



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE ANIDACIÓN DE *Phrynosoma asio* EN EL LÍMITE DE SU
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN GUERRERO, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. MARCOS GARCÍA PAREJA

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

COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. ISAÍAS H. SALGADO UGARTE
FES ZARAGOZA, UNAM

MÉXICO, C. D. MX

MARZO 2017



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

**ECOLOGÍA DE ANIDACIÓN DE *Phrynosoma asio* EN EL LÍMITE DE SU
DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN GUERRERO, MÉXICO.**

TESIS

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

PRESENTA:

BIÓL. MARCOS GARCÍA PAREJA

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

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DR. ISAÍAS H. SALGADO UGARTE
FES ZARAGOZA, UNAM**

Un. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar UNAM
Presente

Me permito informarle a usted que en el primer del Guacortie por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrados el día 13 de junio de 2015, se sortó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **GARCÍA PAREJA MARCOS** con número de cuenta 51401551 con la tesis titulada: **"ECOLOGIA DE ANIDACION DE PARYNOSOMA ASIO EN EL LIMITE DE SU DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL EN GUERRERO, MEXICO"**, realizada bajo la dirección del DR. **FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**:

Presidente:	DR. MANUEL FERRA ORTIZ
Vocal:	DR. ANIBA, HELIOS DIAZ DE LA VIEJA PEREZ
Secretario:	DR. ISABEL HAZARMA BETH SALGADO USARTE
Suplente:	DR. VIOLETA GUILLERMO ALFONSO
Suplente:	DR. HIRSAIM ARAU FERRER MENDOZA

Si requiere particular me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universidad C.U. Mex., a 20 de febrero de 2017.

M. del Co. Cuyres

DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por todas las facilidades brindadas en mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología "CONACyT" por la beca otorgada con numero (CVU y Becario) **545227/294507**, para la realización de mis estudios de maestría. Extiendo mis agradecimientos a programa PAEP del Posgrado de Ciencias Biológicas, de la UNAM por el apoyo brindado para la estancia de investigación en Tucson, Arizona.

Al PAPIIT IN 210116 por el apoyo económico brindado mediante este proyecto.

A los miembros de comité tutor Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, Dr. Andrés García Aguayo y Isaías H: Salgado Ugarte por toda la ayuda brindada y el conocimiento compartido en el desarrollo de esta investigación.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la Universidad Nacional Autónoma de México por aceptarme en este posgrado de Ciencias Biológicas.

Al Dr. Fausto Méndez de la Cruz, por aceptarme en su laboratorio, brindándome su apoyo y compartirme su conocimiento.

A los miembros del jurado: Dr. Manuel Feria Ortiz, Dr. Anibal Helios Díaz de la Vega Pérez, Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte, Dr. Woolrich Piña Guillermo Alfonso y Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza por sus valiosos cometarios, críticas y sugerencias para mejorar este trabajo.

Al M. en C. Leonardo J. López Damián y la M. en C. Elizabeth Beltrán Sánchez por la motivación para estudiar un posgrado y conducirme por uno de los caminos más maravillosos de la Biología, que es el grupo de los reptiles.

Al M en C Franklin Cuapio Chavarría y M en C Diego M. Arenas por sus valiosas recomendaciones durante el trabajo de campo.

A Raúl Gómez Trejo por su ayuda en campo y la revisión del abstract.

A Wilbert Pérez por su valiosa ayuda en campo durante su verano de investigación 2014 en el laboratorio de Herpetología de Dr. Fausto.

A mis compañeros de laboratorio Diego Arenas, Oscar Rodríguez, Alberto Rodríguez, Raúl Gómez y Cyntia de quienes he aprendido grandes cosas de la herpetología.

A Sara Olais por todo su apoyo, cariño y la ayuda en la revisión de este escrito.

A mi Padre y hermanos por su apoyo incondicional para continuar con mis estudios de posgrado.

DEDICATORIA

La dedico al amor más grande, incondicional y puro, que es el amor de mi madre Tomasa Pareja Reyes, gracias por todo!!!!!!.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. ANTECEDENTES.....	5
5. JUSTIFICACIÓN.....	8
6. HIPÓTESIS.....	9
7. PREDICCIONES.....	9
8. OBJETIVOS.....	10
8.1. Objetivo general.....	10
8.2. Objetivos particulares.....	10
9. MATERIAL Y MÉTODOS.....	11
9.1. Descripción de la especie de estudio.....	11
9.2. Historia natural.....	12
9.3. Distribución.....	13
9.4. Área de estudio.....	14
9.5. Trabajo de campo.....	17
9.6. Caracterización del área de anidación.....	17
9.7. Caracterización de nidos y nidadas.....	17
9.8. Análisis de datos.....	18
10. RESULTADOS.....	19
10.1. Aéreas de anidación y sus características.....	19
10.2. Micrositio de nido.....	21
10.3. Cámara de incubación y sus características.....	24
10.4. Orientación de los nidos.....	29
10.5. Humedad del suelo.....	33
10.6. Temperatura de nidos.....	34
10.7. Características de nidada.....	40
10.8. Éxito de eclosión.....	44
10.9. La mosca parasitaria.....	46
11. DISCUSIÓN.....	48
11.1. Aéreas de anidación y sus características.....	48
11.2. Micrositio de nido.....	49
11.3. Cámara de incubación y sus características.....	52
11.4. Orientación de los nidos.....	53
11.5. Humedad del suelo.....	55
11.6. Temperatura de nidos.....	56
11.7. Características de nidada.....	58
11.8. Éxito de eclosión.....	59
12. CONCLUSIÓN.....	60
13. LITERATURA CITADA.....	61

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Macho de <i>Phrynosoma asio</i> encontrado en el área de estudio, Cerro Tepetlayo, Guerrero, México.....	11
Figura 2. Ciclo reproductivo de la población de <i>Phrynosoma asio</i> (García-Pareja, 2012) representados en un climograma con datos de la estación climática número 12-063 (García, 2004).....	12
Figura 3. Área de distribución de <i>Phrynosoma asio</i> (Adam y McGuire, 2006).....	13
Figura 4. Figura 4. Área de estudio (polígono en naranja). Imagen tomada de Google Earth.....	14
Figura 5. Temperatura y humedad promedio de Zumpango del Rio (García, 2004).....	15
Figura 6. Área de estudio Cerro Tepetlayo, tomada el 07 de Julio (época de lluvias) del 2013.....	16
Figura 7. Área de estudio Cerro Tepetlayo, tomada el 05 de Marzo (época de secas) del 2013.....	16
Figura 8. Nidos proyectados en imagen de Google Earth donde se agrupan en dos áreas (1 y 2) y de anidación en el Cerro Tepetlayo.....	20
Figura 9. Hormigueros proyectados en imagen de Google Earth donde se agrupan en dos áreas (1 y 2) y coinciden con las áreas de anidación.....	20
Figura 10. Esquema de las distancias del nido al arbusto más cercano y al hormiguero con la orientación a los puntos cardinales con simulación de la sombra proyectada por el arbusto y radiación solar: 1 arbusto, 2 hormiguero y 3 nido.....	22
Figura 11. Fotografía del micrositio de anidación con respecto a la orientación cardinal: 1=Arbusto más cercano al nido; 2=Ubicación del nido; 3=Hormiguero más cercano al nido	22

Figura 12. Gráfico de violín con las distancias (metros) de los nidos al arbusto más cercano, mostrando la mediana y la distribución de los datos.....	23
Figura 13. Gráfico de violín con las distancias (metros) de los nidos al hormiguero más cercano, mostrando la mediana y la distribución de los datos	23
Figura 14. Nidos de <i>P. asio</i> en el área de estudio: a) nido construido por una hembra, listo para incubar; b) hembra desovando en el nido previamente construido; c) nidada puesta y lista para ser cubierta con suelo para su incubación; d) Instalación de iButton Thermochron para el monitoreo de temperaturas dentro del nido durante la incubación.....	26
Figura 15. Gráfico de violín con la profundidad (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos.....	27
Figura 16. Gráfico de caja y bigotes del ancho (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos	27
Figura 17. Gráfico de caja y bigotes del largo (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos.....	28
Figura 18. Gráfico de caja y bigotes con la profundidad (cm) a la parte más superficial de la nidada durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos.....	28
Figura 19. Estimador de densidad por kernel von Mises, $nu= 37.88$, con 4 modas, indicando la orientación de los nidos con respecto al arbusto más cercado.....	30
Figura 20. Frecuencias de orientación de los nidos, donde se muestran las cuatro modas y la moda que más se presentó fue a los 175.4° con respecto al arbusto más cercano	30

Figura 21. Estimador de densidad por kernel von Mises, $h= 15.84$, con 3 modas, indicando la orientación de los nidos con respecto al hormiguero.....	31
Figura 22. Frecuencias de los nidos graficadas, donde se muestran las tres modas y la moda que más se presenta es 23.0 con respecto al hormiguero.	31
Figura 23. Estimador de densidad por kernel von Mises, $h= 36.48$, con cuatro modas, indicando la orientación de la entrada del nido.....	32
Figura 24. Frecuencias de los nidos graficadas, donde se muestran las cuatro modas y la moda que más se presentó fue a los 175.4° con respecto a la entrada del nido.....	32
Figura 25. Gráfico de caja y bigotes con el porcentaje de humedad de los nidos durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos.....	33
Figura 26. Figura 26 Promedios graficados de temperaturas de los nidos eclosionados exitosamente durante todo el periodo de incubación. De 1 a 24 hrs.....	35
Figura 27. Gráfico de caja y bigotes con las temperaturas de incubación de los nidos eclosionados exitosamente presentando la media y la distribución de los datos. La mediana más baja es del nido 4 con 23.8°C y la más alta el nido 3 con 25.5 °C.....	36
Figura 28. Gráfico de caja y bigotes con las temperaturas de incubación de los nidos no eclosionados y temperaturas ambientales, presentando la media y la distribución de los datos	36
Figura 29. Gráfico de caja y bigotes con las temperaturas de incubación de los tres años de muestreo para los nidos eclosionados exitosamente, presentando la media y la distribución de los datos. La mediana más baja fue en el año 2014 con 24.7°C y la mediana más alta del 2012 con 25.45°C.....	37
Figura 30. Promedios por horas de la temperatura de los tres años de incubación de los nidos eclosionados exitosamente.....	37

Figura 31. Gráfico de caja y bigotes con las temperaturas de incubación de los nidos eclosionados y nidos no eclosionados, presentando la mediana y la distribución de los datos.....	38
Figura 32. Los datos graficados son promedios de las horas del día de 1 a 24 hrs. Temperaturas de los nidos eclosionados, no eclosionados y temperatura ambiental de <i>Phrynosoma asio</i> , durante todo el periodo de incubación.....	39
Figura 33. Gráfico de caja y bigotes con el tamaño de nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.....	41
Figura 34. Gráfico de caja y bigotes con el largo promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.	42
Figura 35. Gráfico de caja y bigotes con el ancho promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.....	42
Figura 36. Gráfico de caja y bigotes con el peso promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.....	43
Figura 37. Gráfico de caja y bigotes con el peso promedio de las nidadas entre los años de muestreo, mostrando la mediana mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.....	43
Figura 38. Mosca del género <i>Euphytomima</i> que parasita los huevos de <i>P. asio</i> al momento de ser puesto y son depredados durante la incubados	46
Figura 39. Larvas de mosca depredando los huevos de las nidadas de <i>P. asio</i> durante la incubación.....	47
Cuadro 1. Características de los nidos con datos de muestreos en campo de tres años, con promedio por año \pm desviación estándar, promedio total \pm desviación estándar y sus intervalos totales.....	25
Cuadro 2. Temperaturas de los nidos eclosionados, no eclosionados y nido simulado de <i>Phrynosoma asio</i> , durante todo el periodo de	35

incubación. Promedio \pm DE e Intervalo. Del nido 1-5=Nidos eclosionados; 6,7=Nidos no eclosionados y 9 y 10=Temperaturas ambientales del año 2013 y 2014.....	
Cuadro 3. Atributos de las nidadas con datos de muestreos en campo de tres años, con promedio por año \pm desviación estándar, promedio total \pm desviación estándar y sus intervalos totales.....	41
Cuadro 4. Porcentaje de nidos eclosionados, depredados totalmente por mosca, depredados parcialmente por mosca y depredados por otro animal. Este análisis incluye 48 nidos. Datos de los tres años de muestreo.	44
Cuadro 5. Porcentaje de huevos eclosionados, depredados por mosca, depredados por otro animal y no nacidos. Este análisis incluyó 840 huevos. Datos de los tres años de muestreo	45
Cuadro 6. Total de nidos, número de huevos puestos, huevos eclosionados, no eclosionados y porcentaje de éxito. Datos de los tres años de muestreo.....	45

1. RESUMEN

Los cambios en la temperatura y los patrones de lluvia se han producido a grandes escalas geográficas. En el contexto de cambio climático global, uno de los parámetros importantes para la permanencia y conservación de poblaciones es la reproducción de los individuos. Para las especies de lagartijas ovíparas las condiciones ambientales, como la humedad y la temperatura afectan de manera significativa el desarrollo del embrión y el éxito de eclosión. Los huevos de reptiles con cascarón flexible deben absorber cantidades sustanciales de agua durante el curso de la incubación, pero la cantidad absoluta de agua absorbida depende de las condiciones hídricas del nido. La selección de sitios de anidación determinan las condiciones bióticas y abióticas experimentadas por los embriones. El comportamiento de las hembras para la selección del sitio de anidamiento, fecha de anidamiento y construcción del nido influye en la variación de temperatura y humedad en el nido. Por lo tanto, es importante determinar las condiciones microambientales que prevalecen durante la fase de anidamiento ya que son determinantes para el éxito reproductor. Se localizaron 2 áreas de anidación en el área de estudio. El total de nidos registrados en el área "1" fue de 28 y en el área "2" fue de 21. Los sitios de anidación son lugares sin hierbas y soleados, que generalmente son o fueron hormigueros. La profundidad, anchura, largo y profundidad de la cima de la nidada promedio fue de 111.2 ± 9.9 ; 76.1 ± 9.8 ; 71.4 ± 10.4 y 68.0 ± 7.5 mm, respectivamente. La ubicación del nido tiene un patrón determinado, estrechamente relacionado con un lugar soleado y un arbusto, tomando en cuenta su orientación cardinal. Durante el periodo de la puesta de huevos, la humedad promedio del suelo donde fueron incubados fue de $17.2 \pm 3.9\%$. La temperatura promedio de los nidos incubados exitosamente tuvo un valor de 25.6°C . El tamaño de nidada promedio fue de 17.5 ± 4.2 huevos. El promedio total de éxito de eclosión para los 49 nidos fue de 29.3%.

Palabras clave: Ecología, nidos, *Phrynosoma asio*, temperatura, humedad y éxito de eclosión.

2. ABSTRACT

Long-term changes in temperature and rain patterns have taken place in macro geographical scale. In the context of global climate change, one of the parameters important for the survival and conservation of populations is the reproduction of the individuals. For oviparous lizards species, environmental conditions, such as humidity and temperature, affect embryo development and determine hatching success. Reptile eggs with flexible shell must absorb large quantities of water during the incubation period, but the absolute water absorbed depends on the hydric conditions of the nest. Nesting site selection determines the biotic and abiotic conditions that the embryos experiment. The behavior of females while selecting a nesting site, the nesting date and the construction of the nest, influences the variation in temperature and in humidity in the nest. Given this, it is important to determine the micro-environmental conditions that prevail in the nest and their relation with hatching success. Two nesting areas were located in the study site. Total of nests registered in area "1" was of 28 and of 21 in area "2". Nesting sites are located on sunny herb less zones, that generally are or where ant-nests. The average of depth incubation camera, width, length, and deep egg closer to the surface was of 111.2 ± 9.9 ; 76.1 ± 9.8 ; 71.4 ± 10.4 and 68.0 ± 7.5 mm, respectively. The position nest follow a determined pattern with respect to the north, and is surrounded by shrubs on sunny open areas. During nesting period, the relative humidity of successful nests was 25.6%. The average clutch size was of 17.5 ± 4.2 eggs. Average hatching success for the 49 registered nests was of 29.3%.

Key words: Ecology, nest, *Phrynosoma asio*, temperature, moisture and hatching success.

3. INTRODUCCIÓN

Actualmente se ha registrado que existe un declive en las poblaciones de los organismos en el mundo y las principales causas son la degradación y pérdida del hábitat, la introducción de especies invasoras, contaminación ambiental, enfermedades, aprovechamiento no sustentable y el cambio climático global (Hughes, 2000; McCarty, 2001; Primack *et al.*, 2001; Brown, 2001; Hunter, 2002; Hansen *et al.* 2006).

Los cambios recientes en los regímenes térmicos en varias regiones de México han llevado a la extinción de decenas de poblaciones de varias especies de lagartijas, y se estima que no sólo más poblaciones si no también algunas especies puedan extinguirse en las próximas décadas (Sinervo *et al.*, 2010), aunque el problema del declive de los anfibios es una amenaza seria, los reptiles parecen estar en grave peligro de extinción en todo el mundo (Gibbons *et al.*, 2000).

Los cambios en la temperatura y los patrones de lluvia se han producido en un intervalo amplio de escalas geográficas (Williams *et al.*, 2003, Willette *et al.*, 2005). Las evidencias crecientes en las altitudes y latitudes bajas muestran que el cambio climático está resultando en un periodo más largo de las estaciones de primavera y verano, migración y temporadas de reproducción más tempranas en una gran variedad de especies (Inouye *et al.*, 2000). Debido a las amenazas, muchas poblaciones de reptiles se encuentran reducidas y/o aisladas, lo que favorece una disminución de variabilidad genética y por consiguiente menor capacidad de adaptación y evolución (Frankham *et al.*, 2002; Gibbons *et al.*, 2000). En el contexto de cambio global, uno de los parámetros importantes para la conservación de muchas poblaciones y especies es la reproducción de los individuos. Para las especies de lagartijas ovíparas las condiciones ambientales, como la humedad y la temperatura afectan de manera significativa el desarrollo del embrión y el éxito de eclosión (Warner *et al.*, 2010). Los huevos de reptiles con cascarón flexible deben absorber cantidades sustanciales de agua durante el curso de la incubación, pero la cantidad absoluta de agua absorbida depende de las condiciones hídricas del nido (Packard y Packard, 1988; Tracy, 1980). La falta

de lluvias provoca condiciones secas para el periodo de incubación y provoca la desecación de los huevos, que puede ser letal (Muth, 1980). Mientras que las condiciones extremadamente húmedas pueden aumentar las posibilidades de infecciones por hongos o la invasión de microorganismos (Tracy, 1980) o reducir el intercambio de gases (Packard y Packard, 1988). Las altas temperaturas pueden ser letales para los embriones (Angilletta *et al.*, 2000), mientras que las bajas temperaturas pueden retardar o detener el desarrollo embrionario (Christian *et al.*, 1986; Sexton and Marion, 1974). Las condiciones hídricas, a su vez, afectan los rasgos fenotípicos y la supervivencia de las crías. Por ejemplo, crías grandes producidas en condiciones de alta humedad durante la incubación pueden tener una mayor supervivencia que los individuos pequeños producidos en condiciones relativamente secas durante la incubación (Packard y Packard, 1988; Vleck, 1988). Los embriones que experimentan mayores temperaturas se desarrollan más rápidamente, lo que resulta en crías que emergen antes que aquellos que experimentan menores temperaturas (Andrews *et al.*, 2000). Además, los datos de campo de *Cyclura nubila* han mostrado una relación entre el potencial hídrico del suelo del nido y la cantidad de yema que se convierte en grasa de reserva para las crías y pueda ser utilizada después de la eclosión (Christian *et al.*, 1991).

En muchas poblaciones de lagartijas, la variación en supervivencia de huevos o embriones puede representar la mayor contribución a la variación en el reclutamiento anual. Para lagartijas ovíparas, el reclutamiento puede verse afectado en las primeras etapas considerando: (1) el número de huevos puestos, (2) el número de huevos que sobreviven, y (3) el número de crías que sobreviven y se reproducen. Los factores que afectan a cualquiera de estas etapas afectan la dinámica de la población y la evolución de su historia de vida (Vitt and Pianka, 1994). Los efectos de la humedad y de la temperatura sobre el desarrollo y los fenotipos de las crías embrionarias ofrecen una base selectiva para la elección de sitios de anidación de la madre (Resetarits, 1996; Shine and Harlow, 1996; Shine *et al.*, 1997). La selección de sitios de anidación determina las condiciones bióticas y abióticas experimentadas por los embriones en desarrollo.

Por lo tanto, la selección del sitio de anidamiento, fecha de anidamiento y construcción del nido influye en la variación de temperatura en el nido (Ferguson, 1985; Valenzuela, 2001). Cuándo y dónde una hembra pone sus huevos es un aspecto crucial para la reproducción y seguramente dicho sitio tiene una gran influencia en el éxito de la descendencia (Bernardo, 1996). Estas condiciones ambientales durante las etapas de desarrollo temprano afectan todos los aspectos del fenotipo, incluyendo comportamiento, fisiología, supervivencia y reproducción (Deeming and Ferguson 1991, Packard 1991, Cagle *et al.* 1993).

Por lo tanto, es importante determinar las condiciones microambientales que prevalecen durante la fase de anidamiento ya que son determinantes para el éxito en la reproducción.

4. ANTECEDENTES

El conocimiento sobre la ecología térmica de anidación en poblaciones silvestres de lagartijas es mínimo y se desconocen las variables que pueden afectar su desarrollo embrionario. Asimismo, ante el cambio climático, la temperatura es un factor determinante en la supervivencia de lagartijas (Sinervo *et al.*, 2010). Las hembras de reptiles producen nidadas, algunas veces con numerosos huevos, que a menudo son enterrados donde se incuban por el microambiente del suelo. Cada huevo contiene un embrión y el recurso (producido por la madre) necesario para el crecimiento embrionario y el desarrollo. El embrión y los recursos son contenidos por un cascarón (Packard y Seymour, 1997). Existe poca información sobre la caracterización de los sitios de anidación de los squamata y menos detalles son conocidos del microambiente dentro del nido (Deeming, 2004), sin embargo se sabe que pueden anidar en una gran variedad de microambientes y ecosistemas (Packard y Packard, 1988).

Wilson (1998) estudió sitios de anidación (nidos reales) y nidos al azar (nidos simulados) de hembras de *Kinosternon baurii*, los cuales difieren en condiciones ambientales (cobertura vegetal, humedad y temperatura) en donde los nidos reales presentaron más cobertura vegetal, más humedad, menos temperatura y

encontró que rutinariamente colocan sus nidos cerca de macollos de hierba u otra vegetación, también evitan anidar en sitios abiertos y soleados.

Warner y Andrews (2002) realizaron un experimento en el laboratorio y encontraron que 15 hembras (88%) de *Sceloporus undulatus*, seleccionan micrositios de anidación húmedos (-650 y -50kPa) y en medio del intervalo disponible de temperaturas medias diarias 25.1-29.5°C entre las 0800-1600h, dos hembras (12%) anidaron en sitios con condiciones secas (<-900kPa) y otros dos nidos tenían temperaturas por arriba de 30°C.

