



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**VARIACIÓN ONTOGÉNICA DE LA ECOLOGÍA TÉRMICA  
EN LAGARTO CORNUDO DEL CABO, *Phrynosoma  
coronatum* (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE)**

**TESIS**

Que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Ecología de Zonas Áridas)

P r e s e n t a

**Yaredh Ramírez Enríquez**

La Paz, Baja California Sur, junio 2018

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 28 del Mes de mayo del 2018, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

### **“VARIACIÓN ONTOGÉNICA DE LA ECOLOGÍA TÉRMICA EN LAGARTO CORNUDO DEL CABO, *Phrynosoma coronatum* (SQUAMATA: PHRYNOSOMATIDAE)”**

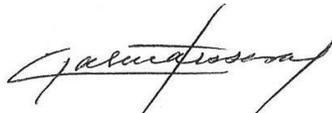
Presentada por la alumna:

#### **Yaredh Ramírez Enríquez**

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN ECOLOGÍA DE ZONAS ÁRIDAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

#### LA COMISIÓN REVISORA



Dra. Patricia Galina Tessaro  
Director de Tesis



Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz  
Co-Tutor



Dr. Rafael A. Lara Reséndiz  
Co-Tutor



Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

## **Conformación de Comités**

### **Comité tutorial**

Dra. Patricia Galina Tessaro  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.  
Directora de Tesis

Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz  
Instituto de Biología  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Co-Tutor

Dr. Rafael Alejandro Lara Reséndiz  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.  
Co-Tutor

### **Comité Revisor de Tesis**

Dra. Patricia Galina Tessaro  
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz  
Dr. Rafael Alejandro Lara Reséndiz

### **Jurado de Examen**

Dra. Patricia Galina Tessaro  
Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz  
Dr. Rafael Alejandro Lara Reséndiz

### **Suplente**

Dra. María del Carmen Blázquez Moreno

## Resumen

Los estudios de ecología térmica son fundamentales para comprender la distribución de las especies, los patrones de actividad, el uso de microhábitats y, recientemente, para evaluar sus riesgos de extinción debidos al cambio climático global. Tradicionalmente en reptiles, estos estudios solo consideran organismos adultos, por lo que se sabe poco de la existencia de variaciones ontogénicas. En este trabajo se analizó la ecología térmica en dos etapas de desarrollo del lagarto cornudo *Phrynosoma coronatum*, una especie endémica de Baja California Sur, que habita en un ambiente con temperaturas extremas. Los resultados mostraron que no hay diferencias en la temperatura corporal en campo entre jóvenes (37.0 °C) y adultos (36.7 °C), tampoco con la temperatura del sustrato o aire, que en promedio fue de 35.7 °C y 32.3 °C, respectivamente. La temperatura preferida fue similar para ambas categorías, con un promedio de 35.2 °C para jóvenes y 34.7 °C para adultos. Además, claramente los jóvenes toleraron temperaturas críticas mínimas más bajas y máximas más altas (7.6 - 46.0 °C) que los adultos (12.8 - 44.4 °C). También los jóvenes son más precisos y eficientes para termorregular, con un promedio de 0.5 °C y 0.93, contra 1.8 °C y 0.79 de los adultos; a pesar de que la calidad térmica del hábitat es desfavorable para ambas categorías (*de* jóvenes = 7.5 °C, *de* adultos = 8.3 °C). Las similitudes de temperatura corporal y preferida pueden ser resultado de su comportamiento, ya que no compiten y utilizan la cripsis para evadir depredadores, por lo que pueden explorar los mismos sitios sin que aumente el costo de la termorregulación para los estadios más tempranos. Los jóvenes son más eficientes y precisos que los adultos para poder estar activos en un ambiente con temperaturas altas y evitar el sobrecalentamiento, lo que requiere mayor esfuerzo para disminuir el efecto del tamaño. Además, las diferencias en las tolerancias térmicas entre las categorías de edad pueden ser una adaptación fisiológica para ayudar mitigar el efecto de la velocidad de calentamiento de los individuos más pequeños.

Palabras clave: *Phrynosoma coronatum*, termorregulación, Región del Cabo, ecofisiología.



Vo. Bo. Dra. Patricia Galina Tessaro

## Summary

Thermal ecology studies are essential to understand species distribution, activity patterns, microhabitat use, and recently, assess their extinction risks due to global climate change. Traditionally, on reptiles these studies only included adult individuals, so little is known about the existence of ontogenic variations. This study analyzed thermal ecology in two-age classes of the horned lizard *Phrynosoma coronatum*, an endemic species of Baja California Sur that lives in an extreme-temperature environment. The results showed no difference in field body temperature between juveniles (37.0 °C) and adults (36.7 °C), either with the substrate temperature or air, whose average was 35.7 °C and 32.3 °C, respectively. The preferred temperature was similar for both categories, with an average of 35.2 °C for juveniles and 34.7 °C for adults. Also, juveniles clearly tolerated lower minimum and higher maximum temperatures (7.6 - 46.0 °C) than adults (12.8 - 44.4 °C). In addition, juveniles were more accurate and efficient for thermoregulation with an average of 0.5 °C and 0.93 compared with 1.8 °C and 0.79 for adults despite the fact that the habitat thermal quality was unfavorable for both categories (*de* juveniles = 7.5 °C, *de* adults = 8.3 °C). The similarities in body and preferred temperatures could have been the result of their behavior; since they do not compete and use the crypsis to avoid predators, they can explore the same sites without increasing the cost of thermoregulation for the earlier stages. Juveniles are more efficient and precise than adults to be active in an environment with high temperatures and avoid overheating which requires more effort to reduce the effect of size. Also, differences in thermal tolerances between age categories could be a physiological adaptation that helps mitigate the heating rate effect of the smallest individuals.

Keywords: *Phrynosoma coronatum*, thermoregulation, Cape Region, ecophysiology.



Vo. Bo. Dra. Patricia Galina Tessaro

### **Dedicatoria**

A mis padres, María de los Ángeles y Othoniel, por creer en mí y apoyarme en cada etapa de mi vida. Son mi ejemplo de amor, lucha y perseverancia.

A mi hermano Misael con quien he compartido toda la vida.

A mi nana Esthela† y mi tata Miguel Ángel por su infinito amor, apoyo y comprensión.

A Isaí por estar siempre a mi lado, por su amor, paciencia y apoyo en todos los aspectos de mi vida.

## Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S. C. por permitirme realizar la Maestría en Ciencias en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT por la beca otorgada (No. de becario 589439) durante mis estudios.

Así mismo, al proyecto CONACYT - PDCPN 2015-1319 de Atención a Problemas Nacionales y al proyecto Cacachilas 821-B por su apoyo.

Al Rancho Las Cacachilas por permitirme el acceso y las facilidades para realizar mi estudio.

Agradezco a mi directora de tesis la Dra. Patricia Galina Tessaro por su confianza y apoyo para realizar este proyecto.

A mis co-tutores, el Dr. Fausto R. Mendéz de la Cruz por sus valiosas contribuciones y sugerencias, y al Dr. Rafael A. Lara Reséndiz por su amistad y todo el apoyo brindado para que este trabajo de tesis pudiera llevarse a cabo.

A la Dra. Norma Yolanda Hernández Saavedra y al personal de Posgrado por las facilidades brindadas durante mi estancia en el CIBNOR.

Al técnico Abelino Cota Castro por todo su apoyo en el trabajo de campo, así como a su familia, a Franco Cota Castro y a la comunidad de Santiago por la ayuda que me brindaron.

Al Laboratorio de Ecología del Comportamiento por permitirme el uso de las instalaciones y a la técnico Patricia Vázquez Correa por el mantenimiento de los organismos en cautiverio.

Al PhD. Bradford D. Hollingsworth y a su equipo de trabajo por su amistad y apoyo durante las colectas.

A mi familia por todo su amor y apoyo incondicional.

A Fernando Isaí Valle Jiménez por toda la ayuda, compañía y por hacer esta experiencia inolvidable.

A mis amigos y compañeros de Maestría por compartir esta etapa conmigo.

## Contenido

<b>Resumen</b>	<b>i</b>
<b>Summary</b>	<b>ii</b>
<b>Dedicatoria</b>	<b>iii</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>iv</b>
<b>Lista de figuras</b>	<b>vi</b>
<b>Lista de tablas</b>	<b>vi</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b>	<b>3</b>
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b>	<b>7</b>
<b>4. HIPÓTESIS</b>	<b>8</b>
<b>5. OBJETIVOS</b>	<b>9</b>
5.1 Objetivo general	9
5.2 Objetivos particulares	9
<b>6. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	<b>10</b>
6.1 Área de estudio	10
6.2 Descripción de la especie de estudio	12
6.3 Trabajo de campo	15
6.4. Temperaturas operativas	15
6.4 Temperaturas seleccionadas	17
6.5 Temperaturas críticas	18
6.6 Tasa de intercambio de calor	18
6.7 Análisis de datos	20
6.8. Determinación y análisis de índices de termorregulación.	21
6.9. Determinación y análisis de la tasa de intercambio de calor	22
<b>7. RESULTADOS</b>	<b>23</b>
7.1 Trabajo de campo	23
7.2. Temperaturas operativas	27
7.3. Temperatura seleccionada	27
7.3 Temperaturas críticas	31
7.4 Índices de termorregulación	32
7.5 Tasa de intercambio de calor	33
<b>8. DISCUSIÓN</b>	<b>35</b>
8.1 Actividad	35
8.2 Temperaturas de campo	36
8.3 Temperatura seleccionada	38
8.4 Temperaturas críticas	40
8.5 Índices de termorregulación	41
8.6 Tasa de intercambio de calor	44
<b>9. CONCLUSIONES</b>	<b>45</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b>	<b>47</b>

### Lista de figuras

<b>Figura 1.</b> Propuesta sintética de ecorregiones de la península de Baja California (González-Abraham <i>et al.</i> , 2010).	11
<b>Figura 2.</b> Sitios de estudio y distribución de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	12
<b>Figura 3.</b> Paisaje característico del matorral tropical del Cabo. A) Sierra las Cacachilas y B) Santiago.	13
<b>Figura 4.</b> Morfología de <i>Phrynosoma coronatum</i> . Vista lateral.	13
<b>Figura 5.</b> Morfología de <i>Phrynosoma coronatum</i> . A) Corona craneal. B) Vista dorsal, se aprecia la variación de color entre dos individuos. C) Vista ventral.	14
<b>Figura 6.</b> Modelos operativos de PVC y sus dimensiones según la categoría.	16
<b>Figura 7.</b> Calibración de modelo operativo para <i>Phrynosoma coronatum</i> adulto.	17
<b>Figura 8.</b> Individuo de <i>Phrynosoma coronatum</i> durante el experimento de tasa de intercambio de calor.	19
<b>Figura 9.</b> Actividad anual de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	25
<b>Figura 10.</b> Actividad diaria de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	25
<b>Figura 11.</b> Relación de la temperatura corporal de <i>Phrynosoma coronatum</i> con la temperatura del sustrato y el aire.	26
<b>Figura 12.</b> Distribución de la $T_o$ y $d_e$ durante el año para adultos y jóvenes de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	28
<b>Figura 13.</b> Distribución de la $T_o$ y $d_e$ a lo largo del día para adultos y jóvenes de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	29
<b>Figura 14.</b> Distribución de la $T_c$ y $T_o$ de adultos y jóvenes de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	30
<b>Figura 15.</b> Intervalo de temperatura seleccionada ( $T_{sel}$ ) por estadio de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	31
<b>Figura 16.</b> Distribución de la temperatura crítica máxima (A) y mínima (B) por estadio de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	32
<b>Figura 17.</b> Relación entre el peso y la tasa de calentamiento (TDC) de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	34
<b>Figura 18.</b> Relación entre el peso y la tasa de enfriamiento (TDE) de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	34

### Lista de tablas

<b>Tabla I.</b> Medidas de longitud hocico-cloaca (LHC; mm) y peso (g) por estadio de desarrollo y sexo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	24
<b>Tabla II.</b> Temperatura corporal ( $T_c$ ), de sustrato ( $T_s$ ) y aire ( $T_a$ ) en °C por estadio de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	24
<b>Tabla III.</b> Temperatura seleccionada promedio ( $T_{sel_{prom}}$ ) e intervalos en °C por estadio de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	27
<b>Tabla IV.</b> Temperatura crítica mínima ( $CT_{min}$ ) y máxima ( $CT_{max}$ ) en °C por estadio de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	31
<b>Tabla V.</b> Calidad térmica del hábitat, precisión y eficiencia termorreguladora para los estadios de desarrollo de <i>Phrynosoma coronatum</i> .	33

## 1. INTRODUCCIÓN

La temperatura ambiental es un factor de suma importancia para los reptiles, puesto que dependen de ésta para adquirir su calor corporal debido a que son organismos ectotermos, es decir, son incapaces de producir calor metabólico (Hertz *et al.*, 1993; Huey, 1982). Los tres principales mecanismos para realizar el intercambio de calor con el medio ambiente son la radiación, la convección y la conducción, en los cuales el calor se transfiere en un gradiente de mayor a menor temperatura (Huey y Slatkin, 1976). Además, cada especie tiene requerimientos térmicos específicos que le permiten vivir en un intervalo determinado de temperatura, por lo que la temperatura ambiental influye en el comportamiento, distribución y adecuación biológica de los organismos (Avery, 1979; Vitt y Caldwell, 2014).

