



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Aspectos poblacionales y del ciclo de vida de
Phrynosoma orbiculare (Squamata
Phrynosomatidae) en tres diferentes hábitats del
Estado de México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

Nikolay Marievich Luna Kamyshev

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

2012





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Nikolay Marievich Luna Kamyshev

55387052

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

30201782-5

2. Datos del tutor

Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

3. Datos del sinodal 1

Presidente: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

4. Datos del sinodal 2

Vocal: M. en C. Oswaldo Núñez Castillo

5. Datos del sinodal 3

Suplente: Biol. Adriana Judith Xóchitl González Hernández

6. Datos del sinodal 4

Suplente: M. en C. Juana Margarita Garza Castro

7. Datos del trabajo escrito

Aspectos poblacionales y del ciclo de vida de *Phrynosoma orbiculare* (Squamata: *Phrynosomatidae*) en un bosque en tres diferentes hábitats en el Estado de México

54 pp.

(2012)

DEDICATORIA

Este trabajo se pudo realizar gracias a dos grandes personas que me dieron todas las posibilidades para crecer y desarrollarme en un medio de amor, ciencia y cultura. Dos grandes personas que dedicaron sus vidas a mejorar la vida de los demás. Dos grandes personas que cambiaron el rumbo de mi vida para siempre. Gracias mamá por tu interminable cariño y gracias papá por tus sabios consejos y tu formidable compañía.

Papa, gracias por todo el magnífico ser humano que fuiste, gracias por tu amor, por tu inteligencia. Algún día compartiremos la eternidad, te amo.

AGRADECIMIENTOS

Muchas gracias queridos amigos por apoyarme y siempre estar conmigo.

Zoia Nikolayevna Kamysheva Podisova, José Mario Luna Mercado, Adriana Judith Xóchitl González Hernández, Ángel Héctor Jiménez Pardo, Wuendoline Esmeralda Gómez Aguilar, Adán Lara Mejía, Carlos Enrique Chávez Solís, Efraín Chávez Solís, Guadalupe Villegas Bárcenas, Silvina Monge Rodríguez, Eleonor Cortés López, Yuriria Castañeda Sánchez, Blanca Mejía Alba, Juana Margarita Garza Castro, Rubén Fernández Ordoñez, Rafael Jiménez Sánchez, Roberto Arreola Ramos, Sofía Arellano Solís, Rafael Alcántara González.

Agradezco a mi director de tesis Dr. Víctor Hugo Reynoso por todo el apoyo que me ha dado y a los comentarios de mi comité tutorial Dr. José Jaime Zúñiga Vega, M. en C. Oswaldo Núñez Castillo, Biol. Adriana Judith Xóchitl González Hernández y M. en C. Juana Margarita Garza Castro que sin duda con sus comentarios han mejorado el escrito.

ÍNDICE	
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Historia de vida	2
Distribución y abundancia de las especies	3
Características demográficas de las poblaciones	4
Adaptaciones de las lagartijas al bosque templado	5
ANTECEDENTES	6
Morfología y características de <i>Phrynosoma orbiculare</i>	6
Especies del género <i>Phrynosoma</i> y su distribución	8
Historia natural de <i>Phrynosoma cornutum</i>	9
Dimorfismo sexual en <i>Phrynosoma cornutum</i>	9
Ciclos reproductivos de varias especies del género <i>Phrynosoma</i>	10
Morfología adaptada a la dieta y la distribución de algunas especies del genero <i>Phrynosoma</i> con respecto al recurso alimenticio	11
Selección del hábitat	12
Época de estivación registrada en el género	13
Conducta: respuesta defensiva	14
Problemas ecológicos	14
JUSTIFICACIÓN	15
OBJETIVOS GENERALES	15
Objetivos particulares	15
HIPÓTESIS	16
MÉTODO	16
Área de estudio	16
Muestreo	18
Análisis estadísticos	20
Análisis demográficos	20
RESULTADOS	22
Caracterización de los hábitats	22

<i>Distribución de P. orbiculare dentro del Pastizal 1</i>	22
<i>Distribución de P. orbiculare dentro del camino 1 (C1)</i>	23
<i>Distribución de P. orbiculare dentro del camino 2 (C2)</i>	23
<i>Seguimiento conductual de crías de Phrynosoma en el camino 1</i>	24
<i>Distribución de P. orbiculare dentro del Pastizal 2 (P2)</i>	25
<i>Distribución espacial de las clases de edad separadas por sexo</i>	26
Heterogeneidad espacial de las clases de edad de <i>Phrynosoma orbiculare</i>	27
<i>Recurso alimenticio: Abundancia relativa de artrópodos en C1, C2, P1, P2 y C.</i>	27
<i>Análisis de una muestra fecal de Phrynosoma orbiculare adulto</i>	28
<i>Relación entre las condiciones ambientales de cada sitio con las categorías de edad.</i>	29
Dinámica poblacional y estacionalidad	31
<i>Proporciones de sexos y edades en cada estación del año</i>	33
<i>Tamaño poblacional</i>	35
<i>Tasa de sobrevivencia</i>	35
Las interacciones entre las variables ambientales (Temperatura y humedad) con respecto a los hábitats	36
<i>Comparación entre humedad y temperatura entre el aire y suelo por estación del año</i>	39
DISCUSIÓN	40
Partición de hábitat de <i>phrynosoma orbiculare</i>	40
CONCLUSIONES	50
LITERATURA	51

RESUMEN

En este estudio se realizó un análisis de la población de la especie *Phrynosoma orbiculare* en el Estado de México en el municipio de Villa del Carbón en tres diferentes ambientes: pastizales, caminos abandonados y bosque de encino. El método consistió en la captura y recaptura de ejemplares, y el análisis de los atributos demográficos como son: Tamaño poblacional, tasa reproductiva y de migración, así como los hábitats más frecuentados por estas lagartijas, registrando la partición de hábitat entre las clases de edad. Se registró la temperatura y la humedad en la que se encontraba cada una de las lagartijas incluyendo además el tipo de vegetación presente en el sitio. Se caracterizaron las zonas de muestreo por su composición de especies vegetales, humedad y temperatura. Se realizó un seguimiento conductual y un análisis de una muestra fecal. A lo largo de un año de observación de estas poblaciones permitió poder registrar algunas de las etapas más importantes del ciclo de vida de esta especie en este sitio en particular como son: la estivación, la gestación y el periodo de nacimientos. Además, se demuestra que existe una heterogeneidad espacial entre clases de edad. Todos los parámetros analizados indican que esta especie se encuentra influenciada por la estacionalidad; sin embargo, los parámetros de distribución también responden a influencias del recurso alimenticio y necesidades particulares cada clase de edad. En este trabajo se muestran por primera vez la partición del hábitat y sus características que el *Phrynosoma orbiculare* ocupa y que sugieren la preservación de regiones similares para el mantenimiento de ésta y otras especies animales.

INTRODUCCIÓN

Estudiar la demografía y la historia de vida de *Phrynosoma orbiculare* es fundamental para describir su distribución y las relaciones que mantiene con el ambiente. El ciclo de vida de una especie engloba todas las adaptaciones que afectan el potencial individual para sobrevivir y dejar descendencia (Castañeda *et al.*, 2003). Éstas adaptaciones están estrechamente relacionadas con el medio ambiente, el cual está compuesto por elementos ambientales como el tiempo, la temperatura, la humedad, la precipitación, la estructura del sustrato, entre otros (Manzanilla y Pefaur, 2000). También están relacionadas con factores biológicos como los recursos naturales y las interacciones de las especies. En conjunto, estos dos factores dan origen al hábitat operativo de una o varias especies (Audesrik *et al.*, 2002).

Los factores abióticos determinan en gran medida la disponibilidad de los recursos (Krebs, 1985), los cuales a su vez promueven la supervivencia o probable extinción local de una población. En algunos ambientes, el recurso alimenticio es limitado ya que la época de abundancia es relativamente corta debido a la estacionalidad, lo que desencadena una gama de interacciones biológicas. Por ejemplo la competencia por los recursos que se manejan a niveles inter e intra-específicos son procesos que se ponen en marcha ante la escasez de recursos (Horlent *et al.*, 2003). La competencia intraespecífica es uno de los principales factores reguladores del tamaño poblacional y de distribución de las especies (Audesrik *et al.*, 2002). Esto se vuelve más evidente cuando varios consumidores con capacidades diferentes, luchan por un sólo recurso dentro de un sistema, y por lo que algunas especies pueden ser excluidas por la competencia de dicho recurso (principio de exclusión competitiva). La competencia interespecífica afecta de manera negativa al número poblacional o puede reflejarse en la reducción del crecimiento en la talla de los individuos (Manzanilla y Pefaur, 2000). También existen relaciones neutras o imperceptibles (Franco, 1990), que pueden llegar a reflejar diferentes niveles de coexistencia donde las especies involucradas explotan recursos distintos dentro de un mismo hábitat (Zug *et al.*, 2001). Así es como los hábitats al igual que los recursos que contienen son importantes factores divisibles entre las comunidades de la mayoría de animales, incluyendo a las comunidades de anfibios y reptiles (Audesrik *et al.*, 2002). Por lo tanto, la partición del hábitat es una estrategia donde integrantes de una misma población aprovechan distintos recursos del ambiente e incluso pueden estar separados temporalmente. Un ejemplo de esto último, es la

separación generacional (Franco, 1990), en el caso de algunos insectos, los adultos después de reproducirse y ovopositar mueren por lo que estas dos generaciones nunca interactúan. La partición de espacio geográfico puede darse entre clases de edades o de sexos, como es el caso de los cocodrilos, donde las crías después de eclosionar son trasladadas por su madre a guarderías en aguas poco profundas protegidas por vegetación y alejadas de sus congéneres adultos, ya que estos podrían depredarlos. Por otra parte, resulta evidente que estas guarderías tienen recursos explotables por las crías distintas a la dieta de los cocodrilos adultos (Antelo *et al.*, 2008). La talla y tipo de alimento es importante ya que la presa tiene que ser proporcional a la talla del hocico del depredador, por lo que un neonato se concentrará en cazar presas más pequeñas que las que cazan los adultos (Zug *et al.*, 2001; Menke, 2003). Esta condición delimita una partición del recurso alimenticio que disminuye la competencia intraespecífica. En una partición por alimento intercalado con una sucesión generacional y finalmente una separación espacial, los factores ambientales varían para cada clase de edad. Algunas especies de reptiles incluyendo algunas lagartijas, minimizan el efecto de la competencia inter e intraespecífica mediante la partición del hábitat.

Distribución y abundancia de las especies

La disposición de los recursos al igual que las condiciones involucradas con el desarrollo natural de una especie no se encuentran repartidas homogéneamente lo cual se ve reflejado en la distribución y la abundancia de los animales. Las especies generalistas ocupan varios tipos de hábitats y muestran pocas diferencias demográficas, correspondiendo a poca especificidad por las condiciones del micro sitio dentro de un hábitat particular por lo tanto, se sugiere que su distribución es más amplia y diversa. Por otra parte, los organismos especialistas se encuentran restringidos a un hábitat exclusivo, donde podrían incluso ser especialistas de un micro-hábitat particular dentro del mismo sitio de preferencia. Así, el desempeño (*performance*) demográfico de los especialistas puede verse más afectado por la estructura de microhábitats dentro del hábitat (Maliakal, 2003), por ejemplo, los organismos que tienen una dieta especializada sólo se encuentran en microhábitats que contienen a las presas que suelen ingerir (Zug *et al.*, 2001). Por ello, es esencial estudiar de manera detallada los factores demográficos que describen cuantitativamente la dinámica poblacional dependiente de la disponibilidad de recursos y las fluctuaciones estacionales.

Mediante el estudio de heterogeneidad espacial se puede probar que en el caso de *P. orbiculare* existe una estrategia de partición de hábitat a pesar de que tiene una distribución de población agrupada en torno a la existencia de una fuente de recursos localizada (Audesirk *et al.*, 2002). Es importante mencionar que *P. orbiculare* es un reptil especializado en su alimentación con hormigas (Uribe-Peña *et al.*, 1999) y tal especialización alimenticia lo hace un buen modelo para el estudio ecológico de comunidades.

Características demográficas de las poblaciones

Los estudios demográficos de ciertas especies suelen complicarse debido al desconocimiento de todos los elementos de su historia de vida. En el caso de *P. orbiculare* la historia de vida es incompleta ya que se desconoce cuánto llega a vivir en la naturaleza. Esto complica el análisis ya que se desconoce de forma precisa la edad de los organismos; sin embargo, la talla es un buen indicador para describir la edad. (Barbosa *et al.*, 2005) Es cierto que el crecimiento no sólo depende de la edad, también es resultado de la calidad de la dieta, la disposición del recurso, la eficacia para obtener el alimento, al igual que otras condiciones externas al organismo (Barbosa *et al.*, 2005).

Para analizar demográficamente a las poblaciones se mide la tasa de supervivencia, el tamaño poblacional, la proporción de sexos y la estructura de edades, la tasa de ganancia de individuos para la población por inmigraciones y nacimientos, la densidad absoluta y relativa, la ecología reproductiva, al igual que la tasa de crecimiento (Muñoz *et al.*, 2003). En muchas especies de reptiles, la historia de vida y las variaciones poblacionales se encuentran ligadas a la estacionalidad. Por ejemplo, los reptiles que habitan ambientes fuertemente estacionales como son las zonas montañosas o los ambientes templados, alojan organismos con adaptaciones completamente distintas que las especies que se distribuyen en ambientes no estacionales (zonas tropicales húmedas), ya que en este tipo de ambientes las condiciones climáticas son benéficas y homogéneas durante casi todo el año. Los ambientes con estacionalidad marcada o contrastante son considerados de recursos limitados a comparación de los trópicos. Muchas especies selváticas delimitan su inversión reproductiva y llevan a cabo más apareamientos con menor número de huevos, siendo cada uno de ellos de gran tamaño en cada nidada, gracias a la continua disponibilidad de recursos. Por lo que surge la pregunta sobre cómo se adaptaron las lagartijas en el bosque templado.

Adaptación de las lagartijas al bosque templado

En el bosque templado de pino-encino, algunas condiciones físicas del hábitat aunadas a la historia filogenética de los organismos, afectan a la estructura de las comunidades y consecuentemente determinan también la distribución y la abundancia de las especies (Menke, 2003). Ante estos cambios las lagartijas tuvieron que adaptarse y desarrollar una fuerte habilidad competitiva que les permite llevar a cabo sus ciclos vitales (Siliceo, 2007). Un ejemplo de esto es la lagartija *P. orbiculare*, ha desarrollado la viviparidad, una adaptación reproductiva benéfica en ambientes estresantes en zonas frías a gran altitud, y a periodos de sequía notablemente marcados (Lemos-Espinal, 2003). La retención de los huevos por parte de la hembra obedece a que en ambientes fríos, las condiciones climáticas impiden la incubación y el desarrollo de los embriones (García-Vázquez y Mendizabal-Beverido, 2008). Esto sugiere que a su vez existe una correlación positiva entre los ciclos reproductivos de una o diferentes especies con los cambios en las condiciones ambientales imperantes en los lugares montañosos (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009).

El uso del hábitat con fines reproductivos o de alimentación varía mucho durante las estaciones del año en los reptiles, al término de las temporadas de abundancia (Barrows, 2006), la optimización de las reservas energéticas para sobrevivir al invierno es de vital importancia, por lo tanto, algunas especies entran en estado de estivación (una fase de apatía o letargo similar a la hibernación, inducida por calor, sequedad y frío en las noches) (Vitt y Caldwell, 2009), durante este periodo las reservas energéticas se enfocan a la producción de huevos y en algunos casos a la gestación subterránea durante el invierno o durante temporadas muy calientes y secas (Urzua, 2008), mientras que en la primavera y el verano (época de lluvias) cuando el recurso alimenticio es abundante, las actividades de las lagartijas se enfocan en el parto, la reproducción (Uribe-Peña *et al.*, 1999) y la alimentación constante para reconstituir el desgaste energético del invierno y reiniciar su ciclo de vida. En verano cuando la población se incrementa por los nacimientos, la abundancia de las especies aumenta significativamente; sin embargo, los factores dependientes de la densidad ejercen un efecto de retroalimentación negativa en el tamaño de las poblaciones. Cuanto más crece una población habrá más factores que contrarrestan su crecimiento como la competencia por los recursos, las enfermedades y la depredación (Audesirk *et al.*, 2002).

Entre las historias de vida hay una gran variación debido al tamaño y metabolismo de cada especie. Es decir; las lagartijas pertenecientes a especies pequeñas tienen una madurez sexual temprana y tienen un ciclo de vida corto, mientras que las lagartijas de especies grandes, tienen ciclos de vida más largos, con tendencia a tener sólo una puesta anual y desarrollar una madurez sexual tardía. Aunado a esto, en las lagartijas se pueden diferenciar tres tipos de reproducción: a) especies ovíparas con una madurez sexual tardía con una sola nidada de gran tamaño por año; b) especies ovíparas con nidadas pequeñas y una madurez sexual precoz, con varios eventos reproductivos; y, c) especies vivíparas (Zug *et al.*, 2001).

ANTECEDENTES

Morfología y características de *Phrynosoma orbiculare*

El camaleón cornudo es una lagartija perteneciente a la familia Phrynosomatidae, con un cuerpo redondeado ligeramente robusto dorso-ventralmente aplanado, la cola corta y el hocico romo. Por su parecido con los sapos adquirió su nombre científico *Phrynosoma*, que en latín significa cuerpo de sapo. Presenta una hilera de escamas puntiagudas a lo largo del cuerpo y un par de protuberancias rugosas detrás de los ojos a modo de cuernos en la cabeza, que no son más que escamas espinosas modificadas. En campo llega a medir hasta 14 cm de longitud total (LT) y 5 cm de ancho (Fig. 9). Los poros femorales varían de 16 a 17 en cada lado y generalmente están en contacto con la parte media (Uribe-Peña *et al.*, 1999). Existe un leve dimorfismo sexual. Los machos poseen poros femorales mejor definidos y más distintivos, las medias de la longitud de la cola indican que en los machos son 11% ciento más largos que el de las hembras, y los machos poseen un abultamiento post-cloacal donde se encuentran los hemipenes retraídos (Fig. 1). En hembras el cráneo es 3% más amplio que el de los machos (Horowitz, 1955).