Charruau *et al.* (2010) estudió el caso de cocodrilos, en donde la temperatura de los nidos silvestres no es constante; las fluctuaciones dependen de varios factores incluyendo el calor metabólico producido por el desarrollo embrionario, temperatura ambiental, cobertura vegetal, radiación solar, material del nido, régimen de lluvia y ciclones tropicales. Por lo tanto, la selección natural debería favorecer genotipos que discriminen cuidadosamente entre sitios potenciales de anidamiento.

Medina-Cruz *et al.*, (2010) comprobaron que la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*) prefiere anidar en zonas con vegetación aunque el éxito de eclosión no difiere estadísticamente entre sitios con y sin vegetación.

Lara-Resendiz *et al.*, (2013) describen por primera vez las características morfológicas y térmicas de los nidos de la lagartija *Aspidocelis costata*. Todos los nidos ($n= 23$) se encontraron bajo rocas expuestas a luz solar directa. La anidación ocurre durante el periodo de lluvias (junio-septiembre).

Las poblaciones de las especies del género *Phrynosoma* rara vez son abundantes, como resultado existen escasos estudios detallados de su ecología (Pianka y Parker, 1975). La mayor parte del conocimiento que se tiene sobre ecología de nidos de las especies del género *Phrynosoma* ha sido obtenida en especies que habitan zonas desérticas del sur de Estados Unidos de América.

Estos autores Pianka y Parker (1975) registraron la profundidad de un nido en cautiverio de *Phrynosoma platyrhinus*, los huevos fueron puestos a 1.5 cm por debajo de la superficie con una profundidad de la cámara de 6 cm y el tamaño de

nidada fue de 13 huevos. Diez crías eclosionaron el 29 de julio y tres más el 31 de julio, después de un período de incubación de 49 a 51 días.

Sherbroke (2003) describió la anidación de hembras de *P. cornutum* y *P. solare*. Estas hembras pueden pasar días o semanas antes de encontrar condiciones apropiadas para la construcción del nido adecuado para su descendencia y la selección del sitio es muy importante para el éxito de incubación de los huevos. La humedad del suelo, drenaje, ventilación, exposición a los rayos del sol influye en las posibilidades de supervivencia de los huevos y las temperaturas altas aceleran los procesos de desarrollo de los embriones. Además, describe algunos aspectos de la ecología de anidación en referencia a si el suelo circundante se seca demasiado, los huevos pierden agua y el cascarón entra en deshidratación y se comienzan a deformar. Entre otras observaciones, indica que las hormigas pueden morder los cascarones y provocar agujeros en los pliegues de las cáscaras de huevo y destruirlos. Si todavía los huevos pierden más agua, los embriones mueren. El agua de las lluvias se infiltra a través del suelo proporcionando la humedad que ayuda a mantener la hidratación de los huevos (rellenados o turgentes). Pero si el lugar para anidar fue mal seleccionado, las fuertes lluvias pueden erosionar la tierra que cubre la nidada, exponiendo los huevos a temperaturas letales y a los depredadores.

Allison y Cepeda (2009a) describieron la anidación de *P. cornutum* donde observaron dos hembras excavando sus nidos en un suelo duro de caliche. El periodo de incubación fue de 61 días para un nido y 58 días para el otro.

De esta manera, muy poco se ha sido descrito sobre el comportamiento de las especies que habitan el sur de México.

5. JUSTIFICACIÓN

La extinción de especies como resultado de las actividades humanas está ocurriendo aproximadamente mil veces más rápido que la tasa natural de extinción, y mucho más rápidamente que la tasa de evolución de especies (Primack *et al.*, 2001). La fragmentación, pérdida y contaminación de los hábitats es el principal fenómeno que ha provocado en seres vivos una gran disminución en la biodiversidad y de seguir con este fenómeno terminarán extintos en sus hábitats naturales (Brown, 2001). Las especies de reptiles están declinando a una escala global. Los seis riesgos más significativos para estos organismos son: la pérdida y degradación del hábitat, introducción de especies invasoras, contaminación ambiental, enfermedades, uso no sustentable y el cambio climático global (Gibbons *et al.*, 2000). La protección de sus poblaciones es clave para la preservación de estas especies (Primack *et al.*, 2001).

La lagartija *P. asio* es una lagartija endémica de México y se distribuye en zonas semiáridas en la vertiente del océano Pacífico, extendiéndose en el sureste de Colima, al sur de Jalisco entre Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, habitando las laderas rocosas cubiertas por bosque tropical caducifolio abierto y zonas semidesérticas con cactus columnares (Sherbrooke, 2003).

Phrynosoma asio es una especie que se encuentra en la categoría de sujeta a protección especial en la Legislación Mexicana Vigente (NOM-059-SEMARNAT-2010). Estudios realizados para esta especie en el cerro Tepetlayo, ubicado en Zumpango de Neri, Municipio de Eduardo Neri, Guerrero., han permitido documentar que debido, principalmente, a la pérdida o fragmentación de su hábitat por actividades humanas, la población de esta especie de lagartijas del género *Phrynosoma* podrían estar seriamente amenazadas en el área (Barbosa *et al.*, 2009; Barbosa, 2010; Castaño-Meneses *et al.*, 2010; Granados y González, 2010 y García-Pareja, 2012). Es por lo mencionado anteriormente, que el presente estudio permitirá generar un mayor conocimiento sobre la ecología de anidación de esta especie lo cual resultará en la elaboración de una propuesta para su conservación en esta área y posiblemente a lo largo de su distribución.

6. HIPÓTESIS

La selección adecuada de un área y micrositio de anidación es determinante para el éxito de eclosión de *Phrynosoma asio*.

7. PREDICCIONES

- Mayor densidad de nidos en lugares sin vegetación y soleados, que en lugares con vegetación
- La humedad y temperaturas extremas influyen negativamente en el desarrollo exitoso de los embriones.

8. OBJETIVOS

Objetivo General

Caracterizar los sitios de anidación y las condiciones ambientales que prevalecen durante la incubación de *Phrynosoma asio*.

Objetivos particulares

- Caracterizar las áreas de anidación, nidos y nidadas de *P. asio*.
- Determinar el intervalo de temperaturas de los nidos durante el periodo de incubación.
- Determinar el intervalo de humedad del suelo en el área de anidación al momento de la puesta de huevos.
- Comparar las temperaturas de micrositios de anidación.
- Evaluar las principales amenazas que enfrentan los nidos de *P. asio* y que influyen en el éxito de eclosión.

9. MATERIAL Y MÉTODO

9.1. Descripción de la especie de estudio

Phrynosoma asio: Es una lagartija de talla grande que mide de 80 a 120 mm de Longitud Hocico Cloaca, LHC. Se caracteriza por tener dos hileras de espinas a los lados del dorso. Presenta dos espinas occipitales; dos pares de espinas temporales a cada lado de la cabeza y dos espinas superciliares. Escamas ventrales quilladas. Presenta dos hileras bien definidas de escamas grandes a lo largo de la parte media del cuerpo y de la cola grande. Los machos presentan dos escamas postanales agrandadas. Su coloración es parduzca con tonalidades grisáceas (Sherbrooke, 2003).



Figura 1. Macho de *Phrynosoma asio* encontrado en el área de estudio, Cerro Tepetlayo, Guerrero, México.

9.2. Historia Natural

Habita en lugares cálidos y semiáridos como el bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo. Se alimenta principalmente de hormigas y termitas (Sherbrook, 2003; González y Granados, 2011). La reproducción es cíclica, donde el cortejo, el apareamiento o la cópula ocurren asociados con un incremento en la temperatura, fotoperiodo y al principio de la temporada de lluvias, la incubación durante la estación húmeda, y nacimientos al final de la temporada de lluvias (Sherbrooke, 2003; Sherbrooke and Beltrán-Sánchez, 2005 y García-Pareja, 2012; Figura 2).

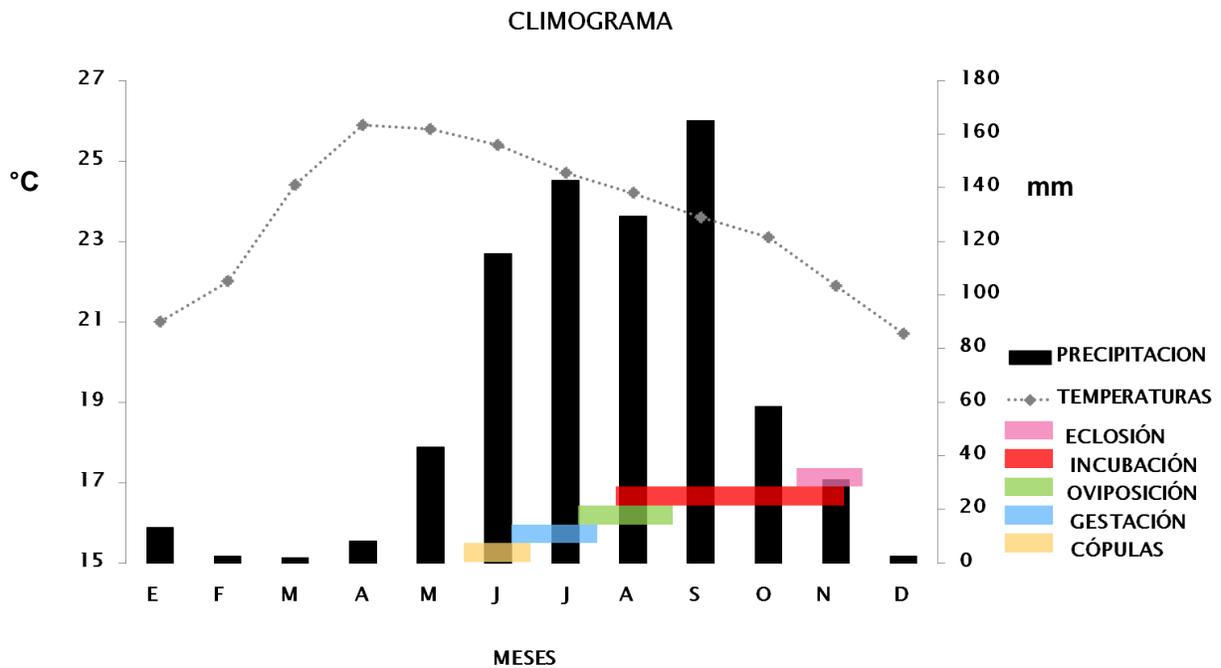


Figura 2. Ciclo reproductivo de la población de *Phrynosoma asio* (García-Pareja, 2012) representados en un climograma con datos de la estación climática número 12-063 (García, 2004).

9.3. Distribución

Es una lagartija endémica de México y se distribuye en zonas semiáridas en la vertiente al lado del Océano Pacífico, extendiéndose en el sureste de Colima, al sur de Jalisco entre Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Adam y McGuire, 2006; Figura 3).

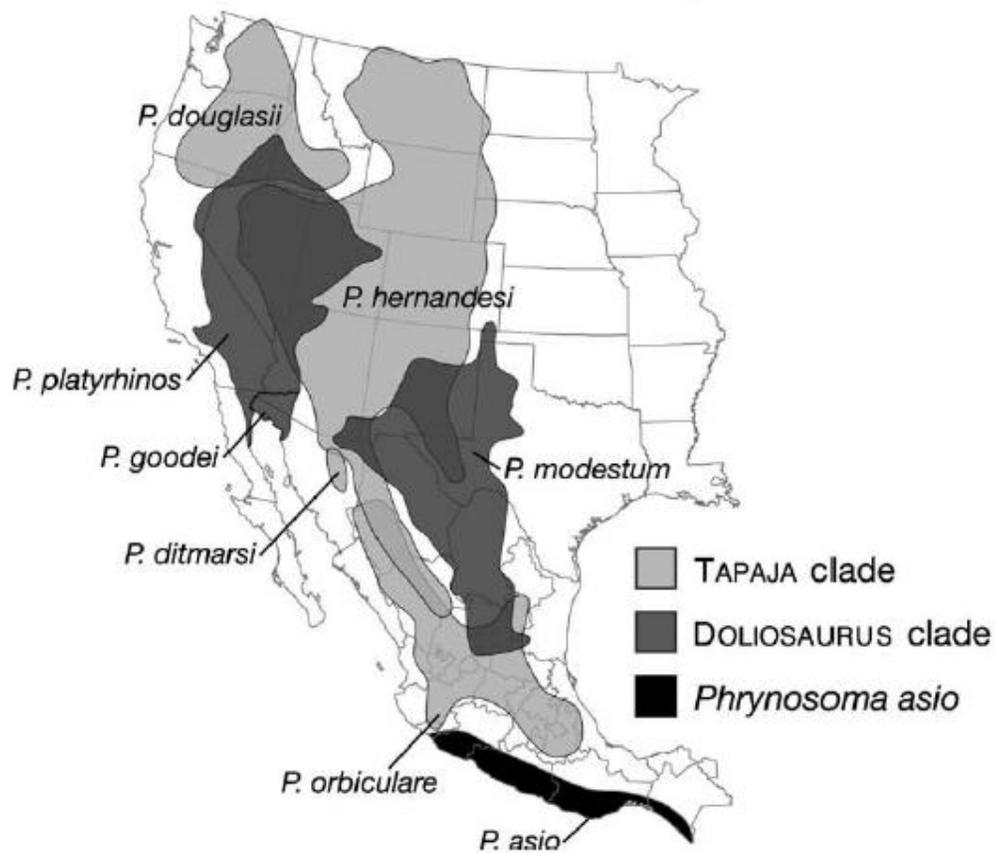


Figura 3. Área de distribución de *Phrynosoma asio* (Tomada de Adam y McGuire, 2006).

9.4. Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el Cerro Tepetlayo que se localiza al sur de Zumpango de Neri y al Norte de Chilpancingo, abarca una extensión de 62.21 hectáreas y se ubica en las coordenadas 17° 38.139' N; 99° 31.454' W (Figura 4).



Figura 4. Área de estudio de *Phrynosoma asio* (polígono en naranja), en el Cerro Tepetlayo Zumpango de Río, Guerrero, México. Imagen tomada de Google Earth.

El clima corresponde a un semicálido, subhúmedo con lluvias en verano BS1(h')w(w)(i')gw, temperatura media anual de 23.6 °C y una precipitación anual de 715 mm (García, 2004; Figura 5).

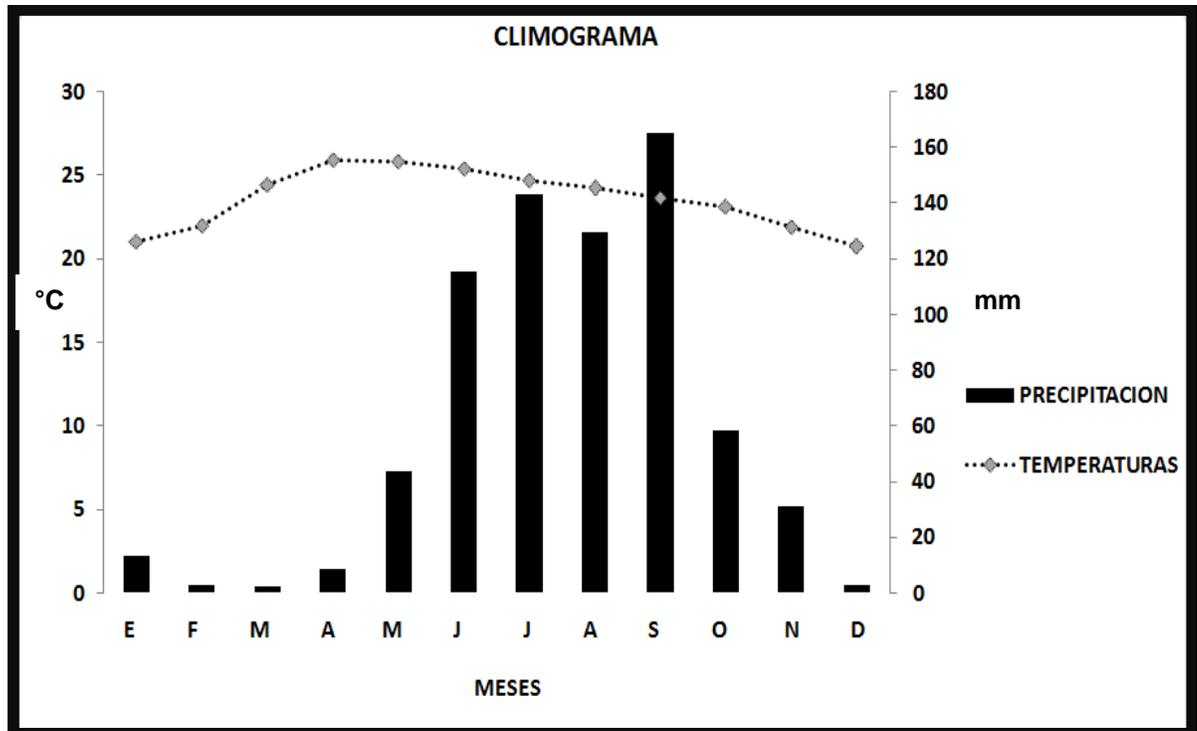


Figura 5. Temperatura y humedad promedio de Zumpango del Rio (García, 2004).

El área de estudio presenta remanentes de bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), está altamente impactada por sobre pastoreo presentando una vegetación secundaria arbustiva o también denominada matorral espinoso inducido, ya que se compone por arbustos principalmente que han sido favorecidos por las actividades humanas al interrumpirse el proceso natural de sucesión vegetal de la selva baja caducifolia. (INEGI, 2009; Figuras 6 y 7)



Figura 6. Área de estudio Cerro Tepetlayo, tomada el 07 de Julio (época de lluvias) del 2013.



Figura 7. Área de estudio Cerro Tepetlayo, tomada el 05 de Marzo (época de secas) del 2013.

En la zona de estudio encontramos rocas calizas por el material consolidado, lutitas, arenisca, limolitas y arcillas las cuales forman barrancas intermitentes muy accidentadas por su alta inestabilidad (López, 1981), y alguna parte está constituida de yeso y presenta suelos de Rendzinas y litosol (INEGI, 2000).

9.5. Trabajo de campo

Se realizaron recorridos de búsqueda intensiva en toda el área de estudio de Julio a Noviembre del 2012 al 2014, e intensificando los recorridos diariamente durante los meses de anidación (Julio-Agosto), para localizar las áreas y la ubicación exacta de los nidos. El resto del los meses (septiembre, octubre y noviembre) se realizaron visitas cada 15 días para revisar las condiciones de los nidos monitoreados.

9.6. Caracterización del área de anidación

El área de anidación se define por ser un sitio con varios nidos cercanos entre ellos, y con características parecidas. Los nidos y hormigueros, fueron georreferidos y ubicados en un mapa de Google Earth para poder definir las áreas de anidación. Para el registro de la temperatura ambiental, se colocaron dos registradores (Hobo Pro v2) de temperatura durante todo el periodo de incubación y fueron colocados a 30 cm de altura del suelo en el área de estudio.

9.7. Caracterización de nidos y nidadas

Para este estudio se definió a un nido por el micrositio exacto escavado por la hembra en el cual depositó los huevos, y la nidada se refiere al total de huevos depositados en el nido. Cada nido encontrado fue excavado cuidadosamente para registrar sus medidas: con ayuda de una regla se midió la profundidad hasta el primer huevo y profundidad total de la cámara, así como el largo y el ancho. Para determinar la humedad de los nidos se tomaron muestras de suelo del mismo, se colocaron en bolsas de plástico y el mismo día se llevaron al laboratorio; se sometieron a desecación muestras de 100 g en un horno a 105° C, hasta que el peso fue constante y se determinó mediante la fórmula: $\text{Peso Fresco} - \text{Peso Seco en horno (PS)} = \text{Contenido de Humedad (CH)}$, y el porcentaje de humedad (PH) mediante la fórmula: $\text{PH} = \text{CH} \times 100 / \text{PS}$. Con la ayuda de una brújula se registraron tres orientaciones: la orientación de cada nido respecto al arbusto más cercano y la orientación con respecto al hormiguero más cercano y de no haber hormiguero se tomó en cuenta el centro del claro donde se encontró el nido y la

orientación de la entrada del nido. Se midió la distancia en metros hasta el arbusto más cercano y la distancia al hormiguero más cercano. Para registrar la temperatura durante el periodo de incubación de los huevos, se instalaron “iButton ThermoChron® (DS1921G-F5#)” en el centro de la cámara de incubación de cinco nidos. Los registradores de temperatura se programaron para obtener datos cada 15 minutos.

Al excavar los nidos se contabilizó el número de huevos en buenas condiciones y depredados y se prosiguió al registro de las medidas de cada huevo: se pesó con una báscula electrónica (± 0.1 g), y se midió largo y ancho con un vernier digital (± 0.1 mm). Se tuvo precaución de mantener la misma orientación en la que fueron puestos al ser regresados a su nido.

Las áreas de anidación se visitaron cada 15 días para verificar que los nidos estuvieran inalterados y los registradores de temperatura estuvieran funcionando adecuadamente. Los nidos fueron revisados a finales de Noviembre para registrar el éxito de eclosión y retirar los iButton ThermoChron® y Hobo Pro v2, para el análisis de la información.

9.8. Análisis de datos

Los datos de cada registrador de temperatura se promediaron por hora para facilitar su análisis, y son presentados \pm su desviación estándar (DE) y valores mínimo y máximo entre paréntesis. De cada serie de datos se probó su distribución normal y homogeneidad de varianzas para decidir el tipo de análisis estadístico a utilizar. Todos los análisis se realizaron en el programa “SigmaPlot 11.0” y son considerados como significativos con $P < 0.05$. Los análisis de varianza (ANDEVA), en caso de mostrar una diferencia significativa, se complementaron con un análisis de comparación múltiple por pares por el método de Holm-Sidak y para las pruebas no paramétricas por de método de Dunn. El análisis de la orientación cardinal de los nidos, al arbusto más cercano, al hormiguero más cercano y la orientación cardinal de la entrada del nido se realizaron con estadística circular utilizando los programas para cálculo de estimadores de densidad por kernel de Salgado-ugarte y Pérez-Hernández (en revisión) basadas

en Salgado–Ugarte (2002) y Salgado-Ugarte (en prensa) para el paquete estadístico Stata. Se utilizaron asimismo diagramas de violín, combinación de estimadores de densidad por kernel y diagramas de caja y bigotes por Kernel Gaussiano (Hintze y Nelson, 1998) para comparar las distribuciones de los datos por medio de las rutinas de Steichen (1998) para Stata.

10. RESULTADOS

Los resultados se presentan en el orden cronológico del ciclo reproductor. Se registró la fecha exacta de anidación de 49 nidos a lo largo de tres años. El periodo de anidación ocurrió desde finales de julio hasta mitad de agosto (intervalo: 22 de julio – 16 de agosto), siendo estos meses parte de la temporada de lluvias de la región (Figura 5).

