



Universidad Nacional Autónoma de México

---

---

## Posgrado en Ciencias Biológicas

Instituto de Biología

“Termorregulación de la lagartija  
vivípara *Phrynosoma orbiculare*  
(PHRYNOSOMATIDAE)  
en zonas de alta montaña”

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(B I O L O G Í A A M B I E N T A L)  
P R E S E N T A :  
**BIOL. ESMERALDA URZUA VÁZQUEZ**

Director de Tesis: Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz.

México D. F.

2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas por abrirme las puertas a una educación e investigación de calidad.

Al CONACYT por otorgarme una beca y así poder continuar con mi preparación como investigadora.

A los proyectos PAPIIT: IN224208-3 y 213405, por su apoyo en la elaboración del presente trabajo.

A mi tutor el **Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz**, por todos sus comentarios, su crítica constructiva, su experiencia y apoyo que han contribuido de manera importante a mi formación profesional y personal.

A los miembros de mi comité tutorial: **Dr. Isaías H. Salgado Ugarte** y el **Dr. Andrés García Aguayo**, por su tiempo, comentarios y sugerencias que enriquecieron de manera significativa este trabajo.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES.**

Hago un reconocimiento a mi tutor y director de tesis: Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, por brindarme una amistad sincera y por hacer todas las conversaciones interesantes, por su calidad como ser humano y por darme la oportunidad de realizarme como futura investigadora.

Agradezco especialmente al Biol. Roberto Carlos Figueroa Bustos por su ayuda y apoyo durante todo el trabajo de campo, por prestarme algunas de las fotografías que aparecen en el texto y por las aportaciones realizadas a este trabajo. Personalmente, le doy las gracias por su apoyo como pareja, por impulsar mis ideas y confiar en mi trabajo y en mi persona en todo momento.

A mi familia: esposo, hijos, abuelos, tíos, mamá, suegros, cuñados, porque hicieron posible este trabajo, por todo su apoyo y comprensión, sin su ayuda, no habría sido tan gratificante llevar a cabo este proyecto.

A Rocío González, por su apoyo en todos los trámites, por brindarme una amistad sincera, por su sencillez y sobretodo por su paciencia, muchas gracias.

A todos ustedes, muchas gracias, y seguimos adelante, para mejorar como investigadora, como ser humano y como mujer.

## CONTENIDO

RESUMEN/ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	5
ANTECEDENTES	6
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	8
ÁREA DE ESTUDIO	9
MÉTODOS	11
Periodo de actividad	11
Termorregulación y calidad térmica del hábitat	12
Análisis	15
RESULTADOS	15
Periodo de actividad	15
Termorregulación y calidad térmica del hábitat	20
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	24
Periodo de actividad	24
Termorregulación y calidad térmica del hábitat	26
LITERATURA CITADA	31

## RESUMEN

De acuerdo con la hipótesis del clima frío, a mayor altitud se incrementa el número de especies vivíparas y a menor el número de ovíparas. Este modelo no coincide con el número de especies vivíparas que se encuentran a grandes latitudes, en donde el clima frío es dominante. El periodo de gestación podría explicar esta distribución de las especies vivíparas del género *Phrynosoma*. Las lagartijas con periodos de gestación cortos, termorregulan eficientemente en hábitats de montaña, *P. douglassi* presenta una temperatura corporal seleccionada de 35.5 °C. Sin embargo, estas características pueden ser afectadas por una baja calidad térmica del hábitat, derivando en la imposibilidad térmica de estas lagartijas, y en un periodo de gestación largo. Para determinar si la calidad del hábitat pudiera tener una influencia en el límite de distribución altitudinal y latitudinal de *Phrynosoma orbiculare* se realizó este estudio con el propósito de determinar su eficiencia termorregulatoria en un bosque de pino encino a 2960 msnm. Los datos que fueron registrados en este trabajo fueron: periodo de actividad, temperaturas operativas ( $T_e$ ), temperaturas corporales en campo ( $T_b$ ) y temperaturas corporales preferidas ( $T_{sel}$ ) de *P. orbiculare* y se obtuvieron los índices de termorregulación y calidad térmica del hábitat con el protocolo propuesto por Hertz *et al.* (1993), se comparó la eficiencia de termorregulación en función de la condición sexual y del estado reproductor de las hembras. El periodo de actividad es de las 0900 a las 1400 hrs. Hay diferencias significativas en la calidad térmica del hábitat durante la época seca ( $D_e = 6.37$ ) y la época de lluvias ( $D_e = 10.09$ ). Los machos tienen un índice de efectividad termorreguladora mayor que las hembras ( $E = 0.68$  y  $E = 0.55$ , respectivamente), sin embargo, no es significativo. No se encontraron diferencias significativas entre las eficiencias de termorregulación de hembras gestantes ( $E = 0.57$ ) y no gestantes ( $E = 0.53$ ), ni en las temperaturas corporales preferidas ( $T_{sel} = 33.81$  °C;  $T_{sel} = 33.92$  °C). La baja calidad térmica del hábitat y el tiempo de actividad de las lagartijas, tienen una marcada influencia en la biología de la especie, p. e., en el periodo de gestación, lo que sugiere, que las características de la ecología térmica del clado *Tapaja* son conservativas, sin embargo, las características reproductoras pueden moldearse.

**Palabras clave:** Termorregulación, Periodo de gestación, Periodo de actividad, *Phrynosoma orbiculare*.

## ABSTRACT

According to the cold-climate hypothesis, at higher altitudes the number of viviparous species increases and the number of oviparous species decreases. This model does not agree with the number of viviparous species that are found at high latitudes, where cold climates dominate. The gestation period could explain this distribution of viviparous species of the genus *Phrynosoma*. Lizards with short gestation periods thermoregulate efficiently in mountain habitats. For example, *P. douglassi* has a preferred body temperature of 35.5 °C. However, these characteristics can be affected by a low thermal quality of the habitat, which may prevent the lizards from reaching their preferred body temperature and cause a long gestation period. To determine if the quality of the habitat could influence the altitudinal and latitudinal distribution limits of *Phrynosoma orbiculare*, I conducted this study with the purpose of determining the thermoregulatory efficiency of this lizard in an oak-pine forest at 2960 m above sea level. I took data on activity period, operative temperature ( $T_e$ ), body temperature in the field ( $T_b$ ), and preferred body temperature ( $T_{sel}$ ) of *P. orbiculare*. I calculated the indices of thermoregulation and thermal quality of the habitat using the protocol proposed by Hertz *et al.* (1993), and I compared the efficiency of thermoregulation as a function of the sexual condition and reproductive state of the females. The activity period is from 0900 to 1400 hrs. There are significant differences in thermal quality of the habitat during the dry season ( $D_e = 6.37$ ) and the rainy season ( $D_e = 10.09$ ). Males have a higher index of thermoregulatory efficiency than females ( $E = 0.68$  and  $E = 0.55$ , respectively); however, the difference is not significant. There were no significant differences between the thermoregulatory efficiencies of pregnant ( $E = 0.57$ ) and non-pregnant ( $E = 0.53$ ) females, nor in their preferred body temperatures ( $T_{sel} = 33.81$  °C;  $T_{sel} = 33.92$  °C). The low thermal quality of the habitat and the activity period of the lizards have a strong influence on the biology of this species, especially during the gestation period. This suggests that the characteristics of the thermal ecology of the clade *Tapaja* are conservative, nevertheless, the reproductive characteristics may be molded.

**Key Words:** Thermoregulation, Gestation period, Activity period, *Phrynosoma orbiculare*.

## INTRODUCCIÓN

El género *Phrynosoma* contiene 17 especies, de las cuales seis son vivíparas y once ovíparas. En este taxa se ha observado una relación entre el modo de reproducción con la altura (msnm) y el clima de los hábitats, siendo más comunes las especies ovíparas en zonas de altura moderada y con temperaturas cálidas, mientras que las especies vivíparas predominan en zonas de grandes elevaciones de clima frío con mayor variación diaria y estacional en la temperatura ambiental (Sherbrooke, 2003; Hodges, 2004, Leache y McGuire, 2006). El mapeo de la evolución del modo reproductor sugiere que la viviparidad evolucionó dos veces en el género *Phrynosoma* (Zamudio y Parra-Olea, 2000; Reeder y Montanucci, 2001; Hodges, 2004; Hodges y Zamudio, 2004; Leaché y McGuire, 2006). Uno de los dos clados vivíparos, el clado *Tapaja* (Leaché y McGuire, 2006), contiene cuatro especies distribuidas dentro de un evidente gradiente altitudinal y latitudinal (Hodges, 2004; Leaché y McGuire, 2006). *P. douglasii* se distribuye desde los 121 a los 2420 m, *P. ditmarsii* desde los 1000 a los 1650 m, *P. hernandesi* de los 700 a los 3440 m y *P. orbiculare* desde los 1100 a los 3350 m. Se encuentran en distintos ambientes, desde desiertos hasta zonas de alta montaña. La latitud en donde se encuentran es también muy amplia. Las especies de este clado se distribuyen desde el sur de Canadá, hasta la parte centro-sur de México. De acuerdo con la hipótesis del clima frío, a mayor altitud se incrementa el número de especies vivíparas y a menor el número de ovíparas (Tinkle y Gibbons, 1997; Shine, 2004). Sin embargo, este modelo no coincide con el número de especies vivíparas que se encuentran a grandes latitudes, en donde el clima frío es dominante. En México y Sur de EUA, las lagartijas vivíparas son abundantes (*Sceloporus*, *Barisia*, *Abronia*, *Mesaspis*, *Phrynosoma* y *Eumeces*, etc.), hacia el Norte de EUA y Sur de Canadá, la riqueza de especies vivíparas decrece (*Phrynosoma*, *Xantusia* y *Elgaria*) (Méndez de la Cruz, 2001).