A



B



C

Figura 1. A) Abultamiento post-cloacal de un *Phrynosoma orbiculare* macho adulto. B) *Phrynosoma orbiculare* adulto de 140 mm hocico-cola, el más grande registrado en el sitio de estudio. C) *Phrynosoma orbiculare* neonato de 20 mm hocico-cola, el más pequeño registrado en el sitio de estudio. Fotografías originales del autor de la tesis.

Se alimentan principalmente de algunas especies de himenópteros (hormigas), pero complementan su dieta con isópteros (termitas), coleópteros (escarabajos) en especial los curculiónidos cuando estos son abundantes (Fig. 2), ortópteros (saltamontes) y dípteros (moscas) (Morey, 2000). Algunos estudios indican que la dieta de hormigas ayuda al *Phrynosoma* a sobrevivir, ya que este tiene la capacidad de aprovechar el ácido fórmico de sus presas para darse un sabor desagradable y de esta forma incomedible (García-Vásquez y Mendizabal-Beverido, 2008). También tiene la capacidad de cambiar sutilmente la coloración de su cuerpo, yendo desde tonos grisáceos hasta coloraciones claras e incluso rojizas dependiendo del color del sustrato en el que se encuentran. Son vivíparos pues producen de 14 a 37 embriones, mismos que son incubados en las entrañas de la hembra por un periodo de unos 45 a 55 días (Uribe-Peña *et al.*, 1999); sin embargo, García-Vásquez y Mendizabal-Beverido (2008) mencionan que la camada de *P. orbiculare* es de 19 crías.



Figura 2. Curculiónido, coleóptero más común en la dieta de los *Phrynosomas* adultos. Fotografía tomada por Francisco Alarcón.

Especies del género *Phrynosoma* y su distribución

El género *Phrynosoma* cuenta en total con 14 especies (Fig. 3) de las cuales ocho se distribuyen en Norte América, mientras que los seis restantes son especies que se encuentran repartidas en México y Guatemala (Fig. 4. A- B) (Pianka y Hodges, 1998).

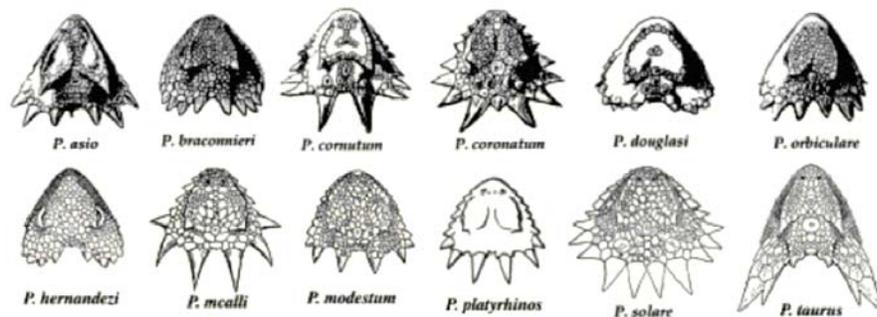


Figura 3. Diversidad de cráneos de las especies más representativas del género *Phrynosoma*. Mostrando una morfología única para cada especie. Ilustración de Pianka y Hodges (1998).

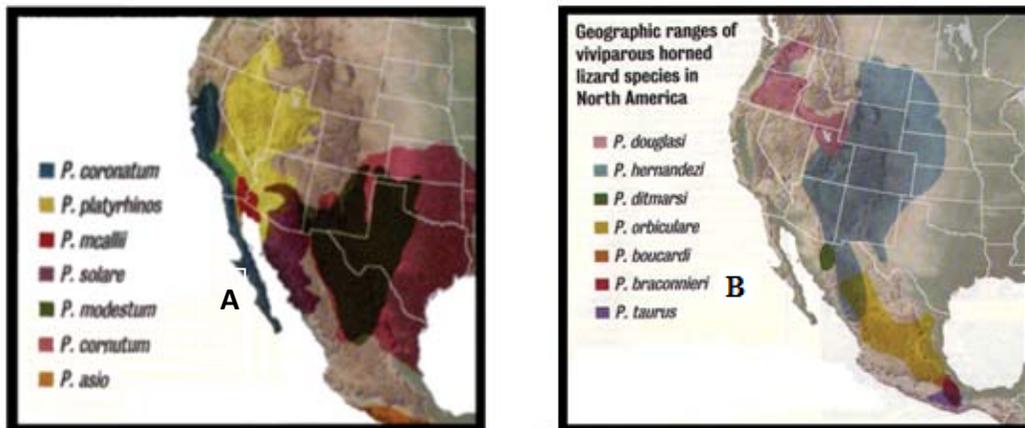


Figura 4. Distribución de las especies más representativas del género *Phrynosoma*. A) Distribución de especies ovíparas de *Phrynosomas* en la Republica Mexicana y Estados unidos. B) Distribución de especies vivíparas en América. Ilustración de Pianka y Hodges (1998).

Algunas de las especies pertenecientes al género *Phrynosoma* han sido poco estudiadas. Los trabajos existentes tratan la diagnosis y su taxonomía; por ejemplo, Horowitz (1955) describe las 5 subespecies de *P. orbiculare*, siendo éstas: *P. orbiculare bradti*, *P. orbiculare durangoensis*, *P. orbiculare cortezii*, *P. orbiculare orientale* y *P. orbiculare orbiculare* (Fig. 5).



**Figura 5. Coloración reticulada típica del abdomen de *Phrynosoma orbiculare orbiculare*.
Fotografía por el autor de la tesis.**

Phrynosoma orbiculare orbiculare (Horowitz, 1955). Es una subespecie endémica (Vázquez Díaz, 1993) que se distribuye en los bosques de pino-encino del Distrito Federal, Estado de México y Norte de Morelos en zonas montañosas de entre 1,300 a 4,350 m snm (García-Vázquez y Mendizabal-Beverido, 2008).

Historia de vida del *Phrynosoma cornutum*

En el trabajo de Montgomery y Machessy (2003) se describe la historia natural del *Phrynosoma cornutum* donde analizaron a 290 lagartijas. El tipo de vegetación que habitan son pastizales, praderas áridas y arbustos que carecen de hojarasca, tienen actividad diurna y en algunos casos bimodal. Forman poblaciones con una proporción de sexos (1M: 1.4H), el macho y la hembra más largos midieron 84.9 mm y 90.4 mm LHC respectivamente. Las épocas reproductivas se llevan a cabo en los meses de mayo y junio, mientras que el nacimiento y la salida de las madrigueras por parte de las crías suceden en los últimos días de agosto hasta mediados de septiembre.

Dimorfismo sexual en el género *Phrynosoma*

Montgomery y Mackessy (2003) describen la existencia de un leve dimorfismo sexual basado en parámetros morfométricos del ancho de la cabeza y la longitud de la cola, así como la evidencia

de poros femorales y el abultamiento post-cloacal de los hemipenes en machos de *Phrynosoma cornutum* (Fig. 6). Sherbrooke (1976) indica que los machos de *Phrynosoma cornutum* tienen dos escamas alargadas post-anales coincidiendo en dicha característica con muchas otras especies de la familia Phrynosomatidae.

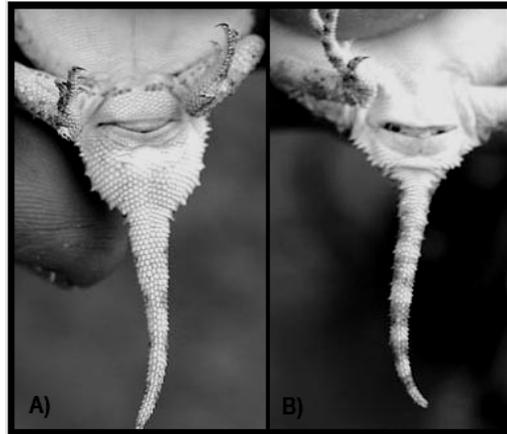


Figura 6. Sexado de *Phrynosoma cornutum*. A) Macho con abultamientos post-cloacales provocados por los hemipenes; B) Hembras con la cola delgada sin abultamientos de ningún tipo. Fotografía de Dr. James Dixon.

Ciclos reproductivos de varias especies del género *Phrynosoma*

Los períodos de gestación y eclosión de neonatos y los periodos reproductivos de *Phrynosoma braconnieri* y *P. taurus* (García-Vázquez y Mendizabal-Beverido, 2008), estas son especies vivíparas, el apareamiento se lleva a cabo en otoño e invierno, el desarrollo embrionario en ambas especies se lleva a cabo al final del otoño y principios de invierno, dándose el parto al principio de la primavera. Este ciclo reproductivo coincide con el ciclo de otras especies vivíparas (Woolrich-Piña *et al.*, 2005). La distribución de *P. braconnieri* y *P. taurus*, al igual que algunas descripciones de su entorno se pueden encontrar en la mayoría de los artículos descriptivos de la especie (Woolrich-Piña *et al.*, 2005 y Quintero Vázquez-Díaz, 2005). En contraste con las especies más sureñas los camaleones norteños *P. orbiculare* y *P. ditmarsii* que se ubican en ambientes elevados, presentan un ciclo de apareamiento en primavera con el nacimiento de las crías en verano. El ciclo reproductivo varía en función a su distribución geográfica (García-Vázquez y Mendizabal-Beverido, 2008). Por ejemplo, Zamudio y Parra (2000) analizan los ciclos reproductivos de las especies *P. braconnieri* y *P. taurus* comparándolas con el ciclo reproductivo de un *Phrynosoma* ovíparo y con el *Phrynosoma* cornudo enano (Fig. 7).

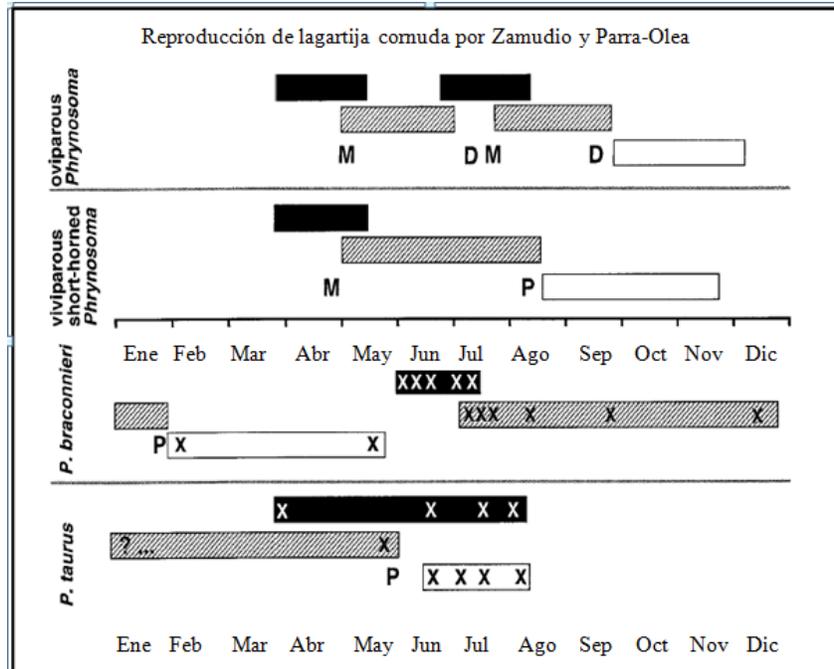


Figura 7. Comparación entre los ciclos reproductivos de diferentes especies del género *Phrynosoma*. Las barras negras representan la vitelogenesis, las barras rayadas la actividad del oviducto y las barras blancas representan la época post-parto, P: representa el parto, D: representa la puesta, M: representa la reproducción. X: representan los momentos donde se tomaron los datos en las barras de reproducción. Tomado de Zamudio y Parra (2000).

A su vez Montanucci (1989) menciona en su trabajo que la mayoría de los apareamientos de *P. ditmarsti* observados en cautiverio ocurrieron en otoño. Las hembras de esta especie retubieron el esperama acumulado de los machos durante invierno. En primavera las hembras ovulan permitiendo la fecundación. Sostiene que la embriogénesis se interrumpe durante el invierno hasta los meses de junio y julio donde ocurrieron los nacimientos. Las crías de esta especie desarrollan su madures sexual a los 13 meses de edad, siendo las hembras las primeras en aparearse, lo cual culmina con una nueva generación 24 meses después de la cópula.

Morfología adaptada a la dieta y la distribución de algunas especies del genero *Phrynosoma* con respecto al recurso alimenticio

Se han realizado estudios del tipo de alimentación en estas lagartijas. Todas las especies de *Phrynosoma* son mirmeecófagas. Algunos autores mencionan que los neonatos de *Phrynosoma douglasii* se alimentan casi exclusivamente de hormigas con una proporción del 89%, mientras que los adultos varían más su dieta la cual corresponde a un 72% de hormigas seguido por un

13% de piedritas o residuos y por último un 11% de artrópodos coleópteros, himenópteros, ortópteros, dípteros y arácnidos. Esto se debe al tamaño del depredador, de tal manera que un neonato o un juvenil se centrará más en presas potenciales de un tamaño proporcional al de su hocico (Lahti y Beck, 2008). De acuerdo con Montanucci (1989) hay especies de *Phrynosomas* más mirmeecófagas que otras debido a la morfología de la quijada y del músculo pterigoideo lateral. Sostiene que hay una relación directa entre la longitud de la hilera de dientes con respecto a la capacidad de apertura de la mandíbula y esto lo vincula con la especialización a la dieta. Pianka y Hodges (1998) mencionan otra adaptación a la dieta del género *Phrynosoma* y afirman que estas lagartijas desarrollan un estómago desproporcionadamente grande ya que las presas que suele ingerir son pequeñas y poco nutritivas, además de estar constituidas principalmente de quitina. De ahí que tengan la necesidad de almacenar un volumen muy amplio de alimento que representa casi del 13 % de su masa corporal.

McIntyre (2003) analizó la distribución y abundancia del *Phrynosoma cornutum* con respecto a la presencia de hormigas en dos pastizales, con diferente composición de especies de pasto. Encontró que la abundancia de hormigas cambia con respecto a los tipos de pastizal, mientras que la presencia del *Phrynosoma* se mantiene igual en los dos ambientes. También describió que los *P. cornutum* se encuentran muy próximos a las entradas de los hormigueros, lo que da una buena referencia de su distribución ya que es dependiente de la disponibilidad de este recurso alimenticio.

Selección del hábitat

Burrow *et al.* (2001) se centraron en analizar la selección del micrositio en *P. cornutum*, que se encuentra repartido en tres tipos de hábitat: suelo aflorado, vegetación herbácea y vegetación leñosa. Los suelos sin vegetación fueron utilizados por la mañana, con fines de termorregulación, mientras que los pastizales fueron usados como ambientes para forrajeo y perchar por las noches. La vegetación leñosa es aprovechada con mayor frecuencia por las tardes cuando el calor es insostenible en los caminos con afloramientos de suelo. García *et al.* (2005) sostiene que la heterogeneidad espacial y la estructura del hábitat influyen más a algunos grupos faunísticos que la presencia o ausencia de vegetación y ciertas especies vegetales. En *Phrynosoma mcalli* se encontró que los machos tienen un territorio más amplio que el de las hembras, por aspectos reproductivos y que en verano los territorios se encuentran muy cercanos uno del otro; los machos al

ser más activos aumentan las posibilidades de encontrar un mayor número de hembras (Wone y Beauchamp, 2003). Esto mismo ocurre con *Phrynosoma coronatum* donde los machos recorren 30 m por día mientras que las hembras 15 m (Morey, 2000). También se sugiere que el tamaño del territorio varía según la disponibilidad de su dieta especializada en hormigas segadoras y por razones de termorregulación. Además, se afirma que el tamaño de los territorios varía entre especies: *Phrynosoma mcalli*, *P. platyrhinos* y *P. cornutum* tienen territorios grandes, mientras *P. modestum* y *P. solare* mantienen territorios reducidos (Wone y Beauchamp, 2003) y (Baharav, 1975).

Época de estivación registrada en el género

Las lagartijas que habitan altitudes y latitudes donde los inviernos llegan a menos 0 °C recurren a la estivación, la cual puede durar gran parte del año (Mathies y Martin, 2008). Grant y Doherty (2009) mencionaron que los *Phrynosoma mcallii* estivan enterrados en madrigueras (Fig.8) y así permanecen inmóviles durante todo el invierno; sin embargo, algunas lagartijas interrumpen su letargo y cambian de madriguera, mientras que algunos *Phrynosomas* sobre todo los juveniles nunca estivan. Wone y Beauchamp (2003) sugieren que los juveniles y crías culminan el periodo de estivación antes que los adultos para evitar la competencia. En su estudio de radio telemetría con *Phrynosoma mcallii*, muestran que hay una gran pérdida de organismos debido a la estivación en una proporción de 6 lagartijas recapturadas de 69 que no vuelven a recapturarse. La baja recaptura es explicada por mortalidad, por depredación, por razones desconocidas, pérdida de radiotransmisores o pérdida de señal. Los niveles de actividad en verano declinan con temperaturas mayores de 40 °C enterrándose en madrigueras (Morey, 2000). Estas lagartijas acumulan reservas energéticas para sobrellevar la estivación.



