



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**USO DE HÁBITAT, ECOLOGÍA TÉRMICA Y
PARÁMETROS POBLACIONALES DE *Abronia
graminea* (SQUAMATA: ANGUIDAE) EN
CHIGNAHUAPAN, PUEBLA. MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

DULCE MARÍA MORO HERNÁNDEZ

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA



CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX., 2016



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.

AGRADECIMIENTOS

Al municipio de Chignahuapan del que ahora es presidente el Lic. Juan Enrique Rivera Reyes, por las facilidades otorgadas para la realización de este proyecto. En especial al Lic. Cristian Aguilar León y al Lic. César López Cruz por el apoyo otorgado para el inicio del proyecto.

A mi directo de tesis el M. en C. José Alberto Cruz Silva, al Dr. Víctor Hugo Reynoso y a la Bióloga Adriana González por todo lo que me enseñaron en cuatro niveles de taller, por los consejos al inicio del planteamiento de este proyecto y por todo el apoyo y guía durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Carlos Balderas Valdivia por la ayuda con el método de marcaje, al Dr. Roberto Munguía Steyer por todo lo que me enseñó sobre el uso de MARK y al M. en C. Víctor Argáez por la ayuda con el programa. Al M. en C. Alex Espinoza por su ayuda con el programa Capture.

A mis sinodales el Dr. Aníbal Díaz, el Dr. Saúl López, la M. en C. Gabriela Díaz y la Biól. Adriana González por sus revisiones y comentarios que sin duda enriquecieron este trabajo.

A todas las personas que me acompañaron a campo a Eric Centenero, Julián Velasco, Alberto Cruz, Vania Olmos, Priscila Tamayo, Ana Valenzuela, Ángel Soto, Mirna Vera, Víctor Romero, Majo Monteverde, Karla Zepeda, Hugo Salinas, Corina Rodríguez, Paulina Fernández, Misael Garrido, Ana Martínez, Esme Carrasco, Natalia Fierro, Carmina Martínez, Francisco Mendoza, Adriana González, Isela Quintero, Gerardo Soria, Daniel Varela, Canek Rivera, Karina Ángeles.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi mamá muchas gracias por todo lo que has hecho por mí, por todo el apoyo que me has dado y los sacrificios que has hecho para que yo pueda hoy concluir esta etapa. Te debo todo lo que soy.

A mi hermana gracias por todo tu apoyo, por estar conmigo en los momentos más difíciles y ayudarme cada vez que lo necesito, Te amo. A mi papá Juan Gutiérrez gracias por apoyarme y quererme a pesar de no entender del todo lo que hago. Hoy puedo decirte que este trabajo es sólo un ejemplo de lo que puede hacer un biólogo.

A todos los miembros de la familia Cruz-Silva gracias por recibirme en su casa y permitirnos un lugar para trabajar. A Quintin y Elvira gracias por abrirnos las puertas de su casa aunque en ocasiones la llenamos de lagartijas. Al resto de la familia muchas gracias por todos los momentos que compartieron con nosotros y por permitirnos ser parte de ellos.

A Edgar y Nayely muchas gracias por prestarnos su casa y una disculpa por todas las molestias que eso implicaba. A Don Evelio González por permitirnos colocar los registradores de temperatura en su casa, gracias porque mes con mes estaba dispuesto a ayudarnos.

Al Dr. Víctor Hugo por las facilidades otorgadas para realizar una parte de este proyecto.

A mi tutor el M. en C. José Alberto Cruz gracias por creer en mí desde el principio, por todo tu apoyo, por todo lo que me has enseñado y por no dejar que me diera por vencida. Siempre.

A la Mostra Karla y el Mostro Brayan, gracias por estar conmigo en cada momento y durante cada crisis. Gracias por todos los momentos que me han regalado, por todos los consejos y todo el apoyo. Los amo.

Al mejor taller Hugo, Corina, Isela, Gerardo, Micho y Paulina, amigos gracias por todos los momentos que hemos pasado. Los quiero demasiado a todos.

A todos los chicos del cubil Canek, Carmina, Mike, Lulú, Esme, Gaby, Jorge y los anexos Santi y Ángel gracias por los incontables cafés y momentos que hemos compartido.

A todas las personas que me acompañaron a campo, gracias por ser parte de este proyecto gracias por la paciencia y por no desesperarse cuando no encontrábamos animales. Gracias por soportar todo el día de muestreo, el hambre y los regaños y enojos míos sobre todo durante los gradientes. A Eric Centenero gracias por acompañarme durante la primer salida que fue un punto clave para mí y para el desarrollo del proyecto. Gracias a todos los chicos que en su momento fueron los trepadores de árboles oficiales (Beto, Ángel, Hugo, Daniel y Karina) que sin importar las dificultades, fueron capaces capturar a las Abronias más difíciles. Gracias a ustedes el número de capturas se incrementó bastante. A Esme gracias por involucrarte tanto con el proyecto, por todo tu apoyo y por comunicarte con las Abronias. A todas las personas que en algún momento estuvieron dispuestas a comprobar “la teoría” gracias por todos los momentos que pasamos durante este proceso.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	
Ecología poblacional e historia natural	3
Ecología térmica	5
Uso de hábitat	8
Historia natural	10
Antecedentes	12
Objetivos	16
Justificación	17
Hipótesis	17
Materiales y métodos	
Sitio de estudio	19
Especie de estudio	20
Ecología poblacional e historia natural	21
Ecología térmica	24
Uso de hábitat	26
Resultados	
Ecología poblacional e historia natural	28
Ecología térmica	34
Uso de hábitat	44
Discusión	
Ecología poblacional e historia natural	48
Ecología térmica	52

Uso de hábitat	57
Conclusiones	61
Literatura citada	62

Índice de Figuras

Figura 1. Ubicación del sitio de estudio	19
Figura 2. Código de marcaje para <i>Abronia graminea</i>	22
Figura 2. Gradiente térmico	25
Figura 4. Distribución de categorías de edad	29
Figura 5. Coloración de las diferentes categorías de edad	30
Figura 6. Patrones de actividad de <i>Abronia graminea</i>	31
Figura 7. Medidas del cráneo con respecto a longitud hocico cloaca	33
Figura 8. Medidas longitud hocico cloaca de machos y hembras	34
Figura 9. Temperaturas corporales por sexo	35
Figura 10. Correlaciones de temperatura	36
Figura 11. Tendencias de temperatura y humedad a lo largo del año	37
Figura 12. Temperaturas de primavera	39
Figura 13. Temperaturas de verano	40
Figura 14. Temperaturas de otoño	41
Figura 15. Temperaturas de invierno	42
Figura 16. Uso de hábitat de <i>A. graminea</i>	44
Figura 17. Análisis de correspondencias canónicas	45
Figura 18. Temperaturas a lo largo del día	46

Índice de cuadros

Cuadro 1. Datos tomados para cada ejemplar en campo	27
Cuadro 2. Intervalos de tamaño de las categorías de edad	30
Cuadro 3. Modelos de abundancia y supervivencia	32
Cuadro 4. Temperaturas mensuales y anuales	43
Cuadro 5. Amortiguamiento de temperaturas	47

RESUMEN

Una población es un conjunto de individuos de una especie que habitan un área geográfica determinada, que comparten los recursos que en ella existen y que son marcados por algún nivel de cohesión u homogeneidad genética. La piedra angular de cualquier estudio ecológico es la estimación de la abundancia y densidad de una población particular. Las lagartijas han sido a menudo utilizadas como sistema modelo en ecología debido a que muestran una gran variación inter e intraespecífica en los patrones de uso del espacio y exhiben la más amplia diversidad de comportamientos de termorregulación. Por lo tanto, constituyen un modelo ideal para probar hipótesis de ecología térmica y poblacional. Por esta razón el objetivo de este estudio es determinar algunos parámetros poblacionales, la ecología térmica y uso de hábitat de *Abronia graminea*, una lagartija endémica de la Sierra Norte del estado de Puebla, en el municipio de Chignahuapan, México. Durante un año se realizaron visitas mensuales con una duración de cinco días, se utilizó el método de captura-recaptura para estimar el tamaño de la población, se registraron las preferencias de hábitat, variables ecológicas de los organismos y se registraron las temperaturas corporales, seleccionadas, ambientales y de sustrato para determinar la ecología térmica de la especie.

Se capturaron un total de 355 organismos con 72 recapturas y se estimó una población de 769 individuos agrupados en tres categorías de edad: crías, juveniles y adultos, que fueron identificadas por los patrones de coloración y características físicas de las escamas. En el municipio de Chignahuapan se encuentra una población relativamente grande y estable de esta especie, comparada con las densidades reportadas para otras localidades. Se pudieron observar individuos de las tres categorías de edad durante la mayor parte del año, mientras que abril resultó ser un mes importante en la transición entre estas. Se encontró evidencia de dimorfismo sexual en las medidas del cráneo con respecto a la longitud hocico cloaca.

A. graminea se comporta como un organismo estenotérmico con tendencias hacia la termorregulación, capaz de mantener su temperatura corporal dentro de un estrecho intervalo durante la mayor parte del año. La calidad térmica del hábitat es baja la mayor parte del año, excepto en la primavera, a pesar de esto *A. graminea* presenta una alta precisión en el mantenimiento de la temperatura lo que le permite ser eficiente térmicamente. No se encontraron diferencias en las temperaturas corporales y temperaturas seleccionadas a lo largo del año ni diferencias en las temperaturas corporales entre machos y hembras.

El 67% de los organismos fueron encontrados en troncos de encinos a una altura promedio de 2.5 m seguido de ramas y oquedades con un porcentaje de encuentro de 13 y 6% respectivamente, siendo las bromelias el sustrato con menor número de ejemplares registrados 0.9%, contrario a lo que se menciona en literatura. No existe solapamiento entre el tipo de microhábitat preferido en las diferentes categorías de edad. La temperatura corporal de las lagartijas refleja la misma tendencia que las temperaturas ambientales dentro del bosque, sin embargo, se encontró que el microhábitat amortigua las temperaturas a nivel macroclimático de 6 a 8 °C y cerca de 1 °C dentro del bosque.

INTRODUCCIÓN

Ecología poblacional

Una población es un conjunto de individuos de una especie que habitan un área geográfica específica, que comparten los recursos que en ella existen y que son marcados por algún nivel de cohesión u homogeneidad genética (Zug *et al.* 2001). La piedra angular de cualquier estudio ecológico es la estimación de la abundancia y densidad de una población particular (Krebs, 1999). El tamaño poblacional puede ser medido de dos maneras: 1) la densidad absoluta, que es el número de organismos por unidad de área o volumen; 2) la abundancia relativa, que es el tamaño de una población relativo a otra población (Krebs, 1999). Los organismos dentro de una población normalmente se dividen en etapas o clases de edad de importancia ecológica como pueden ser pre-reproductiva, reproductiva y pos-reproductiva o crías, juveniles y adultos. (Smith y Smith, 2007).

Uno de los métodos más utilizados para estimar los parámetros de una población animal es la técnica de captura-marca recaptura, la cual consiste en capturar organismos, marcarlos y liberarlos para ver qué fracción de individuos llevan marcas (Krebs, 1999). Estos estudios involucran muestreos repetitivos de una manera que permita el reconocimiento único de los animales (Crosbie y Montly, 1985). Los estudios de marca-recaptura están generalmente diseñados para satisfacer algunos supuestos necesarios para que las inferencias hechas con estos modelos tengan validez (Lindberg, 2012), estos supuestos son 1) los individuos son representativos de la población de interés y los parámetros estimados de la población marcada pueden extrapolarse a la población sin marcar, 2) las marcas no afectan el comportamiento o supervivencia de los individuos, 3) las marcas no se borran o se pierden, 4) los animales marcados tienen la misma probabilidad de captura que aquellos que no llevan marcas, 5) el

destino de los animales que llevan marcas es independiente de aquellos animales que no las llevan, 6) se infiere que se trata de una población cerrada (Lindberg, 2012).

Las poblaciones cerradas son aquellas que no cambian en composición durante el curso del estudio, es decir, exactamente los mismos animales se encuentran en la población y son expuestos a los esfuerzos de captura en cada periodo de muestreo (Nichols, 1992).

Existen numerosas técnicas de marcaje disponibles para estudios de captura-marca recaptura (Woodbury, 1956; Ferner y Plummer, 2016). Sin embargo, la selección de una técnica debe permitir los objetivos del estudio y el cumplimiento de las normas profesionales y humanas aceptables (Nietfeld *et al.*, 1994). En estudios demográficos las marcas mayormente utilizadas para lagartijas es la asignación de números usando un sistema de corte de falanges en una o más extremidades (Dunham *et al.*, 1988, Ekner *et al.*, 2011). A pesar de que el corte de dedos es una marca permanente y de fácil reconocimiento suele causar un ligero trauma en los organismos y afectar las habilidades locomotoras reduciendo la supervivencia (Vervust y Van Damme, 2009). Existe poca información sobre la manera en la que el corte de dedos afecta a las lagartijas arborícolas, aunque se ha observado que en lagartijas del género *Anolis* el corte de uno o más dedos reduce la habilidad de las lagartijas para adherirse al sustrato y a su vez modifica la manera en la que los organismos perciben el mismo (Bloch e Irschick, 2004).

La mayor parte de los estudios poblacionales y demográficos en lagartijas se han realizado con especies de gran abundancia, amplia distribución o que se encuentran en peligro, lo cual contribuye a mejorar los planes de conservación (e.g. Barrow, 2006; Endriss *et al.*, 2007; Tucker *et al.*, 2014). En México esta tendencia se mantiene y la mayoría de los estudios se han hecho con especies del género *Sceloporus* (Lemos-Espinal *et al.*, 1998; Ortega-Rubio *et al.*, 1999; Ortega-León *et al.*, 2007; Zúñiga-Vega *et al.*, 2008) y del género *Xenosaurus* (Zúñiga *et al.*, 2007; Zamora-Abrego *et al.* 2010).

Aunque las lagartijas muestran una gran variación inter e intraespecífica en los patrones de uso de espacio (Perry y Garland, 2002) y han sido utilizadas como modelo en ecología, los estudios poblacionales son pocos a pesar de ser altamente útiles y necesarios debido a la relación que existe entre las poblaciones y su hábitat, el cual se ha visto altamente susceptible a la destrucción por actividades humanas y además se ve amenazado por el cambio climático.

Ecología térmica

Entre los vertebrados ectotermos, las lagartijas exhiben la más amplia diversidad de comportamiento termorregulador, por lo tanto son un modelo ideal para probar hipótesis sobre ecología térmica (Catenazzi *et al.* 2005). Los estudios de termorregulación en estos organismos son esenciales para evaluar la capacidad que tienen diferentes especies de regular su temperatura corporal en ambientes térmicos severos (Kearney *et al.* 2009; Lara-Reséndiz *et al.*, 2015b). Para entender completamente la termorregulación de los animales en su ambiente natural, es necesario medir el intervalo disponible de opciones térmicas (Christian y Weavers, 1996). La integración de la ecología térmica ha tenido notables avances en el entendimiento de los efectos del cambio climático (Tuff, *et al.*, 2016), pero sigue sin existir una teoría sintética de termorregulación en lagartijas.

Los procesos fisiológicos de las lagartijas, están determinados por la temperatura corporal, los individuos que son capaces de mantener su temperatura corporal dentro de un rango óptimo tienen una mayor adecuación y no se ve altamente afectados por las limitaciones térmicas del ambiente (Huey y Slatkin, 1976, Villamar, 1998; Blouin-Demers y Nodeau, 2005; Tuff, *et al.*, 2016). Las lagartijas diurnas a menudo mantienen temperaturas relativamente altas y constantes a través de modificaciones de comportamiento (Huey y Slatkin, 1976). Por ejemplo, al seleccionar espacios expuestos al sol, bajo sombra, modificar su postura, lo cual alera la superficie expuesta al calor, regulando sus tiempos de actividad e incluso modificando la temperatura corporal en la

cual realizan determinadas actividades como la digestión (Huey y Slatkin, 1976; Angilletta *et al.*, 2002; Bustos *et al.*, 2013).

No todos los organismos termorregulan de la misma manera, las lagartijas pueden recibir la energía térmica directa o indirectamente (Huey y Slatkin, 1976; Fierro-Estrada, 2013). Aquellos que reciben la energía de manera directa se denominan heliotermos, estos organismos frecuentemente elevan su temperatura corporal sobre la temperatura del aire y lo consiguen exponiéndose al sol (Cunningham, 1966). Los organismos que obtienen energía principalmente por conducción (posándose sobre rocas o suelo) es decir, no exponiéndose directamente al sol son denominados tigmotermos (Zug *et al.* 2001). Muchas especies de lagartijas tienen un rango relativamente estrecho de temperaturas preferidas, las cuales a menudo corresponden con diferentes óptimos fisiológicos (Adolph, 1990) estos organismos son denominados estenotérmicos, mientras que aquellos cuya temperatura corporal puede mantenerse dentro de un intervalo más amplio se denominan euritérmicos.

Existen dos estrategias de aprovechamiento de la temperatura corporal: 1) organismos termorreguladores, los cuales mantienen relativamente constante su temperatura corporal a pesar de las variaciones de la temperatura ambiental, 2) organismos termoconformistas donde la temperatura corporal varía directamente con las fluctuaciones de la temperatura ambiental (Zug *et al.* 2001). En el caso de las lagartijas, algunas especies son predominantemente conformistas mientras que otras son termorreguladoras activas (Villamar, 1998; Blouin-Demers y Nodeau, 2005).

Algunos de los factores más importantes que influyen sobre la temperatura corporal de un organismo son la época del año, la humedad, el microhábitat, la hora del día, el estatus reproductivo y el tipo de actividad (Villamar, 1998). La temperatura corporal de las lagartijas es resultado de las vías de intercambio de calor en el ambiente, comportamientos de

termorregulación y restricciones impuestas por la morfología y fisiología de los organismos (Catenazzi *et al.* 2005) y está relacionada con procesos de gran importancia como la digestión, el desarrollo, la locomoción, reproducción, aprendizaje, depredación y metabolismo (Huey y Slatkin, 1976; Hitchcock y McBrayer, 2006).

Relativamente pocos estudios han considerado el papel de la termorregulación en el uso de hábitat por las lagartijas (Adolph, 1990), a pesar de que las características térmicas del microhábitat, especialmente para ectotermos, son un factor abiótico muy importante porque la ecología y fisiología de estos organismos depende de su temperatura corporal (Du, *et al.*, 2006).

Los ectotermos son especialmente vulnerables al cambio climático porque sus funciones fisiológicas básicas como la locomoción, crecimiento y la reproducción están fuertemente influenciadas por la temperatura ambiental (Deutsch *et al.*, 2008). Por estas razones es necesario comprender el papel que tiene el uso de hábitat y el comportamiento termorregulador en la ecología de las lagartijas, evaluar los potenciales impactos de los cambios en el ambiente y cómo pueden lidiar con fenómenos como el cambio climático para así sugerir posibles medidas de conservación (Smith y Ballinger, 2001, Ryan *et al.*, 2015).

En México la mayor parte de los estudios de ecología térmica en lagartijas se han realizado con especies de la familia Phrynosomatidae (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Lemos-Espinal *et al.*, 1997; Woolrich *et al.*, 2006; Lara-Reséndiz *et al.* 2015a, 2015b;) y la mayoría de estos estudios se enfocan en el comportamiento termorregulador que exhiben los organismos para ser capaces de enfrentar los cambios en las temperatura ambientales, sin evaluar el grado en el cual el hábitat puede amortiguar y reducir estos cambios.

Una consideración importante es que los hábitats pueden ofrecer amortiguamiento no sólo a temperaturas elevadas sino también a bajas temperaturas. La manera en la cual estos hábitats amortiguan las condiciones macroclimáticas sigue siendo relativamente desconocida y un mejor

entendimiento puede tener importantes implicaciones para la conservación y estrategias de mitigación del cambio climático (Scheffers *et al.*, 2013; Ryan *et al.*, 2015; Woods *et al.*, 2015).

Uso de hábitat

El hábitat puede ser definido como el conjunto de características ambientales o recursos de los que depende una especie para sobrevivir (Sánchez *et al.*, 2011). En algunos casos el hábitat y microhábitat pueden ser utilizados como sinónimos para hacer referencia al tipo de sustrato o percha en el cual un animal se encuentra (Smith y Ballinger, 2001; Ryan *et al.*, 2015). El hábitat de cualquier especie animal puede identificarse por diversos métodos, uno de ellos es el conocimiento del área de habitación, como sitios de nidificación, de descanso o de alimentación, ya que se pueden delimitar e identificar algunas de las características importantes por las que la especie prefiere ese hábitat (Sánchez *et al.*, 2011).

