



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**Termorregulación y hábitat de *Phrynosoma braconnieri* en Sierra Norte
de Oaxaca.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALFONSO HERNÁNDEZ RÍOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO

AGOSTO

2016



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**Termorregulación y hábitat de *Phrynosoma braconnieri* en Sierra Norte
de Oaxaca.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALFONSO HERNÁNDEZ RÍOS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JAIME ZÚÑIGA VEGA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2016

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de noviembre de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **HERNÁNDEZ RÍOS ALFONSO** con número de cuenta **300082069** con la tesis titulada "**Termorregulación y hábitat de *Phrynosoma braconneri* en la Sierra Norte de Oaxaca**", realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente: DR. MANUEL FERIA ORTÍZ
Vocal: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA
Secretario: DR. JOSE JAIME ZÚÑIGA VEGA
Suplente: DR. VÍCTOR AGUIRRE HIDALGO
Suplente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
CD. UNIVERSITARIA, D.F., A 22 DE ENERO DE 2016.

M. del Coro Arizmendi Arriaga

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por su trabajo constante que comenzó antes de iniciar la maestría y seguirá aún después de presentada esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por apoyar mis estudios de maestría y estancia en el extranjero.

Al PAPIIT/DGAPA (210116) por el financiamiento para realizar este proyecto.

A la National Science Foundation, Macrosystems Biology, 10555.

Al American Museum of Natural History, por concederme el Theodore Roosevelt Memorial Grant que fue utilizado para la realización de una estancia en la South Western Research Station, en las Chiricahua Mountains, Arizona, U.S.A. y para realizar parte del trabajo de campo en México.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología, por su generoso apoyo que me permitió desarrollar parte del trabajo de campo y otros proyectos con *Phrynosoma braconnieri*.

A la Universidad de la Sierra Juárez, Servicios Técnicos Forestales, Comisariado de Bienes Comunales en Ixtlán de Juárez y Santa Catarina Lachatao, por su apoyo en la Sierra Juárez, sin el cual no se hubiese completado este trabajo.

A mi comité tutor, por sus atinadas sugerencias y paciencia, por orientarme, compartir su experiencia y su amistad.

Agradecimientos Personales

Al Dr. Fausto Méndez de la Cruz, sus acertadas observaciones orientaron este y otros proyectos que desarrollé durante mi estancia en el Instituto de Biología, siempre con trato fraterno. Un placer colaborar con usted y mi agradecimiento por sus enseñanzas.

Al Dr. Jaime Zúñiga Vega y Dr. Enrique Martínez Meyer, mi gratitud por su tiempo durante tantos tutorales, revisiones y correcciones de este proyecto. Los errores que pudieran encontrarse son de mi total autoría.

Al Dr. Victor Aguirre Hidalgo, sin tu apoyo para el trabajo de campo este proyecto no se hubiese completado, gracias también por las correcciones a las versiones previas de este escrito, fueron un reto intelectual para mí y me impulsaron a mejorar mi escritura, y aún más que eso, me hicieron crecer como profesionista.

Al Dr. Wade C. Sherbrooke, siempre amable y con interés en descubrir más sobre la sorprendente vida de los camaleones. Aprendí mucho de sus trabajos, fue un ejemplo a seguir durante este proceso. Gracias por recibirme en su casa en Tucson, AZ, y por mostrarme sus sitios de trabajo con *P. cornutum*, *P. modestum* y *P. solare*. Gracias por las discusiones sobre la biología de estas especies y por el tiempo dedicado a los proyectos alternos que desarrollamos en Oaxaca.

Al Dr. Barry Sinervo, por el desarrollo del modelo de extinciones y por el tiempo e intelecto dedicado al análisis de los datos de Ixtlán de Juárez.

A los miembros del jurado, Dr. Manuel Feria Ortiz, Dr. Sergio Cházaro Olvera, Dr. Victor Aguirre Hidalgo, Dr. Jaime Zúñiga Olvera y Dr. Isaias H. Salgado Ugarte, su revisión mejoró notablemente el escrito final.

A Esme, Miri, Alejandro, Mariana, Axel, Pos, Rebe, Quique y Wade, por su ser mis compañeros de campo y amigos, gracias por los momentos compartidos y por sus habilidades para encontrar alimañas.

A Esme, por compartir conmigo esta aventura, por creer en mí, por motivarme y ayudarme a levantarme en los momentos difíciles, por esas sonrisas, por encontrar *Phrynosomas* en la carretera y en campo, por avisarme cuando veías una serpiente, por expandir mis horizontes profesionales y personales durante esta etapa...

Al Instituto de Biología, aquí se gestó este proyecto y aquí recibí formación que hoy me permite contribuir a la conservación y restauración de nuestro México.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, mi casa. Este viaje comenzó hace varios años en la Escuela Nacional Preparatoria Plantel 9, luego en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y finalmente en el Instituto de Biología. Aquí viví numerosos cursos, talleres, conferencias y eventos culturales, compartí este camino con decenas de profesores, compañeros y amigos que marcaron mi vida. Gracias.

A mi familia, por todo... me faltan palabras para expresar mi aprecio y agradecimiento por su generoso amor durante este y otros procesos. Les dedico esta tesis.

Índice general

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	6
De la ecología térmica en <i>Phrynosoma</i>	6
Del Cambio climático.....	10
Hipótesis.....	12
Objetivos	12
Justificación.....	12
Material y Métodos	13
<i>Phrynosoma braconnieri</i>	13
Zona de Estudio	18
Termorregulación	20
Proyecciones de extinción.....	24
Análisis estadístico	25
Resultados	26
Periodo de Actividad	28
Temperaturas	29
Índices y Estacionalidad	35
Nubosidad y temperatura histórica en el área de estudio.....	39
Proyecciones de Extinción	41
Discusión.....	43
Conclusiones	50
Literatura citada	51
Anexo I.....	57

Índice de figuras y tablas

Figura 1.- Macho adulto de <i>Phrynosoma braconneri</i>15
Figura 2.- Muestra las variaciones en la coloración en distintos individuos (a,b,c,d) de <i>Phrynosoma braconneri</i> , así como su similitud con la coloración del sustrato en el que se encontraron.18
Figura 3.- Mapa del municipio de Ixtlán de Juárez.20
Figura 4.- Climograma para Ixtlán de Juárez, muestra las variaciones en la temperatura y precipitación medias para cada mes del año.21
Figura 5.- Valores de la LHC para hembras y machos, con media y ES.27
Figura 6.- Valores del Peso para hembras y machos, con media y ES.28
Figura 7.- Frecuencia de observaciones a lo largo del día durante la temporada de lluvias.29
Figura 8.- Frecuencia de observaciones a lo largo del día durante la temporada de secas.29
Figura 9.- Temperatura corporal, del aire y del sustrato, así como la media y el ES.30
Figura 10.- Relación entre la temperatura corporal (Tc) y la temperatura del aire (Ta) en <i>Phrynosoma braconneri</i>31
Figura 11.- Relación entre la temperatura corporal (Tc) y la temperatura del sustrato (Ts) en <i>Phrynosoma braconneri</i>31
Figura 12.- Relación entre la temperatura corporal (Tc) y la longitud hocico-cloaca (LHC) en <i>Phrynosoma braconneri</i>32
Figura 13.- Relación entre la temperatura corporal (Tc) y el peso en <i>Phrynosoma braconneri</i>32

Figura 14.- Regresión no lineal (modelo polinomial) entre la (log) Tc y la (log) Ta en <i>Phrynosoma braconnieri</i>33
Figura 15.- Regresión no lineal (modelo polinomial) entre la Tc y la Ts en <i>Phrynosoma braconnieri</i>34
Figura 16.- Muestra la frecuencia de las To y su relación con las Tsel durante la temporada de lluvias. Solo el 1.87% de los valores de la oferta térmica están dentro de las temperaturas seleccionadas. La calidad térmica del hábitat está definida por la diferencia entre la To y la Tsel, su valor fue de 16.72.36
Figura 17.- Muestra la frecuencia de las To y su relación con las Tsel durante la temporada seca. Solo el 8.311% de los valores de la oferta térmica están dentro de las temperaturas seleccionadas. La calidad térmica del hábitat está definida por la diferencia entre la To y la Tsel, su valor fue de 10.21.36
Figura 18.- Muestra la frecuencia de las Tc's observadas y su relación con las Tsel durante la temporada de secas. El 56.86% de las observaciones se encuentran dentro de las Tsel. La precisión en la termorregulación está definida por la diferencia entre la Tc y la Tsel, su valor fue de 1.76.37
Figura 19.- Muestra la frecuencia de las Tc's observadas y su relación con las Tsel durante la temporada de lluvias. El 27.4 % de las observaciones se encuentran dentro de las Tsel. La precisión en la termorregulación está definida por la diferencia entre la Tc y la Tsel, su valor fue de 3.89.37
Figura 20.- Muestra el periodo de actividad observado y su relación con las To de un día durante el periodo de lluvias. Se observa que los picos térmicos en el ambiente coinciden con el periodo en el que los individuos se mantienen activos, sin embargo, las Tc's y Tsel se mantienen muy por encima de estas temperaturas.38
Figura 21.- Muestra el periodo de actividad observado y su relación con las To de un día en el periodo de secas. Se observa que el cese de actividad39

coincide con el lapso en el que la T_o aumenta por encima de la T_{sel} .

Figura 22.- Muestra la relación entre T_c y T_a-T_s a distintos intervalos de nubosidad.40

Figura 23.- Incremento en la cantidad de días totalmente nublados en Ixtlán de Juárez, para el periodo 1956-2010.41

Figura 24.- Muestra las proyecciones de extinción para distintas poblaciones de *Phrynosoma braconnieri*.42

Tabla 1.- Temperaturas corporales ($^{\circ}C$) y ambientales ($^{\circ}C$) en doce especies de *Phrynosoma*. Con la elevación del área de estudio (metros) y la fuente9

Resumen

Recientemente se ha comenzado a entender el efecto que pudiese tener el aumento en la temperatura a nivel global en el desarrollo, distribución y sobrevivencia de muchas especies de reptiles, en especial en lagartijas. Muchas de estas especies reducirán sus periodos diarios de actividad y esto puede tener efectos importantes a nivel poblacional. En el presente trabajo se exploró la ecología térmica de una especie de lagartija de montaña (*Phrynosoma braconnieri*) y su vulnerabilidad ante un posible aumento en la temperatura ambiental. Se colectaron y analizaron datos de 122 individuos. Se encontró que esta especie termorregula eficientemente y habita en una zona de baja calidad térmica. Las temperaturas corporales están correlacionadas con las temperaturas ambientales durante parte del día, sin embargo, la longitud y el peso de los individuos estudiados no están correlacionados con las temperaturas corporales registradas. El periodo de actividad es unimodal durante la época de lluvias y bimodal durante la época de estiaje. El modelo de vulnerabilidad al calentamiento global muestra que las poblaciones de montaña no están en riesgo, sin embargo las poblaciones que habitan en zonas bajas estarían más propensas a tener disminuciones críticas en sus tamaños poblacionales antes del fin de siglo. Nuestras observaciones sugieren un efecto antagónico sobre el periodo diario de actividad de esta especie por la baja oferta térmica ambiental. Se detectó una clara tendencia al aumento en la cantidad de días totalmente nublados al año para el periodo comprendido entre 1956-2010. Este posible aumento podría ocasionar un cambio en la cantidad de horas en las que los individuos de la especie permanecen refugiados, influyendo negativamente en la cantidad de tiempo que los individuos dedican a forrajear, erosionando su capacidad para obtener reservas grasas, las cuales son utilizadas durante el periodo reproductivo para la producción de embriones. Este trabajo presenta un primer acercamiento a la ecología térmica de esta especie y sugiere que, además del calentamiento global, otros efectos del cambio climático como el aumento de la nubosidad, pueden tener un efecto considerable en la actividad de las lagartijas de montaña. Es necesario explorar el efecto de dicho factor sobre la dinámica poblacional de las especies de reptiles mexicanos de montaña, estos datos pueden impactar en la planeación de programas de conservación *in situ* y *ex situ*.

Abstract

From recent researches, we have started to understand the possible effect of a rise in global temperatures on the development, distribution and survivorship of reptile species, especially lizards. The solidest hypothesis suggests that many of these species will suffer a reduction on their daily activity periods; this could have a strong impact on population dynamics. On the present work we explored the thermal ecology of *Phrynosoma braconneri*, a lizard species that inhabit the highlands at North of Oaxaca, Mexico and assessed its vulnerability to global warming. 122 individuals of this species were collected and analyzed. Our data indicate that individuals of this species are efficient thermoregulators and live on an area that shows low thermal habitat quality. Field body temperatures were correlated with environmental temperatures during part of the day. Snout-vent length and weight were not correlated with body temperatures. Daily activity periods during the rainy season were unimodal and during the dry season they were bimodal. Vulnerability to global warming model shows no risk for highlands populations but populations living on lowlands could be vanished before the end of the century. Our observations suggest an antagonistic effect on the daily activity period due to the low thermal offer on the area. We could observe a tendency to a rise in days with overcast during 1956-2010. This rise may enhance a change on the time that individuals spend on foraging activities, eroding their capacity to obtain fat reserves needed for reproduction. This work is a first approach to the study of thermal ecology of this species and suggests that not just the global warming but different climatic variables may affect directly lizard species. It is necessary to explore the effect of cloud cover on the population dynamics of Mexican highland lizard species. Conservation of the diversity of Mexican reptile species depends on the proper understanding of the climatic factors affecting their survivorship.

Introducción

A escala global, la temperatura aparece como el factor limitante en los patrones de distribución y diversidad de los reptiles, este grupo está compuesto por animales ectotermos que regulan su temperatura corporal tomando ventaja del sol y/o las superficies calientes en el ambiente; así mismo, los reptiles necesitan de sitios templados para aumentar, mantener o reducir su temperatura (Bartholomew 1982). En virtud de su dependencia a la temperatura ambiental para regular su temperatura corporal, la distribución espacial y temporal de cada reptil es el reflejo de su habilidad para hacer uso de las condiciones ambientales reinantes en su hábitat. (Zug *et al.* 2001).

