



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

Ecología térmica en una población de Lagarto
cornudo (*Phrynosoma orbiculare*) que habita
en el municipio de Tepeyahualco, Puebla.

TESIS

Que para obtener el título de:

BIÓLOGO

Presenta:

JAEL RODRIGO HERNÁNDEZ GUTIÉRREZ

Director de tesis:

DR. MANUEL FERIA ORTIZ



Ciudad de México

Noviembre de 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM y a la FES ZARAGOZA.

Al Dr. Manuel Feria Ortiz, por todo su apoyo, paciencia, conocimientos, confianza y tiempo brindado para la realización de este trabajo, y en especial por su amistad. Gracias Doc.

A mis padres, Karina Gutiérrez y Santiago Hernández, porque conocer de primera mano mi mal humor y aun así tener la paciencia para seguir apoyándome es algo que solo ustedes podrían hacer. Y a mi hermano Jair, por acompañarme y apoyarme toda la vida, gracias. Nada de esto habría sido posible sin ustedes.

A los “Jotos Fresas” por acompañarme a lo largo de toda la carrera, por compartir tantas prácticas de campo, tareas que no entregábamos, clases que gracias a ustedes se hicieron menos pesadas, y por enseñarme que si de todos modos vamos a valer madre, es mejor reírse de eso juntos. Todo el tiempo les digo que los odio, pero la neta no es cierto, todos son increíbles, los amo amigos.

A los “Madafakers” por una amistad sincera que nació de la noche a la mañana, gracias amigos, aprender junto a ustedes lo hizo todo más fácil, es un honor haber compartido tanto con tan buenos biólogos.

A la “Herpetobanda” por brindarme su amistad desde que entré al laboratorio, por tantas prácticas de campo inolvidables, por todo el conocimiento transmitido y más importante aún, por apoyarme, por creer en mí y pensar que tengo el potencial de seguir sus pasos. Porque llegué sin un plan a futuro y fueron ustedes los que me mostraron que aún hay mucho por aprender. Voy a hacer valer esa confianza.

En especial a mejor amigo, Isaac “Saquanchy” Díaz, por todo el conocimiento que me compartes en el ámbito académico y personal, por estar siempre presente cuando te necesito, por toda la ayuda, las risas, aventuras, buenas vibras, cariño y absolutamente todo lo que hemos vivido juntos. Una amistad muy joven aun, pero sin duda la mejor del mundo. Gracias hermano.

A todos mis amigos fuera de la FES: Andy †, Luiz, Abraham, Toña, Diega, Marce, Nalga, Eber, Adderly, Fernando, Samuel y a todos los que ya no hay espacio para mencionar pero que me han apoyado en este proceso que parecía no tener fin. Gracias.

Toda mi formación personal y profesional se las debo a ustedes, de corazón...

GRACIAS.

Nobleza, dignidad, constancia y cierto risueño coraje.
Todo lo que construye la grandeza sigue siendo
esencialmente lo mismo a través de los siglos.

- Hannah Arendt -

DEDICATORIA

A todas las personas ya mencionadas, pero más importante aún, a ti que estás leyendo esto, tú que evitas que mi trabajo se quede arrumbado en un librero acumulando polvo para siempre.

Ya sea que estés leyendo esto porque te mencioné en los agradecimientos y estás siendo amable conmigo; o tal vez eres un extraño que agarró mi tesis por mera curiosidad, o porque tenemos proyectos similares, o porque andas buscando literatura para citar o algún dato en particular, o tal vez quieres citarme a mí, si es ese el caso, gracias (a buen árbol te arrimas). Este trabajo está dedicado a ti.

Sea cual sea el motivo por el que te encuentras aquí, espero que mi trabajo te sea útil, que encuentres lo que estás buscando y de ser posible que aprendas algo. Si eso ocurre, mi esfuerzo habrá valido la pena por completo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	4
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	7
HIPÓTESIS.....	7
OBJETIVOS.....	8
MATERIAL Y MÉTODO.....	9
Descripción de la zona de estudio.....	9
Trabajo de campo.....	11
Trabajo de laboratorio.....	13
Análisis estadístico.....	14
RESULTADOS.....	16
DISCUSIÓN.....	26
CONCLUSIONES.....	28
BIBLIOGRAFÍA.....	29

RESUMEN

Al no contar con mecanismos internos que les permitan generar calor y regular su temperatura corporal, los reptiles son susceptibles a las fluctuaciones térmicas del ambiente. Termorregulación, se refiere a los procesos y estrategias realizados por un organismo con el fin de mantener su temperatura corporal dentro de un intervalo que le permita desempeñarse óptimamente en su ambiente. Si bien, los hábitos termorreguladores varían en función del costo biológico que implican, la calidad térmica del hábitat juega un papel igualmente importante. Con el propósito de evaluar la eficiencia (E) con la que *Phrynosoma orbiculare* regula su temperatura corporal en las temporadas seca y de lluvias, así como las horas del día en las que este es capaz de alcanzar su intervalo óptimo (EX), es necesario realizar el cálculo de los índices de calidad térmica ambiental (d_e) y de exactitud termorreguladora (db); a su vez, el cálculo de estos índices se realiza a partir de la obtención del intervalo de temperaturas seleccionadas en condiciones controladas de laboratorio (T_{sel}); la temperatura corporal de actividad en campo (T_C); y la temperatura operativa teórica (T_O). Se colectaron manualmente 87 ejemplares, 44 durante la temporada seca y 43 en la temporada de lluvias. No se observaron diferencias significativas en la (T_C) y (T_{sel}) entre temporadas, así mismo al separarlos en grupos de machos adultos, hembras adultas, machos juveniles, hembras juveniles, y neonatos. Sin embargo la temperatura del microhábitat se encuentra estrechamente relacionada con la (T_C) en ambas temporadas así como con los diferentes grupos. Con base en su periodo de actividad, el aprovechamiento de la oferta térmica del ambiente se aproxima al 75% en ambas temporadas. *Phrynosoma orbiculare* es una especie principalmente heliotherma, termorreguladora activa durante todo el año y que mantiene los mismos requerimientos térmicos independientes al sexo durante toda su vida.

INTRODUCCIÓN

Los factores físicos ambientales juegan un papel determinante en el desarrollo de los seres vivos, en especial el ambiente térmico ejerce una fuerte presión selectiva sobre los organismos (Seebacher, 2005), ya que para realizar sus funciones fisiológicas eficientemente, como la búsqueda de alimento, metabolismo, cortejo, reproducción, y evitar la depredación, es fundamental que alcancen y mantengan su temperatura corporal dentro del intervalo óptimo, propio de la especie.

Los reptiles son organismos ectotermos y, al no contar con mecanismos internos que les permitan regular su temperatura corporal, son susceptibles a las fluctuaciones térmicas del ambiente (Crawford *et al.*, 1999). Por lo que la dependencia a fuentes externas de calor los ha llevado a desarrollar estrategias conductuales y fisiológicas para evitar alcanzar sus temperaturas mínimas y máximas críticas (Porter & Gates, 1969) esto es, temperaturas que les eviten realizar actividades básicas o los lleven a la muerte.

Termorregulación, se refiere a los procesos y estrategias realizados por un organismo con el fin de mantener su temperatura corporal dentro de un intervalo que le permita desempeñarse óptimamente en su ambiente (Huey & Pianka, 1977). Los principales mecanismos por los que un reptil puede obtener y liberar calor eficientemente son por radiación, conducción y convección, los beneficios de mantener temperaturas corporales óptimas implican costos importantes; como son la energía invertida en conductas termorreguladoras, la exposición a depredadores y la interferencia con otras actividades fundamentales como la alimentación y reproducción (Huey & Slatkin, 1976).

La eficiencia con la que los organismos ectotermos regulan su temperatura corporal, varía entre especies. A los ectotermos que no invierten energía en estrategias termorreguladoras se les denomina termoconformistas o poiquilotermos. Estos suelen mantener temperaturas similares a las del microambiente que ocupan, mientras que a los organismos que mantienen su temperatura corporal estable dentro del intervalo óptimo, aún con las fluctuaciones térmicas del ambiente se les denomina termorreguladores activos, es decir son ectotermos y homeotermos (Hertz *et al.*, 1993). El cuidado con el que un reptil regula su temperatura corporal varía ampliamente dentro de estos dos extremos.

Si bien, los hábitos termorreguladores varían en función del costo biológico que implican, la calidad térmica del hábitat juega un papel igualmente importante (Withers & Campbell, 1985). En ambientes térmicamente homogéneos se ven reducidas las oportunidades de regular la temperatura eficientemente, un ejemplo de esto son las lagartijas de hábitos secretivos que viven en climas templados (Ruiz, 2015). Mientras que una mayor variabilidad en la oferta térmica, aumenta las posibilidades de intercambio de calor con el ambiente para alcanzar la temperatura óptima (López, 2005).

Dada la variación en las actividades termorregulatorias de los reptiles, y la importancia de este proceso para los mismos, Hertz *et al.* (1993), desarrollaron un método para evaluar por medio del cálculo de tres índices, la eficiencia con la que estos regulan su temperatura corporal. Estos índices son:

- Índice de calidad térmica del ambiente. Mide la calidad térmica del hábitat desde la perspectiva del individuo (d_e).
- índice de exactitud. Mide la exactitud de este para mantener su temperatura corporal dentro de su intervalo de temperaturas corporales óptimo (d_b).
- índice de eficiencia termorreguladora. Mide la tendencia del individuo hacia la termorregulación activa o el termoconformismo dentro de su hábitat. (E).

El cálculo de estos índices se realiza a partir de la obtención de tres variables: el intervalo de temperaturas seleccionadas bajo condiciones controladas de laboratorio (T_{sel}); la temperatura corporal de actividad en campo (T_C), y temperatura operativa teórica (T_O).