El proceso por el cual los organismos eligen activamente una ubicación para habitar se denomina selección de hábitat (Smith y Smith, 2007). La selección de hábitat es uno de los fenómenos ecológicos menos conocidos (Krebs, 1985) y es usualmente el comportamiento de los animales para seleccionar activamente dónde vivir o persistir pasivamente en ciertos tipos de hábitats (Boyce y McDonald, 1999). Esta selección se ve influenciada por la disponibilidad del hábitat para el organismo, ya que la vegetación y factores abióticos relacionados influyen en la distribución y abundancia de las especies (Krebs, 1985).

Entender por qué un animal ocupa un hábitat específico (por cubierta térmica, abundancia de alimento, o evadir depredadores) o selecciona un tipo de vegetación como alimento (para maximizar el consumo de energía, obtener nutrientes específicos, o minimizar el consumo de toxinas), puede revelar mucho más acerca de los factores que limitan a las especies que simplemente documentar los patrones de uso (Litvaitis *et al.*, 1994).

De acuerdo con Krebs (1985), la selección de hábitat es el resultado de que los organismos dejan un mayor número de descendientes en algunos tipos de hábitats en comparación con otros, dependiendo del organismo de estudio. Esta selección suele ser muy precisa en un medio ambiente predecible, pero cuando se modifican los hábitats algunas especies no pueden adaptarse rápidamente y por ello ocupan sólo una proporción de su hábitat potencial (Krebs 1985). Caracterizar el hábitat es importante si se desea tener un mejor conocimiento sobre los requerimientos ecológicos de un animal para satisfacer alguna de sus necesidades biológicas (Sánchez *et al.*, 2011). De esta manera los análisis de uso de hábitat, son una herramienta fundamental para la conservación y el manejo de las poblaciones silvestres (Attademo *et al.*, 2004).

La conducta de los individuos en la selección de hábitat suele restringir la distribución de muchas especies animales (Krebs, 1985) ya que el tamaño de una población y la tasa de crecimiento varían en función de la proporción relativa de los diferentes tipos de hábitat disponibles.

La temperatura y la humedad son los dos principales factores que limitan la distribución de la vida en el planeta (Krebs, 1985). Debido a que las condiciones térmicas varían entre hábitats, un organismo con intervalo finito de tolerancia térmica puede ser capaz de explotar únicamente un pequeño grupo de microhábitats disponibles (Angert *et al.*, 2002) y aquellas especies con amplia tolerancia térmica son capaces de aprovechar todos los microhábitats disponibles (Bustos *et al.*, 2013). No obstante este comportamiento puede ser afectado interacciones competitivas, ya que la disponibilidad de microhábitats para termorregular es limitada entre las especies (Litvaitis *et al.*, 1994; Smith y Ballinger, 2001; Angert *et al.*, 2002; Bustos *et al.*, 2013). Para reducir esta competencia algunas especies modifican sus periodos de

actividad y el uso de distintos microhábitats a lo largo del día o entre temporadas (Bustos *et al.*, 2013).

Los refugios y la disponibilidad de sombra que ofrecen algunos tipos de microhábitat, funcionan como amortiguadores térmicos y permiten que especies con tolerancias térmicas relativamente bajas vivan en ambientes que superan sus límites de tolerancia térmica, evitando así exponerse a temperaturas deletéreas (Kearney *et al.*, 2009; 2013; Sheffers, *et al.*, 2013; 2014b). Algunos de estos refugios incluyen rocas, bajo tierra, oquedades de árboles o plantas epífitas, y su temperatura puede diferir ampliamente de los macroclimas que los rodean, son menos variables que el ambiente y el grado de amortiguamiento o amplificación que ofrecen varía dependiendo del tipo de hábitat (Weatherhead *et al.*, 2012; Potter *et al.*, 2013; Scheffers *et al.*, 2014a; Woods *et al.*, 2015).

Historia natural en lagartijas

Los datos de historia natural son importantes porque este tipo de estudios son la base para ampliar el conocimiento de las especies y con ello poder realizar mejores planes de manejo y conservación (Vitt, 2016). Los estudios de historia natural en lagartijas generalmente se encuentran como notas científicas (Jaksić, y Schwenk, 1983; Campbell y Frost, 1993; Ramírez-Bautista *et al.*, 2016) y algunos publicados en monografías (e.g. Ugueto y Harvey, 2011; Köhler *et al.*, 2012), en libros (Zug *et al.*, 2001; Pough *et al.*, 2016) o en los medios electrónicos (Uetz *et al.*, 2015).

Muchos aspectos sobre la biología de gran parte de los vertebrados terrestres son poco conocidos. La información acerca del uso de hábitat y alimento para una especie particular puede ser necesaria para una región en un periodo de tiempo específico (Litvaitis *et al.*, 1994). Datos detallados de la naturaleza y magnitud de la variación en caracteres de historia de vida dentro y

entre poblaciones son esenciales y estos datos sólo pueden ser producidos por medio de estudios a largo plazo (Dunham *et al.*, 1988).

El dimorfismo sexual es una característica presente en muchas especies animales donde los individuos de un sexo son más grandes que los del otro en una o más medidas del cuerpo (Rutherford, 2004). Las lagartijas son un grupo que ha servido ampliamente como modelo para realizar estudios de dimorfismo sexual (Rutherford, 2004, Pinto *et al.*, 2005) y estos estudios son importantes porque revelan diferencias en la ecología y evolución de machos y hembras dentro de una población, especie o grupo (Rutherford, 2004).

ANTECEDENTES

El género *Abronia* está compuesto por 29 especies distribuidas en México y Centro América (Good, 1988; Campbell y Frost, 1993; Uetz *et al.*, 2015) en hábitats de montaña en el este y sureste de México desde el sur de Tamaulipas hasta el noroeste de El Salvador, Guatemala y sur de Honduras (Formanowicz *et al.*, 1990; Campbell y Frost, 1993; Marschang *et al.*, 2002). En México la distribución del género es disyunta con poblaciones que ocurren en porciones de la Sierra Madre Oriental en los estado de Veracruz, Puebla, Hidalgo y San Luis Potosí, en la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero y Oaxaca y rangos asociados al sur de México en las tierras altas de Chiapas (Bogert y Porter, 1967; Campbell y Frost, 1993; Villamar, 1998).

Los estudios de *Abronia* generalmente se han enfocado en taxonomía, sistemática (e.g. Good, 1987, 1988; Campbell y Frost, 1993; Peterson y Nieto-Montes de Oca, 1996; Chippindale *et al.*, 1998; McCraine y Wilson, 1999; Flores-Villela y Sánchez-H, 2003; Campbell *et al.*, 2016) y nuevos registros (e.g. Schmidt, 1991; Martín-Regalado *et al.*, 2012; Aldape-López *et al.*, 2016).

La mayoría de las especies de *Abronia* parecen estar restringidas a bosques fríos o bosques estacionales de pino-encino, debido a que se encuentran sujetas a parámetros ambientales relativamente estrechos (Campbell y Frost, 1993; Ariano-Sánchez y Torres-Almazán, 2010; Campbell y Brodie, 1999). La distribución de las diferentes especies sugiere que el género es relativamente intolerante a altas temperaturas y ambientes secos (Campbell, 1982).

A pesar de que el género *Abronia* es altamente susceptible al comercio, se desconoce el estado actual de las poblaciones de cada especie (Hudson *et al.*, 2001). Se han hecho esfuerzos para recopilar la información existente de los taxa de *Abronia* como el taller de Conservación, Asesoramiento y Manejo Planificado (CAMP) en el cual se creó un plan de manejo e investigación para la conservación del género, siendo *A. graminea* la especie con mayor cantidad de datos (Hudson, *et al.*, 2001).

Los estudios poblacionales del género se han limitado a dos trabajos realizados en *A. graminea*. Díaz-Velasco (2005) realizó un estudio ecológico de una población de *Abronia graminea* en la región de Puerto del Aire, Veracruz. En dos años de muestreo se colectaron 118 ejemplares y con ello se estimó una población de 435 individuos. Díaz-Velasco (2005) considera que el tamaño de la población es bajo ya que equivale a encontrar un individuo cada seis árboles y en épocas pasadas en el sitio este número era mayor.

González-Porter (2002) realizó un estudio de reproducción y crianza en cautiverio de *Abronia graminea* como medida para su conservación. Este estudio se realizó con una población de 114 ejemplares y se establecen los parámetros necesarios para el mantenimiento, reproducción y crianza en cautiverio de esta especie, incluida la propuesta de un centro de conservación para la reproducción. Se reportan algunos aspectos conductuales, dimorfismo sexual en la coloración y medidas de la cabeza además de algunos registros correspondientes al ciclo sexual como cópulas en el mes de octubre y nacimiento de crías en los meses de marzo, abril y mayo.

Los trabajos realizados sobre la ecología térmica del género *Abronia* están restringidos a Villamar (1998), que realizó un estudio de las preferencias térmicas en Anguidos y reporta que *A. graminea* es una especie tigmotérmica facultativa y euritérmica. Fierro-Estrada (2013) realizó un estudio de ecología térmica de *Abronia taeniata* en el municipio de Huayacocotla, Veracruz, para determinar el grado de susceptibilidad de esta especie ante el calentamiento global. Encontró que *A. taeniata* se comporta como un organismo termoconformista facultativo y euritérmico. Se presentaron diferencias estacionales en las temperaturas corporales, operativas y en los índices de eficiencia térmica y se estima que esta especie se puede ver favorecida por el incremento en las temperaturas del planeta en los meses de otoño e invierno.

Sabemos relativamente poco acerca de la biología e historia natural del género *Abronia*. (Lemos-Espinal *et al.*, 2001). La mayor parte del conocimiento de estas lagartijas proviene de

descripciones de especies o encuestas taxonómicas y de muchas especies se conocen pocos especímenes, a menudo únicamente el tipo (Campbell y Frost, 1993). Los patrones de comportamiento del género han sido poco estudiados y la investigación de campo de las diferentes especies es a veces inexistente (Ariano-Sánchez, y Torres-Almazán, 2010). Estas lagartijas son encontradas y colectadas con poca frecuencia, se conoce poco acerca de su comportamiento, ecología y el estado de conservación de muchas especies (Hudson *et al.* 2001; González-Porter, 2002; Zaldívar *et al.* 2002).

Sobre la historia natural del género se sabe que son un grupo de lagartijas generalmente arbóreas, vivíparas, omnívoras y con la cola prensil y muchas especies aparentemente pasan la mayor parte de sus vidas en plantas epífitas como las bromelias, son estrictamente diurnas y relativamente dóciles después de unas horas de su captura (Campbell y Frost, 1993; Hudson *et al.*, 2001; Marschang *et al.*, 2002; Díaz-Velasco, 2005).

Lemos-Espinal *et al.* (2001) reportaron la presencia de dimorfismo sexual en las medidas del cráneo en *A. graminea*, este estudio se realizó con especímenes confiscados en la localidad de Puerto del Aire, Veracruz. Se encontró que esta especie no presenta dimorfismo sexual en la talla del cuerpo pero sí en el tamaño de la cabeza. Los machos tienen la cabeza más ancha y larga que las hembras como resultado de la relación entre el ancho de la cabeza y la longitud del cuerpo. El ancho de la cabeza incrementa conforme la longitud hocico cloaca. Díaz-Velasco (2005) sugiere dimorfismo sexual en las medidas del cráneo y longitud de la tibia.

Formanowicz *et al.* (1990) realizaron un estudio de comportamiento en *Abronia vasconcelosii* en el cual se identificaron nueve patrones de agresión intraespecífica en pruebas entre macho-macho, macho-hembra y hembra-hembra. Entre estas conductas se encuentran flexiones de la cabeza, arqueado del cuerpo y mordidas. Estos patrones son independientes del tipo

de encuentro, el tamaño y el lugar de residencia de las lagartijas por lo que se sugiere que estos combates no se dan por disputas territoriales.

Otros trabajos mencionan la infección del género *Abronia* por paramyxovirus y reovirus (Marschang *et al.*, 2002) y la descripción de las características evolutivas tanto estructurales y moleculares de la glándula mandibular secretora de toxina de *A. graminea* (Koludarov *et al.*, 2012).

OBJETIVO

Identificar algunos aspectos del uso de hábitat, parámetros poblacionales y ecología térmica de *Abronia graminea* en Chignahuapan, Puebla.

Objetivos particulares

- 1) Estimar la densidad y abundancia poblacional de *A. graminea* en el área de estudio
- 2) Evaluar si existe dimorfismo sexual en la especie
- 3) Describir la ecología térmica de *A. graminea*
- 4) Describir patrones de actividad y el uso de hábitat de la especie en el sitio de estudio

JUSTIFICACIÓN

Los pequeños rangos de distribución de muchas especies del género *Abronia* y su aparente dependencia de árboles con gran crecimiento de plantas epífitas las hace particularmente susceptibles a las actividades humanas como la deforestación y perturbación del hábitat (Campbell y Brodie, 1999; Hudson *et al.* 2001). Como resultado, en los últimos años los hábitats de la mayoría de las especies del género se han visto reducidos y por lo que el género presenta una gran amenaza de extinción (Formanowicz *et al.*, 1990; Campbell y Frost, 1993; Campbell y Brodie, 1999; Hudson *et al.* 2001). La extracción ilegal de ejemplares para ser vendidos como mascotas y la creencia de que estos animales son venenosos ha diezmando las poblaciones (Díaz-Velasco, 2005; Ariano-Sánchez, 2010).

Por ello el desarrollo de esfuerzos coordinados para contrarrestar los efectos de estas amenazas debe estimularse (Hudson *et al.*, 2001) realizando estudios que integren diferentes aspectos de la historia de vida, que contribuyan a incrementar el conocimiento sobre el estado de las poblaciones y los diferentes factores que influyen en su comportamiento.

HIPÓTESIS

1) *A. graminea* es una especie de difícil encuentro, con poblaciones pequeñas y poco estables, debido a esto, la destrucción de su hábitat representa una amenaza para su persistencia (Díaz-Velasco, 2005). Por lo que se espera encontrar pocos ejemplares y una población estimada de tamaño reducido.

2) *A. graminea* es una especie que presenta dimorfismo sexual en las medidas del cráneo y la longitud de la tibia izquierda (Lemos-Espinal, 2001; González-Porter, 2002; Díaz-Velasco, 2005). Por lo que se podrán diferenciar fácilmente machos y hembras en campo con respecto a la forma y longitud de la cabeza.

3a) *A. taeniata* la especie filogenéticamente más cercana a *A. graminea* exhibe una conducta termoconformista (Fierro-Estrada-2013), por otro lado (Villamar, 1998 reporta que *A. graminea* es termoconformista y heliotérmica. Por lo tanto si *A. graminea* se trata de una especie termoconformista, las temperaturas corporales de los organismos serán similares a las temperaturas ambientales y de sustrato.

3b) Las especies vivíparas de climas fríos son mayormente susceptibles a la extinción debido al calentamiento global mientras que las especies vivíparas de climas cálidos no se verán altamente afectadas (Sinervo *et al.*, 2010). Por lo que se espera que la temperatura sea el principal factor que regula el comportamiento de *A. graminea*.

5) *A. graminea* es una especie de hábitos arborícolas que vive la mayor parte del tiempo en plantas epífitas como las bromelias (Bogert y Porter, 1967; Schmidt, 1991; Campbell y Frost, 1993; Campbell y Brodie, 1999; Ariano-Sánchez y Torres-Almazán, 2010; Cruz-Ruíz *et al.*, 2012) Si lo anterior es cierto entonces la mayoría de los ejemplares se encontrarán en bromelias y otras plantas epífitas y no existirá diferencia en el tipo de microhábitat entre las diferentes categorías de edad

MATERIALES Y MÉTODO

Sitio de estudio

El municipio de Chignahuapan se encuentra en la parte noroeste del estado de Puebla, colinda al norte con el estado de Hidalgo y el municipio de Zacatlán, al este con los municipios de Zacatlán, Aquixtla e Ixtlacamaxtitlán, al sur con el municipio de Ixtlacamaxtitlán y los estados de Tlaxcala e Hidalgo (INEGI, 2009) (Figura 1). Tiene un clima templado húmedo con lluvias en verano, forma parte de la Sierra Norte de Puebla y presenta una altitud de 2260 msnm. La vegetación predominante es bosque de coníferas, en donde predominan los encinos y pinos (Camacho, 1985) El sitio de colecta es un bosque de encino que se encuentra a cinco kilómetros al sureste del centro de Chignahuapan, sobre el río Coacoyunga.

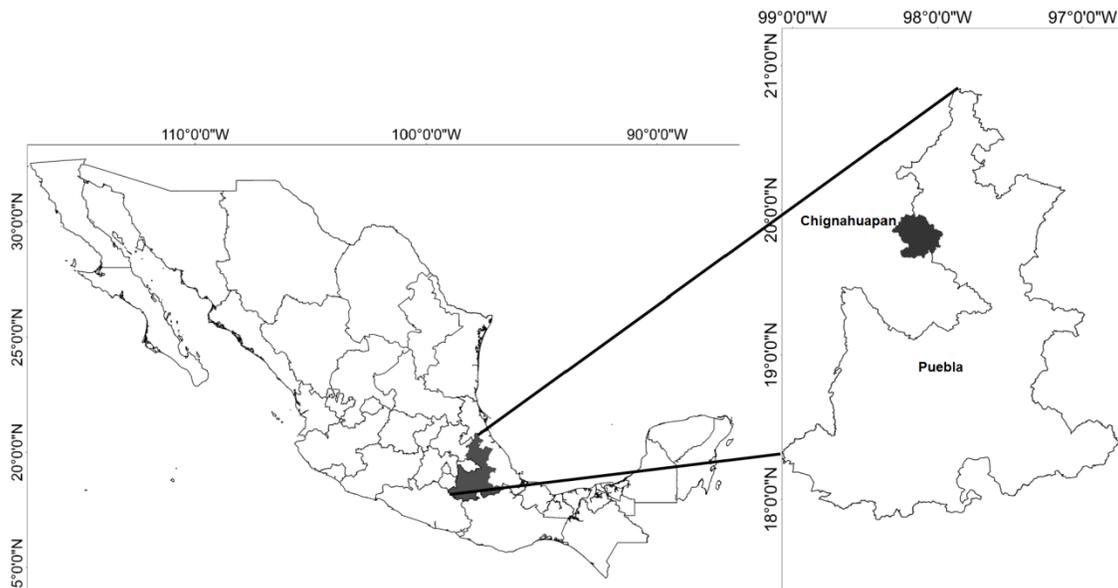


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio. El municipio de Chignahuapan se encuentra en la porción norte del estado de Puebla.

Especie de estudio

Abronia graminea es una lagartija de hábitos arborícolas, se encuentra sobre los troncos, ramas, debajo del musgo o dentro de plantas epífitas de los árboles de encino como las bromelias, también puede encontrarse debajo de troncos podridos o corteza desprendida y rara vez es vista en el suelo (Campbell y Frost, 1993; González-Porter, 2002; Zaldívar *et al.*, 2002; Díaz-Velasco, 2005).

Tiene el cuerpo comprimido dorso-ventralmente, la cabeza aplanada y triangular, y osteodermos bien desarrollados a lo largo de todo el cuerpo. Presenta 12 hileras longitudinales de escamas dorsales y de 24 a 30 hileras transversales (Good, 1988; Thien, 1954; Zaldívar *et al.*, 2002; Flores-Villela y Sánchez, 2003). Los adultos llegan a medir hasta 106 mm de longitud hocico cloaca (LHC) y 160 mm longitud de la cola (LC). Presenta una coloración variable, los machos son de un color uniformemente verde en el dorso con bandas transversales poco evidentes de color café o negro y manchas amarillas en la punta de las escamas, las hembras tienen un número menor de manchas amarillas y el dorso presenta una coloración menos brillante debido a la presencia de bandas oscuras (Good, 1988; Thien, 1954; Schmidh, 1991; González-Porter, 2002, Zaldívar *et al.*, 2002; Flores-Villela y Sánchez, 2003). La coloración de las crías es muy diferente a la de los adultos ya que presentan bandas transversales a lo largo de todo el cuerpo, que resultan ser muy evidentes (González-Porter, 2002; Flores-Villela y Sánchez., 2003). Al igual que otras especies de su género para las cuales se conoce su modo de reproducción, se trata de una lagartija vivípara (Campbell y Frost, 1993, Zaldívar *et al.* 2002) y sólo se han reportado nacimientos en los meses de marzo, abril y mayo (González-Porter, 2002; Díaz-Velasco, 2005).