10.1. Áreas de anidación y sus características

Se localizaron un total de 2 áreas de anidación las cuales se mantuvieron durante los tres años de muestreo (Figura 8). El total de nidos registrados en el área “1” fue de 28 y en el área “2” fue de 21 (figura 8). El área “1” se encontró en un terreno con una pendiente de 8 a 15 grados de inclinación con orientación sur, el área “2” se encontró en un lugar plano (cero grados de inclinación). El mapeo de 49 nidos y de 24 hormigueros del género *Pogonomirmex* que se encuentran en el área, coinciden en su distribución en el área de estudio trabajada (Figura 8 y 9). El área de estudio presentó remanentes de selva baja caducifolia dado el impacto del pastoreo de ganado (chivos, vacas y caballos) y los claros que hacen las hormigas (*Pogonomirmex* sp) para hacer sus nidos los cuales se conectan entre ellos por caminos que ellas mismas hacen. Las especies que componen y dan fisonomía a esta vegetación son arbustos espinosos y algunos árboles dispersos. Los elementos florísticos mejor representados son: *Mimosa polyantha*, *Ziziphus mexicana*, *Tecoma stans*, *Karwinskia* sp., *Ziziphus amole*, *Croton ciliatoglandulosus*, *Ipomoea pauciflora*, *Agave angustifolia*, *Brahea dulcis*, *Opuntia* sp., *Bursera morelensis*, *B. longipes*, y algunas especies de las familias Poaceae y Asteraceae.

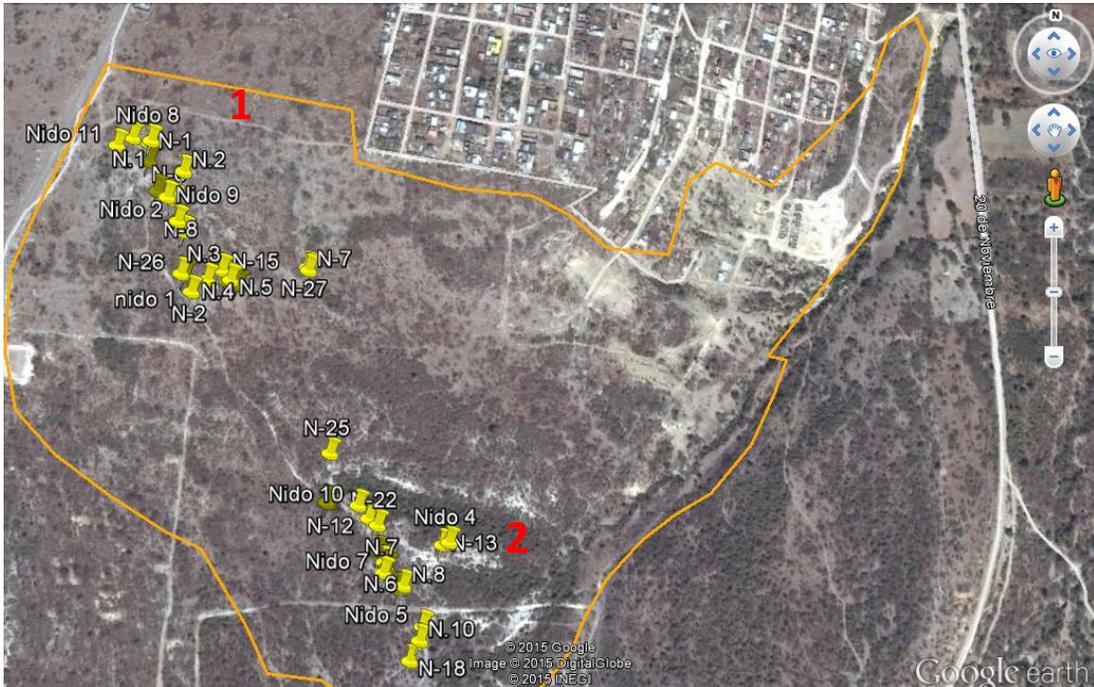


Figura 8. Nidos proyectados en imagen de Google Earth donde se agrupan en dos áreas (1 y 2) y de anidación en el Cerro Tepetlayo.

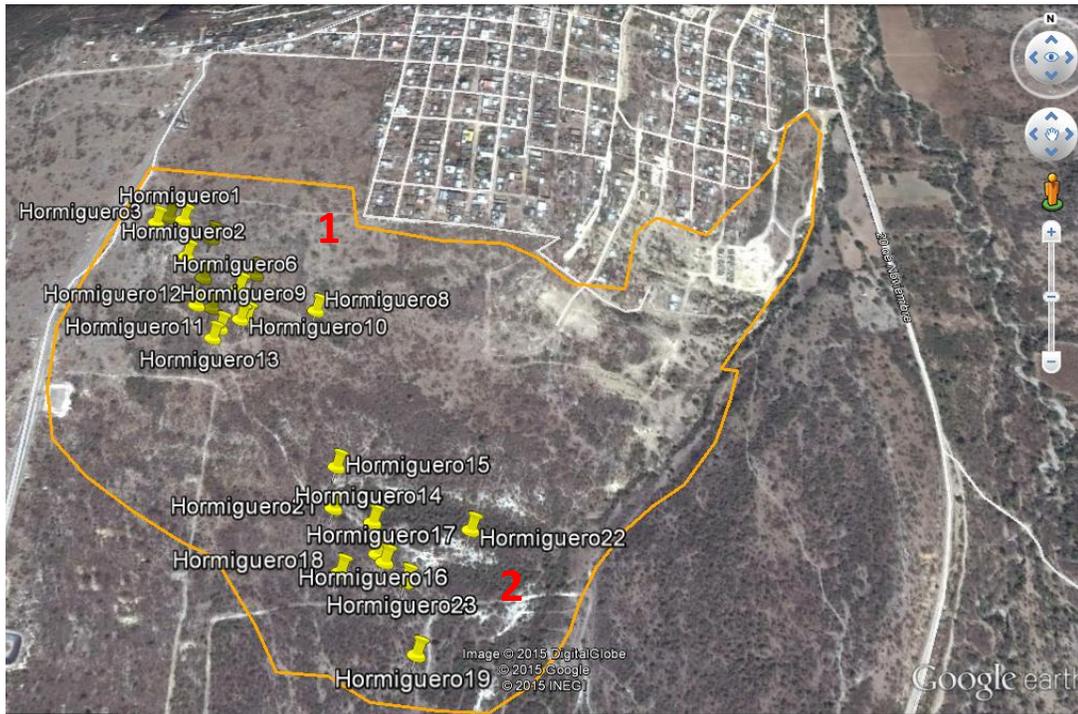


Figura 9. Hormigueros proyectados en imagen de Google Earth donde se agrupan en dos áreas (1 y 2) y coinciden con las áreas de anidación.

10.2. Micrositio de nido

Los micrositios donde anidaron las hembras de *P. asio* fueron lugares sin hierbas y soleados que generalmente son o fueron hormigueros (nidos de hormigas) del género *Pogonomirmex*, el nido de *P. asio* generalmente se encontraron cerca de un arbusto que fue usado como refugio para las hembras durante el proceso de anidación. Los lugares acondicionados por las hormigas (hormigueros) que estuvieron sin hierbas fueron los lugares idóneos para la construcción del nido de las lagartijas.

Las horas de actividad de construcción del nido de las lagartijas y puesta de huevos fueron durante la mañana, con el registro de la puesta más temprano a las 08:30 hrs y el registro más tarde a las 13:05 hrs, durante las horas de la tarde y crepúsculo se mantuvieron refugiadas bajo el arbusto para continuar el trabajo la mañana siguiente.

Los nidos se registraron con una distancia promedio al arbusto más cercano de $0.87\text{m} \pm 0.39$ (0.28–2.0m), no observándose diferencias significativas entre las distancias y los nidos a través de los años del estudio (Kruskal-Wallis; $H=0.885$, $GL=2$; $p=0.642$; Cuadro2), por otra parte, tampoco se observaron diferencias significativas entre los nidos y la distancia al hormiguero entre los distintos años de este trabajo (Kruskal-Wallis; $H=2.103$, $GL=2$; $p=0.349$; Cuadro 2), siendo la distancia promedio al hormiguero más cercano $2.02 \pm 0.88\text{m}$ (1.0-5.15m).

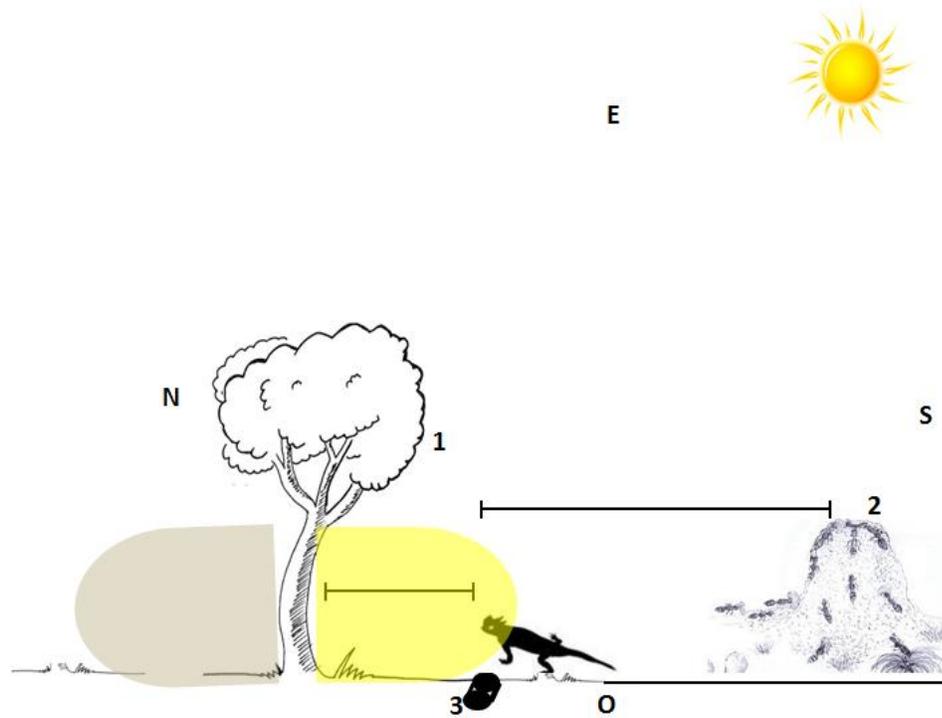


Figura 10. Esquema de las distancias del nido al arbusto más cercano y al hormiguero con la orientación a los puntos cardinales con simulación de la sombra proyectada por el arbusto y radiación solar: 1 arbusto, 2 hormiguero y 3 nido.

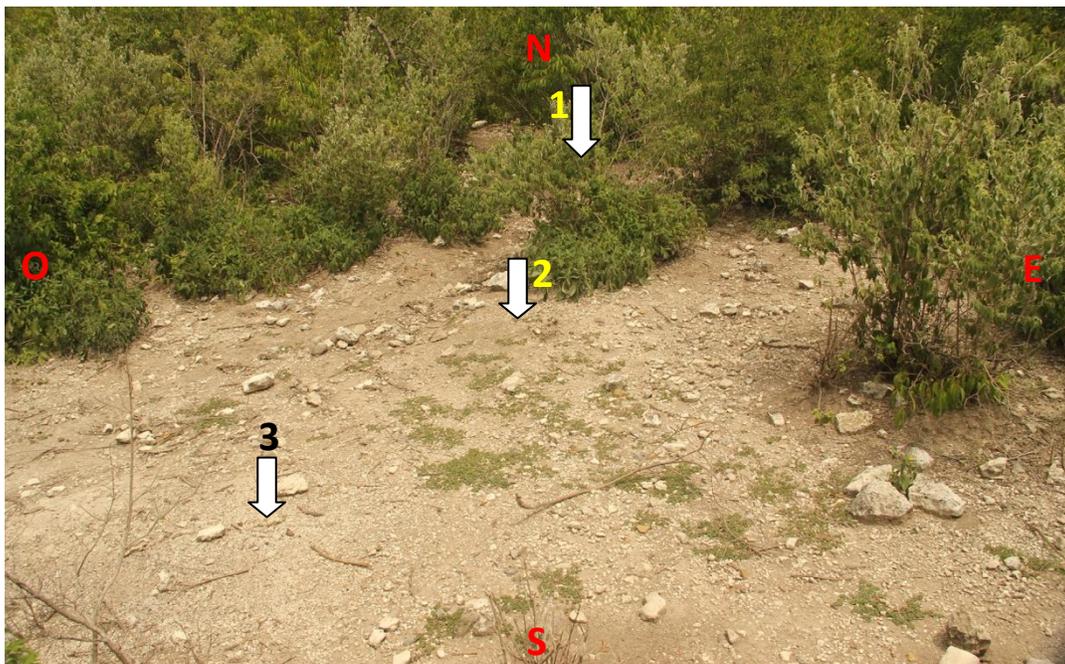


Figura 11. Fotografía del micrositio de anidación con respecto a la orientación cardinal: 1=Arbusto más cercano al nido; 2=Ubicación del nido; 3=Hormiguero más cercano al nido.

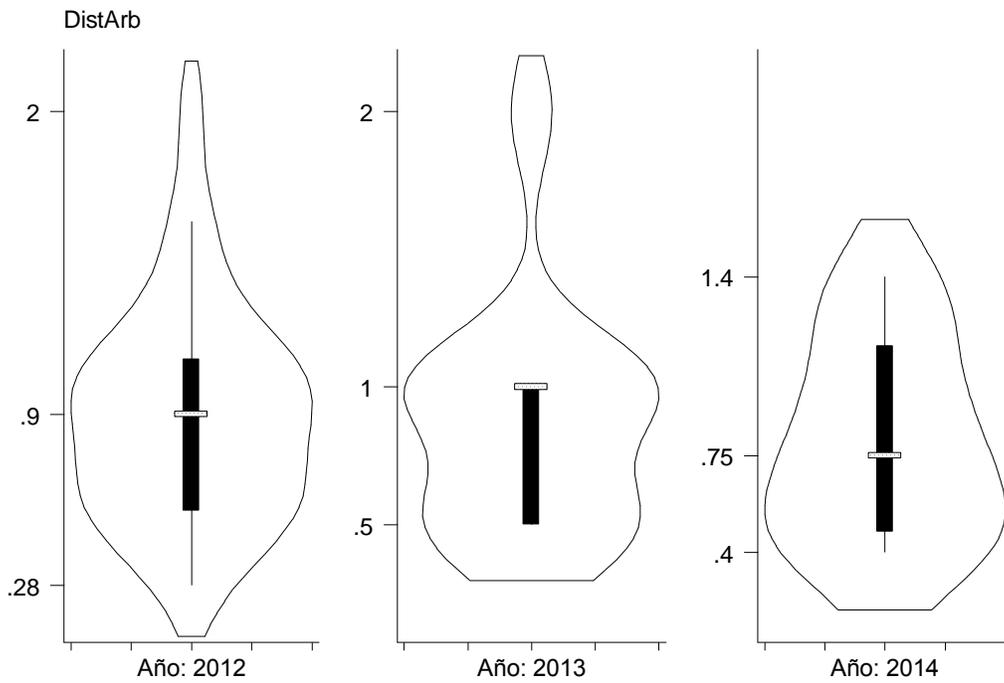


Figura 12. Gráfico de violín con las distancias (metros) de los nidos al arbusto más cercano, mostrando la mediana y la distribución de los datos, por Kernel Gaussiano.

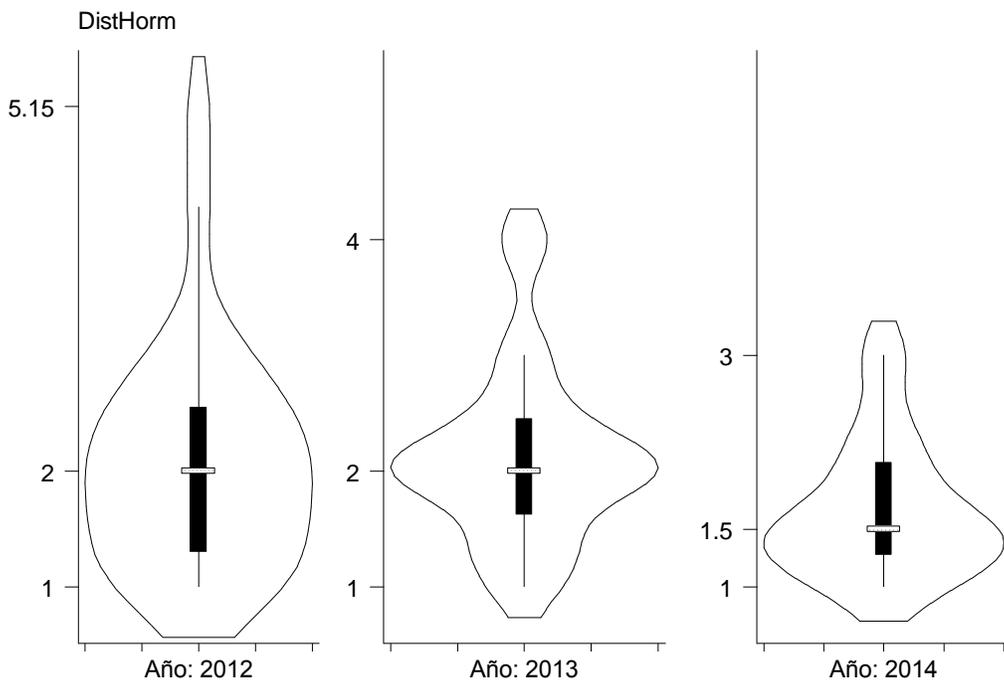


Figura 13. Gráfico de violín con las distancias (metros) de los nidos al hormiguero más cercano, mostrando la mediana y la distribución de los datos, por Kernel Gaussiano.

10.3. Cámara de incubación y sus características

El nido o cámara de incubación es un hoyo excavado en el suelo, pero que juega un papel muy importante en la humedad y la temperatura dependiendo sus dimensiones. Las hembras excavan el nido con las manos y usan las patas para mover el montículo de escombros ya excavado hacia atrás y lejos de la entrada del túnel. El proceso de construcción de cámara de incubación es un proceso lento y cuidadoso, donde la hembra de *P. asio* discrimina entre uno o varios lugares y que les puede llevar desde 7 hasta 15 días terminar este proceso. El cambio entre un lugar y otro se da debido a que existen obstáculos (rocas, raíces) que impiden obtener la profundidad, ancho y largo adecuado para la construcción de la pequeña cámara donde será incubada su progenie. Después de la puesta de huevos, la hembra se da vuelta y con la cabeza golpea la parte superior del nido de un lado a otro para poner suelo entre los huevos sin dañarlos y prevenir el colapso del nido durante la precipitación extrema, posteriormente, la hembra cubre la cámara de incubación con suelo y pequeñas rocas del mismo sitio. La hembra jala con las manos el material y es vertido dentro la cavidad, posteriormente la hembra se da la vuelta para realiza movimientos con las manos delanteras para pisonear el suelo y compactarlo evitando el colapso durante las frecuentes y fuertes lluvias, quedando el nido cubierto al ras del suelo, casi imposible de detectarlo.

La profundidad promedio de la cámara de incubación fue de 111.2 ± 9.9 mm (90-130mm). Se comparó estadísticamente entre años y no se encontró diferencias estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis; $H=0.0548$, $GL=2$; $p=0.973$). El ancho promedio de la cámara de incubación fue 76.1 ± 9.8 mm (56.0-95.0mm), al comparar estadísticamente entre años se encontraron diferencias significativas (Kruskal-Wallis; $H=11.537$; $p=0.003$) y en una prueba *post hoc* de comparación múltiple ($P=<0.001$) indicó que el ancho de nido que difiere es del año 2012 respecto al año 2013. El largo promedio de la cámara fue de 71.4 ± 10.4 mm (60-90), al comparar estadísticamente se encontró que hubo diferencia estadística significativa (ANDEVA, $F_{1,12}=7.435$; $P=0.002$) y en una prueba *post*

hoc de comparación múltiple de Tukey ($P=<0.001$) indicó que el largo de nido que difiere es del año 2012 con 75.5mm, respecto al año 2014 con 62.5mm (Cuadro 1).

La profundidad promedio a la cima de la nidada fue de 68.0 ± 7.5 mm (50-80 mm), al comparar estadísticamente entre años no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis; $H=0.147$, $GL=2$; $p=0.929$) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características de los nidos con datos de muestreos en campo de tres años, con promedio por año \pm desviación estándar, promedio total \pm desviación estándar y sus intervalos totales.

Parámetros	2012	2013	2014	Total	Intervalo
Características de los nidos					
Número de nidos	27	12	10	49	10-27
Prof. Hasta la cima de la nidada (mm)	68.0 ± 8.9	68.9 ± 6.5	69.5 ± 5.0	68.4 ± 7.8	50-80
Prof. total de la cámara (mm)	111.1 ± 10.1	112.0 ± 13.3	112.8 ± 7.5	111.6 ± 10.3	90-130
Ancho de la cámara (mm)	82.7 ± 12.8	71.3 ± 13.1	66.8 ± 4.9	77.4 ± 13.5	53.6-120
Largo de la cámara (mm)	81.1 ± 15.2	68.3 ± 9.8	60.1 ± 7.0	74.5 ± 15.4	50-130
Distancia al arbusto más cercano (m)	0.96 ± 0.47	0.88 ± 0.43	0.51 ± 0.3	0.8 ± 0.4	0.2-2.0
Distancia al hormiguero cercano (m)	2.1 ± 1.3	2.0 ± 0.6	1.4 ± 0.1	1.9 ± 1.0	0.9-5.1

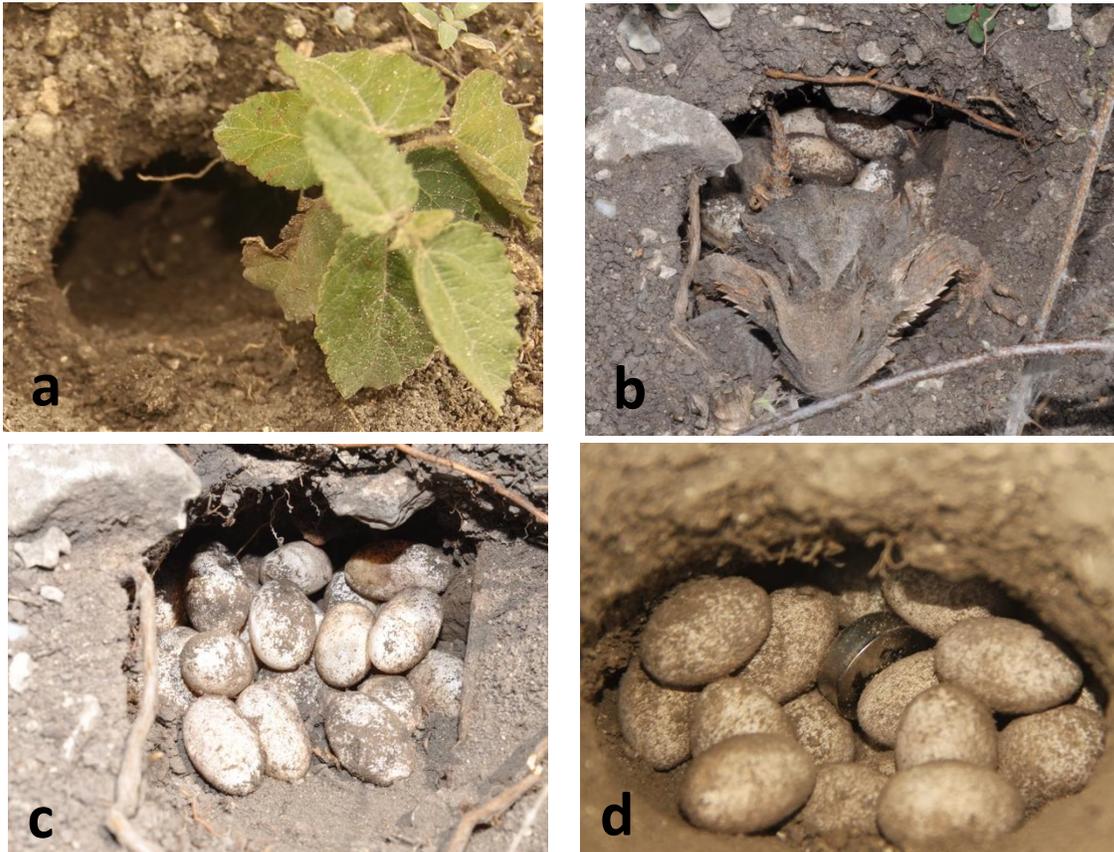


Figura 14. Nidos de *P. asio* en el área de estudio: a) nido construido por una hembra, listo para incubar; b) hembra desovando en el nido previamente construido; c) nidada puesta y lista para ser cubierta con suelo para su incubación; d) Instalación de iButton ThermoChron para el monitoreo de temperaturas dentro del nido durante la incubación.

