





Efectos de la fragmentación, estacionalidad y tamaño corporal sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) en un bosque estacionalmente seco en Cabañas, Zacapa, Guatemala



UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Facultad de Ciencias y Humanidades



Efectos de la fragmentación, estacionalidad y tamaño corporal sobre los  
ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano  
(*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) en un bosque estacionalmente seco en  
Cabañas, Zacapa, Guatemala.

Trabajo de investigación presentado por Edgar Eduardo Mazariegos Godoy para optar al  
grado académico de Licenciado en Biología

Guatemala,

2020



Vo. Bo:

(f)



M. Sc. Daniel Ariano Sánchez

Tribunal examinador:

(f)



M. Sc. Daniel Ariano Sánchez

(f)



Lic. Alejandro Vásquez Contreras

(f)



M. Sc. Gabriela Alfaro Marroquín

Fecha de aprobación: Guatemala 23 de noviembre del 2020



## **PREFACIO**

El siguiente trabajo no hubiese podido ser llevado a cabo sin la ayuda de personas e instituciones a las cuales tengo que mencionar. En primer lugar, agradezco a mis padres Edgar René Mazariegos y Sandra Elizabeth Godoy Hernández, así como a mi hermano Javier Alejandro Mazariegos Godoy, por estar conmigo en todo momento. Gracias a ellos soy la persona que soy actualmente, por todo su amor, consejos, regaños, y momentos alegres que me han brindado. Agradezco a Ana Cecilia Barrios Barrios, por haber estado conmigo durante estos últimos años dándome su apoyo incondicional, no solo en la universidad, sino en mi vida. Agradezco a mis amigas de biología, nutrición y química farmacéutica por permitirme pasar buenos momentos y recuerdos durante mi carrera universitaria, además de haberme dado la mano en momentos personales.

Agradezco en gran medida a mi profesor y asesor de tesis M. Sc. Daniel Ariano Sánchez, por ayudarme a formular, plantear ideas y corregir mi tema de tesis. Le agradezco también por haber confiado en mí durante los últimos años y haberme brindado muchas oportunidades que han servido para mi formación como profesional, además de ser una persona que admiro por su trabajo y trayectoria. Le agradezco a la licenciada Johana Gil por haberme permitido trabajar con sus datos tomados en campo, a pesar de no conocerla personalmente, admiro el trabajo de concientización y conservación que ha hecho con la iguana de órgano. Agradezco al doctor Jack C. Schuster, por haber sido una inspiración para mí durante toda mi carrera universitaria, sus enseñanzas, consejos y apoyo me han hecho ser mejor profesional y científico. Agradezco mucho el apoyo brindado por parte de mi directora de carrera M. Sc. Gabriela Alfaro Marroquín, ya que estuvo disponible en todo momento para resolver mis dudas y problemas que tuve durante estos años. Por último, agradezco a la Universidad del Valle de Guatemala por haberme brindado una buena formación profesional, además de darme la atención tan especializada que necesitaba durante los trámites académicos.



# ÍNDICE

	Página
Lista de cuadros.....	xiii
Lista de figuras.....	xiii
Resumen.....	xv
Abstract.....	xvii
I. Introducción.....	1
II. Marco teórico.....	3
III. Justificación.....	11
IV. Objetivos.....	13
V. Hipótesis.....	15
VI. Métodos.....	17
VII. Resultados.....	21
VIII. Discusión.....	29
IX. Conclusiones.....	33

X. Recomendaciones.....	35
XI. Literatura citada.....	37
XII. Anexos.....	49

## LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Resumen de la selección de modelos lineales múltiples (LM) para los ámbitos de hogar y áreas núcleo.....	23
Cuadro 2. Tamaño del efecto ( $\beta$ ), error estándar (EE), intervalos de confianza inferior (ICI) y superior (ICS) de las variables predictoras de los modelos de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de <i>C. palearis</i> .....	24
Cuadro 3. Resumen de la selección de modelos lineales mixtos (LMM) para las longitudes de paso.....	25
Cuadro 4. Tamaño del efecto ( $\beta$ ), error estándar (EE), intervalos de confianza inferior (ICI) y superior (ICS) de las variables predictoras de los modelos de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de <i>C. palearis</i> .....	25

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Modelo de los procesos de uso animal en el espacio.....	5
Figura 2. Ejemplar adulto de iguana de órgano ( <i>Ctenosaura palearis</i> ).....	10
Figura 3. Ubicación geográfica del sitio de estudio.....	18

Figura 4. Resumen de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *C. palearis*..... 22

Figura 5. Resumen las longitudes de paso de *C. palearis*..... 26

Figura 6. Resumen de los ángulos de giro en los movimientos de las iguanas de órgano..... 27

Figura 7. Resumen de los rumbos en los movimientos de las iguanas de órgano..... 28

## RESUMEN

Los patrones de ecología espacial y movimiento animal están vinculados a factores extrínsecos, como patrones climáticos y problemáticas ambientales, además del estado individual del organismo. Sin embargo, en Iguanidae la distribución de utilización y movimiento han sido escasamente reportados. La iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*) es una especie en peligro de extinción, endémica de uno de los ecosistemas más degradados de la región y con una marcada estacionalidad pluvial. En este estudio determino cómo la fragmentación, estacionalidad pluvial (época seca/lluviosa) y tamaño corporal (SVL) afectan la distribución de utilización y patrones de movimiento de *C. palearis*. Utilizando datos de relocalizaciones en campo de iguanas de órgano (n=17; ♀= 6 y ♂= 11), calculé sus ámbitos de hogar (HR), áreas núcleo (CA) y componentes de movimiento (longitudes de paso, ángulos de giro y rumbos). Medí la fragmentación del hábitat a partir del porcentaje de bosque seco en los HR, además de la distancia de las iguanas al camino de acceso al área. Para conocer el efecto de los factores intrínsecos y extrínsecos realicé modelos lineales múltiples (LM), mixtos (LMM) y circulares, utilizando los componentes de movimiento y ecología espacial como variables de respuesta. Encontré que las iguanas de órgano tienen  $HR = 6.39 \pm 3.72$  ha y  $CA = 1.17 \pm 0.46$  ha, pero estos valores disminuyeron al comparar entre época seca ( $HR=0.85 \pm 0.41$  ha;  $CA=0.19 \pm 0.08$  ha) y lluviosa ( $HR=0.59 \pm 0.23$  ha;  $CA=0.14 \pm 0.05$ ha). Los individuos suelen tener movimientos principalmente lineales y con giros agudos, con ángulos de  $0^\circ - 180^\circ$ , longitudes de paso promedio de  $64.16 \pm 106.42$  m y rumbos hacia el norte/sur ( $0^\circ$  y  $180^\circ$ ). Los datos parecen indicar que no existe efecto de la estacionalidad, fragmentación de hábitat y tamaño corporal sobre los ámbitos de hogar y áreas núcleo. Sin embargo, las longitudes de paso se encuentran correlacionadas positivamente con la distancia al camino principal, siendo más largas durante época seca que lluviosa. Finalmente, la fragmentación y tamaño corporal afectan los rumbos, pero ninguna se correlaciona con los ángulos de giro.

Palabras clave: especie endémica, longitudes de paso, ángulos de giro, rumbos.



## ABSTRACT

Spatial ecology and animal movement patterns are linked to extrinsic factors, such as weather and environmental problems, as well as individual characteristics. However, the utilization distribution and movements in Iguanidae have been scarcely reported. The Guatemalan Black Iguana (*Ctenosaura palearis*) is an endangered species, endemic to one of the most degraded ecosystems in the region and with a marked rainfall seasonality. In this study, I determine how fragmentation, seasonality (dry / rainy season) and body size (SVL) affect the utilization distribution and movement patterns of *C. palearis*. Using data from field relocations of Guatemalan Black Iguanas ( $n = 17$ ; ♀ = 6 and ♂ = 11), I calculated their home ranges (HR), core areas (CA), and movement components (step lengths, turning angles and bearings). I measured the habitat fragmentation from the percentage of dry seasonal forest in the HR, and the distance from the iguanas' relocations to the main access road to the area. To determine the effect of intrinsic and extrinsic factors, I performed multiple linear (LM), mixed (LMM) and circular models, using the movement components and spatial ecology as response variables. I found that Guatemalan Black Iguanas have  $HR = 6.39 \pm 3.72$  ha and  $CA = 1.17 \pm 0.46$  ha, but these values decreased when comparing between dry ( $HR = 0.85 \pm 0.41$  ha;  $CA = 0.19 \pm 0.08$  ha) and rainy season ( $HR = 0.59 \pm 0.23$  ha;  $CA = 0.14 \pm 0.05$  ha). Individuals tend to have linear movements and sharp turns, with angles =  $0^\circ - 180^\circ$ , average step lengths of  $64.16 \pm 106.42$  m, and north / south bearings ( $0^\circ$  and  $180^\circ$ ). The data seem to indicate that there is no effect of seasonality, habitat fragmentation and body size on the home ranges and core areas. However, the step lengths are positively correlated with the main road distances, being longer during the dry season than the rainy season. Finally, fragmentation and body size affect bearings, but neither are correlated with turning angles.

Key words: endemic species, step lengths, turning angles, bearings, linear models, circular statistics.



# I. INTRODUCCIÓN

La ecología espacial y el movimiento animal se encuentran relacionados principalmente a las interacciones extrínsecas e intrínsecas de las especies con su ecosistema. Estas características pueden variar a lo largo del año debido a patrones climáticos, como la estacionalidad pluvial en los bosques tropicales, ya que los regímenes de lluvia afectan la abundancia y distribución de los recursos. Además, las alteraciones en el uso de hábitat y movimiento, generadas a partir de la fragmentación de los bosques, dependen de la capacidad que las especies tienen para responder a la perturbación humana. Estudiar los efectos de los factores extrínsecos y las características individuales, sobre la ecología espacial y de movimiento en herpetofauna es muy importante, debido a su capacidad de dispersión limitada y a las condiciones específicas que requieren por su termofisiología. Sin embargo, las investigaciones relacionadas a estos temas son limitadas, especialmente en Iguanidae. En el presente estudio pretendo determinar cómo la fragmentación de hábitat, estacionalidad y tamaño corporal afectan los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*) en un bosque estacionalmente seco, ubicado en Cabañas, Zacapa, Guatemala. La iguana de órgano es una especie endémica del bosque estacionalmente seco del Valle del Motagua y considerada clave para el ecosistema. Sin embargo, *C. palearis* está catalogada en peligro de extinción, según la lista roja de la IUCN y habita en uno de los ecosistemas más degradados en la región. Este estudio permitirá conocer el uso espacial que la iguana de órgano tiene sobre su hábitat, para poder determinar los futuros efectos del cambio climático y el impacto directo del ser humano, sobre las especies que habitan en el bosque estacionalmente seco.



## II. MARCO TEÓRICO

### A. Ecología espacial y del movimiento animal

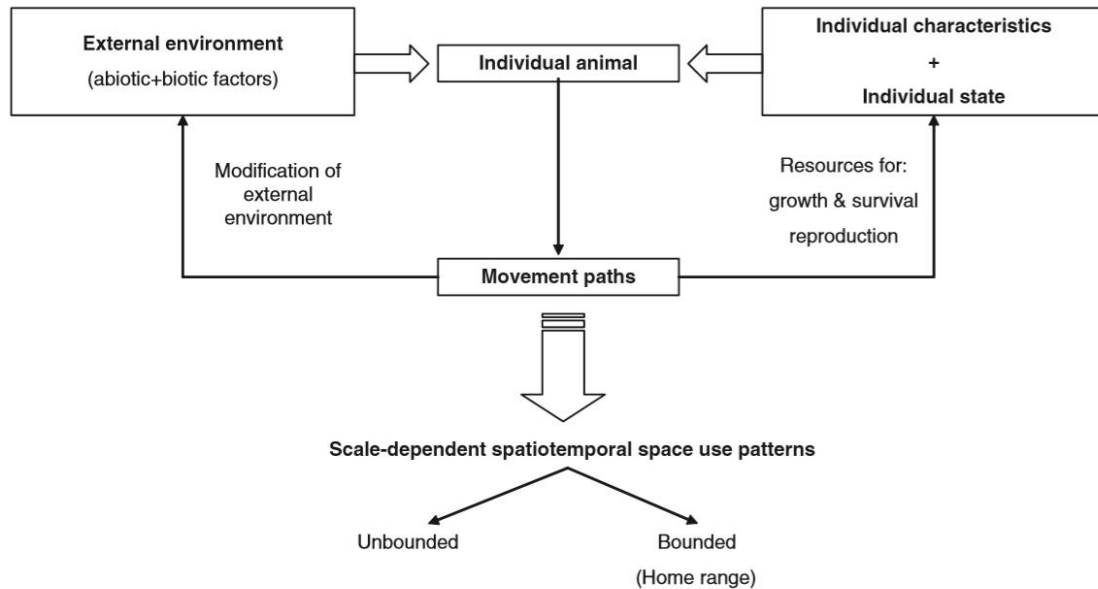
El uso del área y el desplazamiento de un animal son componentes importantes en los procesos ecológicos y evolutivos de una especie. Estas características contribuyen a la dinámica de los ecosistemas de distintas formas: regulación el tamaño poblacional de otras especies, interacciones depredador-presa, estructura de comunidades o dispersión de enfermedades infecciosas (Nathan, 2008; Börger *et al.*, 2008). Además, el movimiento de los organismos se encuentra relacionado con las problemáticas ambientales en la actualidad, como la fragmentación de hábitat, cambio climático, enfermedades y plagas (Nathan, 2008).