Se distribuye en regiones montañosas con bosques de pino-encino y bosque mesófilo. Los registros puntuales se han obtenido del norte del estado de Puebla, de la zona montañosa de la

región centro de Veracruz, del sureste de Puebla y al norte del estado de Oaxaca (Good, 1988; Schmidt, 1991; Zaldívar *et al.*, 2002). Mata (2013) predice su distribución desde los bosques mesófilos de la región centro-norte de Hidalgo así como de los bosques de pino y las zonas agrícolas del sureste de este mismo estado y de la porción norte de Tlaxcala, la predicción continúa al norte, al este y sureste del estado de Puebla y llega al norte del estado de Oaxaca, en la región de Cuicatlán.

Es una especie endémica de México que se encuentra amenazada de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT y la IUCN, siendo los principales factores de riesgo la destrucción del hábitat debido a deforestación, incendios y cambio de uso de suelo para prácticas agrícolas, así como su tráfico ilegal para ser vendidas como mascotas (Hudson *et al.* 2001; Zaldívar *et al.* 2002).

Ecología poblacional

Del mes de agosto de 2014 hasta agosto del 2015 se realizaron trece salidas mensuales, con una duración de cinco días cada una. El método de colecta consistió en una búsqueda activa de organismos mediante el escaneo visual de árboles. Los ejemplares fueron capturados de forma manual y se mantuvieron en bolsas de manta hasta el momento de ser procesados. El horario de actividad se determinó con anterioridad en una visita de prospección realizada en el mes de julio de 2014, buscando organismos desde las 8:00 am hasta las 19:00 se encontró que la actividad de los organismos fue entre las 10:00 a las 18:00 hrs (horario de verano).

El marcaje de los organismos se llevó a cabo quemando escamas de la parte ventral con la punta más fina de un pirógrafo (Ekner *et al.* 2011). El código utilizado fue una modificación del código de Vervust y Van Damme (2009). El Método consiste en marcar una escama de la línea media, que se encuentra cinco hileras debajo de la región pectoral entre los miembros anteriores, que se tomó como el número cero. A partir del cero se cuenta la hilera inmediata posterior para

marcar el número uno y así sucesivamente hasta el número nueve en la hilera nueve (Figura 1). Las escamas adyacentes a la línea media se contarán como unidades, decenas y centenas respectivamente. Se queman las escamas del lado izquierdo y la marca se repite del lado derecho para tener la certeza de que las marcas fueron hechas con el pirógrafo y no sean producto de marcas azarosas en los organismos, hechas de manera natural.

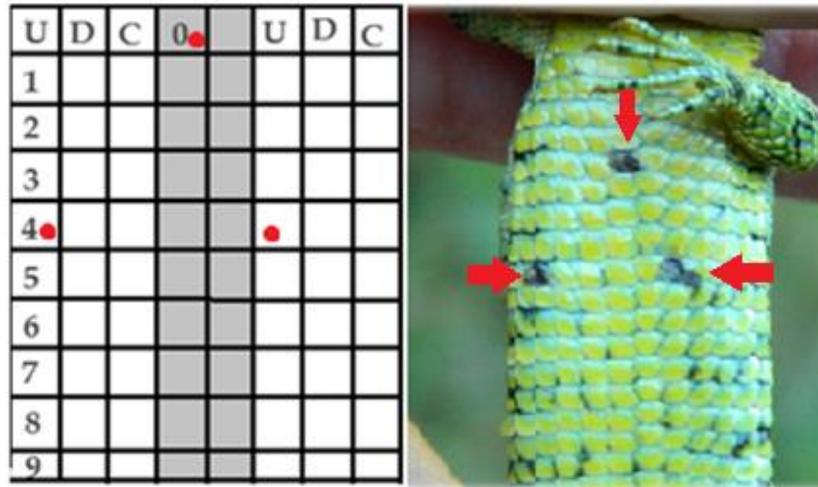


Figura 2. Código de marcaje utilizado, la línea oscura representa la línea media de los organismos, U son unidades, D decenas y C centenas. La fotografía del lado derecho muestra un organismo marcado con el número cuatro y recapturado después de tres meses, se observa que las marcas son bastante claras.

Se tomaron las siguientes medidas morfométricas de cada organismo colectado: longitud hocico cloaca (LHC), longitud de la cola (Lc), ancho del cráneo (AC) y largo del cráneo (LC). Se llevó a cabo la determinación del sexo por el método de eversión de hemipenes y se determinó a qué categoría de edad pertenecía cada ejemplar con base en la coloración y las características físicas de las escamas del cuerpo. De manera adicional se tomaron muestras de tejido de la parte más distal de la región caudal de cada ejemplar, y fueron ingresados en la colección de tejidos de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), Instituto de Biología UNAM. Debido a que

este grupo de lagartijas presenta autotomía caudal la toma de tejido no compromete la supervivencia de estos organismos, ya que se regenera la parte extraída de la cola.

Para determinar el tamaño de la población se utilizó el programa MARK (White y Burnham, 1999) el cual permite estimar la supervivencia y otros parámetros poblacionales a partir de animales marcados y reencontrados en una población. Se realizaron diferentes modelos a partir del modelo general *Cormack Jolly Seber* (CJS) este modelo permite estimar la abundancia, supervivencia, reclutamiento y la dinámica poblacional (Munguía-Steyer, 2014). Se utilizó el modelo con mayor soporte con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Johnson y Omland, 2004).

De manera adicional se utilizó el programa CAPTURE para estimar el tamaño de la población, ya que al igual que MARK, permite estimar varios parámetros poblacionales (Rextad y Burnham, 1991). Los resultados de ambos programas fueron comparados con el método de Schnabel (Schnabel, 1938), el cual permite estimar el tamaño de la población a partir de un número de eventos de recaptura indefinidos, donde se distinguen solamente dos tipos de individuos, los marcados y aquellos que no llevan marcas. La fórmula para obtener el tamaño de la población con el método de Schnabel es la siguiente:

$$\check{N} = \frac{\sum(C_t M_t)}{\sum R_t}$$

En donde para cada muestra en un periodo de tiempo "t":

C_t = suma de individuos capturados en la muestra t

$$C_t = R_t + U_t$$

R_t = número de individuos con marcaje recapturados en la muestra t

U_t = número de individuos marcados por primera vez y liberados en la muestra t

M_t = número de individuos marcados (en la población) justo antes de la muestra t

Se realizó una gráfica comparando el número de ejemplares colectados a lo largo del día para determinar patrones de actividad de la especie. Para comprobar la presencia de dimorfismo sexual se consideraron solamente a los ejemplares adultos, se tomó en cuenta el ancho del cráneo (AC) con respecto a la longitud hocico cloaca (LHC) para evitar que la variación de tamaño afectara el resultado. Se realizó una prueba de ANOVA y se graficaron los resultados. De la misma manera se comparó la LHC de machos y hembras para determinar si existe dimorfismo en estas medidas.

Ecología térmica

El análisis de ecología térmica se realizó siguiendo el protocolo de Hertz (1993) y colaboradores tomando en cuenta lo mencionado por Blouin-Demers y Weatherhead (2001). Se obtuvo la temperatura corporal (T_c) de las lagartijas inmediatamente después de la captura con ayuda de un termómetro cloacal de lectura rápida, marca Taylor modelo 5105. La temperatura corporal se registró 10 segundos después de capturar a cada ejemplar, procurando sujetarlo por la cabeza para evitar transferencia de calor.

Las temperaturas operativas (T_o) se obtuvieron colocando dos registradores de temperatura HOBO® modelo H08-004-02 en el sitio de estudio (Vitt y Sartorius, 1999, Shine y Kearney, 2001, Du *et al.*, 2006, Sutton *et al.*, 2014), uno con incidencia directa del sol y otro en la sombra sin incidencia del sol. Los data logger registraron la temperatura a intervalos de una hora durante todo el año de muestreo. Por cuestiones de seguridad los registradores fueron colocados en una vivienda adyacente al sitio de estudio.

Para determinar la temperatura seleccionada (T_{sel}) se construyó un gradiente térmico con intervalos de temperatura de 10 °C a 30 °C. El dispositivo consistió en una caja de madera de 150 x 110 cm con una malla metálica en el fondo para que las lagartijas se sujetaran y pudieran moverse libremente por ambos lados del gradiente (Figura 3). El análisis del gradiente se realizó

dentro de la localidad para evitar generar estrés en los organismos al ser trasladados fuera de la localidad. Para mantener el gradiente de temperaturas en el lado frío se colocaron bolsas de hielo y del lado cálido se utilizaron varios focos y un calentador. Los dos extremos del gradiente contaron con la misma iluminación y disponibilidad de refugios para evitar que esto influyera en la selección de temperaturas por parte de las lagartijas. Al interior se colocaron dos termohigrómetros para mantener un control de la temperatura y humedad. Se realizó el cálculo de la temperatura seleccionada promedio para cada mes de muestreo y para todo el año.

Todos los organismos ingresaron al gradiente, con una hora de aclimatación entre las 9:00 a 10:00 hrs. El tiempo para medir la T_{sel} fue de 10:00 a las 18:00 hrs, que corresponde con el horario de actividad en campo. El registro de la temperatura corporal de cada ejemplar se llevó a cabo en intervalos de una hora.

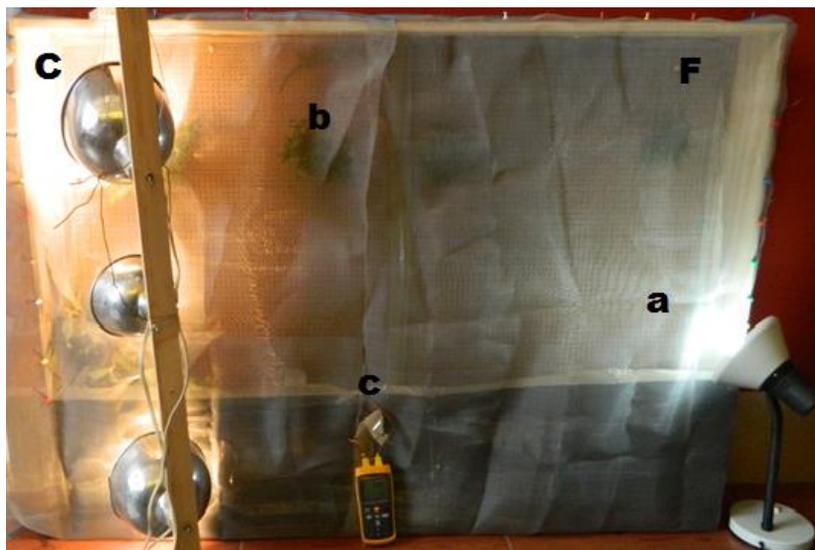


Figura 3. Dispositivo utilizado para determinar las preferencias térmicas de *A. graminea*. C= Extremo caliente 30°C, F= extremo frío 10°C, a= fuente de luz para el lado frío, b= refugios, c=termómetro (c).

Con los datos obtenidos se realizó el cálculo del índice de efectividad de la termorregulación ($de - db$), que es la medida de cuánto un animal se aleja del termoconformismo (Blouin-Demers

y Weatherhead, 2001). Se expresa en términos de precisión de la termorregulación (db) y de la calidad térmica del hábitat (de). db se indica como la constancia de T_c a través del tiempo, obtenida como la diferencia promedio de los valores mayores y menores de T_c con respecto a la T_{sel} . Por otro lado de se refiere a el grado en el cual la temperatura seleccionada (T_{sel}) es mantenida y se mide por la media de la desviación de la T_o con respecto a la T_{sel} .

Los valores altos de db indican una falta de precisión en la regulación de la temperatura. Los valores altos de de indican una baja calidad térmica del ambiente y valores cercanos a cero sugieren un ambiente térmico ideal para los organismos (Hertz *et al.* 1993; Christian y Weavers, 1996; Blouin-Demers y Nadeau, 2005).

Los valores positivos de $de - db$ representan a un organismo termorregulador, valores de cero representan a un organismo termoconformista y los valores negativos indican un animal que activamente evita microhábitats térmicamente favorables (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001).

Se hicieron correlaciones de Pearson entre la temperatura corporal, la temperatura ambiental y la temperatura del microhábitat (sustrato) presentes a lo largo del año en el sitio de estudio, para observar si existe relación entre la temperatura corporal de los organismos con el sustrato o el ambiente. Estas correlaciones se hicieron por categoría de edad (crías, juveniles y adultos).

Uso de hábitat

De cada ejemplar colectado se tomaron en campo 11 medidas asociadas (Cuadro 1). Adicional a la temperatura corporal, para el estudio de la ecología térmica, se tomó la temperatura ambiental, la humedad relativa y la temperatura del microhábitat asociadas a cada organismo colectado utilizando un termohigrómetro. El procesamiento de los organismos se realizó en un campamento en la localidad, para estresar lo menos posible a los organismos al ser trasladados a la Cd. de

México, asegurando su regreso a su hábitat natural de inmediato. En el campamento los datos morfométricos fueron tomados con un vernier y con una regla, la toma de tejido se realizó de la manera más aséptica posible y guardando el tejido en tubos eppendorf en alcohol del 96°, el peso fue medido con una balanza digital y finalmente se realizó el marcaje de los organismos.

Cuadro 1. Datos tomados para cada ejemplar colectado

Toma de datos en campo	Procesamiento de organismos
Temperatura Corporal	Longitud hocico-cloaca (LHC)
Temperatura Ambiental	Longitud de la cola (Lc)
Temperatura de Microhábitat	Ancho del cráneo (AC)
Humedad Relativa	Largo del cráneo (LC)
Altura de Encuentro	Sexado por eversión de hemipenes
Tipo de sustrato (tronco, rama, musgo, oquedad, suelo, roca)	Determinación de la categoría de edad
Diámetro de percha	Peso
Georreferencia	Toma de tejido
Hora de captura	Marcado de cada organismo
Cobertura vegetal (fotografía)	

Se realizó una gráfica de distribución de las diferentes categorías de edad y el número de ejemplares colectados a lo largo del año. Para determinar las preferencias de microhábitat se graficó el tipo de sustrato preferido y se hizo un análisis de correspondencias canónicas tomando como parámetros todas las variables ambientales tomadas en campo.

Se realizaron gráficas que muestran los valores promedio y las tendencias de las temperaturas corporal, ambiental dentro del bosque, ambiental fuera del bosque (datta logger) y del microhábitat durante todo el año de muestreo, para determinar la relación de los patrones de actividad con respecto de la temperatura y para determinar las diferencias entre las distintas temperaturas del hábitat de *Abronia graminea*.

RESULTADOS

Ecología poblacional

Durante todo el año de muestreo se capturaron 355 organismos distribuidos en tres categorías de edad; 65 crías, 84 juveniles y 206 adultos. Se obtuvo un total de 72 recapturas lo que corresponde al 20% del total de ejemplares capturados. Se encontraron 101 machos y 109 hembras lo que corresponde a una proporción uno a uno ($X^2 = 0.152$, $p=0.696$). Para el caso de crías y juveniles no fue posible determinar el sexo.

En promedio se capturaron 27 organismos cada mes. En el mes de agosto de 2016 se colectaron 21 organismos, siendo el mes con el menor número de capturas. En el mes de octubre se obtuvo el registro de 33 ejemplares, siendo el mes con mayor cantidad de ejemplares. Las tres categorías de edad estuvieron presentes la mayor parte del año excepto en los meses de mayo, junio y julio, donde no hubo registro de crías (Figura 4). El mes de abril resultó ser un mes importante de transición entre categorías de edad, que se observó en el cambio de coloración de juveniles a adultos y de crías a juveniles.

Se identificaron tres categorías de edad; crías, juveniles y adultos. Cada categoría es fácilmente distinguible por el patrón de coloración que presenta y las características de las escamas.

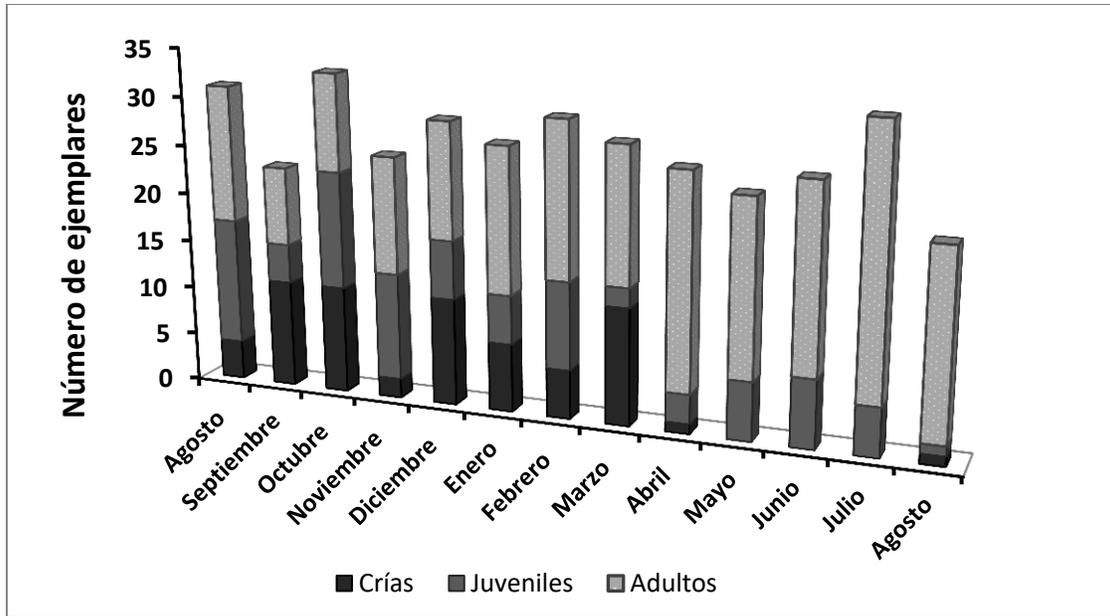


Figura 4. Distribución de las diferentes categorías de edad a lo largo del año de muestreo de agosto de 2015 a agosto de 2016

Las crías presentan una coloración dorsal que va desde tonos grises hasta cafés o colores cobrizos, con bandas transversales de color negro a lo largo de todo el cuerpo (Figura 5A). Las escamas de todo el cuerpo son brillantes y delgadas incluidas las escamas de la cabeza. Los juveniles tienen una coloración verde claro con manchas de color amarillo y bandas transversales negras a lo largo del cuerpo que se encuentran bien diferenciadas (Figura 5B). Las escamas del dorso se tornan opacas y gruesas mientras que las escamas de la cabeza continúan siendo delgadas aunque más diferenciadas que en las crías. Los ejemplares adultos tienen un patrón más uniforme con un color verde olivo en el dorso y el vientre de color amarillo. Presentan escamas oscuras en el dorso que forma patrones de color negro sin alcanzar a formar las bandas transversales características de juveniles y crías, en algunos casos las escamas dorsales tienen la punta de color amarillo (Figura 5C). Las escamas de todo el cuerpo se diferencian totalmente y las escamas de la cabeza se engrosan en osteodermos claramente osificados.



Figura 5. Diferencias de coloración en las categorías de edad de *Abronia graminea* A=Cría, B= Juvenil y C=Adulto.

Barras de tamaño en A=0.97 cm, B=1.45 cm y C= 2.28 cm.

Existe un claro solapamiento de la talla del cuerpo (LHC) entre las diferentes categorías de edad (Cuadro 2). Esto dificulta llevar a cabo la determinación de las diferentes categorías de edad con base en el tamaño. La longitud total de las lagartijas fue descartada debido a la presencia de autotomía caudal, siendo la longitud de la cola con respecto a la longitud del cuerpo variable.

Cuadro 2. Intervalos de tamaño en las diferentes categorías de edad. Medidas en cm. LHC= longitud hocico cloaca, de= desviación estándar

Categoría de edad	LHC promedio	de	LHC Mínima	LHC Máxima
Crías	4.21	±0.82	3.2	9.1
Juveniles	6.85	±1.18	4.8	9.6
Adultos	10.01	±1.21	6.7	12.7

A lo largo del año el horario de actividad de *A. graminea* comienza a partir de las 10:00 hrs, después del mediodía el número de capturas aumenta, siendo el mayor punto de actividad cerca

de las 14:00 hrs (Figura 6). Se observa un descenso en el número de capturas posterior a las 14:00 hrs y no se observaron organismos activos después de las 18:00 hrs.