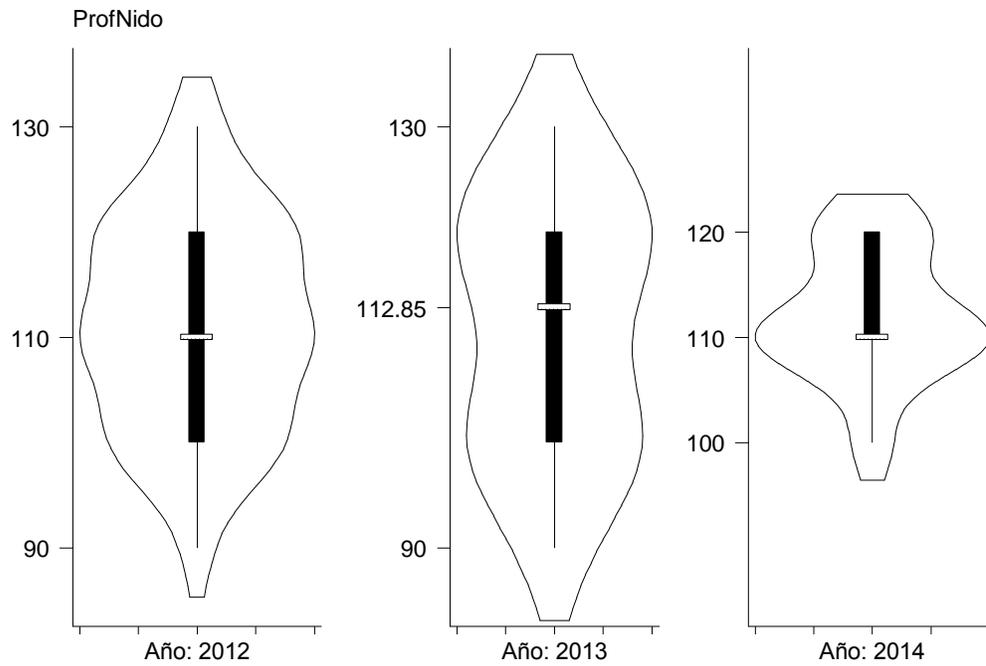


Figura 15. Gráfico de violín con la profundidad (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos, por Kernel Gaussiano.

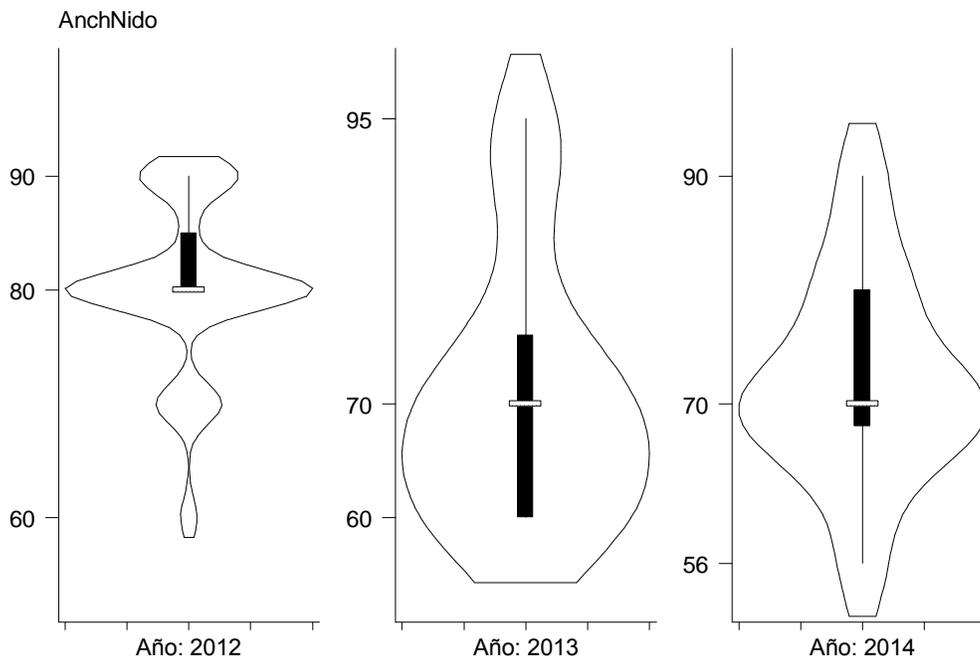


Figura 16. Gráfico de violín del ancho (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos, por Kernel Gaussiano.

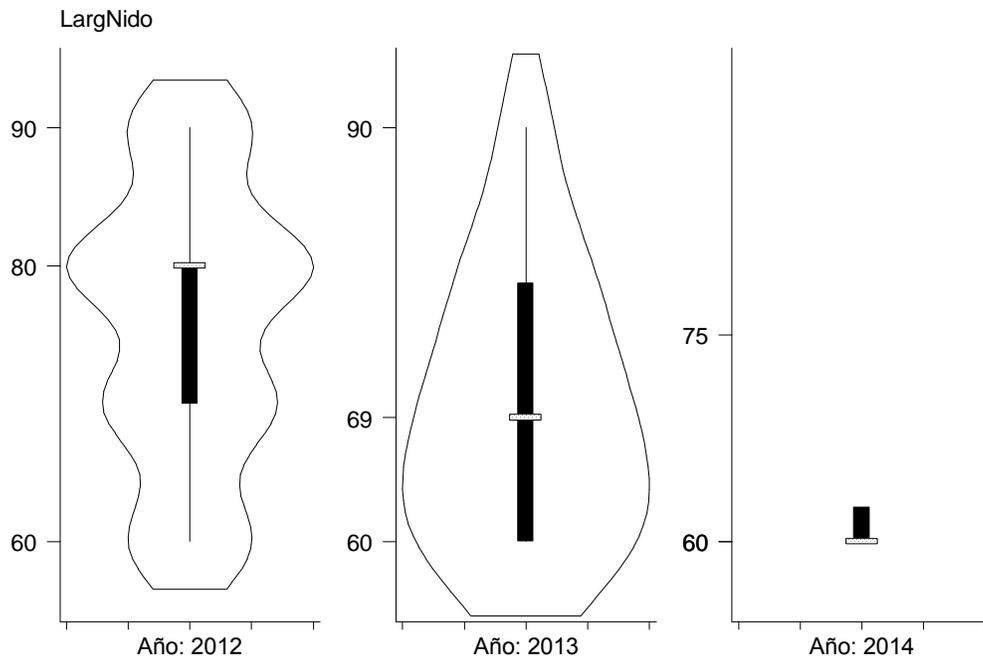


Figura 17. Gráfico de violín del largo (cm) del nido durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos, por Kernel Gaussiano.

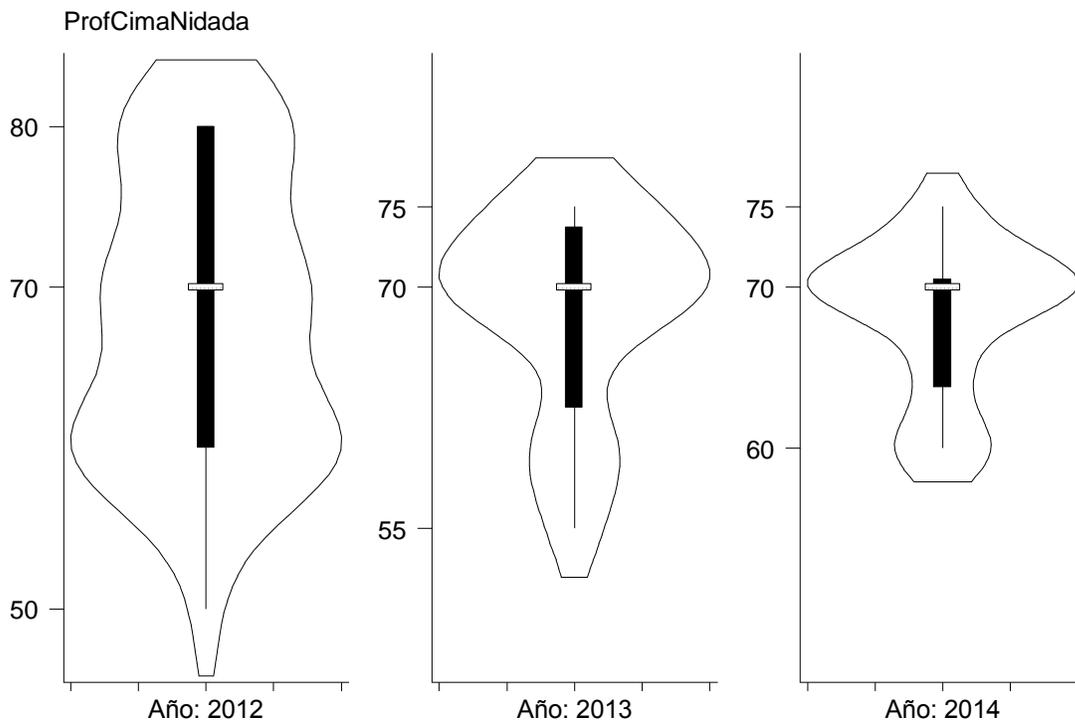


Figura 18. Gráfico de violín con la profundidad (cm) a la parte más superficial de la nidada, mostrando la mediana y la distribución de los datos , por Kernel Gaussiano.

10.4. Orientación de los nidos

La ubicación de los nidos tuvo un patrón determinado, estrechamente relacionado con arbustos y lugares soleados, tomando en cuenta su orientación cardinal.

Los nidos estuvieron orientados al sur del arbusto más cercano, con la moda más frecuente orientado a los 275.4° (Figura 19) y se aprecia con la estadística radial (360°) la orientación los nidos en una gráfica circular con respecto a los puntos cardinales (Figura 20). Los datos registrados presentaron cuatro modas, que fueron las orientaciones donde seleccionan las hembras los sitios para anidar (Figura 19).

La orientación de los nidos con respecto al hormiguero más cercano o al centro del claro (lugar soleado) donde anidan fue al norte, con la moda más frecuente de 32.0° (Figura 21) y se aprecia con la estadística radial (360°) la orientación los nidos en una gráfica circular con respecto a los puntos cardinales (Figura 22). Los datos registrados presentaron tres modas, que son las orientaciones donde seleccionan anidar las hembras (Figura 21).

La orientación de la entrada del nido fue al Sureste, con la moda más frecuente a los 89.2° (Figura 23) y se aprecia con la estadística radial (360°) la orientación los nidos en una gráfica circular con respecto a los puntos cardinales (360°) para ver la orientación de la entrada de los nidos en una grafica circular con respecto a los puntos cardinales (Figura 24). Los datos registrados presentaron cuatro modas, que son las orientaciones donde seleccionan las hembras para anidar (Figura 23).

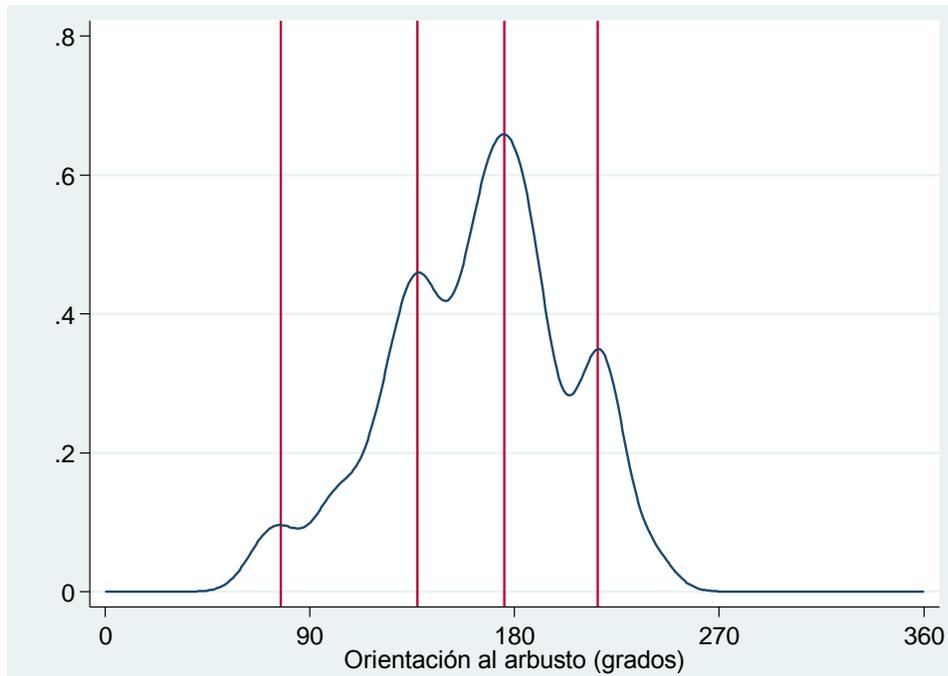
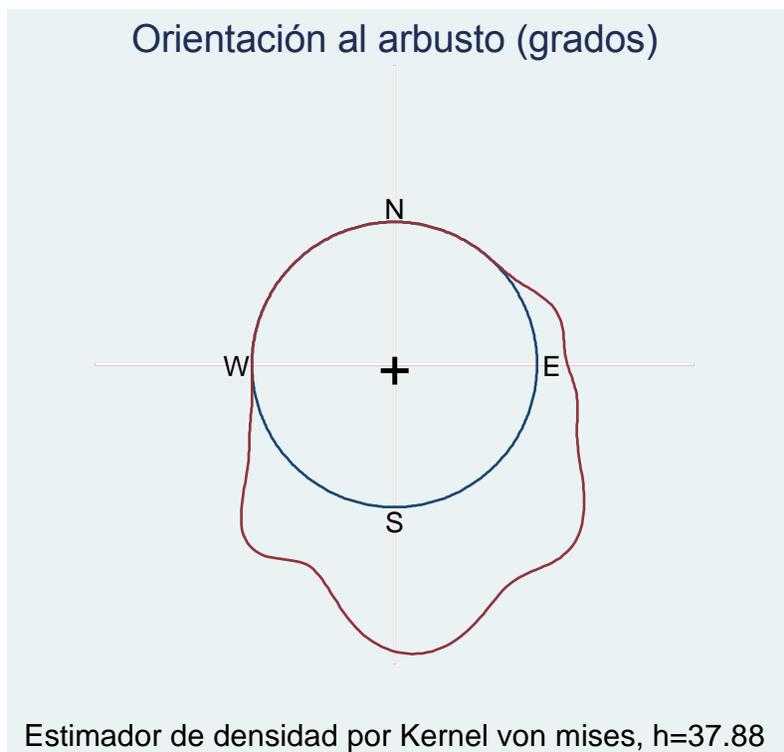


Figura 19. Estimador de densidad por Kernel von Mises, $h= 37.88$, con 4 modas, indicando la orientación de los nidos con respecto al arbusto más cercado.



Estimador de densidad por Kernel von mises, $h=37.88$

Figura 20. Frecuencias de orientación de los nidos, donde se muestran las cuatro modas y la moda que más se presentó fue a los 175.4° con respecto al arbusto más cercano.

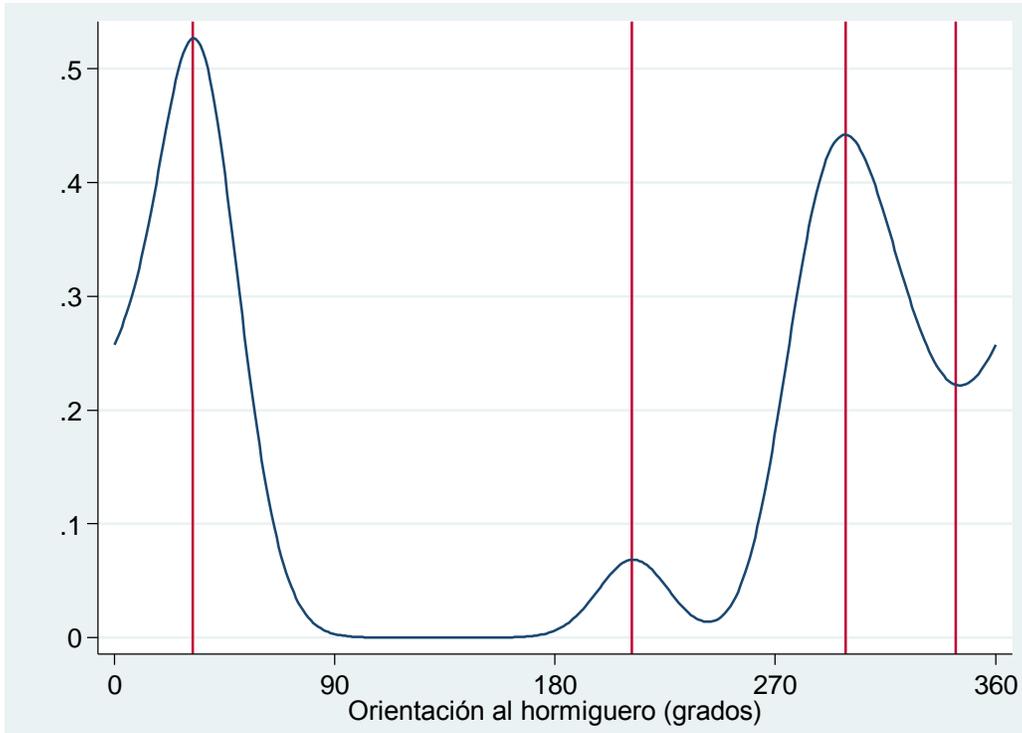


Figura 21. Estimador de densidad por Kernel von Mises, $h = 15.84$, con 3 modas, indicando la orientación de los nidos con respecto al hormiguero.

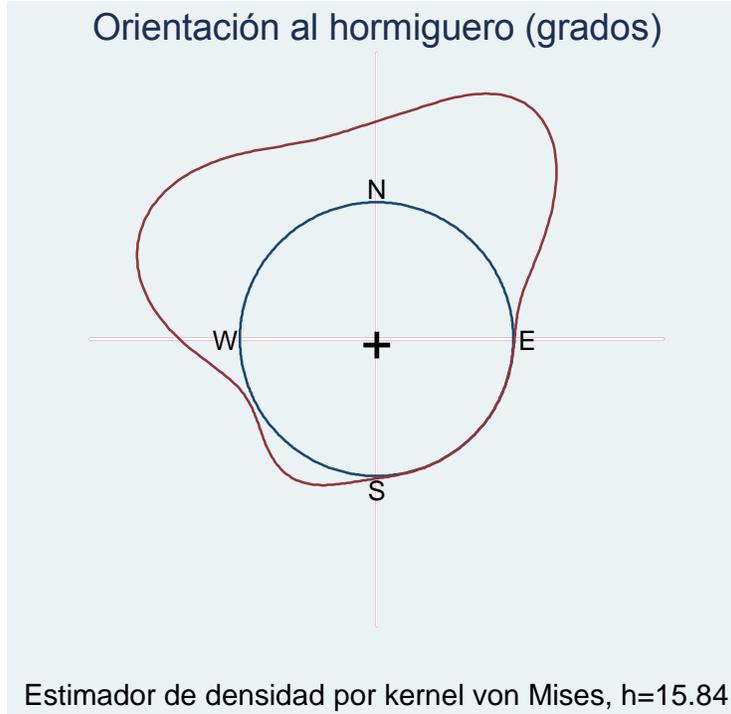


Figura 22. Frecuencias de los nidos graficadas, donde se muestran las tres modas y la moda que más se presenta es 23.0 con respecto al hormiguero.