Figura 8. *Phrynosoma cornutum* enterrándose en la arena, una estrategia que le permite termo regular y mimetizarse http://rolfnussbaumer.photoshelter.com/gallery-image/SouthTexas/G0000hKviudxaRRc/I0000_gh4j_WrO1E

Conducta: respuesta defensiva

El *Phrynosoma cornutum* se defiende contra algunos depredadores desplegando tres estrategias específicas. Contra serpientes venenosas como son los crótalos la respuesta inmediata fue la huida, mientras que con algunas aves (Pianka y Hodges, 1998) y culebras no venenosas como la chirrionera, la respuesta fue arquear e inflar el cuerpo para evitar ser tragado al parecer más grande y feroz (Fig. 9). La tercera respuesta contra perros, zorros y coyotes es la expulsión de sangre por los ojos ocasionada por el aumento de la presión sanguínea craneal y la consecuente ruptura de unos vasos sanguíneos ubicados en los senos orbitales. La sangre posee un componente químico, como puede ser el ácido fórmico, proveniente de su dieta especializada, lo que origina un arma química eficiente y una buena estrategia para asustar o repeler a sus depredadores (Sherbrooke, 2008).



Figura 9. *Phrynosoma orbiculare* en posición defensiva inflando el cuerpo para aparentar mayor volumen.

Foto del autor de la tesis.

Problemas ecológicos

En la actualidad *P. orbiculare* se distribuye en áreas fragmentadas de bosque y praderas que son constantemente alteradas por la tala clandestina, el pastoreo y la invasión humana. El alto grado de alteración del ambiente natural es uno de los principales factores de la reducción o incluso la desaparición de esta lagartija (Castro-Franco y Bustos Zagal, 2003). El cambio climático también es uno de los fenómenos que puede afectar de manera directa a estas poblaciones de camaleones alterando sus ciclos biológicos.

Las poblaciones de *Phrynosomas* de este estudio se distribuyen en una zona que no se encuentra protegida, y que aún conserva algunas zonas no alteradas debido a que forman parte de un fraccionamiento que no había podido vender sus terrenos por problemas administrativos.

Algunas zonas contienen una estructura faunística y florística autóctona bien conservada desde hace 40 años, a partir la construcción del fraccionamiento. Sin embargo en la actualidad, muchos terrenos del fraccionamiento ya empiezan a ser poblados.

JUSTIFICACIÓN

El *Phrynosoma orbiculare* es una lagartija poco estudiada, y no se conoce gran parte de su biología. Este organismo aparece en la NOM-059-SEMARNAT-2010, como especie endémica y amenazada (Altamirano-Álvarez *et al.*, 2006), debido a la fuerte modificación de su hábitat y por ser frecuentemente capturada para ser comercializada como mascota causando su inminente muerte, ya que reaccionan negativamente al cautiverio (Pianka y Hodges, 1998). No se conocen todos los factores que ponen en peligro a esta especie en el sitio estudiado. Este organismo tiene muchas adaptaciones interesantes que le han permitido sobrevivir en el ambiente modificado que habita a pesar de la paulatina degradación de su medio. *P. orbiculare* es una lagartija tolerante a ambientes perturbados pero necesita algunas condiciones fundamentales para completar su ciclo de vida.

OBJETIVOS GENERALES

- a) Conocer la variación en la distribución de las clases de edades de una población de *P. orbiculare* en diferentes ambientes de un bosque de encino y pino a lo largo del año.
- b) Conocer las variables y cómo influyen en la supervivencia de esta especie dentro de un área de bosque fragmentado.

Objetivos particulares

- a) Caracterizar los ambientes donde se distribuye el *Phrynosoma orbiculare* en Villa del Carbón.
- b) Describir la variación de temperatura y humedad de cada ambiente para cada estación del año a nivel de suelo y a su vez compararlas con parámetros regionales.
- d) Conocer el número poblacional.
- c) Delimitar la época de estivación, gestación y nacimientos, las proporciones de sexo y de edades para *P. orbiculare* en la zona de estudio.

HIPÓTESIS

Si la estructura de edades de *Phrynosoma orbiculare* se encuentra distribuida de manera heterogenea entre ambientes particulares; habrá una partición del hábitat entre los individuos por clase de edad y mostrarían una relación directa con los recursos alimenticios y las condiciones ambientales para el desarrollo normal de sus ciclos de vida.

Debido a que *Phrynosoma orbiculare* es una especie que se distribuyen en un ambiente templado con una estacionalidad fuertemente marcada, en un ambiente altitudinalmente elevado, desarrolló la capacidad de estivar en sequía, la viviparidad para permitir el desarrollo de sus embriones en un ambiente frío y la forma dorso ventralmente aplanada con capacidad de cambiar de color para poder termorregular. Por lo tanto se espera que las variables de humedad y de temperatura tengan una marcada influencia similar en la presencia o ausencia de estas lagartijas a lo largo del año.

MÉTODO

Área de estudio

El estudio se realizó en una fracción de 79,440 m² de cerro bosque templado de encino en el municipio Villa del Carbón en el Estado de México (N 19° 44'; W 99° 28', 2,600 m. snm), localizado a 80 km al noroeste de la ciudad de México (Fig. 10). Colinda al norte con el estado de Hidalgo y Jilotepec, al sur con los municipios de Jiquipilco y Villa Nicolás Romero, al este con el estado de Hidalgo y el municipio de Tepozotlán y al oeste con el municipio de Chapa de Mota. El cerro de la Bufa es la parte más alta de la región y se sitúa a 3,600 m snm, y la parte más baja es en la presa Taxhimay a 2,300 m snm. (INEGI. 1996).

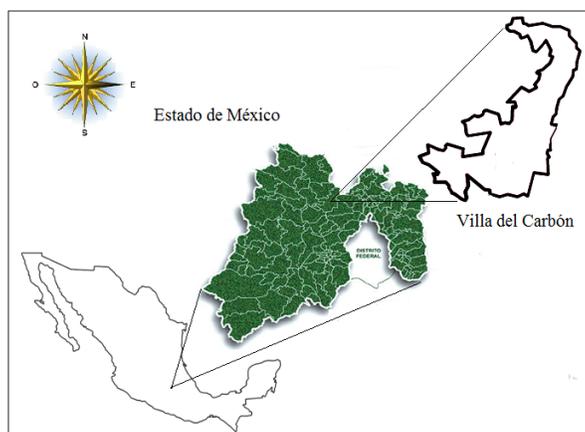


Figura 10. Mapa del municipio de Villa del Carbón, ubicado al Norte del Estado de México.

El 17 de mayo del 2008 se realizó un muestreo prospectivo en un fragmento de bosque de encino y pino, dentro del fraccionamiento Villas del Río a 4 km al Noreste del pueblo Villa del Carbón. Los sitios con mayor número de avistamientos de camaleones fueron escogidos para realizar el censo en la zona. Se escogieron cinco áreas de tamaños equivalentes (Fig. 11): a) Dos caminos (C1 y C2) sin pendiente, con vegetación ruderal, afloramientos de roca sedimentarias, rocas y arena; b) dos pastizales (P1 y P2) sin pendiente, uno con pastos y arbustos el otro sólo con pasto; y, c) un control (C) en el bosque de encino y pino con matorrales y una pendiente de 30° (INEGI, 1996) donde *P. orbiculare* se considera raro (Vázquez-Díaz y Quintero-Díaz, 2005).

Cuadro 1. Coordenadas y altitudes de los 5 sitios muestreados.

Sitios	Altitud (m. snm)
Camino 1 (C1)	2,405
Pastizal 1 (P1)	
Camino 2 (C2)	2,348
Pastizal 2 (P2)	
Control (C)	2,385

Cada sitio tenía una forma particular, desde las áreas longitudinales de los caminos a las rectangulares de los pastizales mostrando diferencias no significativas en sus áreas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Dimensiones de los sitios muestreados y el área total estudiada.

Sitios	Área (m²)
Ca 1	4666.6
Pa 1	4581.75
Ca 2	4476
Pa 2	4000
C	4551
Total	22,275.35

Incidencia solar en la zona

En la figura 11, se muestra al cerro donde se realizó el estudio, este se encuentra dividido longitudinalmente de sur a norte por una línea divisoria formando la sección oriente (A) y la sección poniente (B). La zona A es alumbrada por el sol desde las 7:00 a.m. hasta las 17:30

aproximadamente (cerca de 11 horas de luz) mientras que la zona B permanece la mayor parte del día a la sombra, recibiendo únicamente 3 horas de luz directa como máximo. Los camaleones solamente se distribuyeron en la zona A donde se escogieron los sitios para llevar a cabo el estudio. La zona B se caracteriza por mantener un bosque denso de *Quercus laela liebm* de dosel cerrado, mientras que a la zona A la definen manchones de bosque intercalados con áreas abiertas con pastizales, caminos y amplias zonas arbustivas de *Quercus crassipes*.



Figura 11. Fotografías satelitales de Google Earth que muestra la ubicación de la zona total muestreada con sus diferentes tiempos de incidencia solar. La zona A se mantiene alumbrada desde las 6:45 am, 11 horas aproximadamente del día mientras que la zona B es alumbrado a partir de las 5:30 pm hasta las 6:30

Muestreo

El muestreo se realizó del 30 de agosto del 2008 al 27 de junio del 2009. Se efectuaron 14 muestreos durante los cuales se capturaron 119 organismos en total y 18 recapturas. Las cinco áreas fueron monitoreadas dos veces al mes, completando en 24 horas hombre por cada sitio. Para cada sitio, se destinó una hora de muestreo por salida donde se utilizó el método de búsqueda activa (Lemos-Espinal *et al.*, 2003) para muestrear a los camaleones (Manzanilla y Péfaur, 2000). Cada organismo capturado fue marcado con una o dos chaquiras de colores sujetas a la cola con hilo de nylon mediante una pequeña perforación indicando un número de serie. Las lagartijas fueron medidas tomando las dimensiones hocico-cola y hocico- cloaca con un vernier y sexados mediante la observación del abultamiento cloacal. Así mismo, se registró la temperatura (°C) y el porcentaje de humedad en el entorno de cada lagartija a nivel del suelo

mediante un termo-higrómetro. Además se obtuvieron las temperaturas y humedades regionales en las oficinas de CONAGUA de la estación meteorológica automatizada de Taxhimay ubicada a 6 kilómetros de la localidad, con el fin de comparar y corroborar las variaciones de humedad y temperatura en las localidades y en la región. La altitud fue medida con un GPS Garmin, mientras que los datos de la cobertura vegetal en la cual se encontraban los organismos capturados fueron obtenidos en porcentaje de suelo cubierto en 1 m². Posteriormente los camaleones fueron liberados sin daño alguno en el mismo sitio donde fueron atrapados (Manzanilla y Péfaur, 2000). Más adelante, en los subsecuentes monitoreos los individuos marcados se registraron siguiendo el método de captura- recaptura (Lemos *et al.*, 2005).

Al ignorar la edad que llegan a alcanzar estas lagartijas en campo se desconocía la edad exacta de los camaleones muestreados en este estudio, por ello se tuvieron que definir los rangos de edad basados en la talla de cada uno de los organismos muestreados mediante la distribución de frecuencias para datos agrupados en intervalos. Se eligieron tres rangos de edad, crías, juveniles y adultos por ser las etapas del desarrollo más evidentes. Los individuos colectados que midieron entre 27 mm y 52.3 mm fueron considerados crías. Los individuos con tallas entre los 56 mm y 97 mm representaron a la población de los juveniles, mientras que los organismos que midieron entre los 100 mm hasta los 142 mm fueron considerados adultos.

Se catalogaron los sitios como localidades con pendiente o sin pendiente y la abundancia de insectos se calculó muestreando cada zona mediante la captura activa y con redes de golpeo. La duración de la iluminación solar fue resaltada en fotografías aéreas obtenidas del Google Earth y manipuladas con Adobe Photoshop CS5.

Se realizó un seguimiento conductual de cuatro crías para conocer que tan móviles son observando la distancia que recorrieron entre las 10:00 am hasta las 6:00 pm. Además se analizó el contenido de una excreta de un *Phrynosoma* macho adulto colectado en el Pa 2. Los artrópodos encontrados en la excreta fueron identificados hasta orden y en algunos casos hasta género, mismos que fueron fotografiados mediante una cámara digital y un microscopio estereoscópico.

Análisis estadísticos

La partición de hábitat se demostró mediante un análisis de la distribución de las categorías de edades mediante una prueba de independencia de ji cuadrada. Las variaciones anuales de

temperaturas y humedades atmosféricas y de suelo fueron promediadas para cada estación del año. Se realizaron análisis de correspondencias simples con la finalidad de apreciar de manera gráfica el nivel de interacción que existe entre los elementos de dos o más variables independientes. De esta manera, las variables de cada uno de los sitios estudiados fueron analizadas para corroborar que tan fuerte era su relación e impacto sobre la biología del camaleón. Se relacionaron los niveles de humedad y temperatura a nivel de suelo, tipo de vegetación, presencia o ausencia de organismos, las cinco localidades, sexo, edad con el programa estadístico R versión 2.11.1 dentro del cual se activó el sub-programa Vegan. El análisis de correspondencias es una técnica estadística que se aplica en tablas de contingencia mediante un diagrama cartesiano basado en la asociación de las variables analizadas. En dicho gráfico se representan conjuntamente las distintas modalidades de la tabla de contingencia, de forma que la proximidad entre los puntos representados muestra el nivel de asociación entre dichas modalidades.

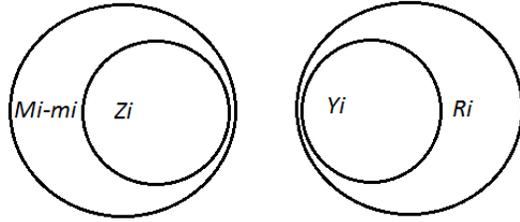
Análisis demográficos

El análisis demográfico se realizó según el método de Jolly (1968) que a su vez modifica la fórmula original de Petersen. Este método no sólo se restringe al uso de datos del día del muestreo y al día posterior del muestreo, sino que integra todos los eventos que contiene el muestreo (Cuadro 3), con lo cual se obtuvo el tamaño poblacional, la tasa de sobrevivencia y la tasa de ganancia de individuos para la población (Lemos *et al.*, 2005).

Cuadro 3. En método de Jolly analiza las relaciones que hay entre los muestreos a lo largo del tiempo manejando así tres tiempos diferentes dentro del mismo estudio: Días anteriores al muestreo (pasado), el día en el que se realiza el muestreo (presente) y días posteriores al día del muestreo (futuro).

<i>Día i -1</i>	<i>Día i</i>	<i>Día i +1</i>
Días anteriores al muestreo.	Día en el que se realizó el muestreo.	Días posteriores al muestreo.

La población muestreada se conforma por dos conjuntos ($Mi-mi$ y Ri) que a su vez contienen un subconjunto (Zi y Yi) respectivamente.



De tal manera:

$Mi-mi$ = Los animales capturados antes del día i , no recapturados el día i y pero con vida.

Zi = Todos aquellos animales marcados antes del día, que no fueron encontrados el día i , pero que fueron recapturados días posteriores.

Ri = Animales marcados y liberados el día i .

Yi = Todos los animales recapturados con marca del día i .

Obteniendo los valores de $Mi-mi$, Zi , Ri , Yi para cada día de muestreo, se pueden despejar los valores de la siguiente fórmula.

$$\frac{zi}{Mi-mi} = \frac{yi}{ri}$$

Al despejar el número de animales capturados antes del día i (Mi) se obtiene la siguiente fórmula.

$$Mi = \frac{zi ri}{yi} + mi$$

Al obtener los valores de Mi para cada día de muestreo, se pueden calcular los parámetros demográficos requeridos en este estudio. Para calcular el tamaño poblacional Ni se utilizó la fórmula (Lemos *et al.*, 2005).

$$Ni = \frac{Mi (ni + 1)}{mi + 1}$$

La tasa de sobrevivencia con:

$$Si = \frac{M_{i+1}}{Mi + ri - mi}$$

Los errores estándar (EE) de Ni y Si son los siguientes:

$$EE_{Ni} = \sqrt{N_i(N_i - n_i) \left\{ \frac{M_i + r_i - m_i}{M_i} \left(\frac{1}{y_i} - \frac{1}{r_i} \right) + \frac{1}{m_i} - \frac{1}{n_i} \right\}}$$

$$EE_{Si} = S_i \left\{ \frac{(M_{i+1} - m_{i+1})(M_{i+1} - m_{i+1} + r_{i+1})}{M_{i+1}^2} \left(\frac{1}{y_{i+1}} - \frac{1}{r_{i+1}} \right) + \frac{M_i - m_i}{M_i + r_i - m_i} \left(\frac{1}{y_i} - \frac{1}{r_i} \right) \right\}^{1/2}$$

RESULTADOS

Caracterización de los hábitats

Distribución de P. orbiculare dentro del Pastizal 1

Este sitio se encuentra en la cima del cerro. La mayoría de las lagartijas en este sitio fueron adultos y su distribución está representada con puntos naranjas (Fig. 12). Las lagartijas que fueron encontradas en este sitio, usaban a los matorrales como sitios de percha y de refugio contra depredadores. Mientras los pastizales que rodean a los matorrales fueron usados como sitios de alimentación y termorregulación. La vegetación dominante fue el pastizal que aparece en el mapa de color gris. Dichos pastizales rodean a varios grupos compactos de matorrales de la especie *Quercus crassipes* representados en color verde claro mismos que las lagartijas usaban como sitios de percha y de refugio contra depredadores. Las manchas de color verde oscuro representan arboles de encino *Quercus laela* Liebm.