En ambientes templados, el periodo de actividad de los reptiles es mayor en verano y solo de medio día en invierno (Christian *et al.* 1995). Así mismo, se ha observado que en lagartijas de talla pequeña, la temperatura corporal de actividad en campo se encuentra estrechamente relacionada con la temperatura del sustrato (T_S) y la temperatura del aire (T_A) (Woolrich-Piña *et al.*, 2006). Por lo que, las horas del día en que un termorregulador activo es capaz de alcanzar su temperatura óptima y la época del año, son factores que deben ser tomados en cuenta para describir correctamente la ecología térmica de una especie, este ajuste es propuesto por Christian *et al.* (1995) con el cálculo del índice de explotación térmica (E_X).

ANTECEDENTES

El campo de la ecología térmica ha sido ampliamente estudiado por herpetólogos. Por ejemplo, se ha estudiado la sensibilidad de algunas especies al exponerlas a diferentes temperaturas, y se han establecido los límites máximos y mínimos críticos de varias especies (Cowles, 1940). Se han establecido los requerimientos térmicos de reptiles desérticos, así como la afinidad de estos a un intervalo de temperatura estable y las estrategias que desarrollan para alcanzarlo (Cowles & Bogert, 1944). Sin embargo para enfatizar la importancia de mantener temperaturas estables y óptimas, se propuso un protocolo estandarizado para su estudio (Hertz *et al.* 1993).

Los trabajos sobre ecofisiología térmica de reptiles en México, específicamente referentes a la familia Phrynosomatidae se han visto sesgados hacia el género *Sceloporus*, por ser el más diverso y de mayor distribución, sin embargo, solo el 34.1% de las especies de esta familia han sido estudiadas bajo perspectivas ecológicas, fisiológicas, conductuales, evolutivas y de calentamiento global (Lara-Reséndiz, 2017).

Lara-Reséndiz (2015), realizó un estudio comparativo entre los intervalos de temperatura operativa de 20 especies del género *Phrynosoma*, donde se reporta que las especies que habitan a mayor altitud tienen un intervalo de temperatura óptima más bajo. En este mismo se comparan los intervalos de temperatura óptima entre lagartijas ovíparas y vivíparas, reportando que las especies vivíparas tienden a mantener su temperatura óptima en un intervalo más bajo. En ambos casos, *Phrynosoma orbiculare* resulta ser la especie con menor temperatura corporal.

Uno de los primeros trabajos que relacionan la temperatura corporal con las funciones fisiológicas dentro del género *Phrynosoma*, fue el realizado por Ballinger y Schrank (1970), con *Phrynosoma cornutum*, sin embargo, este no describe los hábitos de la especie en función de la temperatura del ambiente. Posteriormente en 1984, los mismos autores realizaron un estudio de campo sobre la ecología térmica de *Phrynosoma douglassi*. Recientemente Woolrich-Piña *et al.* (2012), compararon las temperaturas corporales operativas de *P. braconnieri*, *P. orbiculare* y *P. taurus*, encontrando diferencias significativas en la preferencia térmica entre especies.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

Phrynosoma orbiculare (Linnaeus, 1789). Es una lagartija de tamaño mediano, los adultos presentan una longitud hocico cloaca (LHC) promedio de 59.2 a 89.8 mm. La longitud de la cola promedio es de 42.5 mm dentro de un intervalo de 35 a 49 mm. Presenta un color dorsal grisáceo o pardo claro. En la región cervical posee un par de manchas negras separadas por manchas claras difusas (Fig. 1). La región ventral tiene escamas lisas color amarillo claro, con puntos oscuros o manchas negras. Los machos cuentan con 13 poros femorales en cada extremidad posterior y un par de escamas post anales agrandadas; poseen escamas granulares en la superficie dorsal del cuerpo, cola, región femoral y tibial. Las escamas dorsales son grandes, aquilladas y en forma de espina, las escamas laterales son continuas y en forma de espinas lisas. El cráneo tiene dos cuernos occipitales cortos, tres cuernos temporales en cada lado, de los cuales el externo es más pequeño (Castro-Franco, 2002).



Figura 1. *Phrynosoma orbiculare* adulto (Fotografía de Isaac Díaz).

Su distribución está restringida a México, ocupa parte del Altiplano Mexicano, el interior de la Sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Transmexicana y llega hasta la Sierra Madre del Sur; en los estados de Chihuahua, Coahuila, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Colima, Tlaxcala, Hidalgo, Michoacán, Puebla, Morelos, Estado de México, CDMX, Veracruz y Oaxaca (Fig. 2); (Smith & Taylor 1950).



Figura 2. Distribución de *Phrynosoma orbiculare* (Mendoza-Quijano *et al.*, 2007).

Habita en zonas semidesérticas (Davis, 1953), y zonas de clima templado, en altitudes que van desde los 1,371, hasta los 3,352 msnm (Montanucci, 1981). Se ha registrado su presencia en matorral seco, matorral xerófilo, bosque de pino-encino, bosque de encino, bosque de enebro, en tierras agrícolas y campos de agave. Es una especie vivípara de hábitos diurnos que se alimenta principalmente de hormigas (Mendoza-Quijano, 2007).

JUSTIFICACIÓN

El género *Phrynosoma* incluye a los comúnmente llamados lagartos espinosos, su distribución, aunque amplia, está restringida al norte de América, son organismos fáciles de manejar y de características muy llamativas, por lo que son un popular objeto de estudio.

Debido a su distribución endémica a México, la sobre explotación de recursos forestales y cambio de uso de suelo han disminuido sus poblaciones, por lo que *Phrynosoma orbiculare* se considera una especie amenazada, según la NOM-059-ECOL-2001.

Se ha demostrado que los organismos más susceptibles al cambio climático son aquellos que habitan en gradientes altitudinales estrechos (Urbina-Cardona, 2016).

Esto puede deberse a que la oferta térmica de un nicho es menor a medida que aumenta la altitud, por lo que las especies que habitan a una mayor altura tienen menos posibilidades de alcanzar la temperatura óptima (Sinervo, 2010).

Los datos sobre ecología térmica de reptiles son una base para el desarrollo de estudios multidisciplinarios de conservación, impacto antropogénico y calentamiento global (Urbina-Cardona, 2016).

HIPÓTESIS

Ya que *Phrynosoma orbiculare* es una especie de hábitos diurnos, se espera que sea un termorregulador activo, y que su eficiencia termorreguladora no esté, o esté débilmente relacionada con la temperatura del microhábitat.

OBJETIVO GENERAL

- Estimar la exactitud y eficiencia con la que *Phrynosoma orbiculare* regula su temperatura corporal.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Estimar las horas del día en las que *Phrynosoma orbiculare* es capaz de alcanzar su intervalo de temperatura óptima.
- Determinar si existen diferencias en la eficiencia con la que diferentes grupos regulan su temperatura (machos adultos, hembras adultas, machos juveniles, hembras juveniles, y neonatos).
- Determinar si existen diferencias en la eficiencia con la que *Phrynosoma orbiculare* regula su temperatura corporal, entre la temporada seca y húmeda del año.

MATERIAL Y MÉTODO

Descripción de la zona de estudio.

El trabajo de campo se realizó en la localidad de San Juan de los Llanos. En una área de aproximadamente 1.5 km² ubicada dentro del municipio de Tepeyahualco, al noreste del estado de Puebla (Fig. 3). Con una altitud entre 2300 y 2400 msnm. El clima de área es seco, con una precipitación anual de 577.1 mm y una temperatura anual de 17.6 °C, con régimen de lluvias de verano (Fig. 4).

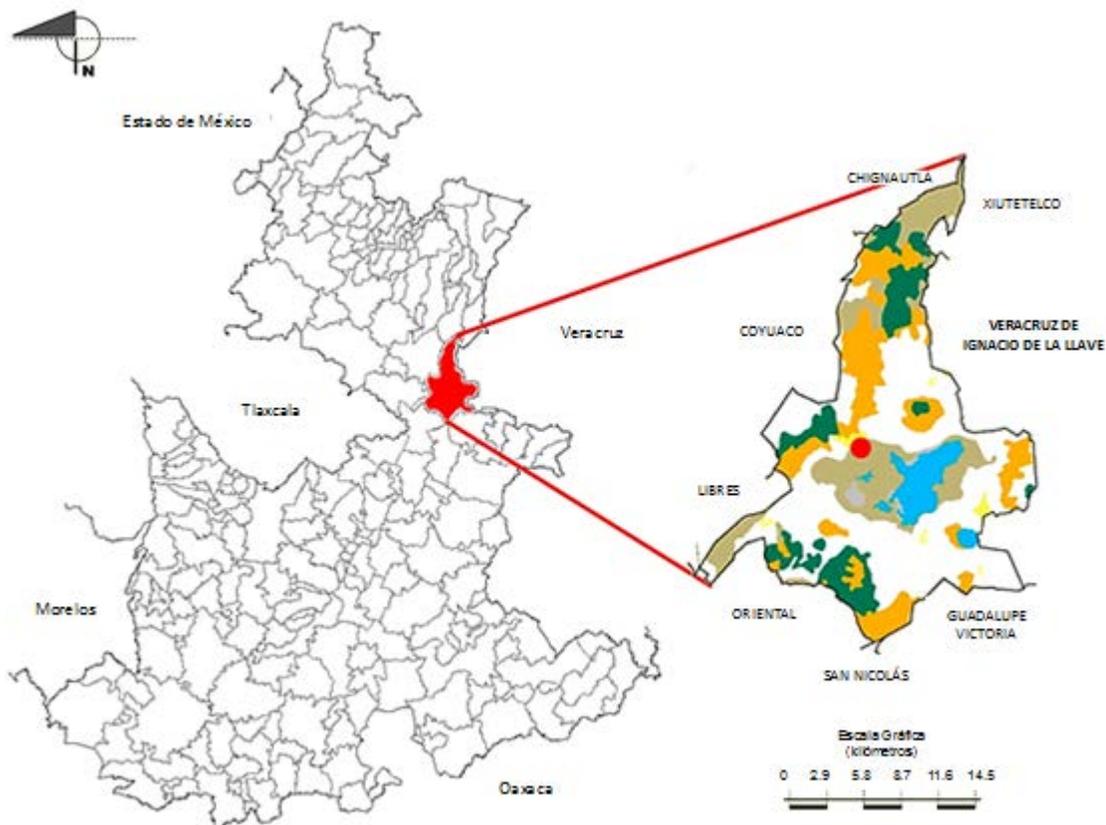


Figura 3. Ubicación geográfica del municipio de Tepeyahualco, Puebla, (N 19° 31' 6.9'', O 97° 27' 30''). Zona de agricultura, blanco; pastizal, marrón; bosque, verde; matorral, anaranjado; cuerpo de agua, azul; zona urbana, amarillo (El punto rojo indica el área de estudio).