De manera general, es posible distinguir dos grandes grupos: los termorreguladores pasivos o termoconformistas, quienes presentan temperatura corporal ( $T_c$ ) similar a la del ambiente y; por otro lado, los termorreguladores activos que mantienen su temperatura relativamente constante a pesar de la variación en la temperatura ambiental (Hertz *et al.*, 1993). Los termorreguladores activos llevan a cabo comportamientos necesarios para lograr que su  $T_c$  permanezca dentro de un intervalo fisiológicamente óptimo o lo más cercano. Los comportamientos consisten en cambios de posturas que aumenten o disminuyan la superficie expuesta al sol, el uso de distintos microhábitats, mantener una actividad restringida a ciertos periodos del día o alternar entre la exposición al sol o sombra (Grant y Dunham, 1988; Huey, 1982). En este sentido, si los organismos dependen del calor del sustrato para mantener su  $T_c$  se les considera como tigmotermos, en cambio, si dependen de la radiación solar se consideran heliotermos (Vitt y Caldwell, 2014).

En particular, los organismos que habitan en sitios desérticos, donde la fluctuación diaria y estacional de la temperatura es muy grande (hasta 40°C; Whitford, 2002), presentan diversas adaptaciones para disminuir el efecto de la temperatura, pues las temperaturas extremas pueden restringir su actividad durante el día o a lo largo del año (Cowles y Bogert, 1944). A pesar de los mecanismos y estrategias que les permiten habitar en diversos ecosistemas, los reptiles están estrechamente relacionados con su ambiente

térmico y alteraciones en la temperatura ambiental podría reducir su adecuación biológica llevando a algunas poblaciones a la extinción (Sinervo *et al.*, 2010).

Tradicionalmente los estudios sobre la ecología térmica solo consideran organismos adultos, estos estudios se han utilizado entre otras cosas, para anticipar cómo las poblaciones responderán al cambio climático (Lara-Reséndiz *et al.*, 2015b; Sinervo *et al.*, 2010). Sin embargo, si las condiciones ambientales impiden el desarrollo de las crías lo anterior puede agravarse, es decir, afectarían el éxito reproductivo de los individuos y podría ocasionar un colapso demográfico, por lo tanto es importante realizar estudios ontogenéticos que proporcionen información ecológica y fisiológica útil para el estudio de las especies en términos de conservación (Gilbert y Lattanzio, 2016). Además se han documentado las implicaciones ecológicas de los cambios a lo largo del desarrollo ontogénico de reptiles, tales como la selección de microhábitats, patrones de actividad, forma de alimentación y selección de presas (Durtsche *et al.*, 1997; Keren-Rotem *et al.*, 2006; Martín y López, 2003; Stamps, 1983). Sin embargo, existen pocos trabajos que hayan evaluado si existe un cambio ontogenético en las estrategias o conductas de termorregulación en reptiles (p. ej., Gilbert y Lattanzio, 2016; Maia-Carneiro y Rocha, 2013; Tang *et al.*, 2013; Xu y Ji, 2006).

Por lo anterior, este trabajo propone analizar la ecología térmica en dos etapas de desarrollo del lagarto cornudo *Phrynosoma coronatum*, una especie endémica de Baja California Sur, cuyo género es de los más particulares de la familia Phrynosomatidae debido a su morfología, comportamiento y características de historia natural (Leaché *et al.*, 2009; Sherbrooke, 2003); y finalmente, generar información adicional y complementaria para futuros análisis ecofisiológicos sobre la respuesta al cambio climático y la conservación de la herpetofauna en ambientes vulnerables.

## 2. ANTECEDENTES

Los reptiles están sumamente relacionados con la temperatura ambiental y regulan su T<sub>c</sub> conductualmente utilizando su coloración, orientación y el uso diferencial de distintos refugios o sustratos para mantenerse en un intervalo donde puedan realizar sus actividades diarias. Esta manera de termorregular es esencial para la supervivencia de los reptiles principalmente en zonas desérticas, donde fácilmente la temperatura ambiental puede superar los límites tolerables de los individuos y los mecanismos adaptativos son fundamentales (Cowles y Bogert, 1944).

La morfología y talla de los individuos son importantes para estudiar la termorregulación, debido a que están altamente relacionadas con la velocidad con la que se intercambia calor con el ambiente (Herczeg *et al.*, 2007b). Por ejemplo, la selección de un microclima inapropiado puede ser letal para organismos pequeños, pues poseen una inercia térmica muy baja y están expuestos al sobrecalentamiento, de modo que, el tamaño corporal es un factor que pudiera influir en los jóvenes de manera distinta que en los adultos para determinar su distribución espacio-temporal (Herczeg *et al.*, 2007b).

Muth en 1977 comprobó que la postura y la orientación con respecto al sol tienen un efecto significativo en la T<sub>c</sub>, sobre todo en especies pequeñas como *Callisaurus draconoides*, donde su T<sub>c</sub> puede variar hasta 9.0 °C según su posición en relación con la fuente de calor. Además concluyó que la relación con sustratos también son factores relevantes, sobre todo para individuos de talla pequeña, por lo que la utilización de sitios de forma diferencial es importante para su termorregulación.

Teóricamente, los ectotermos pequeños pueden tener cambios en su T<sub>c</sub> de hasta 55°C durante el día, lo que es mucho mayor a los registros reales de temperatura y está por encima de los límites letales de muchas especies de lagartijas (Stevenson, 1985). Esto demuestra el control conductual de la T<sub>c</sub> y la importancia de tomar en consideración no solo el ambiente físico sino también el comportamiento para estudiar la regulación de la temperatura.

Para determinar si un individuo realiza comportamientos para regular su temperatura, es decir, termorregula activamente, Hertz *et al.* (1993) planteó un protocolo, principalmente

enfocado a lagartijas, que además de utilizar temperaturas corporales y disponibles en el ambiente para los organismos, también considera su intervalo de temperaturas preferidas (Tsel), donde se asume que los individuos realizan con mayor eficiencia sus procesos fisiológicos. La evaluación de la termorregulación se realiza mediante el contraste de la temperatura de los individuos en ausencia de mecanismos conductuales y su temperatura real registrada, y se determina por medio de tres índices: calidad térmica del hábitat (*de*), precisión (*db*) y eficiencia termorreguladora (E), que permiten diferenciar entre termoconformistas y termorreguladores activos (Hertz *et al.*, 1993).

Adicionalmente, el estudio del ambiente térmico donde se encuentran los organismos se ha realizado por medio de la utilización de los modelos biofísicos, o también llamados nulos, que permiten evaluar la temperatura operativa (*To*), o dicho en otras palabras, la temperatura que un organismo experimentaría estando en equilibrio térmico con el ambiente y sin el uso de mecanismos conductuales (Bakken, 1992; Dzialowski, 2005). Estos modelos simulan a los organismos de estudio tanto en el tamaño, forma, así como en la velocidad con la que intercambian calor con el ambiente. Los modelos más utilizados fueron elaborados de cobre, debido a sus propiedades conductivas, ya que representa lo suficiente a ectotermos pequeños (Hertz *et al.*, 1993; Shine y Kearney, 2001). Posteriormente, se ha empleado una gama de modelos de diversos materiales, por lo que Dzialowski (2005) en una revisión planteó la necesidad de calibrar los modelos con los organismos a estudiar y posteriormente Bakken y Angilletta (2014) proveen una serie de recomendaciones metodológicas para monitorear la temperatura operativa.

Generalmente los estudios de termorregulación se han enfocado en el estudio de los individuos adultos y son pocos los trabajos que abordan los cambios ontogénicos desde la perspectiva de termorregulación. Sin embargo, en algunas especies de reptiles se han registrado diferencias entre etapas de desarrollo, por ejemplo, en uso de hábitat, comportamiento antidepredador, patrones de actividad, forma de alimentación y selección de presas (Durtsche *et al.*, 1997; Keren-Rotem *et al.*, 2006; Martín y López, 2003; Stamps, 1983). Dichos cambios en la conducta de los individuos podrían ser influenciados por la temperatura, como resultado de los intervalos óptimos o de la sensibilidad térmica, o bien,

verse afectados por el tamaño, riesgo de depredación o competencia (Durtsche *et al.*, 1997; Stamps, 1983).

Particularmente, en los trabajos de ecología térmica con énfasis en los cambios ontogénicos, se han descrito diferencias en diversos aspectos, por ejemplo, según Herczeg *et al.* (2007a) los jóvenes de la serpiente europea *Vipera berus* prefieren temperaturas 5.0 °C por debajo de la Tsel de los adultos y tienen menor porcentaje de actividad. Herczeg y colaboradores (2007a) concluyeron que el costo de la termorregulación provoca que los individuos seleccionen sitios más fríos para mitigar el gasto fisiológico, además plantean, que la disimilitud de Tsel puede ser un reflejo de las diferencias fisiológicas entre jóvenes y adultos ocasionada por distintos requerimientos térmicos.

Otros autores como Maia-Carneiro y Rocha (2013) determinaron que las diferencias fisiológicas pueden causar que los organismos jóvenes de la lagartija *Liolaemus lutzae* posean mayor Tc que los adultos, y proponen que es debido a la mayor tasa de crecimiento en las etapas tempranas. Además consideran que la inercia térmica y la competencia intraespecífica pueden intervenir en esta variación.

Por otra parte, Xu y Ji (2006) evaluaron si los requerimientos térmicos cambian durante las etapas de desarrollo en la lagartija *Eremias brenchleyi* midiendo funciones fisiológicas que sean un reflejo del metabolismo de los individuos como son la asimilación de alimento y la locomoción. Los adultos de *E. brenchleyi* poseen una Tsel mayor que los jóvenes, así como un intervalo de temperaturas críticas (CT) más amplio, además, los adultos corren más rápido y asimilan mayor alimento que los jóvenes. Con esta información, concluyeron que hay un patrón ontogénico que apoya la idea de la dependencia térmica de variables fisiológicas y conductuales en los reptiles a lo largo del desarrollo.

