Radder *et al.*, 2005). Por ejemplo, los ciclos de temperatura pueden inducir un cambio en los patrones de actividad de unimodal a bimodal en *Podarcis sicula*, especialmente durante el verano (Foa y Bertolucci, 2001). De forma similar, *A. costatus costatus*, puede estar modificando sus patrones de actividad a bimodal como resultado del cambio de temperaturas y para afrontar las condiciones extremas que existen en el sitio después de las 10:00h. No obstante, se necesitan más observaciones directas en el sitio de estudio para determinar si *A. costatus costatus* está cambiando sus patrones de actividad como respuesta al calentamiento global.

De este proyecto se obtuvieron dos resultados importantes: primero, se adaptó una metodología de análisis de datos temporales, basados en pruebas estadísticas generalmente utilizadas para mediciones hídricas. Dado que el aprendizaje se genera sobre una línea de tiempo establecida, es posible evaluar diferentes variables a lo largo de este tiempo y buscar tendencias en los datos que permitan establecer si el desempeño cognitivo mejora a lo largo del tiempo. Este análisis, proporciona una evaluación más certera y eficiente para reportar el aprendizaje. En segundo lugar, *A. costatus costatus* es eficaz al llevar a cabo tareas a altas temperaturas, lo cual les permite seguir desarrollándose en un ambiente cambiante. Sin embargo, esta tolerancia térmica podría restringir de diversas

maneras a la especie; Por ejemplo, se ha observado que aquellas especies con tolerancia a altas temperaturas poseen una flexibilidad térmica limitada (Bogan et al., 2024), Por lo que, moverse a sitios más fríos frente a las condiciones climáticas actuales, podría no ser del todo factible. En el caso de esta especie, sus habilidades cognitivas podrían no ser suficientes para contrarrestar las altas temperaturas, pues, aunque se desempeñaron bien en las tareas cognitivas de ambas complejidades a altas temperaturas, observaciones recientes (2024) en el sitio de estudio indican que el tamaño de la población ha disminuido, aunado a la falta de lluvia en la zona y épocas de sequía prolongadas. Debido a que nuestra especie es endémica y un gran modelo conductual, consideramos importante continuar con estudios de su perfil térmico para determinar si existen cambios en las temperaturas de operación, los patrones de actividad, las temperaturas del sitio y si la especie ha logrado moverse a nuevos espacios; de lo contrario, podríamos estar cerca de presenciar la desaparición de una población de lagartijas debido a las temperaturas extremas, falta de refugios y sequías prolongadas, condiciones que se pudieron determinar directamente.

9. Conclusiones

- *Aspidoscelis costatus costatus* presenta un mejor desempeño en tareas simples que en complejas.
- *Aspidoscelis costatus costatus* presenta un desempeño similar a temperaturas altas y operacional, pero un desempeño pobre a temperatura baja, independientemente de la complejidad de la tarea realizada.
- Las bajas temperaturas resultaron en un desempeño pobre en ambas complejidades; sin embargo, los individuos lograron completar más pruebas en la tarea simple.
- En temperaturas altas se obtuvieron los mejores resultados. En la tarea simple, los individuos mostraron un desempeño similar a la temperatura operacional y aún mejor a temperatura baja. En la tarea compleja el desempeño fue mejor a las otras dos temperaturas, localizando el alimento en un tiempo menor.
- Para la temperatura operacional encontramos un desempeño adecuado. La mayoría de los individuos fueron capaces de resolver la tarea simple de manera rápida y eficiente, similar a los individuos de temperatura compleja. Por otra parte, en la tarea compleja solo dos individuos lograron un desempeño adecuado.

10. Referencias

Aguilar, M., Rodríguez, F. de J., Aragón, A., Muñoz, J. A., Granados, G., y Hernández, O. (2010). Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83, 585–592.

Alfaro, V., Blasco, J., Carbonell, T., Gutiérrez, J., Navarro, I., Pagés, T., Palacios, L., Palomeque, J., Panas, J., Riera, M., Sáiz, M. P., Torrella, J. R., y Viscor, G. (2005). *Fisiología Animal. Volumen 1*. Universitat de Barcelona.

Amiel, J. J., Bao, S., y Shine, R. (2016). The effects of incubation temperature on the development of the cortical forebrain in a lizard. *Animal Cognition*, 20(1), 117–125. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-0993-2>

Amiel, J. J., Lindström, T., y Shine, R. (2014). Egg incubation effects generate positive correlations between size, speed and learning ability in young lizards. *Animal Cognition*, 17(2), 337–347. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0665-4>

Amiel, J. J., y Shine, R. (2012). Hotter nests produce smarter young lizards. *Biology Letters*, 8, 372–374. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.1161>

Angilletta, M. J. (2009). *Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis* (1st editio). Oxford University Press.

Arévalo-Mejía, R., Leblois, É., Mastachi-Loza, C. A., Salinas-Tapia, H., Bâ, K. M., Vilchis-Francés, A. Y., Becerril-Piña, R., y Díaz-Delgado, C. (2023). Integrated hydro informatics tool to assess hydrological alteration on gauged sites: Hydra-Eflow. *Environmental Modelling and Software*, 160(March 2022). <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2022.105592>

ASAB Ethical Committee/ABS Animal Care Committee. (2023). Guidelines for the ethical treatment of nonhuman animals in behavioural research and teaching. *Animal Behaviour*, 195, I–XI. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.09.006>

Barioglio, C. F. (2001). *Diccionario de Producción Animal* (1ra edición). Editorial Brujas.

Beltrán, I., Loiseleur, R., Durand, V., y Whiting, M. J. (2020). Effects of early thermal environment on the behavior and learning of a lizard with bimodal reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(6). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02849-6>

Bishop, D. C., y Echternacht, A. C. (2004). Emergence Behavior and Movements of Winter-Aggregated Green Anoles (*Anolis carolinensis*) and the Thermal Characteristics of Their Crevices in Tennessee. *Herpetologica*, 60(2), 168–177. <http://www.jstor.org/stable/3893541>

Bogan, S. N., Porat, O. I., Meneses, M. J., y Hofmann, G. E. (2024). Thermal plasticity has higher fitness costs among thermally tolerant genotypes of *Tigriopus californicus*. *Functional Ecology*, June 2023, 1–16. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14568>

Bradley, K., y Higenbottam, C. (2003). Cognitive Performance: Effect of drug-induced dehydration. *Maintaining Hydration: Issues, Guidelines, and Delivery*, 14, 1–12.

Cabezas-Cartes, F., Fernández, J. B., Duran, F., y Kubisch, E. L. (2019). Potential benefits from global warming to the thermal biology and locomotor performance of an endangered Patagonian lizard. *PeerJ*, 7, e7437. <https://doi.org/10.7717/peerj.7437>

Campbell-Staton, S. C., Winchell, K. M., Rochette, N. C., Fredette, J., Maayan, I., Schweizer, R. M., y Catchen, J. (2020). Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands. *Nature Ecology and Evolution*, 4(4), 652–658. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1131-8>

Campbell, N. A., y Reece, J. B. (2005). *Biología* (2da Edición). Medica Panamericana.