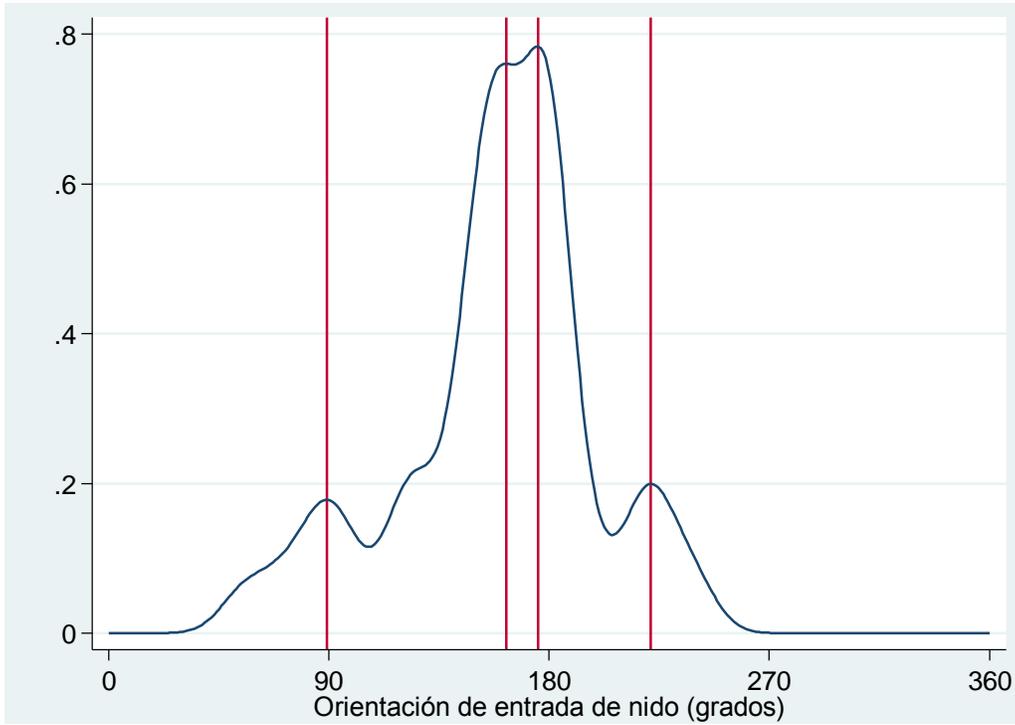
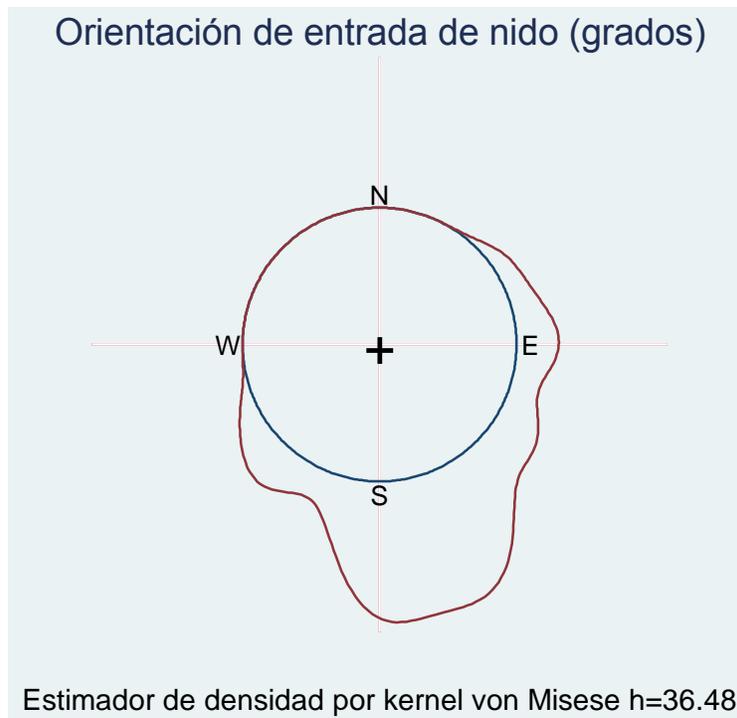


Figura 23. Estimador de densidad por Kernel von Mises, $h= 36.48$, con cuatro modas, indicando la orientación de la entrada del nido.



Estimador de densidad por kernel von Misese $h=36.48$

Figura 24. Frecuencias de los nidos graficadas, donde se muestran las cuatro modas y la moda que más se presentó fue a los 175.4° con respecto a la entrada del nido.

10.5. Humedad del suelo

La temporada de anidación, incubación y eclosión se presentó en los meses de Julio-Agosto, y estos meses son parte de la temporada de lluvias de la región (Figura 5).

Durante el periodo de la anidación (puesta de huevos), la humedad promedio del suelo donde fueron incubados los huevos fue de $17.2 \pm 3.9\%$. El año más seco fue el 2012 con un promedio de 15.6% y el año más húmedo fue el 2013 con un promedio de 21.1%. El nido más seco fue registrado en el año 2012 con un valor de humedad de 10.55% y el nido más húmedo fue encontrado en el mismo año con un valor de humedad de 25.31%. La mediana general de humedad tuvo un valor de 16.55%. La temporada de incubación ocurrió hasta el mes de noviembre, eclosionando a finales de este mes y siendo el final de la temporada de lluvias.

Se comparó estadísticamente la humedad entre años y se encontró que hubo diferencias significativas (Kruskal-Wallis; $H=13.676$, g.l.=4; $P=0.001$) y en una prueba *post hoc* de comparación múltiple ($P<0.05$) indicó que la humedad del año 2013 difirió del año 2012.

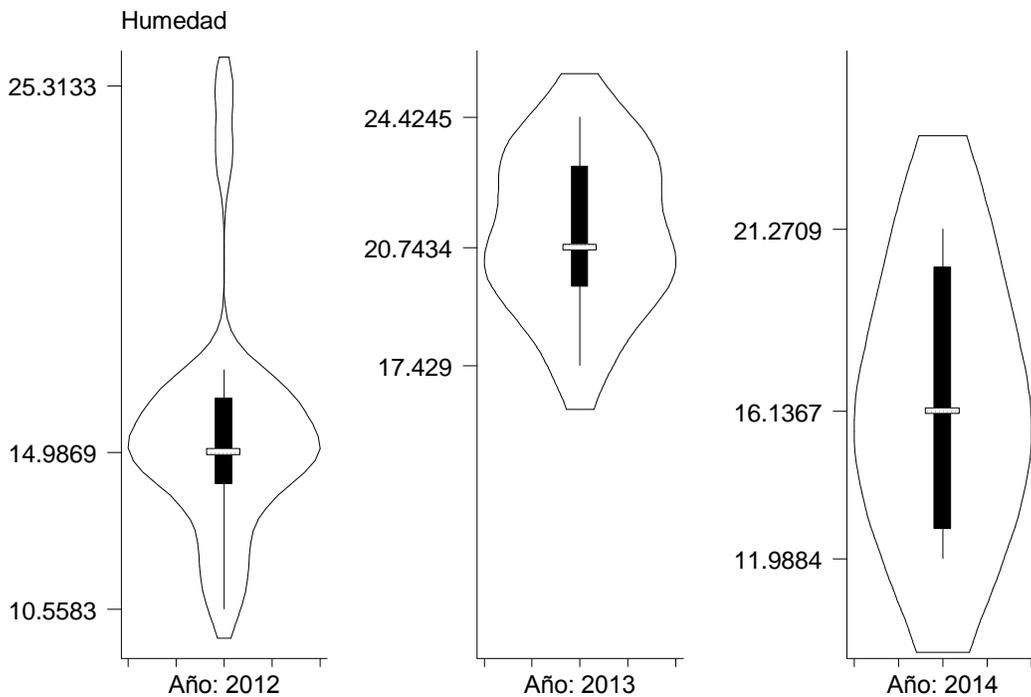


Figura 25. Gráfico de violín con el porcentaje de humedad de los nidos durante los años de muestreo, mostrando la mediana y la distribución de los datos.

10.6. Temperatura de los nidos

El promedio de la temperatura ambiental del área de estudio es de 22.70°C, con el valor promedio de temperatura mínima de 9.9°C y el valor máximo de 36.5°C. El promedio para el año 2013 es de 22.9°C, con la mínima de 14.07°C y la máxima de 36.49°C y para el 2014 el promedio para el año fue de 22.4°C, con la mínima de 9.90°C y la máxima de 36.01°C (Cuadro 2 y Figura 28).

Las temperaturas registradas para los nidos eclosionados siguen un patrón cíclico que es influenciado por la radiación solar que incide en la superficie del nido y que viaja por conducción a la cámara de incubación donde fue colocado el registrador de datos, mostrando el pico de temperaturas altas de las 13:00 hrs a las 20:00 hrs (Figura 26). Los valores de temperaturas promedio de los nidos incubados exitosamente tienen un valor de 25.6°C y el nido con el valor promedio de incubación más bajo fue de 24.4°C, con el valor más alto de 26.4°C (Cuadro 2). El intervalo de temperaturas de incubación es de 17.0°C a 35.1°C y se presentan las medianas para cada nido (Figura 27). La comparación estadística de los nidos exitosos (N=5) se realizó con los datos promedio de las horas de día y se observó que no difieren estadísticamente en sus temperaturas (Kruskal-Wallis; $H=8.192$, g.l.=4; $P=0.063$).

El monitoreo de las temperaturas durante los tres años indica que siguen un patrón cíclico como respuesta a la radiación solar, presentando el pico de temperaturas altas entre las 13:00 y 20:00hrs (Figura 29 y 30). La comparación estadística de las temperaturas de incubación entre los años (N=3) de los nidos eclosionados exitosamente muestra que no difirieron estadísticamente (Kruskal-Wallis; $H=2.055$, g.l.=2; $P=0.358$).

Las temperaturas promedio de incubación de los nidos no eclosionados (N=2) fue de 26.15°C, con la temperatura mínima de 19.1°C y la máxima de 33.5°C (Cuadro 1 y Figura 28). Se compararon estadísticamente con una prueba (U=259.000; $P=0.557$) y no difirieron estadísticamente entre ellos. Se hizo un análisis estadístico comprando las temperaturas de los nidos eclosionados contra los no eclosionados (Figura 32) y se encontró que no existe diferencia estadística significativa (U=2552.000; $P=0.250$).

Cuadro 2. Temperaturas de los nidos eclosionados, no eclosionados de *Phrynosoma asio* y temperaturas ambientales, durante todo el periodo de incubación. Promedio \pm 1DE e Intervalo. Del nido 1-5=Nidos eclosionados; 6,7=Nidos no eclosionados;9 y 10=Temperaturas ambientales del año 2013 y 2014.

Nido	Promedio en °C	DE	Intervalo °C
1	25.7	2.9	17.9-33.2
2	26.2	0.4	18.8-34.7
3	26.4	0.3	22.0-35.1
4	24.4	0.2	17.0-31.1
5	25.4	0.3	20.3-34.3
6	26.3	0.5	21.1-33.5
7	26.0	0.7	19.1-32.1
9	22.9	0.9	14.1-36.5
10	22.4	0.5	9.9-36.0

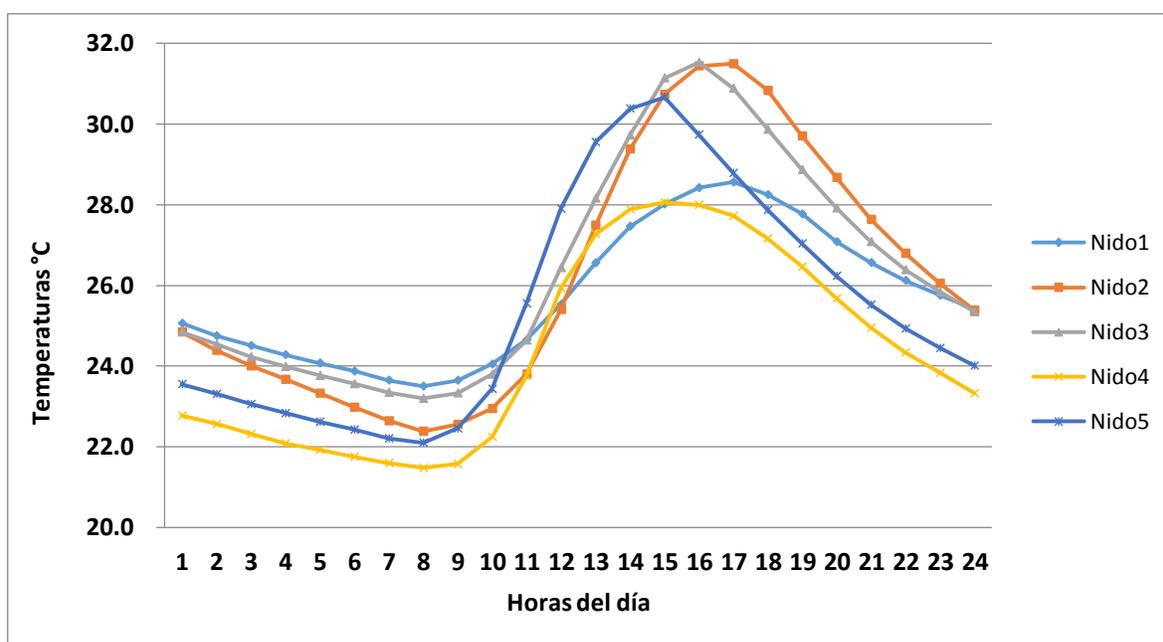


Figura 26 Promedios de temperaturas de los nidos eclosionados exitosamente durante todo el periodo de incubación. De 1 a 24 hrs.

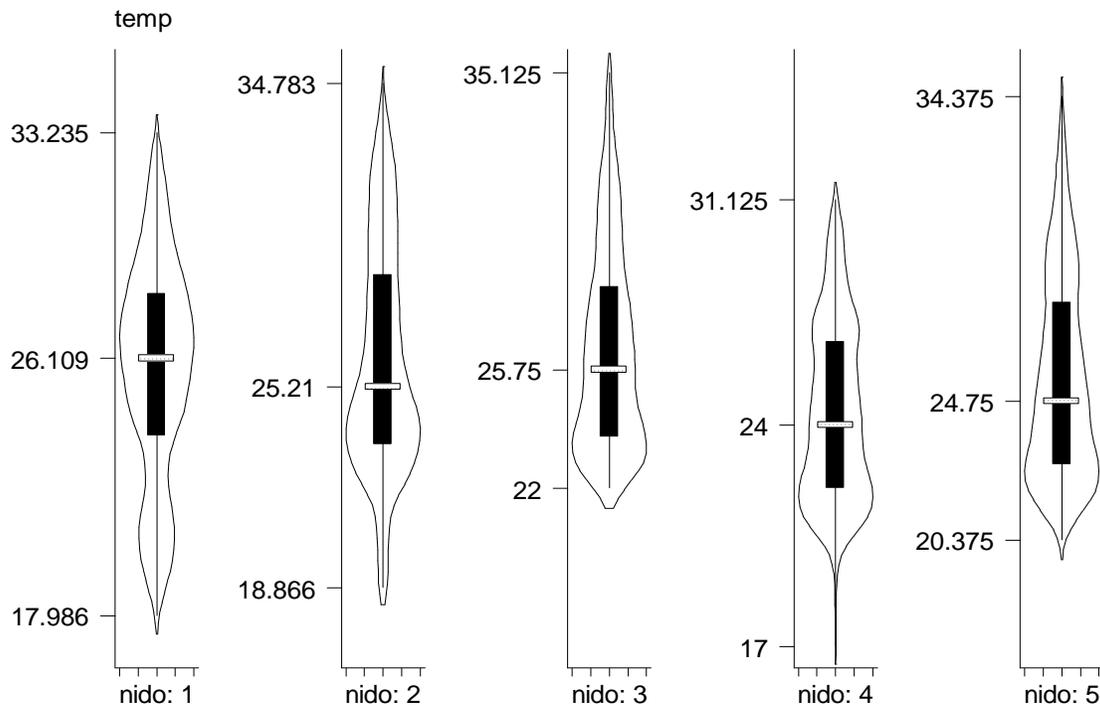


Figura 27. Gráfico de violín con las temperaturas de incubación de los nidos eclosionados exitosamente presentando la media y la distribución de los datos. La mediana más baja es del nido 4 con 23.8°C y la más alta el nido 3 con 25.5 °C.

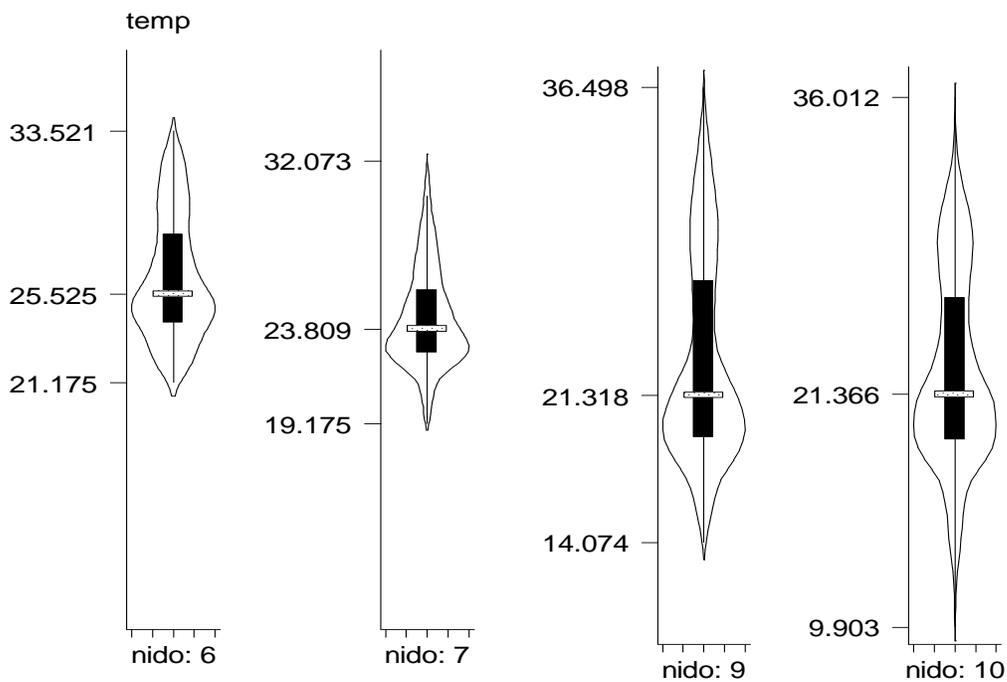


Figura 28. Gráfico de violín con las temperaturas de incubación de los nidos no eclosionados (6 y 7) y temperaturas ambientales (9 y 10), presentando la media y la distribución de los datos.

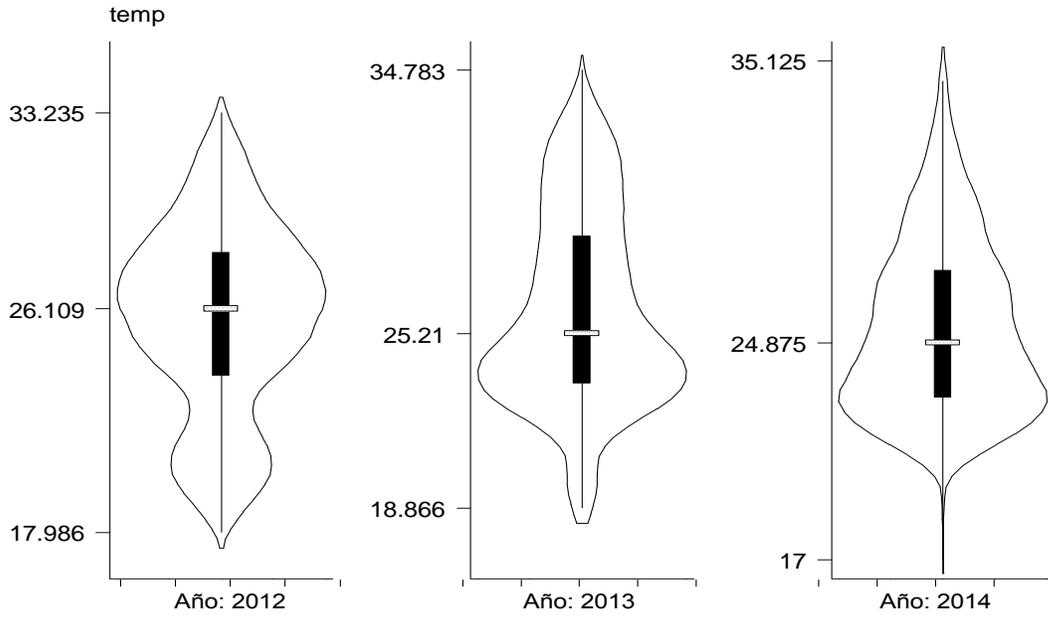


Figura 29. Gráfico de violín con las temperaturas de incubación de los tres años de muestreo para los nidos eclosionados exitosamente, presentando la media y la distribución de los datos. La mediana más baja fue en el año 2014 con 24.7°C y la mediana más alta del 2012 con 25.45°C

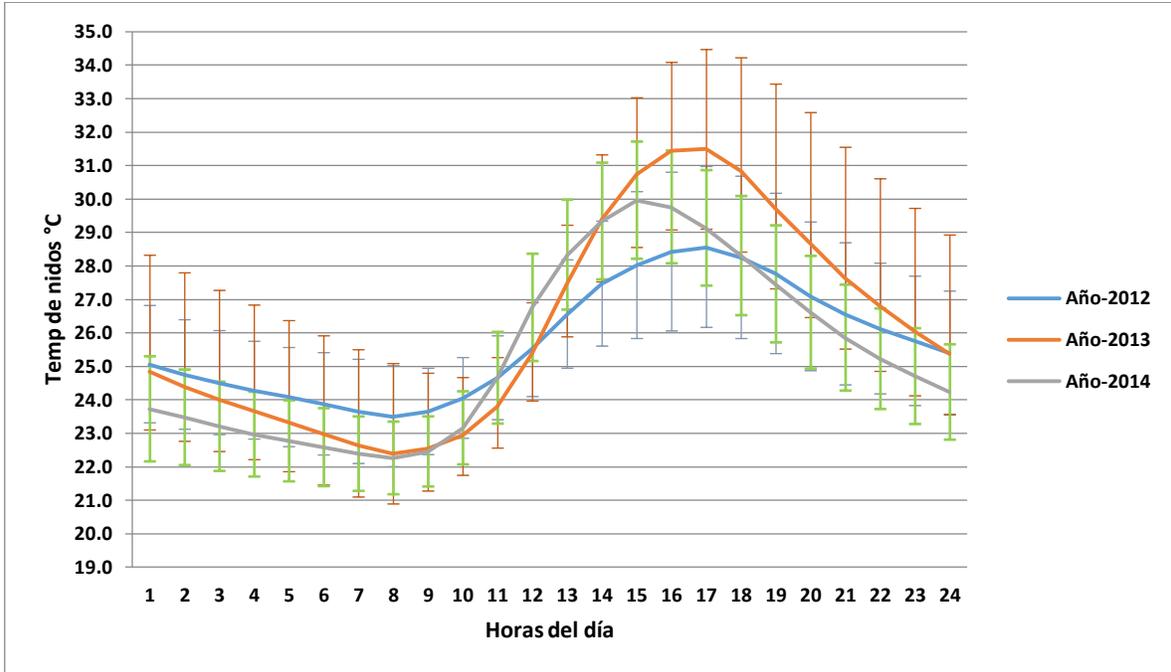


Figura 30. Promedios de temperatura de los tres años de incubación de los nidos eclosionados exitosamente.