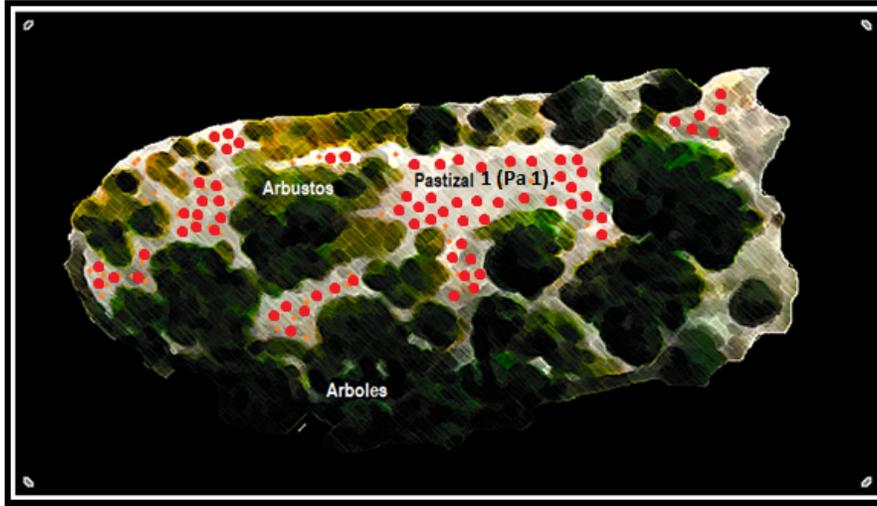


Figura 12. Área del P 1, mostrando la distribución de los camaleones con respecto a la ubicación de la vegetación. Los puntos naranjas muestran la distribución de los camaleones.

Distribución de P. orbiculare dentro del camino 1 (C1)

En esta parcela longitudinal, los camaleones se distribuyeron sobre zonas despejadas de vegetación con afloramientos de tepetate, arena y rocas indicadas en el mapa en con color amarillo pálido mientras que la distribución de los camaleones está representada con puntos rojos. La vegetación ruderal y arbustiva crece sobre los bordes del camino que les sirve a los camaleones de refugio y está representada en el mapa con círculos amarillos (Fig. 13). En pequeñas zonas donde coinciden suelos arenosos y despejados rodeados por vegetación arbustiva no mayor al metro y medio de altura suelen distribuirse las crías y los juveniles.

Distribución de P. orbiculare dentro del camino 2 (C2)

En este sitio abundaban mayormente las crías y los juveniles, sólo se encontraban sobre sitios arenosos con afloramientos de suelo compacto y rocas junto a manchones de pasto compacto y pequeños arbustos siempre y cuando dichos sitios estuvieran bien asoleados (Fig. 13). En algunas zonas los árboles que rodean al camino produjeron ambientes poco soleados en los cuales no se encontró a ningún camaleón. En la siguiente imagen (Fig. 13) se representa en color verde claro los cúmulos de vegetación arbustiva y pastos bajos que fueron usados como refugios por las crías de los camaleones, el color amarillo pálido muestra los afloramientos de suelo donde se alimentaban las crías y los puntos rojos indican la presencia de las lagartijas.



Figura 13. Área de los caminos 1 y 2, indicando la distribución de los camaleones con puntos rojos, el color verde claro muestra la ubicación de los arbustos y en amarillo claro suelo sedimentario, rocas y arena. Fotografía de Google Earth.

*Seguimiento conductual de crías de *Phrynosoma* en el camino 1*

En este sitio se observaron cuatro crías de *Phrynosoma* durante 8 horas en las cuales se observó su comportamiento y se midieron los trayectos que caminaron obteniendo los siguientes resultados: A las 11 de la mañana las cuatro crías empezaron a moverse desde los arbustos de los bordes del camino hacia la parte central. Se ubicaron cerca de los hormigueros y permanecieron inmóviles termo-regulando y a la vez depredando hormigas que pasan cerca de ellos (0.5 a 1 cm). Durante todo el día se permanecieron en un área no mayor a 5 m². Al comenzar el día todas las crías tienen una coloración oscura y a la 1 de la tarde la mayoría de las crías posee una coloración clara. Al comenzar el crepúsculo entre 6 y 7 de la tarde, algunas crías migran nuevamente hacia los arbustos y algunos se quedan inmóviles aprovechando los pequeños macollos de pasto o rocas para resguardarse. Cuando la temperatura está por debajo de los 17 °C, todos los camaleones dejan de moverse hasta el día siguiente donde reanudan sus actividades cuando la temperatura sobrepasa los 17 °C.

*Distribución de *P. orbiculare* dentro del Pastizal 2 (P2)*

La mayoría de las lagartijas de este sitio fueron individuos adultos encontrados mayormente en los pastizales bajos junto al bosque, mientras que otros camaleones prefirieron zonas más alejadas del bosque con pastos más altos junto al Río Grande. En el mapa la distribución de los

camaleones está indicada por puntos naranjas (Fig. 14). Los camaleones que se encontraban en los pastos altos cerca del río, emboscaban a sus presas entre formaciones que deja el ganado cuando se recuesta sobre los pastizales. Los camaleones se esconden en las orillas de estas formaciones emboscando a sus presas. Cuando una posible presa atravesaba dichas formaciones, los camaleones se abalanzaban sobre ella. Esta conducta se observó en dos ejemplares adultos, que reaccionaron, persiguiendo y mordiendo una pelotita de pasto de 1 cm de diámetro lanzada dentro de esas formaciones confundiéndola con una presa. Este pastizal se encuentra a las faldas del cerro del costado oriente, rodeado por un lado de bosque de encino y por el otro de un río, la incidencia solar es de 10 horas aproximadamente. P2 está conformado mayormente por pastizales. En esta zona también se colectó una muestra fecal de un camaleón adulto. Dicha muestra fue observada bajo el microscopio (Fig. 18).

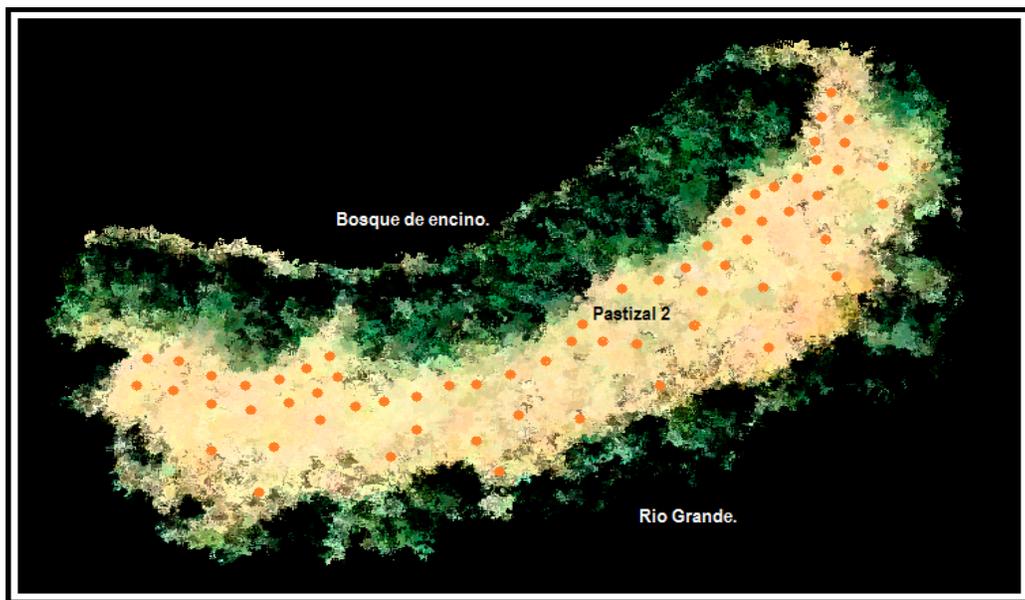


Figura 14. Área del pastizal 2, muestra la distribución de los *P. orbiculare* con puntos naranjas. Estas lagartijas se encuentran mayormente repartidas del lado del bosque de encino. Fotografía de Google Earth.

Zona control (C)

Parcela ubicada entre el camino 1 y el camino 2 de costado oriente del cerro. Este sitio está compuesto por bosque de encino y matorral. Es el único lugar que presenta una pendiente mayor a los 30° con pequeños manchones de pastos altos donde la incidencia de la luz solar sobre el suelo es mínima ya que el dosel es abundante y cerrado (Fig. 15).



Figura 15. Área de la zona control. Esta zona tiene una pendiente mayor a los 40° de inclinación, el dosel de los árboles y los arbustos forman una densa capa de vegetación que impide la incidencia solar directa.

Fotografía de Google Earth.

Cuadro 4. Catalogación de camaleones según su sexo, edad y distribución, obteniendo dos tablas de contingencia las cuales reúnen un total 121 individuos de los cuales 56 fueron hembras y 65 machos.

Machos n=65	Crías	Juveniles	Adultos	Total	Hembras n=56	Crías	Juveniles	Adultos	Total
PA1	0	1	9	<u>10</u>	PA1	0	2	1	<u>3</u>
CA1	0	5	4	<u>9</u>	CA1	3	8	0	<u>11</u>
CA2	20	5	9	<u>34</u>	CA2	17	9	3	<u>29</u>
PA2	1	3	7	<u>11</u>	PA2	0	6	6	<u>12</u>
C	1	0	0	<u>1</u>	C	1	0	0	<u>0</u>
Total	<u>22</u>	<u>14</u>	<u>29</u>		Total	<u>21</u>	<u>25</u>	<u>10</u>	

Heterogeneidad espacial de las clases de edad de *Phrynosoma orbiculare*

Las crías, los juveniles y camaleones adultos tienen una distribución diferente. El análisis de X^2 muestra que la distribución es dependiente de la edad ($X^2 = 51.368$; $P = 2.4944$ g.l. = 6;), pero resulta imposible saber que ambientes prefieren los adultos, los juveniles y las crías. El Análisis de Correspondencia (AC) muestra los ambientes que prefirieron con mayor frecuencia cada clase de edad. Los adultos tienden a distribuirse en los pastizales sobre todo en el P2, las crías se

distribuyen en caminos sobre todo en el C2, mientras que los juveniles no muestran una preferencia concreta, se encuentran en una fase intermedia entre los caminos y los pastizales (Fig. 16).

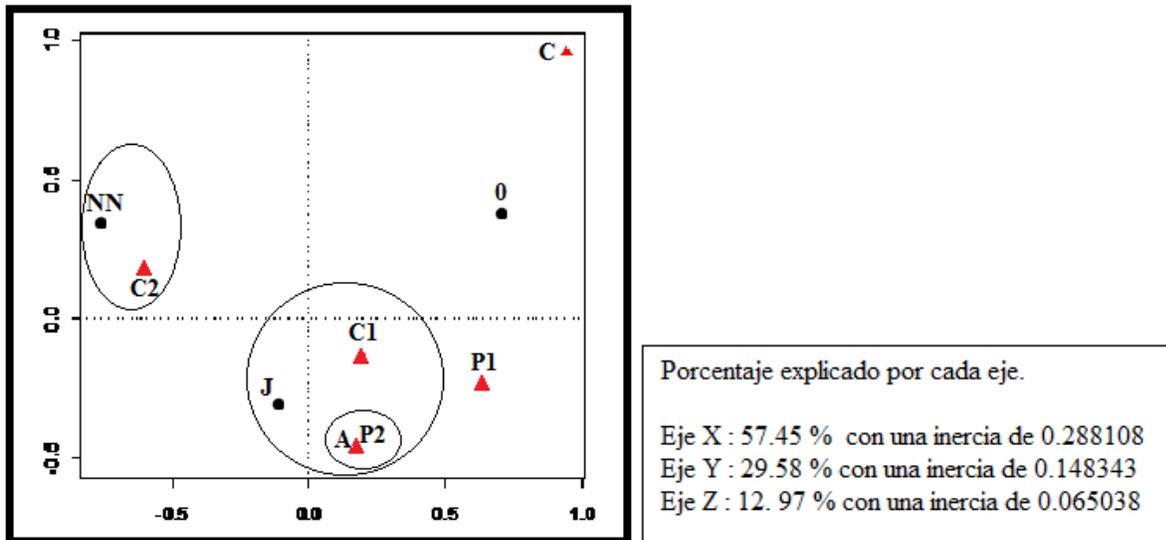


Figura 16. AC basado en la tabla de contingencia del cuadro 5 que describe el nivel de asociación entre las edades y las localidades. NN= Crías. A=Adultos. J=Juveniles C2 = Camino 2. P1=Pastizal 1. P2= pastizal 2. C1=Camino 1. C2= Camino 2. C = zona control. 0=ausencia de organismos.

Conociendo en que ambientes se distribuyeron con mayor frecuencia las clases de edad es importante conocer qué recursos alimenticios y que factores ambientales determinan dicha distribución.

Recurso alimenticio: Abundancia relativa de artrópodos en C1, C2, P1, P2 y C.

En la figura 16 se muestran las abundancias relativas de artrópodos que conforman la dieta de los camaleones. Ambos pastizales superaron a los caminos con un mayor número de artrópodos del orden de los ortópteros (saltamontes) y coleópteros (carábidos y curculiónidos), mientras que los caminos mostraron una abundancia mayor de arácnidos, himenópteros (hormigas) con mayor presencia de hormigueros. El pastizal 1 (P1) mostró una ausencia de himenópteros. El Pa1 los órdenes más abundantes de insectos fueron los coleópteros (curculiónidos y carábidos), ortópteros y arácnidos, no se encontraron hormigas ni hormigueros. Incidencia solar permanente. Mientras que en el Ca1 los órdenes de artrópodos más abundantes que podían depredar los *Phrynosomas* son los ortópteros, coleópteros, arácnidos e himenópteros (hormigas). Estas

últimas construyen sus hormigueros en los suelos aflorados del camino coincidiendo con la distribución de las lagartijas representada con puntos naranjas (Fig. 17).

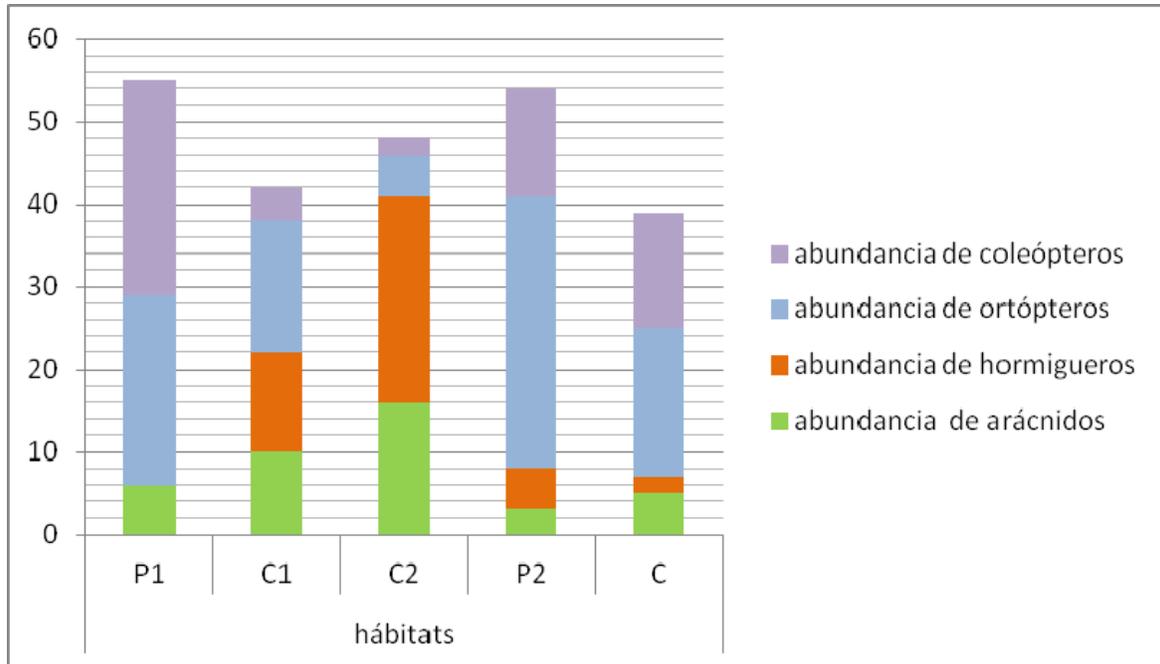


Figura 17. Abundancia de los órdenes de artrópodos que forman parte de la dieta de los *Phrynosomas* de cada zona de estudio.

Análisis de una muestra fecal de *Phrynosoma orbiculare* adulto

Uno de los camaleones marcado excretó una muestra fecal la cual fu analizada para conocer su contenido. La mayor proporción de insectos encontrados en la muestra fueron los coleópteros, escarabajos de las familias Curculionidae y Carabidae que conformaban el 80% de los artrópodos del bolo fecal. También se encontró la cabeza de una hormiga segadora grande, al igual que tres cuerpos pequeños de hormigas negras, por último, se encontraron las extremidades, una cabeza y dos segmentos de un ortóptero el cual constituyó en proporción la mayor parte de la excreta (Fig. 18).