Una de las características que podría explicar esta distribución de las especies vivíparas del género *Phrynosoma* es el periodo de gestación. Se ha observado que es más corto en especies que se

distribuyen a grandes latitudes (*P. douglasii* y *P. hernandesi*) con una duración de 2 a 3 meses, con gestación en primavera y partos en verano (Goldberg, 1971; Sherbrooke, 2003). En contraste con especies que están más cercanas a los trópicos: *P. taurus*, *P. braconierri*, y *P. orbiculare* cuyo periodo de gestación es de los 6 a 8 meses en poblaciones que habitan en la parte centro de México (Zamudio y Parra-Olea, 2000; Urzua-Vázquez, 2005). *Phrynosoma orbiculare* presenta una distribución amplia, con un marcado gradiente latitudinal y altitudinal, y habita en ambientes contrastantes, por lo que la temperatura debe ser un factor limitante, y la manera en que estas lagartijas aprovechen este recurso se refleja en sus características biológicas, como el periodo de gestación.

Las lagartijas con periodos de gestación cortos, termorregulan eficientemente en hábitats de montaña, *P. douglassi* presenta una temperatura corporal seleccionada de 35.5 °C en un periodo de 0900 a 1800 h, durante los meses de mayo a septiembre, aún cuando la temperatura del ambiente se registra en 1.5 °C, este saurio cornudo alcanza y mantiene temperaturas corporales superiores a los 30 °C (Christian, 1998). Para *P. orbiculare* se tiene registro del promedio de la temperatura corporal en campo (26.4 °C) durante agosto del 2004 a agosto del 2005, con un periodo de actividad de las 0900 a 1400 hrs (Urzua-Vázquez, 2005). Considerando la teoría del conservadurismo filogenético puede suponerse que la efectividad termorreguladora de *P. orbiculare* es similar a *P. douglassi*. Sin embargo, estas características pueden ser afectadas por una baja calidad térmica del hábitat, derivando en la imposibilidad térmica de estas lagartijas, y en un periodo de gestación largo. Para determinar si la calidad del hábitat pudiera tener una influencia en el límite de distribución altitudinal y latitudinal de *Phrynosoma orbiculare* se realizó este estudio con el propósito de determinar su eficiencia termorregulatoria en un bosque de pino encino a 2960 msnm.



## OBJETIVOS

### Objetivo general:

- \* Describir la termorregulación de la lagartija vivípara *Phrynosoma orbiculare* en zonas de alta montaña.

### Objetivos particulares:

- \* Caracterizar el periodo de actividad de *Phrynosoma orbiculare* en función del sexo, estado reproductor y la época del año.
- \* Caracterizar la calidad térmica del hábitat ( $d_e$ ), así como calcular la precisión ( $d_b$ ) y efectividad ( $E$ ) termorreguladora, en función del sexo y estado reproductor.

## ANTECEDENTES

Las lagartijas, como el resto de los reptiles, son organismos ectotermos, es decir, no mantienen una temperatura corporal constante por lo que requieren de fuentes externas de calor, siendo por ello, la temperatura un factor limitante de su historia natural que se ve reflejado en los patrones de distribución geográfica mundial de estas especies: su número decrece rápidamente al incrementarse la latitud y la elevación (Shine y Kearney, 2001; Pianka y Vitt, 2003).

¿Por qué es la temperatura, o más precisamente, el mantenimiento de temperaturas corporales óptimas, tan importante para las lagartijas? La respuesta es simple: todas las funciones fisiológicas (así como del comportamiento) de estos animales, dependen de la temperatura, como es la captura de presas, el evadir depredadores, el cortejo y apareamiento, la digestión, producción de esperma y crecimiento, entre otros. Por ejemplo, a temperaturas relativamente bajas, la velocidad de estos procesos disminuye y ocurre lo contrario a temperaturas más altas (Bauwens *et al.*, 1996; Pianka y Vitt, 2003).

Existen diversas hipótesis sobre las variables que afectan la termorregulación en lagartijas, éstas incluyen: 1) coloración: animales más oscuros absorben más calor que aquellos de colores claros; 2) longitud hocico-cloaca, lagartijas grandes, mantienen el calor por periodos de tiempo mayores que aquellas de menor tamaño, sin embargo, el periodo de tiempo para alcanzar temperaturas óptimas, también se amplía, la temperatura corporal aumenta de manera proporcional con el movimiento y el alimento (Huey, 1974; Huey y Stalkin, 1976; Adolph, 1990; Bauwens *et al.*, 1996; Andrews, 1998; Shine, 2001; Pianka y Vitt, 2003).

El tipo de hábitat también tiene un efecto en la regulación de las temperaturas corporales, generalmente en hábitats con temperaturas homogéneas los organismos no consiguen llegar a sus óptimos de temperatura, en cambio, un ambiente térmicamente heterogéneo, permite a las lagartijas tener un control más preciso en la selección de la temperatura corporal adecuada para el desempeño de sus diferentes procesos fisiológicos (Huey y Slatkin, 1976; Hertz *et al.*, 1993; Pianka y Vitt, 2003).

El grado de similitud en la ecología térmica de las lagartijas se observa en cualquier hábitat como un componente histórico y ha sido ampliamente discutido por fisiólogos. Los teiidos, por ejemplo, tienden a tener temperaturas corporales más altas que los gekonidos diurnos (Pianka y Vitt, 2003). En integrantes de la familia Teiidae el promedio de las temperaturas durante el periodo de actividad está por arriba de los 40 °C (Pianka y Vitt, 2003; Días y Rocha, 2004), en contraste con lagartijas de desierto como *Gonatodes humeralis* y *G. Concinnatus* (Gekkonidae) está entre los 27 y 28 °C (Pianka y Vitt, 2003). En el género *Sceloporus* (Phrynosomatidae) las temperaturas corporales en campo durante el periodo de actividad van de los 31.6 °C (Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007) a los 35 °C (Andrews, 1998) y en *Uta stansburiana* el promedio es de 35.3 °C (Pianka y Vitt, 2003), en *Crotaphytus* sp. (Crotaphytidae) las temperaturas se mantienen entre los 36 y 38 °C (Angert *et al.*, 2002), por otro lado *Anolis cristatellus* y *A. gundlachi* (Polychrotidae) presentan temperaturas corporales menores a los 29 °C (Hertz, 1992).

## DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

*Phrynosoma orbiculare* es una lagartija vivípara endémica de México con distribución en la parte norte (en ambientes xéricos a desérticos) y centro (ambientes templados) del país (Méndez de la Cruz *et al.*, 2003). Son lagartijas de talla mediana (promedio  $60.8 \pm 5.6$  mm). Presenta 3 cuernos temporales a cada lado, de los cuales el externo es el más pequeño, dos cuernos occipitales cortos proyectados hacia atrás y dos cuernos superciliares, escamas de la cabeza rugosas; supralabiales 9-9, infralabiales 8-9 las más posteriores quilladas. Cuerpo aplanado en sentido dorso ventral y con una hilera continua de escamas en forma de espinas suaves en la parte lateral que van de 20-21, cola bien desarrollada, con 5-9 anillos negros, 13 poros femorales en cada extremidad separados por 3 escamas antes de la abertura cloacal; región dorsal con colores marrones, pardos, grises, verdes olivo o una combinación de éstos; región ventral clara con diversos puntos negros, en ocasiones se presentan también puntos anaranjados o rojizos (Davis, 1953; Figura 1).



**Figura 1.** *Phrynosoma orbiculare* (adulto).

## ÁREA DE ESTUDIO

Se localiza al poniente del poblado de Tres Marías, perteneciente al municipio de Huitzilac, Morelos, dentro de los límites del Corredor Biológico Chichinautzin, a una altitud de 2,960 msnm, entre los paralelos 19° 3.2' 24'' y 19° 3.2' 14'' de latitud Norte y los meridianos 99° 15' 35'' y 99° 15.4' 67'' de longitud Oeste (Mapa 1).