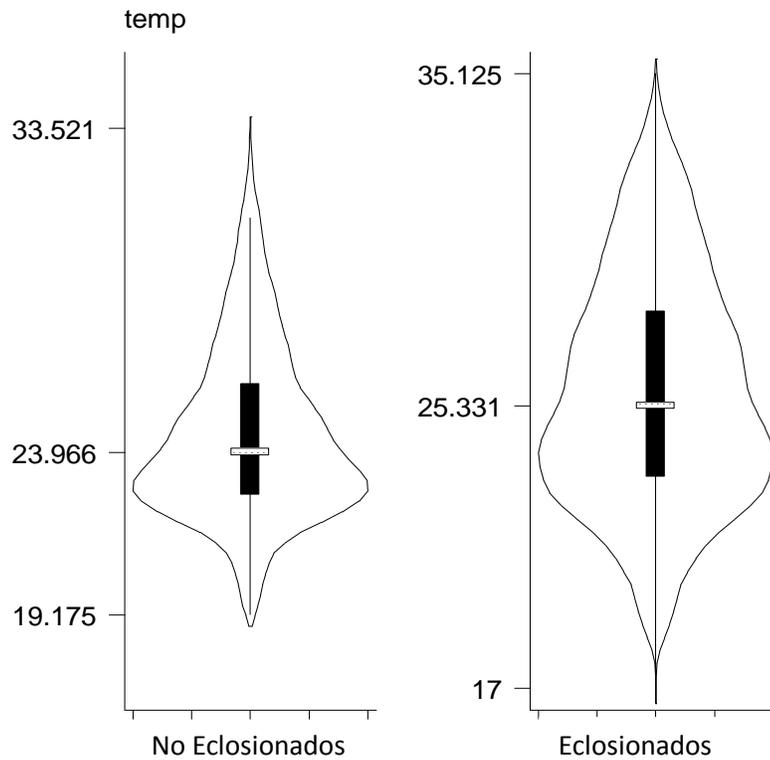


Figura 31. Gráfico de violín con las temperaturas de incubación de los nidos eclosionados y nidos no eclosionados, presentando la mediana y la distribución de los datos.

La gráfica con temperaturas promedio de los nidos eclosionados exitosamente, no eclosionados y temperaturas ambientales, muestra que los nidos no eclosionados tuvieron temperaturas más altas que los nidos eclosionados, siendo más notorio en las horas de mayor radiación solar (13:00 a 20Hrs). La temperatura ambiental en promedio generalmente fue más baja, solo mostrando estar por arriba de 10:00hrs a 14:00hrs, en comparación de la temperatura promedio nidos incubados (Figura 32).

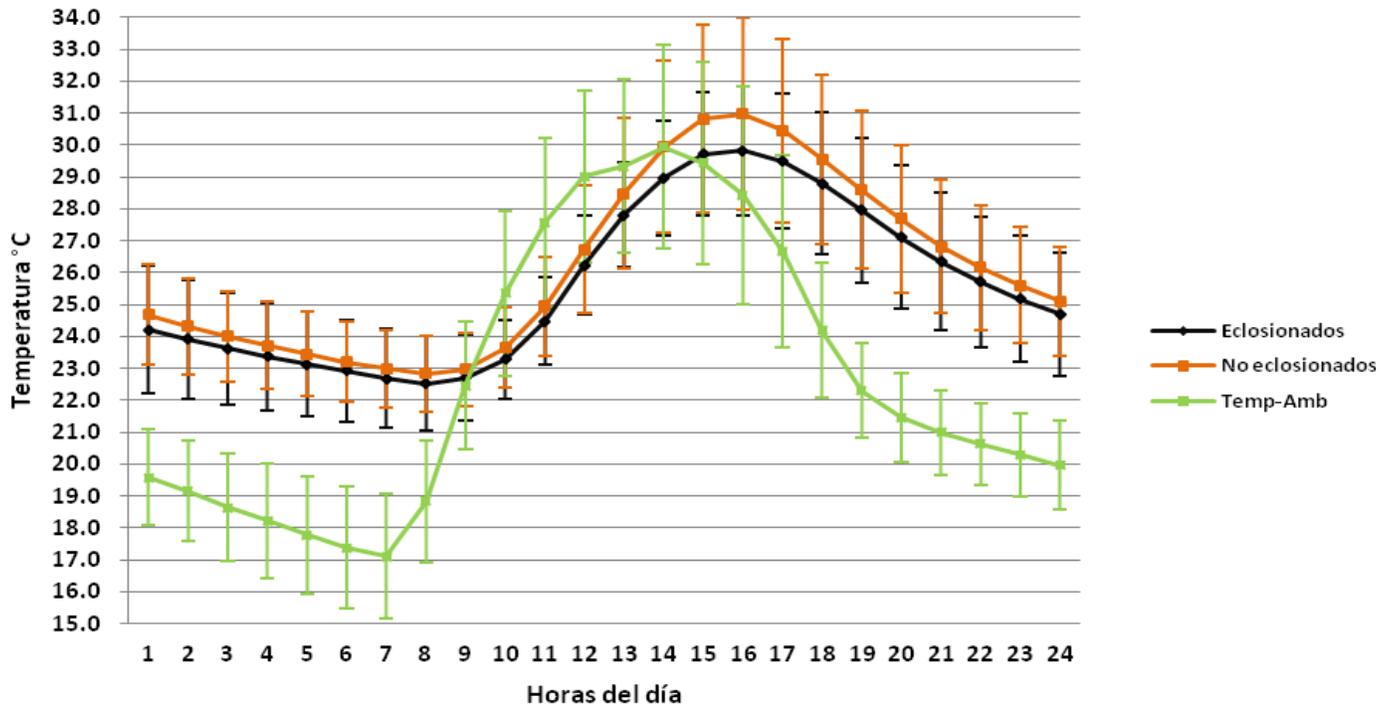


Figura 32. Promedios de temperatura de las horas del día de 1 a 24 hrs. Temperaturas de los nidos eclosionados, no eclosionados y temperatura ambiental de *Phrynosoma asio*, durante todo el periodo de incubación.

10.7. Características de nidada

Se analizaron un total de 840 huevos pertenecientes a 49 nidos. El tamaño de nidada promedio para el 2012 fue de 17.6 ± 4.2 , para el 2013 de 17.9 ± 4.9 y para el 2014 de 16.5 ± 3.3 , un promedio total de tamaño de nidada de 17.5 ± 4.2 huevos, con un mínimo de 10 y un máximo de 25 (Cuadro 2). Al comparar estadísticamente el tamaño de nidada por año no se encontraron diferencias significativas (ANDEVA, $F_{1,17}=0.289$; $P=0.751$) (Figura 33).

El largo promedio de los huevos para el año 2012 fue de 20.3 ± 1.4 mm, para el 2013 de 21.4 ± 0.6 mm y para el 2014 de 20.9 ± 1.2 mm, con un promedio total de 20.7 ± 1.3 mm (Cuadro 2). El largo promedio de los huevos por nidada mostró diferencias significativas entre los años (Kruskal-Wallis; $H=10.414$; $P=0.005$) y en una prueba *post hoc* de comparación múltiple ($P < 0.05$) indicó que el largo de los huevos difirieron entre 2013 y 2012 (Figura 34).

El ancho promedio de los huevos para el año 2012 fue de 12.2 ± 0.6 mm, para el 2013 de 12.8 ± 0.46 mm y para el 2014 de 12.6 ± 0.6 mm, con un promedio total de 12.4 ± 0.65 mm (Cuadro 2). El ancho promedio de los huevos por nidada mostró diferencias significativas entre los años (Kruskal-Wallis; $H=9.550$; $P=0.008$) y en una prueba *post hoc* de comparación múltiple ($P < 0.05$) indicó que el ancho de los huevos difirieron entre 2013 y 2012 (Figura 35).

El peso promedio de los huevos para el año 2012 fue de 1.7 ± 0.2 g, para el 2013 de 1.9 ± 0.1 g y para el 2014 de 1.8 ± 0.1 g, con un promedio total de 1.76 ± 0.2 g (Cuadro 2). El peso promedio de los huevos mostró diferencias significativas entre los años (Kruskal-Wallis; $H=15.024$; $P < 0.001$) y en una prueba *post hoc* de comparación múltiple ($P < 0.05$) indicó que el peso promedio de los huevos difiere entre el año 2013 y 2012 (Figura 36).

El peso promedio de nidada para el año 2012 fue de 30.2 ± 6.9 g, para el 2013 de 31.1 ± 12.2 g y para el 2014 de 31.5 ± 8.2 g, con un promedio total de 30.6 ± 8.3 g (Cuadro 2). Se comparó estadísticamente el peso total de las nidadas de los diferentes años y no se encontró diferencia significativa (Kruskal-Wallis; $H=0.166$; $P < 0.920$) (Figura 37).

Cuadro 3. Atributos de las nidadas con datos de muestreos en campo de tres años, con promedio por año \pm desviación estándar, promedio total \pm desviación estándar y sus intervalos totales.

Parámetros	2012	2013	2014	Total	Intervalo
Atributos de las nidadas					
Número de huevos por nidada	17.6 \pm 4.2	17.9 \pm 4.9	16.5 \pm 3.3	17.5 \pm 4.2	10-25
Largo de los huevos (mm)	20.3 \pm 1.4	21.4 \pm 0.6	20.9 \pm 1.2	20.7 \pm 1.3	12.1-25
Ancho de los huevos (mm)	12.2 \pm 0.6	12.8 \pm 0.46	12.6 \pm 0.6	12.4 \pm 0.65	9.9-16
Peso del huevo (g)	1.7 \pm 0.2	1.9 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	1.76 \pm 0.2	0.9-2.22
Peso de las nidadas (g)	30.2 \pm 6.9	31.1 \pm 12.2	31.5 \pm 8.2	30.6 \pm 8.3	9.2-46.2
Éxito de anidación (%)	32.5	25.9	24.5	27.6	0-100
Depredación de nidos (%)	67.5	74.1	75.5	72.2	0-100

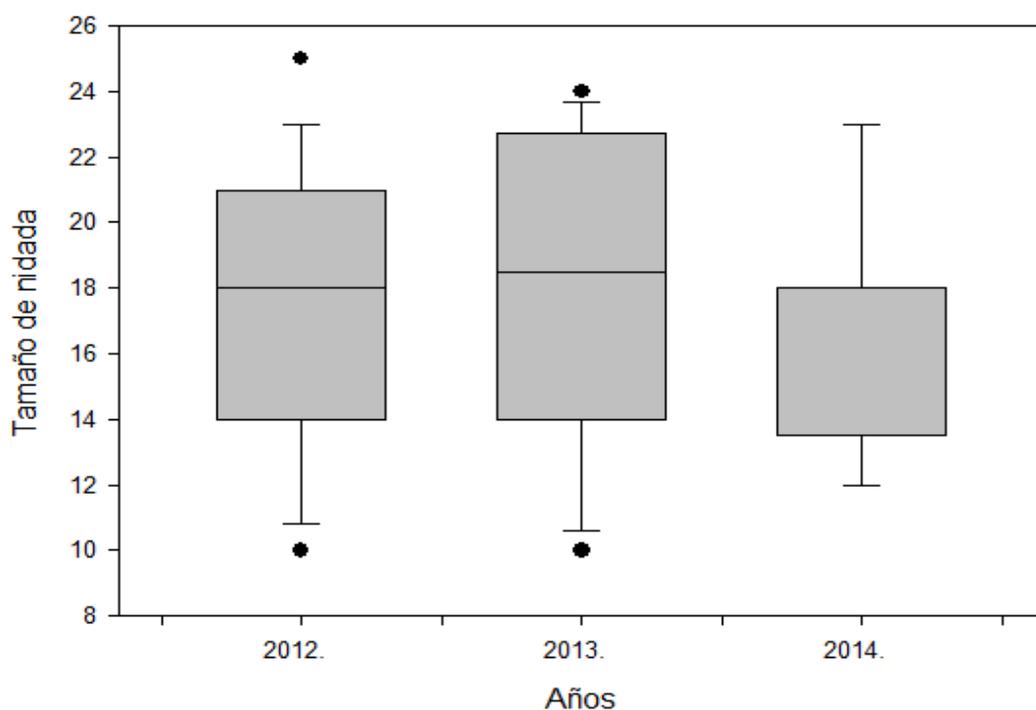


Figura 33. Gráfico de caja y bigotes con el tamaño de nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartiles y (en algunos) casos extraordinarios.

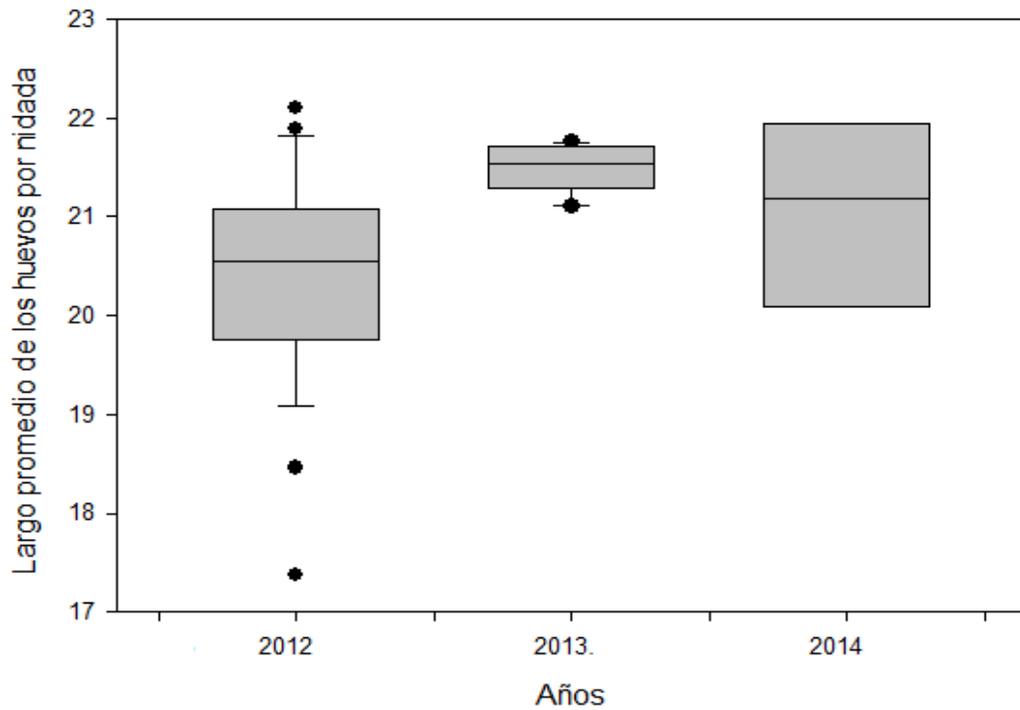


Figura 34. Gráfico de caja y bigotes con el largo promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios

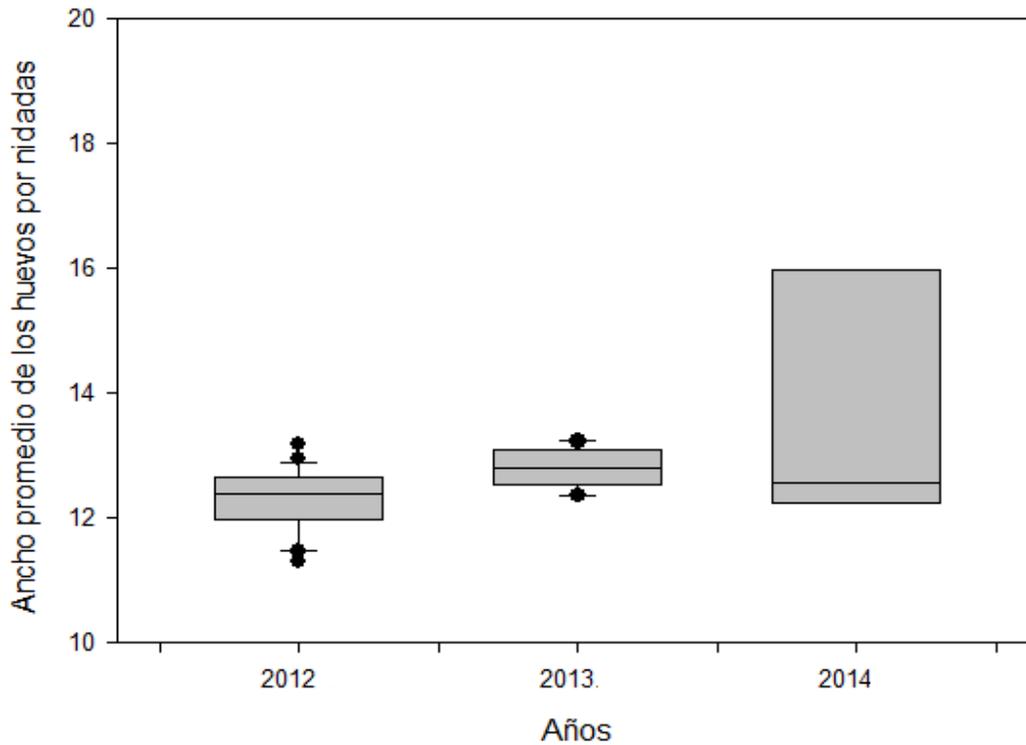


Figura 35. Gráfico de caja y bigotes con el ancho promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios.

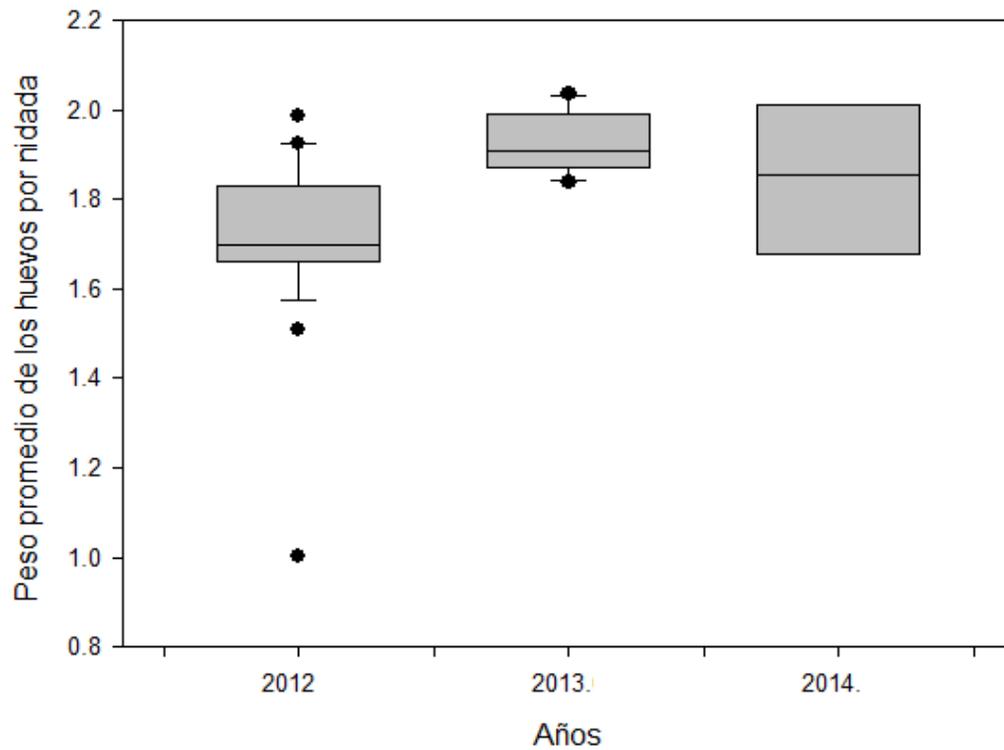


Figura 36. Gráfico de caja y bigotes con el peso promedio de los huevos por nidada entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios

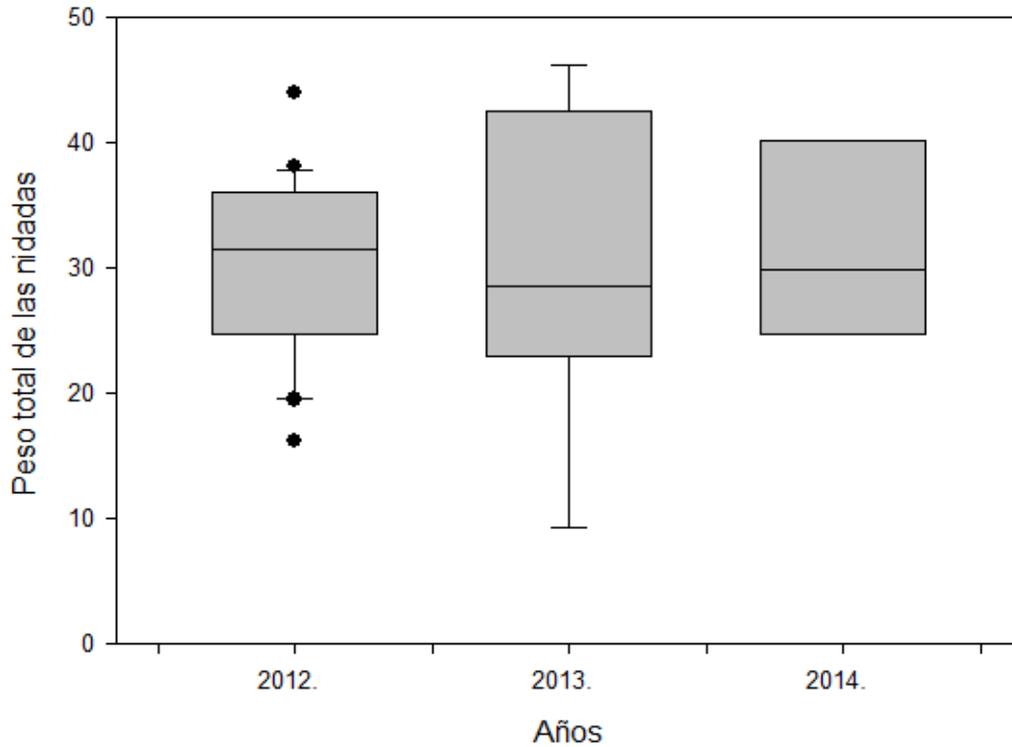


Figura 37. Gráfico de caja y bigotes con el peso promedio de las nidadas entre los años de muestreo, mostrando la mediana, los cuartos y (en algunos) casos extraordinarios

10.8. Éxito de eclosión

El éxito de eclosión se determinó basado en la evidencia de los restos que quedan de la cubierta calcárea que indicaron que la eclosión fue exitosa al emerger las crías del nido.

El promedio total de éxito para los 49 nidos fue de 29.3%, habiendo nidos con un 100% y otros con un 0% de éxito (ver cuadro 6).

Existen diferentes factores que influyen en el éxito de eclosión (depredación por larvas de mosca, depredación por otro animal y no eclosionados) y para tener un mejor panorama se realizan los análisis de los diferentes factores con nidos y huevos (cuadro 4 y 5).

Para estos análisis se incluyeron 48 nidos. Los nidos eclosionados tienen un porcentaje de 31.25%, la depredación de nidos por larvas de mosca un 31.25%, depredación de nidos por otro animal es de 31.25% y la depredación parcial del nido (eclosión de algunos huevos) fue de 6.25 (Cuadro 4).

El análisis de 840 huevos depositados en nido arrojó que solo eclosionaron 260 (31.0%). Las pérdidas fueron debidas a que algunos fueron depredados por larva de mosca 297 (35.4%) o depredados por otros animales (gatos, perros, zorros) fueron 252 (30.0%) y no nacidos 31 (3.7%). (Cuadro 5).