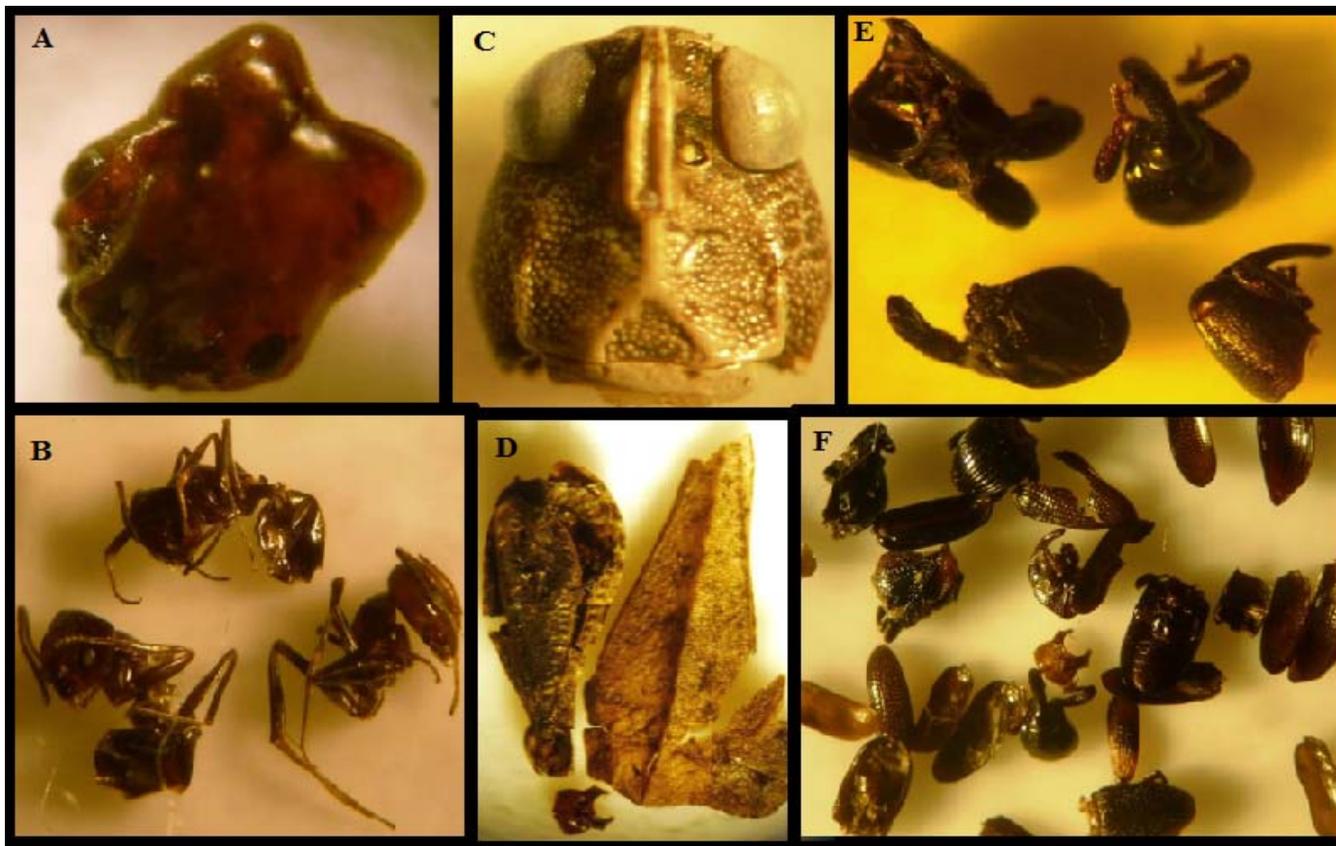


Figura 18. Contenido del bolo fecal de un *Phrynosoma orbiculare* adulto del Pa2. A) Tres exoesqueletos de hormiga negra, B) cabeza de hormiga segadora; C) extremidad trasera y la parte torácica de un ortóptero; D) Cabeza de un ortóptero; E) Cabezas de curculiónidos y carábidos. Los curculiónidos se distinguen de los carábidos, por tener una probóscide única mientras que los carábidos muestran un órgano bifurcado; y, F) exoesqueletos y cabezas de curculiónidos y carábidos.

Relación entre las condiciones de humedad del suelo y los sitios muestreados

Las humedades a nivel de suelo que fueron registradas, varían de menos de 10% hasta los 80% dependiendo del ambiente y de la época del año, con la finalidad de catalogar a dichos ambientes se calcularon los siguientes rangos de humedad: 1) 0% a 20%. 2) 21% a 40%. 3) 41% a 60%. 4) 61 a 80. Los 4 sitios, menos la zona control, mostraron una media anual de humedad muy similar, ubicándose en el rango de 21% - 40%, mientras que C en el 0%-20%.

Cuadro 5. Relación de las medias de humedad del suelo de cada sitio por rangos de humedad (X2 = 3.14285714; P = 0.5342096).

Sitios	Medias de humedad a nivel de suelo	Rangos de humedad
Pa1	29 (%)	21-40
Pa2	25 (%)	21-40
Ca1	26 (%)	21-40
Ca2	21 (%)	21-40
C	18 (%)	0-20

El AC muestra el grado de interacción de los diferentes rangos de humedad con respecto a los sitios muestreados. Tanto los caminos como los pastizales se encuentran asociados al rango de humedades de 21%-40% mientras que C se relaciona al 00%-20%. En el AC se forman tres grupos por la cercanía de los puntos. A) Los pastizales. B) Los caminos y C) La zona C.

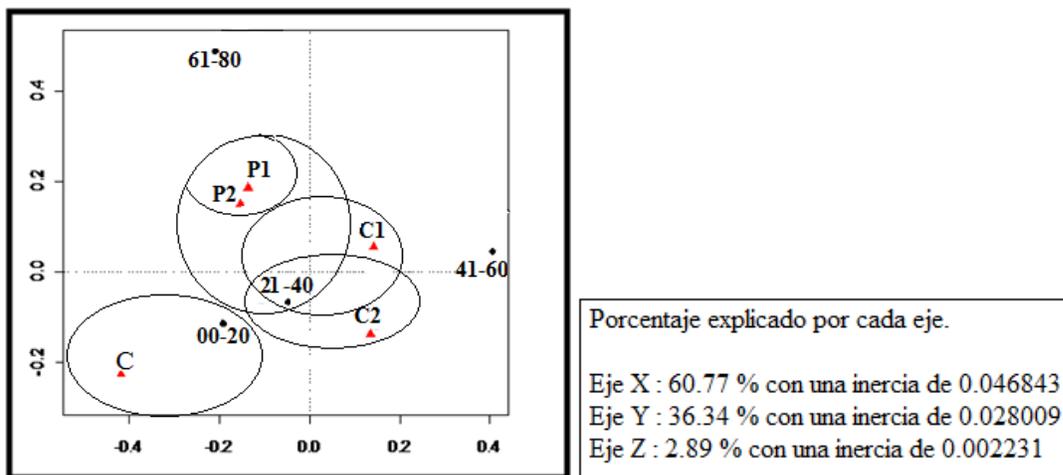


Figura 19. A) AC muestra el nivel de interacción de la variable de humedad con respecto a los sitios muestreados. Mientras más fuerte sea la relación entre las variables, menor la distancia las separa, los círculos resaltan dicha relación. En el cuadro chico están los valores de porcentaje explicado por cada eje y la inercia inercia de cada punto.

Mediante la tabla de contingencia del cuadro 7, se realizó un análisis de X^2 (Cuadro 8) y un AC, donde se mostraron las preferencias de los camaleones por ciertas condiciones de humedad. En el caso de las crías que se distribuyeron mayormente en los caminos 1 y 2 por lo cual se relacionaron mayormente con humedades de entre 20% a 60%. Mientras que los adultos se distribuyeron con mayor frecuencia en los pastizales 1 y 2 relacionándose a rangos de humedad más elevados de entre 61% y 80%. (Figura 19 B).

Cuadro 7. Tabla de contingencia relacionando los rangos de humedad con respecto a las categorías de edad.

Categorías de edad	Humedad 00% - 20%	Humedad 21% - 40%	Humedad 41% - 60%	Humedad 61% - 80%	Total
Adultos	5	13	14	8	40
Juveniles	4	14	15	6	39
Crías	13	25	3	1	42
Total	22	52	32	15	121
X^2	6.6671	5.1254	8.366	22	
P	0.0356658	0.0770950	0.0152524	0.0000167	

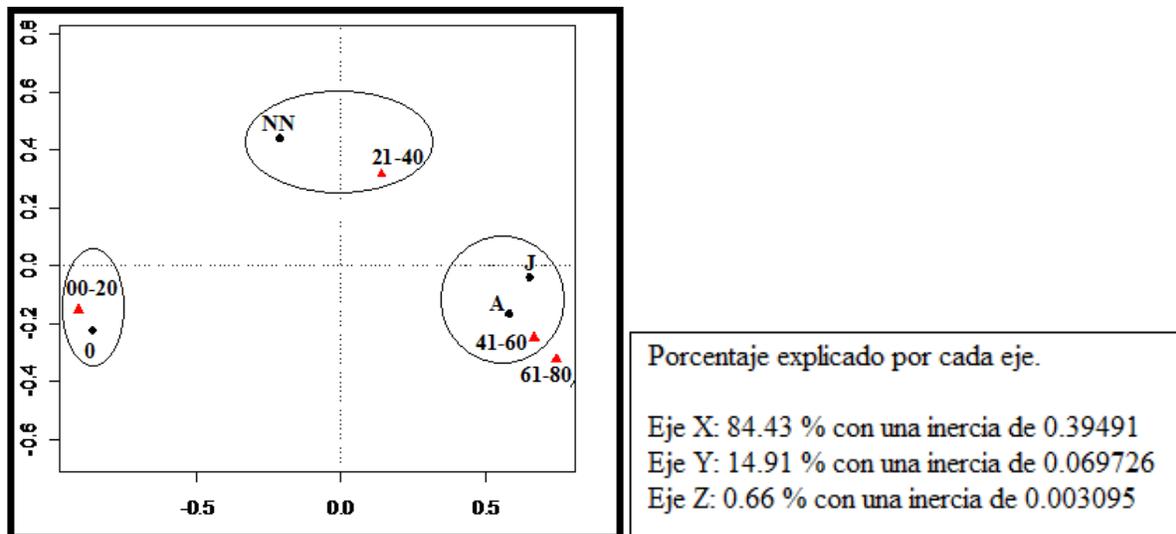


Figura 19. Relaciones de las tres clases de edad con respecto a la humedad del suelo. Las crías (NN) se relacionaron con sitios con humedades entre los 21-40%, mismas que caracterizan a los caminos. Los adultos (A) y los juveniles (J) se encontraron en sitios con humedades que van desde 41-60%. Estas humedades se registran en pastizales y caminos. La ausencia de organismos se relaciona con las humedades bajas entre 0-20% en la época de sequía (invierno y la primera mitad de primavera) y en la zona control, justo cuando los organismos se encuentran en la etapa de estivación. Se muestran los valores de porcentaje explicado por cada eje y valores de inercia.

En la tabla de contingencia del cuadro 9, se realizó un análisis de X^2 (Cuadro 10) y un AC identificando las condiciones de humedad que prefieren ambos sexos. Las hembras se distribuyeron en zonas con humedades entre 41-60%, mientras que los machos buscaron zonas con humedades entre 20-40%. La ausencia de los organismos se relaciona con humedades bajas entre 0-20% (Fig. 20) lo cual determina la importancia de la humedad en la biología de *Phrynosoma orbiculare*.

Cuadro. 9 Tabla de contingencia relacionando los sexos con los rangos de humedad.

Sexos	Humedad 00% - 20%	Humedad 21% - 40%	Humedad 41% - 60%	Humedad 61% - 80%	Total
Machos	14	27	13	11	65
Hembras	8	25	19	4	56
Total	22	52	32	15	121
X^2	1.63636364	0.076923077	1.125	3.266666667	
P	0.20082521	1.56302259	0.28884457	0.070701156	

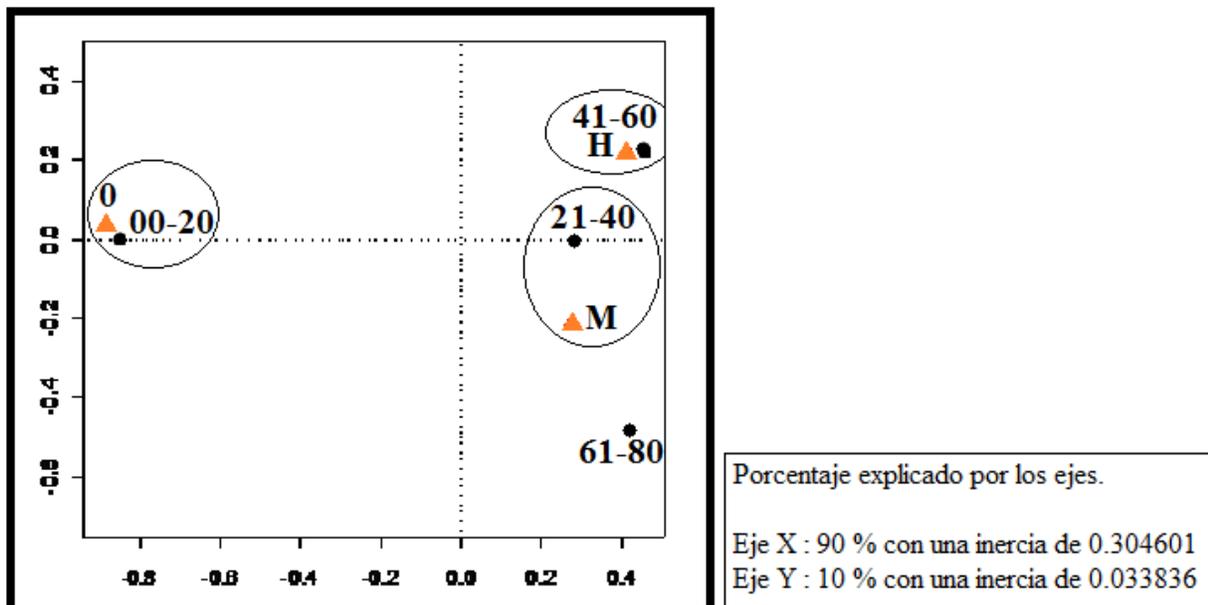


Figura 20. Relaciones entre el sexo y las los rangos de humedad. H = hembras; M = machos; 0 = ausencia de avistamientos. También se muestran los valores de porcentaje explicado por cada eje y valores de inercia.

Dinámica poblacional y estacionalidad

Las poblaciones de camaleones mostraron variaciones poblacionales dependientes de las condiciones de humedad que se generan por la estacionalidad. Durante el verano y otoño del 2008 las poblaciones de camaleones sólo contaban con individuos juveniles y adultos. De verano a otoño dichas poblaciones disminuyeron en número al mismo tiempo que la humedad promedio a nivel de suelo declinaba paulatinamente de 52% a 38 % mientras que la temperatura media a nivel de suelo aumentaba de 27°C a 28°C. Al iniciar el invierno del 2008 la humedad bajo aún más (19%) y la temperatura aumentó a 31°C al mismo tiempo que las poblaciones de camaleones seguían disminuyendo. A partir de enero del 2009 hasta marzo 2009, la humedad bajo a menos de 10% y la temperatura siguió aumentando hasta llegar a más de 31 °C, a partir de ese momento ya no se registraron avistamientos de camaleones en ningún sitio, indicando el comienzo de la estivación (4 meses) para sobrellevar la época de sequía. A mediados de la primavera, en abril del 2009 comenzó nuevamente la época de lluvias produciendo un aumento en la humedad de 10% a 33.3% mientras que la temperatura bajó a 30 °C (Fig. 21). Al observar esta gráfica se puede ver que tanto las curvas de abundancia de los rangos de edades y la curva que muestra las variaciones de humedad se comportan de la misma manera, es decir que cuando la humedad está por encima de los 15% hay presencia de camaleones y cuando la humedad es menor a 10% no hay presencia de camaleones (Figs. 19. B, 20 y 21)

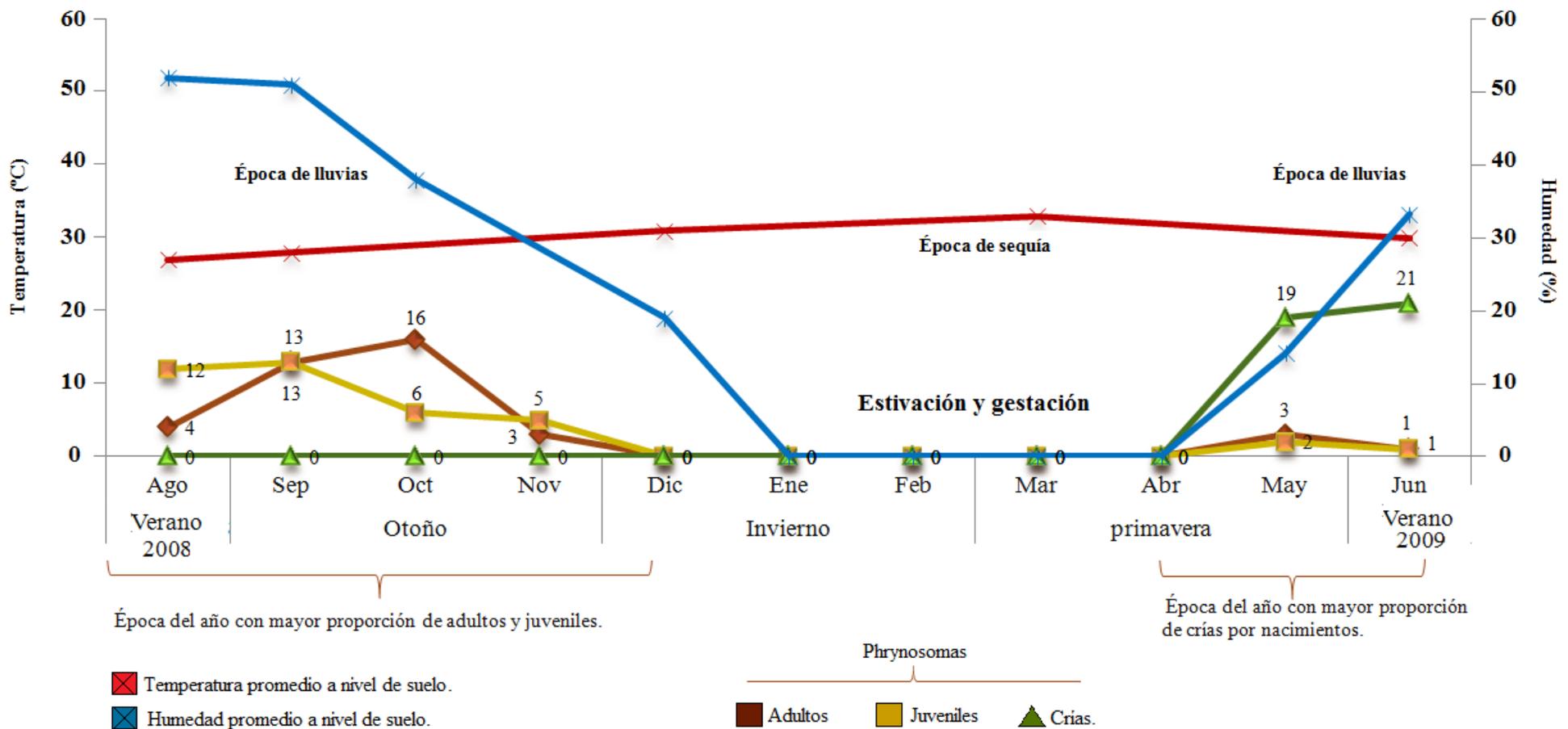


Figura 21. Dinámica poblacional del *Phrynosoma orbiculare* y la estacionalidad. En rojo la temperatura media mensual, en azul la humedad media mensual, en verde la proporción de crías, en amarillo la proporción de juveniles y en café la proporción de adultos. La gráfica describe las variaciones en la cantidad de individuos de cada clase de edad con respecto a los cambios estacionales al igual que las épocas de estivación, gestación, de lluvias y de sequía. El termo-higrómetro que se utilizó en este estudio no registraba humedades menores al 10%, por lo tanto todas aquellas humedades menores al 10 % de invierno y primavera se muestran en la gráfica como 0% de humedad.