En el área, *Phrynosoma orbiculare* convive con otras especies de reptiles tales como *Sceloporus spinosus*, *Sceloporus megalepidurus*, *Barisia imbricata* y *Crotalus scutulatus*

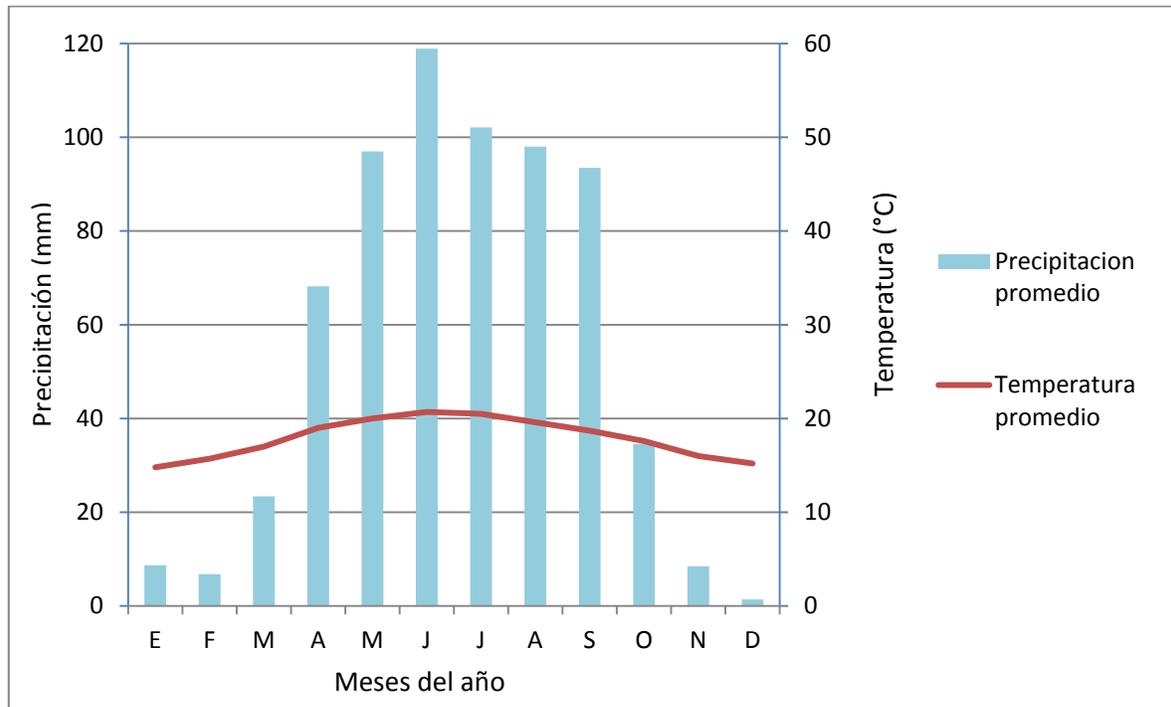


Figura 4. Climograma de Tepeyahualco, (Datos tomados de García, E. 1978).

Pertenece a la provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana. El municipio ocurre en la transición de los climas secos de San Juan de los Llanos a los templados de la Sierra Norte. Se identifican dos climas: semiseco templado con lluvias en verano (BS1hw) al sur del municipio, y templado subhúmedo con lluvias en verano (BS1kw) en el extremo norte. La comunidad vegetal dominante en San Juan de los Llanos es una gran extensión de pastizal halófilo introducido, que se mezcla con matorral xerófilo, principalmente por plantas del género *Cylindropuntia* (Fig. 5).



Figura 5. Zona de estudio, localizada a un costado de la autopista 5 de mayo en Tepeyahualco, Puebla. El círculo muestra parte del área de estudio, la cual se encuentra detrás de la gasolinera. La comunidad vegetal dominante corresponde a pastizal halófilo y matorral xerófilo.

Trabajo de campo.

Se realizaron nueve salidas a la zona de estudio, desde septiembre de 2016 hasta noviembre de 2017, cubriendo la temporada húmeda (abril, mayo, agosto y septiembre) con una salida mensual y la temporada seca (marzo, octubre y noviembre) con una salida aproximadamente cada veinte días. Todos los organismos fueron colectados a mano e inmediatamente después de su captura se tomó registro de la hora, temperatura corporal (T_c), temperatura del sustrato que ocupaba (T_s) y temperatura del aire (T_A).

Para registrar las temperaturas se utilizó un termómetro Fluke® de lectura rápida, con precisión de 0.1°C . La temperatura corporal de cada individuo se tomó introduciendo el termopar en la cloaca, aproximadamente medio centímetro, evitando así dañarlos. No se tomaron en cuenta los organismos cuya captura tomó más de un minuto o fueron manipulados por más de este tiempo.

Los organismos capturados se depositaron en bolsas de plástico para su transporte al laboratorio. Con el fin evitar alguna confusión en el registro de datos a cada ejemplar se le identificó con un número de colecta.

Posteriormente, ya en el laboratorio, a cada organismo se le tomaron datos de: longitud hocico-cloaca (LHC), usando un vernier digital Truper® con precisión 0.01m; edad (adulto, juvenil y neonato); peso, usando una balanza digital USE-ACE® con precisión de 0.01g; y sexo (sin tomar en cuenta a los neonatos). La clasificación por edad se determinó con base a la talla a la que se alcanza la madurez sexual dada por Castro-Franco (2002), donde: adulto (♂, LHC > 59.2mm; ♀, LHC > 60.1mm), juvenil (♂, 59.1mm ≥ LHC > 30mm; ♀, 60.0mm ≥ LHC > 30mm) y neonatos (LHC < 30mm).

Se utilizaron modelos de PVC de 7 cm de diámetro por 2 cm de alto para registrar la temperatura operativa (To) de los organismos. Trabajo previo de laboratorio (ver abajo) demostró que estos modelos tuvieron propiedades térmicas similares a las lagartijas adultas. De acuerdo a Hertz *et al.* (1993), con el fin de conocer la oferta térmica ambiental, deben de colocarse modelos en todos los sitios usados por las lagartijas. Excepto unas pocas lagartijas, todas se observaron en sitios abiertos expuestos al sol. En consecuencia, solo se colocaron modelos en sitios soleados o con son filtrado. Para el registro de temperatura se introdujo el termopar del termómetro dentro de los modelos y se programó el dispositivo de modo que registrara temperaturas cada media hora. Se dejaron los termómetros durante el tiempo de actividad de las lagartijas.

Trabajo de laboratorio

Para estimar el intervalo de temperaturas preferidas, y de este modo contar con un marco de referencia para evaluar la eficiencia con la que *Phrynosoma orbiculare* regula su temperatura corporal, se seleccionaron 40 ejemplares (10 machos adultos, 10 hembras adultas, 10 machos jóvenes y 10 hembras jóvenes), siguiendo el método propuesto por Hertz *et al.* (1993). La estimación del intervalo de temperaturas óptimas se realizó con la ayuda de un gradiente térmico creado en laboratorio. Se colocaron a las lagartijas dentro del gradiente y se les permitió que mantuvieran la temperatura de sus cuerpos en valores elegidos por ellas mismas. El intervalo de temperaturas corporales seleccionadas en el gradiente térmico se interpretó como el intervalo de temperaturas óptimas, o el intervalo bajo el cual se desempeñan mejor en su ambiente. Se asume que cada organismo debe esforzarse por mantener su temperatura corporal dentro de este intervalo.

Se generó un gradiente térmico de 15°C a 40°C en un terrario de vidrio de 100 cm x 40 cm x 40 cm. Para este fin se colocó hielo en un extremo (por debajo de la base) y un foco incandescente de 300 w a 25 cm de altura en el otro extremo. El terrario se dividió en dos secciones longitudinales para registrar las temperaturas corporales de dos ejemplares a la vez sin interacción entre ellos. Se colocó un lagarto cornudo en cada carril (Fig. 6). Se dejó a los organismos dentro del gradiente una hora para que se aclimataran y posteriormente se registró su temperatura corporal cada 15 minutos durante dos horas. Para determinar el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{sel}) solo se ocupó el 50% central de los registros obtenidos.

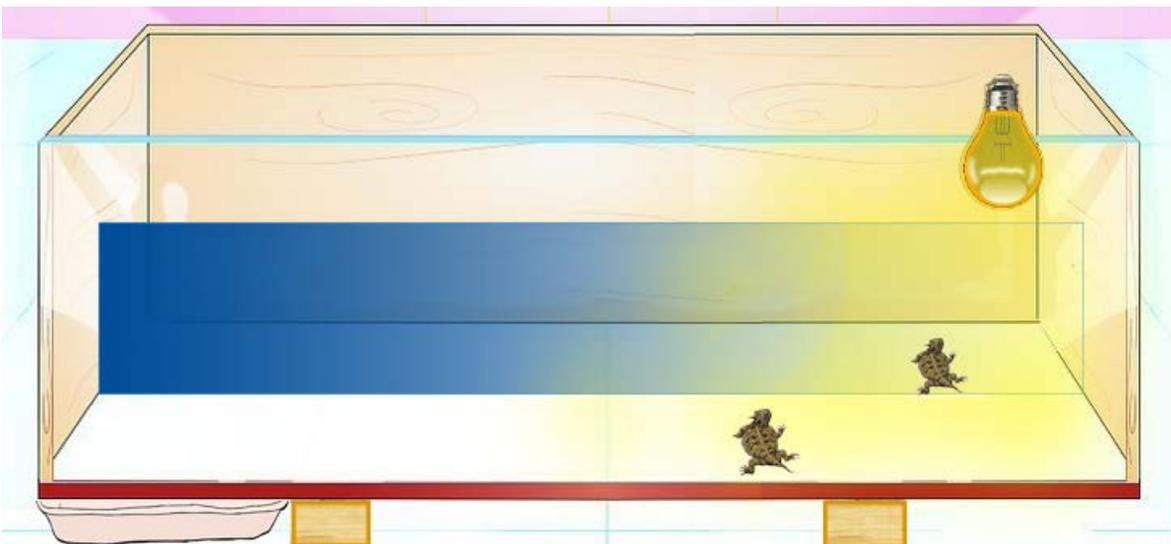


Figura 6. Gradiente térmico similar al utilizado en laboratorio.