Carazo, P., Noble, D. W. A., Chandrasoma, D., y Whiting, M. J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1782). <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.3275>

Clark, B. F., Amiel, J. J., Shine, R., Noble, D. W. A., y Whiting, M. J. (2014). Colour discrimination and associative learning in hatchling lizards incubated at 'hot' and 'cold' temperatures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(2), 239–247. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1639-x>

Culumber, Z. W. (2020). Thermal stress increases activity and risk-taking behavior but not anxiety in a livebearing fish. *Environmental Biology of Fishes*, 103(4), 313–317. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00966-9>

Danner, R. M., Coomes, C. M., y Derryberry, E. P. (2021). Simulated heat waves reduce cognitive and motor performance of an endotherm. *Ecology and Evolution*, 11(5), 2261–2272. <https://doi.org/10.1002/ece3.7194>

Davis, K. M., y Burghardt, G. M. (2007). *Training and long-term memory of a novel food acquisition task in a turtle (Pseudemys nelsoni)*. 75, 225–230. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2007.02.021>

Dayananda, B., y Webb, J. K. (2017). Incubation under climate warming affects learning ability and survival in hatchling lizards. *Biology Letters*, 13(3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0002>

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Chhalambor, C. K., Haak, D. C., y Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(18), 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>

Duellman, W. E., y Zweifel, R. G. (1962). A synopsis of the lizards of the sexlineatus group (genus *Cnemidophorus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 123, 159. <http://hdl.handle.net/2246/1218>

Dupoué, A., Brischoux, F., Lourdais, O., y Angelier, F. (2013). Influence of temperature on the corticosterone stress-response: An experiment in the children's python (*antaresia childreni*). *General and Comparative Endocrinology*, 193, 178–184. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.08.004>

Foa, A., y Bertolucci, C. (2001). Temperature Cycles Induce a Bimodal Activity Pattern in Ruin Lizards: Masking or Clock-Controlled Event? A Seasonal Problem. *Journal of Biological Rhythms*, 16(6), 574–584.

Foà, A., Monteforti, G., Minutini, L., Innocenti, A., Quaglieri, C., y Flamin, M. (1994). Seasonal changes of locomotor activity patterns in ruin lizards *Podarcis sicula*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34, 267–274.

Font, E. (2022). Squamate Cognition. In J. Vonk y T. K. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (pp. 1–10). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_93-1

Foster, M. S., y Fisher, R. N. (2012). Dealing with Associated Data. In R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons, y N. Chernoff (Eds.), *Reptile Biodiversity: Standard Methods for Inventory and Monitoring*. University of California Press.

Giraudoux, P. (2023). *pgirmess: Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists* (2.0.2). <https://cran.r-project.org/package=pgirmess>

Hancock, P. A., y Vasmatazidis, I. (2003). Effects of heat stress on cognitive performance: the current state of knowledge. *International Journal of Hyperthermia*, 19(3), 355–372. <https://doi.org/10.1080/0265673021000054630>

Hatanaka, M., y Yamada, H. (2003). Trend Tests. In M. Hatanaka y H. Yamada (Eds.), *Cotrending: A Statistical System Analysis of Economic Trends* (pp. 39–54). Springer. https://doi.org/10.1007/978-4-431-65912-9_6

Henke-von der Malsburg, J., Kappeler, P. M., y Fichtel, C. (2020). Linking ecology and cognition: does ecological specialisation predict cognitive test performance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(12). <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02923-z>

Heredia-Morales, R. A. (2016). *Consistencia de la personalidad en Aspidoscelis costata costata (Squamata:Teiidae)*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Huey, R. B., y Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *Integrative and Comparative Biology*, 19(1), 357–366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>

Huey, R. B., y Tewksbury, J. J. (2009). Can behavior douse the fire of climate warming? In *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (Vol. 106, Issue 10, pp. 3647–3648). <https://doi.org/10.1073/pnas.0900934106>

Kang, F., Goulet, C. T., y Chapple, D. G. (2018). The impact of urbanization on learning ability in an invasive lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1), 55–62. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx131>

Kassambara, A. (2020). *ggpubr: “ggplot2” Based Publication Ready Plots* (0.4.0.). <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>

Kearney, M., Shine, R., y Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(10), 3835–3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>

Kite, G. W. (1985). *Frequency and Risk Analyses in Hidrology*. Water Resources Publications.

Kohler, F. W., y Strain, P. S. (1992). Applied behavior analysis and the movement to restructure schools: Compatibilities and opportunities for collaboration. *Journal of Behavioral Education*, 2(4), 367–390. <https://doi.org/10.1007/BF00952355>

López-Sánchez, J. I., y Hancock, P. A. (2018). Thermal effects on cognition: a new quantitative synthesis. *International Journal of Hyperthermia*, 34(4), 423–431. <https://doi.org/10.1080/02656736.2017.1345013>

Loughran, C. L., y Wolf, B. O. (2020). The functional significance of panting as a mechanism of thermoregulation and its relationship to the critical thermal maxima in lizards. *Journal of Experimental Biology*, 223(17). <https://doi.org/10.1242/jeb.224139>

Maille, A., y Schradin, C. (2016). Survival is linked with reaction time and spatial memory in African striped mice. *Biology Letters*, 12(8). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0346>

Mainwaring, M. C., Barber, I., Deeming, D. C., Pike, D. A., Roznik, E. A., y Hartley, I. R. (2017). Climate change and nesting behaviour in vertebrates: a review of the ecological threats and potential for adaptive responses. *Biological Reviews*, 92(4), 1991–2002. <https://doi.org/10.1111/brv.12317>

Morales-Méndez, I. C. (2019). *Mantenimiento del Aprendizaje Asociativo en la lagartija Aspidoscelis costatus costatus*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Muñoz-Manzano, J. A. (2010). *Dieta de Aspidoscelis costata (Squamata: Teiidae) en el sur del estado de México*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Noble, D. W. A., Carazo, P., y Whiting, M. J. (2012). *Learning outdoors: male lizards show flexible spatial learning under semi-natural conditions*. *September*, 946–948.

Radder, R. S., Saidapur, S. K., y Shanbhag, B. A. (2005). Population density, microhabitat

use and activity pattern of the Indian rock lizard, *Psammophilus dorsalis* (Agamidae). *Current Science*, 89(3), 560–566.

Rangel-Patiño, C. A. (2014). *Evaluación del perfil conductual en respuesta a cambios ambientales y su relación con la inmunidad innata en *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae)*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Reside, A. E., Critchell, K., Crayn, D. M., Goosem, M., Goosem, S., Hoskin, C. J., Sydes, T., Vanderduys, E. P., y Pressey, R. L. (2019). Beyond the model: expert knowledge improves predictions of species' fates under climate change. *Ecological Applications*, 29(1), 1–15. <https://doi.org/10.1002/eap.1824>

Rubio-Blanco, T. (2007). *Sobrevivencia, crecimiento y termorregulación de *Aspidoscelis costata* en Tonatico, Estado de México*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Rubio-Blanco, T. (2011). *Termorregulación y actividad de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae)*. Universidad Autónoma del Estado de México.

Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61(2), 277–286. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1606>

Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M. V. S., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Avila, L. J., Morando, M., De La Riva, I. J., Sepúlveda, P. V., Rocha, C. F. D., Ibargüengoytía, N., Puntriano, C. A., Massot, M., ... Sites, J. W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980), 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>

Siviter, H., Deeming, D. C., Van Giezen, M. F. T., y Wilkinson, A. (2017). Incubation environment impacts the social cognition of adult lizards. *Royal Society Open Science*, 4(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.170742>

Soravia, C., Ashton, B. J., Thornton, A., y Ridley, A. R. (2021). The impacts of heat stress on animal cognition: Implications for adaptation to a changing climate. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 12(4). <https://doi.org/10.1002/wcc.713>

Szabo, B., Noble, D. W. A., Byrne, R. W., Tait, D. S., y Whiting, M. J. (2019). Precocial juvenile lizards show adult level learning and behavioural flexibility. *Animal Behaviour*, 154, 75–84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.003>

Taylor, L., Watkins, S. L., Marshall, H., Dascombe, B. J., y Foster, J. (2016). The impact of different environmental conditions on cognitive function: A focused review. *Frontiers in Physiology*, 6(JAN), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fphys.2015.00372>

Team, R. C. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>

Telemeco, R. S., y Addis, E. A. (2014). Temperature has species-specific effects on corticosterone in alligator lizards. *General and Comparative Endocrinology*, 206, 184–192. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.07.004>

Toni, M., Angiulli, E., Miccoli, G., Cioni, C., Alleva, E., Frabetti, F., Pizzetti, F., Grassi Scalvini, F., Nonnis, S., Negri, A., Tedeschi, G., y Maffioli, E. (2019). Environmental temperature variation affects brain protein expression and cognitive abilities in adult zebrafish (*Danio rerio*): A proteomic and behavioural study. *Journal of Proteomics*, 204(January). <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2019.103396>

Tracchia, A. (2018). *Medicina en quelonios y otros reptiles*. In *Sebbm* (1ra edición). Vazquez Mazzini Editores. <https://fundacionazara.org.ar/img/libros/medicina-de-quelonios.pdf>

Tuomainen, U., y Candolin, U. (2011). *Behavioural responses to human-induced environmental change*. 640–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x>

Valenzano, D. R., Terzibas, E., Cattaneo, A., Domenici, L., y Cellerino, A. (2006). Temperature affects longevity and age-related locomotor and cognitive decay in the short-lived fish: *Nothobranchius furzeri*. *Aging Cell*, 5(3), 275–278. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2006.00212.x>

Vitt, L. J., y Caldwell, J. P. (2009). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (Third Edit). Academic Press.