El control de la temperatura corporal de muchos reptiles tiene bases fisiológicas y de comportamiento. En términos fisiológicos, su actividad se restringe cuando las condiciones ambientales son extremas, muy frías o muy calientes (Heat 1962) dado que su control metabólico (mecanismos cardiovasculares, alteración de la reflectancia del integumento y enfriamiento evaporativo) está asociado a las condiciones térmicas del ambiente; por lo que su supervivencia depende de su habilidad para utilizar el calor externo disponible. Las bases de comportamiento para el control de la temperatura se refieren a cambios en la postura - orientación con respecto al sol y alternancia entre sitios con luz solar y sombra (Spellerberg 1982). Dicha regulación de la temperatura es una actividad práctica que incide directamente en el desempeño ecológico, fisiológico y reproductivo de los ectotermos y que tiene un efecto indirecto en su aptitud o eficacia biológica (Huey 1982). Cualquier cambio en las condiciones ambientales es de esperar que genere una respuesta metabólica en los reptiles

Recientemente se ha comenzado a entender el efecto que pudiese tener el aumento en la temperatura a nivel global en el desarrollo, distribución y sobrevivencia de muchas especies de reptiles, en especial en lagartijas (Huey *et al.* 2010). Se esperaría que este grupo fuese relativamente invulnerable al calentamiento, ya que las especies que lo integran son muy buenas para evadir el stress térmico, pueden tolerar altas temperaturas corporales y son resistentes a la pérdida de agua (Huey *et al.* 2010). No obstante, Sinervo y colaboradores (2010) propusieron que la extinción de algunas poblaciones de lagartijas que han ocurrido en los cinco continentes se debe al calentamiento global. Ellos señalan que, debido al aumento de temperatura muchas especies pasan mayor tiempo inactivas y en refugios que forrajeando; ocasionando un desbalance entre la energía ganada y la requerida, tendiendo a incidir de manera negativa en aspectos importantes como lo es el reproductivo, lo que a su vez tiene como consecuencia declives poblacionales y la eventual extinción.

Aparentemente las especies que habitan en zonas bajas serían las más afectadas, sin embargo, muchas extinciones observadas de poblaciones de *Sceloporus* de montaña están relacionadas con el incremento de competencia interespecífica a causa del movimiento altitudinal de otras especies relacionadas (Sinervo *et al.* 2010), por lo que estas especies que habitan zonas altas y frías también podrían experimentar efectos negativos. Algunas poblaciones pueden ser capaces de lidiar con el aumento en la temperatura desplazándose a sitios con mejores condiciones ambientales, sobretodo altitudinal y latitudinalmente (Sinervo *et al.* 2010). La variación en la respuesta es especie específica, por lo que incluso algunas especies podrían verse beneficiadas con dicho aumento de temperaturas, especialmente aquellas especies que habitan en zonas elevadas (Huey y Tewksbury 2009). En dichas zonas, los cambios que ocurren en el

ambiente con el incremento en la elevación, como el aumento en la radiación solar directa y decremento en la temperatura del aire (McCullough y Porter 1971), tienen numerosos efectos sobre la fisiología y ecología térmica de las lagartijas (Hertz, 1980). Muchas especies viven en ambientes que son considerablemente más fríos que su temperatura óptima y por lo tanto, aumentar su temperatura corporal es su mayor prioridad termorregulatoria (Huey y Tewksbury, 2009). Si bien esto puede ser logrado incrementando el tiempo de exposición al sol y usando microhábitats diferencialmente (Hertz y Huey 1981) un aumento en la temperatura podría disminuir el stress térmico al que están sujetas dichas poblaciones que habitan en zonas elevadas.

Bajo este panorama, algunas especies de lagartijas de montaña parecen ser beneficiadas por un aumento en la temperatura, sin embargo, los modelos generales de circulación atmosférica aún no son lo suficientemente robustos para generar proyecciones de alta resolución en estas zonas, lo cual aún no permite tener proyecciones confiables para estas zonas en particular (Beniston *et al.* 1997). Esto podría enmascarar cambios en otros factores, además de la temperatura, que pudiesen afectar a las poblaciones de diversas especies de lagartijas.

Continuar evaluando el efecto directo y/o indirecto que puede tener un cambio en la temperatura en las distintas especies de reptiles permitirá comprender cuales son los patrones de cambio y vulnerabilidad a los que pueden responder las distintas especies de reptiles. En particular, las especies mexicanas que habitan zonas altas o de montaña son un buen modelo para entender dichos cambios.

Para este trabajo se seleccionó al lagarto cornudo (*Phrynosoma braconnieri*) por ser una especie vivípara de montaña y ser la más sureña en la distribución latitudinal dentro del género. Los impactos sobre las especies de montaña están relacionados a su proximidad

a la zona ecuatorial, por lo que las poblaciones de esta especie pudiesen ser las más propensas a experimentar cambios ambientales y pudiese estar en riesgo de extinción en un futuro cercano. Este trabajo pretende entender algunos aspectos sobre la ecología térmica de esta especie, así como a una posible respuesta al aumento en las temperaturas en esta área.

Antecedentes

De la ecología térmica en *Phrynosoma*

El género *Phrynosoma* depende, como todo reptil, de fuentes externas de calor para elevar su temperatura, activar su metabolismo y realizar sus actividades tanto diarias como estacionales (Sherbrooke 2003). Como se describe en los párrafos siguientes, muchas especies han mostrado ser excelentes termorreguladoras, manteniendo temperaturas más altas que su entorno, sobre todo durante la mañana.

Muchas especies de camaleones, como *Phrynosoma coronatum* y *Phrynosoma cornutum*, pueden emerger antes del amanecer del refugio nocturno en el que se encuentran enterrados para recibir el calor proveniente de los primeros rayos del sol. Observaciones bajo condiciones ambientales controladas muestran que su actividad a las primeras horas del día la pueden comenzar a temperaturas corporales (T_c) tan bajas como 19 °C, esto sugiere la operación de un ritmo endógeno o circadiano asociado a los periodos cíclicos que controla este comportamiento de inicio de actividades (Heat 1962).

Una descripción detallada de la actividad diaria que presentan los camaleones que habitan en zonas desérticas, ha sido escrita por Heat (1965), de la cual aquí se presenta un breve resumen:

“Tan pronto como los rayos del sol alcanzan el sustrato los camaleones comienzan a asolearse. Los animales levantan su cuerpo del frío sustrato y lo orientan en dirección al sol. Hacia la media mañana, la temperatura del sustrato ha aumentado y es entonces cuando los camaleones pegan su cuerpo sobre la superficie que están posados.

A través de la mañana los camaleones intercambian su posición entre áreas sombreadas y áreas soleadas. Durante este periodo es cuando despliegan comportamientos alimentarios, territoriales y sexuales. Durante el mediodía, los camaleones evitan exponerse directamente a la luz solar y es entonces cuando cesan su actividad, durante este periodo pueden enterrarse en el sustrato o pueden permanecer inmóviles bajo la sombra. Más tarde, cuando la temperatura desciende, reanudan su actividad. La misma secuencia de comportamiento observada en la mañana ocurre durante la tarde, pero en orden inverso. La actividad diaria termina cuando los camaleones se entierran para pasar la noche.”

Y aunque la actividad en el género *Phrynosoma* es diurna, algunos ejemplares han sido observados activos durante la noche (Williams 1959; Harris 1958; Pianka y Parker 1975). Las causas aún no han sido esclarecidas, sin embargo, Méndez de la Cruz, (com. pers.) cree que el cambio en los patrones de actividad puede estar asociado al calentamiento global.

Una revisión a la literatura disponible sobre el género *Phrynosoma* arroja que la mayor parte del conocimiento que se tiene sobre la biología de estas especies ha sido obtenido

en las que habitan zonas desérticas del sur de Estados Unidos de América, solo algunas observaciones se han hecho con especies que habitan en zonas templadas, como las realizadas al sur de Canadá. Un ejemplo es *Phrynosoma douglassi*, los individuos de las poblaciones de esta especie, pueden estar activos a temperaturas del aire (T_a) y sustrato (T_s) tan bajas como 13 y 15 °C respectivamente (Powell y Russell 1985). Así mismo, el intervalo de la distribución de frecuencias para la temperatura corporal (T_c) durante la temporada de actividad es amplio, lo que sugiere que los individuos de esta especie tienden a la euritermia. Esta especie también presenta una temperatura crítica mínima (T_{Cmin} , temperatura mínima a la que puede sobrevivir un individuo de la especie) de 2.75 °C, con un intervalo de tolerancia térmica de 40.7 °C (Prieto y Whitford, 1971).

Los individuos de algunas especies han mostrado ser termorreguladores muy efectivos, por ejemplo: *Phrynosoma hernandesi* en las Montañas Guadalupe, Texas, a 2290 m de elevación, puede alcanzar y mantener temperaturas de hasta 30 °C cuando la temperatura del aire era tan baja como 1.5 °C (Christian 1998). Esto sucede también en *Phrynosoma orbiculare*, en donde poblaciones dentro de la cuenca del Valle de México, a elevaciones de 2600 m y 2960 m respectivamente presentan una alta eficiencia térmica, 0.51 y 0.60 respectivamente (Arias-Balderas 2011; Urzúa-Vázquez 2008).

Muy poco ha sido descrito sobre el comportamiento termorregulador, temperaturas en campo y ecología térmica de las especies que habitan el sur de México y/o de especies que habitan en zonas templadas. Los únicos datos acerca de la temperatura en *Phrynosoma braconnieri* fueron obtenidos en un sitio semidesértico a 1530 m de elevación. La temperatura media corporal observada a partir de 27 individuos fue de 32.72 °C y no se encontró correlación entre la temperatura del aire ni la temperatura del

sustrato en que fueron encontrados (Woolrich *et al.* 2012). Sugiriendo así, cierta capacidad termorregulación dentro de esta población.

Los individuos de muchas especies dentro del género *Phrynosoma* presentan notables capacidades termorreguladoras, denotadas por el registro de sus temperaturas corporales que siempre son evidentemente más altas que las temperaturas de aire y sustrato que los rodea e independientemente de la elevación de la zona de estudio (Tabla 1).

Tabla 1.- Media de las temperaturas corporales (°C) y ambientales (°C) en doce especies de *Phrynosoma*. N = Número de muestra, T_c = Temperatura corporal, T_a = Temperatura del aire, T_s = Temperatura del sustrato. También se muestra la elevación (metros) y la fuente. Elev. = elevación. n/d = dato no disponible.

Especie	N	T_c	T_a	T_s	Elev.	Autor
<i>Phrynosoma asio</i>	32	32.4	27.2	28.7	1700	Lemos <i>et al.</i> 1997
<i>Phrynosoma hernandesi</i>	206	35.5	22.6	42.6	2290	Christian, 1998
	84	33.4	n/d	n/d	1500	Guyer y Linder 1986
<i>Phrynosoma douglassi</i>	411	32	23.7	29.7	1000	Powell y Russell 1985
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	57	32.4	n/d	n/d	2690	Arias-Balderas 2011
<i>Phrynosoma modestum</i>	30	36.5	n/d	n/d	n/d	Pianka y Parker 1975
<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	211	34.9	n/d	n/d	n/d	Pianka y Parker 1975
<i>Phrynosoma mcalli</i>	473	37.8	n/d	n/d	n/d	Pianka y Parker 1975
<i>Phrynosoma solare</i>	151	34.7	n/d	n/d	n/d	Pianka y Parker 1975
<i>Phrynosoma cornutum</i>	25	36.1	28	33.7	1300	Observación personal
<i>Phrynosoma braconnieri</i>	27	32.7	24.5	25.7	n/d	Woolrich <i>et al.</i> 2012
<i>Phrynosoma taurus</i>	39	33.4	26.2	28	n/d	Woolrich <i>et al.</i> 2012

A pesar de las diferencias intra e interespecíficas, la temperatura seleccionada parece ser un rasgo que se conserva (entre 33 y 39 °C) a través de las diferentes especies para las cuales se ha reportado este dato (Tabla 2). Las temperaturas crítica máxima (TCmax) y crítica mínima (TCmin), son las temperaturas corporales máximas y mínimas a las cuáles la lagartija pierde su capacidad para escapar de condiciones que, en caso de que continúen, resultarían en su muerte (Prieto and Whitford 1971)

Del Cambio climático

El cambio climático a escala global incluye una serie de alteraciones a nivel de la biósfera y atmósfera, reflejándose en una serie de modificaciones relacionadas con la temperatura, como son: el derretimiento del hielo polar, el aumento en el nivel del mar, y la intensidad y frecuencia de huracanes entre otros. El clima de la Tierra se ha calentado en aproximadamente $0.76 \pm 0.19^{\circ}\text{C}$ en los últimos 100 años. La tasa de calentamiento promediada durante los últimos 50 años ($0.13^{\circ}\text{C} \pm 0.03^{\circ}\text{C}$ por decenio) es casi el doble de la tasa de los últimos 100 años (Solomon *et al.*, 2007). Sin embargo, los organismos, poblaciones y comunidades no responden a las medias de los cambios globales, sino a cambios regionales que son altamente heterogéneos espacialmente (Walther *et al.*, 2002). Dichos cambios pueden tener un efecto en todos los niveles de organización ecológica como son: la fenología de muchas especies (Bradshaw y Holzapfel 2006), las interacciones entre organismos y su distribución espacial (Walther *et al.*, 2002), los cambios en la composición de especies en comunidades y los cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (McCarty 2002).