Otra lagartija del mismo género, *Eremias multiocellata*, de igual forma exhibe diferencias ontogénicas en la Tsel y CT. Tang y colaboradores (2013) encontraron que, al igual que *E. brenchleyi*, los adultos de *E. multiocellata* presentaban mayor Tsel y el intervalo de CT más grande. Asimismo, corren distancias más largas y a mayor velocidad que los jóvenes, debido a la talla y a la longitud de las extremidades traseras, por lo que la morfología tiene influencia en estas pruebas. En conclusión, la variación de Tsel, CT y locomoción sugiere

que los efectos de la morfología en la elección de la temperatura y el funcionamiento locomotor varían en las diferentes etapas de desarrollo.

Con respecto a la familia Phrynosomatidae, Gilbert y Lattanzio (2016) también encontraron diferencias en el rendimiento locomotor y en las preferencias térmicas de la lagartija *Sceloporus jarrovii*, que es una especie filogenéticamente más cercana al modelo de estudio de este trabajo, *Phrynosoma coronatum*. Los autores encontraron similitudes entre la  $T_c$  y temperatura del sustrato ( $T_s$ ) entre jóvenes y adultos, sin embargo los jóvenes con mayor longitud hocico-cloaca (LHC) usaban sustratos más cálidos que los más pequeños. Por otra parte, en este trabajo la  $T_{sel}$  de jóvenes es similar a la de los adultos, sin embargo, presentaron el óptimo de locomoción a una temperatura mayor, además pudieron correr mayor distancia a temperaturas más elevadas en comparación con los adultos. Adicionalmente, encontraron que la  $CT_{max}$  y mínima ( $CT_{min}$ ) de los adultos es menor que la de los jóvenes, es decir que los jóvenes toleran  $CT$  más elevadas pero no  $CT$  más bajas que los adultos. Una alta  $CT_{max}$  en jóvenes aunada a que la temperatura óptima de locomoción no coincide con su  $T_{sel}$  y  $T_c$ , hace pensar a los autores que las variables de ecología térmica y fisiología de estas lagartijas, podrían reflejar la sensibilidad térmica del crecimiento y el desarrollo en lugar del rendimiento locomotor.

Finalmente, en lo que concierne al género *Phrynosoma*, Arias (2011) realizó un estudio con *Phrynosoma orbiculare* en un ambiente de alta montaña, donde concluyó que no hay diferencias significativas en la eficiencia de la termorregulación entre estadios de desarrollo.

### 3. JUSTIFICACIÓN

El género *Phrynosoma* está compuesto por 21 especies, de las cuales 17 se distribuyen en territorio mexicano (Leaché *et al.*, 2009; Leaché y McGuire, 2006; Montanucci, 2015; Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2014) y en particular *P. coronatum* es una especie delimitada únicamente al estado de Baja California Sur. Considerando que es una especie con distribución restringida podría verse afectada por los cambios en la temperatura ambiental, particularmente si las crías resultaran más sensibles a los aumentos de la temperatura. Estas premisas evidencian la necesidad de estudiar su biología térmica y sus límites fisiológicos (Leaché *et al.*, 2009; Leaché y McGuire, 2006; Montanucci, 2004).

Los estudios de ecología térmica son fundamentales para comprender la distribución de las especies, aspectos ecológicos tales como los patrones de actividad y el uso de microhábitats (Bustos *et al.* 2013) y recientemente para evaluar sus riesgos debidos al cambio climático global (Sinervo *et al.*, 2010). Estos estudios han sido enfocados en organismos adultos y se sabe poco de la existencia de variaciones ontogénicas (Christian, 1998; Huey y Slatkin, 1976; Lara-Reséndiz *et al.*, 2015a). Aunque se han descrito este tipo de variaciones en algunas especies, tales como la selección de microhábitats, patrones de actividad, forma de alimentación, selección de presas y comportamiento antipredatorio (Durtsche *et al.*, 2016; Martín y López, 2003; Stamps, 1983), pocos estudios han abordado el tema desde el punto de la termorregulación (Maia-Carneiro y Rocha, 2013; Tang, 2013; Xu y Ji, 2006). Considerando lo anterior, la supervivencia de estas especies podrían verse comprometidas en algunas etapas más que en otras si su ecología térmica varía a lo largo de su desarrollo, haciéndola vulnerable a cambios en la temperatura ambiental (Gilbert y Lattanzio, 2016). Por lo anterior, resulta importante realizar estudios de termorregulación que nos permitan comprender la ecología y distribución de *Phrynosoma coronatum* y de igual manera aportar información que pueda utilizarse para análisis de riesgo de extinción y conservación de este género (Hodges y Zamudio, 2004; Leaché *et al.*, 2009; Lara-Reséndiz *et al.*, 2015b; Reeder y Montanucci, 2001).

#### 4. HIPÓTESIS

Los individuos más pequeños serán más precisos al termorregular que los adultos. Por lo que se esperaría que los organismos más pequeños sean más precisos al termorregular que sus homólogos de mayor talla, especialmente cuando haya temperaturas supraóptimas para la especie. De manera que los jóvenes de *Phrynosoma coronatum* deberían ser más precisos que los adultos para estar activos sin sobrecalentarse.

## 5. OBJETIVOS

### 5.1 Objetivo general

Evaluar la ecología térmica de *Phrynosoma coronatum* y determinar si existen diferencias entre jóvenes y adultos.

### 5.2 Objetivos particulares

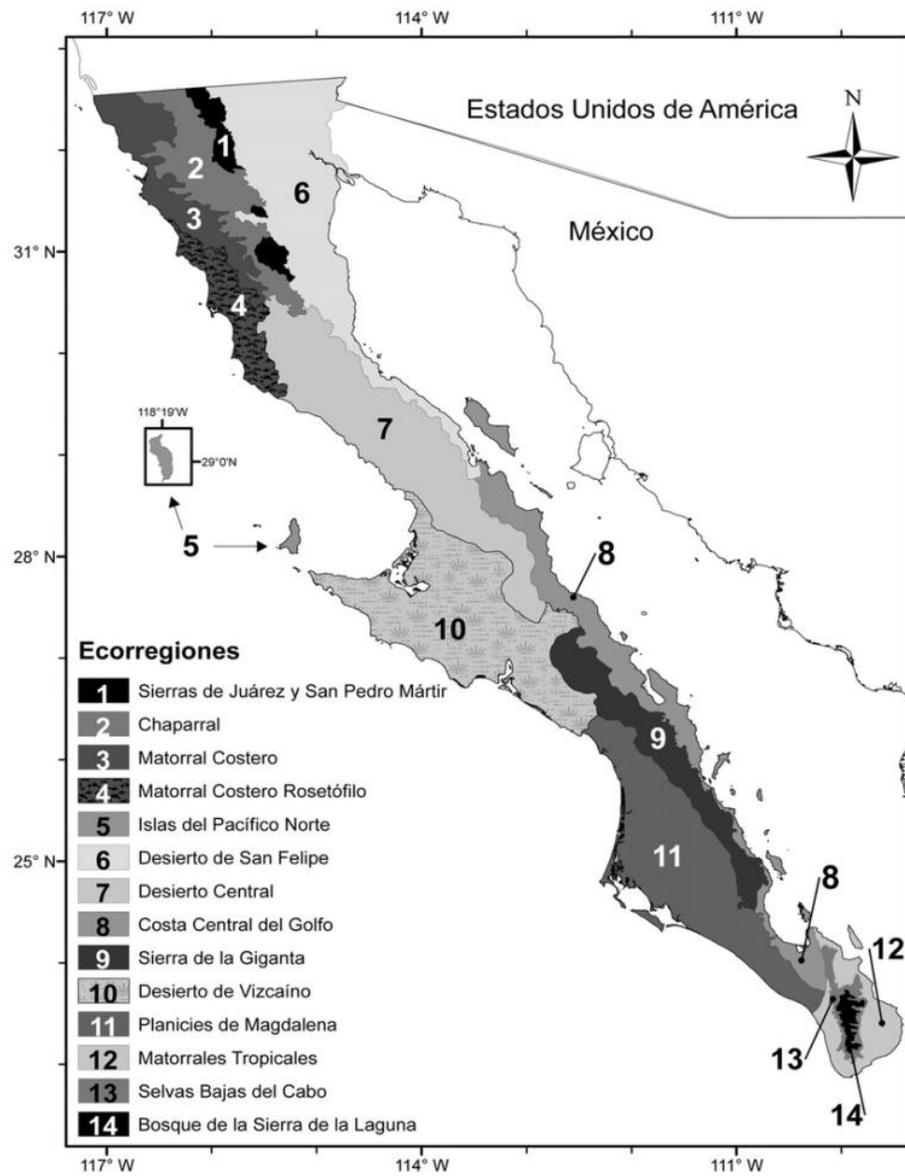
- Determinar las temperaturas corporales, seleccionadas, operativas, críticas máximas y mínimas para jóvenes y adultos de *Phrynosoma coronatum*.
- Estimar la calidad térmica del hábitat, la precisión y eficiencia termorregulatoria para ambos estadios de desarrollo.
- Determinar cuando la calidad térmica es más favorable en relación a la presencia de jóvenes.
- Establecer la relación que existe entre la temperatura corporal y la temperatura ambiental ( $T_a$  y  $T_s$ ).
- Evaluar la tasa de intercambio de calor para jóvenes y adultos.

## 6. MATERIAL Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en la Región del Cabo, la cual es una zona tropical seca que ocupa el extremo sur de la península de Baja California, con temperatura media anual de 22 a 24 °C y que rara vez presenta temperaturas bajo cero (González-Abraham *et al.*, 2010). Esta región tiene altitudes de los 500 a 2090 msnm, su área es de 8500 km<sup>2</sup> aproximadamente y es cruzada por el Trópico de Cáncer alrededor del centro de su distribución (León-de la Luz *et al.*, 2000). La precipitación promedio anual va de menos de 200 a los 700 mm en las zonas más altas y proviene en su mayoría de tormentas ciclónicas tropicales que alcanzan la región a finales de verano y otoño (González-Abraham *et al.*, 2010; León-de la Luz *et al.*, 2000). Las ecorregiones que se pueden diferenciar son: Bosque de la Sierra de la Laguna, Selva baja del Cabo y Matorral tropical del Cabo (Fig. 1), aunque *P. coronatum* solo puede encontrarse en las últimas dos (González-Abraham *et al.*, 2010; Leaché *et al.*, 2009; Montanucci, 2004).