El terreno es circular, el área aproximada es de 10,000m<sup>2</sup> y presenta tres zonas de vegetación en forma concéntrica: 1) en el centro una zona de cultivos, 2) rodeada por una franja de zacatonales (los pastizales son fuente de forraje para el ganado que es dejado en libertad en estas áreas) que a su vez es 3) circundada por una zona de encinares y algunos pinos.



**Mapa 1.** Localización del área de estudio

### Clima

El clima presente, según la clasificación de Köpen, modificada por García (1987), es el (C(w2)(W)(b`)), semifrío subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura

media anual entre 5 y 12 °C. La precipitación media anual va de los 1 000 a 1 500 mm<sup>3</sup>. (Taboada, en Contreras y Urbina, 1995).

### **Fisiografía**

El área de estudio se encuentra en la zona noroeste del estado de Morelos; en el municipio de Huitzilac, el cuál se encuentra en la provincia del Eje Neovolcánico, en la subprovincia de Lagos y Volcanes del Anáhuac.

### **Vegetación**

La vegetación está constituida por pastizales subalpinos, siendo zacatonos del género *Muhlenbergia sp.* los más abundantes y en menor cantidad *Festuca sp.*, y bosque de encino, con presencia de algunos pinos (Monroy y Taboada, 1990; López-Paniagua, 1990), pueden estar acompañados por otras plantas arbustivas, como *Senecio salignus* (jarilla verde) y *S. cinararioides* (jarilla blanca) y herbáceas, en su mayoría, de ciclo anual (Urzua-Vázquez, 2005; Fig. 2).

### **Suelo**

La unidad de suelo en el área de estudio es un Andosol con perfiles profundos, las capas superiores tienen espesores hasta de un metro con una coloración que va de pardo-oscuro a negro, la agregación estructural es débil y porosa que se destruye fácilmente (Urzua-Vázquez, 2005).



**Figura 2.** Vegetación del área de estudio.

## MÉTODOS

Fueron capturadas 45 lagartijas (19 hembras gestantes, 10 no gestantes y 16 machos), durante abril del 2006 a mayo del 2007.

### PERIODO DE ACTIVIDAD

Para analizar la distribución del periodo de actividad se utilizaron estimadores de densidad por kernel (gaussiano), con la ayuda del programa Stata 9.0 y utilizando la amplitud de banda óptima de Silverman. Todas las observaciones se realizaron entre las 0900 y 1400 hrs. El pico de actividad estuvo entre las 1000 y 1200 hrs. Se analizó el periodo de actividad en función del sexo, estado reproductor de las hembras y de la época del año.

Se registraron los siguientes datos: Número de ejemplar, longitud hocico-cloaca (LHC) en milímetros, peso en gramos ( $\pm 1$  gr.), fecha y hora de captura y estado reproductor.

### TERMORREGULACIÓN Y CALIDAD TÉRMICA DEL HÁBITAT

Tres tipos de datos fueron necesarios para comprender la descripción de la regulación de la temperatura: primero, la temperatura corporal en campo ( $t_b$ ); segundo, una distribución de las temperaturas operativas, ( $t_e$ ), estas temperaturas, son el producto de interacciones entre factores biofísicos y morfológicos que tienen influencia en la  $t_b$  de un ectotermo, representa el equilibrio de la temperatura de un objeto inanimado que se aproxima al animal de estudio en tamaño, forma y color; y tercero, una medida que represente la temperatura ideal “blanco” del intervalo de la  $t_b$  (temperatura corporal



preferida,  $t_{sel}$ ), la diferencia entre la  $t_b$  y la  $t_{sel}$  indica cómo los ectotermos logran exitosamente la  $t_b$  dentro del intervalo blanco.

### ***Temperatura corporal en campo.***

Se realizaron salidas mensuales a la localidad con una duración de dos días, de abril del 2006 a mayo del 2007, divididos en dos periodos: secas (octubre-abril) y lluvias (mayo-septiembre). Los muestreos fueron hechos alrededor del área de zacatonales (en estas zonas es posible localizar a los organismos), en el horario de actividad de la especie (de 9:00 a 13:00 hrs; Urzua-Vázquez, 2005).

Las temperaturas corporales de campo ( $t_b$ ) se evaluaron capturando organismos adultos (LHC  $\geq$  50 mm) con las manos (Casas-Andreu *et al.*, 1991). Posteriormente se obtuvo la temperatura corporal ( $\pm 1$  °C), con un termómetro de lectura rápida tipo Shultheis de 0/50 °C (Miller & Weber, Inc.), inmediatamente después de la captura (sin exceder un minuto posterior al tiempo de captura).

### ***Temperaturas operativas.***

Paralelamente al registro de las temperaturas corporales de las lagartijas, en cada una de las salidas de campo, se evaluó la eficiencia y precisión termorreguladora de los animales, así como la calidad térmica de su hábitat aplicando el protocolo propuesto por Hertz (1993). Las temperaturas operativas ( $t_e$ ) se midieron mediante el uso de modelos huecos de cobre con las dimensiones de las lagartijas de esta especie (Hertz, 1993).

Estos modelos generalmente proveen estimaciones precisas de las temperaturas operativas de los pequeños ectotermos que presentan una limitada capacidad fisiológica

para controlar sus tasas de intercambio de calor y mantener sus temperaturas corporales en equilibrio (Bakken, 1992). Los modelos, con un número de diez, fueron colocados aleatoriamente en los microhábitats que utilizan los animales durante dos días, la temperatura de éstos se registró en intervalos de 10 minutos a lo largo de todo el día a través de Data Logger Hobo H8 Onset Computer Corporation.

### ***Temperaturas corporales preferidas.***

Se colectaron los organismos adultos y fueron trasladados al laboratorio para ser sometidos a pruebas de selección de temperaturas. Las lagartijas fueron sometidas a varias pruebas para conocer su temperatura corporal preferida ( $t_{sel}$ ), fueron colocadas en un gradiente fototermal de 120 cm de longitud x 80 cm de ancho, que estuvo dividido en encierros de 8 cm cada uno. Cada extremo de éste presentó lámparas suspendidas a distintas alturas e intensidades, con el fin de reproducir un ambiente, con una suficiente heterogeneidad térmica (un extremo frío 20-25 °C y un extremo caliente 45-50 °C) que permitió a los organismos, seleccionar su temperatura corporal preferida.

Las lámparas se mantuvieron encendidas de las 9:00 a las 15:00 hrs que es el periodo de actividad de las lagartijas en condiciones naturales. El gradiente fue colocado en un cuarto con una temperatura ambiental estable ( $20\text{ °C} \pm 1$ ), y se permitió aclimatarse a los organismos por un periodo de dos horas, posteriormente les fue tomada su temperatura cloacal cada media hora durante un día. Las lagartijas fueron alimentadas con hormigas y se les proporcionó agua suficiente.

### **Índices de calidad térmica del hábitat y de termorregulación**

Se utilizó el procedimiento sugerido por Hertz *et al.* (1993), para evaluar la precisión y efectividad del desempeño termorregulador de los organismos y la calidad térmica del hábitat. Estos índices se calcularon de la siguiente manera:

El **índice de precisión termorreguladora** ( $d_b$ ) se obtiene del valor medio de todas las desviaciones absolutas de la temperatura corporal ( $t_b$ ) con respecto a la temperatura seleccionada ( $t_{sel}$ ). Cuando  $t_b$  se encuentra dentro o más cercana a  $t_{sel}$  el índice se aproxima a cero, este índice es una medida de la precisión de la termorregulación. Un bajo valor, representa una alta precisión termorreguladora de los organismos.

$$d_b = (t_{sel} - t_b)$$

El **índice de calidad térmica del hábitat** ( $d_e$ ) es una medida análoga al índice  $d_b$  que es usado para las temperaturas operativas ( $t_e$ ), este índice mide la calidad térmica del hábitat desde la perspectiva del organismo. Un valor bajo, significa una alta calidad térmica del hábitat.

$$d_e = (t_{sel} - t_e)$$

$E$  es el índice que mide la **efectividad en la regulación de la temperatura corporal** en los organismos, éste se obtiene mediante la división de  $d_b / d_e$  y la resta de este cociente a 1. Cuando los animales termorregulan efectiva y exitosamente  $d_b < d_e$  y el índice  $E$  puede acercarse a uno. Al contrario, cuando los animales no termorregulan  $d_b$  y  $d_e$  son similares. Cuando los organismos evaden activamente microclimas con temperaturas adecuadas entonces  $d_b > d_e$  resultando un valor negativo de  $E$ .