Los ectotermos son altamente susceptibles a cambios en temperaturas ambientales. Son muy dependientes a las temperaturas externas para la mayoría de sus procesos biológicos (Hare y Cree, 2010). Muchas de estas especies que habitan en zonas

templadas viven en ambientes que son considerablemente más fríos que óptimos, así que calentarse es su mayor prioridad termorregulatoria, si el ambiente y fenología lo permiten, estas especies podrían beneficiarse de un aumento en la temperatura. En contraste, la prioridad para muchos ectotermos tropicales y desérticos es mantenerse frescos, por lo que el calentamiento global puede ponerlos en riesgo, especialmente si la sombra es escasa (Sinervo *et al.*, 2010; Huey y Tewksbury, 2009).

Aunque lo contrario puede ser que ocurra en los reptiles presentes en lugares fríos, como las montañas, es necesario realizar un monitoreo del hábitat y la manera en que estos reptiles reaccionan ante los cambios térmicos: es importante denotar que la respuesta a los cambios ambientales es especie y hábitat específica (Huey y Tewksbury, *op cit*), y la alteración térmica también promueve cambios en eventos climáticos como el aumento en la intensidad y frecuencia (factor altamente variable en los modelos de circulación global) de los huracanes, así como de las lluvias asociados a estos fenómenos (Knutson *et al.* 2010). Los cambios ambientales y la modificación del hábitat son factores que pueden ocasionar una alteración en el éxito reproductivo, fenotípico y de dinámica poblacional en especies sensibles, como son los reptiles(Hare y Cree, 2010).

Hipótesis

Las características térmicas del hábitat presentes a lo largo del año se relacionan con los patrones termorreguladores de *Phrynosoma braconnieri*, por lo que el aumento de la temperatura debido al cambio climático puede generar una baja eficiencia termorreguladora y un aumento de las horas de restricción en esta especie, incrementando su vulnerabilidad.

Objetivos

- Determinar los requerimientos térmicos de *Phrynosoma braconnieri*, su eficiencia termorreguladora y periodos de actividad, así como la calidad térmica del hábitat que ocupan.
- Evaluar si el incremento de la temperatura de su entorno hacen a *Phrynosoma braconnieri* más vulnerable al calentamiento del planeta.

Justificación

Phrynosoma braconnieri es una especie endémica a México que actualmente es considerada como una especie sujeta a protección especial por el gobierno federal (NOM-ECOL-059-2001). Así mismo, es una de las especies más sureñas dentro del género, lo cual es un factor de riesgo ante el aumento en las temperaturas. Este estudio generó datos acerca de la biología térmica de *P. braconnieri* y muestra las áreas en las que la especie puede ser vulnerable a el aumento en la temperatura. Este trabajo puede

ser utilizado como herramienta en el diseño y desarrollo de futuros programas de conservación, tanto *in situ* como *ex situ*.

Material y Métodos

Phrynosoma braconnieri

Es una de las especies menos estudiadas dentro del género *Phrynosoma*, se distribuye desde las zonas áridas del centro-sur de Puebla, hasta el sur de los valles centrales de Oaxaca, en altitudes por encima de los 1500 y hasta los 2500 msnm. Se caracteriza por poseer una cola más corta que la longitud antero-posterior de la cabeza, escamas ventrales quilladas y tres pares de cuernos temporales no fusionados (Sherbrooke, 2003) además de un par de cuernos occipitales. En el presente trabajo se ha observado variación intrapoblacional en los cuernos temporales de distintos individuos, algunos de ellos presentaron uno o dos pares de cuernos temporales fusionados (Fig. 1).



Figura 1.- Macho adulto de *Phrynosoma braconieri*.

Es una especie vivípara y su cópula es otoñal, naciendo las crías en primavera (Zamudio *et al.* 2000). Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayen (2010) observaron una hembra preñada, con una longitud de 63.9 mm, parir a un total de siete crías. Su alimentación es a base de hormigas, Pianka y Parker (1975) muestran que el 49.1% del contenido estomacal de 7 individuos está compuesto por estos insectos; estudios preliminares de las excretas de algunos individuos provenientes de la presente zona de estudio muestran que las hormigas de la subfamilia Ponerinae son las predominantes en su dieta, sin embargo, se también se registraron insectos de la familia Orthoptera.

El único registro de depredación para esta especie es el de Arias-Balderas *et al.* (2012) en donde muestran como una especie de ave (*Lanius ludovicianus*) puede cazar individuos de esta especie y empalarlos en espinas de Agave. Esta especie presenta

diversos mecanismos defensivos, como arrojar un poco de sangre a través de algunos capilares del seno ocular en dirección al depredador (Sherbrooke y Rodriguez, 2010.), este comportamiento también fue observado en individuos de la población de Ixtlán de Juárez (obs. pers.). Sin embargo, la frecuencia con que los individuos de esta especie recurren a este mecanismo defensivo parece ser baja, al menos en lo que a encuentros con humanos se refiere, en este estudio, de 137 individuos capturados solo 4 de ellos arrojaron sangre por el seno ocular (3.08 %). La coloración varía considerablemente y generalmente es muy similar al color del sustrato en el que habita (obs. pers.). Se han observado individuos blanquecinos en zonas de suelo calcáreo, individuos rojizos y rosas en suelos arcillosos e individuos grisáceos en suelos ricos en materia orgánica, la única constante aparente es la presencia de un par de manchas oscuras escapulares (Fig. 2; obs. pers.).





Figura 2.- Muestra las variaciones en la coloración en distintos individuos (a,b,c,d) de *Phrynosoma braconnieri*, así como su similitud con la coloración del sustrato en el que se encontraron.

Zona de Estudio

El municipio de Ixtlán de Juárez (17°18'16" y 17°34'00" N; 96°31'38" y 96°20'00" O) está incluido en la RTP-130 (Sierras del Norte de Oaxaca-Mixe). Ubicados en la provincia fisiográfica conocida como "Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca" que abarca la mitad septentrional de Oaxaca y áreas adyacentes de Puebla y Veracruz, en la subprovincia "Sierras Orientales". La comunidad de Ixtlán es la cabecera municipal y se encuentra a 2030 msnm. Sus coordenadas geográficas son las siguientes: 17° 20' de latitud norte y 96° 29' de longitud oeste (Figura 3). Se encuentra a una altitud de 2 030 metros sobre el nivel del mar (PDISP 2005).

Limita al norte con Santiago Comaltepec y Ayotzintepec; al sur con Guelatao de Juárez, Santa Catarina Ixtepeji y San Miguel Amatlán; al oeste con San Pablo Macuiltianguis, San Juan Atepec, San Juan Evangelista Analco y Santa María Jaltianguis; y al este con San Miguel Yotao, Calpulálpam de Méndez y Tanetze de Zaragoza (SAGARPA 2009).

En el área hay numerosos escurrimientos. El río más caudaloso es el Río Cajonos, el cual se une al Río Papaloapan antes de desembocar en la Ciudad de Alvarado en Veracruz. El relieve es muy heterogéneo, con pendientes que oscilan entre 40 y 60%. El material parental del suelo es derivado de rocas ígneas y muestran una acumulación de arcillas de baja actividad (Saynes *et al.* 2012).

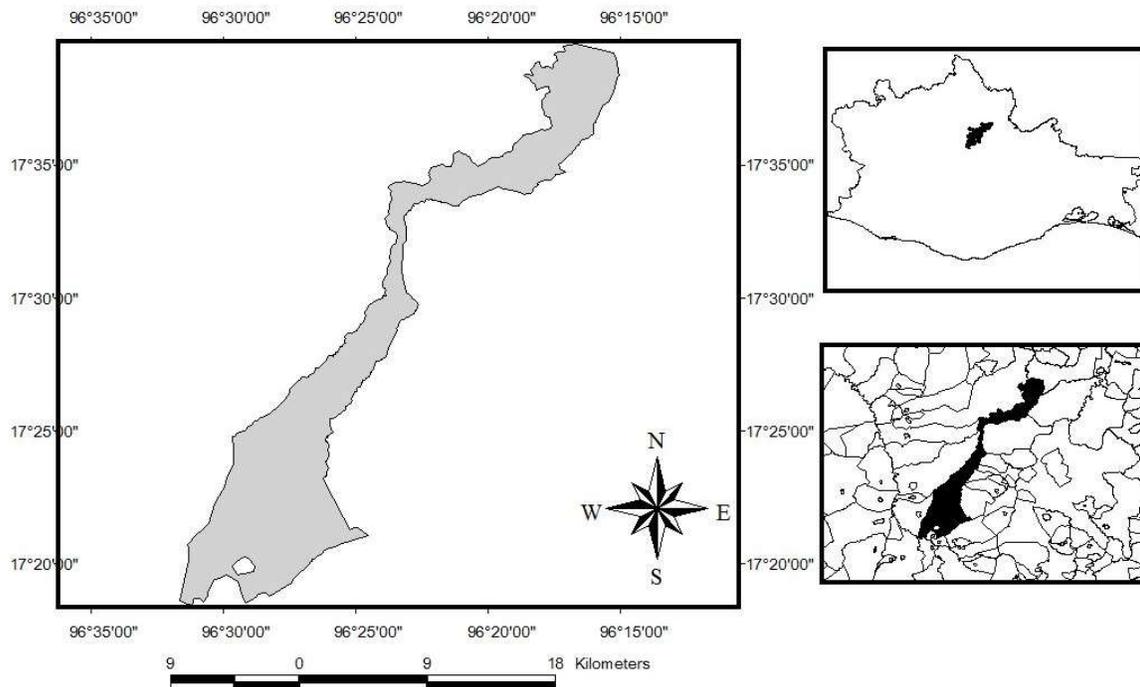


Figura 3.- Mapa del municipio de Ixtlán de Juárez. Elaboró Miriam Illiescas.

El clima predominante en la región es Templado subhúmedo con lluvias en verano [Cb(w2)(w)igw"]. La temperatura media anual es de 16.7 °C y con una precipitación de 976.6 mm, con un pico de lluvias entre los meses de Mayo y Octubre (García 1990, Fig. 4).

La región presenta siete tipos de vegetación: bosque mixto de pino-encino y bosque encino-pino, bosque mesófilo de montaña, selva húmeda perennifolia, encinares, selva baja caducifolia y pastizal (SmartWood, 2002). La vegetación predominante en los alrededores de la población de *Phrynosoma braconnieri* es encino-pino, aunque los individuos de esta especie se encontraron solamente dentro de manchones de vegetación secundaria.

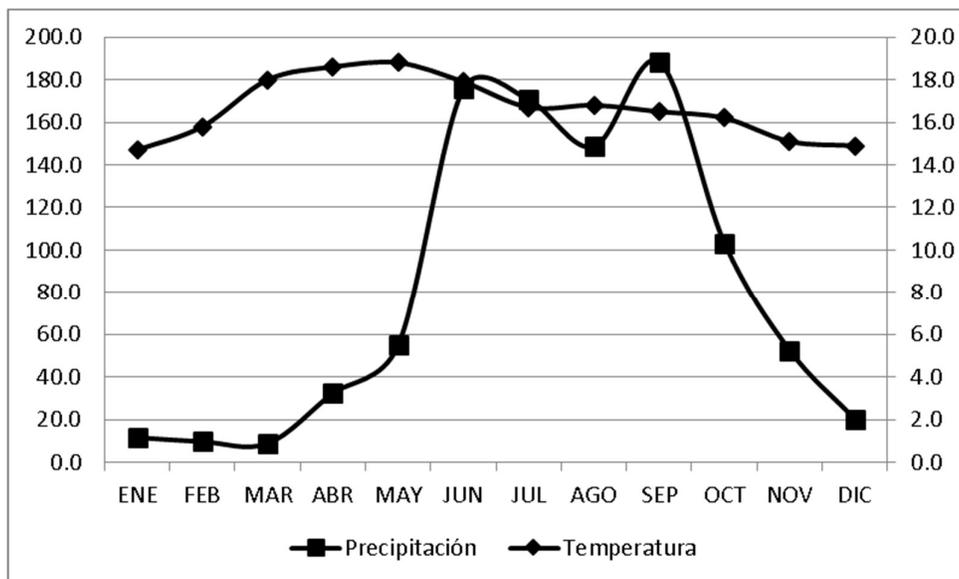


Figura 4.- Climograma para Ixtlán de Juárez, muestra las variaciones en la temperatura y precipitación medias para cada mes del año.

Termorregulación

Se realizaron dos muestreos de treinta días de duración, procurando incluir las dos condiciones generales a las que se enfrenta esta especie durante sus periodos de actividad, estas condiciones son: Temporada de secas y temporada de lluvias. Los muestreos se efectuaron entre las 0900 h y 1900 h. Se realizaron muestreos libres en los distintos hábitats para localizar la mayor cantidad de individuos de la especie, procurando mantener un esfuerzo similar durante los distintos muestreos.

La temperatura del aire (T_a ; 3 cm sobre el sustrato) y la temperatura del sustrato (T_s), en el cual fue localizado cada individuo, se registró con un termómetro digital, marca CEM

y modelo DT-612 (precisión: 0.1 grados). Se registró el tipo microhábitat en el que fue localizado cada individuo, así como el porcentaje de nubosidad.

A cada individuo capturado se le midió la longitud hocico cloaca (LHC) y la longitud total (LT) con un Vernier digital marca Mitutoyo (precisión 0.01 mm), fue pesado con una báscula marca PESOLA® (precisión 0.1 gm) y su temperatura cloacal (T_c) fue registrada con un termómetro digital marca CEM y modelo DT-612 (precisión: 0.1 grados).

Los individuos se trasladaron al laboratorio en donde se obtuvo el intervalo de temperaturas cloacales cada hora y media, entre las 8:00 am y las 18:00 pm. A partir de estos registros se estimó la temperatura que más frecuentemente preferían, a las cuales se les denominó como temperaturas seleccionadas (T_{sel}). Para este fin se utilizaron cajas de madera de 150 x 100 x 15 cm (largo, ancho y alto); para alcanzar el gradiente térmico se colocaron tres focos de 150 watts a 50 cm por encima de uno de los extremos de la caja y un foco más a la mitad de la caja, la temperatura del otro extremo fue igual a la temperatura ambiental (procurando mantener 18 a 20 °C en esta zona). El gradiente final fue de 20 a 55 °C.