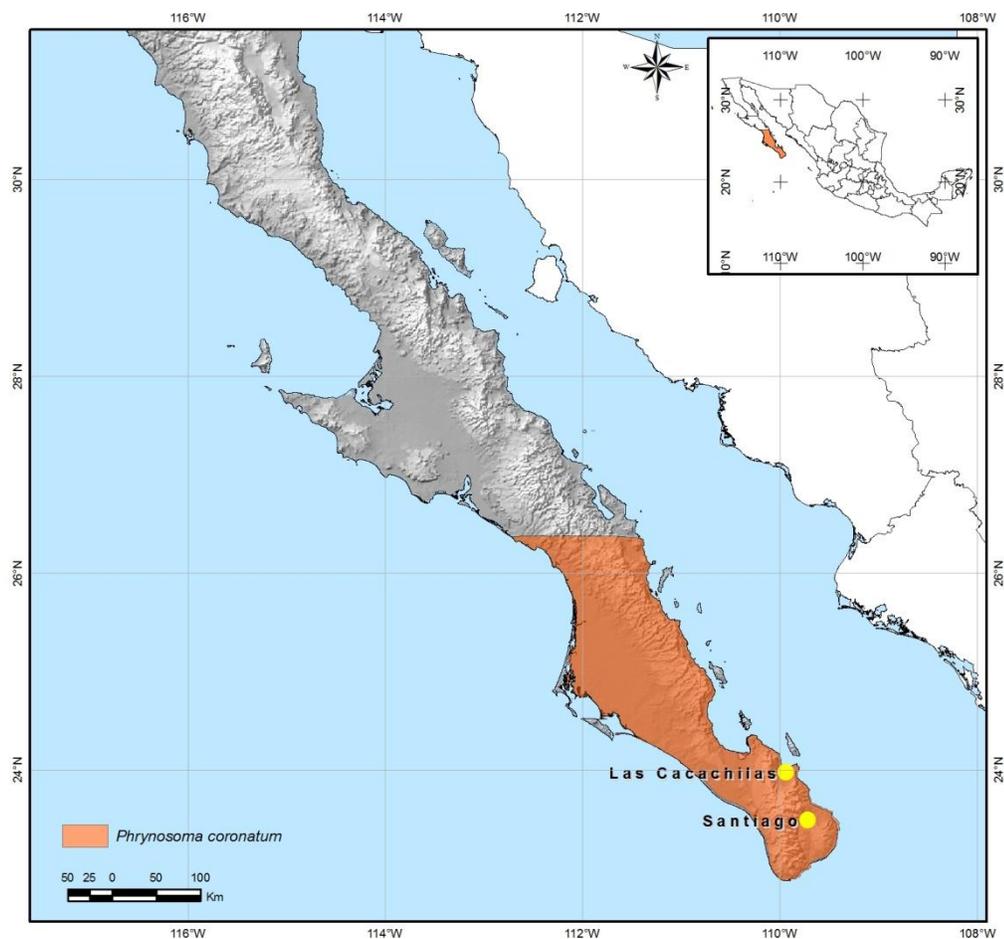
Particularmente, los sitios de estudio fueron: 1) El Rancho Las Cacachilas cuyas coordenadas son 23°58'07"N, 109°56'15"W, que está ubicado a 53 km al sur de la ciudad de La Paz, por la carretera a San Juan de Los Planes; y 2) Santiago que es una población del municipio de Los Cabos que se encuentra en la Carretera Federal 1, alrededor de 45 kilómetros al norte de San José del Cabo, sus coordenadas geográficas son 23°28'55"N, 109°43'06"W y al igual que el Rancho las Cacachilas se encuentra en la ecorregión de matorral tropical del Cabo cuyo paisaje característico son las llanuras aluviales costeras (Figs. 2 y 3), que se distribuyen del nivel del mar a 500 msnm y presentan especies vegetales como *Pachycereus pecten-aboriginum*, *P. pringlei*, *Opuntia cholla*, *Bursera microphylla*, *Jatropha cinerea*, *J. cuneata*, *Cyrtocarpa edulis*, *Parkinsonia florida peninsulare*, *Karwinskia humboldtiana*, *Colubrina triflora*, *Ficus brandegeei*, *Havardia mexicana*, *Fouquieria diguetii*, *Esenbeckia flava* y *Prosopis articulata* (González-Abraham *et al.*, 2010; León De la Luz *et al.*, 2000).



**Figura 1.** Propuesta sintética de ecorregiones de la península de Baja California (González-Abraham *et al.*, 2010).

## 6.2 Descripción de la especie de estudio

*Phrynosoma coronatum* (Blainville, 1835) es una especie que se distribuye a través de la Región del Cabo hasta el Istmo de la Paz y a través de la planicie de Magdalena hasta el límite sur del Desierto de Vizcaíno en zonas desérticas y tropicales (Fig. 2) (Leaché *et al.*, 2009; Montanucci, 2004). Se encuentra principalmente en sitios con suelos sueltos y finos, con áreas abiertas y presencia de arbustos (Pianka y Parker, 1975). Es un lagartija cornuda que presenta dieta muy variada, que a pesar de estar compuesta principalmente de hormigas, también se alimenta de escarabajos, saltamontes, moscas, arañas, larvas de polillas y abejas (Sherbrooke, 2003).



**Figura 2.** Sitios de estudio (puntos amarillos) y distribución (anaranjado) de *Phrynosoma coronatum* (Leaché *et al.*, 2009).

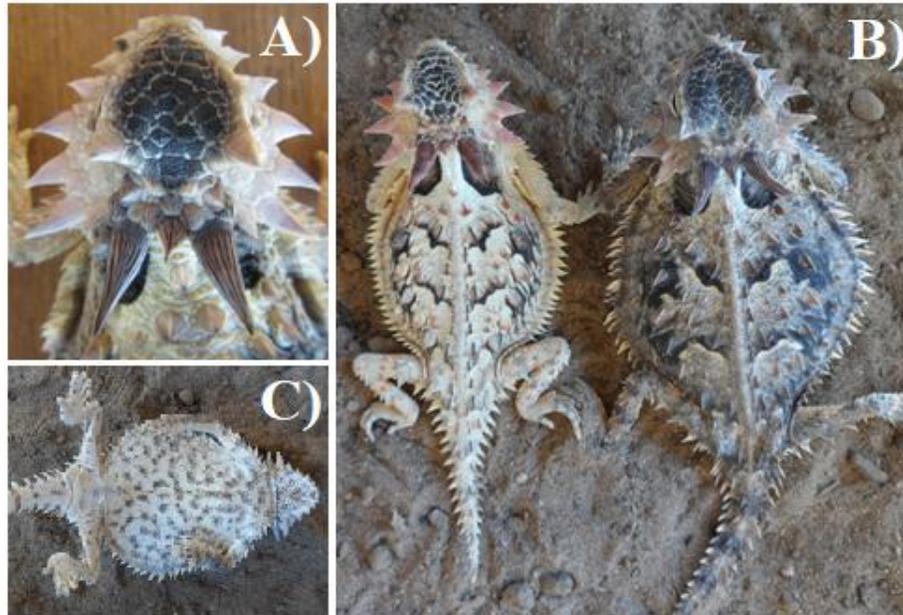


**Figura 3.** Paisaje característico del matorral tropical del Cabo. A) Sierra las Cacachilas y B) Santiago.

La morfología de *P. coronatum* es muy particular (Figs. 4 y 5), ya que posee un cuerpo aplanado dorsoventralmente y la corona (Fig. 5A) se caracteriza por dos cuernos occipitales marcados que no se juntan en la base y son 3-4 veces más largos que anchos, 3-4 filas de escamas gulares grandes a cada lado del hocico, la espina postrictal rudimentaria o ausente, 5 espinas temporales que sobresalen lateralmente que aumentan de tamaño hacia las posteriores, escamas frontales aplanadas, rugosas con bordes afilados, con dos filas laterales de escamas abdominales y escamas ventrales lisas. La coloración dorsal es gris, marrón, marrón rojizo o blanquecina (Fig. 5B), y generalmente asemeja el color del sustrato, presentan manchas oscuras en la parte ventral (Fig. 5C), el tímpano es visible y no posee rayas oscuras en la cabeza (Jennings y Hayes, 1994; Sherbrooke, 2003).



**Figura 4.** Morfología de *Phrynosoma coronatum*. Vista lateral.



**Figura 5.** Morfología de *Phrynosoma coronatum*. A) Corona craneal. B) Vista dorsal, se aprecia la variación de color entre dos individuos. C) Vista ventral.

*Phrynosoma coronatum* es una especie ovípara y los adultos miden entre 65-105 mm de LHC (Sherbrooke, 2003). Goldberg (2011) determinó a partir de análisis del desarrollo de las gónadas que los adultos de esta especie se consideran a partir de los 61 mm en machos y 67 mm en hembras, con base en lo anterior, para este trabajo todos los individuos con LHC menor a 65 mm se consideraron jóvenes y los superiores como adultos.

En la región del Cabo de Baja California Sur, la reproducción de *P. coronatum* ocurre durante el verano, pero evidencias sugieren que podría comenzar a principio de la primavera al igual que la especie nortea del complejo, *P. blainvillii*, cuya actividad reproductora inicia en marzo y termina en julio (Goldberg, 2011). De acuerdo con Goldberg (2011) el tamaño de puesta de *P. coronatum* es entre 7 y 16 huevos y ocurre durante el otoño, pero debido a la prolongación de la temporada reproductora en la región del Cabo, las hembras de *P. coronatum* podrían producir dos puestas por temporada.

### 6.3 Trabajo de campo

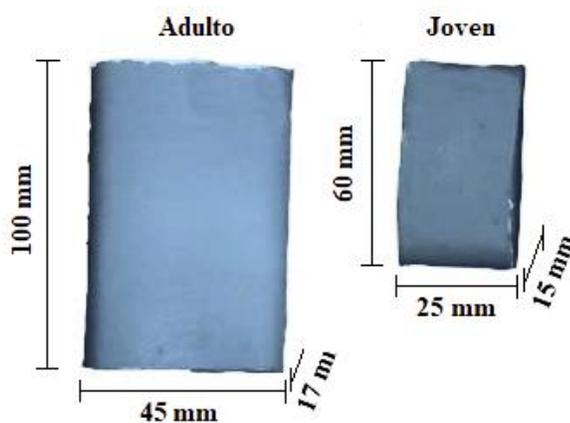
Se realizaron muestreos mensuales de mayo del 2016 a mayo del 2017. Cada muestreo tuvo duración de 2 a 7 días entre las 6:30 y las 18:30 horas. Se realizaron dos tipos de muestreo, uno en automóvil haciendo recorridos por el camino de terracería y otro por medio de transectos a pie entre la vegetación. Los individuos encontrados se capturaron a mano y se registró su  $T_c$  dentro de los primeros 30 segundos de manipulación para evitar que se modificara la medición. La temperatura se registró utilizando un termómetro digital de lectura rápida Fluke 52 II conectado a una termocupla que se introdujo en la cloaca de los individuos. Posteriormente, se tomó la  $T_s$  en el punto donde se encontró el organismo y la  $T_a$  a 5.0 cm sobre el mismo espacio (Hertz *et al.*, 1993). Además se registró la hora, coordenadas geográficas, sexo, longitud hocico-cloaca (LHC) y peso.

### 6.4. Temperaturas operativas

La temperatura operativa ( $T_o$ ) es la temperatura corporal que un organismo exhibiría estando en equilibrio térmico con el ambiente y con ausencia de mecanismos de enfriamiento y calentamiento por evaporación, acción metabólica y comportamiento. La  $T_o$  se determinó utilizando un modelo que simula las dimensiones de la especie en cuestión y su absorbancia de calor, en este caso se elaboró de PVC (Policloruro de vinilo) pintado de color gris y relleno de silicón frío, con base en la metodología de trabajos previos (Lara-Reséndiz, 2014, 2015b). Los modelos se conectaron a un *Data Logger* (HOBO® ProV2), que registra la temperatura del ambiente donde se encuentra *P. coronatum* en intervalos de 10 minutos. Estos modelos tienen dimensiones que corresponden a las categoría de desarrollo de la especie (Fig. 6), que fueron asignadas con base en las tallas previamente registradas (Goldberg, 2011; Sherbrooke, 2003) y en relación a los especímenes de la colección herpetológica de CIBNOR, La Paz, BCS. Se colocaron cuatro *Data Loggers* con ocho modelos en Rancho Las Cacachilas, correspondientes a cuatro adultos y cuatro jóvenes, además cuatro *Data Loggers* con la misma cantidad y tipo de modelos en la localidad de Santiago. Los modelos se colocaron en pares en cada punto seleccionado, uno

expuesto a la radiación solar directa y el otro a la sombra para registrar las temperaturas máximas y mínimas disponibles (Dzialowski, 2005; Hertz *et al.*, 1993).