Vitt, L. J., y Pianka, E. R. (2004). Historical patterns in lizard ecology: What teiids can tell us about lacertids. In *The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives* (pp. 139–157).

Volkoff, H., y Rønnestad, I. (2020). Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature*, 7(4), 307–320. <https://doi.org/10.1080/23328940.2020.1765950>

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag. <https://ggplot2.tidyverse.org>

Wilkinson, A., y Huber, L. (2012). Cold-Blooded Cognition: Reptilian Cognitive Abilities. In T. Shackelford y J. Vonk (Eds.), *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology*. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0008>

Yevjevich, V. (1972). Stochastic processes in hydrology. *Water Resources Publications*.

11. Anexos

Correo confirmando el envío del artículo a la Revista Latinoamericana de Herpetología.



Leticia M. Ochoa Ochoa <revista.latin.herpetologia@gmail.com>
Para: Maria de Lourdes Ruiz Gomez



Jue 21/09/2023 06:42 PM

María de Lourdes Ruiz Gómez:

Gracias por enviar el manuscrito "EVALUACIÓN CONDUCTUAL REVELA AGREGACIONES SOCIALES EN Petrosaurus thalassinus: Conducta y agregaciones cosiales en Petrosaurus thalassinus" a Revista Latinoamericana de Herpetología. Con el sistema de gestión de publicaciones en línea que utilizamos podrá seguir el progreso a través del proceso editorial tras iniciar sesión en el sitio web de la publicación:

URL del manuscrito: <https://herpetologia.fcencias.unam.mx/index.php/revista/authorDashboard/submission/812>

Nombre de usuario/a: mdruizg

Si tiene alguna duda puede ponerse en contacto conmigo. Gracias por elegir esta editorial para mostrar su trabajo.

Leticia M. Ochoa Ochoa

Revista Latinoamericana de Herpetología

BEHAVIORAL ASSESSMENT REVEALS SOCIAL AGGREGATIONS IN *PETROSAURUS THALASSINUS*

EVALUACIÓN DE COMPORTAMIENTO REVELA AGREGACIONES SOCIALES EN *PETROSAURUS THALASSINUS*

Ingrid C. Morales-Méndez¹, Makenna M. Orton², Janey B. Haddock^{1,2}, Lorena Siles-Cervantes¹, Marcia Y. Valenzuela-Molina³, María A. Eifler², María de L. Ruiz-Gomez¹ & Douglas A. Eifler²

¹Ecology and Behavior Lab, Autonomous University of the State of México, Toluca Estado de México, 50000, México.

²Erell Institute, 2808 Meadow Drive, Lawrence, Kansas, 66047, USA.

³Instituto Tecnológico de Sonora, Antonio Caso 2266, Villa ITSON, 85130, Ciudad Obregón Sonora, México.

*Correspondence: mdruizg@uamex.mx

Received: 2023-09-22. Accepted: 2024-01-04. Published: 2024-02-12.

Editor: Ernesto Raya-García, México.

Resumen.— En un breve estudio de la lagartija endémica *Petrosaurus thalassinus*, en el Cañón de la Zorra, en la Reserva de la Biosfera Sierra La Laguna en México, a lo largo de siete días buscamos obtener un panorama preliminar de su estructura social al evaluar su comportamiento, morfología y uso de hábitat. Capturamos, marcamos y medimos 28 adultos y realizamos 19.4 horas de observaciones focales en 47 adultos marcados y no marcados en campo. Los machos tuvieron una longitud hocico-cloaca mayor a la de hembras, pero las hembras presentaron una mayor masa que los machos. Las lagartijas realizaron 30 conductas diferentes que se organizaron en ocho categorías. Los resultados resaltan la agregación de individuos en grupos de dos a cinco lagartijas, las cuales permanecían muy cerca (separados por < 1m) y en contacto visual frecuente (25/47 observaciones, 53.2%) mientras termorregulaban en rocas, o compartían espacios en grietas. Si bien las lagartijas agregadas exhibieron altos niveles de tolerancia mutua y despliegue de señales, también mostraron poca o ninguna agresión. Los individuos más grandes usaron las rocas más altas y ocuparon posiciones más altas sobre estas, pero no hubo diferencia entre sexos. Además, observamos interacciones interespecíficas de *P. thalassinus* con *Sceloporus hunsakeri* y con *Ctenosaura hemilopha*. Nuestros resultados indican que *P. thalassinus* podría tener un sistema social más complejo que el reportado en la mayoría de las lagartijas, lo que justifica una mayor investigación.

Palabras clave.— Agregaciones, lagartijas, estructura del hábitat, etograma.

Abstract.— In a brief study on the endemic lizard, *Petrosaurus thalassinus*, in the Cañon de la Zorra region of Sierra La Laguna Biosphere Reserve in Mexico, over seven days we aimed to gain a preliminary insight into their social structure by examining their behavior, morphology, and habitat use. We captured, marked, and measured 28 adults, and conducted 19.4 hours of focal observations on 47 marked and unmarked adults in the field. Males had longer snout-vent lengths than females, but females had greater mass than males of the same snout-vent length. Lizards exhibited 30 behaviors organized into eight categories. Most notably, while basking on rocks or sharing crevices they aggregated in groups of two to five individuals (< 1m apart) and in frequent visual contact (25/47 observations, 53.2%) while basking on rocks or sharing crevices. Although aggregated lizards showed high levels of mutual tolerance and signaling behavior, they exhibited little to no aggression. Larger lizards used taller rocks and took higher positions on them, but there was no difference between sexes. Furthermore, we observed *P. thalassinus* in interspecific interactions with *Sceloporus hunsakeri* and with *Ctenosaura hemilopha*. Our results indicate that *P. thalassinus* could have a more complex social system than reported for most lizards, which warrants further investigation.

Keywords.— Aggregations, ethogram, habitat structure, lizards.



INTRODUCTION

Cataloging and documenting the natural behavior of a species is imperative to providing an accurate baseline of normal behavioral expressions, as animals in captivity can exhibit behavioral alterations and anomalies (Kitchen & Martin, 1996; Morgan & Tromborg, 2007). For many species, their behavioral repertoire has been well-documented with functions and mechanisms associated with each behavior that can promote an understanding of their ecology, as well as an ability to assess sociality.

Most studies on behavior and its drivers have been carried out on birds, mammals, and insects, whereas reptile behavior studies tend to focus on the role of habitat and space use in life history. Habitat can shape the morphology and behavior of lizards (Williams, 1983; Losos et al., 1998; Goodman et al., 2008; Tulli et al., 2009), with rock-dwelling lizards tending to have flat bodies, flat heads, and short limbs (Herrel et al., 2002; Pelegrin et al., 2017). Changes in habitat structure can in turn influence and modify behavioral plasticity in lizards (e.g., Ramos & Peters, 2017).