Proporciones de sexos y edades en cada estación del año

La proporción de machos fue mayor con respecto a la de las hembras. En primavera las crías conforman la clase de edad más numerosa, seguida de la población de juveniles y por último la población más pequeña está conformada por camaleones adultos. La proporción de machos es mayor durante casi todas las épocas menos en el verano del 2009 cuando la actividad reproductiva está en su apogeo. La proporción de todas las edades se reduce a 0 individuos en invierno. La mayor proporción de crías se registró en primavera coincidiendo con la época de nacimientos, mientras que los adultos aumentan su número en otoño (Cuadro 11 y 12).

Cuadro 11. Diferencias en las proporciones de crías, juveniles y adultos para cada estación del año.

	Verano 2008	Otoño 2008	Invierno 2008	Primavera 2009	Verano 2009	Totales
Crías	0.0: 1	0.0	0.0	0.79: 1	0.916	0.347:1
Juveniles	0.75: 1	0.43: 1	0.0	0.08: 1	0.04	0.331:1
Adultos	0.25: 1	0.57: 1	0.0	0.13: 1	0.04	0.322:1
X²	15.6	28.88	--	22.75	42.66	77.52
P	0.00040	5.33111 E-07	--	1.14789 E- 05	5.43314 E-10	1.4659 E-17

Cuadro 12. Diferencias en las proporciones de sexos para cada estación del año.

	Verano 2008	Otoño 2008	Invierno 2008	Primavera 2009	Verano 2009
Hembras	0.44 :1	0.44 :1	0:0	0.3 :1	0.7:1
Machos	0.56 :1	0.55 :1	0:0	0.7 :1	0.3:1
X²	0.25	0.642857143	2.666666667	1.96	0.669421488
P	0.617075078	0.422678075	0.102470455	0.161513387	0.413253376

Siguiendo el método de Jolly se generó la tabla del cuadro 13, en el que se observa una fase inicial de actividad muy breve, del primero al cuarto muestreo, seguida de una fase de inactividad que se prolonga del quinto al sexto muestreo, misma fase que corresponde a la época de estivación de los camaleones. Esta fase es la responsable de elevar los errores estándar, pues se desconoce que es lo que sucede debajo de la tierra cuando estas lagartijas estivan. Este mismo fenómeno se observa al inicio del estudio, ya que no hay datos antes del día i , es decir que no hay información que describa lo que sucede en el campo antes de que comience el estudio, lo cual aumenta la significancia de los errores estándar.

Cuadro 13. Tamaño poblacional (Ni), tasa de sobrevivencia (Si) y errores estándar (EE(N) Y EE(S)) para cada muestreo.

Muestreos	Mi	Ni	EE(N)	Si	EE(S)
1	0	0	-	0.0625	0.0525
2	34	351	376.905	0.634	0.787
3	44	253	287.207	0.714	-
4	8	36	-	0.6	-
5	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0
11	4.5	22.5	24.270	0.44	0.706
12	5	40	36.239	0.315	0.171
13	14	35	20.234	0.652	-
14	0	0	-	0.2	-

Tamaño poblacional

El tamaño poblacional varía notoriamente con respecto a las estaciones del año. En otoño se estimó una población grande de *Phrynosomas* (253 a 351 individuos \pm 0.787 EE(S)), y un elevado nivel de incertidumbre. En invierno y principios de la primavera la población activa

declinó a cero individuos. A finales de primavera la población aumentó de 0 a 225 individuos, no obstante a finales de otoño y principios de verano donde se realizaron varios muestreos consecutivos que permitieron normalizar al número poblacional (35-40 individuos) con errores estándar bajos (Fig. 22).

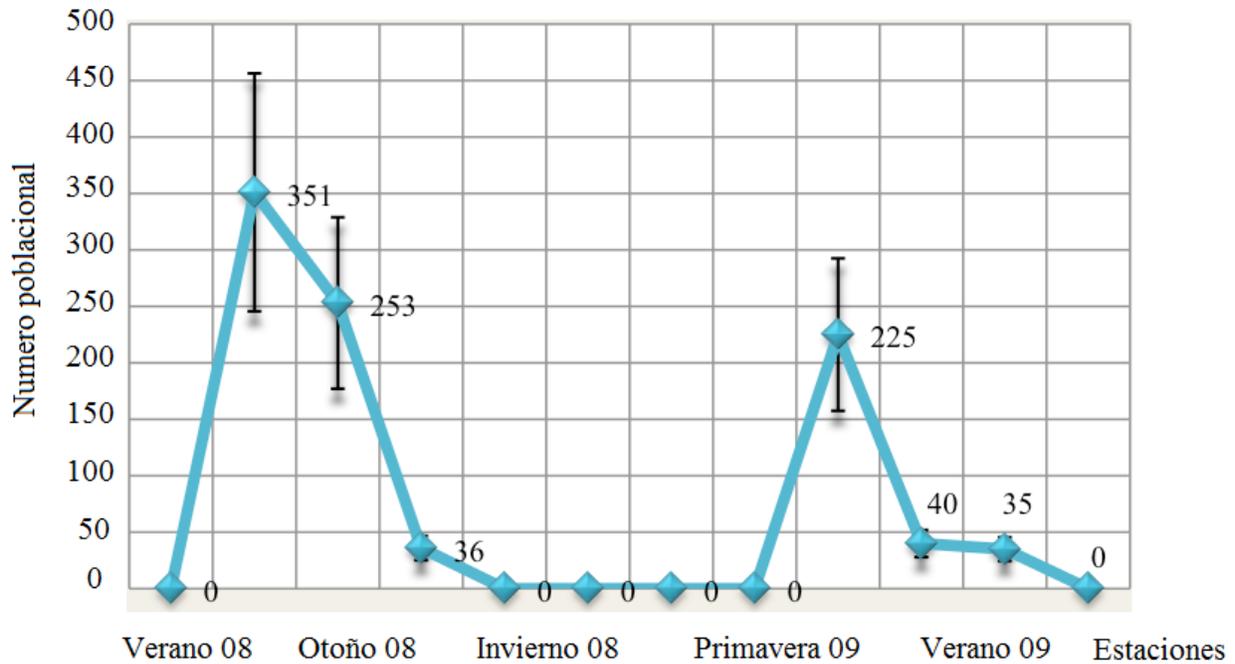


Figura 22. Variaciones del tamaño poblacional de *Phrynosoma orbiculare* durante 5 estaciones entre los años 2008 y 2009.

Tasa de sobrevivencia

A partir del Verano 1 y durante el otoño la sobrevivencia aumentó. La tercera lectura muestra la cúspide de la sobrevivencia (71.4%) con un error estándar bajo. A finales de otoño la sobrevivencia disminuyó de 60% hasta 0%, con el mismo grado de certidumbre. En la época de invierno y principios de primavera (periodo de estivación) la sobrevivencia es de 0. Es importante tener en cuenta que los errores estándar se encuentran visualmente reducidos para poder estar representados en la gráfica. Por ello la sobrevivencia de 31.5% muestra un error estándar más alto que el de 44% y 63.4%. Sin tomar en cuenta a los errores estándar, la tasa de sobrevivencia en la primavera y en el verano 2 tendió a aumentar nuevamente hasta llegar a su pico de 65.2% y posteriormente se redujo a 20% lo cual muestra una pérdida importante de miembros de la población (Fig. 23).

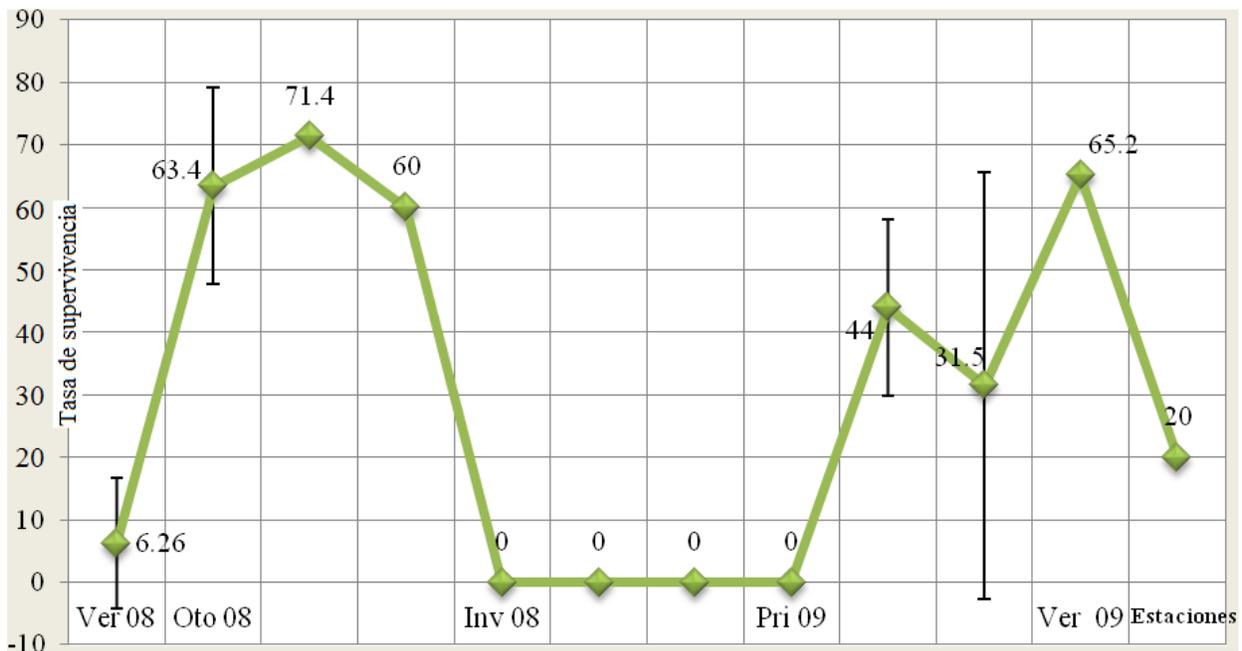


Figura 23. Variaciones de la supervivencia durante 5 estaciones. Los errores estándar más significativos se encuentran al inicio del estudio (otoño) y progresivamente disminuyeron al grado de dar significancia al valor obtenido en el estudio. Después de la estivación, el error estándar aumentó nuevamente debido a la previa inactividad de las lagartijas pero en verano los errores disminuyeron significativamente.

Las interacciones entre las variables ambientales (Temperatura y humedad) con respecto a los hábitats

La humedad y la temperatura son variables inversamente proporcionales sobre todo a nivel de suelo. Mientras más caliente esta el suelo menos humedad contiene. Sin embargo, la temperatura en este estudio no muestra cambios tan dramáticos como la humedad. La temperatura a nivel de suelo es una variable independiente importante, pero no alcanza el nivel estadístico para influenciar por sí misma la presencia o ausencia de los organismos ya que es una variable constante y a nivel de suelo varía muy poco fuere la estación que fuere. En el verano y el otoño del 2008 las temperaturas son poco variables entre los 27 y 28 °C con humedades importantes que empiezan con 52% y en otoño decrecen hasta los 40% por la cercanía de la estación seca. En la época de sequía en el invierno 2008 y la primera mitad de primavera 2009, las condiciones áridas imperan, la humedad decrece bruscamente desde los 40% hasta los 5% mientras que la temperatura aumenta de 28 °C hasta los 31 °C. En el término de la sequía e inicio de la época de lluvias, en la segunda mitad de primavera donde empiezan las lluvias incipientes, el sustrato es poco húmedo de 11% y muy caliente 33 °C. Pero al llegar el verano, el sustrato aumenta su

humedad rápidamente y muestra 33% mientras su temperatura desciende a 30 °C. Todo parece indicar que mientras más húmedo se encuentre el sustrato, más frío se vuelve (Fig. 24).

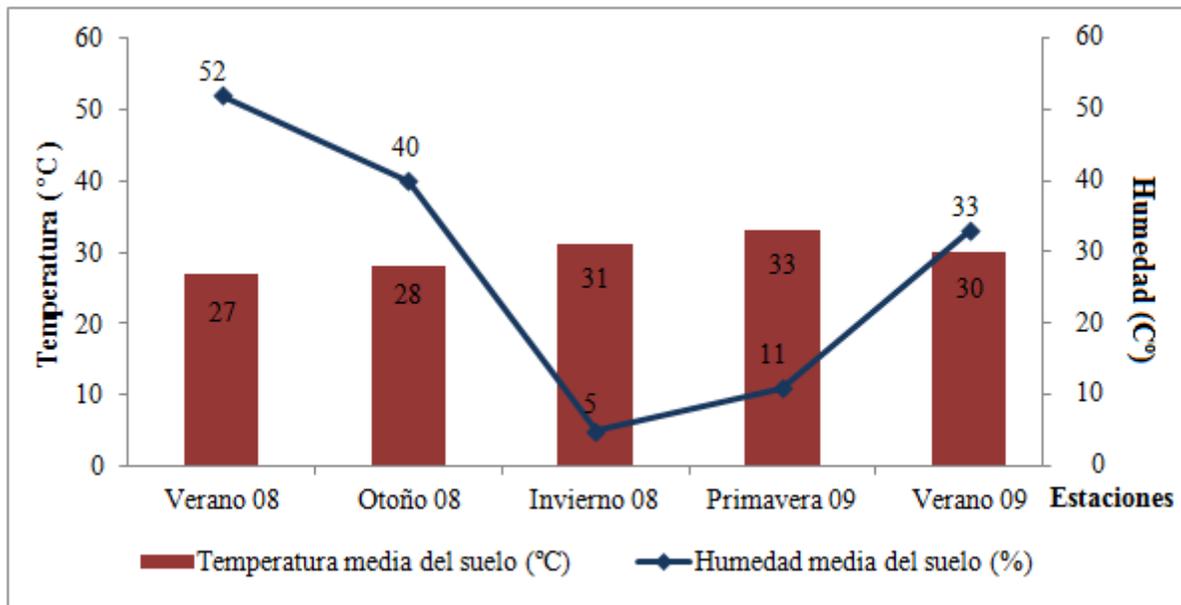


Figura 24. Cambios bruscos que sufre la humedad a lo largo del estudio con respecto a la mínima variación sobre el suelo.

Comparativo de las variables ambientales (humedad y temperatura del suelo) en la época de sequía y la época lluviosa

Las siguientes gráficas muestran las variaciones de temperatura y humedad a nivel de suelo dentro de cada sitio durante la época lluviosa y el periodo de sequía. Durante la temporada lluviosa cada uno de los sitios mostró un aumento en las medias de humedad entre los 20% a 40%, siendo los caminos, sitios más húmedos que los pastizales. La temperatura a nivel de suelo durante la temporada lluviosa se mantuvo entre los 28°C a los 31°C en promedio. Durante la época seca las condiciones de cada sitio cambian radicalmente, ya que la humedad disminuyó en todas las localidades a menos de 10%, siendo los caminos, sitios más secos que los pastizales, mientras que la temperatura muestra variaciones menos marcadas que la humedad, aumentó en la sequía de uno a dos grados en todas las localidades muestreadas. Observando ambas gráficas se puede constatar que de las dos variables analizadas, la humedad muestra más variación entre la época de sequía y la época de lluvias.