El modelo de PVC se calibró con un ejemplar de *P. coronatum*, dicha calibración consistió en colocar el modelo y un individuo junto a él (inmovilizado, con las patas adheridas al cuerpo con cinta micropore; Fig. 7), con el fin de que ambos tengan las mismas condiciones para asegurar el intercambio de calor con las mismas fuentes. Fueron colocados sobre una bandeja de disección blanca con una fuente de calor (foco de 90 watts) situada 21 cm por sobre la misma. Se registró simultáneamente la temperatura tanto del modelo como del lagarto utilizando un modulo de adquisición de datos Omega TC-08 cada segundo durante 1 hora (Paranjpe *et al.*, 2013). Los datos obtenidos para el modelo y para el organismo fueron comparados uno a uno mediante un análisis de regresión lineal y se obtuvo un valor de  $R^2$  (coeficiente de determinación) para establecer la similitud de la absorbancia de temperatura del modelo con la del ejemplar. La  $R^2$  fue de 0.98 y 0.94 para adultos y jóvenes respectivamente, esto indicó una alta similitud por lo que se consideraron buenos modelos para la obtención de los datos de  $T_o$ .



**Figura 6.** Modelos operativos de PVC y sus dimensiones según la categoría.



**Figura 7.** Calibración de modelo operativo para *Phrynosoma coronatum* adulto.

#### 6.4 Temperaturas seleccionadas

La determinación de la temperatura seleccionada ( $T_{sel}$ ) se llevo a cabo en el Laboratorio de Comportamiento Animal del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), durante el tiempo que se realizó el experimento se simuló el fotoperiodo con 12 horas de luz y 12 de oscuridad. Los organismos se hidrataron con ayuda de un atomizador y se alimentaron con hormigas y tenebrios. La  $T_{sel}$  se obtuvo mediante la utilización de un gradiente térmico, que consistió en un terrario de 115cm x 70cm x 70cm con carriles de 15 cm de ancho y 30 cm de alto, donde se colocaron los individuos 1 hora antes del experimento como aclimatación. En el experimento se les ofrecieron temperaturas de 20 a 50 °C que varían gradualmente de un extremo a otro del terrario, utilizando focos de 100 watts dispuestos sobre un lado del recinto y el aire acondicionado del laboratorio. Se registró la temperatura cloacal en intervalos de 10-30 minutos durante 5-9 horas utilizando el mismo termómetro para trabajo de campo. Para calcular el intervalo de  $T_{sel}$  se identificaron los intercuartiles (25 y 75%) para cada individuo y se uso el valor promedio para los límites inferior ( $T_{sel_{inf}}$ ) y superior ( $T_{sel_{sup}}$ ) de  $T_{sel}$ . Se calculó la media del 50% de los datos centrales registrados cada hora por organismo, los cuales se promediaron para obtener la temperatura seleccionada media ( $T_{sel_{prom}}$ ) por categoría (Hertz *et al.*, 1993; Ibarzüengoytía, 2005).

## 6.5 Temperaturas críticas

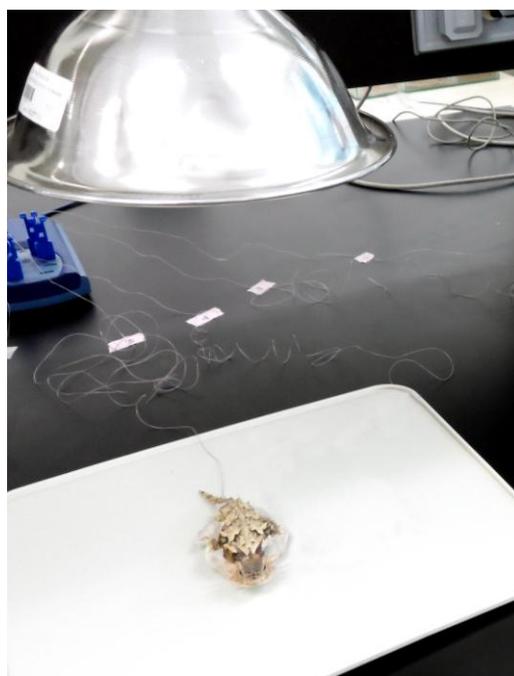
La temperatura crítica representa los límites de la tolerancia fisiológica y se determinó para al menos 10 individuos de cada categoría. Se les colocó un sensor de temperatura ultrafino en la cloaca y se fijó al animal con cinta micropore para poder monitorear el cambio de temperatura y evitar llegar a la temperatura letal (Paranjpe *et al.*, 2013).

La estimación de la CTmax se efectuó introduciendo a los especímenes en un terrario con 1 cm de arena como sustrato y fueron calentados mediante un foco de 60 watts suspendido a 15 cm, el experimento se realizó individualmente y se verificó la temperatura superficial del lagarto y del sustrato con un termómetro infrarrojo laser para minimizar cualquier daño o sobrecalentamiento, procurando que la temperatura aumentara gradualmente con la Tc del organismo. El aumento de temperatura, en dichas condiciones, es de aproximadamente 1 °C por minuto. Se tomó como CTmax la temperatura donde el individuo pierde la respuesta de enderezamiento (Gilbert y Lattanzio, 2016; Prieto y Whitford, 1971). Rápidamente después de registrar la temperatura, los individuos fueron introducidos en un recipiente con agua fría para bajar su temperatura y evitar posibles lesiones. Mientras que para determinar la CTmin se colocó al animal en un recipiente de plástico con el sensor del termómetro previamente adherido, y fue colocado en un terrario con hielo para obtener una disminución de la temperatura. Al igual que para CTmax se consideró CTmin la temperatura donde la respuesta de enderezamiento fue nula. Inmediatamente después los individuos se introdujeron en otro terrario con un foco de 100 watts suspendido a 15 cm para subir rápidamente su temperatura (Gilbert y Lattanzio, 2016).

## 6.6 Tasa de intercambio de calor

La tasa de intercambio de calor (TIC) se refiere a la velocidad con que un organismo intercambia calor con el medio y se expresó en °C/min. Particularmente, la velocidad con que aumenta de temperatura es la tasa de calentamiento (TDC) y la velocidad con que pierde temperatura es la tasa de enfriamiento (TDE).

El laboratorio se mantuvo a temperatura constante de 20 °C para realizar el experimento con la ayuda de un aire acondicionado. Cada organismo fue inmovilizado fijando sus patas al cuerpo con cinta micropore, después se situó sobre una bandeja de disección de plástico blanca (para minimizar la influencia del sustrato) y se le colocó vía cloacal una termocupla ultrafina (Omega tipo T de 1mm de diámetro) revestida con resina epoxi, que se fijó a la base de la cola con cinta micropore. La termocupla se conectó a un modulo de adquisición de datos Omega TC-08 que registró la información durante cada segundo una vez iniciado el procedimiento, cada experimento duro entre 35 y 125 minutos dependiendo del tamaño del individuo (Herczeg *et al.* 2007b; Paranjpe *et al.*, 2013). Sobre el centro de la bandeja se suspendió un foco de 90 watts a una altura de 21 cm para mantener una temperatura constante y bajo éste se colocó la lagartija (Fig. 8). El experimento inició cuando los individuos alcanzaron una Tc de 22 °C, en ese momento se encendió el foco; posteriormente, los organismos fueron calentados hasta 32 °C, los datos registrados en este periodo corresponden a TDC. Una vez que los individuos alcanzaron los 32°C se apagó el foco y se dejó enfriar al individuo hasta los 22 °C y se obtuvo TDE (Herczeg *et al.* 2007b).



**Figura 8.** Individuo de *Phrynosoma coronatum* durante el experimento de tasa de intercambio de calor.

## 6.7 Análisis de datos

El análisis de datos se realizó con el software R versión 3.4.4. Se llevó a cabo la prueba de Chi-cuadrada de Pearson para determinar si los individuos están activos en los mismos periodos diarios y anuales. Además se realizaron pruebas estadísticas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Fligner-Killeen) para todas las variables numéricas continuas (LHC, Peso, Tc, Ts y Ta) a analizar. Si las variables cumplieron con los criterios de normalidad y homogeneidad de varianzas se exploraron las diferencias entre sexos y categorías con la prueba paramétrica  $t$  de Student, de lo contrario, se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

Se realizaron análisis de regresión lineal para establecer la relación de Tc-Ts y Tc-Ta de cada categoría con los datos obtenidos en campo. Se utilizó el coeficiente de determinación para comprobar si Ta y Ts influyen de manera significativa en la temperatura corporal de *P. coronatum* en sus diferentes estadios de desarrollo.

Se utilizó el valor promedio de Tsel por individuo para comparar entre categorías mediante la prueba  $t$  de Student. Además, se comparó Tsel<sub>inf</sub> con la prueba no paramétrica de los rangos con signo de Wilcoxon y Tsel<sub>sup</sub> con la prueba estadística  $t$  de Student para determinar si había diferencias entre jóvenes y adultos.

Los valores individuales obtenidos de CT cumplieron con los criterios de normalidad y homogeneidad de varianzas, y se compararon entre categorías y sexos utilizando la prueba paramétrica  $t$  de Student.

Los datos recabados de temperaturas operativas se analizaron por categoría. Se estimó la media mensual de To y el promedio para sol y sombra, de igual manera se calculó la media por hora. Se comparó la To al sol, sombra y promedio por mes y hora del día de ambas categorías con la prueba  $t$  de Student.

### 6.8. Determinación y análisis de índices de termorregulación.

Para evaluar la eficiencia termorreguladora de *P. coronatum* en cada etapa de desarrollo se empleó el protocolo propuesto por Hertz *et al.* (1993), que plantea que la eficiencia en la termorregulación (E; 1) es la relación de la precisión (*db*; 2) que tiene un reptil para controlar su Tc, con respecto a la calidad térmica de su hábitat (*de*; 3) y se determinó utilizando las fórmulas:

$$E = 1 - (db/de) \quad (1)$$

$$db = Tc - Tsel \quad (2)$$

$$de = To - Tsel \quad (3)$$

El valor de *db* indica que tan diferente es la Tc de la Tsel, si es cercano a cero quiere decir que el individuo es muy preciso para alcanzar su temperatura preferida. En cambio el valor de *de* muestra que tan diferente es la temperatura del ambiente (To) de la Tsel, si el resultado es cercano a cero, entonces nos referimos a una buena calidad térmica.

A los índices *db* y *de* se les asignó un valor de cero cuando los datos de Tc y To registrados se encontraron dentro del intervalo de Tsel, por otra parte si estuvieron por encima de este intervalo *db* fue igual a Tc - Tsel<sub>sup</sub> y *de* se calculó como To - Tsel<sub>sup</sub>, en el caso contrario cuando Tc y To se encontraron por debajo de Tsel, *db* correspondió a Tc - Tsel<sub>inf</sub> y *de* a To - Tsel<sub>inf</sub>. En ambos casos solo se utilizaron valores absolutos.

La tendencia de la termorregulación se determinó para cada categoría con base en los valores obtenidos de E, se consideró termorregulador activo cuando el valor de E fue cercano a 1 y termoconformista cuando fue cercano a 0 (Hertz *et al.*, 1993). Se calculó un índice E para cada individuo usando su *db* correspondiente y el *de<sub>prom</sub>* de su categoría para comparar entre jóvenes y adultos. La comparación se realizó con la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

Se calculó el índice *de* al sol, sombra y en promedio por mes y hora del día para ambos estadios de desarrollo y se compararon con prueba *t* de Student si cumplieron con los criterios de normalidad y homogeneidad de varianzas, de lo contrario se usó la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

### **6.9. Determinación y análisis de la tasa de intercambio de calor**

Se estimó para cada individuo mediante la regresión lineal de los valores de  $T_c$  y tiempo, la pendiente de la recta obtenida corresponde a la TIC y se expresó en  $^{\circ}\text{C}/\text{min}$ . La velocidad de calentamiento y enfriamiento se evaluaron de manera independiente y los valores fueron promediados para determinar la TDC y TDE para cada categoría.