Análisis estadístico

Se consideraron cinco grupos separados por sexo y edad (machos adultos, hembras adultas, machos juveniles, hembras juveniles, y neonatos). Para cada grupo y variable térmica se calcularon promedios más menos un error estándar e intervalos de variación en las temporadas seca y de lluvias respectivamente.

Con el fin de comprobar la normalidad y homocedasticidad de los datos se realizaron pruebas de Lilliefors, Shapiro Wilk y Levene, posteriormente se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para determinar si existían diferencias significativas entre los valores promedios de las temperaturas corporales de los cinco grupos considerados, así mismo entre los promedios correspondientes a las temporadas seca y húmeda. Todas las pruebas se procesaron en los programas Statistica 7.0 y SPSS 13.3, se consideraron significativas con una $P < 0.05$.

El comportamiento termorregulatorio de *Phrynosoma orbiculare* fue evaluado usando el método propuesto por Huey y Slatkin (1976). En consecuencia, se consideró la relación entre $T_C - T_S$ y $T_C - T_A$. Se realizaron análisis de regresión lineal por mínimos cuadrados para obtener los modelos lineales correspondientes. Si el valor de la pendiente es cercano a cero indicaría una conducta termorreguladora activa, mientras que un valor cercano a uno sería reflejo de hábitos termoconformistas.

Como se señala arriba, la eficiencia con la que *Phrynosoma orbiculare* regula su temperatura fue evaluada empleando el método propuesto por Hertz *et al.* (1993). Para esto es necesario calcular tres índices.

- Índice de exactitud (d_b): se define como la medida en que las temperaturas corporales de los organismos se encuentran fuera de su intervalo óptimo. Se obtiene a partir del valor absoluto resultado de la diferencia de $(T_C) - (T_{sel})$; tomando $d_b = 0$ cuando el valor de (T_C) se encuentra dentro del intervalo de (T_{sel}) ; si el valor de (T_C) se encuentra por debajo del intervalo dado por (T_{sel}) , el cálculo se hace con respecto al valor mínimo de este $(T_{min} - T_C)$, donde T_{min} es el valor del extremo inferior T_{sel} ; así mismo, si (T_C) está por encima de (T_{sel}) , la diferencia se realiza tomando el valor máximo del intervalo seleccionado $(T_C - T_{max})$, donde T_{max} es el valor máximo del intervalo.

El promedio de d_b representa en qué medida los organismos experimentan temperaturas fuera de su intervalo óptimo, un valor cercano a cero indicaría una alta exactitud en su proceso termorregulatorio; a medida que d_b incrementa se asumiría la incapacidad por parte del organismo, de alcanzar la temperatura óptima en su ambiente.

- Índice de calidad térmica del hábitat (d_e): Indica qué tan cerca se encuentran las temperaturas operativas del hábitat de una especie al intervalo T_{sel} de la especie en cuestión (Hertz *et al.*, 1993). Se calcula tomando el valor absoluto al restar $(T_o) - (T_{sel})$; cuando (T_o) se encuentre dentro del intervalo de (T_{sel}) , d_e tomará valor de cero; si el valor de (T_o) se encuentra por debajo de (T_{sel}) , la resta se hace con respecto al valor mínimo del intervalo; así mismo, si (T_o) toma un valor por encima de (T_{sel}) , el cálculo se realiza usando el límite superior del intervalo.

El promedio de (d_e) representa de manera cuantitativa la calidad térmica del ambiente desde la perspectiva del organismo, mientras más alto sea el valor la calidad térmica disminuye, y aumenta cuando tiende a cero.

- Índice de eficiencia (E): Tomando los valores de los índices anteriores, se calcula el valor $E = 1 - (d_b / d_e)$; donde un valor de (E) cercano a uno refleja una alta eficiencia termorreguladora por parte del organismo, mientras que un valor igual o cercano a cero, indica una baja eficiencia o posible tendencia termoconformista.

Posteriormente, con el fin de complementar la evaluación de la eficiencia termorregulatoria realizada con el método de Hertz *et al.* (1993), se realizó una modificación del índice de explotación térmica propuesto por Christian y Weavers (1996). Este índice se define como:

$Ex =$ (el porcentaje de horas durante el periodo de actividad en el que la lagartija es capaz de mantener su T_c dentro del intervalo T_{sel}).

En este trabajo se estima este índice como:

$Ex =$ (número de lagartijas cuya T_c se encontró dentro de T_{sel} / número de lagartijas capturadas durante el tiempo en que las lagartijas podían alcanzar T_c dentro de T_{sel}). Al igual que el índice de Hertz, este índice se calculará para cada estación.

RESULTADOS

Se colectaron 87 ejemplares de *Phrynosoma orbiculare*, 29 machos adultos, 23 hembras adultas, 16 machos juveniles, 12 hembras juveniles y 7 neonatos (Cuadro 1). No se detectaron diferencias significativas en la temperatura corporal de campo entre grupos ($F=1.3844$; $gl=82$; $P=0.2465$).

Cuadro 1. Resumen estadístico de las temperaturas registradas en campo para cada grupo de edad y sexo. Se proporcionan los promedios \pm ES y los intervalos de variación entre paréntesis. Tc = temperatura corporal, Ts = temperatura del sustrato, Ta = temperatura del aire.

Grupo	N	LHC (mm)	Tc (°C)	Ts (°C)	Ta (°C)
Machos Adultos	29	61.6 – 99.1	32.37 \pm 0.64 (23.2 – 37.1)	27.1 \pm 0.86 (17.8 – 33.8)	24.48 \pm 0.74 (17.1 – 31.5)
Hembras adultas	23	60.7 – 89.4	34.04 \pm 0.71 (27 – 43.6)	30.54 \pm 1.0 (24.8 – 43.6)	26.34 \pm 0.86 (19.5 – 34.6)
Machos juveniles	16	37.3 – 59.1	33.45 \pm 0.66 (28.7 – 38.8)	32.76 \pm 1.22 (23.4 – 40.8)	27.05 \pm 0.92 (20.2 – 33.4)
Hembras juveniles	12	31.0 – 58.6	32.25 \pm 1.05 (28 – 39.6)	28.22 \pm 1.58 (22.2 – 38.8)	24.99 \pm 1.23 (19.6 – 33.1)
Neonatos	7	21.1 – 29.4	31.68 \pm 0.58 (29.3 – 33.7)	26.65 \pm 1.67 (20.4 – 31.7)	25.65 \pm 1.46 (20.5 – 29.8)
Total	87	21.1 – 99.1	32.94 \pm 0.35 (23.2 – 43.6)	29.17 \pm 0.56 (17.8 – 43.6)	25.61 \pm 0.43 (17.1 – 34.6)

De los 87 organismos, 44 fueron colectados durante la temporada seca y 43 en la temporada de lluvias (Cuadro 2). No se detectaron diferencias significativas en la temperatura corporal entre estaciones ($F=0.6865$; $gl=85$; $P=0.4096$), a pesar de haber estacionalidad bien definida en la localidad, esta no parece tener un efecto directo sobre la temperatura corporal de *Phrynosoma orbiculare*.

Cuadro 2. Resumen estadístico de las temperaturas registradas durante las temporadas seca y de lluvias. Se proporcionan los promedios \pm ES y los intervalos de variación entre paréntesis.

Temporada	N	LHC (mm)	Tc (°C)	Ts (°C)	Ta (°C)
Seca	44	37.3 – 99.1	32.65 \pm 0.49 (23.2 – 37.3)	28.58 \pm 0.85 (17.8 – 40.8)	23.96 \pm 0.52 (18.3 – 30.7)
Lluvia	43	21.1 – 89.4	33.23 \pm 0.49 (23.8 – 43.6)	29.77 \pm 0.72 (20.4 – 43.6)	27.3 \pm 0.60 (17.1 – 34.6)

La temperatura corporal está significativamente relacionada con la temperatura del sustrato en las dos categorías de adultos ($r=0.466$; $p=0.011$ para machos y $r=0.493$; $p=0.017$ para hembras) (Fig. 7). Así mismo con la temperatura del aire en el caso de las hembras adultas ($r=0.549$; $p=0.007$). Sin embargo, esta relación no fue significativa con los machos adultos ($r=0.336$; $p=0.075$) (Fig. 8).

La temperatura corporal está significativamente relacionada con la temperatura del sustrato ($r=0.640$, 0.716 ; $p=0.008$, 0.009) (Fig. 9) y la temperatura del aire ($r=0.605$, 0.723 ; $p=0.013$, 0.008) (Fig. 10) para machos y hembras jóvenes respectivamente.

Debido al bajo número de neonatos colectados (solo siete ejemplares) no se contó con los datos suficientes para evaluar de manera confiable su conducta termorreguladora.

La temperatura corporal estuvo significativamente relacionada con la temperatura del sustrato ($r=0.545$; $p=0.0001$) y del aire ($r=0.422$; $p=0.004$) durante la temporada seca del año (Fig. 11). Así mismo la relación de la temperatura corporal fue positiva y significativa ($r=0.572$, 0.572 ; $p=0.00006$, 0.000004) con la temperatura del sustrato y del aire respectivamente durante la temporada de lluvias (Fig. 12).