La ecología espacial de un organismo puede ser medida a partir de su ámbito de hogar, el cual es definido por Burt (1943) como “el área que atraviesan los individuos en sus actividades normales de recolección de alimentos, apareamiento y cuidado de las crías”. A partir de esta definición, el ámbito de hogar se convirtió en uno de los enfoques principales para estudiar la ecología animal (Vander y Rodgers, 2012). Analizar el ámbito de hogar de un animal tiene como objetivo determinar su distribución de utilización (UD), el cual presenta información cuantitativa acerca del uso del área, que puede llegar a ser relacionada con variables ecológicas (Fletcher y Fortin, 2018). Además, el ámbito de hogar parece no ser homogéneamente utilizado por un individuo, es por esto que se utiliza el concepto de área núcleo al espacio dentro del ámbito de hogar, donde el organismo presenta una mayor densidad de utilización (Wilson *et al.*, 2010; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020).

El movimiento animal es definido como el cambio del individuo en su ubicación espacial a través del tiempo, el cual es una característica fundamental promovida por

procesos en escalas variables del espacio y el tiempo (Nathan *et al.*, 2008). La ecología del movimiento, por lo tanto, investiga el porqué, cómo, cuándo y dónde se mueven los organismos (Nathan *et al.*, 2008), además de entender cómo el desplazamiento se relaciona con factores extrínsecos. Por lo tanto, el movimiento es uno de los componentes más importantes para analizar los patrones ecológicos de las especies, ya que la composición y distribución de recursos en el entorno, puede generar efectos la locomoción de un animal (Damschen *et al.*, 2008; Higham *et al.*, 2001). El desarrollo de estos análisis ha llevado a implementar una gran variedad de herramientas matemáticas, como modelos o ecuaciones diferenciales estocásticas (Kareiva y Shigesada, 1983; Brillinger *et al.*, 2002; Calenge *et al.* 2009). Estudios del movimiento animal han utilizado la longitud de pasos (distancia entre dos puntos georreferenciados) y los ángulos de giro (cambios direccionales entre dos puntos) como componentes de trayectoria (Higham *et al.*, 2001; Thurfjell *et al.*, 2014; Bjureke, 2020).

Los patrones a gran escala de la ecología espacial se encuentran relacionados con un gran número de pasos de movimiento únicos, los cuales son el resultado de interacciones entre factores extrínsecos (características bióticas y abióticas) y el estado individual del organismo (Figura 1) (Moorcroft y Lewis 2006; Börger *et al.*, 2008). El comprender los procesos relacionados con la base del movimiento individual, nos puede ayudar a vincularlos con el movimiento poblacional y su interacción con la dinámica de recursos espaciotemporales (Mueller y Fagan, 2008).



**Figura 1.** Modelo de los procesos de uso animal en el espacio.

(Börger *et al.*, 2008).

Las poblaciones y comunidades animales pueden llegar a ser afectadas a causa del desarrollo y acciones humanas (Caughley, 1994; Fahrig, 2003; Sinclair y Byrom, 2006; Latham *et al.*, 2011). El grado en que los animales se vean afectados por las actividades antropogénicas dependen de su capacidad de responder a la perturbación y desplazarse por hábitats fragmentados (Webb y Shine 1997; Lomas *et al.*, 2019). El movimiento y uso del espacio por poblaciones silvestres pueden llegar a ser alterados por la urbanización (Lendrum *et al.*, 2012), construcción de estructuras industriales (Latham *et al.*, 2011), establecimiento de carreteras (Colchero *et al.*, 2011) o uso de suelo para cultivos (Ullmann *et al.*, 2018).

La rotación de cultivos, siembra, control de malezas y cosechas, generan un cambio a nivel estructural en los paisajes agrícolas (Ullmann *et al.*, 2018). La dinámica temporal de recursos en la agricultura, muchas veces descuida aspectos importantes en la ecología animal y del paisaje (Vasseur *et al.* 2013; Mueller *et al.*, 2011; Ullmann *et al.*, 2018), esto hace que las áreas de cultivo sean un buen modelo para estudiar sus efectos sobre el ámbito de hogar y patrones de movimiento animal (Ullmann *et al.*, 2018). Mayer *et al.* (2019)

reportan que el ámbito de hogar diario y mensual de las liebres europeas (*Lepus europaeus*) aumentaban mientras el tamaño de los campos de cultivo y de la vegetación era mayor. Asimismo, Ullmann *et al.* (2018) presentaron resultados similares con la misma especie, ya que los ámbitos de hogar de *L. europaeus* aumentaron en paisajes simples (cultivos) y se mantuvieron estables en paisajes más complejos. Lendrum *et al.* (2012) demostraron que los venados bura (*Odocoileus hemionus*) generan un aumento en las longitudes de paso durante sus rutas de migración al desplazarse por áreas antropogénicas más desarrolladas. Este aumento de los movimientos y ámbitos de hogar, pueden ser el resultado de la falta de recursos que existen en ambientes estructuralmente simples, por lo tanto, los animales aumentan las longitudes de movimiento para encontrar lugares con mejor alimento, refugio, o pareja (Ullmann *et al.*, 2018). Por lo tanto, el fitness de los organismos puede verse afectado al asignar un mayor gasto energético para aumentar sus movimientos y ámbitos de hogar para la búsqueda de recursos (Daan *et al.*, 1996).

El establecimiento de caminos o carreteras tiene también especial influencia sobre los patrones de movimiento y uso de hábitat animal (Cole *et al.*, 1997; Asensio *et al.*, 2017). Los caminos transitados por el hombre a menudo son evitados por las especies, alterando las rutas comunes de desplazamiento y de migración (Beringer *et al.*, 1990; Prokopenko *et al.*, 2017). Además, la evitación de los caminos hace que la abundancia de muchas especies disminuya al acercarse a los bordes, tal y como se observa en anfibios (deMaynadier y Hunter, 2000). Sin embargo, las especies que se acercan de forma más frecuente a las carreteras, presentan un aumento en su mortalidad debido al riesgo que existe de ser lastimados por automóviles (Laurian *et al.*, 2010).

Otro factor extrínseco que regula el movimiento y uso de hábitat animal, es la marcada variación estacional de las condiciones ambientales, tanto en regiones templadas (Morellet *et al.*, 2013) como en zonas con bosques tropicales (Valenzuela y Ceballos, 2000). La estacionalidad en los patrones de lluvia genera un cambio temporal en la estructura fenológica forestal y composición florística, especialmente en los bosques secos (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ariano, 2017a). Esta variación temporal en la disponibilidad del

del forraje y la precipitación en el área, a menudo se encuentra relacionada con el movimiento animal (Leggett, 2006a). Por lo general, la longitud de movimiento y los ámbitos de hogar estacionales de un animal, son significativamente más grandes durante la época seca que en la época lluviosa. Esta tendencia en el cambio de ámbitos de hogar y movimientos según la época, se ha estudiado en *Eulemur flavifrons* (Volampeno *et al.*, 2011), *Ateles geoffroyi* (Asensio *et al.*, 2012), *Nasua narica* (Valenzuela y Ceballos, 2000), *Tayassu tajacu* (McCoy-Colton *et al.*, 1990) y *Macropus agilis* (Stirrat, 2003). Sin embargo, existen algunas excepciones, donde la época seca genera una disminución en los ámbitos de hogar, tal y como se ha reportado en elefantes (Leggett, 2006b) o simplemente no hay un cambio significativo por la estacionalidad (Wood *et al.*, 2010). La flexibilidad que tienen los organismos a cambiar sus ámbitos de hogar y movimientos según la estación, parece ser el resultado de la disponibilidad de recursos, ya que durante la época seca la productividad de los ecosistemas disminuye (Frankie *et al.*, 2004). Esta reducción en la productividad puede generar cambios en la distribución de alimentos, como frutos (Wallace, 2006) o artrópodos (Lister y García, 1992). Además, el recurso hídrico también se restringe durante época seca, limitándose únicamente a cuerpos de agua muy dispersos y de poco volumen (Valenzuela, 1999).

Además de los factores extrínsecos, las características individuales de los organismos, como el sexo, edad y tamaño del cuerpo pueden llegar a ser determinantes en el uso del hábitat (Ofstad *et al.*, 2019). El tamaño del cuerpo parece estar correlacionado positivamente con el ámbito de hogar, ya que un individuo necesita obtener suficiente alimento para cumplir sus requerimientos metabólicos dependiendo de su masa corporal. Este requerimiento energético es compensado con un uso más extenso del área (McNab, 1963). La relación entre ámbito de hogar y masa corporal ha sido estudiada en distintos grupos de vertebrados, como en peces (Minns, 1995), reptiles no aviares (Christian y Waldschmidt, 1984), aves y mamíferos (Ottaviani *et al.*, 2006).

## **B. Factores extrínsecos e intrínsecos determinantes de la ecología espacial y de movimiento en herpetofauna**

Estudiar los efectos de la perturbación humana sobre la ecología espacial y de movimiento en herpetofauna no aviar es importante, pues su capacidad de dispersión es limitada y su termofisiología suele requerir condiciones muy específicas de su hábitat (Sadoti *et al.*, 2017). La estructura y fragmentación del paisaje puede llegar a afectar el desplazamiento y la migración, comprometiendo así el fitness y el crecimiento poblacional de las especies (Joly, 2019). Algunas especies parecen reducir su ámbito de hogar en respuesta al cambio de uso de suelo (Lomas *et al.*, 2019) y suelen tener una mayor selección por áreas no perturbadas (Hyslop *et al.*, 2014; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). Además, la perturbación de hábitat suele generar tasas de movimiento más altas y patrones de desplazamiento más complejos entre los individuos (Sadoti *et al.*, 2017).

La poiquilothermia (sangre fría) animal puede llegar a ser un factor determinante en los patrones de actividad, según la cantidad de recursos disponibles durante distintos periodos estacionales (Dodd, 2002; Lue y Chen, 1999). Es por esto que la variación estacional puede llegar a generar una mayor actividad en la herpetofauna durante la época seca, con un aumento en los patrones de movimiento y ámbitos de hogar (Gil, 2016), así como se reporta en otros taxa. Sin embargo, otras especies parecen reducir su ámbito de hogar y movimientos durante época seca y se mantienen más activos durante época lluviosa (Shine y Lambeck, 1985; Shine, 1987; Butterfield 2016; Ariano-Sánchez y Salazar 2015; Ariano-Sánchez, 2020).

Al analizar el efecto del tamaño corporal, parece haber un claro efecto sobre los movimientos y ámbitos de hogar a nivel intra (Schwartz *et al.*, 2007) e interespecífico (Christian y Waldschmidt, 1984). Los análisis de correlación parecen indicar que los organismos y especies más grandes, presentan patrones de movimiento y uso de hábitat más extensos (Macartney *et al.*, 1988; Perry y Garland, 2002). Sin embargo, existen ciertas

excepciones, donde el tamaño corporal presenta un efecto relativamente leve o neutro (Fortin y Bloudin-Demers 2012; Scoular *et al.*, 2011).

En Iguanidae, la ecología espacial y del movimiento ha sido escasamente reportada. La mayor cantidad de estudios se centran en determinar el efecto del sexo sobre el ámbito de hogar (Pérez-Buitrago *et al.*, 2010; Gil, 2016; Rand *et al.*, 1989), mientras que otros se han limitado a conocer las influencias de la perturbación del hábitat y estacionalidad (Pérez-Buitrago *et al.*, 2010; Gil, 2016; Mora, 2019). Únicamente Morales-Mávil *et al.* (2007) y Sanches y Grings (2018) han determinado cómo los factores intrínsecos (sexo y tamaño del individuo), afectan el desplazamiento de la iguana verde (*Iguana iguana*). Además, Gil (2016) reportó los patrones de movimiento de *Ctenosaura palearis* según la estacionalidad en el bosque estacionalmente seco.