Se comprobó la existencia de diferencias en el enfriamiento y calentamiento de jóvenes y adultos con una comparación de categorías usando los valores individuales con la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

Se realizó un modelo logarítmico para relacionar la TIC con el peso de todos los individuos.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Trabajo de campo

Se colectaron 79 individuos durante un año, los organismos correspondieron a 40 adultos y 39 jóvenes. No fue posible realizar el muestreo en octubre del 2016 y no se encontraron individuos en los meses de enero, febrero, marzo y abril del 2017 (Fig. 9). La mayor cantidad de observaciones de adultos fue en julio y de jóvenes en noviembre, la actividad anual difirió por categoría ( $X^2 = 53.734$ , *g.l.* = 6,  $p < 0.001$ ).

Los individuos se encontraron en actividad principalmente en las mañanas, los adultos con mayor actividad a las 9:00 hrs y los jóvenes a las 10:00 hrs. El periodo de actividad para adultos fue de 8:00 a 18:25 hrs y de jóvenes de 8:15 a 16:44 hrs. No se encontraron individuos adultos dentro del periodo de actividad a las 13:00, 15:00 y 16:00 hrs, tampoco se registraron jóvenes a las 13:00 y 15:00 hrs. A partir de las 10:00 hrs, cuando la *To* superó la *Tsel*, es evidente la disminución de la actividad de los individuos, lo que sugiere un comportamiento unimodal, por la falta de un marcado pico de actividad en las horas de la tarde (Fig. 10). No se encontraron diferencias significativas en el periodo de actividad diario de adultos y jóvenes ( $X^2 = 11.138$ , *g.l.* = 8,  $p > 0.05$ ).

La LHC promedio de los jóvenes fue de  $31.8 \pm 5.8$  mm y el peso (P) promedio fue de  $1.9 \pm 0.8$  g, mientras que los adultos midieron  $92.8 \pm 6.0$  mm LHC y pesaron  $36.5 \pm 7.7$  g (Tabla I). En promedio, las hembras adultas fueron más grandes con una LHC mayor que los machos adultos ( $t = 3.512$ , *g.l.* = 35,  $p < 0.01$ , Tabla I), pero sin diferencias en el peso ( $t = 1.8791$ , *g.l.* = 33,  $p > 0.05$ ).

Se midió la temperatura corporal, de sustrato y aire de 53 individuos (22 adultos y 31 jóvenes). No se encontraron diferencias significativas en la *Tc* entre jóvenes y adultos ( $W = 356.5$ ,  $p > 0.05$ ), tampoco en la *Ts* ( $t = 0.1886$ , *g.l.* = 51,  $p > 0.05$ ), ni en la *Ta* ( $t = 1.0377$ , *g.l.* = 51,  $p > 0.05$ ), los promedios se muestran en la tabla II.

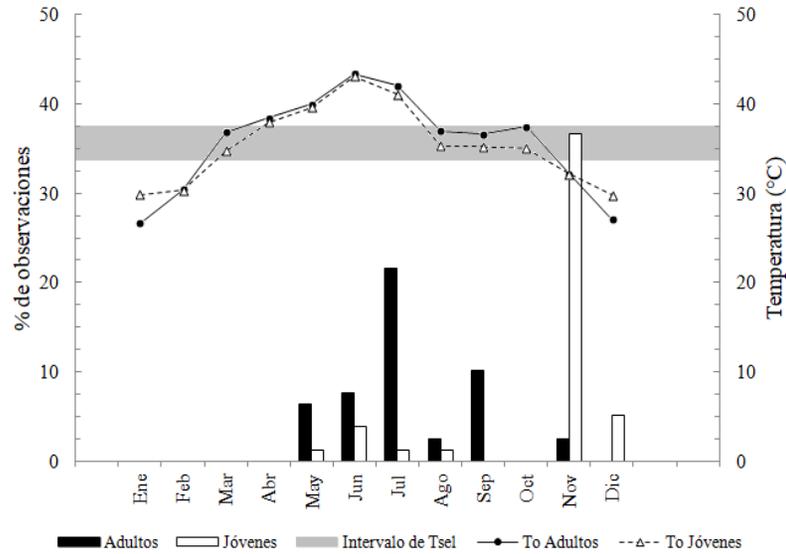
La *Tc* encontrada estuvo en un intervalo de 31.5 - 42.8 °C para jóvenes y 27 - 40.9 °C para adultos. El 41.9% de la *Tc* registrada para jóvenes está dentro del intervalo de *Tsel*, 35.5% por encima y 22.6% por debajo 13.4%. Mientras que en los adultos el 18.2% de la *Tc* coincide con el intervalo de *Tsel*, el 68.2% lo supera y el 13.6% es menor (Fig. 14A y B).

**Tabla I.** Medidas de longitud hocico-cloaca (LHC; mm) y peso (g) por estadio de desarrollo y sexo de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media  $\pm$  Desviación Estándar.

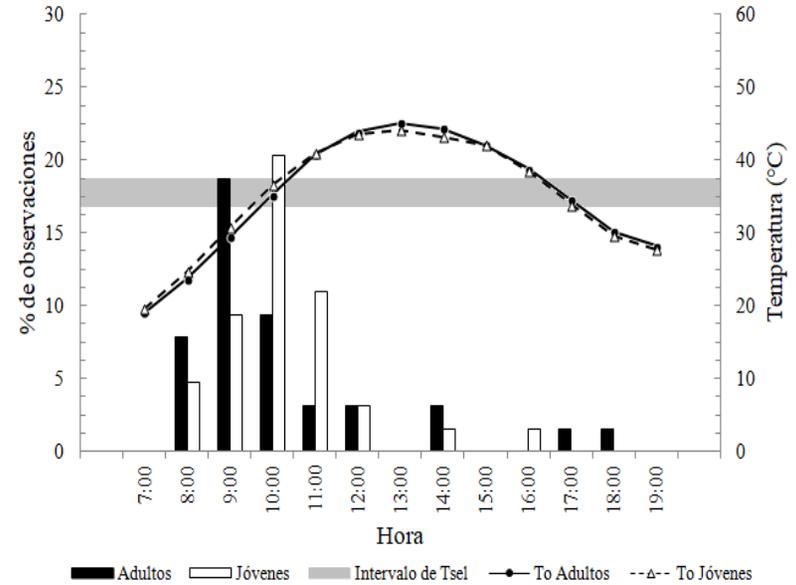
<b>Estadio</b>	<b>N</b>	<b>LHC</b>	<b>N</b>	<b>Peso</b>
<b>Adultos</b>	37	92.8 $\pm$ 6.2	35	36.5 $\pm$ 7.7
Hembra	15	96.3 $\pm$ 4.0	14	39.1 $\pm$ 5.7
Macho	22	90.4 $\pm$ 6.1	21	34.7 $\pm$ 8.4
<b>Jóvenes</b>	38	31.8 $\pm$ 5.8	37	1.9 $\pm$ 0.8
Hembra	17	31.5 $\pm$ 5.6	16	1.7 $\pm$ 0.5
Macho	21	32.1 $\pm$ 6.1	21	2.0 $\pm$ 0.9

**Tabla II.** Temperatura corporal (Tc), de sustrato (Ts) y aire (Ta) en °C por estadio de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media  $\pm$  Desviación Estándar.

<b>Estadio</b>	<b>N</b>	<b>Tc</b>	<b>Ts</b>	<b>Ta</b>
Adultos	22	36.7 $\pm$ 3.4	35.9 $\pm$ 5.2	32.9 $\pm$ 3.8
Jóvenes	31	37.0 $\pm$ 2.9	35.6 $\pm$ 4.8	31.9 $\pm$ 2.9
<b>Global</b>	53	36.8 $\pm$ 3.1	35.7 $\pm$ 4.9	32.3 $\pm$ 3.3

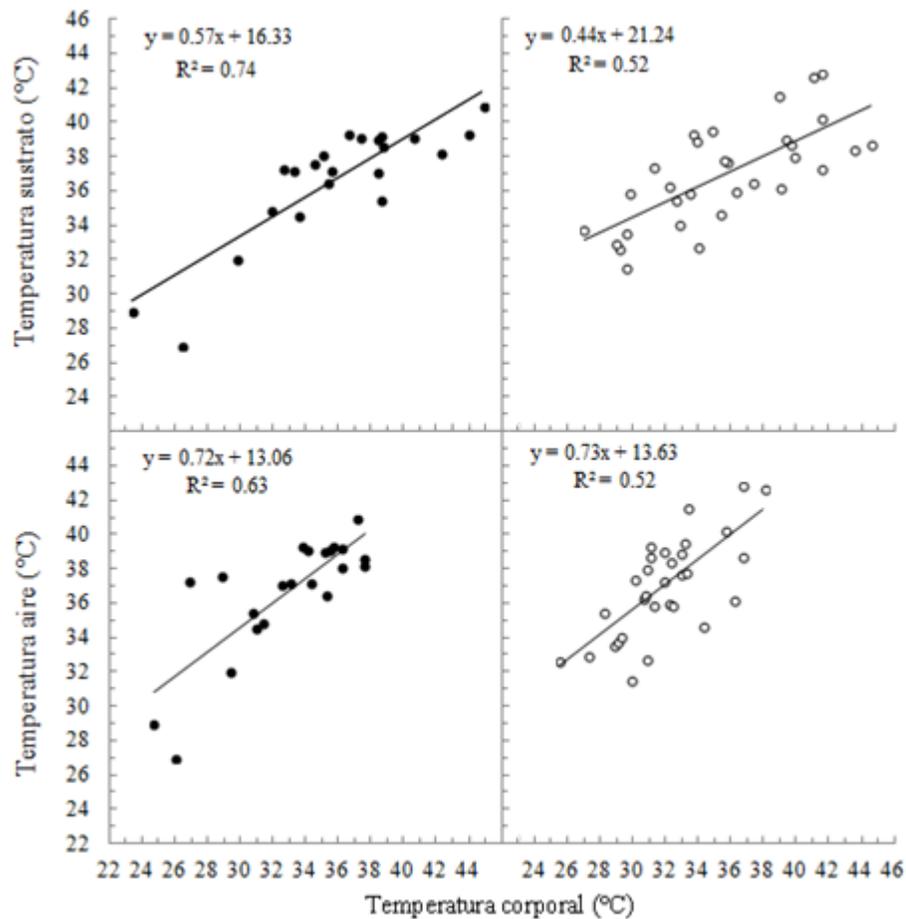


**Figura 9.** Actividad anual de *Phrynosoma coronatum*. Las barras verticales representan las observaciones registradas en porcentaje y corresponden al eje izquierdo, mientras que en el eje derecho se muestra la To promedio mensual (líneas) para cada categoría y el intervalo de Tsel para la especie (área sombreada). El 100% de observaciones es representado como el total de individuos de ambas categorías (N= 79).



**Figura 10.** Actividad diaria de *Phrynosoma coronatum*. Las barras verticales representan las observaciones registradas en porcentaje y corresponden al eje izquierdo, mientras que en el eje derecho se muestra la To promedio por hora (líneas) para cada categoría y el intervalo de Tsel para la especie (área sombreada). El 100% de observaciones es representado como el total de individuos de ambas categorías (N= 64).

Ambas categorías presentaron relación entre su temperatura corporal con el sustrato y el aire (Fig. 11). La Tc de los adultos presentó una relación positiva con la Ts ( $R^2=0.74$ ,  $p < 0.001$ ) y la Ta ( $R^2=0.63$ ,  $p < 0.001$ ), de igual manera la Tc de los jóvenes también tiene relación positiva con la Ts ( $R^2=0.52$ ,  $p < 0.001$ ) y la Ta ( $R^2=0.52$ ,  $p < 0.001$ ).