Cuadro 4. Porcentaje de nidos eclosionados, depredados totalmente por mosca, depredados parcialmente por mosca y depredados por otro animal. Este análisis incluye 48 nidos. Datos de los tres años de muestreo.

Nidos	% de nidos
Eclosionados (%)	31.25 (N=15)
Depredados totalmente por larvas de mosca (%)	31.25 (N=15)
Depredados parcialmente por mosca (%)	6.25 (N=3)
Depredados por otro animal (%)	31.25 (N=15)
	100.0 (N=48)

Cuadro 5. Porcentaje de huevos eclosionados, depredados por mosca, depredados por otro animal y no nacidos. Este análisis incluyó 840 huevos. Datos de los tres años de muestreo.

Huevos	% de huevos
Eclosionados	31.0 (260)
Depredados por mosca	35.4 (297)
Depredados por otros animal	30.0 (252)
No eclosionados	3.7 (31)
Total	100 (840)

Cuadro 6. Total de nidos, número de huevos puestos, huevos eclosionados, no eclosionados y porcentaje de éxito. Datos de los tres años de muestreo.

# Nido	# Huevos	Eclosionados	No eclosionados	% Éxito	# Nido	# Huevos	Eclosionados	No eclosionados	% Éxito
1	21	20	1	95.2	25	17	17	0	100.0
2	10	0	10	0.0	26	21	20	1	95.2
3	20	0	20	0.0	27	25	5	20	20.0
4	20	0	20	0.0	28	14	0	14	0.0
5	10	0	10	0.0	29	12	0	12	0.0
6	14	0	14	0.0	30	23	6	17	26.1
7	14	0	14	0.0	31	18	0	18	0.0
8	19	0	19	0.0	32	23	0	23	0.0
9	23	19	4	82.6	33	19	0	19	0.0
10	22	0	22	0.0	34	14	13	1	92.9
11	23	0	23	0.0	35	14	0	14	0.0
12	14	10	4	71.4	36	22	0	22	0.0
13	19	0	19	0.0	37	10	0	10	0.0
14	17	17	0	100.0	38	24	22	2	91.7
15	16	0	16	0.0	39	22	22	0	100.0
16	18	12	6	66.7	40	14	0	14	0.0
17	18	0	18	0.0	41	15	0	15	0.0
18	14	12	2	85.7	42	18	0	18	0.0
19	15	0	15	0.0	43	23	20	3	87.0
20	23	18	5	78.3	44	13	0	13	0.0
21	12	0	12	0.0	45	18	0	18	0.0
22	11	9	2	81.8	46	0	0	0	
23	20	0	20	0.0	47	18	6	12	33.3
24	20	0	20	0.0	48	12	12	0	100.0
					49	18	0	18	0.0

10.9 La mosca parasitaria

Orden: Díptera

Familia: Sarcophagidae

Subfamilia: Miltogramminae

Tribu: Miltogrammini

Género: Euphytomima



Figura 38. Mosca del género *Euphytomima* que parasita los huevos de *P. asio* al momento de ser puesto y son depredados durante la incubación.

Las hembras de *Phrynosoma* desovaron en un nido previamente construido y cubrieron la nidada con sustrato circundante (suelo y pequeñas rocas), el nido fue revisado un día después, donde un gran porcentaje de los nidos fueron infestados por larvas que parasitan los huevos, estas fueron llevadas al laboratorio donde se mantuvieron hasta su estadio adulto, lo que ayudo a determinar que se trataba de una mosca parasitaria.

Las moscas aprovechan el momento exacto de la puesta de la hembra *Phrynosoma* para poner también sus huevos y completar su ciclo de desarrollo aprovechando el recurso alimenticio que le otorgan los huevos a sus larvas y llevar a cabo el estadio de pupa y emerger como adultos del nido parasitado.



Figura 39. Larvas de mosca depredando los huevos de las nidadas de *P. asio* durante la incubación.

11. DISCUSIÓN

11.1 Áreas de anidación y sus características

La temporada de anidación presenta ciertos riesgos para las hembras, en particular porque enfrentan depredación al buscar sitios adecuados para la anidación. Los sitios de anidación pueden encontrarse lejos del hábitat en donde normalmente se encuentran. Por ejemplo Angilletta *et al.* (2009) encontraron que las hembras de *Sceloporus undulatus* se movieron del interior del bosque (con cobertura vegetal) a un área abierta (sin cobertura vegetal). Estas migraciones estuvieron relacionadas exclusivamente con la temporada de anidación, ya que las hembras regresaron al bosque un día después de la oviposición. Por otro lado, datos de 12 años de observación intensiva en el mapeo de sitios de anidación indican que la mayoría de las hembras de *Sceloporus merriami* ovipositan dentro de su territorio. Sin embargo, pocas hembras raramente salen del territorio para anidar ya que estas migraciones son periodos de alta mortalidad para las hembras (Ruby y Dunham, 1987a).

Las hembras no seleccionan sitios de anidación al azar, ya que la mayoría de los sitios seleccionados siguen un mismo patrón de ubicación y sin duda, estos sitios de anidación son seleccionados en función de su capacidad para poder desarrollar los huevos de manera exitosa, y en ocasiones las actividades humanas propician sitios adecuados para los nidos. Shine *et al.* (2002) encontraron que al sureste de Australia, la tala de bosques para las líneas de energía hidroeléctrica (hydrocuts) modificó sustancialmente los regímenes térmicos disponibles para los sitios de anidación potenciales de lagartijas ovíparas *Bassiana duperreyi*, ya que las brechas se han convertido en sitios de anidación que las hembras aprovechan.

Para tortugas dulceacuícolas se ha realizado una gran investigación y se ha evidenciado que anidan en sitios relativamente lejos de los cuerpos de agua donde viven, esto se registró para *Trachemys scripta* (Moll y Legler, 1971) y *Chrysemys picta* (Gibbons, 1968). Las migraciones para la anidación ha sido más recientemente descrita por el uso de radio-transmisores en *Emydoidea blandingi* por Rowe y Moll (1991). La evidencia de la fidelidad interanual de los sitios de

anidación se ha dado también para *Emydoidea blandingi* (Linck, *et al.*, 1989) y para *Chrysemys picta* (Lindeman, 1992). Por otra parte, Schwarzkopf y Brooks (1987) demostraron la existencia de una selección cuidadosa del sitio de anidación realizado por las hembras de *Chrysemys picta*. Las hembras de tortuga *Emys orbicularis* realizan grandes migraciones y exploran áreas de anidación con condiciones adecuadas: sin vegetación arbórea, sólo hierbas y arbustos, con dirección Sur –Sur-Este, también pueden seleccionar áreas relativamente planas, con suelo arcilloso y que presenta inundación temporal. (Rovero y Chelazzi, 1996).

Los registros sobre la selección de áreas de anidación para el género *Phrynosoma* son escasos. Las evidencias del presente estudio muestran que *Phrynosoma asio* aprovecha la composición florística, el impacto por pastoreo y los claros de los hormigueros que permiten el paso de los rayos de sol al sustrato donde se ubican las áreas de anidación de las hembras, siendo las áreas más abiertas o con menos cobertura vegetal los lugares de mayor incidencia de nidos.

Se diferenciaron dos áreas de anidación de acuerdo a la distancia entre cada nido. En el área 1 se presenta en una pendiente más pronunciada (8 a 15°) y el área 2 es una área plana (0°), para las dos áreas existe una estrecha relación con los claros de las hormigas del género *Pogonomirmex*.

Las hembras ovíparas seleccionan áreas idóneas para la incubación exitosa de la progenie y esto depende de los requerimientos térmicos e hídricos de cada especie, aunque puede variar entre individuos del mismo taxón, la especie siempre sigue cierto patrón.

11.2 Micrositio de nido

Pocos estudios de anidación han sido realizados en condiciones naturales dada la dificultad de encontrar los nidos. La principal desventaja de los estudios de laboratorio es que se puede modificar el comportamiento de anidación de las hembras y que las condiciones pueden ser percibidas como anormales o estresantes para las hembras, teniendo un comportamiento de anidación diferente que en condiciones naturales. La localización de nidos para *Sceloporus undulatus* en el campo es difícil; sólo se encontraron tres nidos naturales durante más de 3

años (Warner y Andrews, 2002). La dificultad para localizar nidos de tortuga *Glyptemys insculpta* llevó a tener una muestra muy pequeña (n=5) (Hughes *et al.*, 2009). Los datos de nidos naturales en el campo, cuando están disponibles, proporcionan la mejor evaluación de las condiciones que las hembras en realidad seleccionan (Cagle *et al.*, 1993; Qualls y Shine, 1998; Shine y Harlow, 1996; Shine *et al.*, 1997).

Allison y Cepeda (2009a) encontraron que las hembras construyen nidos en una zona ligeramente inclinada con una exposición de sur a oeste. El área con una pendiente de un 2%, en donde viven y se alimentan. Puede ser que la inclinación juegue un papel muy importante en la radiación solar y la escorrentía, aunque el suelo está bien drenado. Hughes *et al.* (2009) registraron que las tortugas *Glyptemys insculpta* eligen áreas de anidación en playas de arena elevadas con poca o ninguna cubierta vegetal y micrositios con granos de arena de gran tamaño, altas temperaturas de incubación, bajo contenido de humedad y de bajo contenido orgánico. Shine *et al.* (2002) encontraron que los elementos que más influyen para la selección de un área potencial de anidación para *Bassiana duperreyi* son: una cubierta de dosel reducida, el aumento de la duración de la exposición al sol, y los niveles más altos de radiación incidente en las zonas despejadas que modifican sustancialmente los regímenes térmicos en los sitios potenciales de nidos.

La disponibilidad de micrositios para una anidación exitosa, limita la distribución altitudinal de las especies y del mismo modo, la distribución latitudinal norteña de la culebra de collar Europea (*Natrix natrix*) es aparentemente determinada por la disponibilidad de los montones de estiércol en las granjas, ya que éstos proporcionan sitios de anidación cálidos (Madsen, 1984).

Rovero y Chelazzi (1996) hicieron un seguimiento de las hembras de *Emys orbicularis* y sus sitios de anidación y registraron que una vez en la zona de anidación las hembras realizan movimientos sin patrón alguno, en particular durante la tarde, estos movimientos están relacionados con la búsqueda de un sitio de anidación definido. Todos los sitios elegidos por las hembras para anidar, mostraron una orientación con pendiente Sur, con ausencia de sombreado de

vegetación en la cara Sur del nido, pero con arbustos cerca del nido en posiciones que no dieran sombreado.

En *Phrynosoma*, Sherbrooke (2003) registró que una hembra puede hacer varias excavaciones de prueba, quitar rocas y raíces ocultas, antes de estar satisfecha con un sitio de anidación, también menciona que el comportamiento de anidación de muchas especies del género nunca ha sido observado, mucho menos se ha estudiado la ecología de anidación de estas especies.

Las hembras de reptiles de muchos taxones seleccionan sitios de anidación con base en las señales físicas (térmicas, hídricas) que se relacionan con el éxito de incubación (Bull *et al.*, 1988 y Bragg *et al.*, 2000). Las hembras de *Phrynosoma asio* seleccionan micrositos expuestos al sol para anidar, maximizando la radiación solar incidente que es la mayor fuente de calor para la incubación de los huevos en los nidos. Las áreas abiertas que aprovechan son en su mayoría nidos de hormigas del género *Pogonomirmex sp* o claros de hormigueros abandonados. Si las áreas de anidación están llenas de arbusto y de hierbas se vuelven inútiles como micrositio de anidación dada la dificultad de escarbar un nido.

Debido a que las actividades humanas pueden modificar con frecuencia regímenes térmicos de los hábitats naturales, se puede concluir que la disponibilidad de sitios de anidación para muchos taxones ha sido modificado por factores antropogénicos. Por ejemplo, la introducción de especies de vegetación exóticas que pueden sombrear sitios antes expuestos y hacerlos inadecuados para la anidación (Congdon y Gatten 1989).

Para *P. asio* la selección de un micrositio de anidación no es al azar y está estrechamente relacionada con la incidencia de radiación solar, lo que se ve altamente influenciado por la presencia o ausencia de cobertura vegetal y la orientación del área, y dichos requerimientos van a ser diferentes para cada especie.

11.3 Cámara de incubación y sus características

Sherbrooke (2002) observó el comportamiento de anidación de *Phrynosoma cornutum*; el nido fue cavado en el suelo húmedo, entre un sitio de arbustos y rocas. El suelo recién excavado se dispersó en la superficie, finalmente el túnel estaba cubierto con suelo y la hembra descansando sobre el nido. Algunas hembras exhiben un comportamiento de golpes repetidamente con la cabeza al suelo con el fin de llenar completamente la cavidad. Al final de la puesta la superficie del nido fue cubierta con piedras dispersas, haciendo coincidir la textura de las áreas circundantes. La anidación sigue patrones muy parecidos entre diferentes especies del mismo género, lo observado por Sherbrooke (2002) y los resultados de este trabajo, aun siendo especies que habitan diferentes latitudes y ambientes, coinciden hasta en detalles.

Sherbrooke (2002) registró las dimensiones de cámaras de incubación para *Phrynosoma cornutum*, la entrada del túnel de la primera anidación se orientó hacia el noroeste. La profundidad de la cámara de incubación fue de 160 mm, con la capa superior de los huevos a 120 mm de profundidad. Los huevos fueron cuidadosamente puestos con suelo arenoso húmedo en una cámara ovalada que mide 25 mm de profundidad y 50 mm de ancho. Una segunda hembra escavó un nido con las medidas de 120 mm por debajo de la superficie del suelo, 40 mm de profundidad y 55 mm de diámetro. La tercera hembra con una apertura orientada al este, fue de 30-40 mm de alto, 70mm de ancho y 120mm profundo.

Allison y Cepeda (2009a) observaron dos hembras de *Phrynosoma cornutum* en el proceso de anidación y describieron la construcción del nido en un suelo duro de caliche. En el interior la hembra esta perpendicular a la entrada y escava con las manos y de vez en cuando ella salía de la cámara del nido para mover con las patas el montículo de tierra lejos de la entrada. La hembra rellenó la cámara del nido usando todos sus miembros para verter el suelo en la cámara. En primer lugar, de espaldas a la entrada, acercó el suelo alternando sus extremidades delanteras (derecha-izquierda) al alcance de sus extremidades traseras. Las extremidades traseras depositaron el suelo en la misma dirección hacia la entrada.

La cámara de incubación de *P. asio* es un hoyo excavado en el suelo. Una de las características de los huevos de *P. asio* es el cascaron permeable (ganancia y perdida de agua), por lo tanto una profundidad adecuada de la cámara durante el periodo de incubación jugará un papel muy importante en la anidación para un alto éxito de eclosión. Una profundidad no adecuada provoca la deshidratación de los huevos y por consecuencia la muerte de los embriones.

Las dimensiones del nido, dependen mucho del tamaño de la hembra y de la dificultad para escavar, pero siguen ciertos patrones de forma y dimensiones. Lo descrito por Allison y Cepeda (2009a) y Sherbrooke (2002) coincide con el comportamiento exhibido por *Phrynosoma asio* en este trabajo.

Las hembras de especies ovíparas deben excavar una cámara de incubación con ciertas dimensiones, donde la progenie tenga la oportunidad de tener todos los requerimientos ambientales para un éxito de eclosión positivo.

11.4 Orientación de los nidos

¿Los nidos pueden ser colocados cerca o lejos de la vegetación?. Los nidos de hembras de *Kinosternon baurii* son colocados cerca de la cobertura vegetal, por lo que son más húmedos y por consiguiente menos calientes, por lo tanto rutinariamente colocan sus nidos cerca de matas de hierba u otra vegetación y evitar los sitios soleados abiertos, contrario a los nidos simulados (Wilson,1998). Por ejemplo el cocodrilo de río es muy adaptable para anidar en diferentes tipos de sustrato y además se ha sugerido que la selección de sitios no es al azar (Thorbjarnarson, 1989; Charruau *et al.*, 2010). Shine *et al.* (2002) Encontraron que el desmonte de las líneas hidroeléctricas ha modificado sustancialmente los regímenes térmicos disponibles en sitios potenciales de anidación de lagartos ovíparas, el área de estudio se encuentra al sur del ecuador y el sol al norte a lo largo del año, los regímenes de temperatura varían dentro la misma línea hidroeléctrica y por lo tanto el extremo sur de la brecha recibe más calor que el extremo norte. Las hembras, a pesar de que los elementos de cubierta de nido (troncos, rocas) eran más abundantes en el bosque, seleccionaron sitios en el centro y borde sur de la brecha donde estaban disponibles los sitios de anidación

más cálidos. Allison y Cepeda (2009a) observaron dos hembras de *Phrynosoma cornutum* en el proceso de anidación y describieron la construcción del nido en un suelo duro de caliche, una hembra en una pendiente en dirección este con la abertura del túnel hacia el oeste y la otra hembra con el túnel ligeramente inclinado con una dirección norte-noreste con la abertura del túnel hacia el sur. Para *Crocodylus acutus* no existe información sobre la orientación-exposición de los nidos, pero una explicación posible, de acuerdo con los resultados, es que si más del 50% están expuestos hacia el sur y ninguno hacia el oeste, esa orientación podría conferirles cierta protección contra huracanes generados en el Pacífico y que pudiesen entrar en el área durante la temporada de incubación, afectando negativamente el éxito en el desarrollo y la viabilidad de los huevos en el nido (Casas-Andreu, 2003).

Los nidos se localizan al norte de hormiguero y al sur del arbusto más cercano, logrando que la incidencia de los rayos de sol sea favorable principalmente al final de la incubación que las temperaturas bajan (noviembre), nuestros datos son contrarios a los de Sherbrooke (2002) y Allison y Cepeda (2009b) quienes encontraron que ningún nido fue excavado cerca de un arbusto. El área de estudio se localiza al norte del ecuador (17°), por lo tanto el sol pasa más tiempo al sur a lo largo del año y el periodo de incubación es de 4 a 5 meses Julio a Noviembre meses de Verano y otoño. Los nidos en lugares soleados y con pendiente sur, asegura una incidencia de rayos de sol a lo largo de la incubación y más aun seleccionando orientaciones específicas en los claros de las hormigas.

11.5 Humedad del suelo

Los autores como Warner y Andrews (2002) que dicen que los cambios en el potencial de agua en el sustrato del campo varían con la precipitación (que es difícil de predecir), y un sitio de nido seco puede llegar a ser relativamente húmedo en un corto período. Debido a que los huevos la mayoría de los squamata dependen de la humedad del exterior para hidratarse, el ambiente del nido puede influenciar otro factor que puede afectar el reclutamiento: El número de huevos que sobreviven a la eclosión (Vitt y Pianka, 1994). Una adecuada profundidad la cámara de incubación y una adecuada compactación del suelo que cubre la nidada debe ser fundamental para mantener la humedad en el nido y por lo tanto mantener la hidratación de los huevos. Casas-Andreu (2003) en un estudio realizado de anidación para *Crocodylus acutus* encontró que la humedad del suelo de 14 nidos estudiados, en mayo que es el mes más seco, osciló entre 0.48 y 11.6%, mientras que en julio, que es el mes húmedo en que nacen muchos cocodrilos, varió entre 2.34 y 25.6%. La diferencia entre los huevos de cocodrilo y *Phrynosoma* es la permeabilidad y aunque la humedad en la temporada de anidación de cocodrilo para el mes de mayo sea muy baja (0.48-11.6%) la cubierta calcárea del huevo de cocodrilo es muy gruesa (no gana ni pierde agua fácilmente), a diferencia de los huevos de *Phrynosoma* que es muy permeable (pierden y ganan agua fácilmente).

Vitt y Pianka (1994) registraron que en los años del estudio, por ejemplo el microhábitat del territorio de las hembras no reunió las condiciones hídricas mínimas para la incubación de los huevos. Los huevos de *Sceloporus merriami* requieren un potencial de humedad del suelo mínimo de -2850 kPa para el desarrollo, aunque la mortalidad experimentada en estas condiciones es de más de 80%. La disponibilidad de sitios de oviposición hídricamente aceptables no limitó la distribución territorial de las hembras, pero durante este estudio, llevado a cabo durante una sequía, esto parecía poco probable. La distribución de microhábitat a pequeña escala y la variación en la humedad del suelo dentro de un territorio para hembras es difícil de definir. Warner y Andrews (2002) en un estudio de laboratorio de selección de sitio de anidación de *Sceloporus undulatus*

encontraron que la variación en el potencial hídrico de los sitios de anidación que la mayoría de las hembras seleccionadas varía entre (-95 kPa a -604 kPa), que son condiciones humedad, nidos por arriba de -604 kPa son extremadamente secos.

La variación en condiciones hídricas durante la incubación tiene pequeños efectos sobre el tamaño del cuerpo de neonatos y ningún efecto detectable sobre la supervivencia post eclosión (Tracy, 1980; Warner y Andrews, 2002).

La humedad promedio del suelo donde fueron incubados los huevos *P. asio* fue de $17.2 \pm 3.9\%$ y osciló entre 10.5% a 25.3%.

Diferentes especies tienen diferentes ciclos reproductores, es así que la evolución ha moldeado a cada taxón para enfrentar condiciones ambientales a las que están expuestos en sus hábitats de distribución.

11.6 Temperatura de los nidos

En los trabajos sobre ecología de anidación, Charruau (2012) en su estudio de nidos de *Crocodylus acutus* en Banco Chinchorro, Reserva de la Biosfera, Chetumal, Q. Roo, México, menciona que la principal fuente de calor que mantiene la temperatura del nido es la radiación solar, la cual por medio de la conductividad térmica es transferida del sustrato hacia el nido y que la temperatura promedio del centro de la nidada durante todo el período de incubación (desde el descubrimiento del nido para incubación) varió de 29.84 a 33.11 °C.

Vitt y Pianka (1994) realizaron un estudio en Boquillas y Grapevine Hills para monitorear sitios potenciales de anidación (áreas abiertas, rocas, arbustos, arbustos/rocas) de *Sceloporus merriami* y encontraron que en ambos sitios, las fluctuaciones de temperatura que ofrece el ambiente se amortiguan a una profundidad del nido de 10 cm en el microhábitats de Roca que presentó las temperaturas más bajas: Boquillas Roca-10cm= 29.1 ± 68 y Grapevine Hills Roca-10cm= 29.8 ± 0.2 . Las profundidades promedios que las hembras de *Sceloporus merriami* consideran para poner sus huevos: van de 1-1.5 longitudes de cuerpo ó de 5-7.5 cm de profundidad de la cámara de incubación de (Muth 1977, 1980; Rand 1972; Rand y Greene 1982). Otro experimento determinó que la incubación

constante a 37 °C es uniformemente letal para los huevos de *S. merriami*. Extendiendo la exposición a temperaturas superiores de 37 °C debería matar los huevos antes y más rápido (Vitt y Pianka, 1994). Brown y Shine (2006) registran la temperatura de 4 nidos naturales de serpiente tropical (*Tropidonophis mairii*) en Australia, dos nidos situados en la base de un árbol permanecen frescos, con un promedio de 23.0°C y 23.4°C, los otros dos nidos se encontraron en un área del pantano sin sombra y fueron más calientes (30.6°C y 29.0°C). Warner y Andrews (2002) en un estudio de laboratorio de selección de sitio de anidación de *Sceloporus undulatus* encontraron que la mayoría de las hembras anidaron en sitios con temperaturas diurnas medias (25.1°C a 29.5°C) con un intervalo de (23-33°C), donde el éxito de eclosión es alto >70%.