### ***C. Ctenosaura palearis***

*Ctenosaura palearis* (Figura 2), también conocida como iguana de órgano, es una especie perteneciente a la familia Iguanidae descrita por Stejneger (1898), endémica de la región semiárida del Valle del Motagua (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008). Anteriormente se pensaba que las poblaciones restringidas al Valle de Aguán, Honduras eran parte de *C. palearis*, pero pronto fueron descritas como una especie distinta (*Ctenosaura melanosterna*), debido a su morfología y al aislamiento geográfico (Buckley y Axtell, 1997). Los individuos son pequeños (15-20cm de SVL) y se caracterizan por presentar una gran bolsa gular, coloración negra-grisácea y una cola con escamas alargadas y espinosas intercaladas, formando una sola fila (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008; Köhler, 2003). En etapa adulta, *C. palearis* exhibe un claro dimorfismo sexual, ya que los machos son más grandes y tienen un tamaño mayor del cráneo y quijada (Buckley y Axtell, 1990). La principal fuente de alimento de esta especie son los frutos de *Stenocereus pruinosus*, pero su dieta

también involucra insectos (grillos, hormigas y larvas de moscas) y otras partes vegetales (hojas, flores y frutos) (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008; Vásquez-Contreras, 2015). El cambio en la composición de la dieta parece indicar que las iguanas se adaptan a los recursos presentes según la temporada (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008). La iguana de órgano es considerada como una especie clave para la región semiárida del Valle del Motagua, ya que es importante para la dispersión y germinación de semillas del tuno de órgano, un cactus columnar con valor alimenticio y económico en la región (Vásquez-Contreras y Ariano-Sánchez, 2016; Casas *et al.*, 1999, Parra *et al.*, 2010). Además, los huevos de la iguana de órgano son una fuente alimenticia importante para especies como el *Heloderma charlesbogerti*. *C. palearis* presenta también un gran valor alimenticio y cultural, pues su carne, grasa, piel y huevos son consumidos usualmente por los pobladores locales (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008). Sin embargo, esta especie se encuentra en peligro (EN) según la lista roja de la IUCN, con 2,530 individuos maduros y poblaciones decrecientes (Ariano-Sánchez *et al.*, 2019).



**Figura 2.** Ejemplar adulto de iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*).

Fuente: Fotografía tomada por Alejandro Vásquez Contreras

### III. JUSTIFICACIÓN

Mi estudio es necesario para determinar cómo los cambios en el patrón de lluvia y los efectos del ser humano, alteran el uso del hábitat y movimiento de una especie en peligro de extinción (EN), según la lista roja de la IUCN (Ariano-Sánchez *et al.*, 2019). La iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*) es endémica del bosque seco del Valle del Motagua, el cual se caracteriza por tener una estacionalidad pluvial muy marcada y por ser uno de los ecosistemas más degradados en el país, con un 75% de cobertura forestal perdida (Cotí y Ariano-Sánchez, 2008; Ariano, 2017a;). Por lo tanto, estos estudios nos ayudan a tener un registro actual del uso espacial que *Ctenosaura palearis* presenta sobre este ecosistema, y cómo estos patrones serán alterados por el cambio climático. Además, los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano, nos permitirá conocer más de cerca el impacto de la conversión de bosque a sistemas agrícolas y caminos sobre las especies claves y endémicas que habitan este lugar. Este es el primer estudio integrador realizado con iguanas en Centro América y con *C. palearis*, donde se implementan conceptos de ecología espacial y movimiento, relacionándolos con efectos extrínsecos (patrones climáticos y alteración antropogénica) e intrínsecos (tamaño corporal) a nivel intraespecífico. La información proveída en este tipo de estudios con herpetofauna, nos puede ayudar a proponer estrategias de gestión sobre las áreas prioritarias para la conservación de especies amenazadas (Knapp y Owens, 2005).



## IV. OBJETIVOS

### A. General

Determinar el efecto de la fragmentación, estacionalidad y tamaño corporal sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) en el bosque estacionalmente seco en Cabañas, Zacapa, Guatemala.

### B. Específicos

Comparar los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) entre la época seca y lluviosa en el bosque estacionalmente seco de Zacapa, Guatemala.

Determinar el efecto de la fragmentación de hábitat sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) en el bosque estacionalmente seco de Zacapa, Guatemala.

Determinar el efecto del tamaño corporal sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) en el bosque estacionalmente seco de Zacapa, Guatemala.



## V. HIPÓTESIS

Existirá diferencia significativa entre la época seca y lluviosa sobre los ámbitos de hogar y movimientos de *Ctenosaura palearis*.

La fragmentación de hábitat tendrá un efecto significativo sobre el tamaño de los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de *Ctenosaura palearis*.

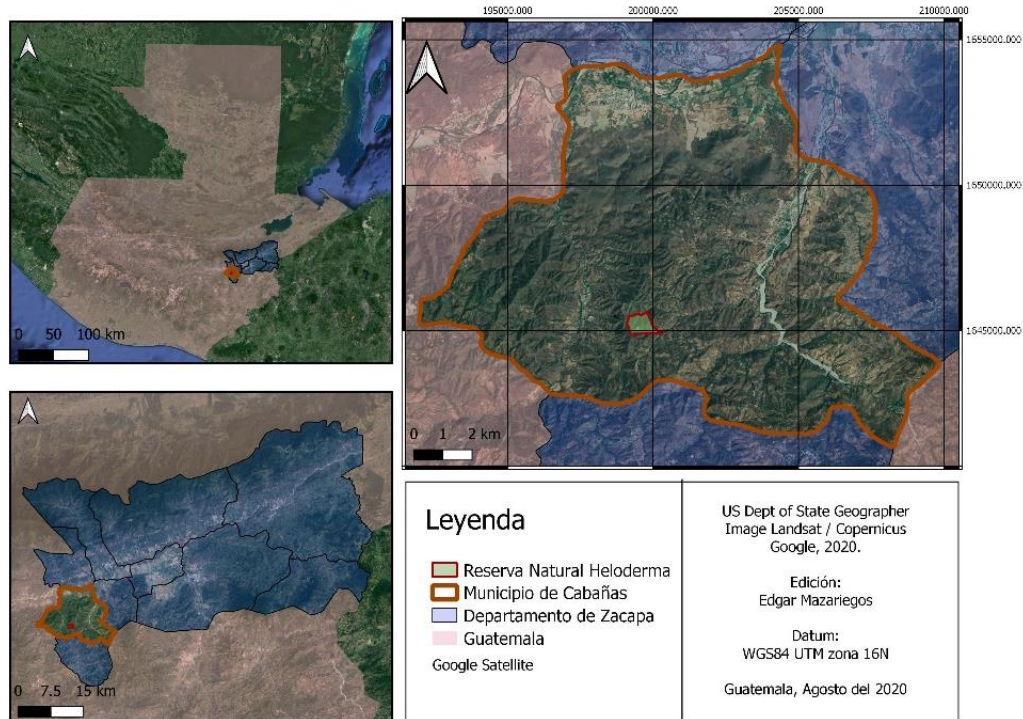
El tamaño corporal de *Ctenosaura palearis* tendrá un efecto significativo sobre sus ámbitos de hogar y movimientos.



## VI. MÉTODOS

### A. Sitio de estudio

El trabajo de campo previo, para obtener los datos espaciales de *C. palearis*, fue realizado dentro de la Reserva Natural para la Conservación del Heloderma y el Bosque Seco del Valle del Motagua (RNH) y en los sitios circundantes (Gil, 2016), los cuales presentan una matriz altamente fragmentada debido al establecimiento de cultivos y ganadería (Ariano-Sánchez y Salazar, 2007). La RNH se encuentra ubicada en el municipio de Cabañas, Zacapa, dentro de la región semiárida del Valle del Motagua (Figura 3). Esta reserva es administrada por la ONG Zootropic y tiene una extensión de 128 hectáreas, de las cuales 58 ha pertenecen a uno de los bosques secos mejor conservados en la región, con elevaciones desde los 500 hasta los 700 msnm y una topografía quebrada, con pendientes del 35-50%. El área está compuesta por una combinación de bosque seco y matorral espinoso, con una marcada época seca (Noviembre a Mayo) y lluviosa (Junio a Octubre). Según los registros meteorológicos, las temperaturas pueden encontrarse entre 17.9°C a 34.1°C, con una humedad relativa de 60 a 80%. Dentro de la reserva se han descrito más de 150 especies vegetales (algunas alcanzando los 25m de altura), de las cuales el yaje (*Leucaena collinsii*), roble (*Bucida macrostachya*), quebracho (*Lysiloma divaricatum*) y cedro (*Cedrela odorata*) son las especies de árboles más importantes. De las 42 especies de reptiles documentadas en el área, *C. palearis* es una de las que más destacan (INSIVUMEH, 2006; Ariano-Sánchez y Salazar, 2007; Ariano, 2017b).



**Figura 3.** Ubicación geográfica del sitio de estudio.

## B. Obtención de datos

El análisis de la ecología espacial y de movimiento de la iguana de órgano, lo realicé a partir de los datos proporcionados por un estudio previo de los ámbitos de hogar y patrones de movimiento mensuales de esta especie (Gil, 2016). Los datos corresponden a las relocalizaciones espaciales de 17 individuos (6 hembras y 11 machos) del Valle del Motagua, durante seis meses de muestreo, abarcando tanto la época seca como lluviosa (julio a diciembre del 2015). Cada iguana estudiada presenta entre 8 a 20 relocalizaciones en campo y cada relocalización está tomada con un intervalo aproximado de tres días. Las relocalizaciones se encuentran todas georreferenciadas en coordenadas geográficas con datum WGS84, junto con los datos de altitud (msnm). Además, cada sujeto de estudio presenta sus medidas morfométricas respectivas: largo de narinas a cloaca (SVL), largo total (TL) y peso.

## C. Análisis estadístico

El cálculo del ámbito de hogar (95%) y áreas núcleo (50%) lo determiné mediante la estimación de Kernel fijo (utilizando el paquete de R *adehabitatHR*), con un factor de suavizado medido a partir de validación cruzada de verosimilitud (Horne y Garton, 2006). El efecto de la fragmentación de hábitat lo medí a partir del porcentaje de bosque seco de los ámbitos de hogar y áreas núcleo, separándolo de las áreas deforestadas y utilizadas para cultivo. El otro efecto que utilicé como fragmentación fue la distancia más cercana hacia al camino de acceso a la región por cada relocalización. Ambos análisis de fragmentación los realicé utilizando QGIS versión 3.12.3. Los patrones de movimiento los medí mediante tres componentes: longitudes de paso (distancia entre dos puntos georreferenciados), ángulos de giro (cambios direccionales entre dos puntos) y rumbos (acimut o la dirección hacia donde el animal se dirige), utilizando paquete de R *adehabitatLT*. Para la evaluación de los efectos sobre los ámbitos de hogar y áreas núcleo, realicé modelos lineales múltiples (LM) y para las longitudes de paso, un modelo lineal mixto (LMM). Dentro del LMM, la época (seca/lluviosa), porcentaje de bosque seco dentro del ámbito de hogar, distancia al camino y tamaño corporal los consideré como efectos fijos, mientras que el ID como efecto aleatorio, utilizando el paquete estadístico de R *LME4*. El análisis de efectos sobre los ángulos de giro y rumbos lo realicé con un modelo lineal generalizado (GLM) circular, con el paquete de R *Circular*. Los efectos analizados dentro del GLM circular fueron: porcentaje de bosque seco dentro del ámbito de hogar, distancia a los caminos hacia los caminos y tamaño corporal. La multicolinealidad de los efectos fijos en ambos modelos, los determiné a partir de una correlación de Pearson y valores de inflación de la varianza mayores a 3 (Harrison *et al.*, 2018). Los mejores modelos predictivos para los ámbitos de hogar, áreas núcleo y longitudes de paso (LM y LMM), los seleccioné utilizando el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) (Burnham y Anderson, 2002). Todo el análisis estadístico lo realicé utilizando R Studio versión 4.0.2.

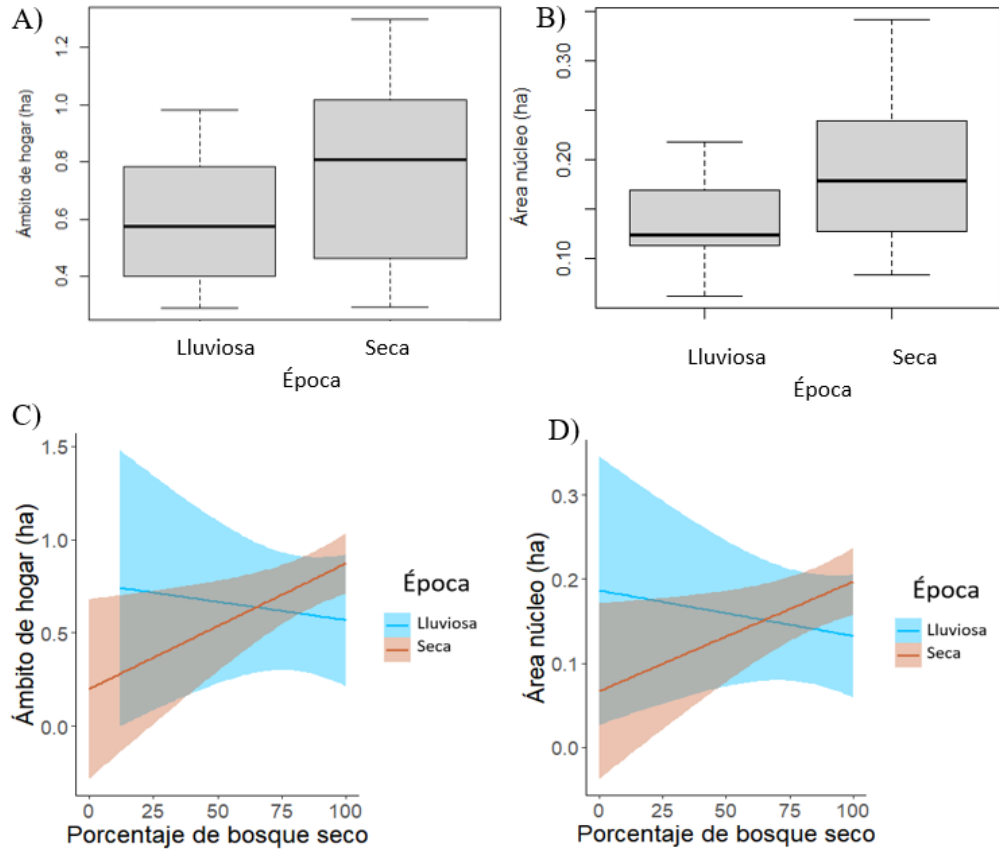


## VII. RESULTADOS

Utilicé las relocalizaciones de 17 individuos en total (hembras=6; machos= 11) para analizar los componentes de movimiento y ámbitos de hogar (Anexo 1 y 2). Sin embargo, excluí los datos de un individuo (ID=H3) al analizar los ámbitos de hogar, ya que sesgaba los supuestos de los modelos lineales. El SVL promedio de los individuos fue de  $20.47 \pm 1.96$  cm. El porcentaje promedio de bosque seco dentro de los ámbitos de hogar fue de  $85.8 \pm 28.7\%$  y para áreas núcleo de  $83.9 \pm 32.8\%$ . La distancia media de las relocalizaciones al camino principal fue de  $299.35 \pm 205.43$  m.