Social behavior, which for lizards often consists of ecological aggregations, can be affected by biotic components of the habitat in combination with resource availability, as individuals that are attracted to the same environmental features are more likely to interact (Graves & Duvall, 1995; Mouton et al., 1999; Kearney et al., 2001; Mouton, 2011; Eifler & Eifler, 2014). In the wild, lizards that tend to aggregate usually share crevices, shelters, or basking and feeding sites (Mouton et al., 1999; Nieuwoudt et al., 2003; Bishop & Echternacht, 2004; Barry et al., 2014; Eifler & Eifler, 2014). When shelters and food are experimentally provided so they are not limiting resources, some individuals avoid conspecifics (Schutz et al., 2007), while others maintain aggregations (Gardner et al., 2016). Viviparous lineages of lizards are more likely to aggregate (Gardner et al., 2016; Halliwell, et al., 2017), perhaps due to delayed juvenile dispersal (Davis et al., 2011), although longevity, monogamy, and investment in chemical signaling also enhance tendencies to aggregate (Gardner et al., 2016; Baeckens & Whiting, 2021).

Proximity among individuals that facilitate aggregation also arises from mutual attraction, direct benefits (e.g., predator defense (Downes & Hofer, 2004; Mouton, 2011), enhanced vigilance (Mouton et al., 1999), or thermoregulation (Shah et al., 2003)). More complex forms of sociality, such as parental care (Qi et al., 2012), cooperative burrow construction (McAlpin et al., 2011), or protection against infanticide (O'Connor & Shine, 2004)

can occur in lizards when the social composition of a group includes both sexes or juveniles. Nevertheless, fully interacting social groups in lizards have only rarely been observed, with true sociality documented in less than 1% of all lizard species (Gardner et al., 2016).

Petrosaurus thalassinus (Cope), the San Lucan Rock lizard, is a large, oviparous species in the family Phrynosomatidae that is endemic to rocky areas in the southern half of the Baja California peninsula. Although an iconic reptile, little is known about the species. Some insights into their reproduction, parasitic loads, thermoregulation, and genetic variability are available (Aguilars-S. et al., 1988; Jiménez & Palacios, 1999; Goldberg & Beaman, 2004; Bursey & Goldberg, 2007; Cardona-Botero et al., 2020), but their behavior in their natural environment is largely unknown. They are omnivorous and probably sit-and-wait foragers like the closely related *P. mearnsi* (De Lisle, 1991; Ardura, 2021). Adult males are generally larger than females, with body size ranging from 87 – 175 mm Snout – Vent Length (SVL) and their banded tail sometimes nearly twice as long as their body (Goldberg & Beaman, 2004). We aimed to develop a comprehensive catalog of the behavior of *P. thalassinus* based on field observations, and to gain preliminary insight into their social structure by examining the relationship between behavior, morphology, and habitat.

MATERIALS AND METHODS

Study site

During seven days (12th – 19th March 2022) we studied *P. thalassinus* in the Cañón de la Zorra, in the Sierra La Laguna. This area, located in Baja California Sur, Mexico (23.498339° N, 109.793504° W; WGS84 datum) was designated by the Mexican Government as a Protected Area (CONANP, 1994) and later, as a Global Biosphere Reserve (designated by UNESCO, 2003) (Fig. 1). Our study site (90,000 m²) was adjacent to Arroyo San Juanito, a small shallow river in a valley strewn with numerous large boulders, vegetation, and sand banks. The Sierra La Laguna is primarily a San Lucan xeric scrub ecoregion, with open forests of *Quercus tuberculata* and short shrubs of *Mimosa xanti*, *Acacia brandegeana*, *Dodonaea viscosa*, *Tephrosia cana*, and *Bernardia lagunensis*. The climate is a tropical and subtropical desert climate (i.e., BWh) (Peel et al., 2007; Gonzalez-Abraham et al., 2010). We recorded air temperature every 300 s (from 08:30 – 14:30 h) with a temperature data logger (Tempo Disc™ BlueMaestro) placed on a rock in full sun at the edge of the river (recorded temperature range = 12.2° – 47.8° C). We observed little cloud cover and no precipitation for the duration of the study.



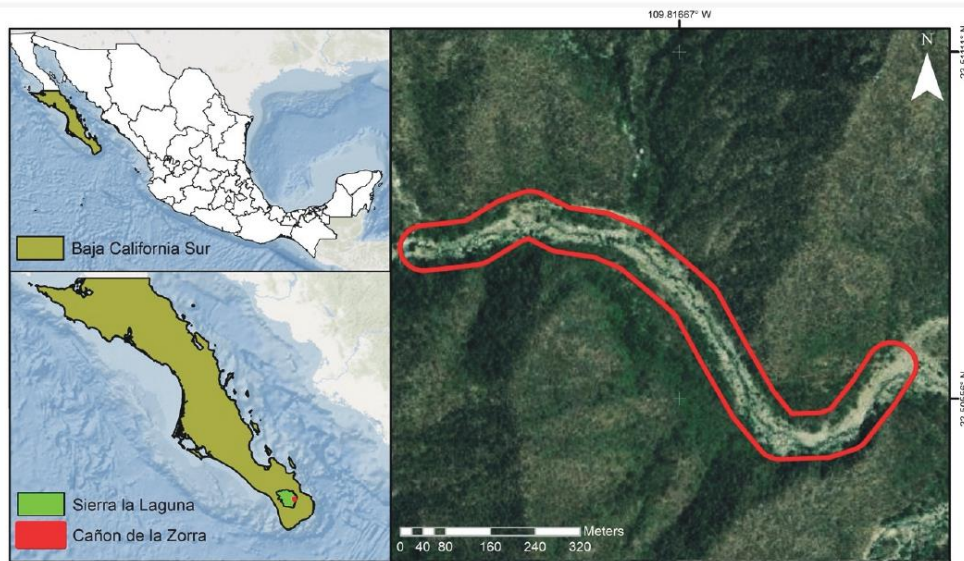


Figura 1. Área de estudio Cañón de la Zorra, localizada en el área natural protegida Sierra La Laguna, Baja California Sur, México.

Figure 1. Study Area Cañón de la Zorra (Fox Canyon), located in the Sierra La Laguna natural protected area in Baja California Sur, Mexico.

Animal capture and habitat data

We captured lizards using a small lasso attached to an extendable pole, recorded the location of their initial sighting with a handheld GPS (Garmin Oregon 500) and marked the capture site to characterize the habitat in the afternoon of the same day. We measured all captured animals (Snout-Vent-Lenght, SVL, tail length, and mass), sexed them by probing, and uniquely marked each with nontoxic paint at the base of their tail to avoid recapture and to allow identification during behavioral observations. We always captured lizards and recorded their behavior on the rocks, almost never sighting them off rocks. After each capture, we recorded information relative to where the lizard was initially sighted: the height of the rock (= rock height; an assessment of the maximum vertical position available to lizards), the vertical position of the lizard on the rock (= height on rock; an assessment of the lizard's position relative to available vertical locations), the presence of crevices, and whether the lizard was initially sighted on a local high point.

We defined a local high point as a location from which movement in any direction resulted in a lower height on the rock. All lizards were released at their initial sighting location

within 3 – 6 h after capture and were not observed for 24 h after release. We also observed some lizards that we were unable to capture, for which we could not assign sex or assess body size. We marked areas where we first sighted lizards and did not make any additional observations of unmarked lizards in the area to avoid recording information for the same individual more than once.