Las temperaturas operativas (T_o) representan la temperatura en equilibrio de un objeto inanimado que se aproxima al animal objetivo en forma, tamaño y color, pero no se ve influenciado por la temperatura metabólica. Son útiles para evaluar si un ectotermo esta termoregulando activamente, al contrastar sus temperaturas con información sobre la distribución de temperaturas que individuos no termorreguladores alcanzarían (Hertz *et al.* 1993). Para obtener las temperaturas operativas (T_o) se colocaron tres modelos de cobre, cubiertos ventralmente con plástico, de forma y tamaño similar a los individuos de *Phrynosoma braconnieri*; el primer modelo fue colocado en una zona totalmente

expuesta a la radiación solar, el segundo en una zona de mosaico y el tercero en un área totalmente cubierta de luz solar durante todo el día. Cada quince minutos, y durante su periodo de actividad, se tomó la temperatura de cada uno de los modelos mediante un datalogger marca HOBO Mod U12-012. Estas medidas se tomaron para cada una de las zonas mencionadas.

Finalmente se calcularon los índices de eficiencia en la termorregulación, calidad térmica del hábitat y precisión en la termorregulación, mediante el método descrito por Hertz y colaboradores (1993). En este método se define a los términos anteriores de la siguiente manera:

Precisión en la termorregulación (*db*). Es la diferencia entre los valores absolutos de la T_{sel} y la T_c . La T_c es la temperatura corporal obtenida de individuos capturados en campo. Este índice (*db*) no habla de preferencias térmicas, simplemente dice que tan diferentes son las temperaturas obtenidas en campo de las temperaturas obtenidas en laboratorio, que son las que interpretamos como temperaturas seleccionadas por los individuos bajo el gradiente térmico. A su vez esto nos da información sobre que tan diferentes son las temperaturas corporales que experimentan los individuos en campo de las temperaturas seleccionadas bajo condiciones controladas. En otras palabras, este índice es una medida del grado en el cuál los ectotermos experimentan temperaturas corporales fuera del rango de temperaturas seleccionadas

Calidad térmica del hábitat (*de*). Es la diferencia entre los valores absolutos de la T_{sel} y las temperaturas operativas. Es un índice que indica que tanto se asemejan las temperaturas operativas en un hábitat al rango de temperaturas seleccionadas, entre mayor sea la similitud, el valor de este índice será menor e indicará una mayor calidad térmica del hábitat.

Eficiencia en la termorregulación. Este índice tiene un rango de 1 a 0 y se calcula mediante la siguiente fórmula: $E = 1 - (db/de)$. Cuando los individuos no termorregulan, db y de serán similares y E se aproximara a 0. Cuando los individuos termorregulan cuidadosamente, entonces db será más pequeña que de y E se aproximara a 1.

Entonces, si los individuos no termorregulan sus temperaturas corporales en campo serán similares a las temperaturas operativas, por lo tanto al obtener los índices, las diferencias entre estas temperaturas y las temperaturas seleccionadas será muy similares. En otras palabras los valores de los índices “ de ” y “ db ” serán muy similares. Al hacer la división esta se aproximara a 1 y como la formula es 1 menos el valor de dicha división, entonces el resultado se aproximara a cero.

En el caso contrario, cuando los individuos termorregulan cuidadosamente, tendrán temperaturas cercanas a las temperaturas seleccionadas y por tanto al obtener la diferencia entre la temperatura corporal y la temperatura seleccionada nos encontraremos con un valor más bajo que el de la diferencia entre la temperatura operativa y la temperatura seleccionada. En otras palabras, el valor de “ db ” será más pequeño que en el ejemplo de arriba (en donde los individuos no termorregulan) y al dividirlo entre “ de ” obtendremos un valor muy pequeño, entre mejores sean los individuos para alcanzar las temperaturas seleccionadas en campo (mejores termorreguladores) menor será el valor de “ db ” y menor será el valor de db/de . A su vez y de acuerdo a la formula, esto nos dará valores de E cercanos a 1.

Proyecciones de extinción

Los cálculos se hicieron de acuerdo al modelo propuesto por Sinervo *et al.* (2010), en donde se describe lo siguiente:

Las horas de restricción se definen como la cantidad de horas al día en el que los individuos de una población no pueden mantenerse activos debido a las altas temperaturas. En muchas especies estos decrementos en la actividad pueden ser más críticas en ciertos periodos, como durante la gestación, cuando las hembras bajo esta condición requieren temperaturas más bajas que las hembras que no la presentan. Las horas de restricción se calculan para dichos periodos y mediante la siguiente ecuación:

$$hr = 0.74 *(Tmax - Tsel) + 6.1$$

En donde,

hr = horas de restricción; Tmax = Temperaturas máximas ambientales; Tsel = Temperatura seleccionada.

El límite de hr, después del cual se espera que una población se extinga, es de 3.85 para la familia *Phrynosomatidae* (Sinervo *et al.*, 2010). A partir de las hr actuales y al proyectar la temperatura que pueden experimentar las distintas poblaciones de una especie a distintos tiempos, se puede encontrar el momento en el que alguna de estas superara el valor crítico (3.85 hr) y por ende estará extinta. Esto es, se puede modelar el riesgo de extinción para cada población. Para realizar las proyecciones de extinción se utilizaron capas climáticas de WORDCLIM con 10 –arc min de resolución (1975, 2020, 2050, and 2080; worldclim, 2012).

Muchas especies muestran conservadurismo térmico en caracteres como la T_c y la T_{sel} (Andrews, 1998), por lo que bajo este supuesto, se espera que la T_{sel} obtenida en la población de Ixtlán de Juárez sea similar a la T_{sel} de otras poblaciones de *Phrynosoma braconnieri*. Es por esto que para calcular las horas de restricción se utilizó la T_{sel} de la población de Ixtlán de Juárez

Se hicieron las proyecciones de estas horas de restricción para todas las poblaciones de *Phrynosoma braconnieri* (ver Anexo I) y se calculó la probabilidad de extinción de acuerdo al modelo propuesto por Sinervo y colaboradores (2010).

Análisis estadístico

Se realizaron pruebas visuales y estadísticas (Shapiro-Wilk y D'agostino-Pearson) de normalidad para todas las variables numéricas continuas (T_c , T_a y T_s) a analizar. En todos los casos fue necesario transformar los datos (escala logarítmica) para mejorar la normalidad. Se realizaron regresiones lineales entre la temperatura corporal (T_c) y LHC, peso, T_a y T_s para determinar su relación con estas. Posteriormente se realizaron regresiones no lineales en los casos en los que el modelo de regresión lineal no se ajustara al patrón de dispersión de los datos.

Para explorar las tendencias termorreguladoras o termoconformistas se aplicó el criterio de Huey y Slatkin (1976), quienes mencionan que una especie es termorreguladora cuando el valor de la pendiente, de la regresión lineal de la T_c sobre la temperatura ambiental (T_a ó T_s), es cero o cercano a este y cuando una especie es tigmoterma o termoconformista el valor de la pendiente es uno o cercano a él. Se realizó un análisis

de varianza (ANOVA con Bonferroni como post hoc) para determinar diferencias entre Tc, Ta y Ts.

Para analizar las diferencias en la LHC y el peso se realizaron pruebas de *t*. Para determinar si existían diferencias de Tc entre sexos, estadios, y estaciones se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA de una vía) tomando como covariable al factor más relacionado con la Tc, el cuál fue la Ts. Para detectar diferencias entre la LHC de hembras y machos se realizó una prueba de *t*. Para cada análisis se utilizó el error estándar como factor de variación y un α de 0.05. Todos los análisis se basaron en Van Emden (2008) y se realizaron con el software GraphPad Prism versión 6.01. Con excepción de los cálculos de probabilidades de extinción, los cuales se realizaron en el software R.

Resultados

Se colectaron en total 122 individuos, 88 hembras y 34 machos. De los cuales 54 fueron jóvenes y 78 adultos. Se consideraron jóvenes a los individuos machos con LHC ≥ 49 mm y a las hembras con LHC ≥ 57 mm (Zamudio y Parra-Olea 2000). La LHC y peso promedio fueron de $\bar{x} = 60 \pm 1.404$ mm (intervalo: 30-84 mm) y $\bar{x} = 15.25 \pm 1.260$ g (Intervalo: 1.25-57 g) respectivamente.

Las hembras son significativamente más grandes que los machos (LHC $\bar{x} = 59.10 \pm 1.598$ y $\bar{x} = 48.76 \pm 2.546$ mm respectivamente; intervalo 31 – 84 y 30 – 78 mm respectivamente; $P < 0.001$, $t = 3.44$; fig. 5). Y también pesan más (Peso $\bar{x} = 21.84 \pm 1.558$ y $\bar{x} = 9.86 \pm 1.274$ g respectivamente; intervalo 1.25-57 y 2.5-24 g

respectivamente; $P < 0.0001$, $t = 5.80$; fig. 6). Para quitar el sesgo en el peso provocado por hembras gestantes se extrajeron los datos provenientes de hembras evidentemente preñadas ($n = 4$) y se realizó nuevamente el análisis estadístico. No obstante, las diferencias significativas $\bar{x} = 19.83 \pm 1.377$ y $\bar{x} = 9.86 \pm 1.274$ g respectivamente; intervalo 1.25-39 y 2.5-24 g respectivamente; $P < 0.001$).

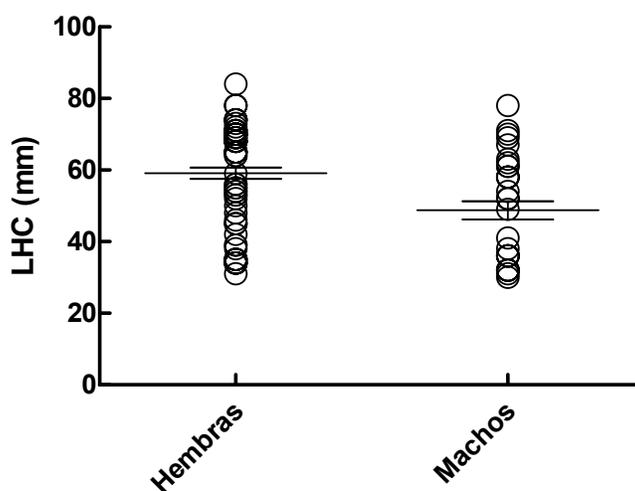


Figura 5.- Valores de la LHC para hembras y machos, con media y ES.

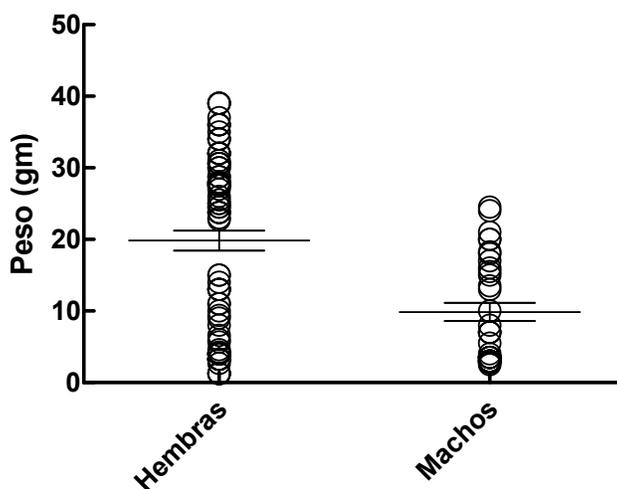


Figura 6.- Valores del Peso para hembras y machos, con media y ES.

Periodo de Actividad

El periodo de actividad observado durante la temporada de lluvias fue unimodal, con individuos activos entre las 1100 - 1700 h (fig. 7). Para el periodo de secas se observaron individuos activos entre las 1010 h y 1823 h, con dos picos de actividad de entre las 1100-1300 y 1500-1700 h (Fig. 8).

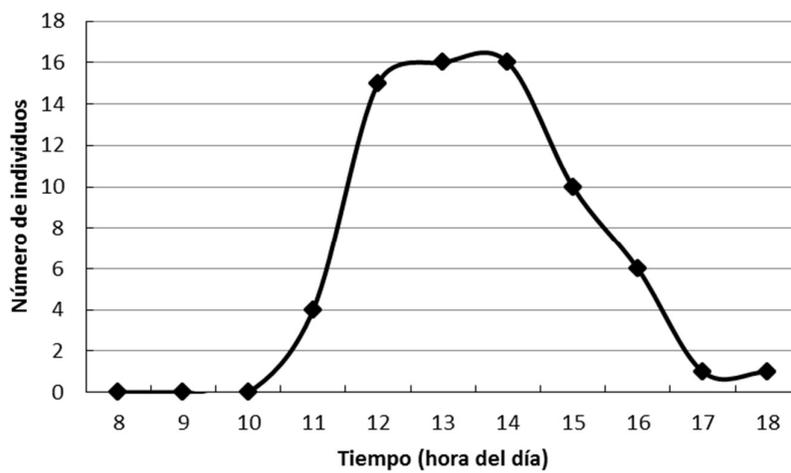


Figura 7.- Frecuencia de observaciones a lo largo del día durante la temporada de lluvias.

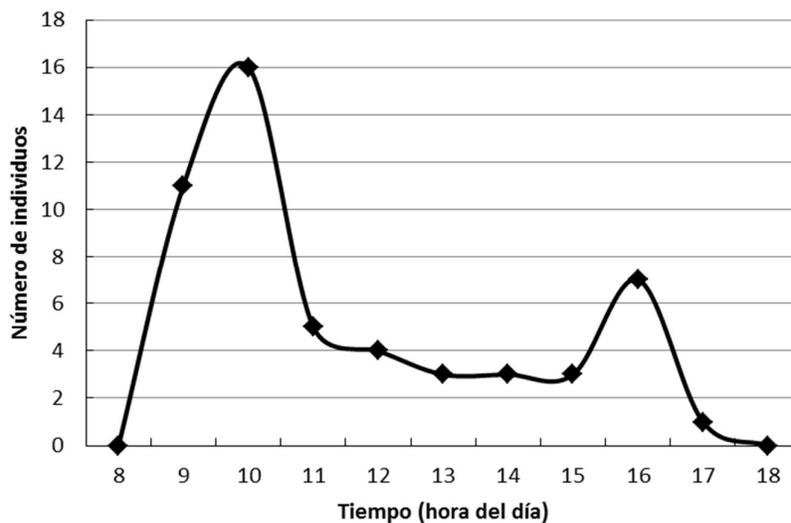


Figura 8.- Frecuencia de observaciones a lo largo del día durante la temporada de secas.