### A. Ámbitos de hogar y áreas núcleo

Los ámbitos de hogar (HR) (Anexo 3 y 4) y áreas núcleo (CA) (Anexo 5 y 6) totales fueron de  $6.39 \pm 3.72$  ha y  $1.17 \pm 0.46$  ha respectivamente. Estos valores disminuyeron al comparar entre época seca (HR= $0.85 \pm 0.41$  ha; CA= $0.19 \pm 0.08$  ha) y lluviosa (HR= $0.59 \pm 0.23$  ha; CA= $0.14 \pm 0.05$ ha). La época y el porcentaje de bosque seco, fueron parte de los modelos más parsimoniosos ( $\Delta AICc < 2$ ) para los ámbitos de hogar y áreas núcleo (Cuadro 1), pero ninguna de estas variables fue informativa (Cuadro 2). Por lo tanto, la época y el porcentaje del bosque no tienen ningún efecto sobre los componentes de la ecología espacial de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco del Valle del Motagua (Figura 4).



**Figura 4.** Resumen de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *C. palearis*. A-B) Diagramas de caja de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *C. palearis* según estacionalidad. C-D) Efecto la época y porcentaje de bosque seco sobre los ámbitos de hogar y áreas núcleo. Las líneas representan la correlación de ajuste, con los intervalos de confianza superiores e inferiores al 95%.

**Cuadro 1.** Resumen de la selección de modelos lineales múltiples (LM) para los ámbitos de hogar y áreas núcleo. Para cada modelo muestro el valor de verosimilitud logarítmica (VL), criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), el cambio en AICC ( $\Delta$ AICc) y pesos de AICc (pp AICc). Los modelos elegidos se encuentran representados en **negrita**.

Modelos candidatos	VL	AICc	$\Delta$ AICc	pp AICc
Ámbito de hogar (95%)				
Área ~ PBH	-2.29	12.1	0.00	0.382
Área ~ época	-2.96	13.4	1.34	0.196
<b>Área ~ época + PBH</b>	<b>-1.49</b>	<b>13.6</b>	<b>1.56</b>	<b>0.175</b>
Área ~ SVL	-3.58	14.7	2.58	0.105
Área ~ sexo	-3.74	15.0	2.91	0.089
Área ~ época + SVL + PBH	-1.01	16.3	4.22	0.046
Área ~ época + sexo + SVL + PBH	-0.98	20.4	8.35	0.006
Área ~ SVL + ID	8.42	323.2	311.08	0.00
Área ~ época + ID	13.2	693.6	681.52	0.00
Área ~ PB + ID	9.14	701.7	689.64	0.00
Área ~ época + SVL + PBH + ID	40.72	Inf	Inf	0.00
Áreas núcleo (%50)				
Área ~ época	26.91	-46.5	0.00	0.297
Área ~ PB	26.74	-46.1	0.34	0.250
<b>Área ~ época + PBA</b>	<b>27.95</b>	<b>-45.6</b>	<b>0.93</b>	<b>0.187</b>
Área ~ SVL	25.95	-44.6	1.92	0.114
Área ~ sexo	25.77	-44.2	2.28	0.095
Área ~ época + SVL + PBA	28.32	-42.9	3.60	0.049
Área ~ época + sexo + SVL + PBA	28.33	-39.1	7.42	0.007
Área ~ SVL + ID	34.45	195.1	241.58	0.00
Área ~ época + ID	40.31	337.4	383.86	0.00
Área ~ PBA + ID	36.89	344.2	390.70	0.00
Área ~ época + SVL + PBA + ID	53.13	773.7	820.22	0.00

SVL= largo de narinas a cloaca; PBH= porcentaje de bosque dentro del ámbito de hogar;

PBA= porcentaje de bosque dentro del área núcleo; ID=individuo.

**Cuadro 2.** Tamaño del efecto ( $\beta$ ), error estándar (EE), intervalos de confianza inferior (ICI) y superior (ICS) de las variables predictoras de los modelos de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *C. palearis*. Las variables observadas corresponden al modelo más parsimonioso elegido ( $\Delta AICc < 2$ ).

VARIABLES	Tamaño del efecto ( $\beta$ )	EE	ICI (intervalo de confianza inferior)	ICS (intervalo de confianza superior)
<b>Ámbitos de hogar</b>				
Intercepto	0.309	0.213	-0.140	0.757
Época seca	0.165	0.138	-0.127	0.456
Porcentaje de bosque	0.004	0.002	-0.001	0.008
<b>Áreas núcleo</b>				
Intercepto	0.081	0.050	-0.023	0.185
Época seca	0.050	0.033	-0.020	0.1199
Porcentaje de bosque	0.0007	0.0005	-0.0003	0.002

## B. Longitud de paso

La longitud de paso promedio de las iguanas fue de  $64.16 \pm 106.42$  m. Al analizar este componente de movimiento, apliqué una transformación logarítmica de base 10 a los datos, para poder cumplir los supuestos del modelo lineal mixto. Encontré que la distancia a caminos y la estacionalidad tienen efecto sobre las longitudes de paso de las iguanas de órgano al elegir el modelo más parsimonioso (Cuadro 3 y 4) ( $\Delta AICc < 2$ ). La distancia al camino tiene una correlación positiva con las longitudes de paso (Figura 5A), con un tamaño de efecto  $\beta = 0.0008$  al aplicar la transformación logarítmica base 10. Además, al comparar por estacionalidad, las iguanas de órgano presentan longitudes de paso mayores en época seca ( $86.86 \pm 129.37$ m) en comparación a la época lluviosa ( $33.89 \pm 50.57$  m) (Figura 5B), con un tamaño del efecto  $\beta = 0.226$  al aplicar la transformación logarítmica base 10.

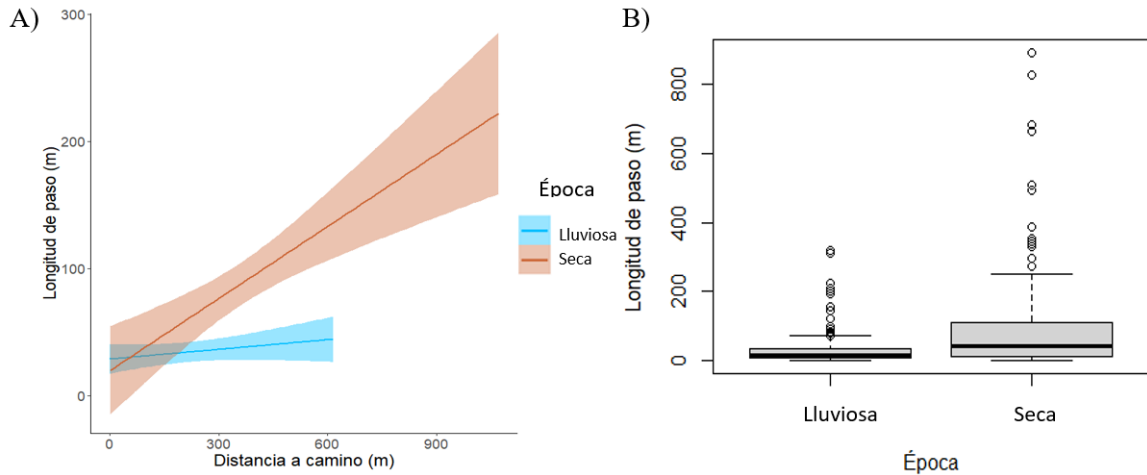
**Cuadro 3.** Resumen de la selección de modelos lineales mixtos (LMM) para las longitudes de paso. Para cada modelo muestro el valor de verosimilitud logarítmica (VL), criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), el cambio en AICC ( $\Delta AICc$ ) y pesos de AICc (pp AICc). El modelo elegido se encuentra representado en **negrita**.

Modelos candidatos	VL	AICc	$\Delta AICc$	pp AICc
<b>Log10(Longitud de paso) ~ época + DC + (1 ID)</b>	<b>-282.93</b>	<b>576.0</b>	<b>0.00</b>	<b>0.735</b>
Log10(Longitud de paso) ~ época + DC + SVL + (1 ID)	-282.92	578.1	2.06	0.263
Log10(Longitud de paso) ~ DC + (1 ID)	-289.80	587.7	11.70	0.002
Log10(Longitud de paso) ~ época + PBS + (1 ID)	-291.17	592.5	16.49	0.00
Log10(Longitud de paso) ~ época + SVL + PBS + (1 ID)	-291.15	594.5	18.51	0.00
Log10(Longitud de paso) ~ época + (1 ID)	-293.29	594.7	18.68	0.00
Log10(Longitud de paso) ~ PBS + (1 ID)	-302.19	612.5	36.47	0.00
Log10(Longitud de paso) ~ SVL + (1 ID)	-307.09	622.3	46.28	0.00

SVL= largo de narinas a cloaca; PBS= porcentaje de bosque dentro del ámbito de hogar; ID=individuo; DC=distancia al camino de acceso.

**Cuadro 4.** Tamaño del efecto ( $\beta$ ), error estándar (EE), intervalos de confianza inferior (ICI) y superior (ICS) de las variables predictoras de los modelos de los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *C. palearis*. Las variables observadas corresponden al modelo más parsimonioso elegido ( $\Delta AICc < 2$ ).

Variabes	$\beta$	EE	ICI	ICS
<b>Longitud de paso</b>				
Intercepto	1.084	0.073	0.932	1.229
Época seca	0.226	0.061	0.108	0.345
Distancia a camino	0.0008	0.0001	0.0004	0.001

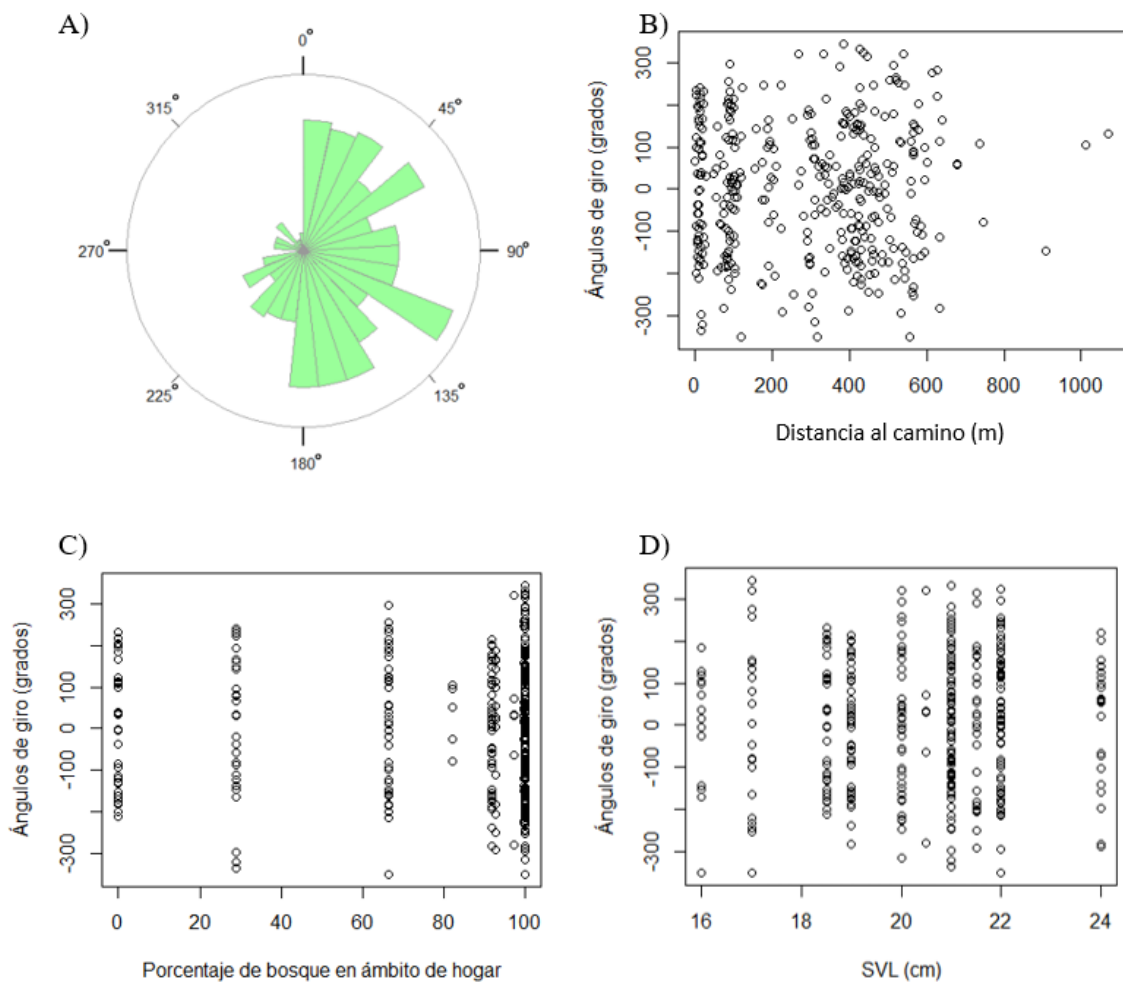


**Figura 5.** Resumen las longitudes de paso de *C. palearis*. A) Efecto de la época y la distancia al camino principal por relocalización sobre las longitudes de paso. Las líneas representan la correlación de ajuste, con los intervalos de confianza superiores e inferiores al 95%. B) Diagrama de cajas de las longitudes de paso entre época.