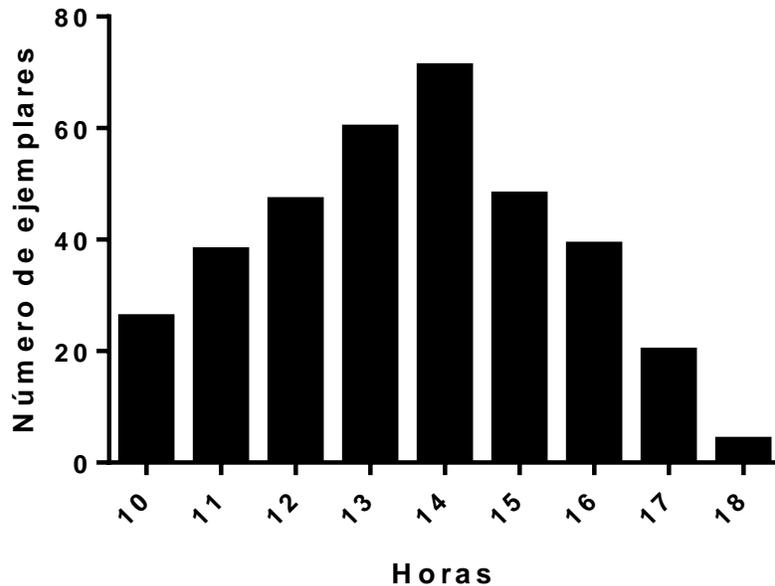


Figura 6. Patrones de actividad de *A. graminea*, mostrando el número de ejemplares colectados, a lo largo del año, durante las diferentes horas del día.

La abundancia poblacional estimada utilizando el programa CAPTURE fue de 769 individuos con un intervalo de confianza (IC) de 655-913 individuos, lo cual equivaldría a encontrar 186 individuos/ Km^2 . El modelo con mayor soporte para este programa fue aquel en el que la variación individual, en las probabilidades de recaptura no puede ser atribuida a ninguna variable predictora (Mh) (Mungía-Steyer, 2014). El modelo Mh considera heterogeneidad entre individuos en las probabilidades de captura, de tal manera que cada individuo en la población puede tener diferentes probabilidades de captura (Nichols, 1992). Utilizando el método de Schnabel se estimó una población de 745 individuos, con un intervalo de confianza (IC) de 754.769-745.824 individuos, esto equivale a encontrar 181 individuos/ Km^2 . Ambos métodos

inferen un tamaño poblacional similar para la localidad de Chignahuapan, lo cual pudiera indicar una aproximación correcta.

No fue posible estimar el tamaño de la población utilizando el programa MARK debido al número de recapturas obtenido ya que los modelos arrojados con este programa presentaron problemas de optimización y sobre parametrización, además mostraron intervalos de confianza muy amplios, por lo que el error en la estimación aumenta y no es posible estimar de manera confiable el tamaño de la población.

Utilizando el modelo CJS se corrieron diferentes modelos y se eligió el que tuvo mayor soporte con base en el Criterio de Información Akaike (AIC). El mejor modelo fue aquel en el que la supervivencia y la probabilidad de recaptura se mantienen constantes a lo largo del tiempo (Cuadro 3). El valor de la supervivencia obtenido con el modelo mejor soportado fue de 0.9198 ± 0.0347 , lo cual indica que la probabilidad de supervivencia dentro de la población es muy alta, mientras que la probabilidad de recaptura es de 0.0517 ± 0.0753 , es decir, la probabilidad de encontrar nuevamente un organismo es de 5 %.

Cuadro 3. Modelos utilizados para estimar la supervivencia y la probabilidad de recaptura con el programa MARK. AIC= Criterio de Información de Akaike, phi= supervivencia, p= probabilidad de captura, t= tiempo, M0= Modelo nulo

Modelo	AICc	Delta AICc	Probabilidad del modelo	No. Parámetros	Devianza
phi(.)p(.)	586.6568	0.0000	1.0000	2	194.4988
phi(.)p(t)	593.1583	6.5015	0.0387	13	177.8990
phi(t)p(.)	600.4512	13.7944	0.0010	13	185.1919

Existe diferencia significativa en las medidas del ancho del cráneo (AC/LHC) entre machos y hembras ($t=6.1$ $p<0.0001$ $n=174$) (Figura 7). Los machos tienen el cráneo más ancho que las hembras, el valor promedio de AC/LHC de machos es de 0.187 ± 0.001 mientras que el promedio de AC/LHC para hembras es de $.167 \pm 0.002$.

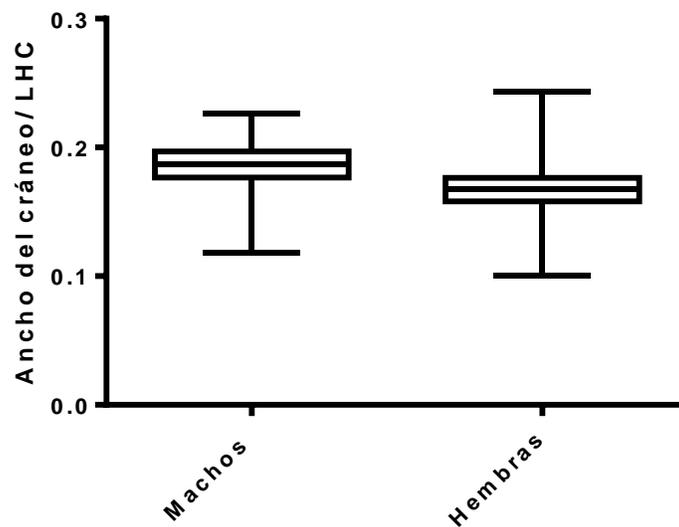


Figura 7. Medidas del cráneo con respecto a la longitud hocico cloaca entre machos y hembras

Para el caso de la LHC también existe diferencia significativa entre machos y hembras ($t=4.575$ $p<0.0001$ $n=174$) (Figura 8). Se observa que la longitud mínima es similar en ambos sexos mientras que los machos alcanzan mayores longitudes que las hembras aunque en éstas se presenta una mayor variación en el tamaño. El promedio de longitud para machos es de 10.47 cm (± 0.936) y en hembras el promedio es de 9.59 cm (± 1.336).

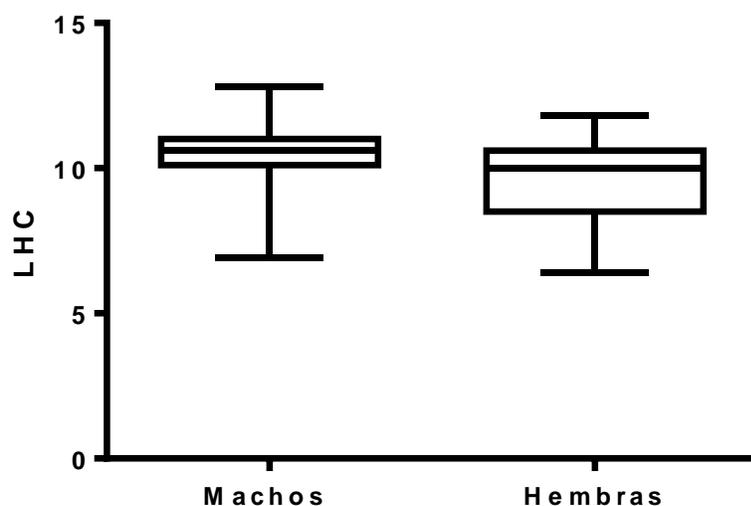


Figura 8. Comparación de la longitud hocico cloaca de machos y hembras

Ecología térmica

El promedio anual de la temperatura corporal (T_c) fue de 23 °C (± 0.50) para todos los organismos colectados. Se compararon las T_c por temporada mediante una prueba de ANOVA, los resultados muestran que con un nivel de confianza de 95% no existe diferencia significativa entre las T_c de *Abronia graminea* entre temporadas $F_{(3,319)}=1.59$ ($p=0.1895$).

No existe diferencia significativa entre la T_c de machos y hembras $t=1.424$ ($p=0.1559$), pero se observa que el intervalo de la T_c de los machos es más reducido (Figura 9), lo cual sugiere que tienen una mayor precisión en el mantenimiento de la temperatura por parte de los machos.

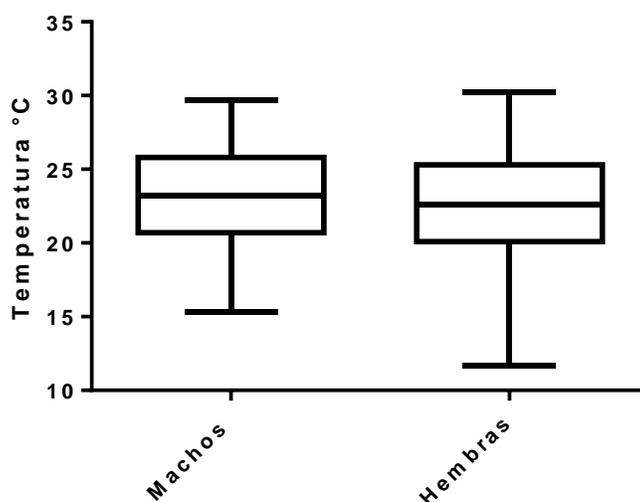


Figura 9. Temperaturas corporales por sexo.

Existe una clara relación entre la T_c de las lagartijas, la temperatura de sustrato y la temperatura ambiental en las diferentes categorías de edad (Figura 10). La temperatura corporal de las crías tiene una mayor correlación con la temperatura del microhábitat (sustrato) ($R=0.7765$ $p<0.0001$) que con la temperatura ambiental ($R=0.6350$, $p<0.0001$) (Figura 10, A y B).

Los juveniles no muestran una tendencia clara en la relación entre la T_c con la temperatura del microhábitat (sustrato) ($R=0.426$ $p<0.0001$) o con la temperatura ambiental ($R=0.4986$ $p<0.0001$) (Figura 10, C y D). La T_c de los adultos con respecto a la temperatura del sustrato muestra una relación positiva mayor ($R=0.7557$ $p<0.0001$) a la que presenta con la temperatura ambiental ($R=0.5952$ $p<0.0001$) (Figura 10, E y F). Esto sugiere que crías y adultos eligen sustratos que les permitan mantener constante la T_c mientras que en los organismos juveniles no se manifiesta esta tendencia.

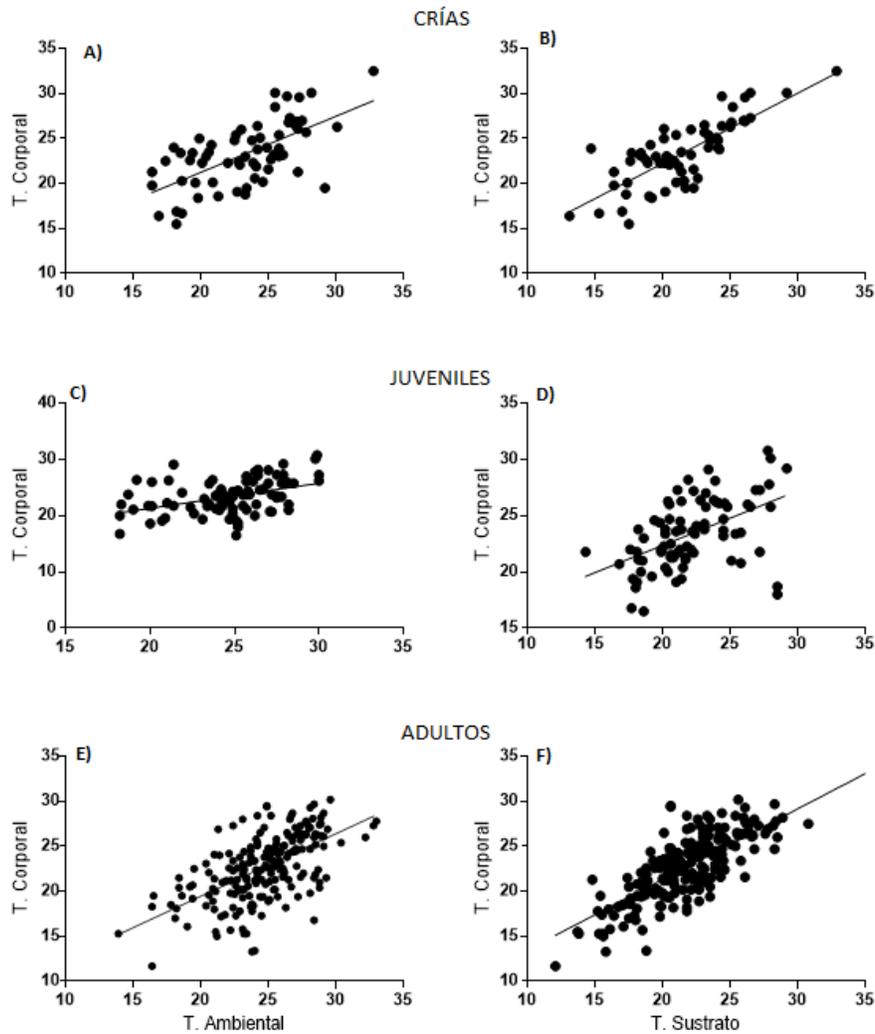


Figura 10. Correlaciones de temperatura corporal, ambiental y de sustrato de las diferentes categorías de edad. Temperaturas en grados centígrados (°C).

A lo largo del año la T_c de *A. graminea* se mantiene dentro de un intervalo de 20 a 24 °C, excepto en el mes de abril que alcanza los 27 °C. En el mes de enero se obtuvo el menor registro de T_c (13°C) de un organismo dentro del horario de actividad en campo. El menor registro de temperatura ambiental dentro del bosque fue de 16 °C y se obtuvo en el mes de octubre, mientras que el mayor registro fue de 33°C en el mes de abril.

La T_c de *A. graminea* sigue la misma tendencia que las temperaturas operativas (T_o) en las diferentes temporadas del año. En primavera la T_c de las lagartijas se encuentra por debajo de la T_o y el resto del año la T_c se mantiene por encima de las T_o (Figura 11).

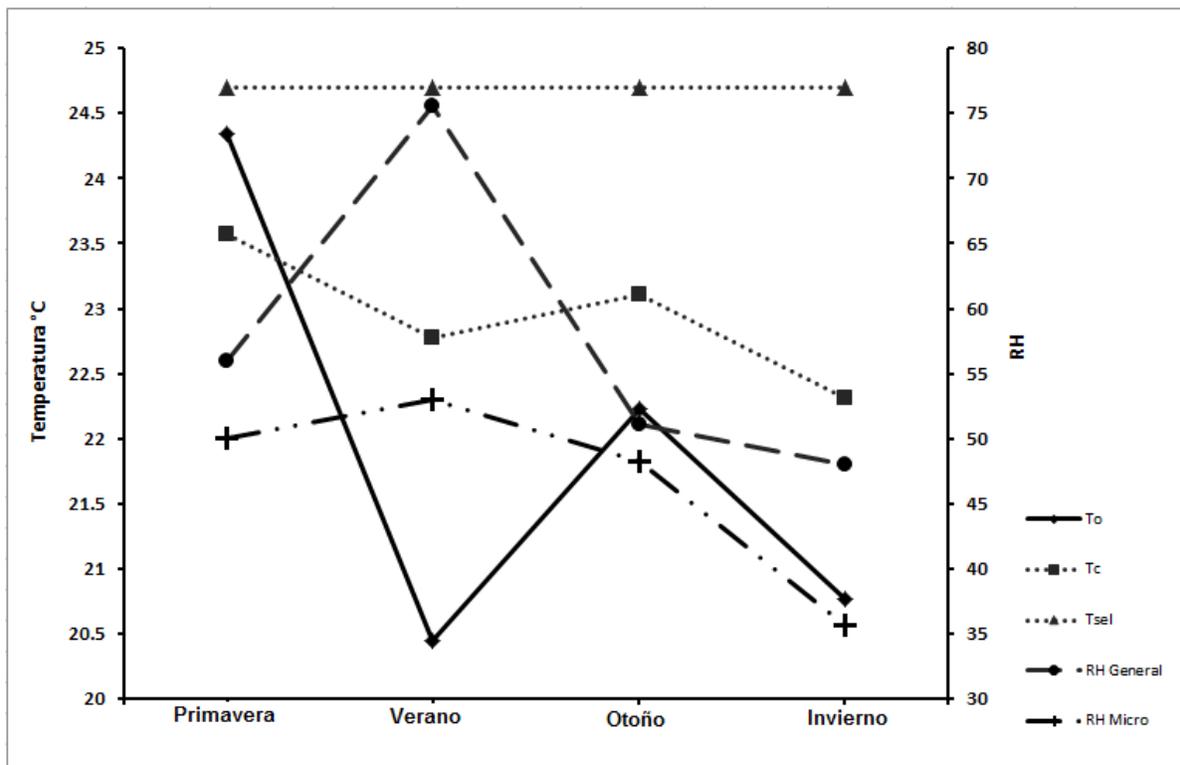


Figura 11. Tendencias de la temperatura corporal (T_c), la temperatura seleccionada (T_{sel}), la temperatura operativa (T_o), humedad relativa (RH general) y humedad del microhábitat (RH Micro) en las diferentes temporadas del año.

En el mes de febrero se obtuvo el menor registro de RH micro con 16% y RH Genral con 23%.

En febrero también se registró un menor número de capturas lo cual indica que la humedad es un factor importante que determina el comportamiento de la especie. La humedad relativa ambiental (RH general) y del microhábitat (RH Micro) presentan la misma tendencia, aunque es menor el porcentaje de humedad dentro del bosque. En verano se presenta un aumento de la humedad

contrario a lo que ocurre en el invierno donde la humedad presenta los valores más bajos (Figura 11).

La T_c de *A. graminea* se relaciona de manera inversa al porcentaje de humedad (Figura 11). Durante el invierno el porcentaje de humedad disminuye ambientalmente y microclimáticamente, mientras que la T_c aumenta. Sucede lo contrario en los meses más cálidos, la T_c disminuye mientras que la humedad en el ambiente aumenta.

El promedio anual de temperatura seleccionada (T_{set}) fue de 24.8 °C (± 0.84), este valor se mantuvo constante y con ello se realizaron los análisis de eficiencia térmica y se obtuvieron los intervalos mínimos y máximos (T_{set}) de temperatura seleccionada. Se realizó una prueba de ANOVA para determinar si existe diferencia entre los valores de temperatura mínimos y máximos utilizados en el gradiente para cada temporada. El resultado muestra que no existe diferencia significativa $F_{(5,102)}=1.644$ ($p=0.9982$) lo cual comprueba que el método de evaluación de la temperatura es correcto.

La mayor parte del año los valores promedio de T_c se mantienen dentro del intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) (Figuras 12-14) excepto en los meses de invierno (Figura 15), donde el valor promedio de T_c está ligeramente debajo de T_{set} . Se observa que el valor máximo de T_c no pasa los 30°C, excepto un ejemplar en primavera con 32°C, lo que sugiere que esta temperatura representa un punto crítico para la termorregulación de la especie.

Primavera

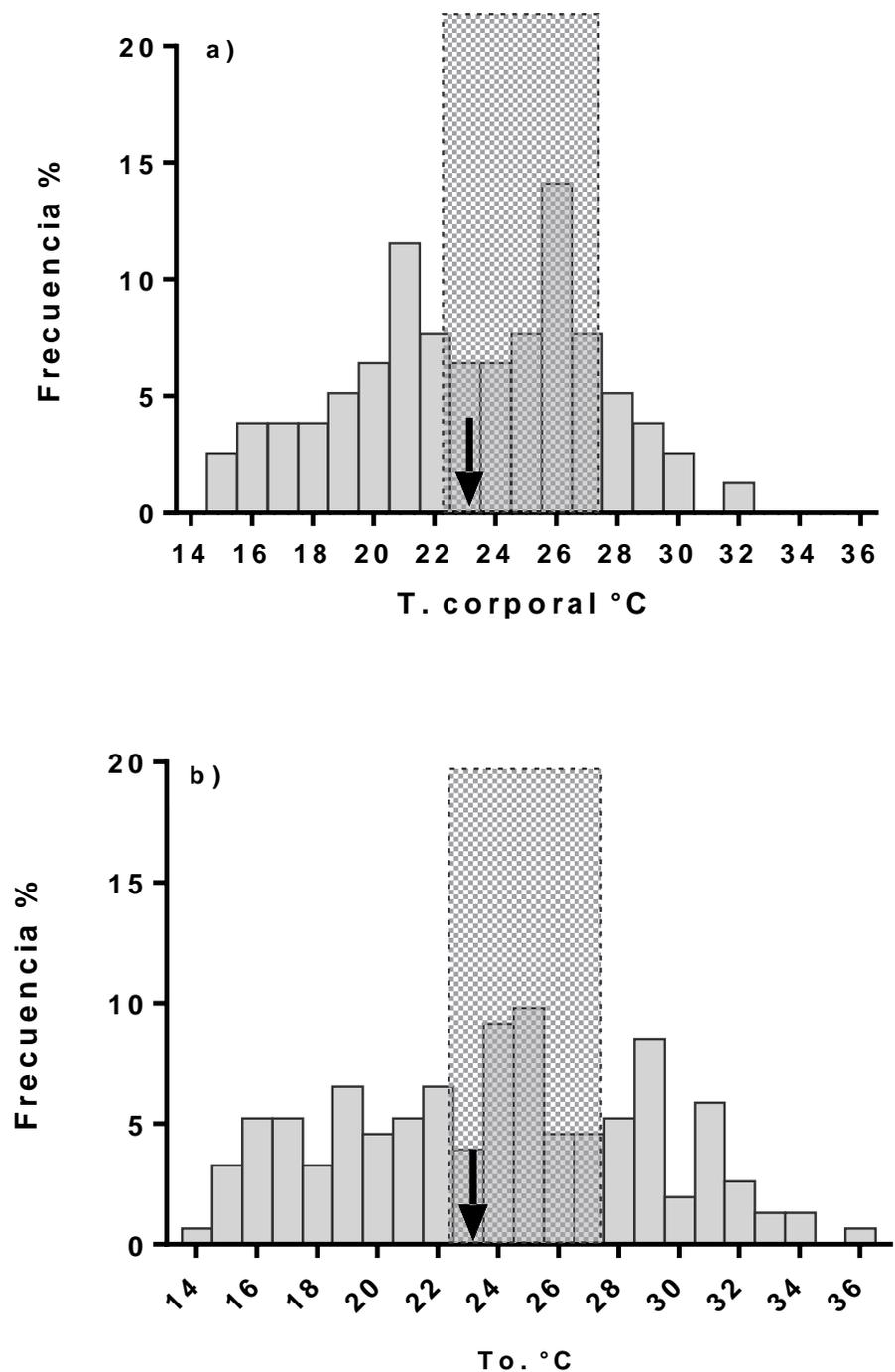


Figura 12. Distribución de temperaturas corporales (a) y temperaturas operativas (b) en primavera. El área sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (Tset) y la flecha indica el promedio de Tc.