$$E = 1 - (d_b / d_e)$$

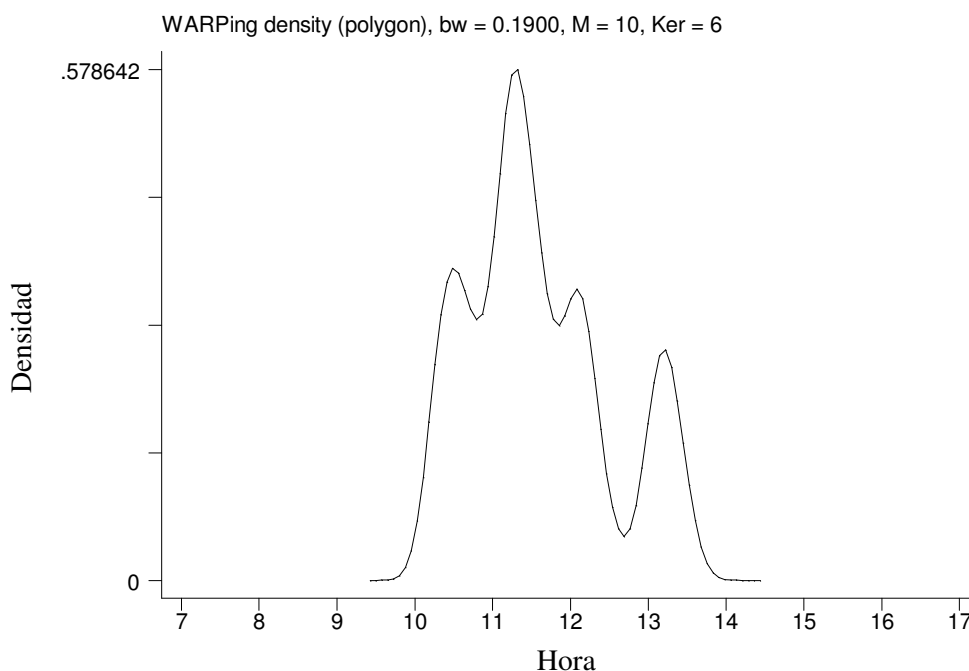
## ANÁLISIS

Para observar diferencias significativas en el periodo de actividad así como en los índices de efectividad termorreguladora, en función del sexo, estado reproductor y época del año, se aplicó un Análisis de Varianza y pruebas de *t – Student* con ayuda del programa Stata 9.0.

## RESULTADOS

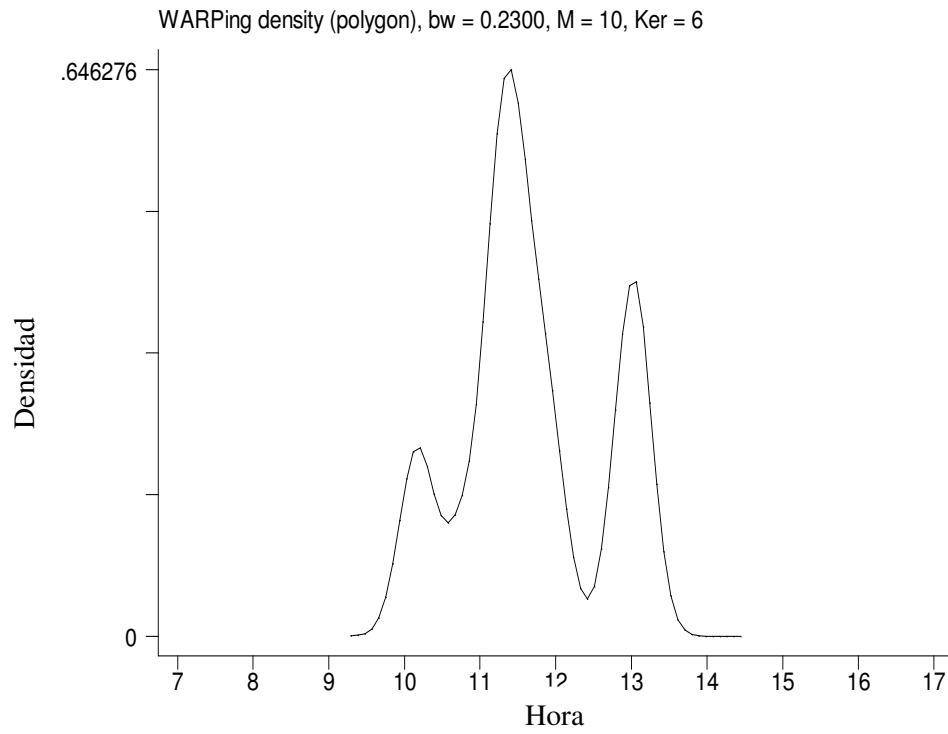
### PERIODO DE ACTIVIDAD

En la figura 1 se observan cuatro modas que corresponden a los cuatro picos de actividad de las lagartijas: el primero, se observa a las 1000 hrs; el segundo, que es el pico más alto, a las 1100 hrs, se observa una caída en la actividad de las lagartijas y un pico a las 1200 hrs y finalmente el último pico está entre las 1300 y 1400 hrs.

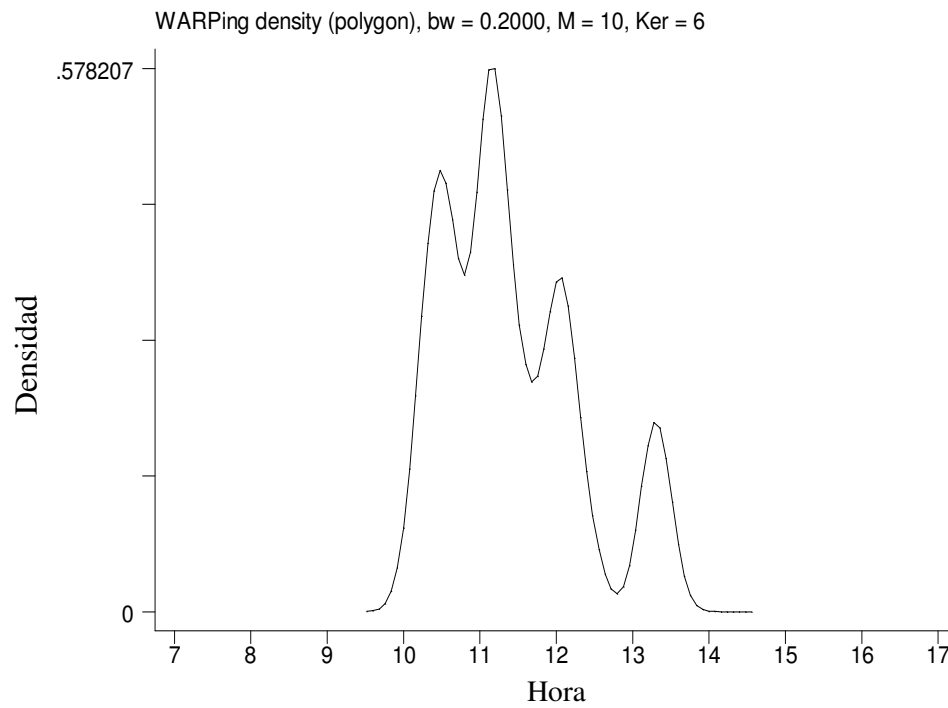


**Figura 1.** Periodo de actividad de *Phrynosoma orbiculare*.

La comparación de los periodos de actividad entre hembras y machos por medio de la prueba de *t*-student arrojó que no hubo diferencias entre ambos ( $t = 1.01$ ;  $P = 0.31$ ). El pico de actividad estuvo entre las 1100 y 1200 hrs (Figuras 2 y 3). La figura 2 presenta tres picos de actividad, el de menor tamaño se localiza a las 1000 hrs; entre las 1100 y 1200 hrs está el pico de mayor actividad de las lagartijas y posteriormente a las 1300 hrs se observa el último pico de actividad. La figura 3, presenta cuatro picos de actividad y el primer pico, revela actividad de un mayor número de organismos, a diferencia de la figura 2.