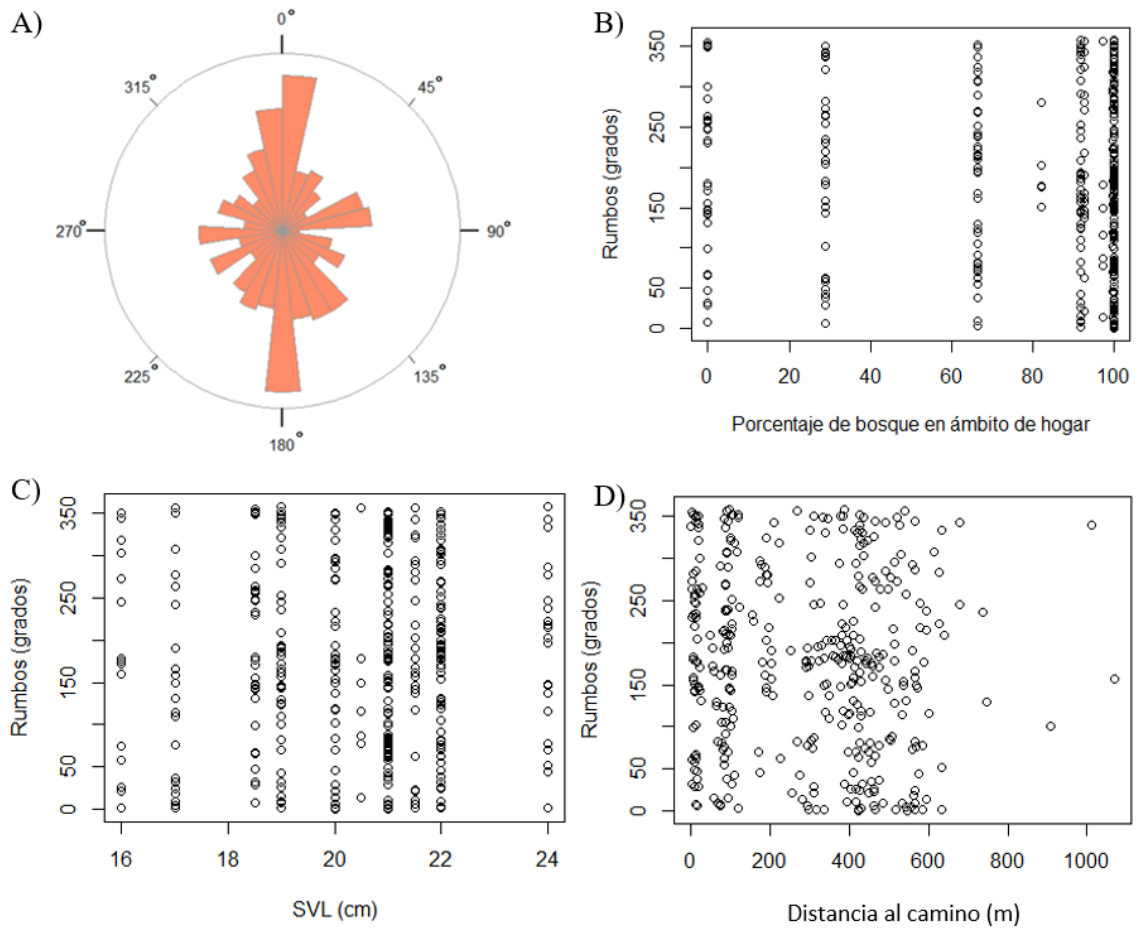
### C. Ángulos de giro y rumbos

Para poder implementar los ángulos de giro en el análisis de regresión normal circular, realicé una prueba de simetría circular reflectiva, indicando que los datos se encuentran simétricamente distribuidos ( $p=0.71$ ) con un valor central de  $0^\circ$ . Los ángulos de giro parecen tener una mayor frecuencia entre  $0^\circ - 180^\circ$ , indicando movimientos lineales, opuestos y con giros agudos (Figura 6A). Una prueba de dirección media especificada ( $p=0.77$ ) me indicó también que las iguanas de órgano suelen desplazarse generalmente en línea recta, con ángulos de 0 radianes. Para determinar una distribución homogénea en los ángulos de giro, realicé pruebas de Kuiper, de Watson y espaciado de Rao, pero no encontré desviación significativa en ninguna de las pruebas ( $p>0.05$ ). Al aplicar las regresiones lineales circulares, encontré que el SVL ( $p=0.226$ ), distancia al camino principal ( $p=0.192$ ) y el porcentaje de bosque dentro del ámbito de hogar ( $p=0.132$ ) no tienen efecto significativo sobre los ángulos de giro (Figura 6B-D).

Los rumbos parecen estar distribuidos con un patrón bimodal entre 0° y 180° indicando que las iguanas de órgano realizan movimientos principalmente hacia el norte y sur (Figura 7A). Además, el acimut promedio calculado a partir de estadística circular fue de 158° (SE). A partir del análisis de regresión circular normal encontré que el SVL ( $p=0.05$ ) tiene un efecto negativo significativo sobre los rumbos (Figura 7C). El porcentaje de bosque seco dentro de los ámbitos de hogar ( $p=0.03$ ) y la distancia al camino principal ( $p=0.02$ ), en cambio, tienen un efecto positivo significativo (Figura 7 B y D).



**Figura 6.** Resumen de los ángulos de giro en los movimientos de las iguanas de órgano. A) Histograma circular de frecuencias de los ángulos de giro. B-D) Gráfico de dispersión mostrando relación entre los ángulos de giro vs. distancia al camino principal, porcentaje de bosque dentro de los ámbitos de hogar y SVL.



**Figura 7.** Resumen de los rumbos en los movimientos de las iguanas de órgano. A) Histograma circular de frecuencias de los rumbos. B-D) Gráficos de dispersión mostrando relación entre los rumbos vs. distancia al camino, porcentaje de bosque dentro de los ámbitos de hogar y SVL.

## VIII. DISCUSIÓN

Este es el primer estudio combinado que analiza los patrones de movimiento y ecología espacial en Iguanidae. A pesar de utilizar los datos proporcionados por el estudio de Gil (2016), aquí implementé un enfoque novedoso, analizando las áreas núcleo, ángulos de giro y rumbos como componentes de movimiento y ecología espacial, a partir de cada relocalización reportada para las iguanas de órgano. Encontré que, para los ámbitos de hogar, áreas núcleo y ángulos de giro, ninguna de las variables extrínsecas (época, distancia al camino principal y porcentaje de bosque seco) e intrínsecas (SVL) tienen un efecto significativo. Sin embargo, las longitudes de paso se encuentran correlacionadas positivamente con la distancia al camino principal y son más grandes durante época seca. Además, encontré que el SVL, porcentaje de bosque seco y la distancia al camino principal, afectan los rumbos durante el movimiento de *Ctenosaura palearis*.

### A. Ámbitos de hogar

Los ámbitos de hogar que obtuve por época (seca= $0.85 \pm 0.41$  ha; lluviosa= $0.59 \pm 0.23$  ha) parecen ser más pequeños en comparación al estudio previo de Gil (2016), ya que, por medio del método de polígono convexo mínimo, encontré valores de  $4.60 \pm 2.18$  ha para época seca y  $0.88 \pm 1.12$  ha para época lluviosa. Esta gran diferencia entre los valores del ámbito de hogar puede estar asociada a las metodologías empleadas, ya que en el estudio anterior se implementó el método de polígono convexo mínimo (PCM), debido a que Row y Blouin-Demers (2006) no recomienda utilizar estimadores Kernel en datos de herpetofauna. Sin embargo, Horne y Garton (2006) sugieren aplicar la validación cruzada de verosimilitud (CVh) como parámetro de suavizado en estimadores Kernel, para corregir los sesgos generados al implementar la validación cruzada de mínimos cuadrados (LSCVh).

*Ctenosaura palearis* parece tener un ámbito de hogar mucho más grande comparado a otras especies como *Iguana iguana* (0.1-1.8 ha), *Conolophus pallidus* ( $\text{♂}$ =0.6450ha;  $\text{♀}$ =0.4520ha) o *Dipsosaurus dorsalis* (0.06 - 0.20 ha) (Rand *et al.*, 1989; Morales-Mávil *et al.*, 2007; Christian y Tracy, 1985; O'Neil, 1976). Estas diferencias de tamaños en ámbitos de hogar por especie podrían estar asociadas por el tipo de hábitat de distribución, hábitos de forrajeo o tamaño corporal. Previamente Christian y Waldschmidt (1984) reportaron una relación entre los ámbitos de hogar y el tamaño corporal en herpetofauna a nivel interespecífico. Sin embargo, parece curioso que *C. palearis* presente el ámbito de hogar más grande, a pesar tener un tamaño de 15-20 cm, el cual es mucho más reducido al resto de especies (Köhler, 2003). Según el modelo lineal múltiple (Cuadro 2), el SVL no influye en los ámbitos de hogar y áreas núcleo de esta especie, contrastando los resultados de Schwartz *et al.* (2007), que indican una relación entre el tamaño corporal y la ecología espacial a nivel intraespecífico. A pesar de no haber encontrado relación entre los ámbitos de hogar y áreas núcleo con la fragmentación de hábitat, Pérez-Buitrago *et al.* (2010) reportaron que los ámbitos de hogar de *Cyclura cornuta stejnegeri* disminuyen según el nivel de perturbación antropogénica. Recomiendo utilizar otros parámetros de perturbación dentro del hábitat de *C. palearis*, para poder estudiar más a fondo cómo esto afecta a su ecología espacial. Mis resultados del efecto de la estacionalidad sobre los ámbitos de hogar y áreas núcleo, parecen indicar que no hay diferencia clara entre época seca y lluviosa. Este tipo de hallazgos podría indicarnos que las alteraciones en los patrones de lluvia están generando un cambio en el uso del hábitat de las iguanas de órgano. No obstante, Gil (2016) encontró que, durante la época seca, los ámbitos de hogar de *C. palearis* son significativamente más grandes, incluso con los mismos datos de mi estudio. Ariano-Sánchez *et al.* (2020) reportó también un efecto significativo de la estacionalidad sobre la ecología espacial de *Heloderma charlesbogerti* en la misma área de estudio.

## **B. Longitudes de paso**

El efecto significativo de la época sobre las longitudes de paso encontradas en mi trabajo, se relacionan directamente con los resultados previos de Gil (2016). Las iguanas de órgano parecen moverse a mayor longitud durante los meses de julio y agosto (época seca), mientras que de septiembre a diciembre (época lluviosa y parte de seca) las longitudes recorridas por las iguanas comienzan a disminuir. Estas tendencias de movimiento podrían estar relacionadas con los patrones de floración y fructificación del bosque estacionalmente seco, ya que muchas de las especies vegetales florecen de forma sincrónica entre el cambio de época seca a lluviosa (Bullock, 1995). Considero necesario analizar los patrones de movimiento durante los meses que no fueron muestreados en este estudio (enero-junio), para determinar cómo los movimientos de esta especie varían durante el resto de la época seca. Además, es importante determinar cómo se ve relacionado el periodo de fructificación de *Stenocereus pruinosus* con los movimientos de *Ctenosaura palearis*, al ser un importante dispersor e influir en la germinación de semillas de esta especie (Vásquez-Contreras y Ariano-Sánchez, 2016). La falta de estudios en Iguanidae, respecto al efecto de la perturbación humana sobre los movimientos, hace difícil comparar mis resultados. Sin embargo, los resultados de Sadoti *et al.* (2017) pueden coincidir con los míos, ya que encontraron una mayor probabilidad de movimiento de *Gopherus agassizii* al alejarse de las carreteras. En *Heloderma charlesbogerti* se encontró un patrón inverso al de *C. palearis*, ya que esta especie presenta movimientos más reducidos durante época seca (Ariano-Sanchez *et al.*, 2020).