Ethogram and behavioral observations

Prior to conducting focal observations, we spent several days observing animals throughout the study area to generate an ethogram. Lizards were observed with binoculars from a distance of ca. 10 – > 50 m. In addition to defining behaviors, we designated behaviors as events (by counting their occurrence) or as states (by timing their occurrence) and grouped behaviors into categories. Subsequently, from 08:30 – 14:30 h, teams of two people conducted 30-min focal observations. We conducted a total of 1165 min of focal observations on 47 lizards, 13 of which were previously marked (see above, 27.7%; n = 8 males, 5 females). We observed each lizard only once, halting observations prior to 30 min when the animal moved out of sight for > 2 min. During observations, one team member watched the focal animal



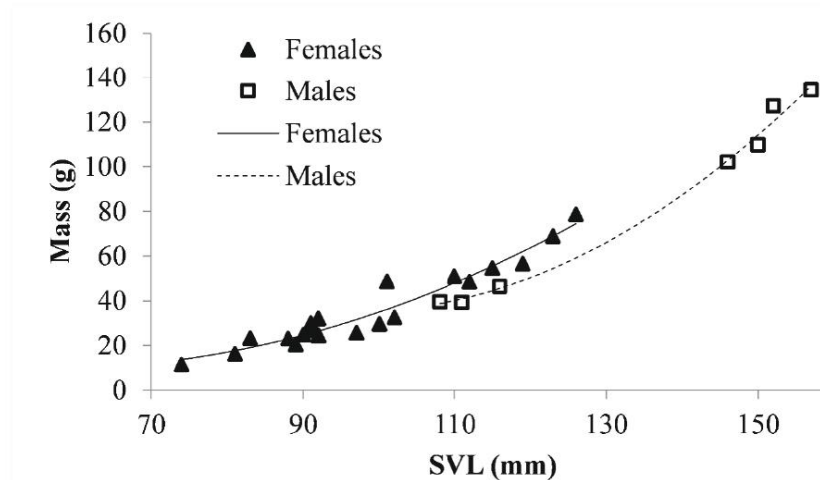


Figura 2. Relación entre masa y LHC de machos y hembras de *Petrosaurus thalassinus*. / Figure 2. Relationship between mass and SVL of male and female *Petrosaurus thalassinus*.

and dictated its behavior to the second team member who recorded behaviors and used a stopwatch to time the duration of behavioral states. We also noted other *P. thalassinus* within 1 m of the focal lizard (i.e., group size) and recorded details of interspecific interactions. Interactions with other species were recorded opportunistically outside of observation periods.

Statistical Analyses

We used general linear models to examine the scaling relationship for log-transformed body size (mass and SVL) by sex and to examine the relationship between rock height, height on rock, and body size (square root-transformed SVL). For general linear models, we employed stepwise selection, where SVL, sex and their interaction were considered with a threshold of $P = 0.15$ for removal. For analyses, we converted behaviors that were counted (i.e., events) into rates (per h), and behaviors that were timed (i.e., states) to percentages relative to the total observation period. We analyzed the interrelationship between the behavioral categories of movement, signals, and environmental monitoring, as well as their relationship with temperature using Pearson correlations. We tested for behavioral differences between the sexes, as well as individual lizards and those in groups using Mann-Whitney tests, considering differences significant when $P < 0.05$. We used Minitab 19 (College Park, PA) for statistical analysis.

RESULTS

Body size and perch use

We captured, marked, and measured 28 adult *P. thalassinus* (21 females and 7 males). Males had longer SVLs than females (GLM, $P < 0.05$, Fig. 2). Body mass was significantly related to both SVL and sex (GLM: SVL: $F_{1,25} = 431.5$, $P < 0.001$; Sex: $F_{1,25} = 5.63$, $P = 0.026$), with females being heavier than males of similar SVL (Fig. 2). Lizards with longer SVLs perched higher on taller rocks (rock height: $F_{1,26} = 6.16$, $P = 0.02$; height on rock: $F_{1,26} = 4.39$, $P = 0.046$); neither height on rock nor rock height was related to sex. Of the 28 captured lizards, 93% ($n = 26$) were found on rocks with crevices, 96% ($n = 27$) were positioned under the canopy, and 39% ($n = 11$) were initially observed on a local high point. We observed 30 behaviors, which we organized into eight behavioral categories (Table 1). We observed lizards eating on a few occasions but were unable to determine the food consumed. Digging behavior was only observed in one individual, which repeatedly jumped from a rock and then dug in the same sandy location. The digging did not lead to eating, and after several iterations the lizard left the area.

The behavioral category of movement was positively correlated with the category of signals ($r = 0.243$, $P = 0.046$) and of environmental evaluation ($r = 0.642$, $P < 0.001$). None of those three categories were correlated with temperature (movement: $r =$



Tabla 1. Etograma de los comportamientos expresados por *Petrosaurus thalassinus*, durante 1165 min de observación directa en el área natural protegida Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. Los comportamientos separados por “/” indican pares de comportamientos que ocurrieron juntos durante una interacción.

Table 1. Ethogram of behaviors expressed by *Petrosaurus thalassinus*, obtained during 1165 min of direct observation in Sierra La Laguna natural protected area, Baja California Sur, Mexico. Behaviors separated by “/” indicate pairs of behaviors that occurred together during an interaction.

| Behavioral category | Specific behavior | Definition |
|--------------------------|--------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Agonistic | Avoidance | Lizard one turns away at the presence of lizard two |
| | Chase/Flee | Lizard one quickly moves towards lizard two. Lizard two moves away quickly. Lizard one pursues, following any directional changes of lizard two. |
| | Displacement | Lizard one moves towards lizard two. Lizard two avoids lizard one by relinquishing its location to lizard one (i.e., is displaced). Lizard one takes the position of lizard two. |
| Environmental Monitoring | Head turns | The head is moved (up, down, left, or right) while the body remains still. |
| | Head tilt | The head is rotated longitudinally while the body remains still. |
| | Substrate touch | The lizard touches the ground with its mouth or tongue or drags its face along the ground before returning its head to a neutral position. |
| Miscellaneous | Biting | The mouth is opened and then closed around a non-food object (agonistic or environmental monitoring, depending on object). |
| | Dig | The anterior legs scratch at the substrate creating a depression. |
| Feeding | Biting | The lizard consumes a food item: opening and closing its mouth repeatedly, then swallowing the food item. |
| Movement | Jump | Movement in which the lizard displaces its body while all four feet are off the ground. |
| | Moves | A shift in location of the whole body. |
| Postural | Back-arch | The middle of the back is raised upwards while the feet are on the ground and the head and chest are lowered to make a curved arc. |
| | Body dangle | The anterior portion of the lizard's body extends off the edge of a surface, such as a rock, while the posterior portion stays in contact with the surface. |
| | Body tilt | With its feet remaining in contact with the substrate, the lizard rolls its body along the longitudinal axis, exposing its ventral area. |
| | Compressed posture | The lizard lowers its body so that the ventral surface touches the substrate, giving the lizard a flattened appearance. |
| | Eye lick | The lizard touches their own eye with their tongue. |
| | Eyes closed | The eyelids are closed for more than a blink. |
| | Survey posture | The lizard raises the anterior part of the body and lifts the head while the posterior part of the body stays close to the ground. |
| | Tail move | A wave of or adjustment to the position of the tail. |
| | Toes-up | The lizard raises their toes off the ground while the rest of the foot remains on the ground. |
| | Yawn | The lizard fully opens then closes its mouth; could be a signal but unclear from context. |



Tabla 1 (cont.). Etograma de los comportamientos expresados por *Petrosaurus thalassinus*, durante 1165 min de observación directa en el área natural protegida Sierra La Laguna, Baja California Sur, México. Los comportamientos separados por “/” indican pares de comportamientos que ocurrieron juntos durante una interacción.