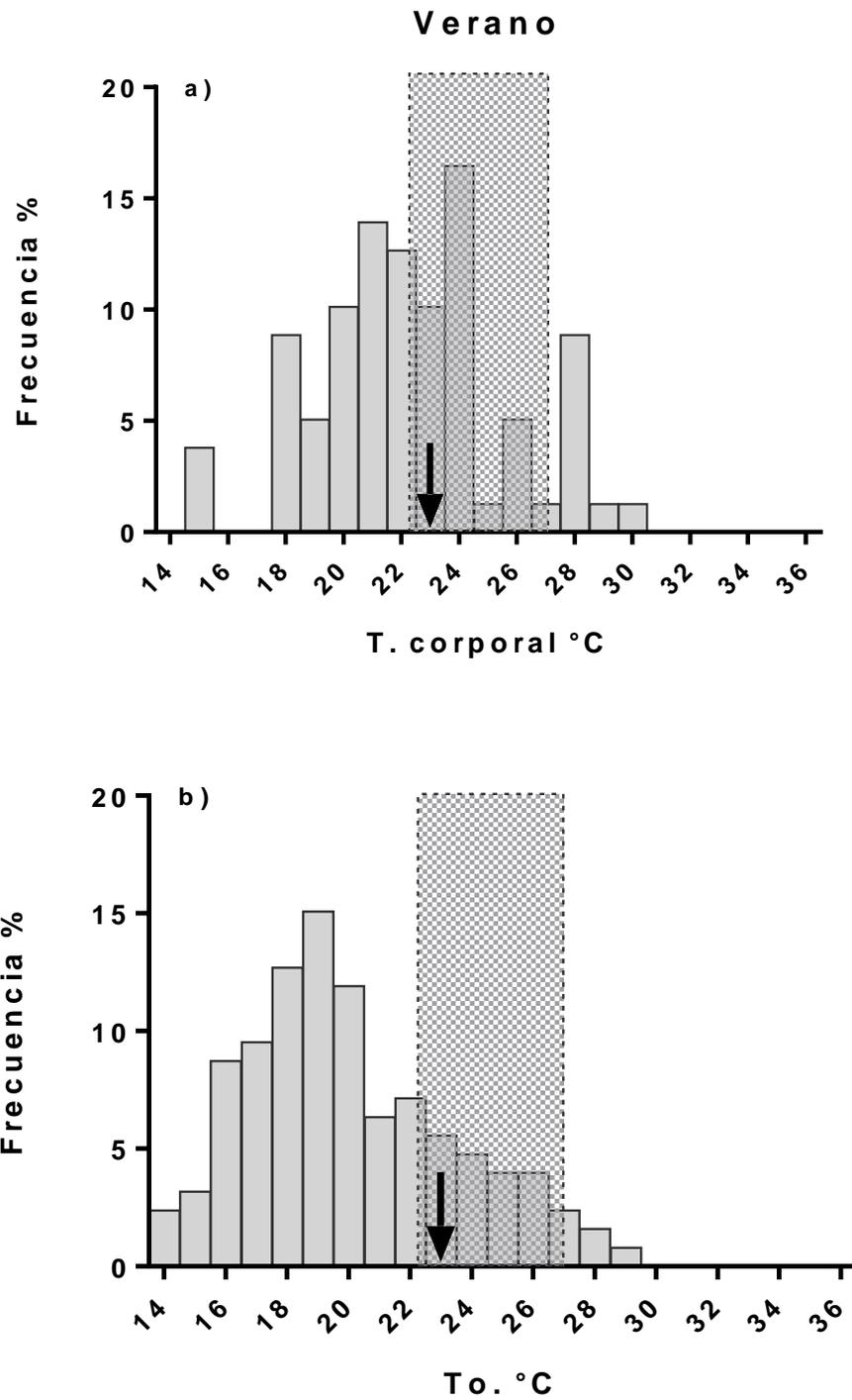


Figura 13. Distribución de temperaturas corporales (a) y temperaturas operativas (b) en verano. El área sombrada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) y la flecha indica el promedio de T_c .

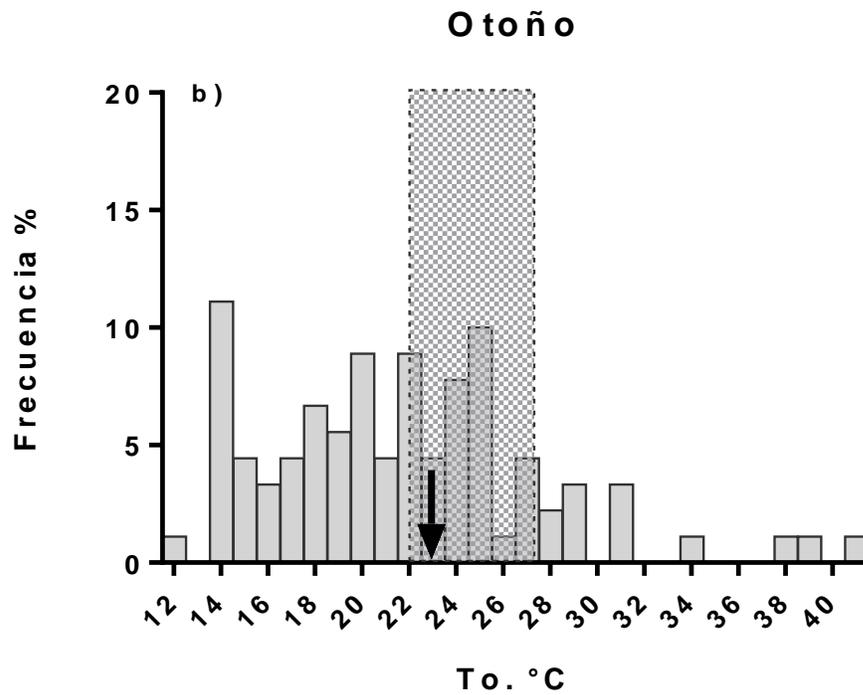
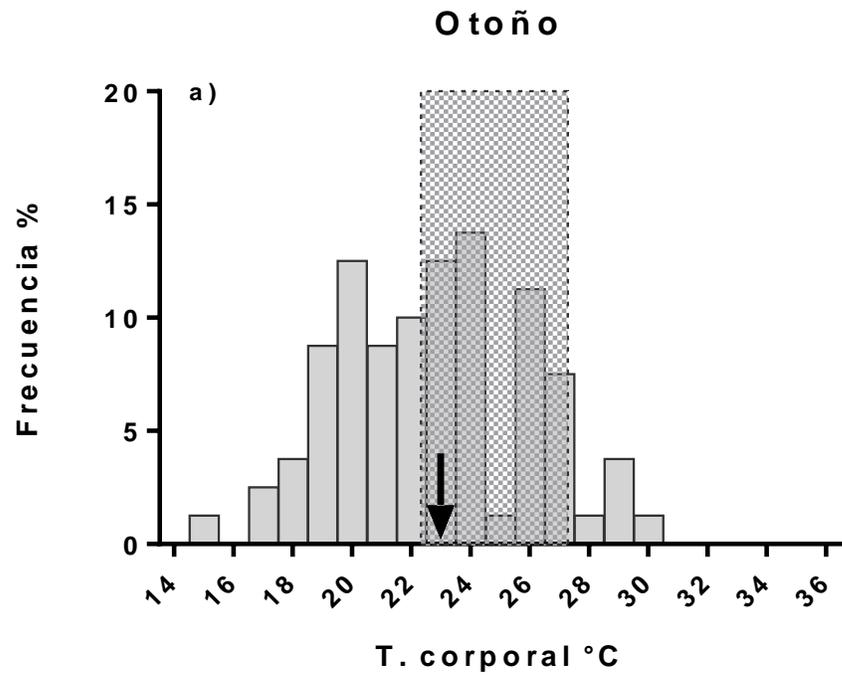


Figura 14. Distribución de temperaturas corporales (a) y temperaturas operativas (b) en otoño. El área sombrada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (Tset) y la flecha indica el promedio de Tc.

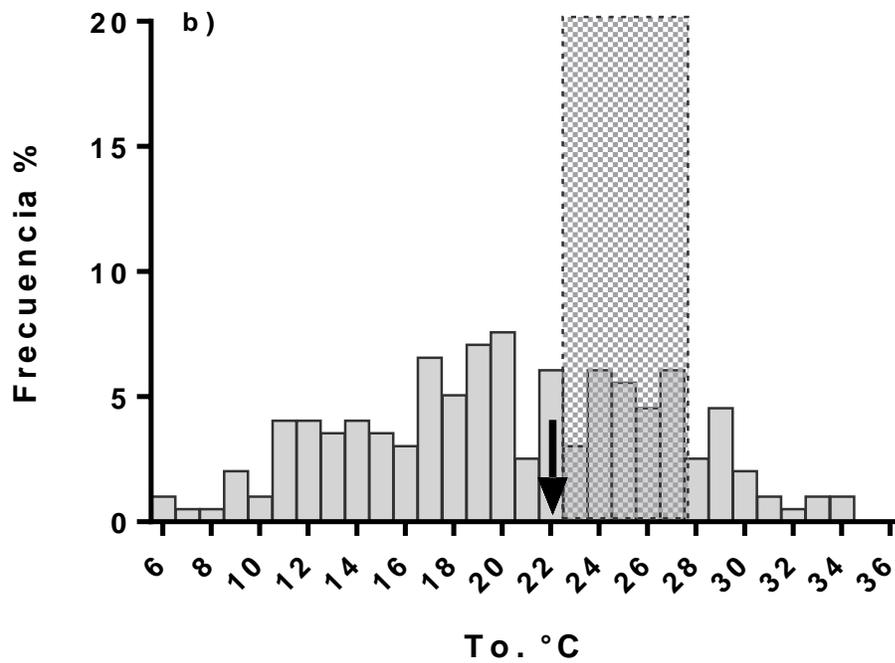
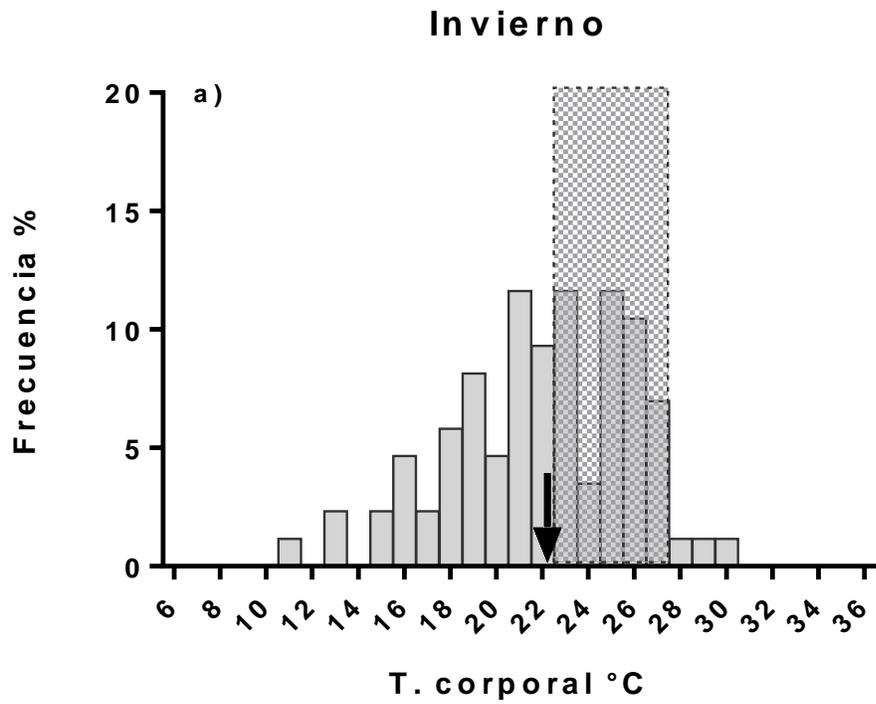


Figura 15. Distribución de temperaturas corporales (a) y temperaturas operativas (b) en invierno. El área sombrada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (Tset) y la flecha indica el promedio de Tc.

El índice de efectividad de la termorregulación ($de-db$) se calculó siguiendo el protocolo de Blouin-Demers y Weatherhead (2001) y se utilizaron los valores macroclimáticos de los dos data logger como modelo nulo (T_o).

Durante la mayor parte del año se presentó una baja calidad térmica del ambiente (de) a pesar de esto, los valores de precisión de la termorregulación (db) indican que los organismos son capaces de mantener relativamente constante su temperatura corporal (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comparación de los valores promedio de temperatura e índices de eficiencia de la termorregulación obtenidos a lo largo del año. Temperaturas en °C. T_c =Temperatura corporal, T_o =Temperaturas operativas, T_{sel} =Temperatura seleccionada, T_{set} =Intervalos de temperatura seleccionada, db =Precisión de la termorregulación, de =Calidad térmica del ambiente.

	T_c	T_o	T_{sel}	T_{set}		db	de	$de-db$	E
				min	máx				
Primavera	23.57±3.97	24.33±5.0	24.8±0.84	22.6	27.5	1.49	2.24	0.74	0.33
Verano	22.77±3.27	20.44±3.40	24.8±0.84	22.6	27.5	1.31	2.84	1.51	0.53
Otoño	23.11±3.2	22.26±5.85	24.8±0.84	22.6	27.5	1.17	3.18	2.00	0.62
Invierno	22.31±3.86	20.77±6.24	24.8±0.84	22.6	27.5	1.74	3.98	2.24	0.56
Anual	23.00±0.50	21.89±1.77	24.8±0.84	22.6	27.5	1.44	3.13	1.69	0.53

Durante la primavera se presentaron los valores más altos de T_o mientras que de presenta valores bajos, lo cual sugiere que en esta temporada el ambiente térmico es menos estresante para las lagartijas. Esto se refleja en los valores de eficiencia térmica ($de-db$ y E), donde $de-db$ indica que los organismos deben esforzarse menos de 1°C para mantener su T_c cerca de los valores preferidos (T_{set}), por lo que E a pesar de ser bajo sugiere que los organismos son eficientes en el mantenimiento de la temperatura (Cuadro 4).

Ocurre lo contrario en verano e invierno, donde los valores de T_o son más bajos al igual que la calidad térmica del ambiente de . Consecuentemente los organismos deben esforzarse más

por mantener su T_c cerca de los valores preferidos (T_{set}), como se ve reflejado en los valores de $de-db$ y por lo tanto se vuelven más eficientes en el mantenimiento de la temperatura como lo indica el índice E .

En el otoño los organismos presentan la mayor precisión en el mantenimiento de la temperatura corporal (db) y una eficiencia térmica similar a la del invierno ($db-de$ y E) debido a que existe una baja calidad térmica del ambiente, similar a la del invierno, a pesar de que la T_o , presenta valores más altos que en verano e invierno.

Uso de hábitat

El 65% de los ejemplares fueron encontrados en troncos de encinos a una altura promedio de 2.5m, 15 % en ramas, 6 % en oquedades, menos del 1 % fueron encontrados en rocas y solamente tres ejemplares (0.84 %) fueron encontrados sobre bromelias (Figura 16). Pocos ejemplares fueron vistos debajo de la corteza de los árboles y plantas epífitas como musgo y heno.

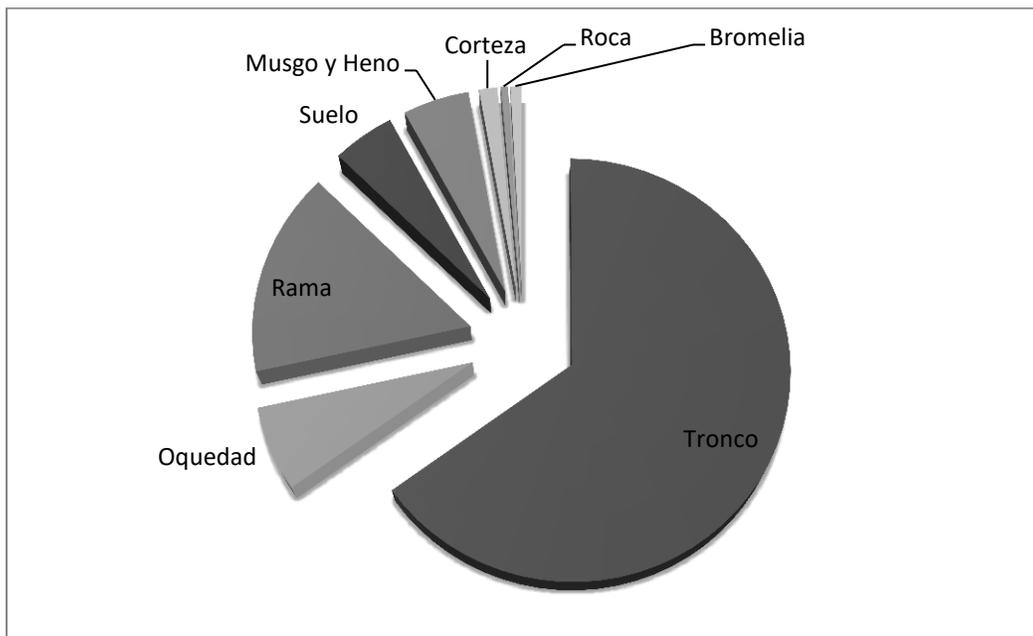


Figura 16. Tipos de sustrato preferido por *Abronia graminea*

Las preferencias ambientales por categoría de edad pueden ser apreciadas en el Análisis de Correspondencias Canónicas (Figura 17). Los organismos juveniles muestran una tendencia hacia el diámetro de la percha (DAP) y el tipo de sustrato (Tronco) que muestra una relación con la temperatura corporal. Los ejemplares adultos tienen una preferencia por la altura, los musgos y el heno, son los únicos que fueron encontrados en rocas y, parecen mostrar mayor preferencia por la humedad relativa del ambiente (RH). Las crías se relacionan con el musgo, oquedades y corteza de los árboles.