## **C. Ángulos de giro y rumbos**

Los ángulos de giro en los movimientos de las iguanas de órgano indican un desplazamiento principalmente lineal ( $0^\circ$  y  $180^\circ$ ) y con giros agudos, el cual es muy similar a los resultados de *H. charlesbogerti* durante época lluviosa (Bjureke, 2020). La similitud

respecto a los ángulos de giro, podrían estar indicando la interacción de alguna variable ambiental que afecta a ambas especies por igual, a pesar de ser muy distintas en comportamiento y uso de hábitat. Los ángulos de giro parecen no estar relacionados con los componentes de fragmentación de hábitat, contrastando así con reportes previos de herpetofauna (Sadoti *et al.*, 2017). Probablemente el porcentaje de bosque seco dentro de los ámbitos de hogar y la distancia al camino principal, no sean los indicadores más adecuados en el área de estudio al determinar los efectos antropogénicos. La mayoría de relocalizaciones de las iguanas de órgano se encuentran distribuidas dentro de la Reserva Natural para la Conservación de Heloderma (RNH), con un área de bosque seco muy bien conservado (Ariano, 2017b), por lo tanto, es lógico observar una predominancia de 80-100% de bosque seco dentro de los ámbitos de hogar. La cantidad de vehículos que transitan por el camino principal y la cantidad de turistas de la RNH, podrían ser mejores indicadores de perturbación, ya que esta reserva se sostiene económicamente a partir de turismo científico. El efecto del tamaño corporal sobre los movimientos en herpetofauna parece estar escasamente reportado, especialmente al analizar los ángulos de giro. Por lo tanto, sugiero realizar futuros estudios incluyendo este factor extrínseco sobre los movimientos de Iguanidae. Los rumbos parecen estar significativamente relacionados con los parámetros de fragmentación de hábitat y tamaño corporal. Estos son los primeros resultados de movimiento que se presentan para Iguanidae, incorporando relaciones entre efectos de perturbación y factores intrínsecos. Los patrones en rumbos parecen indicar movimientos de norte a sur ( $0^\circ$  y  $180^\circ$ ) por parte de las iguanas de órgano. Este patrón en la direccionalidad de movimientos (de norte a sur) son muy similares a los de *H. charlesbogerti* (Bjureke, 2020), lo cual podría indicar que los rumbos de *Ctenosaura plearis* dependan también de la altitud del área. Durante mis análisis previos, encontré un valor de correlación de 0.8 entre la distancia al camino y la altitud de cada relocalización, pero decidí eliminar esta variable dentro mi análisis. Sin embargo, considero necesario analizar a profundidad cómo las características topográficas de la región, influyen en la direccionalidad de movimientos de las iguanas de órgano.

## IX. CONCLUSIONES

No existe efecto de la estacionalidad, fragmentación de hábitat y tamaño corporal sobre los ámbitos de hogar y áreas núcleo de *Ctenosaura palearis*, en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa, Guatemala.

La estacionalidad y distancia al camino principal, afectan las longitudes de paso de *Ctenosaura palearis* dentro del bosque estacionalmente seco. Durante la época seca, las iguanas de órgano presentan mayores longitudes de paso en comparación a la época lluviosa. Además, a mayor distancia de la carretera, *Ctenosaura palearis* aumenta sus longitudes de paso.

La fragmentación y tamaño corporal afectan los rumbos, pero no los ángulos de giro de los movimientos de *Ctenosaura palearis*, en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa, Guatemala.



## X. RECOMENDACIONES

Aumentar la cantidad de relocalizaciones en campo de las iguanas de órgano, para tener un análisis más preciso con las variables medidas en este estudio.

Realizar un muestreo durante los meses faltantes en este estudio (enero-junio), para conocer cómo cambia la ecología espacial y movimientos de *Ctenosaura palearis* a lo largo del año.

Evaluar los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de las demás especies de Iguanidae que habitan en el bosque estacionalmente seco del Valle del Motagua, para determinar si existe segregación de nicho ecológico en la región.

Seguir monitoreando los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco del Valle del Motagua, para determinar si existe una variación temporal debido al efecto del cambio climático.

Determinar a qué se debe el patrón de movimiento norte-sur de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa, Guatemala.

Analizar el efecto de la altitud y topografía del área de estudio sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de *Ctenosaura palearis*.

Determinar el efecto de la visitación de la Reserva Natural para la Conservación del Heloderma y el Bosque Seco (RNH), sobre los ámbitos de hogar y patrones de movimiento de *Ctenosaura palearis*.



## XI. LITERATURA CITADA

- Ariano-Sánchez, D. y G. Salazar. 2007. **Notes on the distribution of the endangered lizard, *Heloderma horridum charlesbogerti*, in the dry forests of eastern Guatemala: An application of multi-criteria evaluation to conservation.** *Iguana* 14(3): 153-158.
- Ariano-Sánchez, D., y G. Salazar. 2015. **Spatial ecology of the endangered Guatemalan Beaded Lizard, *Heloderma charlesbogerti* (Sauria: Helodermatidae), in a tropical dry forest of the Motagua Valley, Guatemala.** *Mesoamerican Herpetology* 2: 64–74.
- Ariano, D. 2017a. **Introducción al bosque seco, distribución y ecología.** pp. 9-24. En: Yoshimoto, J. y D., Ariano (Eds). *El Bosque Estacionalmente Seco de Guatemala: Flora, Fauna y Cultura.* Guatemala, Editorial Serviprensa.
- Ariano, D. 2017b. **Reservas del Bosque Seco: Reserva Natural Heloderma.** pp. 108-111. En: Yoshimoto, J. y D., Ariano (Eds). *El Bosque Estacionalmente Seco de Guatemala: Flora, Fauna y Cultura.* Guatemala, Editorial Serviprensa.
- Ariano-Sánchez, D., J., Gil-Escobedo, E., del Valle y S. A., Pasachnik. 2019. ***Ctenosaura plearis*.** The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T44192A129419077. Recuperado de: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T44192A129419077.en>
- Ariano-Sánchez, D., R. , Mortensen, S., Reinhardt y F., Rosell. 2020. **Escaping drought: Seasonality effects on home range, movement patterns and habitat selection of the Guatemalan Beaded Lizard.** *Global Ecology and Conservation* 23: e01178. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01178>

- Asensio, N., C., Schaffner y F. Aureli. 2012. **Variability in core areas of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in a tropical dry forest in Costa Rica.** *Primates* 53(2): 147-156.
- Asensio, N., E., Murillo-Chacon, C., Schaffner y F. Aureli. 2017. **The effect of roads on spider monkeys' home range and mobility in a heterogeneous regenerating forest.** *Biotropica* 49(4): 546-554.
- Beringer, J., S., Seibert y M., Pelton. 1990. **Incidence of road crossing by black bears on Pisgah National Forest, North Carolina.** *International Association for Bear Research and Management* 8: 85-92.
- Bjureke, P. 2020. **Spatial movement analysis on the Guatemalan beaded lizard (*Heloderma charlesbogerti*).** Tesis de maestría. University of South-Eastern Norway, Bø, Noruega. 46pp.
- Brillinger, D., H. Preisler, A. Ager, J., Kie, B., Stewart. 2002. **Employing stochastic differential equations to model wildlife motion.** *Bulletin of the Brazilian Mathematical Society* 33: 385–408.
- Börger, L., B., Dalziel, J. Fryxell. 2008. **Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research.** *Ecology letters* 11(6): 637-650.
- Buckley, L. y R. Axtell. 1990. ***Ctenosaura palearis* Stejneger paleate spiny-tailed iguana.** *Society for the Study of Amphibians and Reptiles* 491: 1-3.
- Buckley, L., R. Axtell. 1997. **Evidence for specific status of the Honduran lizards formally referred to as *Ctenosaura palearis* (Reptilia: Squamata: Iguanidae).** *Copeia* 1997: 138–150.
- Bullock, S. 1995. **Plant reproduction in neotropical dry forests.** pp. 227-303. En: Bullock, S., H., Mooney y E., Medina (Eds.) *Seasonally dry tropical Forests*. New York: Cambridge University Press.

- Bullock, S. H., y J., Solis-Magallanes. 1990. **Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México.** *Biotropica* 22: 22–35.
- Burnham, K. y D., Anderson. 2002. **Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach.** Nueva York, Springer-Verlag. 488pp.
- Burt, W. H. 1943. **Territoriality and home range concepts as applied to mammals.** *Journal of mammalogy* 24(3): 346-352.
- Butterfield, T. 2016. **Activity Patterns, Home Range, and Microhabitat Selection of a Terrestrial Turtle (*Rhinoclemmys rubida perixantha*) in a Tropical Dry Forest.** Tesis de maestría. Central Washington University, Estados Unidos. 49pp.
- Calenge, C., S., Dray y M., Royer-Carenzi. 2009. **The concept of animals' trajectories from a data analysis perspective.** *Ecological informatics* 4(1): 34-41.
- Casas, A., J., Caballero, A., Valiente-Banuet, J., Soriano y P., Dávila. 1999. **Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico.** *American Journal of Botany* 86(4): 522-533.
- Caughley, G. 1994. **Directions in conservation biology.** *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.
- Christian, K. y C., Tracy. 1985. **Physical and biotic determinants of space utilization by the Galapagos land iguana (*Conolophus pallidus*).** *Oecologia* 66: 132-140.
- Christian, K. A. y S., Waldschmidt. 1984. **The relationship between lizard home range and body size: a reanalysis of the data.** *Herpetologica* 40: 68-75.

- Colchero, F., D., Conde, C., Manterola, C., Chávez, A., Rivera y G., Ceballos. 2011. **Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest.** *Animal Conservation* 14(2): 158-166.
- Cole, E., M., Pope y R., Anthony. 1997. **Effects of road management on movement and survival of Roosevelt elk.** *The Journal of wildlife management* 61(4): 1115-1126.
- Cotí, P. y D., Ariano-Sánchez. 2008. **Ecology and traditional use of the Guatemalan black iguana (*Ctenosaura palearis*) in the dry forests of the Motagua Valley, Guatemala.** *Iguana* 15(3): 142-149.
- Damschen, E., L., Brudvig, N., Haddad, D., Levey, J., Orrock y J., Tewksbury. 2008. **The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes.** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49): 19078-19083.
- Daan, S., C., Deerenberg y C., Dijkstra. 1996. **Increased daily work precipitates natural death in the kestrel.** *Journal of Animal Ecology* 65: 539–544.
- deMaynadier, P.G. y M., Hunter Jr. 2000. **Road effects on amphibian movements in a forested landscape.** *Natural Areas Journal* 20: 56–65.
- Dodd, C. 2002. **North American box turtles: a natural history (Volumen 6).** Norman, University of Oklahoma Press. 256pp.
- Fahrig, L. 2003. **Effects of habitat fragmentation on biodiversity.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487–515.
- Frankie, G., S., Mata, S., Bradleigh. 2004. **Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lesson in a seasonal dry forest.** Berkeley, University of California Press. 352pp.

- Fletcher, R. y M., Fortin 2018. **Spatial Ecology and Conservation Modeling. Applications with R.** Switzerland, Springer Nature Switzerland. 523pp.
- Fortin, G., G., Blouin-Demers y Y., Dubois. 2012. **Landscape composition weakly affects home range size in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingii*).** *Ecoscience* 19(3): 191-197.
- Gil, L. 2016. **Ámbitos de hogar de la Iguana de órgano *Ctenosaura palearis* (Sauria: Iguanidae) en el bosque tropical estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa, Guatemala.** Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. 96pp.
- Harrison, X., L., Donaldson, M., Correrá-Cano, J., Evans, D., Fisher, C., Goodwin, B., Robinson, D., Hodgson y R., Inger. 2018. **A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology.** *PeerJ* 6: e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>
- Higham, T., M., Davenport y B. Jayne. 2001. **Maneuvering in an arboreal habitat: the effects of turning angle on the locomotion of three sympatric ectomorphs of *Anolis* lizards.** *Journal of Experimental Biology* 204: 4141-4155.
- Horne, J. H. y E., Garton. 2006. **Likelihood Cross-Validation Versus Least Squares Cross-Validation for Choosing the Smoothing Parameter in Kernel Home-Range Analysis.** *Journal of Wildlife Management* 70(3): 641-648.
- Hyslop, N., J., Meyers, R., Cooper y D., Stevenson. 2014. **Effects of body size and sex of *Drymarchon couperi* (Eastern Indigo Snake) on habitat use, movements, and home range size in Georgia.** *The Journal of wildlife management* 78(1): 101-111.
- INSIVUMEH. 2006. **Registros climáticos para los departamentos de Zacapa y El Progreso en Guatemala.** Datos electrónicos.