Los análisis de regresión muestran una correlación baja pero significativa entre la temperatura corporal de machos adultos, hembras adultas, machos juveniles y hembras juveniles con la temperatura del sustrato. De igual modo la correlación fue baja y significativa con la temperatura del aire excepto para machos adultos ($P=0.07$).

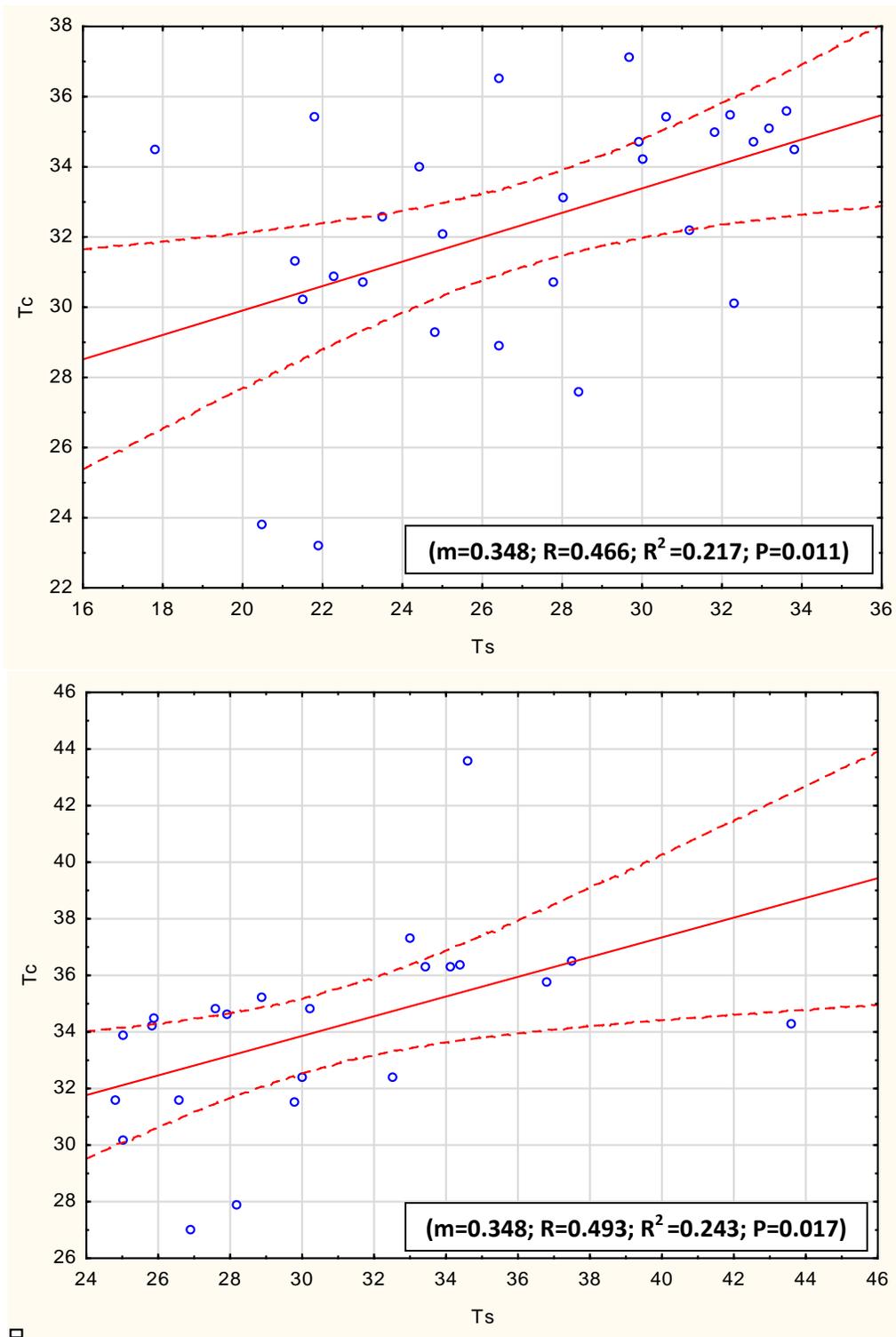


Figura 7. Diagrama de dispersión y recta de regresión para los datos de temperatura corporal (T_c) y temperatura del sustrato (T_s) de machos adultos (superior) y hembras adultas (inferior) de *Phrynosoma orbiculare*. En ambas rectas la relación es estadísticamente significativa. Las líneas punteadas muestran los intervalos de confianza de 95 % para la recta de regresión.

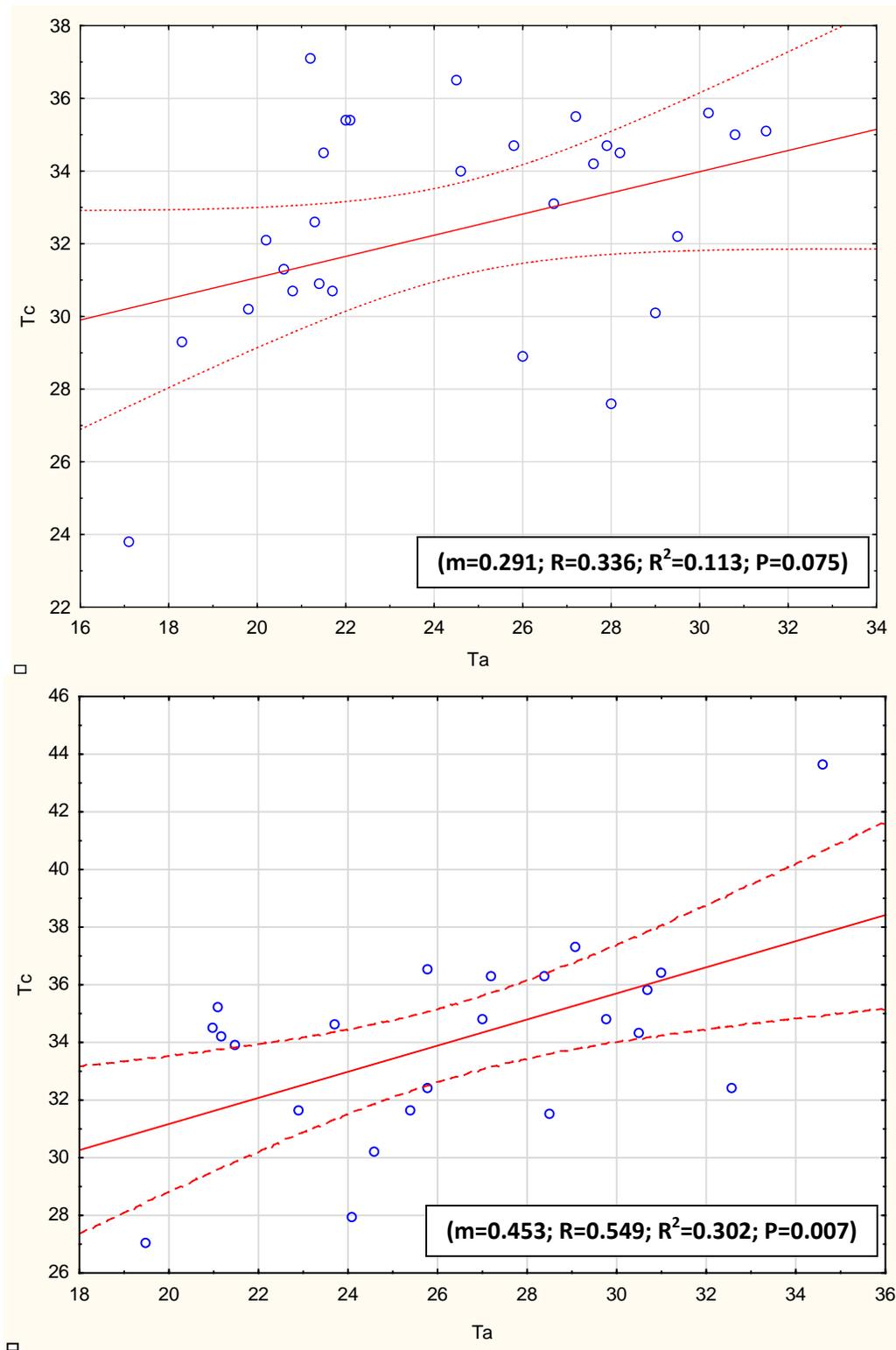


Figura 8. Diagrama de dispersión y recta de regresión para los datos de temperatura corporal (T_c) y la temperatura del aire (T_a) correspondientes a machos adultos (superior) y hembras adultas (inferior) de *Phrynosoma orbiculare*. Con pendientes de 0.291 y 0.453 respectivamente.