Temperaturas

La temperatura corporal promedio fue de 31.52 ± 0.485 °C (intervalo: 20.2 - 39.1 °C). La T_a y T_s promediaron 22.8 ± 0.381 (intervalo: 16 - 36 °C) y 25.2 ± 0.453 (intervalo: 17.9 - 36.6 °C) respectivamente (fig. 9). No se observaron diferencias significativas entre la T_c de hembras y machos (ANCOVA con T_s como covariable; $F = 0.341$; $P > 0.05$) pero si en la T_c entre adultos y jóvenes (ANCOVA con T_s como covariable; $F = 4.557$; $P < 0.05$).

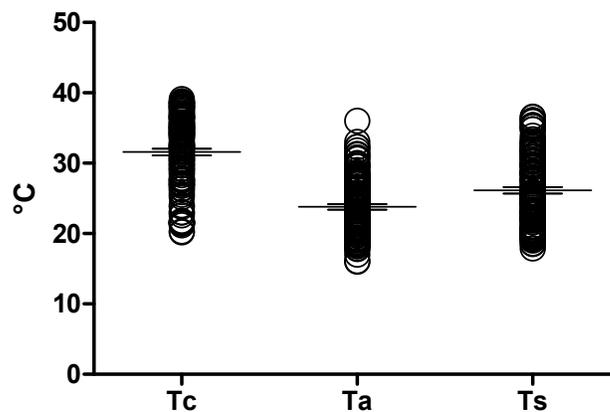


Figura 9.- Temperatura corporal (T_c), del aire (T_a) y del sustrato (T_s), así como la media y el ES.

La T_c presentó una relación positiva y significativa con la T_a ($r^2 = 0.455$; $P < 0.001$; fig. 10) y con la T_s ($r^2 = 0.530$; $P < 0.001$; fig. 11) de cada microhábitat. La T_c no estuvo

relacionada con la (log) LHC ($r = -0.119$; $P > 0.05$; fig. 12), pero si mostró una ligera relación inversa con el (log)peso de las lagartijas ($r = -0.199$; $P < 0.05$; fig. 13).

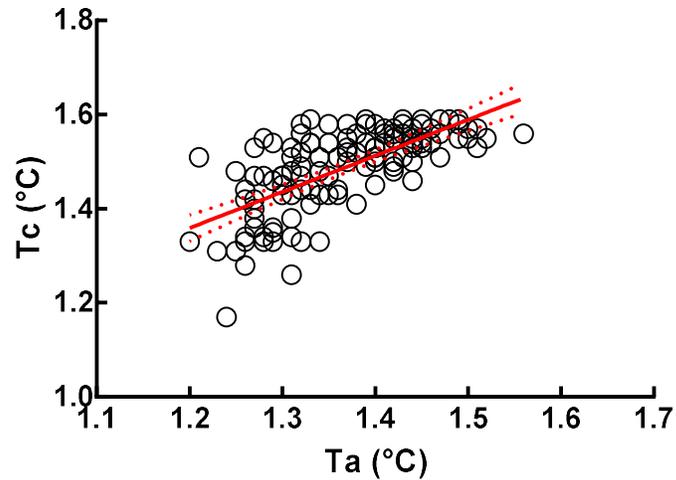


Figura 10.- Relación entre la (log) temperatura corporal (T_c) y la (log) temperatura del aire (T_a) en *Phrynosoma braconnieri*. Cada punto representa un individuo. $r^2 = 0.455$, $P < 0.0001$. Líneas punteadas = intervalos de confianza del 95%.

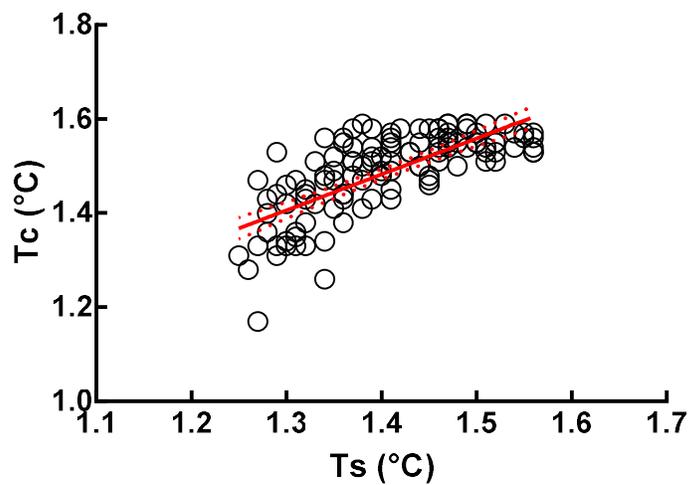


Figura 11.- Relación entre la (log) temperatura corporal (T_c) y la (log) temperatura del sustrato (T_s) en *Phrynosoma braconneri*. Cada punto representa un individuo. $r^2 = 0.530$, $P < 0.0001$. Líneas punteadas = intervalos de confianza del 95%.

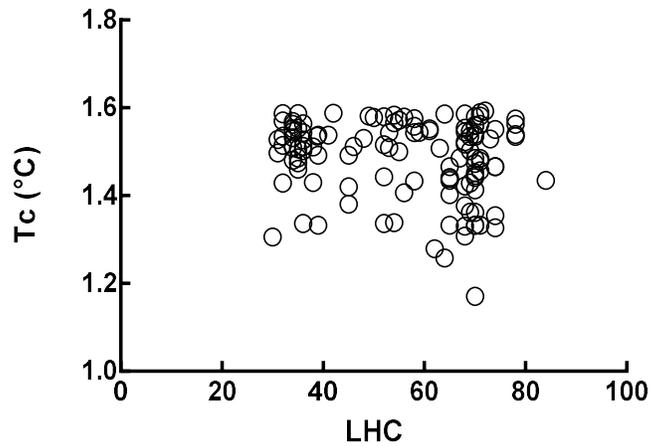
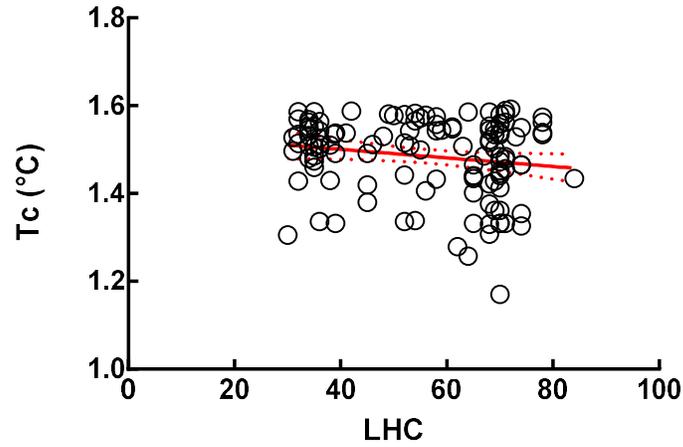


Figura 12.- Relación entre la (log) temperatura corporal (T_c) y la (log) longitud hocico-cloaca (LHC) en *Phrynosoma braconneri*. Cada punto representa un individuo. $r^2 = 0.029$, $P > 0.061$. Líneas punteadas = intervalos de confianza del 95%.

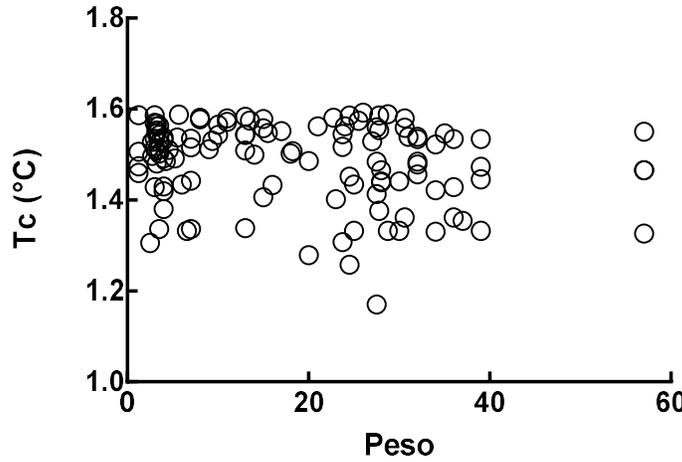
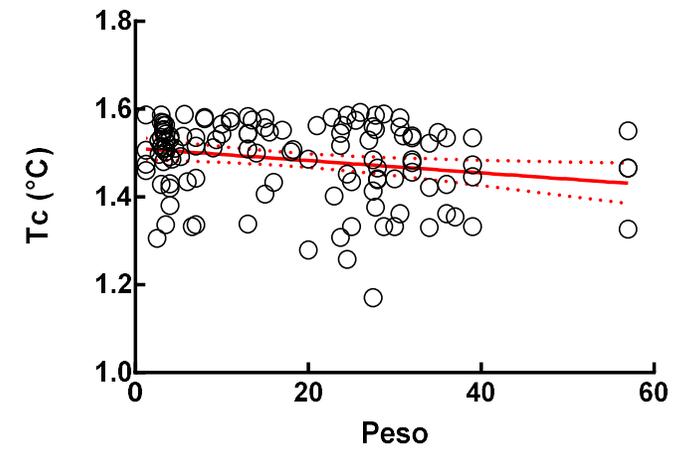


Figura 13.- Relación entre la (log) temperatura corporal (T_c) y el peso en *Phrynosoma braconnieri*. Cada punto representa un individuo. $r^2= 0.049$, $P < 0.0148$. Líneas punteadas = intervalos de confianza del 95%.

El modelo no lineal que mejor se ajusta a los datos es el polinomial de segundo orden, también conocido como cuadrático (figuras 14 y 15), este muestra que las temperaturas corporales (T_c) tienden incrementar en un inicio con las temperaturas ambientales (T_s y T_a) y que posteriormente se estabilizan independientemente de estas.

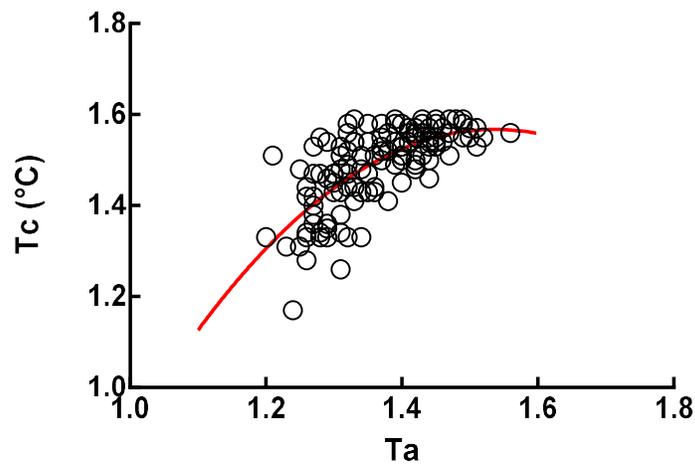


Figura 14.- Regresión no lineal (modelo polinomial) entre la (\log) T_c y la (\log) T_a en *Phrynosoma braconnieri*. Cada punto representa un individuo. $r^2= 0.485$, $P < 0.0001$.

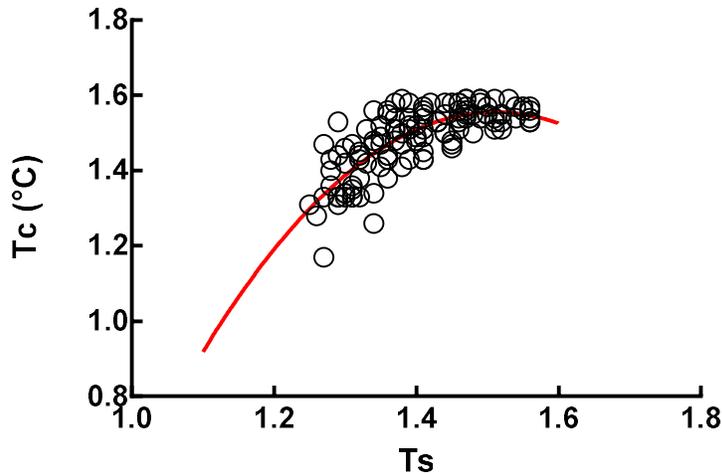


Figura 15.- Regresión no lineal (modelo polinomial) entre la Tc y la Ts en *Phrynosoma braconnieri*. Cada punto representa un individuo. $r^2= 0.600$, $P < 0.0001$.

De acuerdo con el criterio de Huey y Slatkin (*op cit.*), esta población representa un punto intermedio entre el termoconformismo ($r^2= 1$) y la termorregulación activa ($r^2= 0$). No obstante, durante este estudio se observaron diversos mecanismos de termorregulación, como el cambio de forma del cuerpo (costillas aplanadas), orientación en dirección al sol, el aumento o disminución del pigmento en la epidermis y el uso de un mosaico sol-sombra. De la misma manera, un análisis más detallado de las temperaturas corporales vs temperaturas ambientales, muestra que estas son estadísticamente diferentes (ANOVA; $F = 74.2$; $P < 0.0001$) y en el 96.7 % de los datos tomados en campo las Tc son más altas que Ta y Ts, alcanzando hasta 11.45 °C por encima de estas. Estas evidencias sugieren una termorregulación activa en los individuos de la población.