- Joly, P. 2019. **Behavior in a changing landscape: using movement ecology to inform the conservation of pond-breeding amphibians.** *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 155.
- Kareiva, P. y N., Shigesada. 1983. **Analysing insect movement as a correlated random walk.** *Oecologia* 56: 234–238.
- Knapp, C. R., y A., Owens. 2005. **Home range and habitat associations of a Bahamian iguana: implications for conservation.** *Animal Conservation* 8(3): 269-278.
- Köhler, G. 2003. **Reptiles of Central America (Segunda edición).** Frankfurt, Herpeton Verlag. 368pp.
- Latham, A., M., Latham, M., Boyce y S., Boutin. 2011. **Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta.** *Ecological Applications* 21(8): 2854-2865.
- Laurian, C., C., Dussault, J., Ouellet, R., Courtois, M., Poulin y L., Breton. 2008. **Behavior of moose relative to a road network.** *The Journal of Wildlife Management* 72(7): 1550-1557.
- Leggett, K. 2006a. **Effect of artificial water points on the movement and behaviour of desert-dwelling elephants of north-western Namibia.** *Pachyderm* 40: 24-34.
- Leggett, K. E. 2006b. **Home range and seasonal movement of elephants in the Kunene Region, northwestern Namibia.** *African Zoology* 41: 17-36.
- Lendrum, P. E., C. R., Anderson Jr, R. A., Long, J. G., Kie y R. T., Bowyer. 2012. **Habitat selection by mule deer during migration: effects of landscape structure and natural-gas development.** *Ecosphere* 3(9): 1-19.
- Lister, B. C., y A., García. 1992. **Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole.** *The Journal of Animal Ecology* 61: 717–733.

- Lomas, E., J. R., Maida, C. A., Bishop y K. W., Larsen. 2019. **Movement ecology of northern Pacific rattlesnakes (*Crotalus o. oreganus*) in response to disturbance.** *Herpetologica* 75(2): 153-161.
- Lue, K., y T., Chen. 1999. **Activity, movement patterns, and home range of the yellow margined box turtle (*Cuora flavomarginata*) in northern Taiwan.** *Journal of Herpetology* 33(4): 590-600.
- Macartney, J. M., P. T., Gregory y K. W., Larsen. 1988. **A tabular survey of data on movements and home ranges of snakes.** *Journal of Herpetology* 22: 61-73.
- Mayer, M., W., Ullmann, R., Heinrich, C., Fischer, N., Blaum y P., Sunde. 2019. **Seasonal effects of habitat structure and weather on the habitat selection and home range size of a mammal in agricultural landscapes.** *Landscape Ecology* 34(10): 2279-2294.
- McCoy-Colton, M. B., C., Vaughan-Dickhaut, M., Rodríguez-Sáenz y D., Kitchen, D. 1990. **Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in a Costa Rican dry forest.** *Vida Silvestre Neotropical* 2(2): 6-20.
- McNab, B. K. 1963. **Bioenergetics and the determination of home range size.** *American Naturalist* 97: 133–140.
- Minns, C. K. 1995. **Allometry of home range size in lake and river fishes.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(7): 1499-1508.
- Moorcroft, P.R. y M.A., Lewis. 2006. **Mechanistic Home Range Analysis.** Princeton, Princeton University Press. 192pp.
- Mora, K. G. 2019. **Ámbito de hogar de *Anolis sagrei* Duméril & Bibron, 1837 (Iguanidae: Dactyloinae) en la provincia del Guayas (Ecuador).** Tesis de Bachelor. Ecuador, Universidad de Guayaquil. 71pp.

- Morales-Mávil, J., R., Vogt y H., Gadsden-Esparza. 2007. **Desplazamientos de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae) durante la estación seca en La Palma, Veracruz, México.** *Revista de Biología Tropical* 55(2): 709-715.
- Morellet, N., C., Bonenfant, L., Börger, F., Ossi, F., Cagnacci, M., Heurich, P., Kjellander, J., Linnell, S., Nicoloso, P., Sustr, F., Urbano y A., Myrsterud. 2013. **Seasonality, weather and climate affect home range size in roe deer across a wide latitudinal gradient within Europe.** *Journal of Animal Ecology* 82(6): 1326-1339.
- Mueller, T., y W., Fagan. 2008. **Search and navigation in dynamic environments—from individual behaviors to population distributions.** *Oikos* 117(5): 654-664.
- Mueller, T., K., Olson, G., Dressler, P., Leimgruber, T., Fuller, C., Nicolson, A., Novaro, M., Bolgeri, D., Wattles, S., DeStefano, J., Calabrese y W., Fagan. 2011. **How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: A multispecies comparison of ungulate relocation data.** *Global Ecology and Biogeography* 20: 683–694.
- Nathan, R. 2008. **An emerging movement ecology paradigm.** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49): 19050-19051.
- Nathan, R., W., Getz, E., Revilla, M., Holyoak, R., Kadmon, D., Saltz y P., Smouse. 2008. **A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research.** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49): 19052-19059.
- Ofstad, E. G., I., Herfindal, E., Solberg, M., Heim, C., Rolandsen y B., Sæther. 2019. **Use, selection, and home range properties: complex patterns of individual habitat utilization.** *Ecosphere* 10(4): e02695. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2695>

- O'Neil, C. 1976. **Home range size and overlap and their relationship to food abundance in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis***. *Herpetologica* 32(4): 405-412.
- Ottaviani, D., S., Cairns, M., Oliverio y L., Boitani. 2006. **Body mass as a predictive variable of home-range size among Italian mammals and birds**. *Journal of Zoology* 269(3): 317-330.
- Parra, F., A., Casas, J., Peñaloza-Ramírez, A., Cortés-Palomec, V., Rocha-Ramírez y A., González-Rodríguez. 2010. **Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico**. *Annals of Botany* 106(3): 483-496.
- Pérez-Buitrago, N., A., Sabat y W., McMillan. 2010. **Spatial ecology of the endangered Mona Island iguana *Cyclura cornuta stejnegeri*: does territorial behavior regulate density?**. *Herpetological Monographs* 24(1): 86-110.
- Perry, G., y T., Garland. 2002. **Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny**. *Ecology* 83(7): 1870-1885.
- Prokopenko, C. M., M., Boyce y T., Avgar. 2017. **Extent-dependent habitat selection in a migratory large herbivore: road avoidance across scales**. *Landscape ecology* 32(2): 313-325.
- Rand, A., E., Font, D., Ramos y B., Bock. 1989. **Home range in green iguanas (*Iguana iguana*) in Panama**. *Copeia* 1989(1): 217-221.
- Rautio, A., A., Valtonen y M., Kunnasranta. 2013. **The effects of sex and season on home range in European hedgehogs at the northern edge of the species range**. *Annales Zoologici Fennici* 50(1-2): 107-123.

- Row, J. R., y G., Blouin-Demers. 2006. **Kernels are not accurate estimators of home-range size for herpetofauna.** *Copeia* 2006(4): 797-802.
- Sinclair, A., y A., Byrom. 2006. **Understanding ecosystem dynamics for conservation of biota.** *Journal of Animal Ecology* 75(1): 64-79.
- Stejneger, L. 1899. **Description of a new species of spiny-tailed iguana from Guatemala.** *Proc US Nat Mus* 21: 381–383.
- Schwartz, A., T., Baird y D., Timanus. 2007. **Influence of age and prior experience on territorial behavior and the costs of defense in male collared lizards.** *Ethology* 113: 9-17.
- Scoular, K. M., W., Caffry, J., Tillman, E., Finan, S., Schwartz, B., Sinervo y P., Zani. 2011. **Multiyear home-range ecology of common side-blotched lizards in eastern Oregon with additional analysis of geographic variation in home-range size.** *Herpetological Monographs* 25(1): 52-75.
- Sanches, V., y D., Grings. 2018. **Daily movement and habitat use of *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758) in an urban second growth Amazonian forest fragment in Brazil.** *Herpetology Notes* 11: 93-96.
- Sadoti, G., M., Gray, M., Farnsworth y B., Dickson. 2017. **Discriminating patterns and drivers of multiscale movement in herpetofauna: The dynamic and changing environment of the Mojave desert tortoise.** *Ecology and evolution* 7(17): 7010-7022.
- Shine, R. 1987. **Intraspecific variation in thermoregulation, movements and habitat use by Australian blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae).** *Journal of Herpetology* 21: 165-177.

- Shine, R., y R., Lambeck. 1985. **A radiotelemetric study of movements, thermoregulation and habitat utilization of *Arafura filesnakes* (Serpentes: Acrochordidae).** *Herpetologica* 41: 351-361.
- Stirrat, S. C. 2003. **Seasonal changes in home-range area and habitat use by the agile wallaby (*Macropus agilis*).** *Wildlife Research* 30(6): 593-600.
- Thurfjell, H., S., Ciuti y M., Boyce. 2014. **Applications of step-selection functions in ecology and conservation.** *Movement Ecology* 2(4): 10.1186/2051-3933-2-4.
- Ullmann, W., C., Fischer, K., Pirhofer-Walzl, S., Kramer-Schadt y N., Blaum. 2018. **Spatiotemporal variability in resources affects herbivore home range formation in structurally contrasting and unpredictable agricultural landscapes.** *Landscape Ecology* 33(9): 1505-1517.
- Vasseur, C., A., Joannon, S., Aviron, F., Burel, J., Meynard y J. Baudry. 2013. **The cropping systems mosaic: how does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations?.** *Agriculture, ecosystems & environment* 166: 3-14.
- Valenzuela, D. 1999. **Efectos de la estacionalidad ambiental en la densidad, la conducta de agrupamiento y el tamaño del área de actividad del coati (*Nasua narica*) en selvas tropicales caducifolias.** Tesis de doctorado. Ciudad de México, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valenzuela, D., y G., Ceballos. 2000. **Habitat selection, home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest.** *Journal of mammalogy* 81(3): 810-819.
- Vander, E., y A., Rodgers. 2012. **An individual-based quantitative approach for delineating core areas of animal space use.** *Ecological Modelling* 224(1): 48-53.

- Vásquez-Contreras. 2015. **Evaluación del efecto de la endozoocoria por parte de la iguana de órgano (*Ctenosaura palearis*: Iguanidae) sobre la germinación de semillas del tuno de órgano (*Stenocereus pruinosus*: Cactaceae).** Tesis de licenciatura. Guatemala, Universidad del Valle de Guatemala. 61pp.
- Vásquez-Contreras, A. y D., Ariano-Sánchez. 2016. **Endozoochory by the Guatemalan Black Iguana, *Ctenosaura palearis* (Iguanidae), as a germination trigger for the Organ Pipe Cactus *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae).** Mesoamerican Herpetology 3: 662–668.
- Volampeno, M., J., Masters y C., Downs. 2011. **Home range size in the blue-eyed black lemur (*Eulemur flavifrons*): A comparison between dry and wet seasons.** Mammalian Biology 76(2): 157-164.
- Wallace, R. B. 2006. **Seasonal variation in black-faced black spider monkey (*Ateles chamek*) habitat use and ranging behavior in a southern Amazonian tropical forest.** American Journal of Primatology 68(4): 313-332.
- Webb, J.K., y R., Shine. 1997. **A field study of spatial ecology and movements of a threatened species, *Hoplocephalus bungaroides*.** Biological Conservation 82: 203–217.
- Wilson, R., M., Hooten, B., Strobel y J., Shivik. 2010. **Accounting for individuals uncertainty, and multiscale clustering in core area estimation.** The Journal of Wildlife Management 74(6): 1343-1352.
- Wood, B., L., Cao y M., Dearing. 2010. **Deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) home-range size and fidelity in sage-steppe habitat.** Western North American Naturalist 70(3): 345-354.