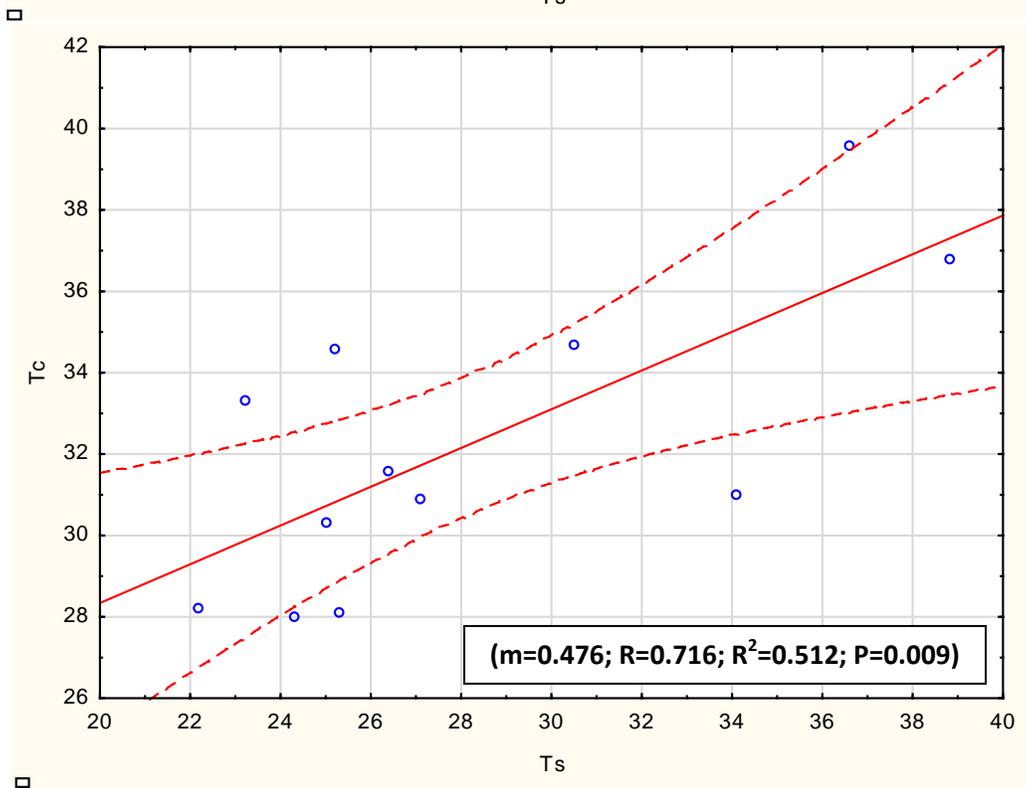
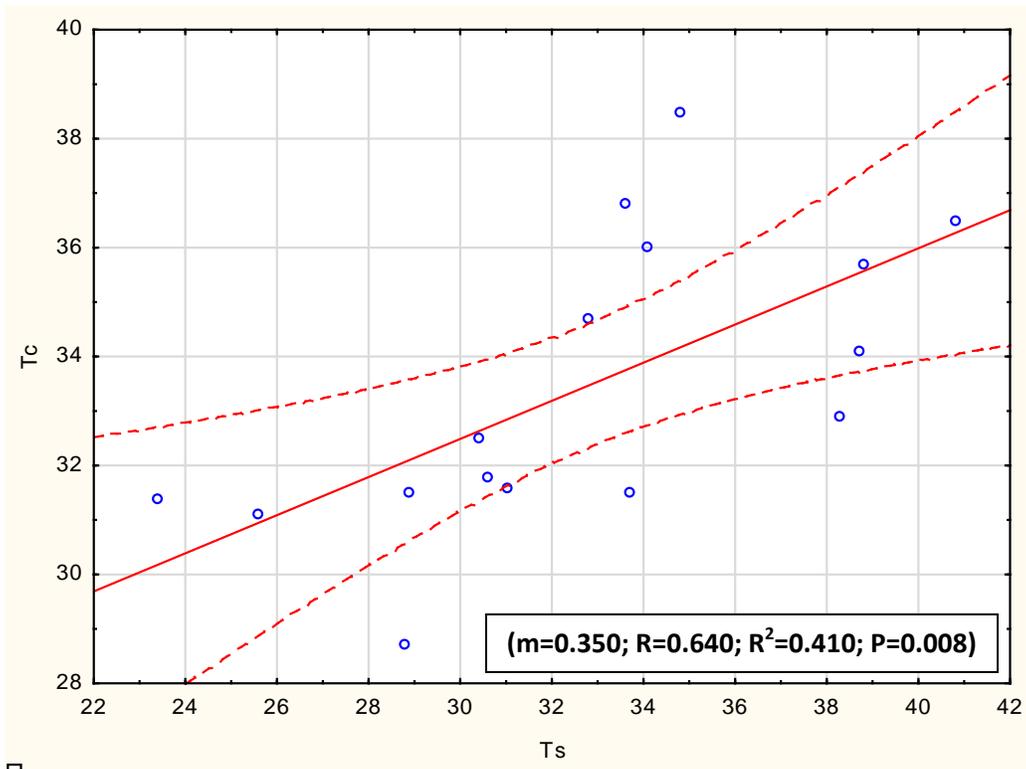


Figura 9. Diagrama de dispersión y recta de regresión para los datos de temperatura corporal (T_c) y temperatura del sustrato (T_s) correspondientes a machos jóvenes (superior) y hembras jóvenes (inferior) de *Phrynosoma orbiculare*. Ambas relaciones son estadísticamente significativas.

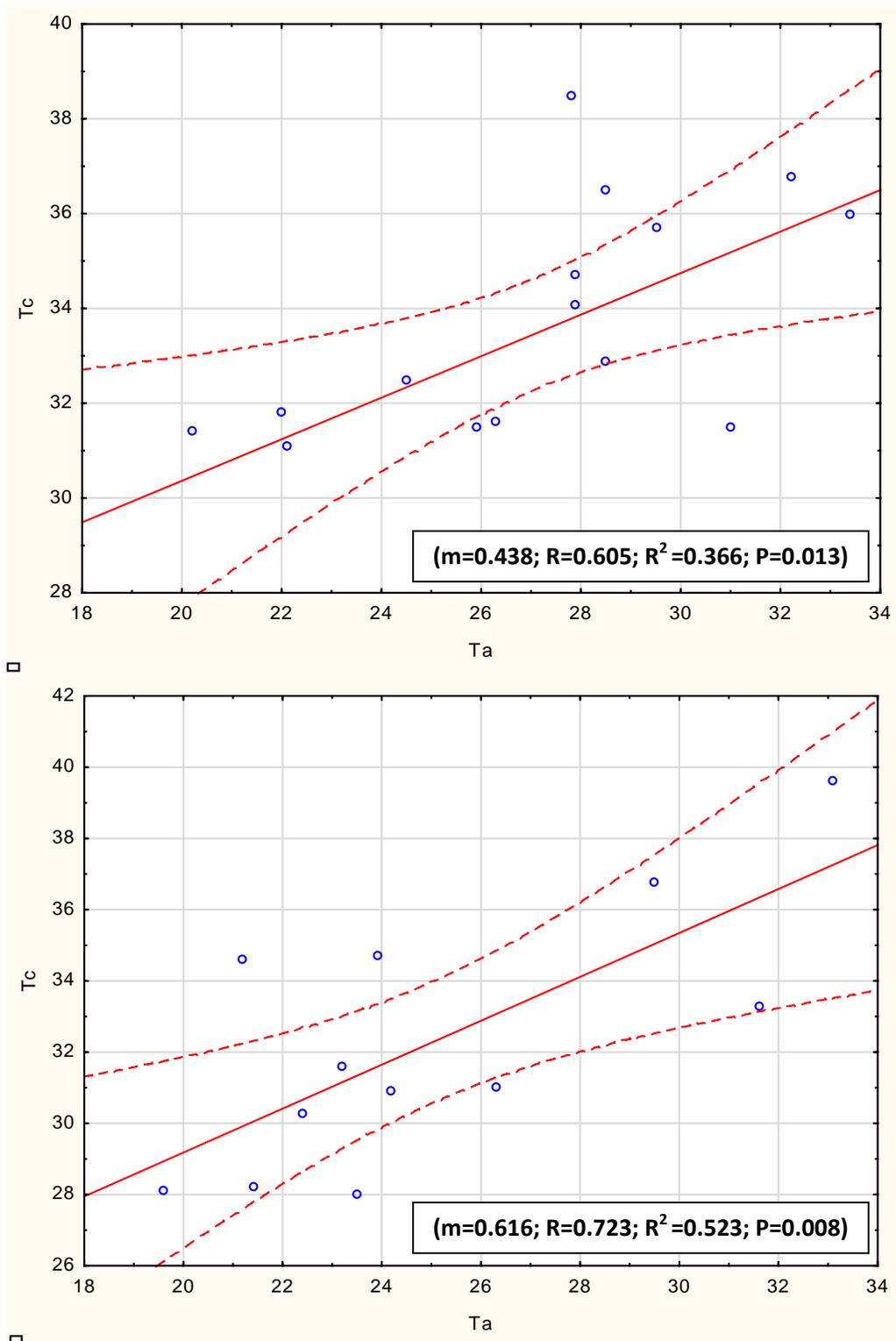


Figura 10. Diagrama de dispersión y recta de regresión para los datos de temperatura corporal (Tc) y la temperatura del aire (Ta) correspondientes a machos jóvenes (superior) y hembras jóvenes (inferior) de *Phrynosoma orbiculare*, ambas relaciones son estadísticamente significativas.