Índices y Estacionalidad

La calidad térmica del hábitat durante lluvias fue de **16.72** (fig. 16), esta es menor a la observada durante el periodo de secas cuyo valor fue **10.21** (fig. 17), no dejando de considerarse esta última como baja. Por el contrario, la precisión en la termorregulación fue más alta durante el periodo de secas (**1.76**; fig. 18) que durante lluvias (**3.89**; fig. 19). Esto refleja que en ambientes más fríos es más difícil alcanzar temperaturas óptimas y por tanto la diferencia entre temperaturas corporales y temperatura seleccionada es mayor. El índice de eficiencia térmica fue de **0.767** en lluvias y de **0.828** durante secas, reflejando una alta capacidad de los individuos en esta población para elevar su temperatura corporal, a pesar de la muy baja calidad térmica del hábitat.

La temperatura promedio de la Tsel fue de 35.85 °C (intervalo: 21.4 - 41.1 °C, percentiles 25%-75% = 33.85-37.38 °C, n = 20). Se encontraron diferencias significativas (ANCOVA con Ts como covariable; F = 4.648; P < 0.05) entre la Tc que presentaron los individuos durante la estación lluviosa y la estación seca.

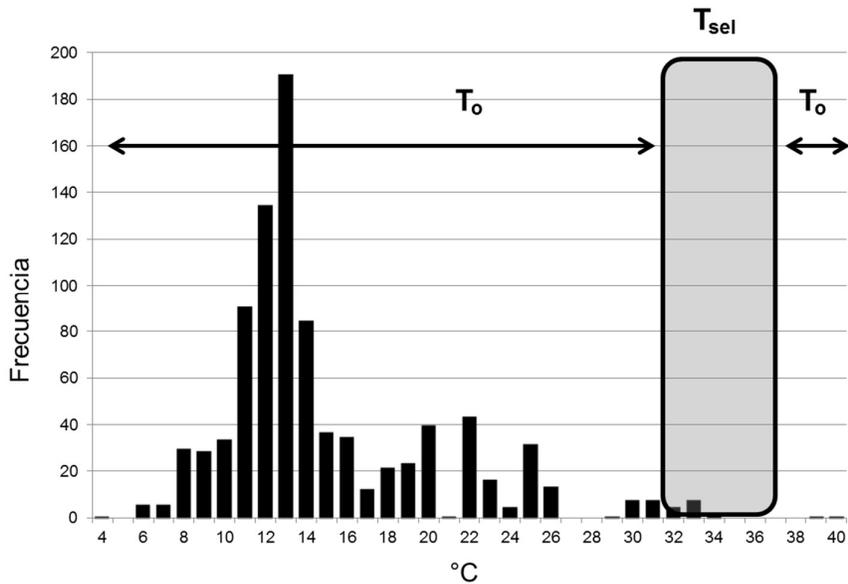


Figura 16.- Frecuencia de las T_o y las T_{sel} durante la temporada de lluvias. Solo el 1.87% de los valores de la oferta térmica están dentro de las temperaturas seleccionadas. La calidad térmica del hábitat está definida por la diferencia entre la T_o y la T_{sel} , su valor fue de 16.72.

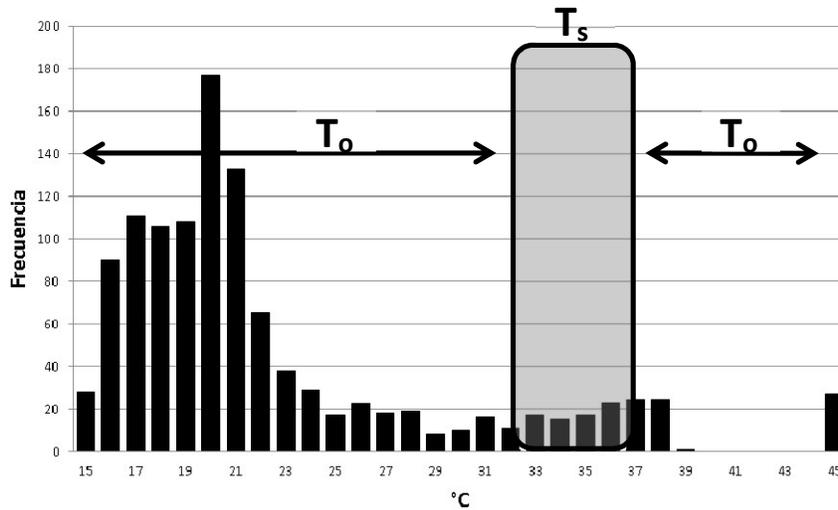


Figura 17.- Muestra la frecuencia de las T_o y las T_{sel} durante la temporada secas. Solo el 8.311% de los valores de la oferta térmica están dentro de las temperaturas seleccionadas. La calidad térmica del hábitat está definida por la diferencia entre la T_o y la T_{sel} , su valor fue de 10.21.

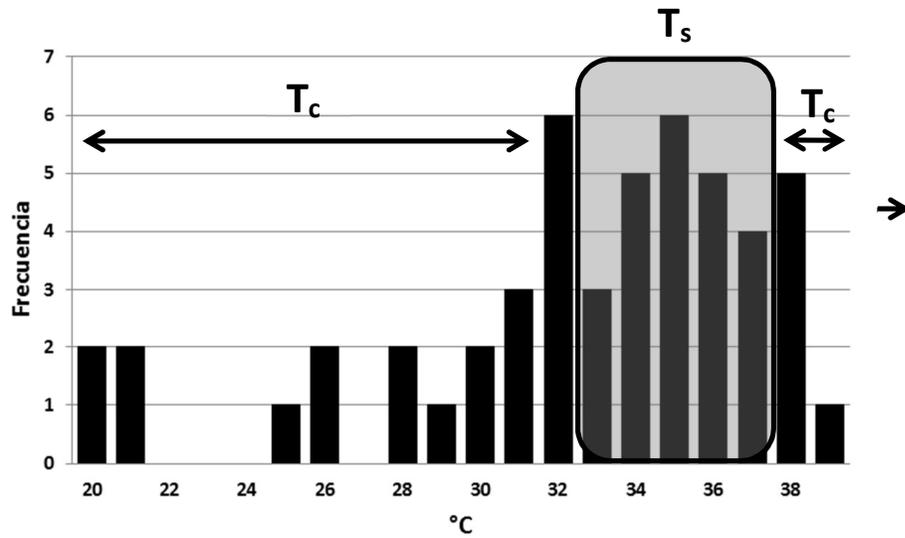


Figura 18.- Muestra la frecuencia de las Tc's observadas y las Tsel durante la temporada de secas. El 56.86% de las observaciones se encuentra dentro de las Tsel. La precisión en la termorregulación está definida por la diferencia entre la Tc y la Tsel, su valor fue de 1.76.

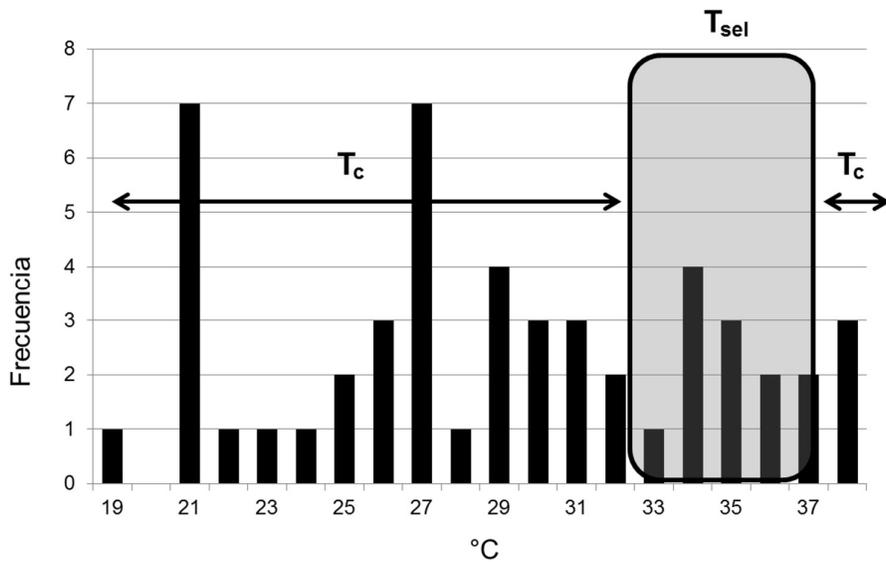


Figura 19.- Muestra la frecuencia de las Tc's observadas y las Tsel durante la temporada de lluvias. El 27.4 % de las observaciones se encuentra dentro de las Tsel. La precisión en la termorregulación está definida por la diferencia entre la Tc y la Tsel, su valor fue de 3.89.

Durante lluvias la temperatura operativa (T_o) máxima generalmente no fue tan alta como las T_c y T_{sel} . Esto refleja capacidad para mantener temperaturas más elevadas que el ambiente (fig. 20). Durante el periodo de secas las temperaturas operativas fueron más elevadas, sin embargo, solo fueron similares a las T_{sel} durante lapsos pequeños durante el periodo de actividad. El periodo de inactividad, a medio día, coincide con un alza en las temperaturas ambientales por encima de la T_{sel} (fig. 21).

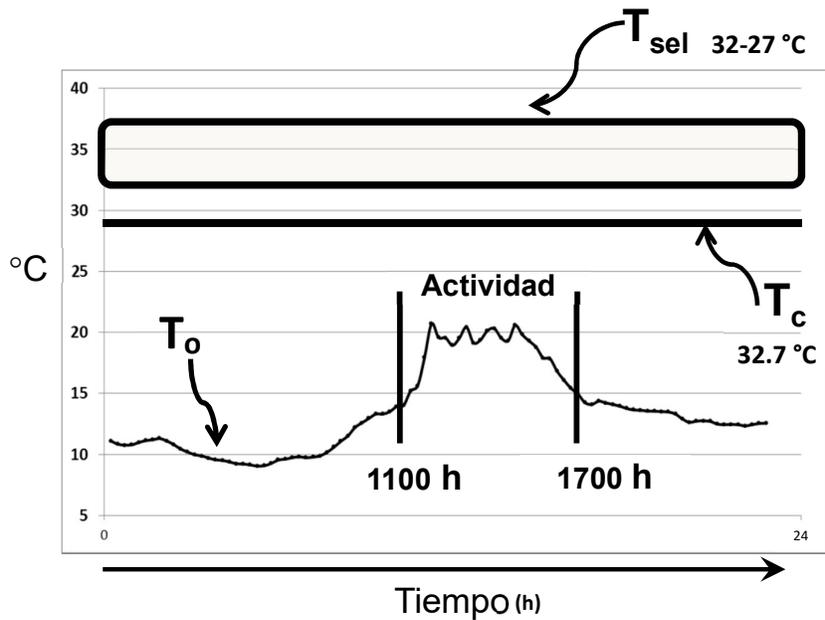


Figura 20.- Muestra el periodo de actividad observado y su relación con las T_o de un día durante el periodo de lluvias. Se observa que los picos térmicos en el ambiente coinciden con el periodo en el que los individuos se mantienen activos, sin embargo, las T_c 's y T_{sel} se mantienen muy por encima de estas temperaturas.

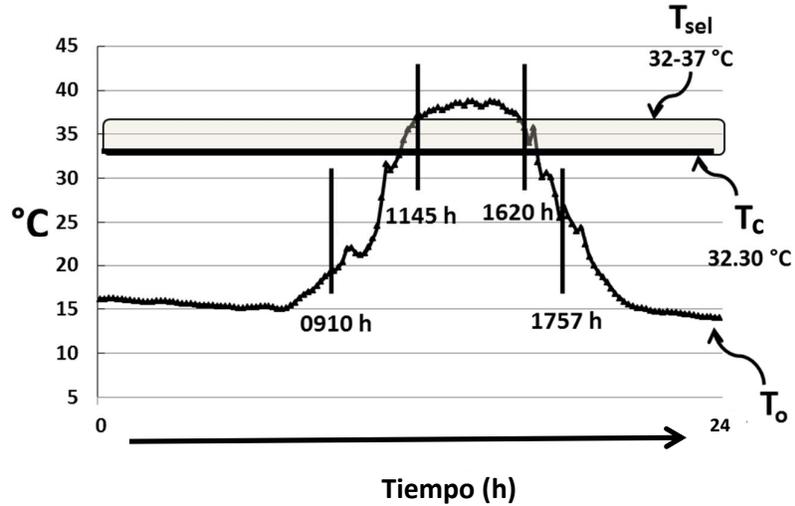


Figura 21.- Muestra el periodo de actividad observado y su relación con la T_o de un día en el periodo de secas. Se observa que el cese de actividad coincide con el lapso en el que la T_o aumenta por encima de la T_{sel} .

Nubosidad y temperatura histórica en el área de estudio

Las temperaturas ambientales ($T_s - T_a$) registradas al momento de captura, durante los días nublados son menores a la registrada durante los días parcialmente nublados o sin nubosidad. Esto nos muestra la estrecha relación entre algunos fenómenos climáticos, como la nubosidad y la oferta térmica en el hábitat de *Phrynosoma braconnieri*. Así mismo, las T_c 's son mayores que las temperaturas ambientales durante los días sin nubosidad que durante los días totalmente nublados (Fig. 22).