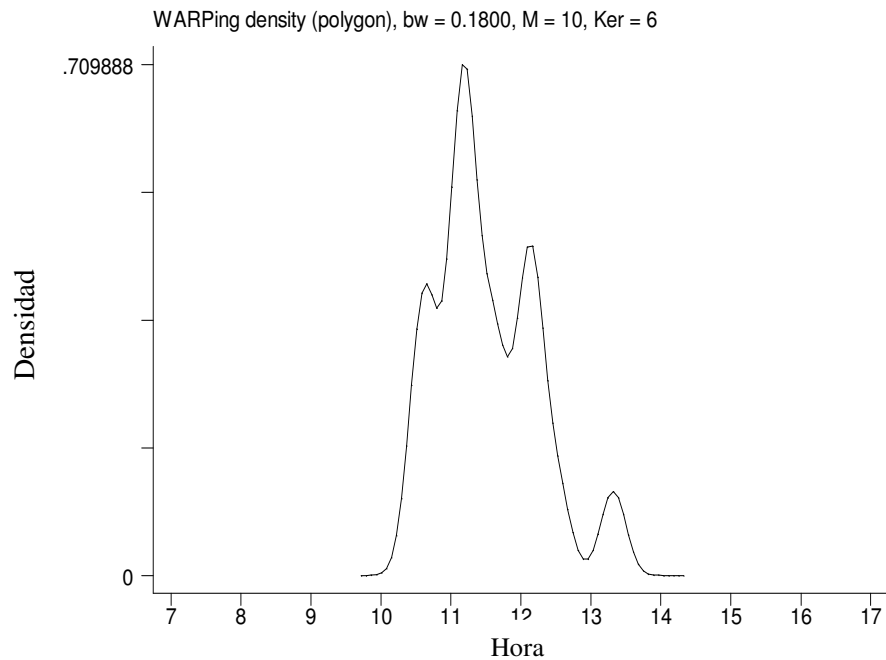


**Figura 2.** Periodo de actividad de machos de *Phrynosoma orbiculare*.

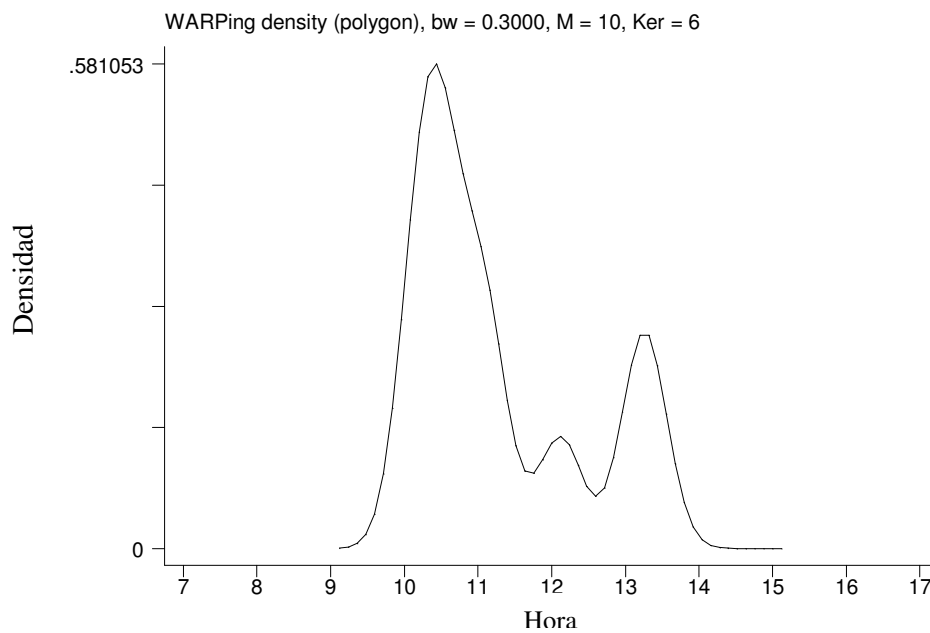


**Figura 3.** Periodo de actividad de hembras de *Phrynosoma orbiculare*.

Las hembras gestantes y no gestantes tuvieron periodos de actividad similares ( $t = 1.01$ ;  $P = 0.31$ ). El de las hembras gestantes (Figura 4) se comporta de manera similar al de la población general, esto es, presentan cuatro picos de actividad, con el pico más alto a las 1100 hrs.



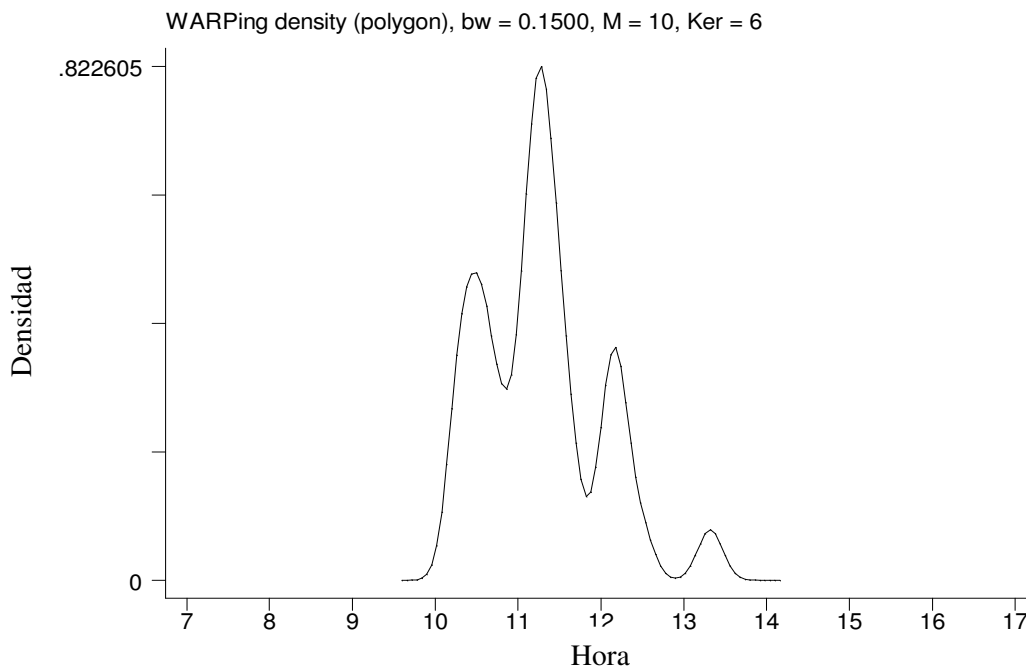
**Figura 4.** Periodo de actividad de hembras gestantes de *Phrynosoma orbiculare*.



**Figura 5.** Periodo de actividad de hembras no gestantes de *Phrynosoma orbiculare*.

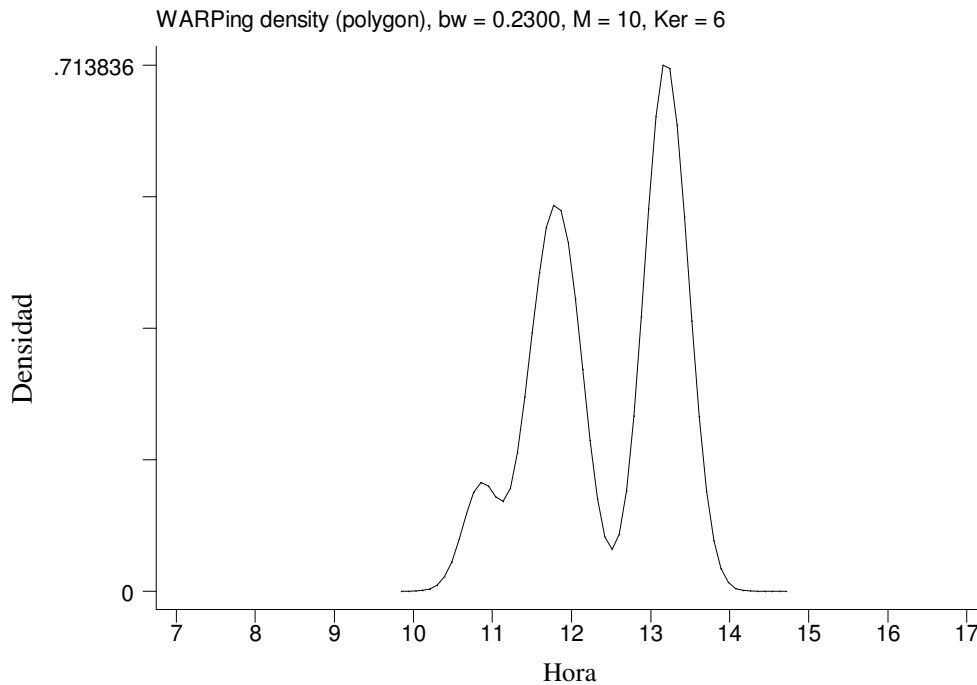
Las hembras no gestantes (Figura 5) presenta tres picos durante el periodo de actividad, el pico más alto es el primero, que se encuentra entre las 1000 y 1100 hrs, el segundo pico se presenta a las 1200 hrs y es el más pequeño, el último se observa entre las 1300 y 1400 hrs.

El periodo de actividad fue diferente entre la época de lluvias y de secas ( $t = -4.48$ ;  $P = 0.00$ ). En la época de secas las lagartijas presentan cuatro picos de actividad, el mayor se presenta entre las 1100 y 1200 hrs y el de menor actividad entre las 1300 y 1400 hrs (Figura 6). En la época de lluvias la menor actividad se presenta a las 1000, aumenta entre las 1100 y 1200 hrs y el pico más alto de actividad se observa entre las hrs 1300 y 1400 hrs (Figura 7).