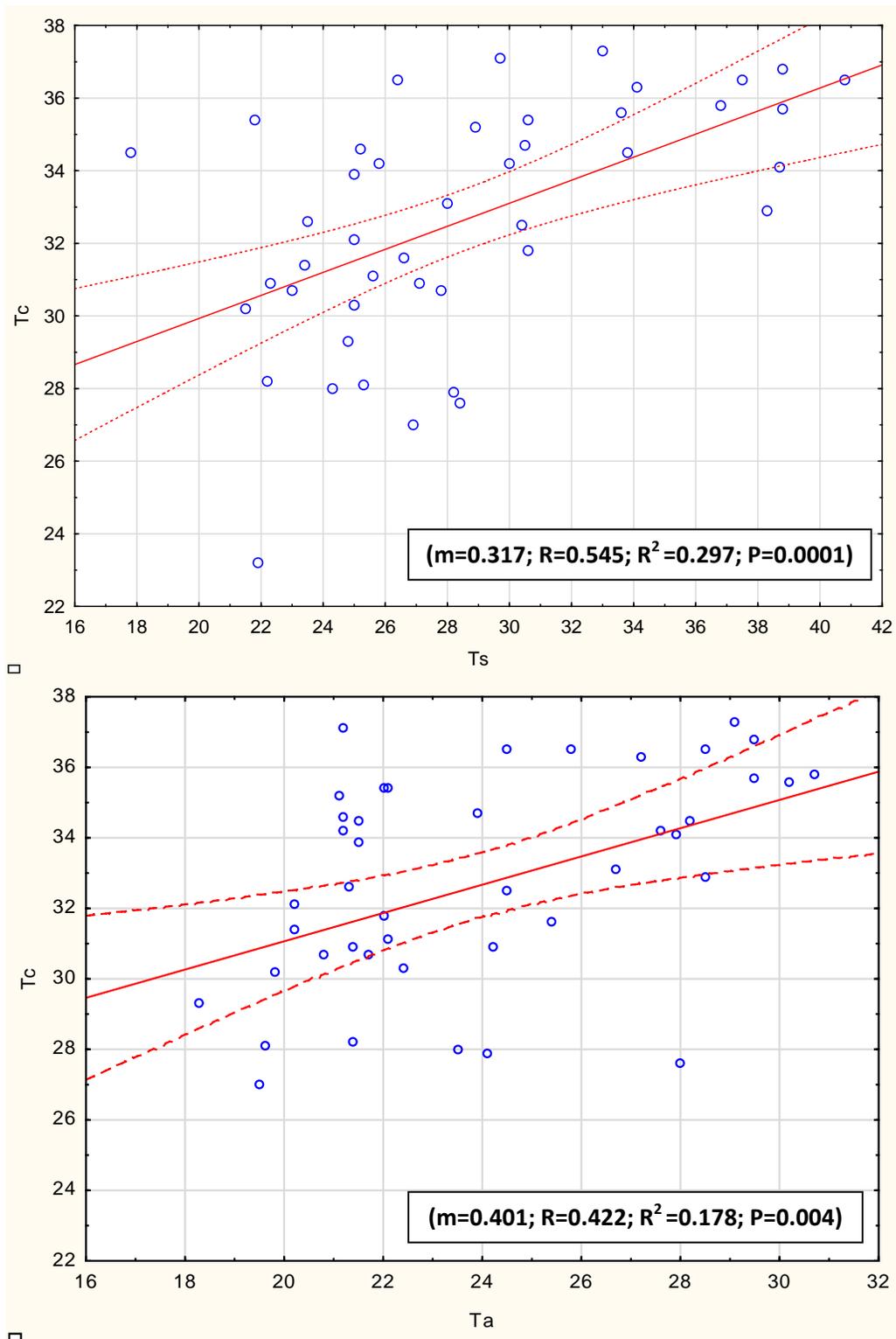


Figura 11. Diagrama de dispersión y recta de regresión para los datos de temperatura corporal y temperatura del sustrato (superior); y la temperatura del aire (inferior) durante la temporada seca para *Phrynosoma orbiculare*, ambas relaciones son estadísticamente significativas.

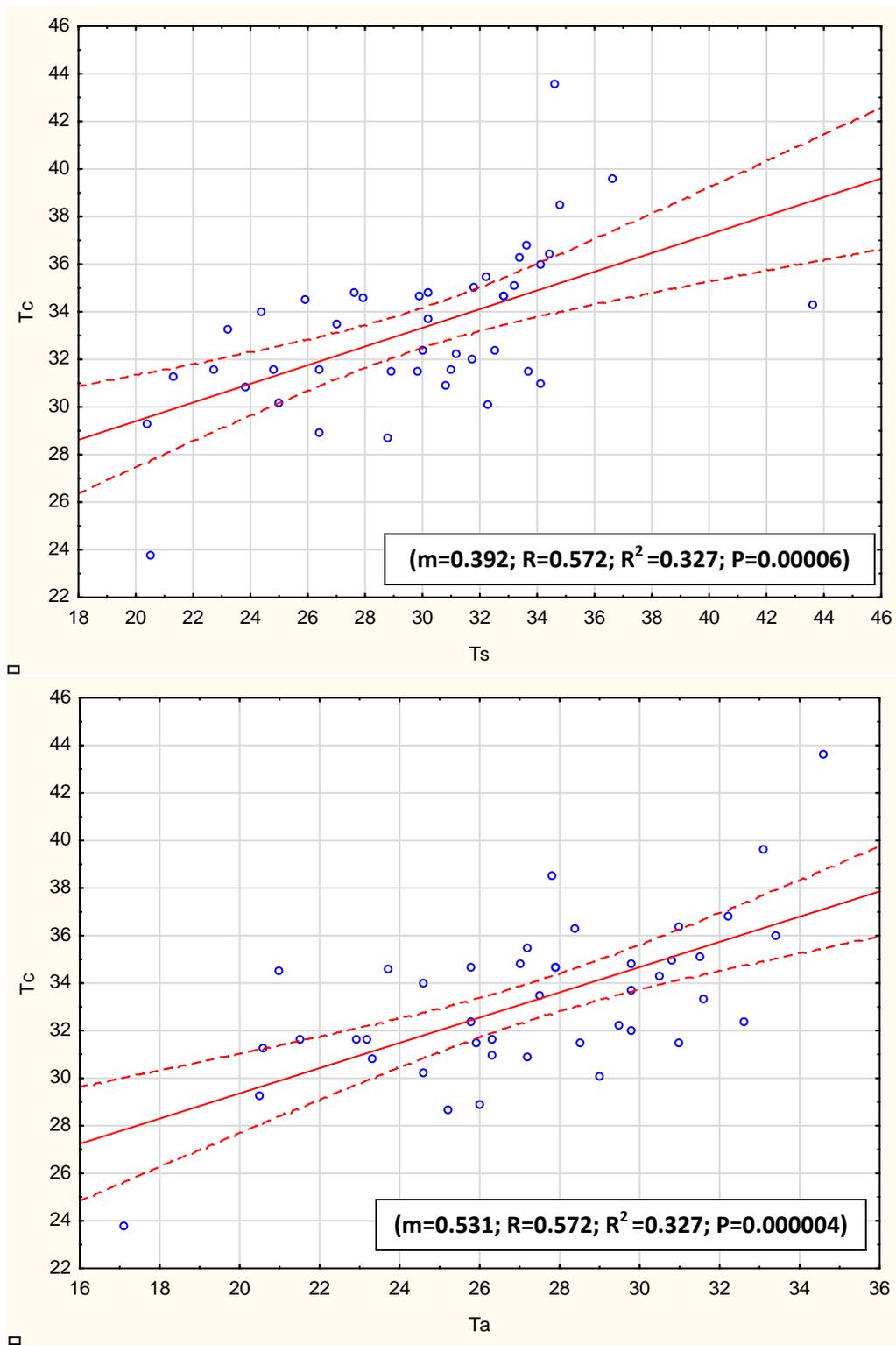


Figura 12. Diagrama de dispersión y recta de regresión entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato (superior); y la temperatura del aire (inferior) durante la temporada seca para *Phrynosoma orbiculare*, ambas relaciones son estadísticamente significativas.

No se encontraron diferencias significativas en el intervalo de temperatura seleccionada entre grupos de edad y sexo ($F=1.777$; $gl=79$; $P=0.159$) (Cuadro 3). De igual manera, las diferencias entre los intervalos de temperatura seleccionada durante las temporadas seca y de lluvias no fueron estadísticamente significativas ($F= 0.82$; $gl= 79$; $P= 0.367$) (Cuadro 4).

Cuadro 3. Resumen estadístico de los intervalos de temperaturas seleccionadas \pm ES, índice de exactitud (d_b), calidad térmica (d_e) y eficiencia (E) registrados por grupos de edad y sexo.

Grupo	T_{sel} ($^{\circ}C$)	(d_b)	(d_e)	(E)
Machos adultos	$32.8 \pm 0.6 - 37.1 \pm 0.3$	1.5	5.59	0.73
Hembras adultas	$32.4 \pm 0.4 - 36.3 \pm 0.2$	1.0	5.79	0.82
Machos juveniles	$31.8 \pm 0.6 - 36.6 \pm 0.5$	0.4	5.40	0.92
Hembras juveniles	$31.9 \pm 0.6 - 36.1 \pm 0.3$	1.6	5.67	0.71
Total	$32.5 \pm 0.3 - 37.2 \pm 0.2$	1.1	5.41	0.79

Cuadro 4. Resumen estadístico de los intervalos de temperaturas seleccionadas \pm ES, índice de exactitud (d_b), calidad térmica (d_e) y eficiencia (E) durante las temporadas seca y de lluvias

Temporada	T_{sel} ($^{\circ}C$)	(d_b)	(d_e)	(E)
Seca	$33.6 \pm 0.4 - 37.4 \pm 0.3$	1.8	7.63	0.76
Lluvias	$34.0 \pm 0.3 - 38.3 \pm 0.2$	1.8	2.42	0.25

Con la ayuda de las temperaturas operativas se estimó el tiempo en el que el ambiente le permite a *Phrynosoma orbiculare* alcanzar su intervalo de temperaturas óptimas, durante la temporada seca se colectaron 37 organismos dentro de este periodo de tiempo, de los cuales 23 se encontraron dentro del intervalo de temperaturas óptimas, durante la temporada de lluvias se colectaron 25 ejemplares, 20 de ellos con temperaturas corporales dentro del intervalo óptimo.

El porcentaje de organismos que se encontraban dentro de su intervalo de temperaturas preferidas, se considera como un índice de explotación (análogo al propuesto por Christian & Weavers, 1996). Representa una medida de aprovechamiento de la oferta térmica del ambiente (Cuadro 5).

Cuadro 5. Estimación del porcentaje de organismos cuya temperatura corporal se encontraba dentro del intervalo de temperaturas seleccionadas para las épocas seca y húmeda de San Juan de los Llanos, Puebla. También se muestran los números de organismos utilizados para el cálculo de los porcentajes.

Temporada	Organismos colectados durante las horas en las que es posible alcanzar el intervalo óptimo	Organismos que se mantienen dentro del intervalo óptimo	Ex (%)
Seca	37	23	62
Lluvias	25	20	80

DISCUSIÓN

La temperatura corporal promedio para la población de *Phrynosoma orbiculare* en el municipio de Tepeyahualco, Puebla, fue baja (32.9°C) en comparación con la reportada por Lemos-Espinal *et al.*, (1997) (37.9°C). Sin embargo, coincide con la registrada por Woolrich-Piña (2012) en una población de esta misma especie en Puebla (32.54°C).