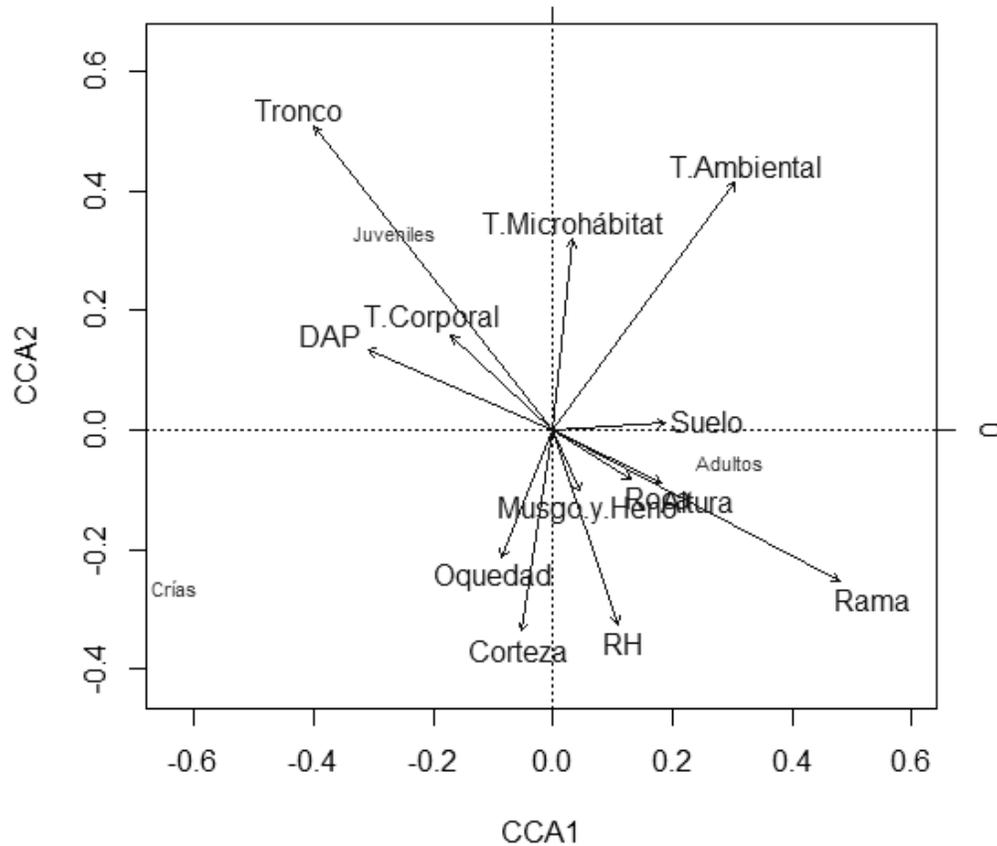


Figura 17. Análisis de correspondencias canónicas. T= temperatura, RH= Humedad relativa, DAP= diámetro a la altura del pecho.

Durante el horario de actividad de *A. graminea* se observa que en las primeras horas de la mañana (10:00-12:00) la temperatura corporal (T_c) de las lagartijas sigue la misma tendencia que la temperatura del ambiente dentro del bosque, después del mediodía (13:00-17:00) la T_c se aproxima a la temperatura del microhábitat y sigue esta misma tendencia hasta el final del día (18:00), después de esto la T_c vuelve a reflejar el mismo patrón que temperatura ambiental (Figura 18). Durante todo el día la T_c se mantiene entre los valores de temperatura ambiental y temperatura del microhábitat. La variación de las T_o (Hobos sol y sombra) es mayor y no parece tener relación directa con la temperatura corporal de las lagartijas.

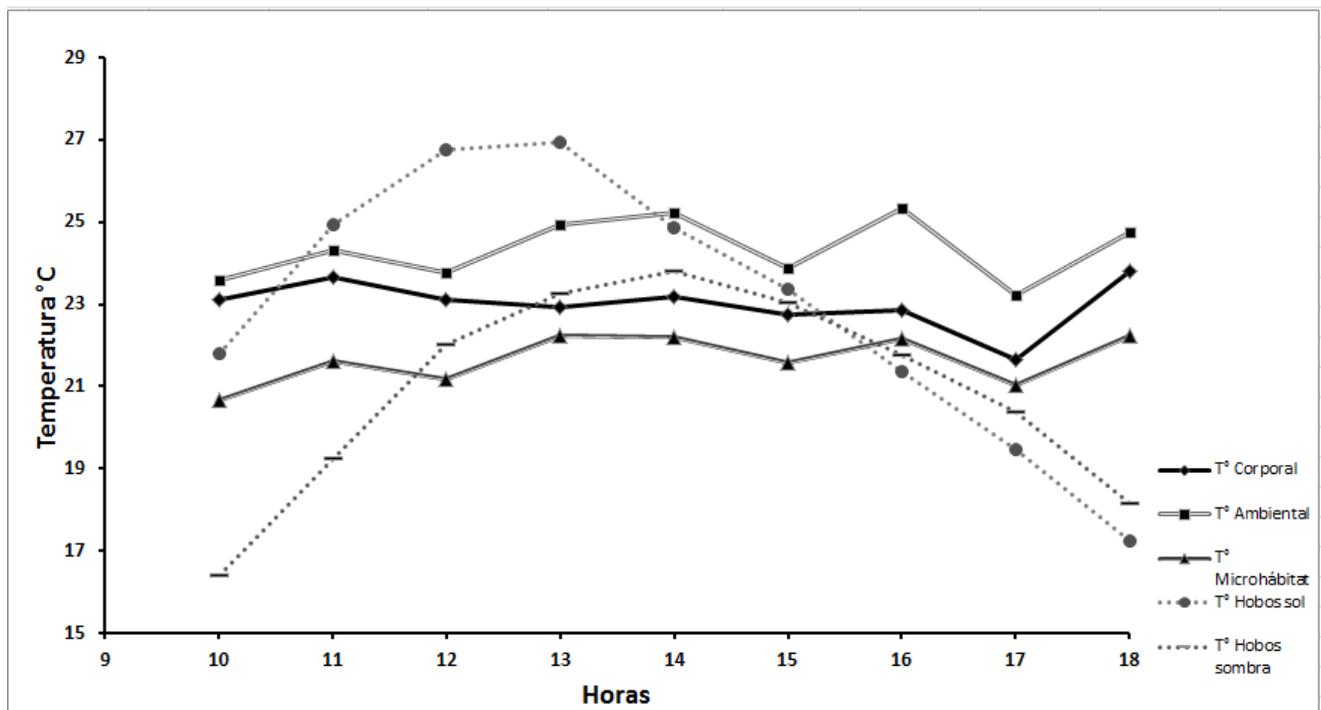


Figura 18. Temperaturas a lo largo del día. T= Temperatura

La diferencia entre los valores mínimos y máximos de la T_c es de 2.1°C a lo largo del día. La temperatura ambiental varía 2.12 °C a lo largo del día. La temperatura del microhábitat varía 1.20 °C a lo largo del día. La variación de la T_o en la sombra es de 7.4°C y la T_o en sol es de 9.7 °C fuera del bosque (Figura 18).

Utilizando los valores máximos de variación de la temperatura durante el día, es posible determinar el grado en el cuál el microhábitat y el ambiente actúan como amortiguadores del clima (Scheffers, 2014b). El microhábitat ofrece mayor grado de amortiguamiento a nivel de macroclima, es decir, fuera del bosque. No obstante dentro del bosque el nivel de amortiguamiento es casi de un grado (Cuadro 5). La temperatura ambiental a nivel del bosque también actúa como amortiguador de los efectos del clima fuera de este, casi en el mismo grado que el microhábitat.

Cuadro 5. Grado de amortiguamiento que ofrece el microhábitat con respecto a la temperatura dentro del bosque (ambiente) y al macroclima (temperaturas de los Hobos en sol y en sombra).

	Sol	Sombra	Ambiente
Microhábitat	8.5 °C	6.2 °C	0.92 °C
Ambiente	7.58 °C	5.28 °C	

DISCUSIÓN

Ecología poblacional

El número total de ejemplares capturados en este estudio es alto con 355 individuos si se compara con el número de registros obtenidos en otros estudios de esta especie, de 2 individuos (Schmidt, 1991) y 118 individuos (Díaz-Velasco, 2005) y para otras especies del mismo género como; *A. vasconcelosii* con 18 individuos, *A. meledona* con 3 individuos, *A. campbelli* con 34 individuos y *A. taeniata* con 21 individuos (Formanowicz, *et al.* 1990; Campbell y Brodie, 1999; Ariano-Sánchez y Torres-Almazán, 2010; Fierro-Estrada, 2013). Este dato no es sorprendente ya que la mayoría de los trabajos realizados con *Abronia* han sido enfocados a aspectos puramente taxonómicos, sistemáticos y/o de distribución (Bogert y Porter, 1967; Campbell, 1982; Campbell y Frost, 1993; Campbell y Brodie, 1990; Schmidt, 1990; Flores-Villela y Sánchez, 2003; Ariano-Sánchez y Torres-Almazán, 2010, Campbell *et al.*, 2016), mientras que son muy pocos los trabajos que contemplan aspectos ecológicos (Díaz-Velasco, 2005), de biología térmica (Villamar, 1998, Fierro-Estrada, 2013) y comportamentales (Formanowicz, *et al.* 1990).

Se logró estimar la abundancia poblacional de 769 individuos en un área de 4.11 Km^2 , lo cual equivale a una densidad poblacional de 186 individuos/ Km^2 . Se puede inferir que en el municipio de Chignahuapan se encuentra una población estable de *A. graminea*. El tamaño de la población es grande si se compara con el único estudio que se tiene hasta la fecha sobre parámetros poblacionales de la especie (Díaz-Velasco, 2005) en el cual se reporta una población de 435 individuos. De acuerdo con Dunham (1998) esta diferencia de tamaño entre poblaciones puede deberse al grado de depredación o a la manera en la que los organismos se ven afectados por la variación temporal de los recursos como ocurre con *A. graminea* en la localidad de Puerto del Aire, Veracruz, que es uno de los sitios más explotados para la extracción ilegal de

organismos que son vendidos como mascotas (Díaz-Velasco, 2005), mientras que en el estado de Puebla la mayor amenaza que enfrentan es la destrucción y fragmentación del hábitat.

Con el programa MARK no fue posible estimar la abundancia de la población debido a la baja tasa de recapturas, esto puede deberse en gran parte a los hábitos de la especie y las limitaciones para la captura de organismos ya que a menudo la probabilidad de encuentro está relacionada con algunas condiciones como la visibilidad de los organismos y el esfuerzo de muestreo (Lindberg, 2012). Al tratarse de una especie de hábitos arborícolas que se mimetiza fácilmente con su ambiente, la visibilidad y por lo tanto las probabilidades de encuentro disminuyen (Campbell *et al.*, 2016). A pesar de que el esfuerzo de muestreo fue constante durante todo el estudio, la altura máxima a la que nos fue posible la búsqueda de organismos fue de 7 m, lo cual seguramente repercute en el número de capturas.

El método de marcaje resultó ser efectivo para el reconocimiento individual de los organismos, después de 10 meses se recapturó al individuo número uno y las marcas se mantuvieron reconocibles. La efectividad de este método ya había sido probada anteriormente en estudios con una duración igual o mayor a un año (Vervust y Van Damme, 2009; Ekner *et al.*, 2011; Argáez, 2015). Algunas técnicas como el corte de falanges causan un gran estrés a los organismos y las heridas quedan expuestas dando lugar a infecciones, además la pérdida de falanges en ocasiones ocurre de manera natural lo cual dificulta el reconocimiento (Dunham, 1988; Ekner *et al.* 2011).

Se encontraron las tres categorías de edad la mayor parte del año excepto en los meses de mayo, junio y julio (Figura 4) con ausencia de crías. González-Porter (2002) y Zaldívar *et al.* (2002) mencionan que *A. graminea* presenta un ciclo correspondiente a ovulación en otoño y gestación en invierno por lo que es posible observar cría en marzo, abril y mayo. Lo cual difiere con los resultados de este estudio excepto para el mes de mayo.

Dentro de la familia Anguidae se ha reportado la presencia de nacimientos en los meses de agosto y septiembre y cópulas en los meses de abril y mayo como es el caso de *Anguis fragilis* (Capula *et al.*, 1998) y *Mesaspis gadovii* que presenta un ciclo similar al de *Abronía graminea* con cópulas en los meses de otoño, gestación durante los meses de invierno y nacimientos en primavera (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009). Se ha sugerido que esta diferencia en los ciclos reproductivos se debe a la influencia que la altitud y la temperatura ambiental tienen sobre las especies (Méndez-De la Cruz *et al.*, 1999; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2009).

La identificación de las diferentes categorías de edad se llevó a cabo con base en los patrones de coloración y características de las escamas, debido a que la longitud del cuerpo no fue una buena referencia (Cuadro 2). Estos patrones de coloración han sido utilizados anteriormente para la especie (Schmidt, 1991; González-Porter, 2002) y para otras especies del mismo género, para determinar las diferentes categorías de edad (Schmidt, 1991; Campbell y Frost, 1993; Campbell y Brodie, 1999; Ariano-Sánchez, y Torres-Almazán, 2010).

Los diferentes patrones de coloración presentes en cada categoría de edad resultan útiles en el ambiente en que viven los organismos, las crías y juveniles que presentan colores claros con bandas oscuras se confunden fácilmente con los líquenes y el heno presentes en los troncos de los árboles, a su vez los juveniles y los ejemplares adultos se pueden confundir con el musgo y algunos helechos. De hecho se ha reportado que este grupo de lagartijas tienen un desplazamiento que simula el movimiento de las hojas de los árboles (Díaz-Velasco, 2005) y se sugiere que la falta de organismos en las colecciones biológicas se atribuye a su coloración críptica, hábitos arborícolas y hábitats relativamente inaccesibles (Campbell, 1982; Campbell *et al.*, 2016).

Los resultados obtenidos sugieren que esta especie exhibe más de un periodo reproductivo al año, ya que se observaron crías incluso en los meses de invierno y hembras gestantes en los

meses de noviembre, diciembre, marzo, abril y mayo. En el mes de julio se encontró una pareja en cópula sobre una rama a una altura de 1.30 m.

En muchas especies de lagartijas las características que determinan el dimorfismo sexual son las medidas de la cabeza y la talla del cuerpo (Pinto *et al.*, 2005, García-Bastida *et al.* 2013). En este estudio se encontró dimorfismo sexual en las medidas del ancho de la cabeza con respecto a la longitud hocico cloaca, siendo los machos los que presentan la cabeza más ancha. Esto coincide con lo reportado por Lemos-Espinal y colaboradores (2001) y Díaz-Velasco (2005) para *A. graminea*, también se ha presentado en otras especies de *Abronia* como *A. ochoterenai* donde los machos presentan una cabeza más ancha que las hembras y *A. lytrochila* donde las hembras son las que tienen la cabeza más grande (Smith y Álvarez del Toro, 1963). En otras especies de Anguidos también se ha reportado dimorfismo sexual en las medidas del cráneo, como en el caso de *Gerrhonotus infernalis* (García-Bastida *et al.*, 2013) y *Elgaria coerulea* que presenta dimorfismo sexual en la talla del cuerpo (Rutherford, 2004).

El dimorfismo sexual en las dimensiones de la cabeza puede conferir ventajas en ciertos atributos de rendimiento (Huyghe *et al.*, 2005, García-Bastida *et al.*, 2013) como los combates entre machos, rituales de cópula o la captura de presas (Herrel *et al.*, 1999; McBrayer y Anderson, 2007), ya que estos atributos a menudo involucran comportamientos de agresión como mordidas y persecuciones (Stamps *et al.*, 1997; Pinto *et al.*, 2005). Sin embargo, en *A. graminea* de la región de Chignahuapan, no se observaron comportamientos agresivos incluso cuando dos machos se encontraban a poca distancia en un mismo árbol.

La actividad de *A. graminea* comienza alrededor de las diez de la mañana y va en aumento de la misma manera que la temperatura ambiental. En las primeras horas de la tarde cuando la temperatura del ambiente disminuye, decrece la actividad de las lagartijas. En algunos casos se observaron organismos regresando a las oquedades y refugios al disminuir la

temperatura del ambiente. Díaz-Velasco (2005) reporta un patrón similar siendo el punto de mayor actividad entre las doce y las cuatro de la tarde. El horario y los patrones de actividad son similares a los reportados para otras especies de la familia (Villamar, 1998; Fierro-Estrada, 2013) y para otras especies de lagartijas en donde la actividad es baja en las primeras horas de la mañana y al final de la tarde, aumentando considerablemente cuando las opciones térmicas son idóneas (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004; Catenazzi *et al.*, 2005).

Durante el mes de abril se registró un aumento general en la temperatura del ambiente y un descenso en la humedad (Figura 11 y 12) y este mes resultó ser importante en la transición entre categorías de edad. Los organismos que se capturaron como juveniles en muestreos anteriores fueron recapturados como adultos. A su vez las recapturas pertenecientes a la categoría de crías fueron posteriormente encontradas como juveniles en este mes. Este resultado nunca se había reportado para la especie ni para ninguna otra especie del género. Se ha observado que la humedad es un factor limitante en el crecimiento de las lagartijas incluso cuando éstas tienen disponibilidad de alimento (Lorenzon *et al.*, 1999) por ello los estudios en ectotermos deben considerar la temperatura y precipitación como factores determinantes del comportamiento de los organismos (Ryan *et al.*, 2015).

Ecología térmica

Las correlaciones de temperatura por categoría de edad muestran que tanto crías como adultos tienen una tendencia hacia el termoconformismo ya que se relacionan mayormente con la temperatura del sustrato. Esto coincide con los reportado por Fierro-Estrada (2013) para *Abronia taeniata*, que es la especie hermana de *A. graminea* (Good, 1988; Campbell y Frost, 1993), donde la relación entre las temperaturas corporales y de sustrato sugieren que esta especie es termoconformista.

Aunque la temperatura de los juveniles no muestre una relación directa con la temperatura del sustrato, la superficie de percha puede influir en el ambiente térmico de una animal incluso en ausencia de conducción, esto a través de mecanismos como cambios en la temperatura del aire, radiación térmica y radiación solar reflejada (Baken, 1989), ya que en zonas de alta elevación el régimen térmico ambiental está determinado por las características del macrohábitat como condiciones meteorológicas, propiedades físicas del sustrato o cantidad de radiación (Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2014).

La temperatura corporal de *Abronia graminea* se ve ampliamente influenciada por las T_o (Figura 11), por lo que podemos decir que el comportamiento de la especie depende ampliamente del clima. No obstante, *A. graminea* es capaz de mantener su T_c dentro de un estrecho intervalo como se ha observado en otros géneros de lagartijas como *Sceloporus* (Adolph, 1990). De esta manera podemos definir a *A. graminea* como una especie estenotérmica, contrario a lo que reporta Villamar (1998) para la misma especie y Fierro-Estrada (2013) para *A. taeniata* quienes definen a estas especies como euritérmicas.

El menor registro de T_c de un organismo dentro del horario de actividad fue de 13 °C y se obtuvo en el mes de enero. Este resultado es el mismo que se reporta para *Abronia taeniata* (Fierro-Estrada, 2013) y coincide con datos obtenidos de otras especies de la familia (Cunningham, 1966; Patterson, 1990; García-Bastida, 2013). De acuerdo con Brown y Roberts (2008) las T_c y T_{sel} tienden a ser bajas en algunos linajes como Xantusiidae y Anguidae, por lo cual se sugiere que estos organismos poseen un atributo fisiológico que les permite mantenerse activos a temperaturas que se encuentran por debajo del promedio de T_c de la mayoría de los saurios (Fierro-Estrada, 2013).

No existe diferencia significativa en la T_c de los organismos entre temporadas y tampoco se presentaron diferencias en las T_c de machos y hembras, aunque se aprecia que el intervalo de T_c de machos es más reducido que el de las hembras (Figura 9), lo que sugiere que los machos son más precisos en el mantenimiento de la temperatura. Estos resultados son contrarios a los presentados por Fierro-Estrada (2013) para *A. taeniata* en donde se encontraron diferencias estacionales en las T_c y T_{sel} , aunque no se presentó diferencia significativa entre sexos, fueron las hembras las que resultaron más precisas en el mantenimiento de la temperatura.

Los cambios estacionales en la selección de temperaturas y en las T_c se han reportado para otras especies de lagartijas (Christian *et al.*, 1983; Van Damme *et al.*, 1987; Christian y Bedford, 1995; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004, Catenazzi *et al.*, 2005) y una iguana del género *Ctenosaura* (Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015). Estas diferencias térmicas pueden ser una respuesta a factores como el fotoperiodo, la disminución en la disponibilidad de alimento o pueden ser resultado de ciclos hormonales (Christian y Bedford, 1995).

Sin embargo, en *A. graminea* de la región de Chignahuapan, es posible que estos factores no tengan un peso determinante en el comportamiento de la especie y como resultado, la temperatura corporal y los patrones de actividad se ven directamente influenciados por la temperatura y la humedad ambiental. Esto concuerda con lo propuesto por Sinervo *et al.* (2010) y Lara-Resendiz *et al.* (2015b) quienes mencionan que la temperatura ambiental es un factor importante en la termorregulación de las lagartijas. En cuanto a la humedad, no existen trabajos sobre cómo esta variable afecta la termorregulación, a pesar de que se ha sugerido tomarla en cuenta (Ryan *et al.*, 2015).