**Figura 6.** Periodo de actividad de *Phrynosoma orbiculare* para la época de secas.





**Figura 7.** Periodo de actividad de *Phrynosoma orbiculare* para la época de lluvias.

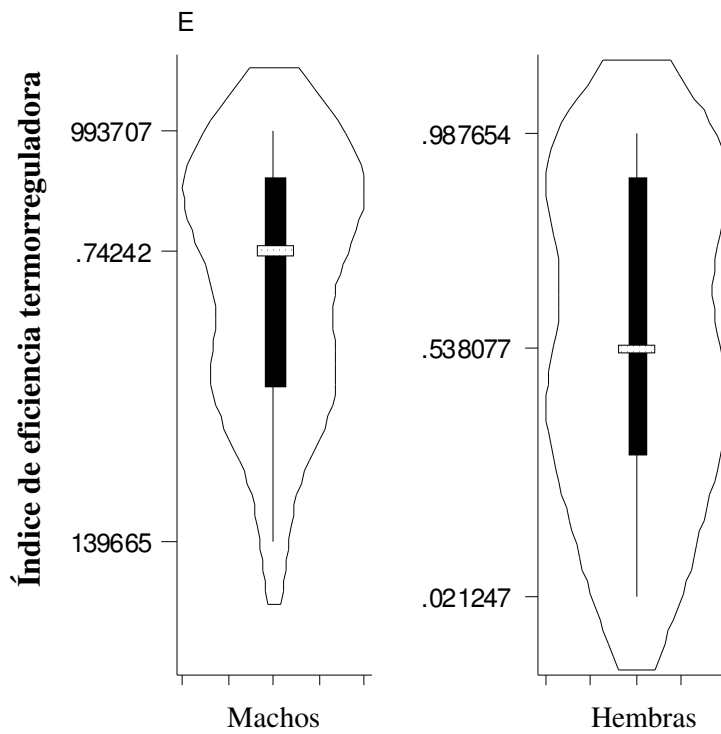
### TERMORREGULACIÓN Y CALIDAD TÉRMICA DEL HÁBITAT

La tabla 1, muestra un resumen del promedio, desviación estándar y valores mínimos y máximos de las temperaturas corporales ( $T_b$ ), operativas ( $T_e$ ) y preferidas ( $T_{sel}$ ), así como de los índices de precisión ( $d_b$ ), calidad térmica del hábitat ( $d_e$ ) y efectividad ( $E$ ) termorreguladora, en ella se aprecia que la población de *Phrynosoma orbiculare* es moderadamente precisa, hay una baja calidad del hábitat, por lo que, la efectividad termorreguladora es media.

La prueba de  $t$  - *Student* no reveló diferencias significativas intersexuales en el índice de efectividad termorreguladora ( $t = 1.39$ ;  $P = 0.17$ ; Figura 8), sin embargo, los machos tienen un índice de efectividad termorreguladora mayor que las hembras,  $E = 0.68$  y  $E = 0.55$  respectivamente.

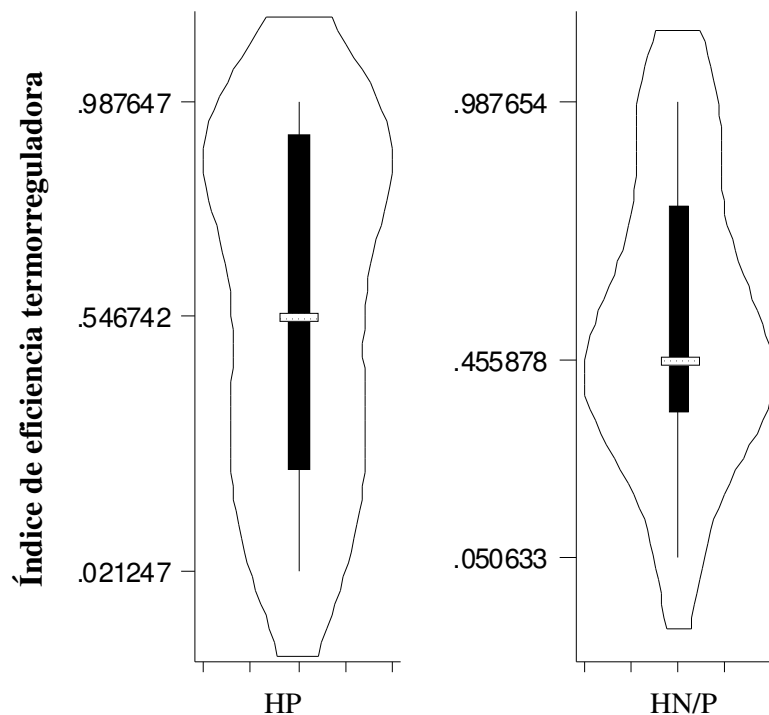
**Tabla 1.** Resumen datos de termorregulación de *P. orbiculare*.

Variable	Promedio	Desv. Est.	Min.	Máx.
$T_{sel}$	34.12	3.33	27.50	40.20
$T_b$	29.11	5.10	17.50	39.20
$T_e$	20.77	6.76	12.64	36.10
$d_b$	3.10	2.95	0.05	10.36
$d_e$	7.36	3.26	0.73	13.34
$E$	0.60	0.30	0.0212	0.99



**Figura 8.** Gráficos de violín (diagramas de caja de bigotes y estimadores de densidad por kernel) de la efectividad termorreguladora de *P. orbiculare* por sexos. Machos = 0.68; Hembras = 0.55.

*E* no presentó diferencias significativas en función del estado reproductor ( $t = 0.27$ ;  $P = 0.78$ ), en las temperaturas corporales preferidas tampoco se encontraron diferencias significativas ( $t = -0.07$ ;  $P = 0.93$ ). Las hembras no gestantes tienen temperaturas corporales preferidas de 33.92 °C en promedio y una  $E = 0.53$  y las hembras gestantes tienen temperaturas corporales preferidas de 33.81 °C en promedio y una  $E = 0.57$  (Figura 9).



**Figura 9.** Gráficos de violín (diagramas de caja de bigotes y estimadores de densidad por kernel) de *E* de *Phrynosoma orbiculare* en función del estado reproductor de las hembras. HP = 0.57; HN/P = 0.53.

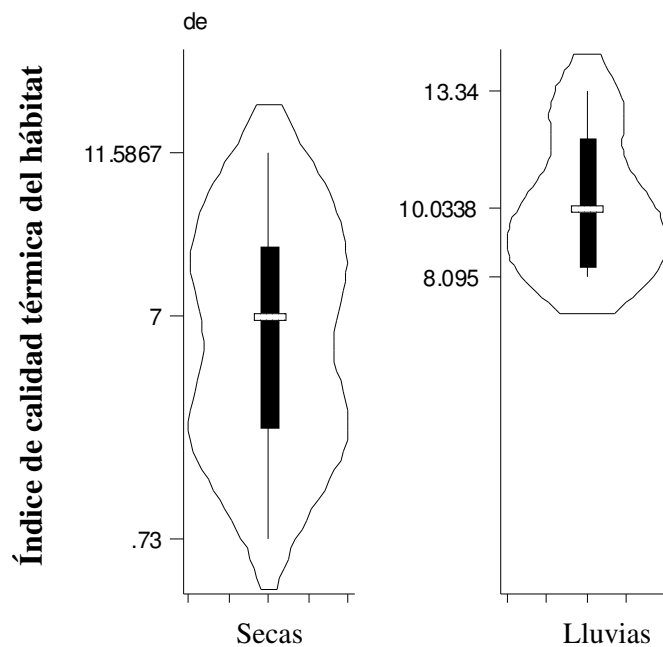
Las temperaturas operativas a lo largo de un año tuvieron un promedio de 23.19 °C, con un mínimo de 13.04 °C y un máximo de 46.2 °C y fueron registradas entre las 0900 y 1400 hrs. El mes más frío fue septiembre (19.0 °C) y el más caliente fue abril (41.13 °C), durante el invierno la temperatura promedio fue de 23.23 °C. Las temperaturas más altas se

registraron durante la primavera, después de las 1200 hrs. La temperatura del ambiente osciló entre los 40 °C al sol y 30 °C a la sombra. La tabla 2 muestra un resumen de las temperaturas registradas por hora durante el periodo de colecta.

**Tabla 2.** Resumen de temperaturas operativas ( $t_e$ ) de Tres Marías, Huitzilac, Morelos, de abril del 2006 a mayo del 2007 (°C).

Hora	PROM	DE
09:00-10:00	19.37	± 4.36
10:00-11:00	23.45	± 5.48
11:00-12:00	24.18	± 6.34
12:00-13:00	25.09	± 7.61
13:00-14:00	23.85	± 8.72

La calidad térmica del hábitat puede ser caracterizada de baja calidad ( $d_e = 7.36$ ), y se encontraron diferencias significativas entre periodos ( $t = -3.89$ ;  $P = 0.00$ ; Figura 10), en secas el  $d_e = 6.37$  y lluvias el  $d_e = 10.09$ .



**Figura 10.** Gráficos de violín (diagramas de caja de bigotes y estimadores de densidad por kernel) de la calidad térmica del hábitat por periodos. Secas = 6.37; Lluvias = 10.09.



## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### PERIODO DE ACTIVIDAD

*Phrynosoma orbiculare* presenta un periodo de actividad unimodal entre las 0900 y las 1400 hrs. Urzua Vázquez (2005) registró un periodo de cinco horas de actividad en el mismo horario en zonas de alta montaña. En contraste con lo que sucede con la especie cercana filogenéticamente que habita la región más norteña de la distribución, *P. douglassi*, que tiene un periodo de actividad de nueve horas, que va desde las 0900 a las 1800 hrs (Christian, 1998), es decir, se mantiene activa casi el doble de tiempo que *P. orbiculare*. Esta diferencia se debe quizás, a que *P. douglassi* presenta un periodo de hibernación prolongado y está activa 5 meses del año. Sin embargo, el ambiente le permite aprovechar la mayor parte del día para poder alimentarse y reproducirse. Lo cual es evidente en el periodo de gestación con una duración de dos a tres meses, previos a la hibernación (Goldberg, 1971). Por otra parte, *P. orbiculare* en la región estudiada disminuye notablemente su actividad en el invierno pero no hiberna (Urzua-Vázquez, 2005). Es tal vez debido a esta diferencia en periodos de actividad y disponibilidad térmica que el periodo de gestación se prolonga de ocho a nueve meses. Los embriones permanecen dentro del oviducto materno desde el verano tardío y los nacimientos ocurren cercanos a la primavera.

Una de las preguntas que surgen a partir del periodo de actividad es: ¿por qué el pico de actividad de las lagartijas se presenta cuando la temperatura del ambiente es de 24.18 °C si la  $t_{sel}$  de las lagartijas es de 34.12 °C? Es posible que antes de medio día, las temperaturas no sean adecuadas para comenzar la actividad de los organismos. Después de

las 1200 hrs, llega a los 40 °C al sol y 30 °C a la sombra. Posiblemente el estar expuestas al sol cuando la temperatura es tan alta podría ser perjudicial para los embriones en desarrollo y para algunas otras funciones fisiológicas (Bull, 1980; Vleck 1988). Sin embargo, a la sombra la temperatura es la adecuada y pueden continuar con algunas actividades sin tener que asolearse. Además el estar guarecidos puede considerarse como una ventaja, ya que no están expuestos a los depredadores.

El periodo de actividad de hembras y machos no presentan diferencias significativas, sin embargo, los picos de actividad de las lagartijas son diferentes. La mayor diferencia ocurre a las 1000 hrs, cuando las hembras presentan mayor actividad que los machos, y a las 1200 hrs, cuando un mayor número de machos están activos. La diferencia en el periodo de actividad puede ser una estrategia para evitar competencia de sitios de asoleo, o sitios de alimentación (Dunham *et al.*, 1989; Adolph y Porter, 1993, 1996).

La eficiencia en la termorregulación es otro factor que se ve influenciado por los periodos de actividad diferenciales entre sexos (Shine *et al.*, 1993; Dias y Rocha, 2004). Aunque no se muestran diferencias significativas en las *E* de machos y hembras, si se definió que las hembras termorregulan a diferentes horas y por periodos más prolongados, aunque la temperatura del ambiente no fue la adecuada. Con lo que se denota un mayor esfuerzo por parte de las hembras para termorregular, como se observa en la figura 9.

Por otra parte, los periodos de actividad de hembras gestantes y no gestantes no presentan diferencias significativas, sin embargo, el periodo de actividad no se comporta de la misma manera entre ambos grupos. Las hembras no gestantes están más activas durante las primeras tres horas del periodo de actividad.

## TERMORREGULACIÓN Y CALIDAD TÉRMICA DEL HÁBITAT

El índice de efectividad mide que tan hábiles son los organismos para mantener su temperatura corporal seleccionada, ya sea por comportamiento termorregulador o porque las condiciones del ambiente se los permiten (Hertz *et al.*, 1993). Las eficiencias térmicas entre machos y hembras no son significativas, sin embargo, los machos tienen un índice de efectividad termorreguladora mayor que las hembras.

La efectividad termorreguladora y las temperaturas corporales preferidas de hembras gestantes y no gestantes son similares en *Phrynosoma orbiculare*. Los cambios en las temperaturas asociados con el estado reproductor, han sido bien documentados entre algunas especies de lagartijas y serpientes (Daut y Andrews, 1993, incluyen referencias). Por ejemplo en el género *Sceloporus*, las hembras gestantes tienen temperaturas corporales menores que las no gestantes, debido al estrés térmico. Esta hipótesis plantea que las temperaturas corporales que presentan las hembras no gestantes (34-35 °C) pueden tener efectos perjudiciales sobre el desarrollo y crecimiento de los embriones y sobre la condición de los neonatos (Beuchat, 1986). Mathies y Andrews (1997) demostraron que hembras gestantes de *Sceloporus jarrovi* podrían mantener temperaturas corporales tan altas como las hembras no gestantes, sin embargo, eligen temperaturas corporales relativamente más bajas presumiblemente para evitar un decremento en la adecuación de las crías.

La hipótesis de la imposibilidad o impedimento térmico, explica las diferencias en la temperatura corporal entre hembras gestantes y no gestantes, argumenta que las temperaturas corporales bajas de las hembras gestantes son consecuencia del aumento de



peso causado por el desarrollo y crecimiento embrionario intrauterino (Shine, 1980). Esta condición les dificulta moverse en busca de sitios en donde tengan la posibilidad de lograr temperaturas corporales más elevadas (Shine, 1980; Braña, 1993), debido a que la temperatura corporal en lagartijas está principalmente determinada por la temperatura del sustrato y la temperatura del aire (Huey, 1991) y también por el tiempo que son capaces de mantener su temperatura corporal preferida.

En algunas especies del género *Sceloporus*, se registra un desempeño locomotor bajo en hembras gestantes, de esta manera la eficiencia es baja debido a que permanecen en sus refugios por periodos de tiempo prologados para evitar la depredación. Por ejemplo, hembras gestantes de *S. macdougalli* reducen hasta 50% su desempeño locomotor, al encontrarse impedidas para acceder a sitios en los cuales termorregular debido al aumento de peso, las lagartijas gestantes de esta especie no son capaces de seleccionar sus temperaturas corporales preferidas activamente en el campo y en consecuencia, presentaron baja precisión ( $d_b$ ) y efectividad ( $E$ ) termorreguladora (López-Alcaide, 2005).

*Phrynosoma douglassi* tampoco presenta diferencias significativas en las temperaturas corporales en campo y preferidas (Christian, 1998), lo que indica que las temperaturas corporales que prefieren las hembras no gestantes no provocan decremento en la adecuación de las crías. Lo anterior sugiere, que las hembras de *Phrynosoma orbiculare* están limitadas por el ambiente para alcanzar y mantener su temperatura corporal seleccionada (la calidad del hábitat es baja). Por lo tanto, a lo largo de todo el periodo de actividad un mayor número de hembras están activas, a diferencia de los machos, que se muestran más restringidos en el periodo de actividad. Por otra parte las hembras gestantes tienen límites más amplios que las no gestantes. Estas diferencias en comportamiento

denotan que la preñez tiene una mayor demanda de termorregulación (Shine y Harlow, 1993).

La calidad térmica del hábitat se define como la cantidad de sitios adecuados que un organismo ectotermo, puede encontrar en su ambiente, para conseguir su temperatura corporal preferida. El índice  $d_e$  propuesto por Hertz *et al.* (1993), permite evaluar la heterogeneidad ambiental desde la perspectiva de los organismos. Un hábitat con  $d_e = 0$  es térmicamente ideal, porque un animal puede encontrar siempre sitios disponibles adecuados para mantener su temperatura corporal preferida. En cambio, cuando el resultado del índice térmico presenta un valor alto, los sitios apropiados que ofrece el hábitat para que los animales alcancen su temperatura corporal preferida son escasos.

La calidad térmica del hábitat tiene un efecto significativo en el periodo de actividad y la termorregulación de *Phrynosoma orbiculare*. La calidad térmica del hábitat en el área de estudio, fue más homogénea durante la época de lluvias ( $d_e = 10.09$ ). En esta época inicia la gestación (a principios del verano), la lluvia provoca un descenso en la temperatura ambiental, lo que ocasiona que a las lagartijas les sea difícil encontrar sitios para asolearse y elevar su temperatura corporal (Andrews *et al.*, 1999).

Las primeras etapas de la gestación ocurren cuando la calidad térmica del hábitat es de baja calidad, en época de lluvias. Incluso el mes más frío se presenta en esta época (septiembre con 19 °C), así que las hembras gestantes no dispusieron de muchos sitios soleados en donde alcanzar su temperatura corporal preferida.