Table 1 (cont.). Ethogram of behaviors expressed by *Petrosaurus thalassinus*, obtained during 1165 min of direct observation in Sierra La Laguna natural protected area, Baja California Sur, Mexico. Behaviors separated by “/” indicate pairs of behaviors that occurred together during an interaction.

| Behavioral category | Specific behavior | Definition |
|---------------------|------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Signals | Exposed throat | The lizard raises and tilts its head upwards, displaying its throat. |
| | Head bobs | The alternate raising and lowering of the head in a continuous motion that can be counted. |
| | Head shudder | A very rapid series of head bobs that are too quick to be individually counted. |
| | Head sway | The lizard deliberately moves its head along the horizontal plane in a fluid motion. |
| | Push-up | The raising and lowering of the anterior part of the body while the posterior of the body remains on the substrate and still. |
| | Throat expansion | The lizard inflates and then deflates the gular region. The inflation & deflation can be fast, or the inflation can last for a few s. |
| Social tolerance | Crevice sharing | ≥ two lizards positioned in the same rock crevice at the same time. |
| | Mutual tolerance | ≥ two lizards are positioned within 30 cm of each other for > 30 s. |
| | Non-aggressive contact | ≥ two lizards touch each other's bodies without force or biting. |

= -0.035, $P = 0.817$; signals: $r = -0.286$, $P = 0.051$; environmental evaluation: $r = -0.225$, $P = 0.128$). We observed nearly all focal individuals (46/47, 98%) engaging in environmental evaluation (i.e., head turns, head tilts, and substrate touches). Head tilts (i.e., visual evaluation; $n = 35/47$ lizards, 74%) were positively correlated with substrate touches (i.e., chemical evaluation; $n = 11/47$ lizards, 23%; $r = 0.520$, $P < 0.001$). Among signaling behaviors, head bobs were especially common ($n = 37/47$ lizards, 79%), with one animal performing head bobs at a rate of 249.6/h (Table 2). The only behavior that differed significantly between the sexes was throat expansion, which was only seen in males ($n = 5$ of 8 males (63%); $U = 6$, $P = 0.018$), although we observed throat expansions in 10 lizards that we were unable to capture so were of unknown sex ($n = 18$; 5.89 ± 2.42 (SE), range: 0 – 46, median = 4.0). The only behaviors where individual lizards and those in groups differed were chases and nonaggressive contact, both of which can only occur for lizards in groups. Individuals spent most of their time in survey posture (= 57.5%; Table 2). When we compared single lizards to individuals in groups, we found no significant differences for any behavior (Mann-Whitney tests).

Slightly more than half of the lizards we observed ($n = 25$; 53%) were found interacting in conspecific groups (i.e., with individuals < 1 m apart). Of those, 52 % ($n = 13$) were observed interacting in pairs, 32 % ($n = 8$) interacted in groups of three, and 16 % ($n = 4$) were found in groups of four (Figs. 3 – 6). Conspecific interactions were influenced by ambient temperature, with the number of group members ($r = 0.314$, $P = 0.032$) and the percentage of time spent in a state of mutual tolerance ($r = 0.287$, $P = 0.050$) being positively, while frequency of avoidance ($r = -0.301$, $P = 0.040$) and head tilts ($r = -0.376$, $P = 0.009$) were negatively correlated with temperature. On three occasions we observed a adult *P. thalassinus* involved in interspecific interactions with adult lizards of other species: 1) one *P. thalassinus* avoided one *Ctenosaura hemilopha* (Fig. 7); 2) one *P. thalassinus* shared a rock for ca. 5 min with one *C. hemilopha*, with the two ca. 60 cm apart and apparently in visual contact. During the interaction, the *P. thalassinus* did push-ups and head bobs; and 3) one *P. thalassinus* shared a rock with one *Sceloporus hunsakeri* (Fig. 8), with the two ca. 80 cm apart for ca. 2 min before both moved to a local high point on a different rock that they also shared, remaining ca. 60 cm apart for ca. 5 min.





Figure 3 (up). Dos ejemplares de *Petrosaurus thalassinus* en tolerancia mutua en una grieta. Fotografía de Marcia Valenzuela.

Figura 3 (arriba). Two *Petrosaurus thalassinus* showing mutual tolerance in a crevice. Photo by Marcia Valenzuela.

Figure 4 (right). Secuencia de la interacción entre dos hembras marcadas y un individuo de tamaño grande sin marcar de *Petrosaurus thalassinus*. a) un individuo sin marcar en la postura de vigilancia, posado en una posición más alta sobre una roca en comparación con dos hembras marcadas ubicadas más abajo en la misma roca. b) el individuo sin marcar bajó y se mantuvo cercano a las dos hembras marcadas. Fotografía de Marcia Valenzuela.

Figura 4 (derecha). Sequence of the interaction between two marked females and a larger unmarked individual of *Petrosaurus thalassinus*. a) an unmarked individual in survey posture, perched higher on a rock compared to two marked females located lower on the rock. b) the unmarked individual ran down and stayed in close proximity to the two marked females. Photo by Marcia Valenzuela.





Figura 5. Área rocosa donde se observaron cinco *Petrosaurus thalassinus* próximos, cuatro de los cuales se muestran en la foto. La agrupación no se identificó durante las observaciones focales y los individuos no cumplieron con nuestra distancia de interacción, por lo que el grupo no se incluyó en los análisis. Fotografía de Marcía Valenzuela.

Figure 5. Rocky area where we noted five proximate *Petrosaurus thalassinus*, with four pictured. The assemblage did not occur during focal observations and individuals did not meet our interaction distance, so the aggregation was not included in analyses. Photo by Marcía Valenzuela.





Figura 6. *Petrosaurus thalassinus* (izquierda) en una grieta (i.e., evitando) en respuesta a la presencia de un *Ctenosaura hemilopha* (derecha). Fotografía de Marcia Valenzuela.
Figure 6. *Petrosaurus thalassinus* (left) in a crevice (i.e., in avoidance) in response to the presence of a *Ctenosaura hemilopha* (right). Photo by Marcia Valenzuela.

DISCUSSION

Ethogram

Our study provides baseline information on the behavior and natural history of *P. thalassinus*. A small subset of the behaviors defined in our ethogram (Table 1), primarily from the categories of movement, signaling, or environmental monitoring, accounted for most of the activity we observed during our study, possibly as individuals evaluated and responded to their social environment and habitat (Watters, 2009; Steinberg et al., 2014). Other behaviors occurred infrequently, probably due to the short duration of our study as well as the nature of *P. thalassinus* foraging, as sit-and-wait lizards are generally inactive (Huey & Pianka, 1981). Additionally, adult phrynosomatids are only rarely observed foraging and most frequently are immobile, with the main behaviors recorded for other species falling into our postural or signal categories (Watters, 2009).

Sex differences

We found no measurable differences in behavior between the sexes, except in incidents of throat expansion, although our

conclusions are limited by the small number of animals that we were able to capture and sex. Nevertheless, we were able to document differences between males and females in body size and basic habitat use. Males of *P. thalassinus* were longer than females, but females were heavier than males of the same length (Fig. 2).

Similar mixed body-size differences between the sexes have been found in other lizard species, possible due to phylogeny or to reproduction (Cox et al., 2007). Gravid females can be heavier than males due to the presence of eggs (Cox et al., 2007; López Juri et al., 2018); our study corresponded with the reproductive season for *P. thalassinus* (Goldberg & Beaman, 2004), which could account for our mixed body-size measurements. Body mass and SVL measurements are needed at other times of the year to verify whether the trend we found continues outside the breeding season and to interpret sexual size dimorphism in the species. Although we did not detect sex differences in habitat use, body size was related to both the size of rocks on which we found lizards (i.e., rock height) and the position of the lizards on the rocks (i.e., height on rock). A similar pattern in *Anolis*





Figura 7. Interacción interespecífica (tolerancia mutua) entre *Petrosaurus thalassinus* (izquierda) y *Sceloporus hunsakeri* (derecha). Fotografía de Marcia Valenzuela.
Figure 7. Interspecific interaction (mutual tolerance) between a *Petrosaurus thalassinus* (left) and a *Sceloporus hunsakeri* (right). Photo by Marcia Valenzuela.

homolechis was attributed to urbanization and to the presence of predators (Vidal et al., 2023). Although Cañón de la Zorra is not urbanized, the site is frequented by eco-tourists. Vigilance from high perching sites could help individuals monitor the environment better and make them less prone to predatory attacks or human disturbance (Vidal et al., 2023).

Tabla 2. Tasas (media ± SE), rangos y medianas de los comportamientos específicos más frecuentes observados en *Petrosaurus thalassinus* en Sierra La Laguna. Debido a que no se observaron diferencias entre sexos, se muestran los datos para todos los animales (n = 47).