A. graminea muestra una alta precisión en el mantenimiento de la temperatura, a pesar de que durante la mayor parte del año se presentó una baja calidad térmica del ambiente (*de*) y las T_o

se encuentran por debajo del intervalo de T_{set} (Cuadro4, Figura 11). Esto sugiere que los organismos tienen que enfrentarse a ambientes térmicos desafiantes, por lo cual tendrían que buscar estrategias que les permitan mantener su T_c cerca de un intervalo adecuado para llevar a cabo sus actividades. El hecho de encontrarse en ambientes térmicos desafiantes no parece representar un reto importante para la supervivencia de los organismos, de acuerdo con Harvey y Weatherhead (2010), muchos reptiles son capaces de funcionar a temperaturas que se encuentran lejos del óptimo térmico y de hecho pueden pasar la mayor parte de su vida en ambientes térmicos sub-óptimos.

Los resultados muestran que *Abronia graminea*, de la región de Chignahuapan, tiene una alta precisión en el mantenimiento de la temperatura y es capaz de mantener la T_c dentro de un estrecho intervalo por lo que se puede definir como una especie estenotérmica. Los índices de eficiencia de la termorregulación sugieren que *A. graminea* de este trabajo presenta tendencias hacia la termorregulación. Esto es contrario a lo mencionado por Villamar (1998) para *A. graminea* y Fierro-Estrada (2013) para *A. taeniata* quienes consideran a estas especies como euritérmicas y termoconformistas. Las diferencias en los comportamientos de termorregulación entre poblaciones puede deberse a la amplia diversidad de factores que determinan el hábitat en cada una de las localidades donde viven los organismos (e.g. Lara-Reséndiz, 2015b; Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015) o al simple hecho de que son dos especies diferentes con respecto a *A. taeniata* y por lo tanto presentan una ecología térmica diferente (e.g. Lara Resendiz *et al.*, 2014; Lara-Resendiz *et al.*, 2015a). Aunque es necesario profundizar en el estudio de la ecología térmica de cada una de las especies determinando además los intervalos mínimos, máximos y temperaturas óptimas para cada una de ellas.

Los índices de eficiencia térmica (de-db y E) presentaron los valores más bajos en primavera, lo cual indica que a pesar de que el ambiente presenta un amplio intervalo de opciones

térmicas los organismos mantienen su T_c en un rango definido (Figura 11) y esto se refleja en una disminución del estrés térmico (de-db). Por el contrario, el resto de las temporadas el índice de eficiencia de-db presenta valores mayores a 1.5°C lo que indica que el estrés térmico aumenta, coincidiendo con la baja calidad térmica del ambiente (*de*) y la disminución de las T_o . A pesar de esto, *A. graminea* muestra una alta precisión en el mantenimiento de la temperatura (*db*) y valores de eficiencia (E) por arriba de 0.5°C , es decir, son térmicamente eficientes.

Durante el invierno en esta región se presentan vientos y frentes fríos (Camacho, 1985) que posiblemente afectan la efectividad de la termorregulación ya que se ha probado que los vientos disminuyen la temperatura del cuerpo de las lagartijas y la temperatura del sustrato (Ortega *et al.*, 2016). En el verano se presenta la época de lluvias que trae consigo un aumento en la aparición de neblina, lo cual causa disminución de la temperatura en la zona de estudio (Camacho, 1985). Finalmente, en el otoño se presenta un patrón climático único donde la humedad del ambiente es similar a la del microhábitat y la T_o se intermedia entre los valores de T_o máximos (primavera) y mínimos (invierno) (Figura 11, Cuadro 4). El hecho de que *A. graminea*, a pesar de la baja calidad térmica ambiental disponible mencionada para verano, otoño e invierno, sea un organismo que muestre una alta precisión para mantener la temperatura, se puede deber a la gran variedad de microhábitats que utiliza (Figura 16) y a los horarios de actividad que presenta (Figura 5). Esto concuerda con la propuesta de que una explotación más heterogénea del hábitat permite una mayor adecuación térmica (Huey y Slatkin, 1976; Blouin-Demers y Nodeau, 2005; Bustos *et al.*, 2013; Scheffers, 2014a, 2014b; Sears y Angilletta, 2016; Tuff *et al.*, 2016), sugiriendo así que *A. graminea* se comporta más como un organismo termorregulador, lo cual es contrario a lo que se reporta para todo el género (Villamar, 1998; Fierro-Estrada, 2013) y similar a lo encontrado para *Barisia imbricata* (Lemos-Espinal *et al.*,

1996), *Elgaria multicaudata* (Kingsbury, 1993) y *Anguis fragilis* (Meek, 2005) que son miembros de la misma familia.

Se observa que los valores máximos de T_c para *A. graminea* en todas las temporadas no rebasa los 30°C y la mayor parte del año las T_o se comportan de la misma manera, excepto durante el otoño que alcanza los 40 °C. Esto sugiere que los intervalos de temperatura que el ambiente ofrece y que los organismos son capaces de tolerar son reducidos, contrario a lo que se aprecia en otras especies de lagartijas de climas fríos en donde las temperaturas máximas se encuentran alrededor de 40°C. (Kour y Hutchison, 1970; Araújo *et al.*, 2013; Bonino *et al.*, 2015). Debido a esto sería importante realizar estudios de temperaturas críticas (mínimas y máximas) de especies estenotérmicas como *A. graminea* y evaluar el efecto que causaría ante escenarios de cambio climático (Sinervo *et al.*, 2010; Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2013; Lara-Reséndiz *et al.*, 2015b, Valenzuela-Ceballos *et al.*, 2015).

Uso de hábitat

La mayoría de los ejemplares fueron encontrados en troncos y ramas de los árboles (80%), mientras que el menor registro se obtuvo en bromelias y rocas (1%), concordando con los resultados encontrados por Díaz-Velasco (2005), quien también menciona la presencia de *A. graminea* en troncos y ramas de los árboles. No obstante este dato es relevante para la especie ya que de acuerdo con la mayor parte de la literatura, estos organismos pasan la mayor parte de sus vidas en bromelias y otras plantas epífitas (Bogert y Porter, 1967, Schmidt, 1991, Campbell y Frost, 1993, Campbell y Brodie, 1999, Ariano-Sánchez, y Torres-Almazán, 2010, Cruz-Ruíz, *et al.*, 2012).

El uso de bromelias por estos organismos puede deberse a la disponibilidad de agua, refugio o alimento, ya que dentro de estos sustratos hay una gran cantidad de organismos como algas, protozoarios y pequeños invertebrados como insectos lombrices, caracoles y arañas

(Bogert y Porter, 1967; Campbell y Frost, 1993; Cruz-Ruíz *et al.*, 2012;). Durante este estudio se registraron solamente dos ejemplares en bromelias, una cría que se encontraba dentro de la planta y un adulto el cual sólo iba pasando sobre la bromelia ya que esta era demasiado pequeña para ofrecer un refugio adecuado. Cruz-Ruíz *et al.* (2012) encontraron durante tres años de muestreo y una colecta de 305 bromelias tres ejemplares de *Abronia oaxacae* dentro de este sustrato por lo que se sugiere que el uso de este recurso es solamente ocasional, como se observó en este estudio.

Con respecto a los otros tipos de sustratos las ramas de los árboles son el segundo microhábitat más abundante, los organismos que se encontraron en las ramas se encontraban tomando el sol o pasando de un árbol a otro. Al realizar esta actividad de desplazamiento por las ramas muchos organismos caen al suelo aunque esto ocurre con poca frecuencia. De acuerdo con Bogert y Porter (1967) la presencia de ejemplares en el suelo no es necesariamente accidental y se debe asumir que los individuos ocasionalmente se mueven de un árbol a otro. También existe la posibilidad de que no se trate de una especie exclusivamente arborícola, de hecho se encontraron ejemplares inactivos entre la hojarasca y bajo el suelo, en la base de los árboles.

El tipo de microhábitat no difiere a lo largo del año y las preferencias de hábitat no se superponen entre categorías de edad. Probablemente esto se debe a que no existe solapamiento de nicho entre las diferentes categorías de edad. Esto podría deberse a que no hay una aparente competencia con otras especies de lagartijas, ya sea por alimento o refugio, como sucede con *Crotaphytus* y *Sceloporus* (Angert *et al.*, 2002). Esto es contrario a lo encontrado en *Sceloporus horridus* (Bustos *et al.*, 2013) y *Anolis nebulosus* (Siliceo-Cantero y García, 2015) en sitios con una marcada estacionalidad, donde el uso que los organismos realizan de los diferentes microhábitats cambia dependiendo de la temporada. El grado de uso de hábitat refleja la calidad y abundancia de recursos en áreas particulares, lo que a su vez se manifiesta en la adecuación de los organismos a estos sitios (Boyce y McDonald, 1999).

La temperatura corporal dentro del bosque se mantiene en un estrecho intervalo a lo largo del día (Figura 11), la diferencia entre el mayor y menor registro de temperatura es de 2 °C y se encuentra dentro de los valores de temperatura ambiental y microambiental. Sugiriendo que *A. graminea* tiene la capacidad de elegir activamente los sitios que le permiten mantener su temperatura corporal relativamente constante. En las primeras horas de la mañana sigue la temperatura del ambiente y posteriormente la del microambiente cuando éste logra alcanzar temperaturas que le permiten llevar a cabo sus actividades. Esto es posible debido a que dentro del bosque las condiciones climáticas se mantienen relativamente constantes a lo largo del año, por lo que no se presenta una marcada estacionalidad. Solamente en el mes de febrero se presentó un aumento de la temperatura ambiental y descenso de la humedad lo que provocó que no se encontraran ejemplares activos hasta que la humedad aumentó nuevamente.

Fuera del bosque la variación de la temperatura a lo largo del día es mayor tanto a nivel de sol como de sombra y la tendencia general es diferente a la que siguen las temperaturas dentro del bosque, debido a esto podemos decir que el bosque actúa como un amortiguador de los cambios ambientales a escala local. A nivel de macroclima el microhábitat reduce la temperatura de 6 a 8 °C y el bosque amortigua en un intervalo de 5 a 7 °C. A escala local el microhábitat reduce la temperatura del ambiente dentro del bosque en casi un grado (Cuadro 5).

Estos resultados coinciden con lo que se ha reportado hasta el momento sobre el grado de amortiguamiento que ofrecen diversos tipos de microhábitats para diferentes ectotermos como ranas y lagartijas. Scheffers *et al.* (2014b) indican que la vegetación de dosel tiene un mayor efecto como amortiguador de las temperaturas del microhábitat. Scheffers *et al.* (2013, 2014a) reportan que el microhábitat puede estabilizar y reducir la temperatura local del ambiente de 2 a 5 °C y reducir la tolerancia térmica de 2 a 11°C.

Queda claro que el microhábitat puede estabilizar y reducir la temperatura local del ambiente, por lo tanto juega un papel importante en la moderación de los impactos ecofisiológicos del cambio climático en organismos ectotermos (Scheffers, *et al.*, 2014b). Es por ello que los estudios que involucran predicciones del impacto del cambio climático en los organismos requieren que entendamos en una manera general cómo el microhábitat filtra las fluctuaciones ambientales y los factores que influyen el uso de hábitat y comportamiento de las especies (Ryan, *et al.*, 2015; Woods *et al.*, 2015).

Muchos estudios que examinan la vulnerabilidad de las especies al clima, derivan sus temperaturas de muestras de valores macroclimáticos y los datos ambientales, de los organismos y sus microhábitats no se incluyen en este tipo de análisis (Kearney, *et al.*, 2009; Scheffers, *et al.*, 2013, 2014a, b, Potter *et al.*, 2013; Ryan, *et al.*, 2015). Es cierto que los patrones de clima a macroescala tienen un gran impacto en la distribución de la biota, sin embargo el clima a escala local es a veces más relevante para el comportamiento de los animales y la demografía, por lo que se requiere reducir el error que existe entre las escalas de los modelos macroclimáticos y los microclimáticos (Potter, *et al.*, 2013).

La fragmentación del hábitat ha ido uno de los más grandes contribuyentes a la pérdida de la biodiversidad en el mundo (Tuff, 2016) y el destino de las especies que se ven afectadas por eventos extremos dependerá de si pueden o no encontrar refugios climáticos que amortigüen las condiciones que amenazan la vida (Scheffers *et al.*, 2014a). De esta manera podemos establecer la importancia que tienen diferentes tipos de microhábitats para el mantenimiento de la temperatura en organismos ectotermos, aunque es importante destacar que muchos disturbios antropogénicos tienen el potencial de afectar estos ambientes (Sutton, *et al.*, 2014) y por lo tanto a las especies que viven dentro de ellos.

CONCLUSIONES

En el municipio de Chignahuapan se encuentra una población de *Abronia graminea* aparentemente estable respecto a otras poblaciones reportadas en estudios anteriores con un aproximado de 714 individuos.

Se tiene una proporción 1:1 de machos y hembras en la población. Y ésta se divide en tres categorías de edad (crías, juveniles y adultos) identificables por medio de la coloración y características de las escamas.

Existe evidencia de dimorfismo sexual en las medidas del cráneo en esta especie.

Durante el estudio se encontraron las tres categorías de edad la mayor parte del año lo cual sugiere que se trata de una especie con más de un evento reproductivo a lo largo del año.

La temperatura corporal de *A. graminea* se mantiene dentro de un estrecho intervalo a pesar de las fluctuaciones climáticas y ambientales de la zona a lo largo del año.

A. graminea se comporta como una especie estenotérmica y con una tendencia a ser termorreguladora.

La calidad térmica del hábitat en la región es favorable durante la primavera para *A. graminea*, mientras que el resto del año se presenta un ambiente térmico desfavorable.

El tipo de sustrato preferido por los organismos son los troncos de los árboles y los refugios más adecuados son las oquedades presentes en éstos.

No existe solapamiento de nicho entre las diferentes categorías de edad, ni cambios en las preferencias de hábitat a lo largo del año.

El microhábitat actúa como un amortiguador del clima entre 6 a 8 °C, con respecto a valores climáticos externos al bosque.

LITERATURA CITADA

- Adolph, C.S. 1990. Influence of Behavioral Thermoregulation on Microhabitat Use by Two Species of *Sceloporus* Lizards. *Ecology*. 71 (1). 315-327
- Aldape-López, C. T. y Santos-Moreno, A. 2016. Ampliación de la Distribución Geográfica de *Abronia oaxacae* (Squamata: Anguinae) y *Tantalophis discolor* (Squamata: Colubridae) en el Estado de Oaxaca, México, *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). 32(1). 116-119.
- Angert, L. A., Hutchison, D., Glossip, D. y Losos, B. J. 2002. Microhabitat Use and Thermal Biology of the Collared Lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and the Fence Lizard (*Sceloporus undulates hyacinthinus*) in Missouri Glades. *Journal of Herpetology*. 36 (1). 23-29.
- Angilletta Jr., M. A., Hil, T. y Robson, A. 2002. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*. 27. 199-204.
- Araújo, M. B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P. A., Valladares, F. y Chown, S. L. 2013. Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*. 16 (9). 1206-1219.
- Argaéz, M. V. E. 2015. Selección sexual en un gradient de urbanización en la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus microlepidotus*). Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. 103 pp.
- Ariano-Sánchez, D. and Torres-Almazán, M. 2010. Rediscovery of *Abronia campbelli* (Sauria: Anguinae) from a Pine-Oak Forest in Southeastern Guatemala: Habitat Characterization, Natural History, and Conservation Status. *Herpetological Review*. 41 (3); 290-292.
- Attademo, A., Bertona, M., Kozykariski, M. y Chiaraviglio, M. 2004. Uso del hábitat por *Boa constrictor occidentalis* (Serpentes: Boidae) durante la estación seca en Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*. 18 (1): 33-41.

- Baken, S. G. 1989. Arboreal Perch Properties and the Operative Temperature Experienced by Small Animals. *Ecology*. 70 (4). 927-930.
- Barrows, W. C. 2006. Populations dynamics of a threatened sand lizard. *The Southwestern Naturalist*. 51 (4). 514-523.
- Bloch, N. y Irschick, J. D. 2004. Toe-Clipping Dramatically Reduces Clinging Performance in a Pad-Bearing Lizard (*Anolis carolinensis*). *Journal of Herpetology*. 37 (3). 293-298.
- Blouin-Demers, G. y Weatherhead, J. P. 2001. Thermal Ecology of Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta*) in a Thermally Challenging environment. *Ecology*. 82 (11). 3025-3045.
- Blouin-Demers, G. y Nodeau, P. 2005. The Cost-Benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology*. 86 (3). 560-566.
- Bogert, C. M. and Porter, P. 1967. A New Species of *Abronia* (Sauria: Anguidae) from Sierra Madre del Sur Oaxaca, Mexico. *American Museum Novitates*. 2279. 1-21.
- Bonino, M. F., Azócar, M. D. L., Schulte II, J. A., Abdala, C. S. y Cruz, F. B. 2015. Thermal sensitivity of cold climate lizards and the importance of distributional ranges. *Zoology*. 118 (4). 281-290.
- Boyce, S. M. y Mc Donald, L. L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology and Evolution*. 14 (7). 268-272.0020
- Brown, P. K. y Roberts, N. 2008. Feeding state and selected body temperatures in the slow-worm (*Anguis fragilis*). *Herpetological Journal*. 18 (1). 59-62.
- Bustos, Z. M. G., Manjarrez, J. y Castro-Franco, R. 2013. Uso de Microhábitat y Termorregulación en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*. 29 (1). 153-163.
- Camacho, R. K. 1985. Chignahuapan y su Historia. Chignahuapan, Puebla.

- Campbell, J. A. 1982. A new species of *Abronia* (Sauria, Anguinae) from the Sierra Juárez, Oaxaca, México. *Herpetologica*, 38 (3): 355-361.
- Campbell, J. A. y Frost, D. R. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 216: 1-121.
- Campbell, J. A. y Brodie Jr., E. D. 1999. A new species of *Abronia* (Squamata: Anguinae) from the Southeastern Highlands of Guatemala. *Herpetologica*. 55(2). 161-174.
- Campbell, J. A., Solano-Zavaleta, I., Flores-Villela, O., Caviedes-Solís, I. W. y Frost, D. R. 2016. A New Species of *Abronia* (Squamata: Anguinae) from the Sierra Madre del Sur Oaxaca, Mexico. *Journal of Herpetology*. 50 (1). 149-156.
- Capula, M., Anibaldi, C., Filippi, E. y Luiselli, L. 1998. Sexual Combats, Matings, and Reproductive Phenology in an Alpine Population of the Slow Worm, *Anguis fragilis*. *Herpetological Natural History*. 6(1). 33-39.
- Catenazzi, A., Carrillo, J., Donnelly, A. M. 2005. Seasonal and Geographic Eurythermy in a Coastal Peruvian Lizard. *Copeia*. (4). 713-723.
- Chippindale, P. T., Ammerman, L. K. y Campbell, J. A. 1998. Molecular Approaches to Phylogeny of *Abronia* (Anguinae: Gerrhonotinae) with Emphasis on Relationships in Subgenus *Auriculabronia*. *Copeia*. 1998 (4). 883-892.
- Christian, A. K. y Bedford, G. S. 1995. Seasonal Changes in Thermoregulation by the Frillneck Lizard *Chlamydosaurus kingi*, in Tropical Australia. *Ecology*. 76 (1). 124-132.
- Christian, K., Tracy, C. R. y Porter, W. P. 1983. Seasonal Shifts in Body Temperature and Use of Microhabitats by Galapagos Land Iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology*. 46 (7). 43-468.
- Christian, A. K. y Weavers, W. B. 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological monographs*. 66 (2). 139-157.

- Crosbie, F. S. y Montly, J. F. B. 1985. Parsimonius Modelling of Capture-March-Recapture Studies. *Biometrics*. 41 (2). 385-398.
- Cruz-Ruíz, G., Mondragón, D. and Santos-Moreno, A. 2012. The presence of *Abronia oaxacae* (Squamata: Anguidae) in tank bromeliads in temperate forest of Oaxaca, Mexico. *Braz. J. Biol.* Vol. 72 (2). 337-341.
- Cunningham, D. J. 1966. Thermal Relations of the Alligator Lizard *Gerrhonotus multicarinatus webbi*. *Herpetologica*. 2(1). 1-7.
- Deutsch, A. C., Tewksbury, J. J., Huey, B. R., Sheldon, S. K., Ghalambor, K. C., Haak, C. D. y Martin, R. P. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105 (18). 6668-6672.
- Díaz, A. J. y Cabezas-Díaz, S. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*. 18 (6). 867-875.
- Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Lara-Reséndiz, R. A. y Méndez-de la Cruz, F. R. 2014. Comportamiento de lagartijas: Termorregulación y antidepredación. En: *Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*. 239-150.
- Díaz-Velazco, B. 2005. Estudio ecológico preliminar de la población del Escorpión verde *Abronia graminea* (Sauria: Anguidae) en Puerto del Aire, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM, México. 69pp.
- Du, W. G., Shou, L. and Shen, J. Y. 2006. Habitat selection in two sympatric Chinese skinks, *Eumeces elegans* and *Sphenomorphus indicus*: do thermal preference matter?. *Canadian Journal of Zoology*. 84 (9). 1300-1306.
- Dunham, A. E., Morin, P. J. y Wilbur, H. M. 1988. Methods for the study of reptiles populations. *Biology of the Reptilia*. 16. 331-386. Ekner, A., Sajkowska, Z., Dudek, K., Tryjanowsky, P.