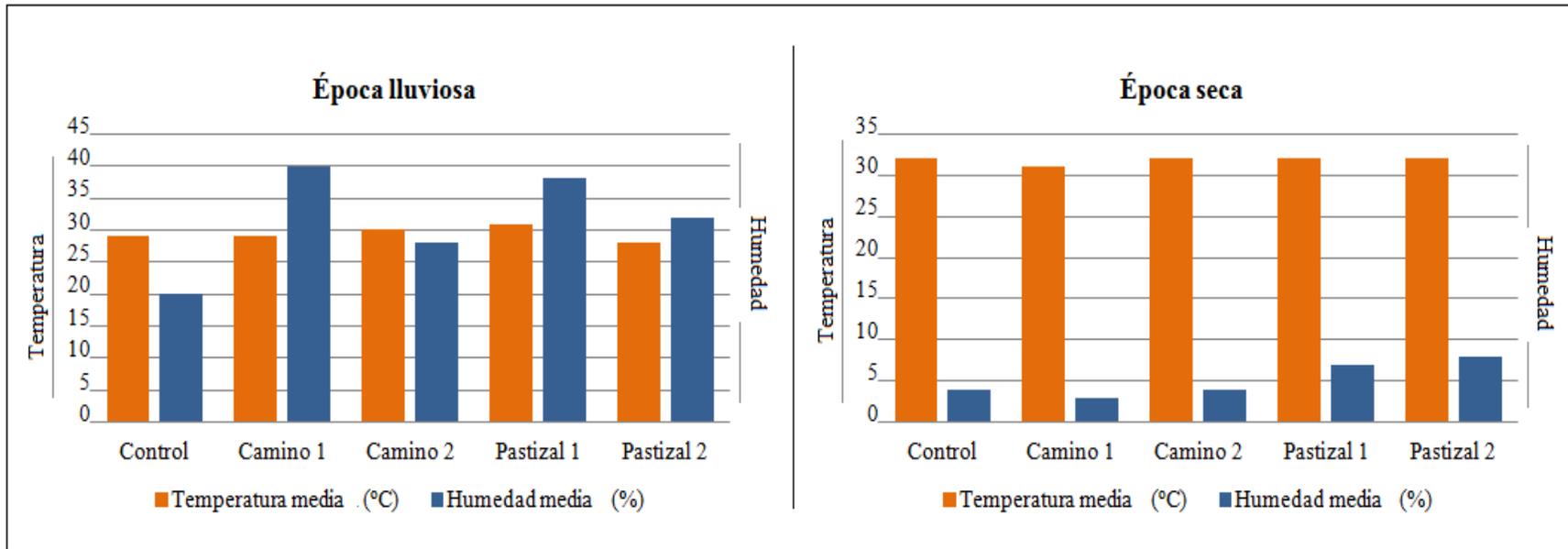


Figura 25. A y B A) Variación de las medias de humedad y temperatura registradas a nivel de suelo para las cinco localidades registradas en la época de lluvias. B) Variación de las medias de humedad y temperatura registradas a nivel de suelo para las cinco localidades registradas en la época de sequía.

Comparación entre humedad y temperatura entre el aire y suelo por estación del año

Las variaciones de las humedades atmosféricas y del nivel de suelo promedio siguieron tendencias similares a lo largo del año, pero la humedad del suelo es 47% menor que la atmosférica en promedio (Fig. 25).

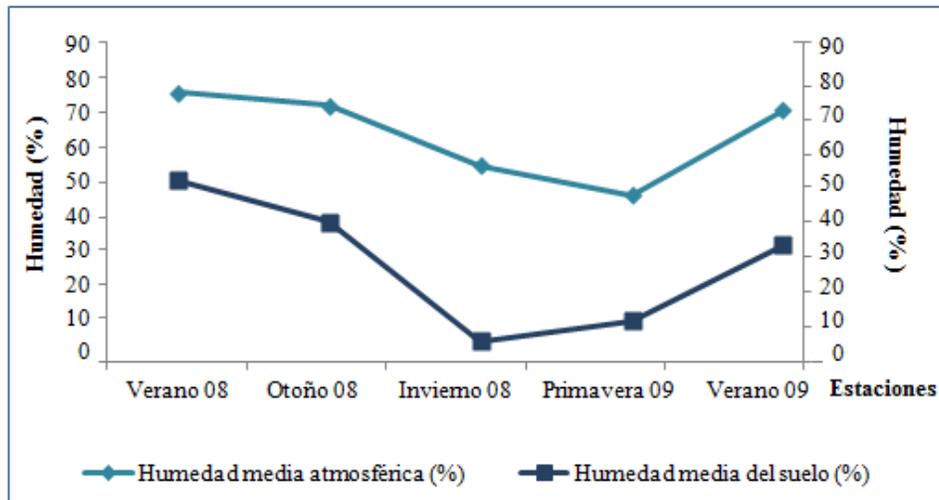


Figura 26. Variaciones de la humedad media atmosférica y humedad media del suelo por estación.

Las variaciones de las temperaturas atmosféricas y del nivel de suelo promedio se comportaron de manera similar a lo largo del año, pero a diferencia de la humedad del suelo, la temperatura del suelo es 23 °C mayor que la atmosférica en promedio (Fig. 26). Aparentemente no hay una relación de la temperatura del suelo con la atmosférica ya que a pesar de que hay un descenso en la temperatura del aire en el invierno, la temperatura del suelo es constante.

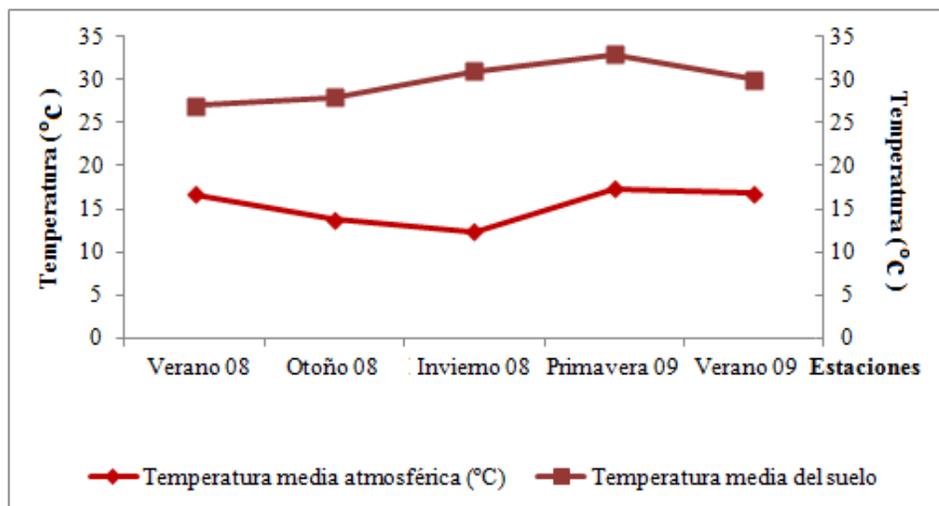


Figura 27. Variaciones de la temperatura relativa atmosférica y temperatura del suelo por estación.

Identificación de especies vegetales encontradas en cada uno de los cuadrantes estudiados

Se realizó la identificación de las especies vegetales más representativas para cada sitio de muestreo. Los Ca 1 y 2 comparten todas las especies. C se caracteriza por estar cubierto de especies del género *Quercus* y de una especie de pasto encontrado también en Pa1 y Pa2. El Pa1 comparte todas sus especies con el Pa2 excepto por la especie de *Quercus crassipes*. A su vez el Pa2 comparte casi todas sus especies con el Pa1 menos las especies de pasto *Stipa alina* y *S. enimens* (Fig. 27).

	Pa 1	Pa2	Ca1	Ca2	C
Labiatae <i>Salvia mexicana</i>	•	•			
Cistaceae <i>Helianthemius glomeratum</i>	•	•			
Compositae <i>Stevia sp.</i>	•	•	•	•	
<i>Roldana sp.</i>	•	•			
<i>Baccharis sp.</i>			•	•	
<i>Eupatorium sp1</i>			•	•	
<i>Eupatorium sp2</i>			•	•	
Fagaceae <i>Quercus laela liebm</i>	•				•
<i>Quercus crassipes</i>	•				•
Poaceae <i>Mulenbergia sp.</i>	•	•			
<i>Sporobolus sp.</i>	•	•			
<i>Stipa alina</i>		•			
<i>Stipa enimens</i>		•			
Leguminosa <i>Marina sp1.</i>			•	•	
Leguminosa <i>Marina sp 2</i>			•	•	
Longaniaceae <i>Buddleia cordata</i>			•	•	

Figura 28. Listado de especies vegetales. Algunas de ellas específicas para cada cuadrante. Las bandas de colores representan a las familias que contienen a las especies. Los nombres de las familias están escritos con negritas.

DISCUSIÓN

Heterogeneidad espacial entre las clases de edad de *Phrynosoma orbiculare*

Las clases de edad de la subespecie *Phrynosoma orbiculare orbiculare* se encontraron distribuidas heterogéneamente dentro del bosque de encino, eligiendo así, hábitats estructuralmente distintos donde realizan parte de su ciclo de vida. La distribución de los seres vivos depende en gran medida de la ubicación de los recursos alimenticios y de las condiciones ambientales que los rodean, de tal manera en este trabajo se busco relacionar y aclarar que recursos alimenticios y qué condiciones ambientales controlan la distribución de las crías, los juveniles y los adultos de esta especie. De tal manera, las crías se encontraron con mayor frecuencia en los caminos 1 y 2 (Fig.13), los adultos se distribuyeron mayormente en los pastizales 1 y 2 (Fig. 12 y 14), mientras que los juveniles se mostraron en una fase transitoria con una distribución más generalizada que abarcaba tanto a los caminos como a los pastizales (Fig. 16).

Distribución de las crías

La mayor densidad de crías de los camaleones se registró en sitios muy particulares sobre los caminos. Dichos sitios se caracterizaron por ser planos, con una buena incidencia solar, despejados de vegetación, con un sustrato arenoso y/o rocoso en los cuales los artrópodos más abundantes que forman parte de la dieta de estas lagartijas fueron las hormigas (Fig. 17). En estos sitios se registraron las humedades más bajas entre los 20% a 60%, ya que la escasa vegetación que crece sobre los caminos no retiene mucha humedad. La temperatura a nivel de suelo se mantiene constante entre 27 °C y 33 °C en promedio (Fig. 18 A y B). Dichas condiciones sólo se encuentran en los caminos y a las cuales las crías se encuentran fuertemente relacionadas (Fig. 19 A). En estos sitios las crías se distribuyeron cerca de los hormigueros depredando himenópteros de manera pasiva (sit and wait). Los camaleones de esta especie son considerados mirmecófagos por excelencia (Uribe-Peña et al. 1999); sin embargo, son las crías de esta especie las que muestran una fuerte relación a este tipo de dieta y constituyen casi el 80% de su ingesta (Además Lahti y Beck, 2008). Estos insectos son presas ideales para la estrategia de caza (sit and wait), además de tener un tamaño proporcional a las dimensiones del hocico de una cría, facilitando la ingesta (Lahti y Beck, 2008).

Las crías no sólo eligen a los caminos como espacios predilectos para alimentarse, al mismo tiempo que se nutren pasivamente, se asolean para termorregular. Por lo que se aprecia una especialización no sólo a la dieta sino a las condiciones microclimáticas del lugar (Fig. 19 B). A partir de las observaciones que se realizaron con las crías sobre el camino 2, se observó que éstas tienen hábitos sedentarios (Sherbrooke, 1976), incluso al percibir a algún intruso cerca, confían más en su mimetismo y coloraciones crípticas que en su capacidad para huir. De hecho algunas crías ni siquiera buscan refugio en la vegetación que crece a los lados del camino, simplemente se atrincheran cerca de una roca o un pequeño macollo de pasto y se quedan inmóviles al caer la tarde cuando la temperatura se encuentra por debajo de los 17 °C.

Distribución de los juveniles

Gracias a la dieta rica en hormigas, las crías se desarrollan y aumentan de tamaño, lo cual también repercute en su capacidad de locomoción haciéndose más veloces y móviles. De esta manera los juveniles migran hacia otro tipo de ambientes, los pastizales. Aunque siguen fuertemente ligados a las condiciones de los caminos por lo que se piensa que no pueden alejarse repentinamente de dichos sitios. En el AC que mide la interacción entre las clases de edad y las localidades se observa que tanto las crías como los adultos se encuentran fuertemente relacionados a un tipo de hábitat en especial, mientras que los juveniles no muestran ninguna distribución específica (Fig. 16).

Distribución de los adultos

Los adultos se encontraron relacionados a zonas planas dentro de pastizales con una mayor densidad vegetal que la que poseen los caminos por lo que consecuentemente son ambientes más húmedos. En estos pastizales rodeados por bosque de encino, cuya humedad se encontraba de los 60% a 80% y temperaturas promedio a nivel de suelo entre 28 °C a 32 °C (Fig. 18 A y B), mantenían gran abundancia de coleópteros (sobre todo curculiónidos y carábidos), seguidos por los ortópteros y por último una presencia menor de hormigas segadoras (Fig. 17).

Los camaleones adultos al ser de mayor tamaño buscan presas proporcionales al tamaño de su hocico, de tal manera las presas potenciales que cumplieron con esa talla y que además están descritos como parte de la dieta de estas lagartijas fueron los curculiónidos, los carábidos, los arácnidos, los ortópteros y las hormigas segadoras. La abundancia de estos insectos varía

dependiendo del recurso vegetal, que a su vez responde a las variaciones de la humedad estacional.

En este estudio no se realizaron lavados intestinales debido a que son métodos que ponen en riesgo a los camaleones, ya que estos no abren el hocico y forzarlos puede provocar una fractura en las quijadas. Sin embargo, el registro de la abundancia de artrópodos que forman parte de la dieta en cada sitio (Fig. 17) ayudó a definir la distribución de las clases de edad de los camaleones. Es decir, cada sitio se relacionó con las abundancias de insectos y esto a su vez con la dieta de cada clase de edad. Aunado a lo anteriormente dicho, el análisis de una muestra fecal puede ilustrar la dieta que tuvo un camaleón adulto (Fig. 18). El 80% del bolo fecal estaba constituido por numerosos cuerpos, extremidades de pequeños coleópteros en su mayoría identificados como curculiónidos y carábidos, unas cuantas hormigas y por último algunos fragmentos de un grillo (Fig. 18). Esto indica o bien una preferencia de los camaleones hacia los escarabajos sobre las hormigas, o bien un efecto de la abundancia de estos escarabajos como recurso, por lo que es necesario realizar más trabajos con respecto a la alimentación de estas lagartijas.

Los camaleones adultos en esta zona fueron observados empleando una estrategia de emboscada parecida a la que utilizan las crías en los caminos, los camaleones adultos emboscan a sus presas utilizando a los pastizales como refugio, y se ha visto que se ven atraídos por presas de más de un centímetro de largo, aunque también utilicen estrategias pasivas.

También se observó que los sexos tienen una distribución específica. Se observó que las hembras prefieren lugares con humedades entre los 41%-60%, mientras que los machos sitios con una humedad más baja entre los 21%-40% (Fig. 20). Es claro que los camaleones de ambos sexos evitan las humedades extremas y temperaturas bajas de los bosques.

Zona control y distribución macroespacial

Observando las condiciones que mantienen los pastizales muy parecidas a las de la zona control, surge la pregunta, ¿por qué hay poca abundancia de camaleones en la zona C? Esta zona mantuvo condiciones de humedad y de temperatura bastante aceptables para el desarrollo de los camaleones, pero también contenía condiciones negativas como la escasez de incidencia solar por la vegetación arbustiva con un dosel cerrado que puede impedir la correcta termorregulación

y sobre todo una inclinación de 35° en el sustrato (Fig. 15) que podría influenciar la locomoción un organismo adaptado a suelos planos.

Al observar la distribución macroespacial de los camaleones muestreados, se observó que todos se distribuyeron en la zona oriental del cerro (Zona A). Dicha zona se encuentra iluminada durante todo el día, cuenta con abundantes sitios planos (claros, pastizales y caminos) todos potenciales ambientes para la colonización por estos reptiles. Mientras que en la zona B del costado occidental del cerro se concentraron condiciones negativas para su desarrollo óptimo; es decir, condiciones de sombra al 100% con un bosque de dosel cerrado húmedo y fresco, con pendientes mayores a 45° y con una incidencia solar directa de tan sólo 4 horas (Fig. 11).

Fenología de *Phrynosoma orbiculare*

Las categorías de edad no sólo se distribuyeron heterogéneamente a nivel espacial, también se encontraron bien delimitadas a nivel temporal. Es decir, que hay una sucesión generacional muy marcada. Durante el estudio se observó que a lo largo del año hubo picos de abundancia de cada una de las categorías de edad. Durante el verano del 2008 (Fig. 21) hubo una mayor abundancia de juveniles, mismos que posteriormente fueron desplazados por una mayor población de adultos en el otoño del mismo año en sitios despejados de vegetación leñosa, asociados a los pastizales, consecuentemente también relacionados a una mayor humedad.

En esta época del año los camaleones de ambos sexos centran sus energías en el apareamiento (Zamudio y Parra, 2000). Sin embargo, al llegar el invierno (2008) y las condiciones de humedad a nivel de suelo ondulan entre 0% a 10% con algunas de las temperaturas más elevadas de toda la temporada (Figs. 24 y 25) la mayor parte de la vegetación pierde sus hojas y entra en letargo, y sólo quedan pocas especies vegetales que mantienen su follaje. Esto quiere decir que los recursos alimenticios se encuentran limitados para los herbívoros, como son la mayoría de los insectos (consumidores primarios) algunos de los cuales forman parte de la dieta de los camaleones. La consecuencia inmediata relacionada a este hecho es la disminución brusca de las poblaciones de artrópodos ocasionando el colapso de poblaciones de especies insectívoras, incluyendo tal vez, a las poblaciones de *Phrynosoma orbiculare*. La población de camaleones repentinamente declinó a cero individuos (Fig. 21; Cuadro13). En esta región durante el invierno la sequía marca un período donde los recursos se vuelven muy limitados y la sobrevivencia se torna un reto para todos los organismos que componen a este

hábitat. Al haber una baja repentina en el recurso alimenticio, acompañada de fuertes cambios estacionales, *Phrynosoma orbiculare* al igual que otras especies del mismo género, estivan para optimizar sus reservas energéticas durante varios meses (Wone y Beauchamp, 2003). En este estudio la estivación tuvo una duración de 5 meses y medio (Fig. 21), desde diciembre del 2008 hasta abril 2009, en los cuales no se registro actividad alguna, tiene un fuerte impacto en los análisis demográficos, ya que incrementa la incertidumbre de los resultados lo cual a su vez fomenta el incremento en los errores estándar en las gráficas de las tasas de sobrevivencia y en el número poblacional estacional (Fig. 23; Cuadro 13). Grant y Doherty (2009) sostienen que cuando las reservas energéticas bajan drásticamente durante la estivación, los camaleones pueden interrumpir su letargo en busca de una presa ocasional para nutrirse un poco o simplemente para cambiar la ubicación de sus madrigueras. Esto es relevante ya que quiere decir que se pudo haber encontrado lagartijas en periodos donde se supone se encontraban estivando. Sin embargo, en este estudio en la época seca no se encontró a ningún organismo activo en las zonas donde solían distribuirse de manera casi abundante.