Table 2. Rates (mean ± SE), ranges, and medians of the most frequent specific behaviors observed in *Petrosaurus thalassinus* in Sierra La Laguna. Because there were no differences between the sexes in behavior, data are combined for all animals (n = 47).

| Variable | Mean ± SE | Range | Median |
|---------------------|------------|------------|--------|
| Head bobs h-1 | 30.4 ± 6.6 | 0.0, 249.6 | 15.9 |
| Head shudder h-1 | 3.5 ± 1.3 | 0.0, 47.3 | 0.0 |
| Head tilt h-1 | 10.3 ± 1.5 | 0.0, 33.5 | 6.0 |
| Head turn h-1 | 50.9 ± 4.8 | 0.0, 159.6 | 42.0 |
| Jumps h-1 | 4.9 ± 0.9 | 0.0, 25.1 | 2.8 |
| Moves h-1 | 39.8 ± 5.8 | 0.0, 169.3 | 28.0 |
| Push up h-1 | 15.6 ± 3.4 | 0.0, 116.3 | 6.0 |
| Substrate touch h-1 | 1.5 ± 0.5 | 0.0, 16.2 | 0.0 |
| Survey posture (%) | 57.5 ± 4.5 | 0.0, 100.0 | 58.1 |



AGGREGATIONS

Intraspecific interactions

The behaviors we observed and recorded indicate that *P. thalassinus* individuals are more social than previously realized, similar to what has been found in *P. mearnsi* (De Lisle, 1991). We recorded interactions, most of them non-aggressive, frequently seeing individuals in aggregations and positioned close to each other. In addition, we repeatedly found the same sets of marked individuals sharing crevices and observed some of the marked lizards interacting repeatedly (Figs. 3 – 5). We observed infrequent displacements, which are indicators of a dominance hierarchy, and we did not observe individuals defending an area, reducing the likelihood that *P. thalassinus* is a territorial species (Effenberger & Mouton, 2007). However, because we captured, sexed, and marked relatively few individuals in the population, we cannot speak definitively to their space use or social system. Besides the possibility of social attraction, the aggregations we observed could be due to resource limitation or habitat structure.

The preferred habitat of *P. thalassinus* contained tall rocks with crevices, which seemed to be unevenly distributed and limited in availability. Both the distribution of resources and a reliance on concentrated but limited resources can contribute to animal aggregations (Gardner et al., 2016; Garrison et al., 2016). When habitats contain limited numbers of appropriate rocks with crevices, groups can form when individuals congregate in suitable refugia (Chapple, 2003; Michael et al., 2010). As for other lizard species, sharing habitat resources by living in groups would be beneficial for *P. thalassinus* (Effenberger & Mouton, 2007; Whiting & While, 2017).

Diet, predator pressure, ontogenetic stage, temperature, and season also could contribute to their tendency to form non-aggressive aggregations (Lemos-Espinal et al., 1997; Ruby, 1997; Chapple, 2003; Watters, 2009; Steinberg et al., 2014; Johnston et al., 2020). More detailed studies of the habitat structure, resource distribution and availability, and social connectedness in *P. thalassinus* in Sierra La Laguna are needed to understand the nature of their social relationships and to determine the causes underlying their aggregations. Social animals can use multimodal signals to convey information (Hews & Martins, 2013); for *P. thalassinus*, we determined that behaviors allowing visual evaluation of the environment (i.e., head tilts) were related to behaviors that allow chemical evaluation of the habitat.

Further studies thoroughly evaluating the social components of communication are also merited. In terms of sampling design, our distance metric to define animals aggregating into a group

was 1 m. Distance between individuals considered proximate is rarely reported, with the occurrence of aggregations based on an observer's subjective assessment and often defined as crevice sharing, shelter sharing, or basking together (Halliwell et al., 2017). Given that we observed individuals signaling to each other or responding to disturbance from people at distances >1 m (e.g., Fig. 6), individual *P. thalassinus* were likely to be aware of each other's presence at greater distances than our conservative metric of 1 m. If individuals are aware of and respond to each other at distances > 1 m, future studies should consider a broader definition of proximity to better understand the extent of social aggregations.

Interspecific interactions

Interactions between *P. thalassinus*, *Ctenosaura hemilopha* and *Sceloporus hunsakeri* (Figs. 7 & 8) could occur as a result of limited resources in their shared habitat (Sillero & Gomes, 2016), as all three species prefer rocky habitats and both *C. hemilopha* and *P. thalassinus* perch high on rocks, close to refuges such as holes or crevices (Blázquez & Rodríguez-Estrella, 1997; Grismer, 2002; present study). We observed both avoidance and mutual tolerance among the three species, but a more thorough evaluation of interspecific interactions and the extent to which they partition habitat resources is merited.

CONCLUSIONS

The array of behavioral traits we recorded included social signals, movements, and environmental evaluation (Table 1). In combination with their tendency for intra- and interspecific social tolerance in the form of sharing rocks and crevices, indications are that *P. thalassinus* might be more social and behaviorally complex than previously thought. Future, large-scale studies focused on the role of habitat structure and food resources in group formation and maintenance, as well as a thorough social analysis of *P. thalassinus*, would shed light on a potentially nuanced and intricate social system in lizards.

Acknowledgements.— We are thankful to Héctor Villalobos for his support with logistics during fieldwork and to Sol de Mayo Ranch for letting us work on their premises and providing us with information about the area. Our work adhered to the current guidelines for the use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research by the Herpetological Animal Care and Use Committee of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists under the approval of Erell Institute's Animal Care and Use Committee (IACUC proposal no. 2022–01). Our research was funded by the Dunlap Charitable Fund donations to Erell Institute.



CITED LITERATURE

- Aguilars-S, M.A., J.W. Sites Jr. & R.W. Murphy. 1988. Genetic variability and population structure in the lizard genus *Petrosaurus*. *Journal of Herpetology* 22:135-145.
- Ardura, A.C. 2021. New visual records of plants consumed by 10 lizard species on islands of the Gulf of California, and implications for the insular ecology and trophic webs. *Revista Latinoamericana de Herpetología* 4:23-52.
- Baekens, S. & M.J. Whiting. 2021. Investment in chemical signaling glands facilitates the evolution of sociality in lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288:20202438.
- Barry, M., U. Shanas & D.H. Brunton. 2014. Year-round mixed-age shelter aggregations in Duvaucel's geckos (*Hoplodactylus duvaucelii*). *Herpetologica* 70:395-406.
- Bishop, D.C. & A.C. Echternacht. 2004. Emergence behavior and movements of winter-aggregated green anoles (*Anolis carolinensis*) and the thermal characteristics of their crevices in Tennessee. *Herpetologica* 60:168-177.
- Blázquez, M.C. & R. Rodríguez-Estrella. 1997. Factors influencing the selection of basking perches on cardon cacti by spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Biotropica* 29:344-348.
- Bursey, C.R. & S.R. Goldberg. 2007. New species of *Parapharyngodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) and other helminths in *Petrosaurus repens* and *P. thalassinus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Baja California Del Sur, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52:243-250.
- Cardona-Botero, V.E., R.A. Lara-Resendiz & P. Galina-Tessaro. 2020. Field and selected body temperatures of the San Lucan rock lizard (*Petrosaurus thalassinus*) in Baja California, Mexico. *Herpetology Notes* 13:485-486.
- Chapple, D.G. 2003. Ecology, life-history, and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs* 17:145-180.
- Cox, R.M., M.A. Butler & H.B. John-Alder. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. Pp. 38-49. In Fairbairn, D.J., W.U. Blanckenhorn & T. Székely (Eds.), *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press. New York, New York, USA.
- Davis, A.R., A. Corl, Y. Surget-Groba & B. Sinervo. 2011. Convergent evolution of kin-based sociality in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:1507-1514.
- De Lisle, H.F. 1991. Behavioral ecology of the banded rock lizard (*Petrosaurus mearnsi*). *Bulletin, Southern California Academy of Sciences* 90:102-117.
- Downes, S. & A.M. Hofer. 2004. Antipredatory behaviour in lizards: interactions between group size and predation risk. *Animal Behaviour* 67:485-492.
- Effenberger E. & P. Le FN Mouton. 2007. Space use in a multi-male group of the group-living lizard. *Journal of Zoology* 272:202-208.
- Eifler, D.A. & M.A. Eifler. 2014. Social foraging in the lizard *Ameiva corax*. *Behavioral Ecology* 25:1347-1352.
- Gardner, M.G., S.K. Pearson, G.R. Johnston & M.P. Schwarz. 2016. Group living in squamate reptiles: a review of evidence for stable aggregations. *Biological Reviews* 91:925-36.
- Garrison, G., M. Phillips, M. Eifler & D. Eifler. 2016. Intraspecific variation in opportunistic use of trophic resources by the lizard *Ameiva corax* (Squamata: Teiidae). *Amphibia-Reptilia* 37:331-334.
- Goldberg, S.R. & K.R. Beaman. 2004. Reproduction in the San Lucan banded rock lizard, *Petrosaurus thalassinus* (Phrynosomatidae) from Baja California Sur, Mexico. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences* 103:147-150.
- González-Abraham, C. E., P. Garcillán, & E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87: 69-82.
- Goodman, B.A., D.B. Miles & L. Schwarzkopf. 2008. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. *Ecology* 89:3462-3471.
- Graves, B.M. & D. Duvall. 1995. Aggregation of squamate reptiles associated with gestation, oviposition, and parturition. *Herpetological Monographs* 9:102-119.
- Grismer, L.L. 2002. *Amphibians and reptiles of Baja California, Including its Pacific Islands and the Islands of the Sea of Cortés*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Halliwell, B., T. Uller, B.R. Holland & G.M. While. 2017. Live