2011. Medical cautery units as a permanent and non-invasive method of marking lizards. *Acta Herpetologica*. 6 (2). 229-236.
- Ekner, A., Sajkowska, Z., Dudek, K. y Tryjanowsky, P. 2011. Medical cautery units as a permanent and non-invasive methods of marking lizards. *Acta Herpetologica*. 6 (2). 229-236.
- Endris, A. D., Hellgren, C. E., Fox, F. S. y Moody, W. R. 2007. Demography of an urban population of the Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) in Central Oklahoma. *Herpetologica*. 63 (3). 320-331.
- Ferner, W. J. y Plummer, V. M. 2016. Marking and measuring reptiles. *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. 45-58.
- Fierro-Estrada, N. 2013. Ecología térmica de *Abronia taeniata* (Reptilia: Anguidae) y su susceptibilidad ante el calentamiento global. Tesis de maestría. Instituto de Biología, UNAM. 54 pp.
- Flores-Villela, O. y Sánchez-H, O., 2003. A new species of *Abronia* (Squamata: Anguidae) from the Sierra Madre del Sur of Guerrero, Mexico, with comments on *Abronia depui*. *Herpetologica*. 59 (4): 524-531.
- Formanowicz, Jr, D. R., Brodie, Jr, E. D. and Campbell, J. A. 1990. Intraspecific Aggression in *Abronia vasconcelosii* (Sauria: Anguidae) a Tropical Arboreal Lizard. *Biotropica*. 22(4). 391-396.
- García-Bastida, M. 2013. Aspectos Ecológicos de *Gerrhonotus infernalis* (Sauria: Anguidae) en el Parque Ecológico Chipinque, San Pedro Garza García, Nuevo León, México. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- García-Bastida, M., Lazcano, D., McBrayer, D. y Mercado-Hernández, R. 2013. Sexual Dimorphism in the Alligator Lizard *Gerrhonotus infernalis* (Sauria:Anguidae): Implications for sexual selection. *The Southwestern Naturalist*. 58 (2). 202-208.

- Good, D. A. 1987. A Phylogenetic Analysis of Cranial Osteology in the Gerrhonotinae Lizards. *Journal of Herpetology*. 21 (4). 285-297.
- Good, D.A. 1988. Phylogenetic relationships among gerrhonotinae lizards an analysis of external morphology. University of California, Press. (121), 1-139.
- González-Porter, G. 2002. Reproducción y crianza en cautiverio de *Abronia graminea* (Squamata: Anguidae) como base para crear un programa de conservación. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. 148pp.
- Harvey, S. D. y Weatherhead, J. P. 2010. Habitat selection as the mechanism for thermoregulation In a northern population of massasauga rattlesnakes (*Sistrurus catenatus*). *Ecoscience*. 17 (4). 411-419.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R. y De Vree, F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*. 13. 289-297.
- Hertz, E. P., Huey, B. R. and Stevenson, D. R. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*. 142 (5) 796-818.
- Hitchcock, A. M. y McBrayer, D. L. 2006. Thermoregulation in Nocturnal Ectotherms: Seasonal and Intraspecific Variation in the Mediterranean Gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Journal of Herpetology*. 40 (2). 185-195.
- Hudson, R., Sigle, L., Guichard, C., Flores, O. y Ellis, S. 2001. Conservación, asesoramiento y manejo planificado para lagartijas *Abronia*. Informe IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group: Apple Valler, MN.
- Huey, B. R. and Slatkin, M. 1976. Cost and Benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*. 363-384.

- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M. y Van Damme, R. 2005. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*. (19). 800-807.
- INEGI 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Chignahuapan, Puebla. Clave geoestadística 21053.
- Jaksić, M. F. y Schwenk, K. 1983. Natural History Observations on *Liolaemus magellanicus*, the Southernmost Lizard in the World. *Herpetologica*. 39 (4). 457-461.
- Johnson, B. J. y Omland, S. K. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 192 (2). 101-108.
- Kearney, M., Shine, R. y Porter, P. W. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106 (10). 3835-3840.
- Kearney, R. M. 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecology Letters*. 16. 1470-1479.
- Kour, E. L. y Hutchison, V. H. 1970. Critical Thermal Tolerances and Heating and Cooling Rates of Lizards from Diverse Habitats. *Copeia*. 2. 219-229.
- Kingsbury, B. A. 1993. Thermoregulatory Set Points of the Eurythermic Lizard *Elgaria multicarinata*. *Journal of Herpetology*. 27 (3). 241-247.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Second Edition. Harla. México. 753pp.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Second Edition. Addison Wesley Longman. Benjamin/Cummings.

- Köhler, G., Diethert, H. H. y Veselý, M. 2012. A contribution To the Knowledge of the Lizard Genus *Alopoglossus* (Squamata: Gymnophthalmidae). *Herpetological Monographs*. 26 (1). 173-188.
- Koludarov, I., Sunagar, K., Undheim, E. A. B., Jackson, T. N. W., Ruder, T., Antunes, A. y Fry, B. G. 2012. Structural and Molecular Venom Gland System in the Arboreal Species *Abronia graminea*. *Journal of Molecular Evolution*. 75 (5). 168-183.
- Lara-Reséndiz, R. A., Arenas-Morenos, D. M., Beltrán-Sánchez, E., Gramajo, W., Verdugo-Molina, J., Sherbrook, W. C., Méndez- De la Cruz, F. R. 2015a. Selected body temperatura of nine species of Mexican horned lizards (*Phrynosoma*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86. 275-278.
- Lara-Reséndiz, R. A., Gadsden, H., Rosen, C. P., Sinervo B. y Méndez-De la Cruz, F. R. 2015b. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahua Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*. (48). 1-10.
- Lemos-Espinal, J. A., Ballinger, R. E. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology*. 73. 2184-2191.
- Lemos-Espinal, J. A., Ballinger, R. E. y Smith, G. R. 1998. Comparative Demography of the High-Altitude Lizard *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, México. *The Grat Basin Naturalist*. 58 (4). 375-379.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. 1997a. Temperature relationships of the lizard *Barisia imbricate*, form Mexico. *Amphibia-Reptilia*. 19. 95-99.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. 1997b. Thermal ecology of the lizard *Sceloporus gadoviae*, in an arid tropical scrub forest. *Journal of Arid Enviroments*. 35. 311-319.

- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. y Ballinger, R. E. 2001. Sexual dimorphism in *Abronia graminea* from Veracruz, México. *Herpetological Natural History*. 8 (1): 91-93.
- Lindberg, S. M. 2012. A review of designs for capture-mark-recapture studies in discrete time. *Journal of Ornithology*. 152 (2). 355-370.
- Litvaitis, J. A., Titus, K. y Anderson, E. M. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. *Research and management techniques of wildlife and habitats*. The Wildlife Society. Bethesda, Md. 254-2754.
- Lorenzon, P., Clobert, J., Oppliger, A. y John-Alder, H. 1999. Effect of water constraint on growth rate activity and body temperature of yearling common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia*. 118 (4). 423-430.
- Marschang, R. E., Donahue, S., Manvell, R., y Lemos-Espinal, J. 2002. Paramyxovirus and Reovirus Infections in Wild-caught Mexican Lizards (*Xenosaurus* and *Abronia* spp). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 33 (4): 317-321
- Martin-Regalado, C. N., Lavariega, M. C. y Gómez-Ugalde, R. M. 2012. Registros nuevos de *Abronia mixteca* (Sauria: Anguinae) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83 (3). 859-863.
- Mata, M. C. 2013. Análisis de la diversidad taxonómica de la familia Anguinae (Squamata: Sauria) en México, con base en modelos de distribución espacial. Tesis Doctoral. ICBI-BD-UAEH.
- McBrayer, D. L. y Anderson, A. R. 2007. Sexual Size Dimorphism and Bite Force in the Northern Alligator Lizard, *Elgaria coerulea*. *Journal of Herpetology*. 41(4). 554-559.
- McCraine, J. R. y Wilson, L. D. 1999. Status of the anguid lizard *Abronia montecristoi* Hidalgo. *Journal of Herpetology*. 33 (1). 127-128.
- Meek, R. 2005. Null models and the thermal biology of the anguid lizard *Anguis fragilis*, evidence for thermoregulation?. *Amphibia-Reptilia*. 26. 445-450.

- Méndez- De la Cruz, F. R., Villagrán-Santa Cruz, M., Hernández-Gallegos, O., Manríquez-Morán, N. y Rodríguez-Romero, J. Reproductive Cycle of the Tropical Night Lizard *Lepidophyma pajapanensis* from Veracruz, Mexico. 1999. *Journal of Herpetology*. 33 (2). 336-339.
- Mungía-Steyer, R. E. 2014. Tutorial 3: Abundancia y recapturas heterogéneas. Manual del curso: Métodos de captura-recaptura. Bajo licencia: Creative Commons attribution-share alike. 1-6.
- Munguía-Steyer, R. E. 2014. Tutorial 5: Supervivencia con destino conocido. Manual del curso: Métodos de captura-recaptura. Bajo licencia: Creative Commons attribution-share alike. 1-7.
- Nichols, D. J. 1992. Capture-Recapture Models. *BioScience*. 42(2). 94-108.
- Nietfeld, M. T., Morley, W. B. y Nova, S. 1994. Wildlife marking techniques. Research and management techniques of wildlife and habitats. The Wildlife Society. Bethesda, Md. 140-168.
- Ortega, Z., Mencía, A. y Pérez-Mellado. 2015. Wind constraints on the thermoregulation of high mountain lizards. *International Journal of Biometeorology*. 1-9.
- Ortega-León, M. A., Smith, R. E., Zúñiga-Vega, J. J. y Méndez de la Cruz, F. R. 2007. Growth and Demography of one Population of the Lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *Western North American Naturalist*. 67 (4). 492-502.
- Ortega-Rubio, A., Barbault, R. y Halttler, G. 1999. Population Dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Durango, México. *The Southwestern Naturalist*. 44 (1). 64-72.
- Patterson, J. W. 1990. Field body temperatures of the lizard *Anguis fragilis*. *Amphibia-Reptilia*. 11 (3). 295-299.
- Perry, G. y Garland, T. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*, 87 (7): 1870-1885.
- Peterson, A. T, Nieto-Montes de Oca, A. 1996. Sympatry in *Abronia* (Squamata: Anguinae) and the Problem of Mario del Toro Avilés' specimens. *Journal of Herpetology*. 30(2). 260-262.

- Pinto, A. C. S., Wiederhecker, H. C. y Colli, G. R. 2005. Sexual dimorphism in the Neotropical lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). *Amphibia-Reptilia*. 26. 127-137.
- Potter, A. K., Woods, A. H. y Pincebourde, S. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology*. (19). 2932-2939.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Crump, M. L., Savitzky, A. H., Wells, K. D. y Brandley, M. C. 2016. *Herpetology*. Fourth Edition. Sinauer Associates, Incorporated Publishers. 591 pp.
- Ramírez-Bautista, A., Lozano, A., Hernández-Salinas, U. y Cruz-Elizalde, R. 2016. Female Reproductive Characteristics Among Populations of the Oviparous Lizard *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Central Mexico. *Herpetologica*. 72 (3). 196-201.
- Ramírez-Pinilla, M. P., Calderón-Espinosa, M. L., Flores-Villela, O., Muñoz-Alonso, A. y Méndez-De la Cruz, F. R. 2009. Reproductive Activity of Three Sympatric Viviparous Lizards at Omiltemi, Guerrero, Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Herpetology*. 43(3). 409-420.
- Rextad, E. y Burnham, K. P. 1991. User guide for interactive program CAPTURE. Colorado Cooperative Fish & Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, Colorado. <http://www.mbr-pwrc-usgs.gov/software/capture.shtml>.
- Rutherford, L. P. 2004. Proximate mechanism that contribute to female-biased sexual size dimorphism in a anguid lizard. *Canadian Journal of Zoology*. 82(5). 817-822.
- Ryan, J. M., Latella, M. I., Giermakowski, T. J., Snell, H., Poe, S., Pangle, E. R., Gehres, N., Pockman, T. W. y McDowell, G. N. 2015. Too dry for lizards: short-term rainfall influence on lizard microhabitat use in experimental rainfall manipulation within a piñon-juniper. *Functional Ecology*. 1-10.
- Sánchez, H. S., Zamorano, P., Peters, E., Moya, H. 2011. Temas sobre conservación de vertebrados silvestres en México. Instituto Nacional de Ecología. 389pp.

- Scheffers, R. B., Brunner, M. R., Ramirez, D. S., Shoo, P. L., Diesmos, A. y Williams, E. S. 2013. Thermal Buffering of Microhabitats is a Critical Factor Mediating Warming Vulnerability of Frogs in the Philippine Biodiversity Hotspot. *Biotropica*. 45 (5). 628-635.
- Scheffers, R. B., Edwards, P. D., Diesmos, D., Williams, E. S. and Evans, A. T. 2014a. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*. 20. 495-503.
- Scheffers, R. B., Evans, A. T., Williams, E. S. y Edwards, P. D. 2014b. Microhabitats in the tropics buffer temperature in a globally coherent manner. *Biology Letters*. 10 (12). 20140819.
- Schmidt, B. W. 1991. *Abronia graminea* (Sauria:Anguidae) en la Sierra Mazateca, Oaxaca, México. *Bol. Soc, Herpetol. Mex.* Vol. 3 (1). 111-121.
- Schnabel, Z. E. 1938. The estimation of total fish population of a lake. *American Mathematical Monthly*. 348-352
- Sears, M. W. y Angilletta Jr. M. J. 2015. Costs and Benefits of Thermoregulation Revisited: Both the Heterogeneity and Spatial Structure of Temperature Drive Energetic Costs. *The American Naturalist*. 185 (4). 94-102.
- SEMARNAT. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación (Segunda Sección)* 1-77.
- Shine, R. y Kearney, M. 2001. Field studies of reptile thermoregulation: how well physical models predict operative temperatures?. *Functional Ecology*. (15). 282-288.
- Siliceo-Cantero, H. H. y García, A. 2015. Actividad y uso del hábitat de una población insular y una continental de lagartijas *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) en un ambiente estacional. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86. 406-411.

- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, B. D., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinoza, M., Meza-Lózano, R., Gadsden, H., Ávila, J. L., Morando, M., De la Riva, J. I., Sepúlveda, V. P., Rocha, D. C. F., Ibargüengoytía, N., Puntriano, A. C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, A. T., Chapple, G. D., Baver, M. A., Branch, R. W., Clobert, J. y Sites Jr. W. J. Erosion of lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. 2010. *Science*. 328. 894-899.
- Smith, H. M. 1941. Snakes, frogs and bromeliads. *Chicago Nat.* (4). 35-43.
- Smith, H. M. y Álvarez del Toro, M. 1963. Notulae Herpetologicae Chiapasiae IV. *Herpetologica*. 19 (2). 100-105.
- Smith, R. G. y Ballinger, E. R. 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use by lizards: A review. *Contemporary Herpetology*. (3). 1-37.
- Smith, T. M., Smith, R. L. 2007. *Ecología sexta edición*. Addison-Wesley. Madrid. 655pp.
- Solano-Zavaleta, I., Mendoza-Hernández, A. y García-Vázquez, U. 2007. Reporte del tamaño de la camada en *Abronia taeniata* (Wiegmann, 1828). *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* Vol. 15 (1). 18-19
- Stamps, A. J., Losos, B. J. y Andrews, M. R. 1997. A Comparative Study of Population Density and Sexual Size Dimorphism in Lizards. *The American Naturalist*. 149 (1). 64-90.
- Sutton, B. W., Wang, Y., Schweitzer, J. C. and Steen, A. D. 2014. Lizard Microhabitat and Microclimate Relationships in Southeastern Pine-Hardwood Forest Managed With Prescribed Burning and Thinning. *Forest Science*. 60 (1). 180-190.
- Thien, A. J. 1954. Gerrhonotine Lizards Recently Added to the American Museum Collection with Further Revisions of the Genus *Abronia*. *American Museum Novitates*. 1687. 1-26.
- Tucker, B. D., McBrayer, D. L. y Harrison, S. 2014. Population Structure of Florida Scrub Lizards (*Sceloporus woodi*) in an Anthropogenically Fragmented Forest. *Herpetologica*. 70 (3). 266-278.

- Tuff, T. K., Tuff, T. y Davies, F. K. 2016. A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecology Letters*. 19. 361-374.
- Uetz, P., Freed, P., Hošek. 2015. The Reptile Database, accessed: 16 may 2016. www.reptile-database.org
- Ugueto, G. N. y Harvey, M. B. 2011. Revision of *Ameiva ameiva* Linnaeus (Squamata: Teiidae) in Venezuela. Recognition of Four Species and Status of Introduced Populations in Southern Florida, USA. *Herpetological Monographs*. 25 (1). 113-170.
- Valenzuela-Ceballos, S., Castañeda, G., Rioja-Paradela, T., Carrillo-Reyes, A. y Bastiaans, E. 2015. Variation in the thermal ecology of an endemic iguana from Mexico reduces its vulnerability to global warming. *Journal of thermal Biology*. 48. 56-64.
- Van Damme, R., Bauwens, D. y Verheyen, F. R. 1987. Selected Body Temperatures in the Lizard *Lacerta vivipara*: Variation Within and Between Populations. *Journal of Thermal Biology*. 11 (4). 219-222.
- Vervust, B. y Van Damme, R. 2009. Marking Lizards by Heat Branding. *Herpetological Review*. 40 (2). 173-174.
- Villamar, D. E. T. 1998. Contribución al conocimiento de las preferencias térmicas en Anguidos (Reptilia: Sauria). Tesis de licenciatura UNAM. Iztacala. 60 pp.
- Vitt, L. J. 2016. Reptile diversity and life history. *Reptile Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. 1-15.
- Vitt, L. J. y Sartorius, S. S. 1999. HOBOS, Tidbits and lizards models: the utility of electronic devices in field studies of ectotherm thermoregulation. *Functional Ecology*. (13). 670-674.
- Weatherhead, P. J., Sperry, J. H., Cartagno, G. L. y Blouin-Demers, G. 2012. Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effects of climate warming on snakes. *Journal of Thermal Biology*. 37. 273-281.

- White, G. C., Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*. 46 (suppl.). 120-139.
- Woodbury, A. M. 1956. Uses of Marking Animals in Ecological Studies: Marking Amphibians and Reptiles. *Ecology*. 37 (4). 670-674.
- Woods, H. A., Dillon, M. E. y Pincebourde, S. 2015. The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *Journal of Thermal Biology*. (54). 86-97.
- Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Oliver-López, L., Calderón, M., González-Espinoza, J. E., Correa-Sánchez, F. y Montoya, A. R. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona Centro-Oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 22 (2). 137-150.
- Zaldívar, R. A., Schmidt, W. y Heimes, P. 2002. *Abronia graminea*. Revisión de las categorías en el proyecto de la norma oficial mexicana (PROY-NOM-059-2000) para las especies de lagartijas de la familia Anguidae (Reptilia). Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. Bases de datos de SNIB-CONABIO. Proyecto W026. México, D.F.
- Zamora-Abrego, J. G., Chang, Y. M., Zúñiga-Vega, J. J., Nieto-Montes de Oca, A. y Jhonson, J. B. 2010. Demography of a Knob-Scaled Lizard in Northeastern Querétaro, México. *Herpetologica*. 66 (1). 39-51.
- Zug, G. R., Vitt, L., Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Second Edition. Academic Press. 630 pp.
- Zúñiga-Vega, J. J., Méndez de la Cruz, F. R. y Cuellar, O. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Canadian Journal of Zoology*. 86(12). 1397-1409.

Zúñiga-Vega, J. J., Valverde, T., Rojas-González, I. y Lemos-Espinal, J. A. 2007. Analysis of the Population Dynamics of an Endangered Lizard (*Xenosaurus grandis*) through the Use Projection Matrices. *Copeia*. 2. 324-335.