## XII. ANEXOS

**Anexo 1.** Ámbitos de hogar, áreas núcleo y porcentaje de bosque seco de las iguanas de órgano analizadas.

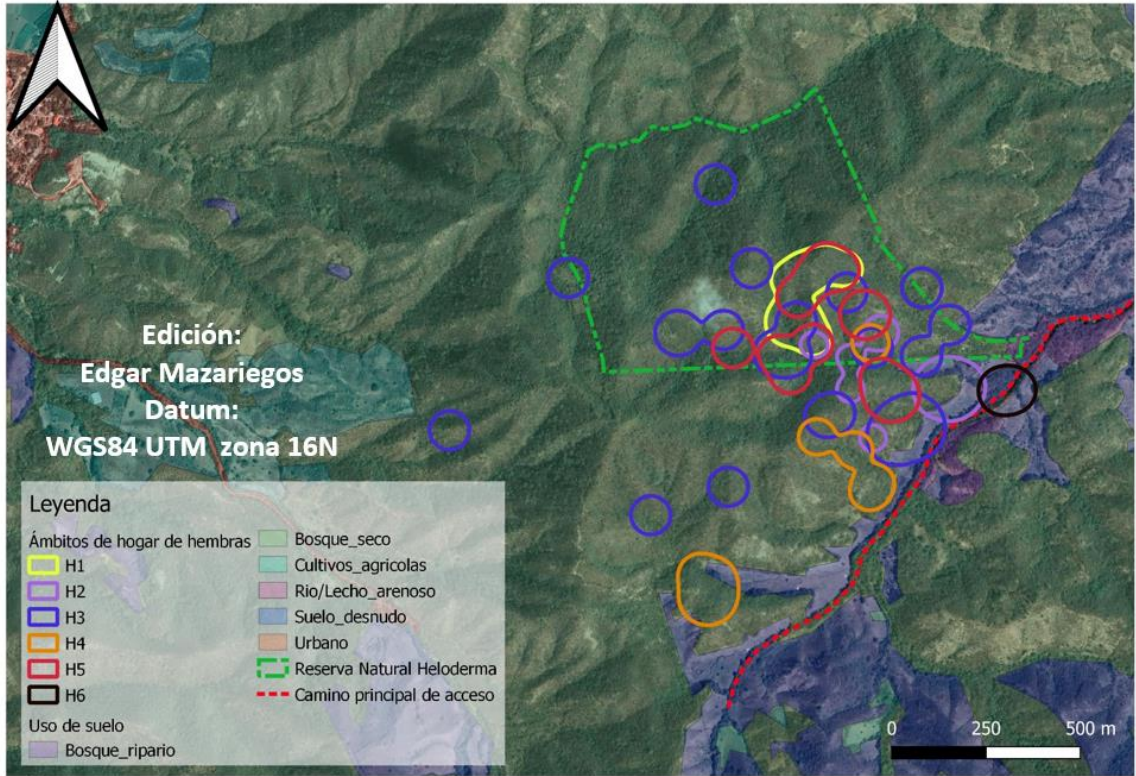
<b>ID</b>	<b>Sexo</b>	<b>SVL (cm)</b>	<b>Ámbito de hogar (ha)</b>	<b>Área núcleo (ha)</b>	<b>% bosque seco en ámbito de hogar</b>	<b>% bosque seco en área núcleo</b>
H1	H	21	4.61	1.17	100.00	100.00
H2	H	22	5.10	0.55	66.42	75.31
H3	H	19	18.54	1.36	91.69	77.57
H4	H	21.5	6.11	0.81	92.89	95.38
H5	H	20	9.42	1.88	99.59	100.00
H6	H	18.5	1.64	0.39	0.00	0.00
M1	M	21	3.19	0.88	82.20	77.95
M2	M	22	4.46	0.96	100.00	100.00
M3	M	21	5.20	0.79	100.00	100.00
M4	M	16	7.39	1.73	100.00	100.00
M5	M	24	7.28	1.38	100.00	100.00
M6	M	22	2.94	0.68	100.00	100.00
M7	M	20	8.45	1.74	100.00	100.00
M8	M	20.5	7.54	1.86	97.39	100.00
M9	M	21	5.97	1.08	28.85	0.00
M10	M	17	5.48	1.30	100.00	100.00
M11	M	21.5	5.32	1.45	100.00	100.00

SVL=largo de narinas a cloaca. Códigos de sexo: H=hembra; M=macho.

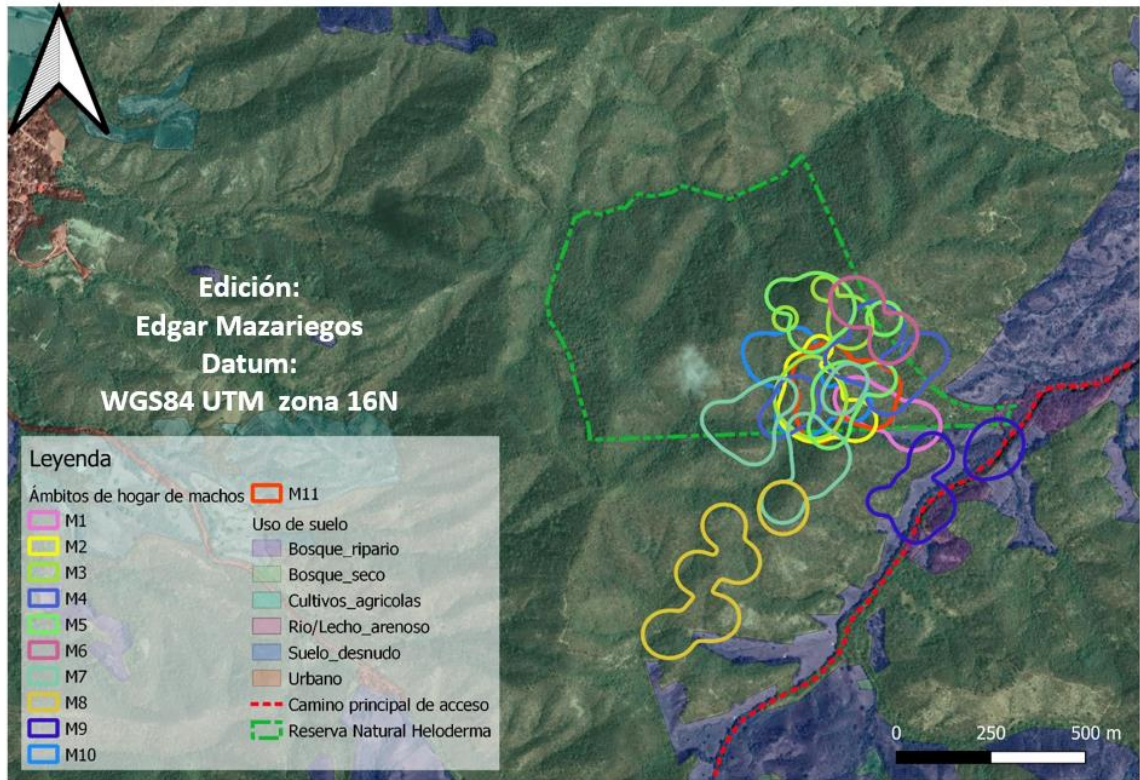
**Anexo 2.** Ámbitos de hogar, áreas núcleo y porcentaje de bosque seco por época de las iguanas de órgano analizadas.

<b>ID</b>	<b>Época</b>	<b>Sexo</b>	<b>SVL (cm)</b>	<b>Ámbito de hogar (ha)</b>	<b>Área núcleo (ha)</b>	<b>% de bosque seco en ámbito de hogar</b>	<b>% de bosque seco en área núcleo</b>
H1	Seca	H	21	0.867	0.230	100.00	100.00
H2	Lluviosa	H	22	0.403	0.111	81.05	92.12
H2	Seca	H	22	0.840	0.178	87.32	87.64
H3	Lluviosa	H	19	0.525	0.114	88.56	100.00
H3	Seca	H	19	1.851	0.342	96.79	96.92
H4	Seca	H	21.5	0.773	0.135	94.87	99.04
H5	Seca	H	20	1.016	0.196	100.00	100.00
H6	Seca	H	18.5	0.293	0.083	0.00	0.00
M1	Seca	M	21	0.464	0.120	79.97	81.81
M10	Lluviosa	M	17	0.982	0.218	100.00	100.00
M11	Lluviosa	M	21.5	0.624	0.148	100.00	100.00
M2	Lluviosa	M	22	0.291	0.061	100.00	100.01
M2	Seca	M	22	0.724	0.168	100.00	100.00
M3	Lluviosa	M	21	0.529	0.124	100.00	100.00
M3	Seca	M	21	1.243	0.308	100.00	100.00
M4	Seca	M	16	0.841	0.167	100.00	100.00
M5	Seca	M	24	1.040	0.246	100.00	100.00
M6	Seca	M	22	0.362	0.087	100.00	100.00
M7	Seca	M	20	1.298	0.296	100.00	100.00
M8	Seca	M	20.5	0.746	0.184	100.00	100.00
M9	Lluviosa	M	21	0.783	0.188	12.08	0.00
M9	Seca	M	21	0.437	0.085	47.65	19.14

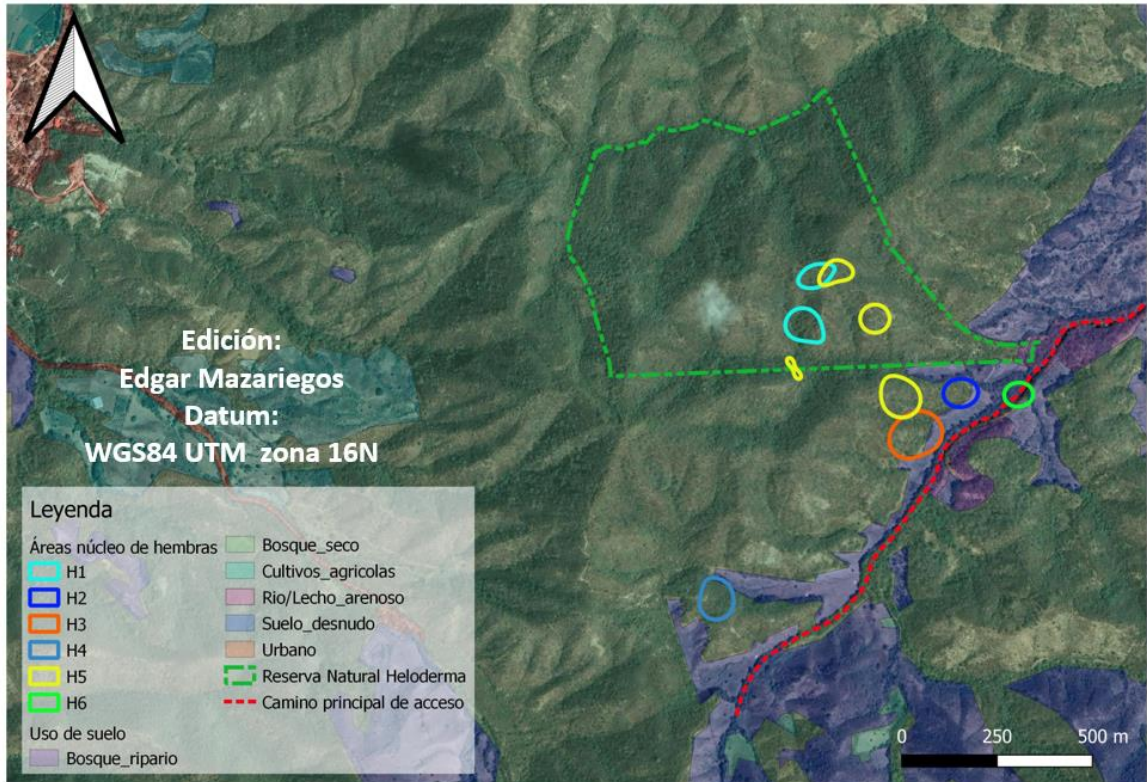
SVL=largo de narinas a cloaca. Códigos de sexo: H=hembra; M=macho.



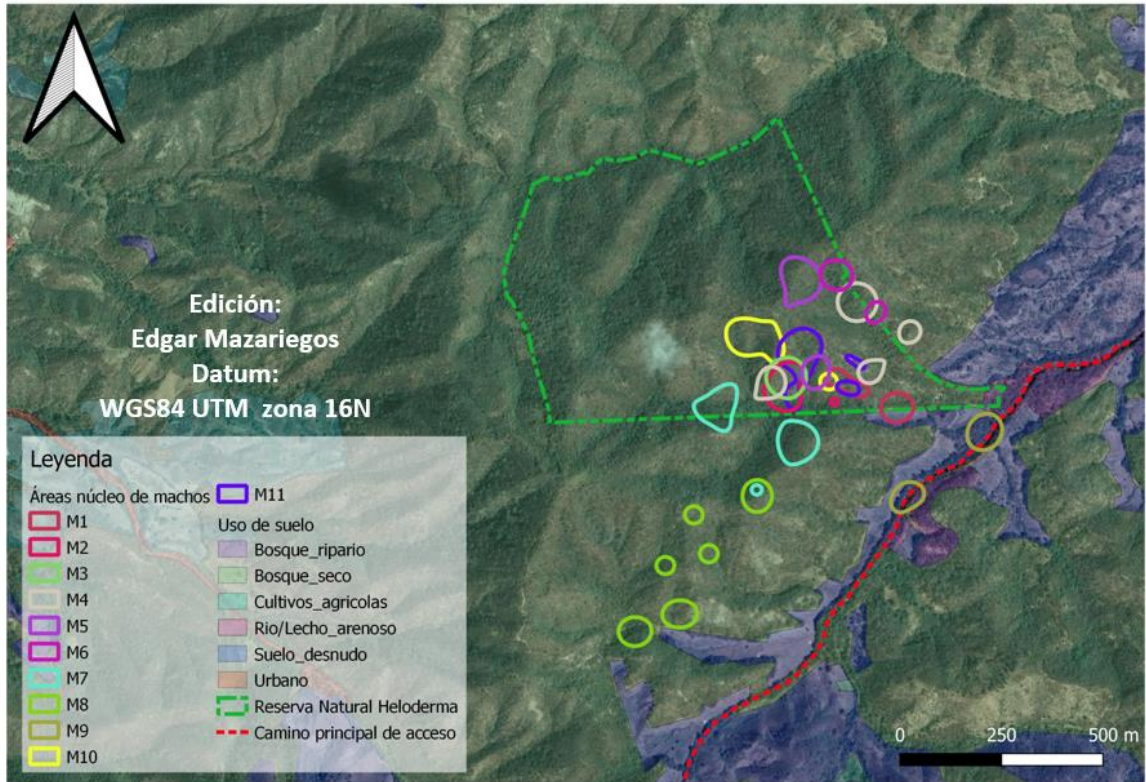
**Anexo 3.** Ámbitos de hogar de 6 hembras de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa.



**Anexo 4.** Ámbitos de hogar de 11 machos de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa.



**Anexo 5.** Áreas núcleo de 6 hembras de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa.



**Anexo 6.** Áreas núcleo de 11 machos de *Ctenosaura palearis* en el bosque estacionalmente seco de Cabañas, Zacapa.