La temperatura del ambiente asciende hacia la etapa intermedia del periodo de gestación de *P. orbiculare* (hacia el invierno). Las crías nacen a principios de la primavera, durante la época de secas, que térmicamente fue más heterogénea que la época de lluvias.

El periodo de gestación de *P. orbiculare*, se lleva a cabo durante la época del año térmicamente más homogénea. En contraste con *P. douglasi*, cuyo periodo de gestación se presenta durante la época del año que térmicamente le confiere ventajas. Por lo que la hipótesis de la imposibilidad térmica explica un periodo de gestación prolongado en *P. orbiculare*, aunado al tiempo de actividad de las lagartijas (de cinco horas). Las crías nacen cuando las condiciones térmicas les confieren ventajas (a principios de la primavera). Se ha mostrado que las temperaturas de incubación en el oviducto, pueden tener una influencia en las características fenotípicas de las crías al salir del huevo, así que la termorregulación materna en lagartijas vivíparas podría influenciar la talla, la forma, el color, comportamiento y velocidades de crecimiento de las crías al nacer (Fox et al., 1961; Bull 1980; Beuchat, 1988; Packard, 1991; Shine y Harlow, 1993). Por ejemplo, se tiene registro de que la tasa de crecimiento durante los primeros meses después del nacimiento es alta. Urzua-Vázquez (2005) registró que crías que nacen durante la primavera alcanzan LHC de un organismo joven a finales del verano y principios del otoño, lo que sugiere que el factor que está limitando el nacimiento de las crías, es la temperatura.

La baja calidad térmica del hábitat, el tiempo de actividad de las lagartijas, así como las diferencias en las temperaturas corporales de hembras gestantes y no gestantes, tienen una influencia marcada en la biología de esta especie (i.e. periodo de gestación). Sin embargo, el estudio de *P. douglassii* sugiere (Christian, 1998), que las características de la

ecología térmica del clado *tapaja* son conservativas, sin embargo en *P. orbiculare* se encuentran moldeadas por el hábitat que están ocupando.

En el presente estudio se concluye que *Phrynosoma orbiculare* es efectivo termorregulando, a pesar de la baja calidad térmica del hábitat. Se sugiere que el clado *tapaja* es térmicamente conservativo. De esta manera, la calidad térmica del hábitat tiene influencia en el periodo de gestación, y provoca que se prolongue, por lo que se propone realizar otros estudios que resuelvan estas ideas.

## LITERATURA CITADA

- Adolph, S. C.** 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71(1): 315-327.
- Adolph, S. C.** y **W. P. Porter.** 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *Am. Nat.* 142: 273-295.
- Andrews, R. M.** 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology.* 23(6): 329-334.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y F. Rodríguez-Romero.** 1999. Field and select body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of herpetology.* 33(1): 93-100.
- Bauwens, D., A. M. Castilla, R. Van Damme y R. F. Verheyen.** 1990. Field body temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard, *Lacerta bedriagae*. *Journal of Herpetology.* 24: 88-91.
- Bauwens, D. P. E. Hertz y A. M. Castilla.** 1996. Thermoregulation in lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology.* 77(6): 1818-1830.
- Beuchat, C. A.** 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia* 1986(4): 971-979.
- Beuchat, C. A.** 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *J. therm. Biol.* 13: 135-142.
- Braña, F.** 1993 Shifts in body temperature and escape behavioral of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *OIKOS.* 66: 216-222.
- Bull, J. J.** 1980. Sex determination in reptiles. *Quart. Rev. Biol.* 55: 4-21.
- Burns, T. A.** 1970. Temperature of Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi* at high altitudes. *Herpetologica* 26: 9-16.

- Christian A. K.** 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *J. therm. Biol.* 23(6): 395-399.
- Davis, W. B.** 1953. A new horned lizard, genus *Phrynosoma*, from Mexico. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 66:27-30.
- Duman, A. E., B. W. Grant y K. L. Overall.** 1989. Interfaces between biophysical physiological ecology and the population ecology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiol. Zool.* 62: 335-355.
- Fox, W. C., C. Gordon y M. H. Fox.** 1961. Morphological effects of low temperatures during the embryonic development of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Zoologica.* 46: 57-71.
- Gadsden, H. y J. L. Estrada-Rodríguez.** 2007. Ecology of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* in the central Chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist* 52(4): 604-611.
- Goldberg, S.R.** 1971. Reproduction in the short-horned lizard *Phrynosoma douglassi* in Arizona. *Herpetologica*, 27(3): 311-314.
- Hertz, P. E.** 1981. Adaptation to altitude in two West Indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *J. Zool., Lond.* 195: 25-37.
- Hertz, P. E., R. B. Huey, y R. D. Stevenson.** 1993. Evaluating temperature regulation by Field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist*, 142(5): 796-818.
- Hertz, P. E. y R. B. Huey.** 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology.* 62: 515-521.
- Hodges, W. L.** 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *J. Evol. Biol.* 17: 1230-1237.

- Hodges, W. L. y K. R. Zamudio.** 2004. Horned lizard (*Phrynosoma*) phylogeny inferred from mitochondrial genes and morphological characters: understanding conflicts using multiple approaches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31: 961-971.
- Huey, R. B.** 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*. 137: 91-115.
- Leaché, A. D. y J. A. McGuire.** 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 39: 628–644
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger.** 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *Canadian Journal of Zoology*. 73: 2184-2191.
- Lobo, F., y R. Espinoza.** 1999. Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae) from northwestern Argentina: resolution of the purported reproductive bimodality of *Liolaemus alticolor*. *Copeia*. 1999: 122-140.
- López-Alcaide, S.** 2005. *Biología Térmica y Desempeño Locomotor en Tres Especies de Lacertilios Vivíparos del Grupo Sceloporus torquatus*. Tesis de Maestría. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Mathies, T., y R. M. Andrews.** 1995. Thermal and reproductive biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*, implications for the evolution of viviparity. *Oecologia*. 104: 101-111.
- Méndez de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews.** 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica*. 54(4): 521-532.

- Méndez de la Cruz F.** 2001. Viviparidad y partenogénesis en lagartijas. En Reproducción y manejo de Fauna Silvestre. Jaramillo J. T., J. I. L. Olivera y J. M. Velázquez. Universidad Autónoma Metropolitana. México D.F. Pp 234-249.
- Montanucci, R. R.** 1989. Maintenance and propagation of horned lizards (*Phrynosoma*) in captivity. *Bull. Chicago Herpetol. Soc.* 24: 229-238.
- Packard, G. C.** 1991. *Physiological and ecological importance of water to embryos of oviparous reptiles.* Deeming D. C., M. W. J. Ferguson (eds). En Egg incubation; its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge Univ. Press, Cambridge. Pp 213-228.
- Pianka, E. R. y L. J. Vitt.** 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity.* University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London. Pp. 32-38.
- Reeder, T.W. y R. R. Montanucci.** 2001. Phylogenetic analysis of the Horned Lizards (Phrynosomatidae: *Phrynosoma*): Evidence from mitochondrial AND and Morphology. *Copeia* 2001: 309-323.
- Sherbrooke, W. C.** 2003. *Introduction to horned lizards of North America.* University of California Press, Berkeley.
- Shine R.** 1980. "Cost" of reproduction in reptile. *Oecologia.* 46: 92-100.
- Shine, R.** 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. P. 605-694. *In: Biology of the Reptilia.* C. Gans and F. Billett (eds.). John Wiley and Sons. New York.
- Shine, R., y P. Harlow.** 1993. Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard. *Oecologia.* 96: 122-127.
- Shine, R., y R. Kearney.** 2001. Field studies of reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures? *Functional Ecology.* 15:282-288.



- Shine, R.** 2004. Does the viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperature? *Evolution* 58(8): 1809-1818.
- Sites, J. W., Jr., J. W. Archie, C. J. Cole y O. Flores-Villela.** 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 213: 1-110.
- Stata Corporation.** STATA for Windows 9.0. College Station; 2005.
- Taboada, S. M.** 1981. *Aportación al conocimiento frutícola con enfoque etnobotánico y ecológico en el Estado de Morelos.* Tesis Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas, UAEM, Cuernavaca, Morelos, México.
- Tinkle, D. W., y J. W. Gibbons.** 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 154: 1-55.
- Urzua-Vázquez, E.** 2005. Contribución a la Historia Natural de *Phrynosoma orbiculare alticola*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 45p.
- Vitt, L. J.** 1974. Body temperatures of high latitude reptiles. *Copeia*. 1974: 255-256.
- Vleck, D.** 1988. Embryo wáter economy, egg size and hatchling viability in the lizard *Sceloporus virgatus*. *Am. Zool.* 28: 87A.
- Zamudio, K. R. y G. Parra-Olea.** 2000. Reproductive Mode and Female Reproductive Cycles of Two Endemic Mexican Horned Lizards (*Phrynosoma taurus* and *Phrynosoma braconnieri*). *Copeia*, 2000(1):222-229.