- bearing promotes the evolution of sociality in reptiles. *Nature Communications* 8:2030.
- Herrel, A., J.J. Meyers & B. Vanhooydonck. 2002. Relations between microhabitat use and limb shape in Phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 77:149-163.
- Hews, D.K. & E.P. Martins. 2013. Visual and chemical signals of social communication: providing the link to habitat and environment. Pp. 111-141. In Lutterschmidt, W. (Ed.), *Reptiles in Research: Investigations of Ecology, Physiology, and Behavior from Desert to Sea*. Nova Science Publishers, Inc., Hauppauge, New York, USA.
- Huey, R.B. & E.R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- Jiménez, M.L. & C. Palacios. 1999. Incidencia de la chinche piedrera (*Dipetalogaster maximus*) (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) vector de *Tripanosoma cruzi* en zonas urbanas de La Paz, Baja California Sur, México. *Anales del Instituto de Biología Serie Zoológica* 70:215-221.
- Johnston, G.R., E. J. Lanham, & C. M. Bull. 2020. United in adversity: Aridity and cold influence aggregation behaviour in social lizard, *Egernia stokesii*. *Austral Ecology* 45:418-425.
- Kearney, M., R. Shine, S. Comber & D. Pearson. 2001. Why do geckos group? An analysis of "social" aggregations in two species of Australian lizards. *Herpetologica* 57:411-422.
- Kitchen, A.M. & A.A. Martin. 1996. The effects of cage size and complexity on the behaviour of captive common marmosets, *Callithrix jacchus jacchus*. *Laboratory Animals* 30:317-326.
- Lemos-Espinal, J. A., R. E. Ballinger, S. S. Sarabia, & G. R. Smith. 1997. Aggregation behavior of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus* in Sierra del Ajusco, México. *Herpetological Review* 28: 126-127.
- López-Juri, G., M. Chiaraviglio & G. Cardozo. 2018. Macroevolution of sexual size dimorphism and reproduction related phenotypic traits in lizards of the Chaco Domain. *BMC Evolutionary Biology* 18:186.
- Losos J.B., T.R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz & L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279:2115-2118.
- McAlpin, S., P. Duckett & A. Stow. 2011. Lizards cooperatively tunnel to construct a long-term home for family members. *PLoS One* 6:e19041.
- Michael, D.R., R.B. Cunningham & D.B. Lindenmayer. 2010. The social elite: habitat heterogeneity, complexity and quality in granite inselbergs influence patterns of aggregation in *Egernia striolata* (Lygosominae: Scincidae). *Austral Ecology* 35:862-870.
- Morgan K.N. & C.T. Tromborg. 2007. Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science* 102:262-302.
- Mouton, P. Le FN., A.F. Flemming & E.M. Kanga. 1999. Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology* 249(1):1-10.
- Mouton, P. Le FN. 2011. Aggregation behaviour of lizards in the arid western regions of South Africa. *African Journal of Herpetology* 60:155-170.
- Nieuwoudt, C., P. Le FN Mouton & A. Flemming. 2003. Aggregation behaviour and movement patterns in the large-scaled girdled lizard, *Cordylus macropholis*. *Amphibia-Reptilia* 24:345-357.
- O'Connor, D.E. & R. Shine. 2004. Parental care protects against infanticide in the lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Animal Behaviour* 68:1361-1369.
- Peel, M.C., B.L. Finlayson & T.A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11:1633-1644.
- Pelegrin, N.A., D.O. Mesquita, P.A. Albinati, F.L.S. Caldas, L.B. de Queiroga Cavalcanti, T.B. Costa, D.A. Falico, J.Y.A. Galdino, D.B. Tucker & A.A. Garda. 2017. Extreme specialization to rocky habitats in *Tropidurus* lizards from Brazil: Trade-offs between a fitted ecomorph and autoecology in a harsh environment. *Austral Ecology* 42:677-689.
- Qi, Y., D.W. Noble, J. Fu & M.J. Whiting. 2012. Spatial and social organization in a burrow-dwelling lizard (*Phrynocephalus vlangualii*) from China. *PLoS One* 7:e41130.
- Ramos, J. A. & R. A. Peters. 2017. Habitat-dependent variation in motion signal structure between allopatric populations of lizards. *Animal Behaviour* 126:69-78.



- Ruby, D. E. 1997. Winter Activity in Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Herpetologica* 33:322-333.
- Schutz, L., D. Stuart-Fox & M.J. Whiting. 2007. Does the lizard *Platysaurus broadleyi* aggregate because of social factors? *Journal of Herpetology* 41:354-359.
- Shah, B., R. Shine, S. Hudson & M. Kearny. 2003. Sociality in lizards: why do thick-tailed geckos, *Nephurus milii*, aggregate? *Behaviour* 140:1039-1052.
- Sillero, N. & V. Gomes. 2016. Living in clusters: the local spatial segregation of a lizard community. *Basic and Applied Herpetology* 30:61-75.
- Steinberg, D.S., J.B. Losos, T.W. Schoener, D.A. Spiller, J.J. Kolbe & M. Leal. 2014. Predation-associated modulation of movement-based signals by a Bahamian lizard. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:9187-9192.
- Tulli, M.J., F.B. Cruz, A. Herrel, B. Vanhooydonck & V. Abdala. 2009. The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology* 112:379-392.
- Vidal, A., R. Pradel & F. Cézilly. 2023. Do suburban populations of lizards behave differently from forest ones? An analysis of perch height, time budget, and display rate in the Cuban endemic *Anolis homolechis*. *Diversity* 15:261.
- Watters, J.L. 2009. Daily activity budgets for neonate and adult *Sceloporus jarrovi* and adult *Sceloporus virgatus* in southeastern Arizona. *Journal of Herpetology* 43:665-675.
- Whiting, M.J. & G.M. While. 2017. Sociality in lizards. Pp. 390-426. In D.R. Rubenstein & P. Abbot (Eds.), *Comparative Social Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Williams, E.E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of Anolis. Pp. 326-370. In R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