Supervivencia postestivación

Solamente un ejemplar fue recapturado después del periodo de estivación. Este organismo en particular fue capturado en septiembre del 2008 y recapturado después de la estivación en junio del 2009 siendo el único individuo adulto que sobrevivió a la época seca. Además este camaleón adulto en particular mantuvo su territorialidad puesto que en ambas capturas fue encontrado en el mismo sitio (Pa2). Desgraciadamente no se puede afirmar que sucede con todos los individuos de la población, por lo que surge la pregunta ¿dónde quedaron los organismos adultos y juveniles del 2008 que no se recapturaron en el 2009? Una de las posibilidades puede ser que la mortalidad en la estivación de estas lagartijas sea muy elevada, casi una muerte colectiva (Wone y Beauchamp, 2003); otra hipótesis puede ser que hayan migrado a otros sitios, lo cual es poco probable ya que las zonas donde se muestreó se encuentran fuertemente delimitadas con ríos, pendientes pronunciadas y zonas con vegetación abundante, además no hay zonas que mantengan condiciones similares a los caminos y pastizales muestreados a kilómetros de distancia. También puede ser que el estudio haya concluido antes de que la mayoría de individuos adultos y juveniles se reactivaran después de la estivación. Por otra parte, durante la época de estivación, no se encontraron madrigueras activas ni tampoco a ningún organismo

estivando, mucho menos restos de lagartijas que pudieran indicar muertes colectivas, por lo que se generaron varias incógnitas, ¿qué porcentaje de organismos marcados entran en estado de estivación? ¿Cuántos camaleones sobreviven a esta condición? ¿Los camaleones hacen sus propias madrigueras o tienden a ocupar madrigueras ajenas? ¿Qué condiciones de temperatura y humedad mantienen los sitios que usan los camaleones como refugios para la estivación?. Para resolver esta incógnita se recomienda hacer un estudio similar por dos años consecutivos.

Término de la estivación y registro de nacimientos

A mediados de primavera del 2009 las lluvias marcan el comienzo de la estación húmeda, paralelamente la estivación se ve interrumpida por uno de los eventos más importantes en el ciclo de vida de los camaleones, la fase de nacimientos es un evento de gran importancia ya que permite proponer que el desarrollo de las crías dentro de vientre materno (gestación) se lleva a cabo en la época seca (Fig. 21) y están perfectamente sincronizadas para nacer en primavera donde las condiciones lluviosas proveen de recursos a los neonatos y además fomenta que la competencia entre las crías se reduzca debido a la elevada disponibilidad de los recursos (Zug *et al.*, 2001). Exactamente una semana después de las primeras lluvias (17 de mayo de 2009), la población de camaleones pasó de cero individuos a 44 lagartijas en promedio por día, registrando un aumento poblacional marcado y repentino asociado a la natalidad, ya que cada uno de los organismos muestreados fueron crías (Fig. 22 y 23; Cuadro. 13). Los nacimientos ocurrieron antes de la aparición de los adultos, mismos que aún se encontraban estivando o bien apenas reactivando su metabolismo, indicando que las clases de edad “adultos y crías” se encuentran desfasadas en su ritmo biológico. Durante este periodo las crías representan el estadio más abundante pero también el más frágil. La tasa de sobrevivencia en primavera y verano muestra una variación importante que culmina con una marcada disminución de la población de crías relacionada a la sobrevivencia negativa (Fig. 23). Aún no se sabe que factor en específico impacta tan dramáticamente a la población de crías pero es posible que el ganado ovino ocasional que transita por estos caminos abandonados aplaste a varias de ellas siendo estas poco móviles y confiadas de su camuflaje; sin embargo, no se descartan otras causas de mortalidad como depredación. En la localidad se registró la presencia de serpientes, aves canoras y rapaces, tlacuaches, mapaches, martas, perros y gatos.

El ritmo biológico observado en *P. orbiculare* coincide con el que tiene *Uma inornata*. En esta última especie la poblacional se encuentra en su mayoría inactiva en épocas con baja precipitación. Cuando las lluvias sobrepasan un nivel de precipitación arriba de los 40-50 mm la población se incrementa súbitamente habiendo también cambios en su dieta (Barrows, 2006). El ciclo de vida de *Phrynosoma orbiculare* coincide con los ciclos reproductivos de otros camaleones vivíparos descritos por Zamudio y Parra (2000) y también se relacionan con las adaptaciones reproductivas que tienen otras especies de lagartijas que habitan lugares montañosos donde destaca la reducción de la inversión reproductiva a pocos eventos reproductivos muy marcados temporalmente con nidadas que poseen muchos embriones de tamaño reducido (Zug *et al.*, 2001). Sin embargo, Rodríguez *et al.* (2002) dicen que el número de embriones o de crías de *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* dependen del esfuerzo reproductor de la madre reflejado en su peso. De tal manera habrá más posibilidades que una hembra robusta produzca una camada grande y esto depende de la abundancia del recurso alimenticio. Un ciclo de vida similar se puede encontrar en varias especies de lagartijas pertenecientes a la familia Phrynosomatidae como es *Sceloporus formosus*, que presenta un periodo reproductivo y de vitelogénesis entre los meses de abril y noviembre, mientras que el desarrollo embriogénico sucede entre noviembre y marzo (Ramírez-Bautista y Pavón, 2009).

Época lluviosa y época seca

La temperatura (T) es una de las variables ambientales más importantes para el desarrollo de los reptiles, ya que estos son organismos poiquilotermos. Sin embargo, en este estudio la temperatura es una variable constante, que presenta pocos cambios a lo largo del tiempo, mientras que la humedad (H) muestra cambios bruscos entre las estaciones, obteniendo así, una importancia mayor en la biología de la especie. Mientras la temperatura durante el estudio varió de 27 °C a 33 °C, la humedad presentó cambios desde el 5% hasta el 52% a nivel de suelo (Fig. 25 A). La época seca se define por mantener medias de temperaturas por arriba de los 30 °C mientras la humedad se encuentra por debajo del 10% y durante la época lluviosa, la media de humedad aumenta a más de 30% acompañada de una media de temperatura de 30 °C a nivel de suelo (Fig. 25. B).

Al comparar la humedad atmosférica y a nivel de suelo, se observó que ambas humedades se comportan de manera similar, es decir: al haber sequía ambas humedades

disminuyen, y cuando llega la época lluviosa ambas humedades tienden a aumentar, sólo que se mantienen a escalas diferentes, ya que a nivel de suelo las humedades son más elevadas que a nivel atmosférico (Fig. 26). En las temperaturas esto no sucede así, ya que durante el invierno (época de sequía) las temperaturas atmosféricas y a nivel de suelo se comportan de manera opuesta, ya que en el aire la temperatura baja, mientras que en el suelo la temperatura aumenta. En la época de lluvias (primavera y verano) el sustrato se encuentra húmedo por lo que su temperatura baja, y la temperatura a nivel atmosférico aumenta (Fig. 27).

CONCLUSIONES

En este estudio se describen los siguientes aspectos de la historia de vida de *Phrynosoma orbiculare*:

1. Los camaleones son lagartijas adaptadas para vivir en ambientes con estaciones fuertemente marcadas, estivando seis meses en los cuales las hembras se encuentran gestantes.
2. La recuperación del número poblacional depende en gran parte de los nacimientos y la sobrevivencia.
3. Los neonatos aparecen con las primeras lluvias de primavera que anuncian la entrada de la época de abundancia.
4. Las crías son el rango de edad más vulnerable, por su tamaño reducido y sus mecanismos de defensa que involucran el mimetismo en vez de la huida misma que es muy limitada por la pequeña zancada que desarrollan.
5. Los adultos y las crías se encuentran separados en microambientes muy particulares, aunque tiene algunas características en común por ejemplo: los sustratos planos y soleados.
6. Las crías prefieren ambientes arenosos y empedrados despejados de vegetación donde abundan las hormigas y hormigueros, mientras los adultos se desplazan a los pastizales.
7. Los juveniles se encuentran en un estado de transición entre ambos sitios.
8. Las hembras de los *Phrynosomas* prefieren lugares más húmedos que los machos.
9. La proporción de machos con respecto a las hembras es mayor.
10. La proporción de crías es mayor en primavera mientras que los adultos y juveniles son más abundantes en otoño.

Gracias a este estudio se describieron factores importantes que controlan la biología de estas lagartijas; sin embargo, estudios posteriores podrían explicar entre otras cosas: Los sitios donde estivan y cuantificar el efecto que tiene la estivación sobre el número poblacional. Faltando además describir los nacimientos tanto en campo como en el laboratorio para tener la certeza de los ciclos reproductivos; es decir, comienzo de la gestación y tener registros comprobables de los nacimientos bajo tierra. Es necesario realizar un estudio más extenso para demostrar que el cambio climático es un factor que prolonga las sequías en esta zona, lo cual afecta de manera negativa a estas poblaciones de camaleones.

Las características del organismo y su interacción con el medio deben de ser estudiados más a fondo para entender los factores más importantes que influyen en la biología de estos reptiles. Es importante diseñar estrategias para poder protegerlo y conservar las zonas que los alojan.

LITERATURA CITADA

- Altamirano-Álvarez, T. A., Soriano-Sarabia, M. y S. Torres Reyes. 2006. Anfibios y reptiles de Tepoztlán, Estado de México. *Revista de Zoología*, 17: 46-52.
- Antelo, R., Ayarzagüena, J. y J. Castroviejo. 2008. Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela). Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana, 286 pp.
- Audesirk, T., Audesirk, G. y B. E. Byers. 2003. *Biología: La Vida en la Tierra*. Sexta edición, Prentice Hall, México, 889 pp.
- Baharav, D. 1975. Movement of the horned lizard *Phrynosoma solare*. *Copeia*, 1975(4): 649-657.
- Barboza, Noelia N., Fioranelli, S. A., Koza, G. A., Mussart, N. B., Coppo, J. A. 2005. Relaciones entre el peso y las dimensiones corporales de los yacaré "overo" (*Caiman latirostris*) y "negro" (*Caiman yacare*) en cautiverio. Cátedra de Fisiología - Facultad de Ciencias Veterinarias. Universidad nacional del nordeste de Comunicaciones Tecnológicas y científicas. Argentina.V-004

- Barrows, W.C. 2006. Population dynamics of a threatened sand dune lizard. *The Southwestern Naturalist*, 50(4): 514- 519.
- Burrow, A. L., Kazmaier, R. T., Hellgren, E. C. y D. C. Ruthven. 2002. The effects of burning and grazing on survival, home range, and prey dynamics of the Texas horned lizard in a thornscrub ecosystem. Pages 43-51 in *Proceedings: the role of fire for nongame wildlife management and community restoration: traditional uses and new directions* (W. M. Ford, K. R. Russell, and C. E. Moorman, editors). United States Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, General Technical Report NE-288:1-145.
- Castañeda-Gaytán, G., Gadsden, H., López-Corrujedo, H. y J. L. Estrada-Rodríguez. 2003. Historia de vida de *Uma parapygas* (Sauria: Phrynosomatidae) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. *Acta zoológica Mexicana. Nueva serie*. 089: 169-184.
- Castro-Franco, R. y M. G. Bustos-Zagal. 2003. Lagartijas de Morelos: Distribución, hábitat y conservación. *Acta Zoológica Mexicana*, 88(2003): 123-142.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. Centro de Ecología, UNAM. CIENCIAS. Especial, 4: 4- 9 pp.
- García, R., Castro, H. y H. Cárdenas. 2005. Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector la Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia*, 27(2):299-310.
- García-Vázquez, U. O. y B. N. Mendizabal. 2008. Camaleones Endémicos de México. *Herpetófilos*, 1:12-13.
- Grant, T. J. y P.F. Doherty. 2009. Potencial mortality effects of off-highway vehicles on the flat-tailed Horned Lizard (*Phrynosoma mcalli*): A manipulative experiment. *Environmental Management* 43:508-513.
- Horlent, M., Arturi, M., Cellini, J. M., Pérez, C. D., Buss, J. M. y F. Goya. 2003. Crecimiento y competencia intraespecífica en *Celtis tala* en el este de Buenos aires (Argentina). *AGRISCIENTIA*, 20: 79-80.
- Horowitz, S. B. 1955. An arrangement of the subspecies of the horned toad, *Phrynosoma orbiculare* (Iguanidae). *The American Midland Naturalist*, 54(1): 204-217.
- INEGI. 1996. Anuario estadístico del Estado de México.

- Krebs, J. C. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Third edition. Harper and Row, New York, 800 pp.
- Lahti, M. E. y D. D. Beck. 2008. Ecology ontogenetic variation of diet in the pigmy short-horned lizard (*Phrynosoma douglasii*). American Midland Naturalist, 159(2): 327-331.
- Leache, D. A., M. Koo. S. M., Spencer L. C., Papenfuss. J. T., Fisher N.R. y A. J. Mcguire. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(30):12418-12423.
- Lemos-Espinal, J. A., Rojas, G. R. I. y V. J. J. Zúñiga. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. México. UNAM, Facultad de Estudios Superiores-Iztacala. 157 pp.
- Lemos-Espinal. J. A., Smith. G. R., Ballinger, R. E. y H. M. Smith. 2003. Ecology of *Sceloporus speari* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central Chihuahua, México. Journal of Herpetology, 37(4):722-724.
- Maliakal, S. K. 2003. Demografía y preferencias microambientales de dos especies endémicas de Florida en comparación con dos congéneres de amplia distribución. Ecosistemas, Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente. Año XII, (2):1.
- Manzanilla, J. y J. Pefaur. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. Revista de Ecología de Latino América, 7(1-2): 18-22.
- Mathies, T. y J. M. Martin. 2008. Overwintering site selection by short Horned lizards (*Phrynosoma hernandesi*) in Northeastern Colorado. Journal of Herpetology, 42(1):163-171.
- McIntyre, E. N. 2003. Effects of conservation reserve program seeding regime on harvester ants (*Pogonomyrmex*), with implications for the threatened Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*). The Southwestern Naturalist, 48(2): 244-245.
- Menke, S. B. 2003. Lizard community structure across a grassland creosote bush in the Chihuahuan Desert. Canadian Journal of Zoology, 81:1829-1833.
- Montanucci, R. R. 1989. The relationship of morphology to diet in the horned lizard genus *Phrynosoma*. Herpetológica, 45(2): 208-216.
- Montanucci, R. R. 1989. The reproduction and growth of *Phrynosoma ditmarsii* (Sauria: Iguanidae) in captivity. Zoo Biology, 8(2):139-149.

- Montgomery, E. C. y P. S. Mackessy. 2003. Natural history of the Texas horned lizard *Phrynosoma cornutum* (Phrynosomatidae) The Southwestern Naturalist, 48(1):111-117.
- Morey, S. 2000. Life history account for coast horned lizard. Life history accounts for species in the California Wildlife Habitat Relationships, 1(111): 28-29
- Muñoz, E. M., Ortega, A. M., Bock, B. C. y V. P. Páez. 2003. Demografía y ecología de anidación de la iguana verde, *Iguana iguana* (Squamata: Iguanidae), en dos poblaciones explotadas en la Depresión Momposina, Colombia. Revista de Biología Tropical. 51(1)
- Pianka, E. R. y W. L. Hodges. 1998. Horned Lizards*, Reptiles. Magazine, 48-63.
- Ramírez-Bautista, A. y P. N. Pavón. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, México. Revista Chilena de Historia Natural, 82: 553-558.
- Rodríguez, R. F., Méndez, R. F., García, C. R. y C. M. Villagrán-Santacruz. 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 85:181-188.
- Sherbook, W. C. 1976. Horned Lizard. Unique reptiles of Western North America. (popular series N° 31) Western Natl Parks Assoc, 48 pp.
- Sherbrook, W. C. 2008. Antidepredator reponses by Texas horned lizard to two snake taxa with different foraging and sudjugation strategies. Journal of Herpetology, 42(1):145-148.
- Siliceo, C. H. H. 2007. Efecto de la estacionalidad y estructura de hábitat en la abundancia y uso del hábitat de *Sceloporus utiformis* (Sauria: Phrynosomatidae) del Bosque Tropical caducifolio. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM, 80 pp.
- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A. y G. Casas-Andreu. 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. Cuaderno 32. IBUNAM, 36-39 pp.
- Urzúa, V. E. 2008. Termorregulación de la lagartija vivípara *Phrynosoma orbiculare* (Phrynosomatidae) en zonas de alta montaña. Tesis de maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, 36 pp.
- Vásquez, D. J. 1993. Recursos faunísticos, herpetofauna. Investigación y ciencia, 10: 54.
- Vázquez, D. J. y Quintero, D. G. E. 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes, CONABIO. CIEMA, 145 pp.

- Vitt, L. J., Caldwell, J.P. 2009. Herpetology and introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History. Department of Zoology. University of Oklahoma. Norman, Oklahoma. Tercera edición. 207 pp.
- Wooldrich, P. G. A., Oliver, L. L. y J. A. Lemos-Espinal. 2005. Anfibios y reptiles del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. UNAM, CONABIO, 54 pp.
- Wone, B. y B. Beauchamp. 2003. Movement, home range and activity patterns of the horned lizard *Phrynosoma mcalli*. Journal of Herpetology, 37 (4): 679-686.
- Zamudio, R. K. y G. Parra-Olea. 2000. Reproductive mode and female reproductive cycles of two endemic Mexican horned lizards (*Phrynosoma taurus* and *Phrynosoma braconnieri*). Copeia, (1): 222-226.
- Zug, G. R. y L. J. Vitt. 2001. Herpetology; An introductory biology of amphibians and reptiles. Second edition. Academic Press, 630 pp.