La temperatura corporal media de los neonatos es más baja que la del resto de los grupos. Esto podría deberse a que la tasa superficie/volumen es mayor en ellos, por lo que su temperatura corporal se ve mayormente influenciada por la temperatura del ambiente. En días soleados, los pequeños deben recurrir a estrategias de enfriamiento, como buscar sitios húmedos o enterrarse en la arena, esto con el fin de evitar el sobrecalentamiento (Nolla, 2016).

Los bajos valores de correlación sugieren que si bien, la temperatura del sustrato y del aire influyen en la temperatura corporal de *P. orbiculare*, la exposición directa al sol es la principal estrategia por la que obtiene calor, por lo que se le consideraría como una especie heliotherma. La tendencia a la heliotermia se ha observado dentro del género *Phrynosoma*, en poblaciones de *P. cornutum* y *P. platyrhinos*, que habitan en matorrales y pastizales (Powell & Russell, 1985).

La correlación de la temperatura corporal con la temperatura del sustrato y del aire durante las temporadas seca y de lluvias también fue baja, esto apoya la hipótesis de que la temperatura corporal de esta especie no es afectada por la estacionalidad pues es capaz de alcanzar su intervalo óptimo durante todo el año (Pianka *et al.*, 1975).

La pendiente obtenida en los análisis de regresión toma valores cercanos a cero en los grupos de edad y sexo cuando se compara la temperatura corporal con la temperatura del sustrato, así mismo ocurre con la temperatura del aire. Estos valores indican una tendencia a conductas termorreguladoras activas, pues no se está viendo fuertemente afectada la temperatura corporal por la temperatura del microhábitat, esto es común en lagartijas diurnas con largos periodos de actividad y forrajeadores activos (Pianka *et al.*, 1975).

Las rectas de regresión durante la temporada seca arrojan valores de la pendiente cercanos a cero para la temperatura del suelo y la temperatura del aire. Mientras que en la temporada de lluvias la pendiente de la relación entre la temperatura corporal con la temperatura del sustrato toma un valor cercano a cero, y cuando se relaciona con la temperatura del aire, esta presenta un sesgo hacia el uno ($m=0.531$), probablemente debido a efectos de muestro. Estos valores de pendientes indican una baja influencia de la temperatura del microhábitat sobre la

temperatura corporal de *P. orbiculare* a lo largo de las temporadas seca y de lluvias (Huey & Pianka, 1977).

No se encontraron diferencias significativas en los intervalos de temperatura seleccionada entre machos adultos, hembras adultas, machos juveniles y hembras juveniles (32.5 °C – 37.2°C), lo que sugiere que tienen los mismos requerimientos térmicos a lo largo de toda su vida (Woolrich-Piña, 2012).

Se encontraron diferencias significativas al comparar las temperaturas operativas entre las temporadas seca y de lluvias. Sin embargo, no ocurrió así entre los intervalos de temperaturas seleccionadas asociados a estas, por lo que se asume que los requerimientos térmicos de *Phrynosoma orbiculare* son los mismos durante todo el año aún con la marcada estacionalidad presente en su ambiente (Lara-Reséndiz, 2015)

El cálculo del índice de exactitud (d_b) indica que, sin importar el sexo y la edad, *Phrynosoma orbiculare* logra mantener su temperatura corporal dentro del intervalo óptimo, aún que la calidad térmica de su ambiente (d_e) varíe a lo largo del año. Esto se ve reflejado en el índice de eficiencia termorreguladora (E), en el que machos adultos, hembras adultas, machos juveniles, y hembras juveniles presentan valores cercanos a uno, es decir, son termorreguladores activos (Hertz et al., 1993).

Phrynosoma orbiculare mostró una alta exactitud termorreguladora (d_b) en ambas temporadas del año. Sin embargo, la calidad térmica del ambiente (d_e) cambió en función de la temporada del año, esta fue baja en la temporada seca y alta durante la temporada lluviosa, esto indica una tendencia al termoconformismo durante las lluvias y a la termorregulación activa en la temporada seca (Nolla, 2016).

Si bien el índice de explotación térmica (Ex) presenta valores altos en ambas estaciones existe un sesgo importante hacia la temporada de lluvias, coincidiendo con el antes mencionado con el índice de calidad térmica ambiental (d_e) durante las lluvias. Esto indica que durante este periodo del año a *Phrynosoma orbiculare* le es más fácil alcanzar y mantenerse dentro de su intervalo óptimo de temperatura corporal, permitiéndose invertir menos energía en estrategias termorreguladoras (Christian & Weavers, 1995).

CONCLUSIONES

La población de *Phrynosoma orbiculare* en San Juan de los Llanos, Puebla, mantiene su temperatura corporal constante sin importar la edad y el sexo. De igual modo, sus temperaturas corporales promedio fueron similares durante todo el año. Es decir, presenta las mismas necesidades térmicas durante toda su vida, sin importar la temporada en que se encuentre.

Phrynosoma orbiculares es una especie principalmente heliotherma, obtiene calor al exponerse directamente al sol. La baja correlación entre la temperatura corporal y la de su microhábitat indica una tendencia a la tigmotermia.

El intervalo de temperaturas seleccionadas no es afectado por la edad, el sexo o la diferencia en las temperaturas ambientales entre las estaciones seca y húmeda.

Se encontró que *Phrynosoma orbiculare* es una especie termorreguladora activa, altamente eficiente y exacta. Sin embargo cuando la termorregulación eficiente implica costos biológicos más altos puede tender al termoconformismo.

Si bien, calcular las horas de aprovechamiento de la oferta térmica ambiental, requiere de la toma de datos por telemetría, la aproximación que se hace sobre el índice de explotación muestra un panorama general que apoya la hipótesis sobre que *Phrynosoma orbiculare* es una especie que regula su temperatura corporal eficientemente.

BIBLIOGRAFÍA

Ballinger, R. E. & Schrank, G. D. 1970. Acclimation Rate and Variability of the Critical Thermal Maximum in the Lizard *Phrynosoma cornutum*. *Physiological Zoology* 43: 19-22.

Ballinger, R. E. & Schrank, G. D. 1984. Field thermal biology of the eastern shorthorn lizard (*Phrynosoma douglassi*) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 63:228-238

Castro-Franco, R. 2002. Historia natural de las lagartijas del Estado de Morelos, México. Tesis (maestría). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Christian, K. A. & Weavers, B. W. 1995. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs*. 66(2):139-157

Cowles, R. B. 1940. Additional implication of reptilian sensitivity to high temperatures. *The American Naturalist*. 74:542-561

Cowles, R. B. & Bogert, C. M. 1944. A preliminary study of the thermal requirement of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 83:261-296

Crawford D.L., Pierce V.A. & Segal J. A. 1999. Evolutionary physiology of closely related taxa: analyses of enzyme expression. *Am Zool* 39:389–399.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 pp.

Hertz, P. E., Huey, R. B. & Stevenson, R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142:796-818.

Huey, R. B. & Pianka, E. R. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58:1066-1075

Huey, R. B. & Slatkin, M. 1976. Costs and benefits of lizards thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51:363-384

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica de los Estados Unidos Mexicanos, Tepeyahualco, Puebla. 21170. 2-9

- Lara-Reséndiz, Rafael A., Arenas-Moreno, Diego M., Beltrán-Sánchez, Elizabeth, Gramajo, Weendii, Verdugo-Molina, Javier, Sherbrooke, Wade C., & Méndez-De la Cruz, Fausto R. 2015. Selected body temperature of nine species of Mexican horned lizards (*Phrynosoma*). *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(1), 275-278.
- Lara-Resendiz, R. A. 2017. Un análisis cuantitativo del estado del conocimiento de la ecofisiología térmica de reptiles en México. *Arido ciencia* 4: 1-12
- López, A. S. 2005. Biología térmica y desempeño locomotor en tres especies de lacertilios vivíparos del grupo *Sceloporus torquatus*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX.
- Mendoza-Quijano, F., Vázquez Díaz, J. & Quintero Díaz, G.E. 2007. *Phrynosoma orbiculare*. The IUCN Red List of Threatened Species 2007: e.T64079A12734405. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2007.RLTS.T64079A12734405.en>. Consultado el 14 de noviembre de 2018)
- Montanucci, R. 1981. Habitat separation between *Phrynosoma douglassi* and *Phrynosoma orbiculare* (Lacertilia: Iguanidae) in México. *Copeia*. (1).
- Nolla Alomar, M. (2016). Resolución del conflicto entre los comportamientos termorreguladores y alimentarios en reptiles.
- Pianka, E. R., & Parker, W. S. (1975). Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 141-162.
- Porter, W. & Gates, D. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs*, 39: 227-244
- Powell, G. L., & Russell, A. P. (1985). Field thermal ecology of the eastern short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi brevirostre*) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 63(2), 228-238.
- Ruiz, M. R. 2015. Ecología térmica de la lagartija *Plestiodon lynxe* (Squamata: Scincidae), en el municipio de Ixtacamaxtitlán, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. CDMX
- Seebacher, F. 2005. A review of thermoregulation and physiological performance in reptiles: what is the role of phenotypic flexibility?. *Journal Comp Physiol B* 175: 453–461
- Sinervo, B. et al. 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328: 894-899.

Smith, H. M., & Taylor, E. H. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes (No. 199-200). US Government Printing Office.

Urbina-Cardona, J. N. 2016. Gradientes andinos en la diversidad y patrones de endemismo en anfibios y reptiles de Colombia: Posibles respuestas al cambio climático. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 7(1), 74-91.

Withers, P. C., & J. D. Campbell. 1985. Effects of environmental cost on thermoregulation in the desert iguana. *Physiological Zoology* 58:329–339.

Woolrich-Piña, G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, M. E. Calderón-Mendez, J. E. Correa-Sánchez & R. Montoya-Ayala. 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* (n.s.), 22(2): 137-150.

Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R. & Lemos-Espinal, J. A. 2012. Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology notes* 5:361-364.