**Figura 11.** Relación de la temperatura corporal de *Phrynosoma coronatum* con la temperatura del sustrato y el aire. Los círculos negros representan a los adultos y los blancos a los jóvenes. Se muestra la ecuación de la recta y el coeficiente de correlación ( $R^2$ ) para cada caso.

## 7.2. Temperaturas operativas

La  $T_o$  se obtuvo en promedio y fraccionada en sol y sombra. La diferencia de  $T_o$  al sol y a la sombra tiende a ser más pequeña en los periodos más fríos del día y del año (Figs. 12 y 13). No se encontraron diferencias entre la  $T_o$  promedio, sol y sombra de modelos para jóvenes y adultos por mes ( $T_o$ :  $t = 0.1454$ ,  $g.l. = 21.092$ ,  $p > 0.05$ ; Sol:  $t = 0.1024$ ,  $g.l. = 20.667$ ,  $p > 0.05$ ; Sombra:  $t = 0.6342$ ,  $g.l. = 21.083$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig.12), ni por hora ( $T_o$ :  $t = -0.0046$ ,  $g.l. = 23.941$ ,  $p > 0.05$ ; Sol:  $t = 0.0605$ ,  $g.l. = 23.999$ ,  $p > 0.05$ ; Sombra:  $t = -0.2341$ ,  $g.l. = 23.796$ ,  $p > 0.05$ ) (Fig. 13).

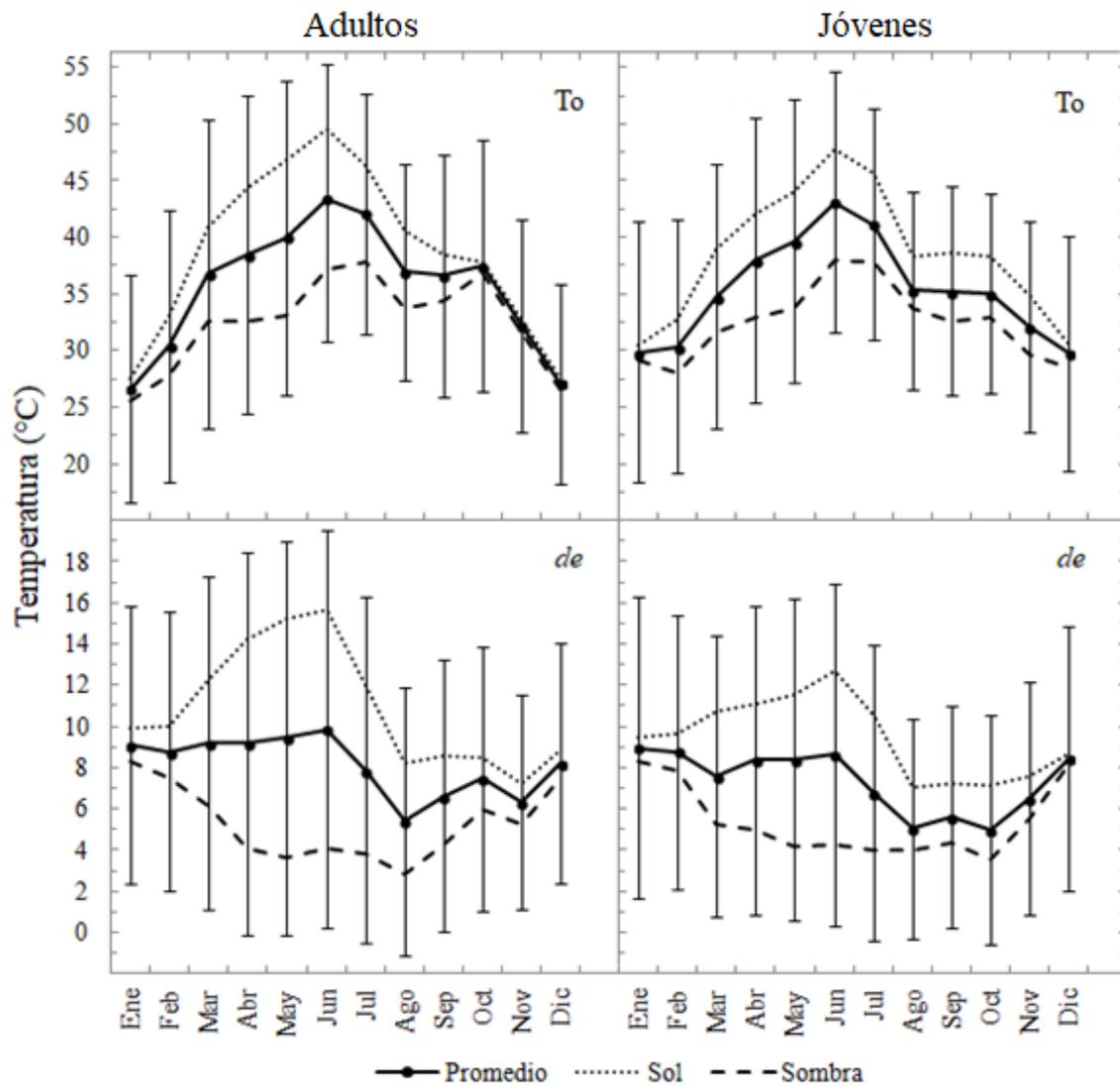
Además, la distribución de la  $T_o$  de ambas tallas es similar, con el 13.4% y 14.6% dentro del intervalo de  $T_{sel}$  de adultos y jóvenes respectivamente, y el mayor porcentaje de  $T_o$  para ambos se encuentra por encima de la  $T_{sel}$  y en gran parte superando la  $CT_{max}$  (Fig. 14).

## 7.3. Temperatura seleccionada

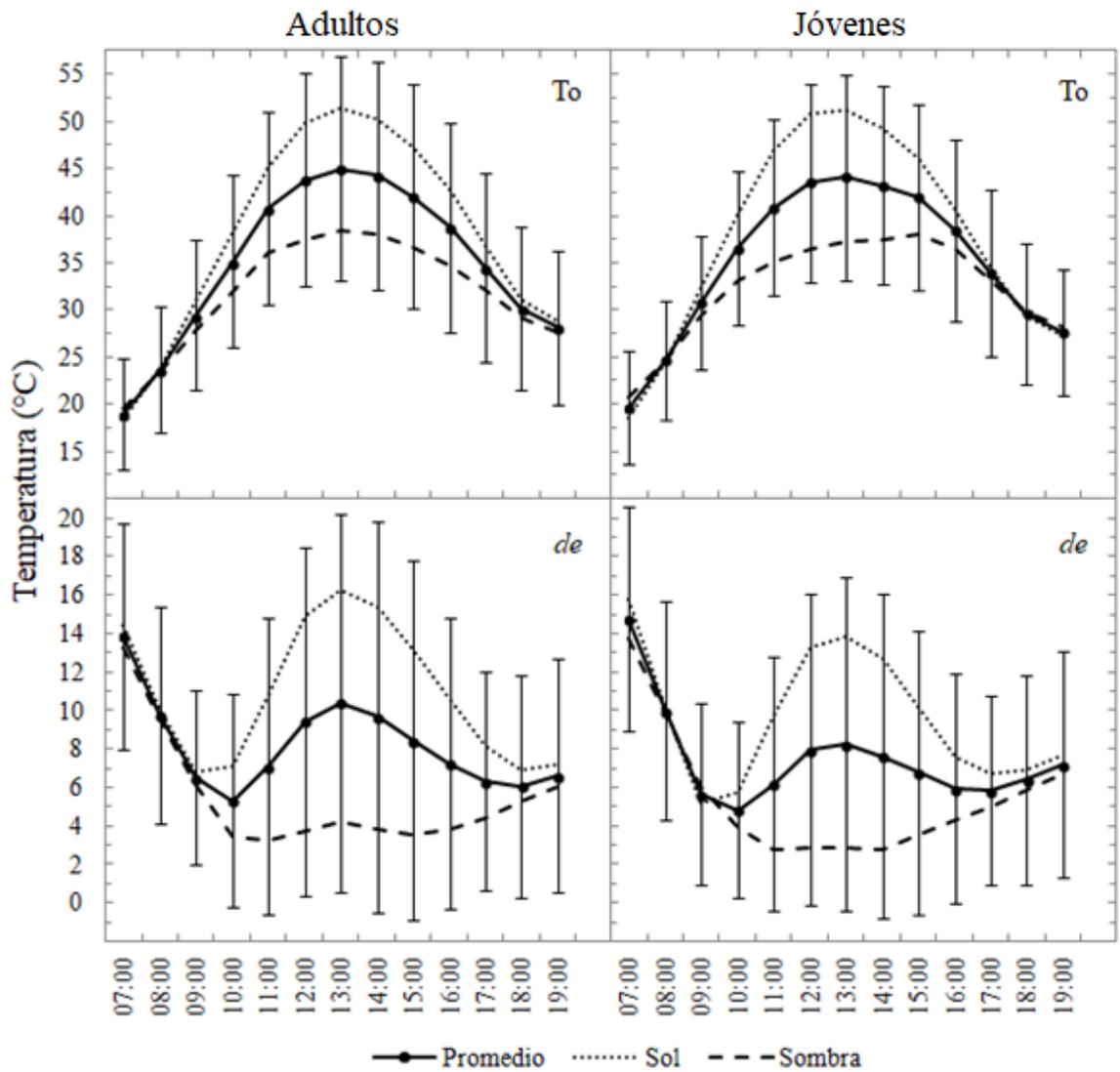
Se determinó la temperatura seleccionada en el gradiente térmico de 31 adultos y 38 jóvenes, los promedios y el intervalo de temperaturas seleccionadas se muestran en la tabla III. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre ambos ( $t = -1.2347$ ,  $g.l. = 66.693$ ,  $p > 0.05$ ). Sin embargo, el  $T_{sel_{inf}}$  y  $T_{sel_{sup}}$  son más elevados en los jóvenes que en los adultos ( $W = 391$ ,  $p < 0.05$ ;  $t = -4.7721$ ,  $g.l. = 66.67$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente) como puede apreciarse en la figura 15.

**Tabla III.** Temperatura seleccionada promedio ( $T_{sel_{prom}}$ ) e intervalos en °C por estadio de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media  $\pm$  Desviación Estándar.