La radiación solar es la fuente de calor más importante para el nido de *P. asio*, calentando el aire pero más importante aún calentando el suelo que se encuentra arriba del nido, alcanzando una temperatura ambiental promedio de 22.7°C, con la temperatura mínima de 9.9°C y máxima de 36.50°C. Este calor se difunde entonces hasta la nidada a través del suelo por conductividad térmica del sustrato. El tiempo de difusión del calor en el suelo se explica por la variación en ambiente, con el ciclo de las temperaturas extremas al nido, correspondiendo al ciclo de radiación solar y las temperaturas internas del nido teniendo un ciclo homogéneo. Charruau (2012) observó un patrón diferente en los nidos de *Crocodylus acutus*, donde la temperatura tiene una variación cíclica diaria inversa a la de las temperaturas ambientales, con máximos durante la noche y mínimos durante el día. Las dimensiones del nido juegan un papel muy importante en la conducción del calor y es determinante en que el proceso sea inverso o afectado directamente por el ambiente como pasa en los nidos de *P. asio*.

La temperatura promedio de incubación para los nidos exitosos de *Phrynosoma asio* presentó un valor de 25.6°C y el nido con el valor promedio de incubación más bajo fue de 24.4°C, con el valor promedio más alto fue de 26.4°C. El intervalo de las temperaturas de incubación es de 17.0°C a 35.1°C.

Las temperaturas promedio de incubación de los nidos no eclosionados de *Phrynosoma asio* fue de 26.15°C, con la temperatura mínima de 19.1°C y la

máxima de 33.5°C. Se hizo un análisis estadístico comparando las temperaturas de los nidos eclosionados contra los no eclosionados y se encontró que no existe diferencia estadística significativa, por lo tanto, el factor determinante de la eclosión no exitosa no fue la temperatura, sino otro factor. La temperatura de incubación tiene poco efecto sobre los fenotipos de neonatos, pero se relaciona positivamente con la tasa de desarrollo embrionario y, por lo tanto, el momento de la eclosión (Andrews *et al.*, 2000; Angilletta *et al.*, 2000).

Las hembras de cualquier especie buscan maximizar el éxito de eclosión manejando diferentes variables a lo largo de su historia de vida y un nido con dimensiones adecuadas y buenas condiciones térmicas, pueden ser determinantes para un alto éxito de eclosión.

11.7 Características de nidada

Allison y Cepeda (2009b) registraron para *Phrynosoma cornutum*, que de un nido nacieron veinticuatro crías (de 25 huevos totales puestos en el nido el 18 Agosto), el 6 de agosto emergieron a las 20:00h y el 7 de agosto a las 14:00h a partir de un orificio de salida 3cm x 2cm. El peso promedio de 14 crías es de 0.71gr± 0.11.

Sherbrooke (2002) registró el tamaño de nidada para tres hembras de *Phrynosoma cornutum*: la primera hembra puso 20 huevos, con un peso promedio por huevo de 1.16 ± 0.05gr y un peso total de nidada de 21.0gr. La segunda hembra puso 40 huevos, con un peso promedio por huevo de 0.87±0.05gr y peso total de la nidada de 34.89gr. Los huevos de la tercera hembra fueron depredados, solo se pesaron 2 huevos intactos (promedio=1.09gr), y con el peso que perdió la hembra se calculó el peso total de la nidada que es 36.7gr, por lo tanto se estima también el número de huevos que pudo poner (N=34) probablemente.

Para *P. asio* el tamaño de nidada promedio es de 17.5 ± 4.2 huevos, el largo de los huevos es de 20.7 ± 1.3 mm, el ancho es de 12.4 ± 0.65 mm, el peso de los huevos presentó un promedio total de 1.76 ± 0.2 gr y el peso promedio total de la nidada es de 30.6 ± 8.3 gr.

11.8 Éxito de eclosión

La disminución del éxito de eclosión puede ser debida a diferentes factores. Allison y Cepeda (2009b) registraron la depredación de crías de *Phrynosoma cornutum* por una urraca (*Cyanocitta cristata*), que voló al suelo sobre el sitio del nido y una cría que acababa de emerger del nido fue consumido por la urraca y otras 3 crías en el interior del agujero de salida se quedaron inmóviles inmediatamente. La primera cría todavía en el pico de la urraca, tomó una segunda cría y las otras dos se quedan inmóviles, también registraron para otro nido el nacimiento de veinticuatro crías de una nidada de 25 huevos puestos en un nido el 18 Agosto.

Sherbrooke (2002) registró la depredación de huevos de un nido de *Phrynosoma cornutum* y de acuerdo a las características en las alteraciones de la ubicación del nido (un agujero estrecho), el depredador y la extracción de los huevos de la cavidad, que es un túnel largo, indica que un depredador (serpiente) consumió hasta 27 huevos de 34, el 79.4% de la nidada.

En *Phrynosoma asio* existen diferentes factores que influyen en el éxito de eclosión. Para este análisis se incluyeron 840 huevos contabilizados de 48 nidos. Los nidos eclosionados tienen un porcentaje de 31.25%, la depredación de nidos por larvas de mosca un 31.25%, depredación de nidos por otro animal es de 31.25% y la depredación parcial del nido (eclosión de poco huevos) es de 6.25%.

El porcentaje de eclosión exitoso de huevos fue de 31.0%, los parasitados por larva de mosca fueron 35.4%, depredados por otros animales (gatos, perros, zorro) 30.0% y no nacidos 3.7%. Evidentemente, el éxito de eclosión es severamente afectado por el parasitismo de los huevos por larvas de una especie de mosca, quien los utiliza como alimento para desarrollar sus larvas.

Debido a que el área de estudio se encuentra en las orillas de la comunidad de Zumpango, esta área es utilizada para pastoreo de ganado. Durante todo el año y especialmente en la temporada de anidación la especie enfrenta diferentes presiones: Los animales domésticos (vacas, caballos, chivos, perros, gatos) y animales silvestres (coyotes, zorrillo, armadillo, aves, moscas) actúan como depredadores de los nidos y decrecen el porcentaje de eclosión.

12. CONCLUSIÓN

- Las hembras de *P. asio* seleccionan áreas de nidación que tienen una estrecha relación con los claros que hacen las hormigas (lugares soleados, sin hiervas en el suelo), ya que coinciden en la distribución en el área de estudio.
- Las hembras seleccionan micrositios para anidación que siguen un patrón general, por ejemplo están estrechamente relacionados con la cercanía de un arbusto (refugio para la hembra durante y después de la anidación) y un hormiguero: la distancia al arbusto tuvo un promedio fue de $0.87\text{m} \pm 0.39$ y la distancia al hormiguero fue de $2.02 \pm 0.88\text{m}$.
- El nido o cámara de incubación es un hoyo excavado en el suelo, el proceso de construcción de cámara de incubación es un proceso lento y cuidadoso, donde la hembra de *P. asio* discrimina entre uno o varios lugares hasta encontrar el micrositio adecuado.
- La profundidad, el ancho y el largo de la cámara, debe ser de las dimensiones adecuadas, para una incubación y eclosión exitosa de la progenie.
- La ubicación del nido en cuanto a la orientación, juega in papel muy importante, ya que depende de esto la incidencia de los rayos y esto se refleja en una temperatura adecuada para el desarrollo éxitos de los embriones.
- La humedad del exterior e interior del nido puede influenciar positiva o negativamente la eclosión, dado que los huevos de *Phrynosoma asio* son de cascaron permeable y dependen exclusivamente del ambiente externo para el balance hídrico.
- La temperatura depende de la radiación solar es la fuente de calor más importante para el nido de *P. asio*, calentando el aire pero más importante aún calentando el suelo que se encuentra arriba del nido, incidiendo en el desarrollo exitoso de los embriones.

- El éxito de eclosión se ve afectado por: depredación por larvas de mosca, depredación por otro animal, no eclosionados y se ve altamente afectado por los ataques en los nido por larvas de mosca, con el porcentaje de depredación más alto 35.4% (297 huevos depredados de 840).
- El porcentaje de éxito de cada nido tiene un promedio de 29.3%, habiendo nidos con un 100% y otros con un 0% de éxito.

13. LITERATURA CITADA

- Allison, P S., & Cepeda J C. (2009a). Nesting and hatchling behavior of the Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*). *The Southwestern Naturalist* 54(2), 211-213.
- Allison, P S., & Cepeda. J.C (2009b). *Phrynosoma cornutum* (Texas Horned Lizard). Nesting; Hatchling behavior; predation. *Herpetological Review* 40(1).
- Angilletta Jr, M. J., Winters, R. S., & Dunham, A. E. (2000). Thermal effects on the energetics of lizard embryos: implications for hatchling phenotypes. *Ecology*, 81(11), 2957-2968.
- Andrews, R. M., Mathies, T., & Warner, D. A. (2000). Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs*, 14(1), 420-431.
- Angilletta Jr, M. J., Sears, M. W., & Pringle, R. M. (2009). Spatial dynamics of nesting behavior: lizards shift microhabitats to construct nests with beneficial thermal properties. *Ecology*, 90(10), 2933-2939.
- Barbosa, M. G. (2010). Catching Lizards in Zumpango Del Río, Guerrero, México, An Environmental Summer Course on Horned Lizards. *Phrynosomatics Newsletter. Horned Lizard Conservation Society*, 15(2).
- Barbosa, M. G., A. I. López-Damián., E. Beltrán-Sánchez y L. J. López-Damián. (2009). “Atrapando Lagartijas”: Educación ambiental para la conservación del camaleón en Zumpango. *Revista VTG*. Año 1. Numero 3.

- Bernardo, J. (1996). The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretation. *American Zoologist*, 36(2), 216–236.
- Bragg, W. K., Fawcett, J. D., Bragg, T. B., & Viets, B. E. (2000). Nest-site selection in two eublepharid gecko species with temperature-dependent sex determination and one with genotypic sex determination. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69(3), 319-332.
- Brown, G. P., & Shine, R. (2006). Effects of nest temperature and moisture on phenotypic traits of hatchling snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) from tropical Australia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(1), 159-168.
- Brown, W. G. (2001). The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation*, 10(2), 161–176.
- Bull, J. J., Gutzke, W. H. N., & Bulmer, M. G. (1988). Nest choice in a captive lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Evolutionary Biology*, 1(2), 177-184.
- Cagle, K. D., G. C. Packard, K. Miller, and M. J. Packard. 1993. Effects of the microclimate in natural nests on the development of embryonic painted turtles, *Chrysemys picta*. *Functional Ecology*, 7(6) 653–660.
- Casas-Andreu, G. 2003. Ecología de anidación de *Crocodylus acutus* (Reptilia:Crocodylidae) en la desembocadura del río Cuitmala, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89,111-128.
- Castaño-Meneses, G., P. P. González., Y. Granados., L. J. López-Damián y E. Beltrán-Sánchez. 2010. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) presentes en el área de distribución de lagartijas cornudas del Genero *Phrynosoma* (Lacertilia: Phrynosomatidae) en el Cerro del Tepetlayo, Eduardo Neri, Guerrero, México. *Entomología Mexicana*,. Vol.9.
- Congdon, J. D., & Gatten Jr, R. E. (1989). Movements and energetics of nesting *Chrysemys picta*. *Herpetologica*, 94-100.

- Christian, K. A., Tracy, C. R., & Porter, W. P. (1986). The effect of cold exposure during incubation of *Sceloporus undulatus* eggs. *Copeia*, 1986(4), 1012-1014.
- Christian, K. A., Lawrence, W. T., & Snell, H. L. (1991). Effect of soil moisture on yolk and fat distribution in hatchling lizards from natural nests. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 99(1-2), 13-19.
- Charruau, P. 2012. Microclimate of American crocodile nest in Banco Chinchorro biosphere reserve, México: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. *Journal of Thermal Biology*, 37(1), 6-14.
- Charruau, P., Thorbjarnarson, J., Hénaut, Y., 2010. Tropical cyclones and reproductive ecology of *Crocodylus acutus* Cuvier 1807 (Reptilia: Crocodilia: Crocodylidae) on a Caribbean atoll in Mexico. *Journal of Natural Hist*, 44 (11-12), 741–761.
- Deeming, D. C. (2004). Reptilian incubation: environment, evolution and behaviour. Nottingham University Press.
- Deeming, D. C., & Ferguson, M. W. (1991). Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. *Cambridge University Press*.
- Ferguson, M. W. (1985). Reproductive biology and embryology of the crocodylians. *Biology of the Reptilia*, 14, 329-491.
- Frankham, R., Briscoe, D. A., & Ballou, J. D. (2002). Introduction to conservation genetics. *Cambridge University Press*.
- García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (No. C/551.6972 G3/2004).
- García-Pareja, M. (2012). Biología Reproductora de *Phrynosoma asio* (Phrynosomatidae) en el Cerro Tepetlayo, Zumpango de Neri, Municipio de Eduardo Neri. Tesis de licenciatura. Unidad Académica de Ciencias Químico-Biológicas. Universidad Autónoma de Guerrero. Chilpancingo, Guerrero, México.

- Gibbons, J. W. (1968). Population structure and survivorship in the painted turtle, *Chrysemys picta*. *Copeia*, 260-268.
- Gibbons, J. W., Scott, D. E., Ryan, T. J., Buhlmann, K. A., Tuberville, T. D., Metts, B. S., Greene, J. L., Mills, T., Leiden, Y., Poppy, S. and Winne, C. T. (2000). The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience*. 50(8), 653-666.
- González, A. P.P y G. C. Yenileth. (2011). Composición de la dieta de *Phrynosoma asio* en el Cerro del Tepetlayo, Zumpango del Río Municipio de Eduardo Neri, Guerrero, México. Tesis de licenciatura, Unidad Académica de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero. Chilpancingo, Guerrero, México.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D. W., & Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(39), 14288-14293.
- Hintze, J. L. and R. D. Nelson (1998). Violin plots: a box plot-density trace synergism. *The American Statistician*, 52(2):181-4.
- Hughes, G. N., Greaves, W. F., & Litzgus, J. D. (2009). Nest-site selection by wood turtles (*Glyptemys insculpta*) in a thermally limited environment. *Northeastern Naturalist*, 16(3), 321-338.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 56-61.
- Hunter, M.L., Jr. 2002. Fundamental of conservation biology. 2nd ed., Blackwell Science, Massachusetts, EUA.
- INEGI, 2000. Carta edafológica.
- Inouye, D. W., Barr, B., Armitage, K. B., & Inouye, B. D. (2000). Climate change is affecting altitudinal migrants and hibernating species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(4), 1630-1633.

- Resendiz, R. A. L., de la Vega, A. H. D., Jimenez-Arcos, V. H., & Méndez-De la Cruz, F. R. (2013). Aspectos morfológicos y térmicos del nido de *Aspidoscelis costata* en Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(2).
- Leaché, A. D., & McGuire, J. A. (2006). Phylogenetic relationships of horned lizards (Phrynosoma) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular phylogenetics and evolution*, 39(3), 628-644.
- Linck, M. H., DePari, J. A., Butler, B. O., & Graham, T. E. (1989). Nesting behavior of the turtle, *Emydoidea blandingi*, in Massachusetts. *Journal of herpetology*, 23(4), 442-444.
- Lindeman, P. V. (1992). Nest-site fixity among painted turtles (*Chrysemys picta*) in northern Idaho. *Northwestern Naturalist*, 73(1), 27-30.
- López, R. 1981. Geología de México. Tomo III. SEP. México, D.F.
- Madsen, T. (1984). Movements, home range size and habitat use of radio-tracked grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Sweden. *Copeia*, 707-713.
- McCarty, J.P. 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology*, 15(2), 320-331.
- Medica, P. A., Turner, F. B., & Smith, D. D. (1973). Effects of radiation on a fenced population of horned lizards (*Phrynosoma platyrhinos*) in southern Nevada. *Journal of Herpetology*, 79-85.
- Medina-Cruz, Y., Moncada-Gavilán, F., & Nodarse-Abreu, G. (2010). Selección del sitio de anidación y éxito de eclosión en nidos de tortuga Carey (*Eretmochelys imbricata*). *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 27(1), 60-65.
- Miller, L. (1958). An enemy of the horned lizard. *Copeia*, 1948, 67.
- Moll, E. O. & Legler M. J. (1971). The life history of a neotropical slider turtle, *Pseudemys scripta* (Schoepff) in Panama. Natural History museum. Los Angeles Co., Sci. Bull, 11, 1-102.
- Muth, A. (1977). Eggs and hatchlings of captive *Dipsosaurus dorsalis*. *Copeia*, 189-190.

- Muth, A. (1980). Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. *Ecology*, 1335-1343.
- Packard, G. C. 1991. Physiological and ecological importance of water to embryos of oviparous reptiles. Pages 213–228 in D. C. Deeming and M. W. J. Ferguson, editors. *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Packard, G. C., & Packard, M. J. (1988). Water relations of embryonic snapping turtles (*Chelydra serpentina*) exposed to wet or dry environments at different times in incubation. *Physiological zoology*, 95-106.
- Packard, M. J. and Seymour, R. S. (1997) Evolution of the amniote egg. In: *amniote origins: Completing the transition to land*. Sumida, S. S. and Martin, K. L. (eds), Academic press, San Diego, pp. 265-290.
- Pianka, E. R., & Parker, W. S. (1975). Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 141-162.
- Primack, R., R. Rozzi., P. Feinsinger., R. Dirzo & F. Massardo. (2001). Fundamentos de conservacion biologica perspectivas latinoamericanas. Primera adicion. Fondo de Cultura Económica. Pp. 363.
- Qualls, F. J., & Shine, R. (1998). Geographic variation in lizard phenotypes: importance of the incubation environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64(4), 477-491.
- Rand, A. S. (1972). The temperatures of iguana nests and their relation to incubation optima and to nesting sites and season. *Herpetologica*, 252-253.
- Rand, A. S., & Greene, H. W. (1982). Latitude and climate in the phenology of reproduction in the green iguana, *Iguana iguana*. *Iguanas of the World. Their Behavior, Ecology and Conservation*. Burghardt, GM y Rand, AS (Eds.). Park Ridge, NJ, Noyes Publ, 142-149.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México D.F
- Resetarits, W. J. (1996). Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist*, 36(2), 205-215.

- Rovero, F., & Chelazzi, G. (1996). Nesting migrations in a population of the European pond turtle *Emys orbicularis* (L.) (*Chelonia Emydidae*) from central Italy. *Ethology Ecology & Evolution*, 8(3), 297-304.
- Rowe, J. W., & Moll, E. O. (1991). A radiotelemetric study of activity and movements of the Blanding's turtle (*Emydoidea blandingi*) in northeastern Illinois. *Journal of Herpetology*, 178-185.
- Ruby, D. E., & Dunham, A. E. (1987). Variation in home range size along an elevational gradient in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Oecologia*, 71(3), 473-480.
- Salgado-Ugarte, I.H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. FES Zaragoza y DGAPA UNAM, México: 139 p.
- Salgado-Ugarte, I.H. (en prensa). Métodos estadísticos multivariados y no convencionales para análisis de datos biológicos. FES Zaragoza y DGAPA UNAM, México.
- Salgado-Ugarte, I.H. y M.A. Pérez-Hernández (en revisión) Kernel density estimation for circular data.
- Sexton, O. J., & Marion, K. R. (1974). Duration of incubation of *Sceloporus undulatus* eggs at constant temperature. *Physiological Zoology*, 47(2), 91-98.
- Schwarzkopf, L., & Brooks, R. J. (1987). Nest-site selection and offspring sex ratio in painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia*, 53-61.
- Sherbrooke, W. C. (2002). *Phrynosoma cornutum* (Texas horned lizard) nocturnal nesting, eggs, nest predation, hatchlings. *Herpetological Review*, 33, 206–208.
- Sherbrooke, W. C. (2003). Introduction to Horned lizards of North America. California Natural History Guides.
- Sherbrooke, W.C. and Beltrán-Sánchez, E. 2005. *Phrynosoma asio* (Giant Horned Lizard). Copulation Position. *Herpetological Review* 36(1), 64-65.
- Shine, R., & Harlow, P. S. (1996). Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology*, 1808-1817.

- Shine, R., Elphick, M. J., & Harlow, P. S. (1997). The influence of natural incubation environments on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Ecology*, 78(8), 2559-2568.
- Shine, R., Barrott, E. G., & Elphick, M. J. (2002). Some like it hot: effects of forest clearing on nest temperatures of montane reptiles. *Ecology*, 83(10), 2808-2815.
- Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. MezaLázaro, H. Gadsden, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibargüengoytía, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert & J. W. Sites. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894-899.
- Steichen, T.J. 1998. Gr33. Violin plots. *Stata Technical Bulletin*, 46: 13-18.
- Tracy, C. R. (1980). Water relations of parchment-shelled lizard (*Sceloporus undulatus*) eggs. *Copeia*, 478-482.
- Thorbjarnarson J. B. (1989). Ecology of the American crocodile (*Crocodylus acutus*). In: Hall PM, editor. Crocodiles: their ecology, management, and conservation. Gland (Switzerland): UICN. p. 228–258.
- Valenzuela, N., (2001). Maternal effects on life-history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *J. Herpetol.* 35, 368–378.
- Vleck, D. (1988) Embryo water economy, egg size and hatchling viability in the lizard *Sceloporus virgatus*. *American Zoologist*, 28, 87A.
- Vitt, L. J. and E. R. Pianka. (1994). Introduction and acknowledgments. Pages ix-xii in Vitt, L. J. and E. R. Pianka (eds.), *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press. 403 pp.
- Vorhies, C. T. (1948). Food items of rattlesnakes. *Copeia*, 1948(4), 302-303
- Warner, D. A., Jorgensen, C. F., & Janzen, F. J. (2010). Maternal and abiotic effects on egg mortality and hatchling size of turtles: temporal variation in selection over seven years. *Functional Ecology*, 24(4), 857-866.

- Warner, D. A., & Andrews, R. M. (2002). Nest-site selection in relation to temperature and moisture by the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 58(4), 399-407.
- Willette, D. A., Tucker, J. K., & Janzen, F. J. (2005). Linking climate and physiology at the population level for a key life-history stage of turtles. *Canadian Journal of Zoology*, 83(6), 845-850.
- Williams, S. E., Bolitho, E. E., & Fox, S. (2003). Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1527), 1887-1892.
- Wilson, D. S. (1998). Nest-site selection: microhabitat variation and its effects on the survival of turtle embryos. *Ecology*, 79(6), 1884-1892.