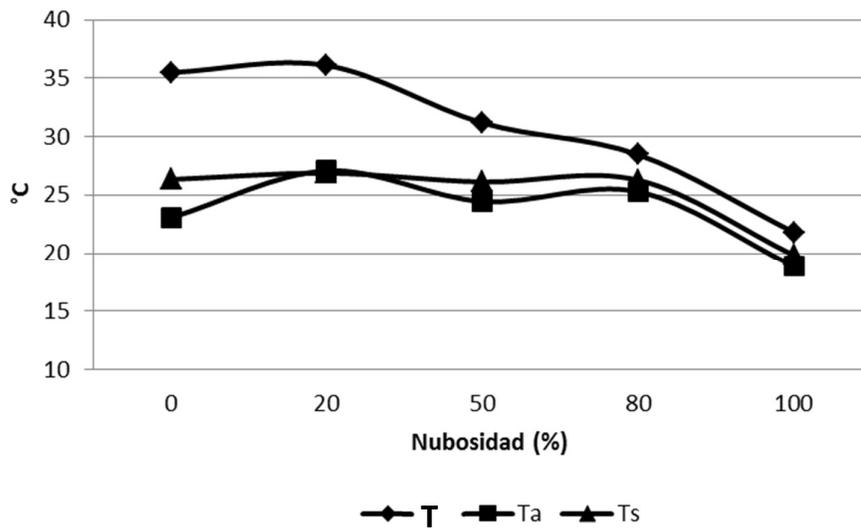


Figura 22.- Tc,y Ta y Ts a distintos intervalos de nubosidad.

La media de la Tc durante lapsos totalmente soleados fue de 32.94 °C (n = 47), mientras que la media de esta misma variable para lapsos totalmente nublados fue de 25.30 (n = 30). Se encontraron diferencias significativas (ANCOVA con Ts como covariable; P < 0.05) entre estas temperaturas.

Los datos climáticos para Ixtlán de Juárez revelan una tendencia a la alza en el número de días al año que estuvieron totalmente nublados durante el periodo comprendido entre 1956 – 2010 ($r^2= 0.823$; P < 0.0001; fig. 23).

También hubo diferencia (U = 1421; P < 0.0001) en las medias de la cantidad de días nublados al mes durante los últimos 10 años con datos disponibles (2001-2010; $\bar{x} = 3.49 \pm 0.302$) comparados con los primeros 10 años (1956-1965; $\bar{x} = 13.49 \pm 0.718$), siendo mayor para el periodo más reciente. No se detectó relación alguna entre la temperatura

máxima ($r^2= 0.093$; $P = 0.0435$) y el periodo 1956-2010, tampoco entre la temperatura mínima ($r^2= 0.039$; $P = 0.1953$) y el mismo periodo.

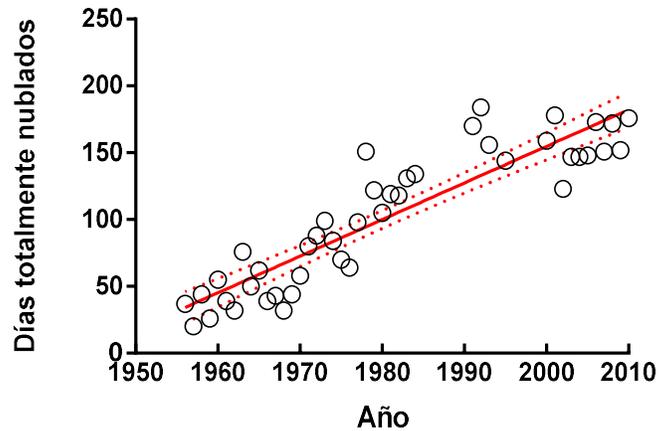


Figura 23.- Incremento en la cantidad de días totalmente nublados en Ixtlán de Juárez, para el periodo 1956-2010. Cada punto representa la observación de un año. $r^2= 0.823$, $P < 0.0001$. Líneas punteadas = intervalos de confianza del 95%.

Proyecciones de Extinción

En Ixtlán de Juárez, las bajas temperaturas muestran que actualmente no existen horas de restricción por altas temperaturas para la población que habita en este lugar.

Las proyecciones de extinción muestran una baja vulnerabilidad para la mayoría de las poblaciones (Ver Anexo I, figura 24), mostrándose como excepciones las poblaciones que habitan al suroeste de Puebla dentro de la mixteca poblana. Dichas poblaciones habitan en zonas semidesérticas y de bosque tropical caducifolio. Estas áreas son muy cálidas y pueden presentar temperaturas comparativamente más altas que las áreas templadas en donde se encuentran el resto de las poblaciones.

Bajo este modelo en particular, se proyecta que para el año 2020 las poblaciones de *Phrynosoma braconneri* con mayor riesgo de extinción son las que se encuentran en la zona más occidental de su distribución (cerca de Tehutzingo). Mientras que la población cercana a Acatlán de Osorio el mayor riesgo de extinción ocurriría para el año 2050. La probabilidad de extinción de las poblaciones que habitan en Valles Centrales de Oaxaca y Sierra Norte de Oaxaca, tienden a ser mayores hacia el año 2150 y algunas persistirían al menos hasta el año 2400, tal es el caso de la población en Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Cabe mencionar que hay otros factores involucrados en la posible extinción de poblaciones, además del aumento en la temperatura, estos se discuten posteriormente.

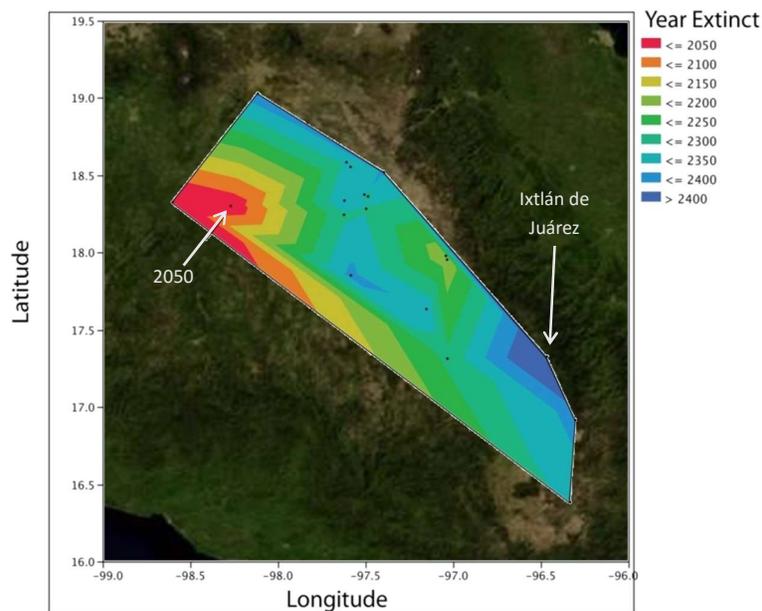


Figura 24.- Muestra las proyecciones de extinción para distintas poblaciones de *Phrynosoma braconneri*. Los colores representan las diferencias en estas proyecciones, los colores más fríos representan menor riesgo de extinción y viceversa.

Discusión

Periodos de actividad

Los individuos de *Phrynosoma braconneri* en las localidades de Ixtlán de Juárez, Oaxaca presentaron dos periodos de actividad diarias durante la temporada de secas. Su lapso de inactividad coincidió con las altas temperaturas observadas hacia el mediodía en esta temporada. Conductas similares han sido observadas en especies de *Phrynosoma* de zonas desérticas, en estos sitios las temperaturas también pueden ser muy altas hacia el mediodía, provocando que los camaleones busquen refugio durante estos periodos del día (Baharav 1975, Pianka 1971, Pianka and Parker 1975).

Durante la temporada de lluvias se observó un periodo de actividad al día, esto es similar a lo reportado por Guyer (1985), quien encuentra este patrón en una población de *Phrynosoma douglassi* que habita en una zona templada. El que se hayan registrado dos periodos de actividad diaria observadas en zonas desérticas (en donde las elevadas temperaturas obligan a los individuos a buscar refugio), se puede interpretar como la falta de factores externos que sean lo suficientemente fuertes para restringir la actividad diaria de esta población. Es importante mencionar que durante los días totalmente nublados o con lluvia no se observó algún camaleón activo, es en estos días en donde la baja oferta térmica los mantiene con temperaturas muy por debajo de sus T_{sel} , lo cual no les permite sostener actividades.

Por otro lado, Baharav (1975) también muestra que los periodos diarios de actividad de los camaleones pueden estar relacionados a los periodos de actividad diarios de las hormigas de las que se alimentan. Esta podría ser una hipótesis alternativa que explicase los periodos de actividad en la población de estudio. Aunque las hormigas, al ser

ectotermas, también dependen de la temperatura ambiental para mantenerse activas. Futuros estudios sobre los periodos de actividad de las presas de los individuos de *P. braconnieri* y su relación con variables en el ambiente permitirán contrastar esta hipótesis.

A gran escala, se ha mostrado que las especies de *Phrynosoma* generalmente presentan un periodo de inactividad anual, de hibernación en las zonas templadas o desérticas y de estivación en las tropicales. Es remarcable que en esta población se puedan encontrar individuos activos durante todo el año. Posiblemente esto se deba a la capacidad termorreguladora de la especie, y/o a que las temperaturas no son tan bajas como en otras latitudes y/o a la disponibilidad de alimento. Una búsqueda en la literatura sobre el tema no arroja observaciones similares para otras especies de Phrynosomatidos, en cuanto a patrón de actividad se refiere.

Termorregulación

Nuestros resultados muestran que los camaleones de Ixtlán de Juárez mantienen una relación positiva con la T_s y la T_a hasta alcanzar su T_{sel} , posteriormente mantienen estas temperaturas independientemente del incremento en las temperaturas ambientales, resultados similares fueron observados por Christian (1998) en una población de *Phrynosoma douglassi* que habita en una zona templada.

En contraste, Woolrich y colaboradores (2012) reportan que las temperaturas corporales de *Phrynosoma braconnieri* no están relacionadas con las temperaturas del aire ni del sustrato ($n = 27$), aunque no mencionan las particularidades de su muestreo, como la temporada en que tomaron datos o si el muestreo fue realizado a lo largo de todo el

periodo diario de actividad de la población, esto dificulta el hacer comparaciones con la población de Ixtlán de Juárez. Además, estos datos provienen de una población que habita el valle de Zapotitlán Salinas, en el estado de Puebla, esta es un área semidesértica con clima y características ambientales diferentes a las de Ixtán de Juárez, es posible que ambas poblaciones presenten estrategias diferentes de termorregulación en respuesta a sus condiciones ambientales particulares. Es necesario más trabajo al respecto para clarificar la variación intrapoblacional en las estrategias de termorregulación de poblaciones de *Phrynosoma*.

Por otro lado, de acuerdo al criterio de Huey y Slatkin (op cit.) la población de Ixtlán de Juárez se encuentra en un punto intermedio entre el termoconformismo y la termorregulación activa, sin embargo, nuestros datos muestran que el 97 % de los individuos mantenían temperaturas más altas que las del ambiente cuando fueron encontrados (hasta en 11.5 °C), esto aunado a la baja oferta térmica registrada, sugiere una termorregulación activa en esta población.

Los modelos explican menos del 50% de la variabilidad en la temperatura corporal de los individuos de *Phrynosoma braconneri*, lo cuál sugiere que existen otros factores importantes que afectan la temperatura de estos individuos. Muy posiblemente esta especie presente varios de los mecanismos de termorregulación presentes en otras especies de *Phrynosoma*. Particularmente, se observaron a varios individuos con las costillas extendidas y cuerpos aplanados, orientados en dirección al sol, sobre todo por las mañanas. Esto ha sido observado en otras especies del mismo género (Heat 1965, Zug 2001). Así mismo, el cambio en la coloración del integumento es evidente en esta población, por las mañanas o en días muy fríos, mantienen coloraciones más oscuras que hacia el medio día o en días soleados (Obs. pers.). Y si bien existen diferencias intra

e interpoblacionales en la coloración, se ha notado que los individuos de *Phrynosoma braconnieri* que habitan zonas de montaña tienden a presentar coloraciones más oscuras que sus conespecíficos de zonas más bajas (Montanucci, 1979).

Otro mecanismo de termorregulación observado en este estudio consiste en intercambiar entre microhábitat con distinta incidencia solar. Esto generalmente ocurre en días soleados o parcialmente nublados y muy posiblemente les permita mantener temperaturas estables a lo largo de parte de su periodo de actividad, así como evitar el sobrecalentamiento. Los individuos de esta población generalmente presentan una movilidad reducida (Obs. pers.) por lo que un aumento significativo en su T_c por calor metabólico parece poco viable, aunque es posible y hace falta cuantificarlo.

Índices y estacionalidad.

La población que habita en Ixtlán de Juárez se encuentra bajo condiciones de baja calidad térmica del hábitat, esto es, las temperaturas que ofrece el ambiente a lo largo del día son muy diferentes (más altas o más bajas) que las temperaturas que requieren los individuos de la población para mantenerse activos.

Así mismo, las temperaturas corporales que presentan los individuos de esta población generalmente son diferentes a las temperaturas seleccionadas, no obstante, al considerar la baja oferta térmica del hábitat se puede vislumbrar el porqué de la dificultad para alcanzar las T_{sel} . Aun así fue posible observar que muchos individuos, especialmente durante la temporada de secas, alcanzaban su temperatura óptima.

Esta población mostró una alta eficiencia en la termorregulación (**0.767** en lluvias y **0.828 en secas**), sus niveles cercanos a 1 muestran que estos individuos poseen una alta capacidad para elevar su temperatura corporal, a pesar de las bajas temperaturas ambientales. Esto contrasta notablemente cuando comparamos estos resultados con los obtenidos por Hitchcock y McBrayer (2006) quienes trabajaron con una especie de gecko europeo (*Hemidactylus turcicus*) y encontraron valores cercanos a 0 como eficiencia térmica. Esto refleja una baja capacidad de termorregulación por parte de individuos que tienden a la tigmotermia.

Por otro lado, estos índices también son mayores a lo reportado para una población de *Phrynosoma orbiculare* que habita a 2400 msnm en la cuenca del Valle de México (Arias-Balderas, op cit), en donde se reporta un valor para la eficiencia térmica de **0.520**.

De forma contrastante, Gvozdik (2002) observa valores de entre 0.78 y 0.86 para poblaciones de *Zootoca vivípara*. Este es un ejemplo de una especie en el otro extremo del espectro de termorregulación, comportándose de manera similar a lo observado en este estudio. Sin embargo, es importante señalar que la calidad térmica del hábitat en donde habita *Z. vivípara* es mayor que la reportada en este trabajo, con valores que van de 2.6 a 5.6. Es importante considerar este dato cuando se interpreta y compara la eficiencia térmica de una especie.

Nubosidad y vulnerabilidad

En general, en la zona de estudio, durante la época de estiaje la temperatura puede aumentar rápidamente por la mañana, permitiendo a los camaleones mantenerse activos solo durante algunas horas antes de tener que refugiarse de las altas temperaturas. Sin embargo, durante la temporada de lluvias se experimentan días totalmente nublados durante los cuales las distintas estrategias que utiliza esta especie para termorregular no son suficientes para elevar su temperatura hasta alcanzar su Tsel. Esto provoca que los camaleones permanezcan inactivos hasta que la incidencia solar aumente las temperaturas disponibles en el medio.

Por lo tanto, un aumento en la cantidad de días totalmente nublados al año, posiblemente represente una disminución en la cantidad total de horas que los individuos de esta población pueden utilizar para desarrollar actividades vitales, tales como el forrajeo o la búsqueda de pareja. Este aumento se evidencia en el análisis de nubosidad histórica que se presenta en este trabajo y es posible que esta tendencia se mantenga dado que a escala global se espera que la precipitación (y por tanto la nubosidad) dentro del área de influencia de los huracanes aumente entre un 3% y un 37% hacia el año 2100 (Knutson 2010). Este panorama muestra que las poblaciones de *Phrynosoma braconieri* que habitan las montañas al norte del estado de Oaxaca podrían estar en riesgo de experimentar más días nublados y por tanto bajas temperaturas durante más días al año. Es necesario generar modelos regionales de variación en la nubosidad a fin de explorar a fondo esta hipótesis.

En contraste a lo postulado por Sinervo *et al.* (2010), este trabajo postula por primera vez la posible vulnerabilidad de una especie de reptil a las bajas temperaturas, el siguiente paso es generar un modelo de vulnerabilidad que permita analizar en qué sitios

se encuentran las especies con mayor riesgo de extinción (si es que lo hay) debido a este cambio en la temperatura ambiental.

Por otro lado y de acuerdo con el modelo generado, las poblaciones que habitan zonas desérticas (ejemp. Tehuacán y Chapulco; ver Anexo I para obtener su ubicación), se verán afectadas por un aumento en la temperatura. Si bien no se cuenta con temperaturas operativas dentro de estas áreas desérticas, se espera que los individuos de estas poblaciones presenten periodos de actividad similar a los observados en otras especies de lacertilidos desérticos (Heat 1965, Baharav 1975). Esto es, que presenten un par de ventanas diarias de actividad, una por la mañana y otra por la tarde, con un lapso de inactividad (restricción por elevadas temperaturas) a medio día. Se espera que las horas de restricción en la actividad para especies desérticas aumenten en los próximos años, esto podría poner en riesgo la sobrevivencia de estas poblaciones e incluso podría llevarlas a una extirpación local (Sinervo, *op cit*).

La mitigación de los efectos adversos, con causa antropogénica, en las especies del género *Phrynosoma*, depende de una adecuada comprensión de los factores que los generan. Se espera que la información generada en el presente trabajo contribuya a la comprensión de dichos factores y que pueda ser utilizada en el desarrollo de planes de manejo y conservación para esta especie y otras similares. Es necesario entender los diversos factores que afectan la distribución y abundancia de las especies de reptiles mexicanos antes de que estas perezcan ante un rápido cambio ambiental.

Conclusiones

- *Phrynosoma braconnieri* es una especie que termorregula activamente, siendo capaz de elevar su temperatura corporal muy por encima de oferta térmica ambiental.
- La calidad térmica del área de estudio es baja, esto es, no ofrece temperaturas cercanas a las temperaturas óptimas para esta población.
- De acuerdo al modelo propuesto, las poblaciones de *Phrynosoma braconnieri* que habitan zonas templadas de montaña presentan una baja vulnerabilidad al aumento en las temperaturas ambientales. No obstante, las poblaciones que habitan zonas áridas (al sureste de Puebla) posiblemente estén en riesgo de desaparecer antes del fin de siglo.
- Las zonas templadas de montaña en donde habitan poblaciones de *Phrynosoma braconnieri*, posiblemente experimenten un aumento en los días nublados al año, esto provocaría una disminución en la cantidad total de horas de actividad al año de los individuos en estas poblaciones.

Literatura citada

- Andrews, R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology*. 6: 329-334.
- Arias-Balderas, S. F. 2011. Termorregulación y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en el Arenal, Nicolás Romero, Edo. de México. Tesis de Maestría. IB-UNAM..
- Arias-Balderas, S. F., Hernández-Ríos, A. y F. Correa-Sánchez. 2012. *Phrynosoma braconnieri*. Predation. *Herpetological Review*. 335-336.
- Baharav, D. 1975. Movement of the horned lizard *Phrynosoma solare*. *Copeia*. 1975: 649-657.
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, J. A. y G. R. Smith. 1998. Thermal Tolerance of five species of lizard from Mexico and the Southwestern USA. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*. 34:1-14.
- Bartholomew, G. A. 1982. Physiological control of body temperature. En "Biology of Reptilia". C. Gans y F.H. Pough, Eds. Academic Press, New York. 167-211 p.
- Beniston, M., Días, H. F. y R. S. Bradley. 1997. Climatic change at high elevation sites: An overview. *Climatic Change*. 36: 233-251.
- Bradshaw, W. E. y Holzapfel C.M. 2006. Evolutionary response to rapid climate change. *Science*. 312: 1477-1478.
- Christian, K. A. 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *The Journal of Thermal Biology* 23:395-399.
- Crowley, S. R. 1985. Thermal sensitivity of sprint running in the lizard *Sceloporus undulatus*: Support for a conservative view of thermal physiology. *Oecologia*. 66: 219-225.

- Cowles, R. B. y C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 83: 265-296.
- García, E. 1990. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía.
- Guyer, C., y A. D. Linder. 1985. Thermal ecology and activity patterns of the short horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) and the sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*) in southeastern Idaho. *Great Basin Naturalist*. 45: 607-614.
- Guyer, C., y A. D. Linder. 1986. Growth and population-structure of the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) and the sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*) in southeastern Idaho. *Northwestern Scientist*. 59:294-303.
- Global Information Facility webpage: <http://www.gbif.org/species>. Consultada en julio de 2012.
- Gvozdik, L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology*. 80: 479-492.
- Hare, K. M. y A. Creek. 2010. Exploring the consequences of climate-induced changes in cloud cover on offspring of a cool-temperate viviparous lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*. 101: 844-851.
- Harris, R. W. 1958. A nocturnal tendency in *P. platyrhinos*. *Copeia* 1958:222.
- Heath, J. E. 1962. Temperature-independent morning emergence in lizards of the genus *Phrynosoma*. *Science* 138(3543):891-892.
- Heath, J. E. 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Miscellaneous Publications in Zoology*. 64(3):97-136.
- Hertz, P. E. 1980. Responses to dehydration in *Anolis* lizards sampled along altitudinal transects. *Copeia*. 440-446.

- Hertz, P. E. y R. B. Huey. 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology*. 62: 515-521.
- Hertz, P. E., B. R. Huey, y R. D. Stevenson. How carefully do ectotherms regulate body temperature? The Fallacy of the Inappropriate Question. *The American Naturalist*. 142:796–818.
- Hitchcock, M. A. y L. D. McBrayer. 2006. Thermoregulation in nocturnal ectotherms: Seasonal and intraspecific variation in the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Journal of Herpetology*. 40: 185-195.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: C. Gans and F. H. Pough, eds., *Biology of the Reptilia Vol. 12, Physiology*. Academic Press, London. 25-91 p.
- Huey, R. B. y J. J. Tewskbury. 2009. Can behavior douse the fire of climate warming?. *Proceedings of the National Academy of Science*. 106: 3647-3648.
- Huey, R. B., B. J. Losos, y C. Moritz. 2010. Are lizards toast?. *Science*. 328: 832-833.
- IPCC. 2007. *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Knutson, T. R., J. L. McBride, J. Chan, K. Emanuel, G. Holland, C. Landsea, I. Held, J. P. Kossin, A. K. Srivastava, y M. Sugi. 2010: Tropical cyclones and climate change. *Nature Geoscience*. 3: 157-163.
- Kour, E. L. and V. Hutchinson. 1970. Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats. *Copeia*. 70: 219-229.
- McCarty, J. P. 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*. 15: 320–331.
- McCullough, E. C. y W. P. Porter. 1971. Computing clear day solar radiation spectra for the terrestrial ecological environment. *Ecology* 52: 1008-1015.

- Montanucci, R. R. 1979. Notes on systematics of horned lizards allied to *Phrynosoma orbiculare* (Lacertilia:Iguanidae). *Herpetologica*. 35:116–124.
- PDISP. 2005. Plan para el Desarrollo Integral, Sustentable y Pluricultural. 2005. Ixtlán de Juárez, Oaxaca. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas.
- Parker, W. S. 1971. Ecological observations of the regal horned lizard (*Phrynosoma solare*) in Arizona. *Herpetologica*. 27:333- 338.
- Pianka, E. R. y W. S. Parker. 1975. Ecology of horned lizards: A review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 1975:141-162.
- Powell, G. L. y A. P. Russell. 1985. Field thermal ecology of the eastern short horned lizard (*Phrynosoma douglassi brevirostre*) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 63: 228-238.
- Prieto, A. A. y W. G. Whitford. 1971. Physiological responses to temperature in horned lizards, *P. cornutum* and *P. douglassi*. *Copeia* 1971: 498.
- Ruiz, D., Moreno, H. A., Gutiérrez, M. E. y P. A. Zapata. 2008. Changing climate and endangered high mountain ecosystems in Colombia. *Science of the Total Environment*. 398: 122-132.
- SAGARPA. 2009. Diagnóstico y plan de desarrollo municipal de Ixtlán de Juárez. Secretaría de agricultura, ganadería, desarrollo rural, pesca y alimentación.
- Saynes, V., Etchevers, J. D., Galicia, L., Hidalgo, C. y J. Campo. 2012. Soil carbon dynamics in high-elevation temperate forest of Oaxaca (Mexico): Thinning and rainfall effects. *Bosque*. 33: 3-11.
- Sherbrooke, W. C. 2003. Introduction to Horned Lizards of North America. University of California Press, Berkeley, California.
- Sherbrooke, W. C. y Rodriguez, C. 2010. *Phrynosoma braconnieri*: Defensive blood-squirting behavior. *Herpetological Review*. 4: 226-227.

- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Ávila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Victoriano Sepúlveda, P., Duarte Rocha, C. F., Iburgüengoytía, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J. y J. W. Sites, Jr. 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science*. 328(5980):894-899.
- SmartWood. 2002. Resumen Público de Certificación de Unión de Productores Forestales Zapotecas-Chinantecas de la Sierra de Juárez de R.I. (UZACHI).
- Solomon, S., D. Qin, M. Manning, R.B. Alley, T. Berntsen, N.L. Bindoff, Z. Chen, A. Chidthaisong, J.M. Gregory, G.C. Hegerl, M. Heimann, B. Hewitson, B.J. Hoskins, F. Joos, J. Jouzel, V. Kattsov, U. Lohmann, T. Matsuno, M. Molina, N. Nicholls, J. Overpeck, G. Raga, V. Ramaswamy, J. Ren, M. Rusticucci, R. Somerville, T.F. Stocker, P. Whetton, R.A. Wood y D. Wratt. 2007: Resumen Técnico. En: *Cambios Climáticos 2007: Base Física de la Ciencia. Aportes del Grupo de Trabajo I al Cuarto Informe de Evaluación del Panel Intergubernamental sobre Cambios Climáticos*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, Estados Unidos.
- Van Emden, H.E. 2008. *Statistics for Terrified Biologists*. Blackwell Publishing, Carlton.
- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.C.J., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O. y F. Bairlen. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.
- Williams K. L. 1959. Nocturnal activity of some species of horned lizard, genus *Phrynosoma*. *Herpetologica* 15:43.

- Woolrich-Piña G. A., Smith G. R. y J. A. Lemos-Espinal. Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology Notes*. 5: 361-364.
- Zamudio, K. R. y G. Parra-Olea. 2000. Reproductive mode and female reproductive cycles in two endemic horned lizards (*Phrynosoma taurus* and *Phrynosoma braconnieri*). *Copeia*. 222-229.
- Zug, G. R. Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles* (Second Edition). Academic Press.

Anexo I.- Muestra las localidades de *Phrynosoma braconnieri* utilizadas para generar el modelo de vulnerabilidad al calentamiento global. Datos tomados de la Global Biodiversity Information Facility, consultado en Julio 2012.

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)
Chapulco, Puebla	18.615556	-97.403856	1196
San Jose Lachiguiri, Oaxaca	16.383592	-96.331992	1693
Ixtlán, Rancho Teja, Oaxaca	17.326611	-96.464719	2235
Tecomavaca 2mi NW, Oaxaca	17.978214	-97.041894	640
Cacaloapan, 1.5mi w, Puebla	18.584342	-97.609047	1960
Tejocotes, Distrito de Etna, Oaxaca	17.313256	-97.032992	1940
Tehuacan, 4mi N	18.522039	-97.394525	1920
Santiago Apoala, 2.8km O, Oaxaca	17.634	-97.153	2390
Santa María Tecomavaca	17.954	-97.035	615
San Pedro Nopala, Oaxaca	17.852	-97.584	2320
Cima del Chacatecas, Zapotitlan Salinas, Puebla.	18.363	-97.486	2251
Cacaloapan, Tepanco de López	18.554	-97.586	1912
Cerro el Pajarito, Zapotitlan Salinas, Puebla.	18.375	-97.507	2075
San Lucas Teteletitlan	18.336	-97.621	1907
Acatepec, 5km ONO, Puebla.	18.243908	-97.623503	1925
Zapotitlan de las Salinas, Puebla	18.283181	-97.497039	1591