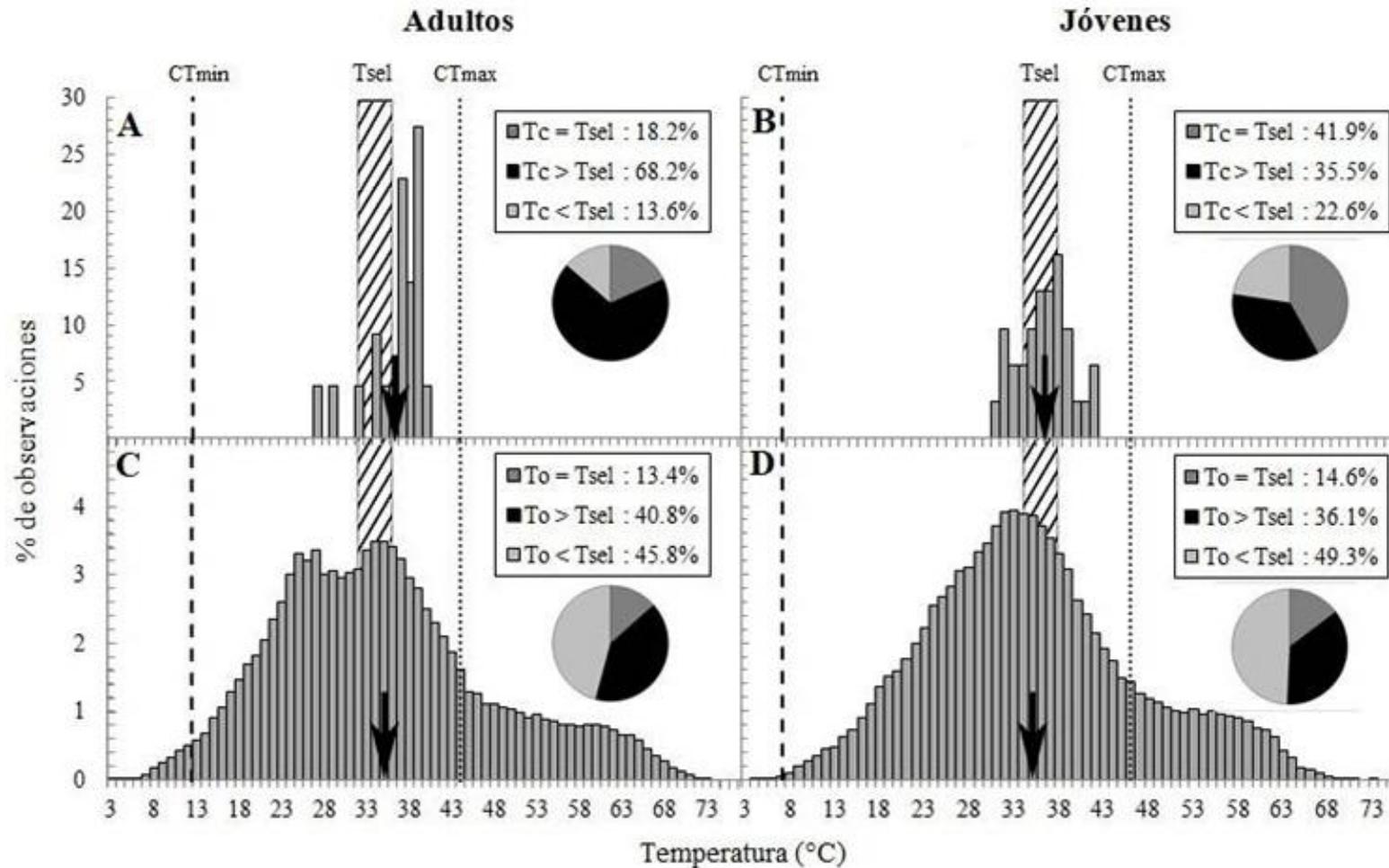
Estadio	N	$T_{sel_{prom}}$	Intervalos de $T_{sel}$	
			Límite inferior	Límite superior
Adultos	31	$34.7 \pm 1.6$	$32.8 \pm 2.5$	$36.7 \pm 1.1$
Jóvenes	38	$35.2 \pm 2.1$	$34.3 \pm 2.9$	$38.2 \pm 1.5$
<b>Global</b>	69	$35.0 \pm 1.9$	$33.6 \pm 2.8$	$37.5 \pm 1.5$



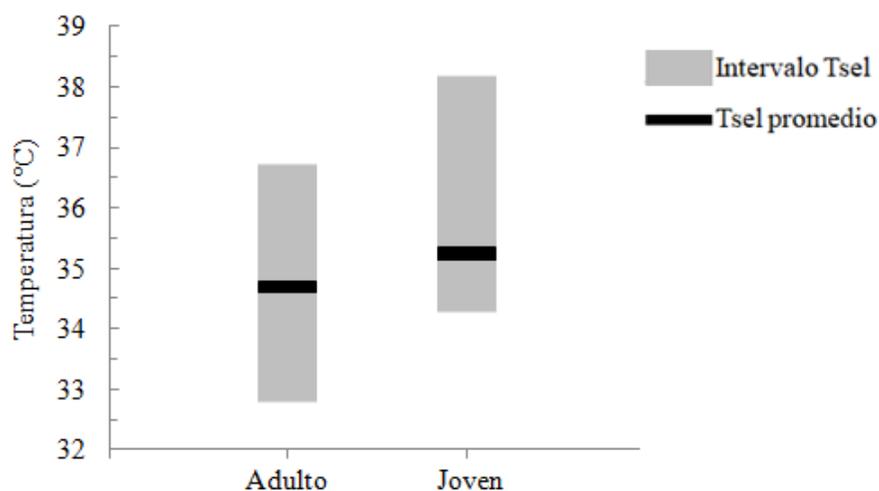
**Figura 12.** Distribución de la To y de durante el año para adultos y jóvenes de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media mensual  $\pm$  Desviación Estándar.



**Figura 13.** Distribución de la *To* y *de* a lo largo del día para adultos y jóvenes de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media por hora  $\pm$  Desviación Estándar.



**Figura 14.** Distribución de la  $T_c$  y  $T_o$  de adultos y jóvenes de *Phrynosoma coronatum*. A y B muestra la distribución de  $T_c$ , mientras que C y D la distribución de  $T_o$ . En cada gráfica (A, B, C y D) el 100% está representado por el total de observaciones para cada categoría. La flecha negra señala el valor promedio para  $T_c$  (A y B) y  $T_o$  (C y D). La franja con diagonales representa el intervalo de  $T_{sel}$  y las líneas verticales punteadas la  $CT_{min}$  y  $CT_{max}$  para cada categoría. La gráfica de pastel muestra el porcentaje de  $T_c$  y  $T_o$  que están dentro, por encima o debajo del intervalo de  $T_{sel}$ .



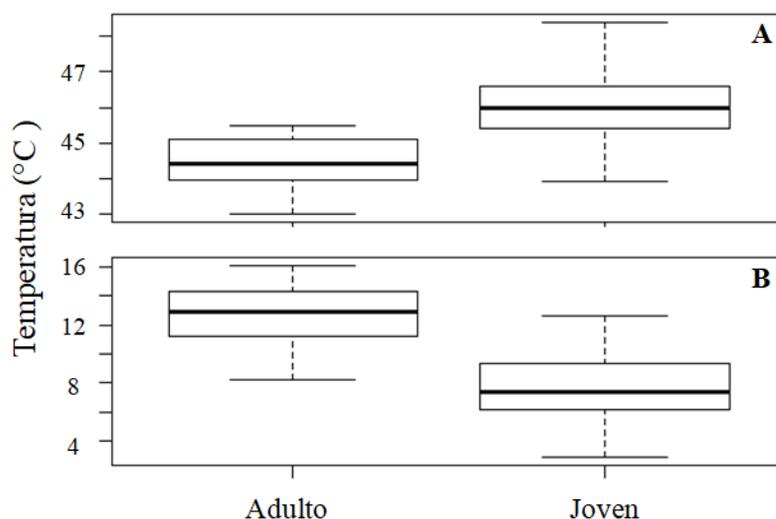
**Figura 15.** Intervalo de temperatura seleccionada (Tsel) por estadio de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*.

### 7.3 Temperaturas críticas

Se obtuvo la CTmax de 25 individuos, de los cuales 12 eran adultos y 13 jóvenes, se encontró que los jóvenes poseen una CTmax superior a los adultos ( $t = -4.1784$ ,  $g.l. = 23$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla IV). Además, se estimó la temperatura crítica mínima (CTmin) de 20 adultos y 16 jóvenes, donde también se encontraron diferencias entre categorías ( $t = 6.9327$ ,  $g.l. = 34$ ,  $p < 0.001$ ; Tabla IV), siendo mayor en adultos. El intervalo de temperaturas críticas es más amplio en los jóvenes ya que va desde 7.6 hasta 46.0 °C, a diferencia de los adultos donde es de 12.8 a 44.4 °C (Fig. 16).

**Tabla IV.** Temperatura crítica mínima (CTmin) y máxima (CTmax) en °C por estadio de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*. Se muestra la Media  $\pm$  Desviación Estándar.

Estadio	N	CTmin	N	CTmax
Adultos	20	12.8 $\pm$ 2.1	12	44.4 $\pm$ 0.8
Jóvenes	16	7.6 $\pm$ 2.3	13	46.0 $\pm$ 1.1



**Figura 16.** Distribución de la temperatura crítica máxima (A) y mínima (B) por estadio de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*.

#### 7.4 Índices de termorregulación

Con los datos de  $T_o$  se calculó el índice *de* promedio, sol y sombra por mes y hora para las dos categorías. No se encontraron diferencias en los valores *de* mensuales de jóvenes y adultos ( $t = 1.3196$ ,  $g.l. = 21.928$ ,  $p > 0.05$ ;  $t = 1.4372$ ,  $g.l. = 19.053$ ,  $p > 0.05$ ;  $w = 67$ ,  $p > 0.05$ , para el promedio, sol y sombra, respectivamente) (Fig. 12). Tampoco hubo variación en la media de *de*, sol y sombra por hora para las categorías ( $W = 84.5$ ,  $p > 0.05$ ;  $t = 0$ ,  $g.l. = 24$ ,  $p > 0.05$ ;  $w = 84.5$ ,  $p > 0.05$ , respectivamente) (Fig. 13).

Con el intervalo de  $T_{sel}$  para cada estadio se estimaron los promedios de calidad térmica del hábitat ( $de_{prom}$ ) y precisión termorreguladora ( $db_{prom}$ ), los cuales se utilizaron para calcular la eficiencia termorreguladora (E). Los jóvenes fueron más precisos y eficientes para termorregular que los adultos ( $W = 484$ ,  $p < 0.05$ ;  $W = 236$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla V).

**Tabla V.** Calidad térmica del hábitat, precisión y eficiencia termorreguladora para los estadios de desarrollo de *Phrynosoma coronatum*, se muestra la Media  $\pm$  Desviación Estándar.

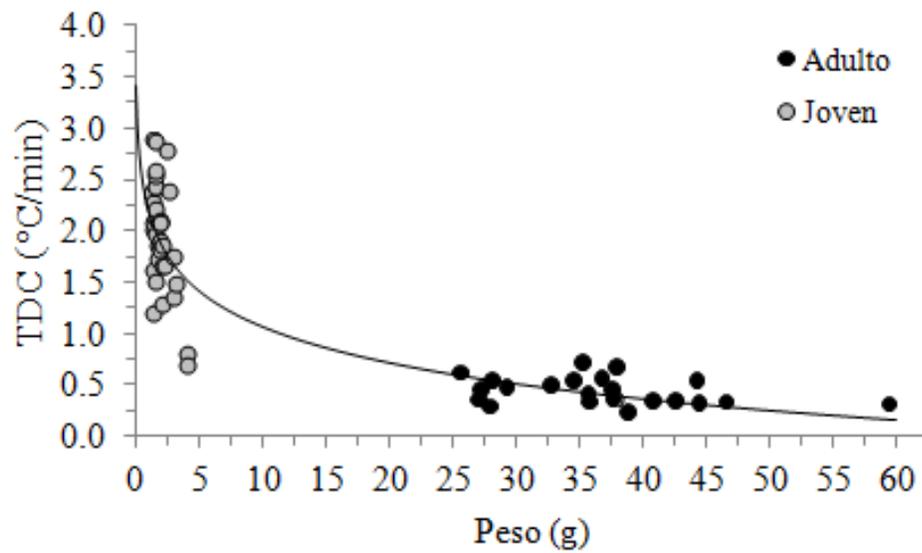
	$db_{\text{prom}}$	$de_{\text{prom}}$	<b>E</b>
<b>Adultos</b>	$1.8 \pm 1.6$	$8.3 \pm 7.8$	0.79
<b>Jóvenes</b>	$0.5 \pm 0.7$	$7.5 \pm 7.0$	0.93

### 7.5 Tasa de intercambio de calor

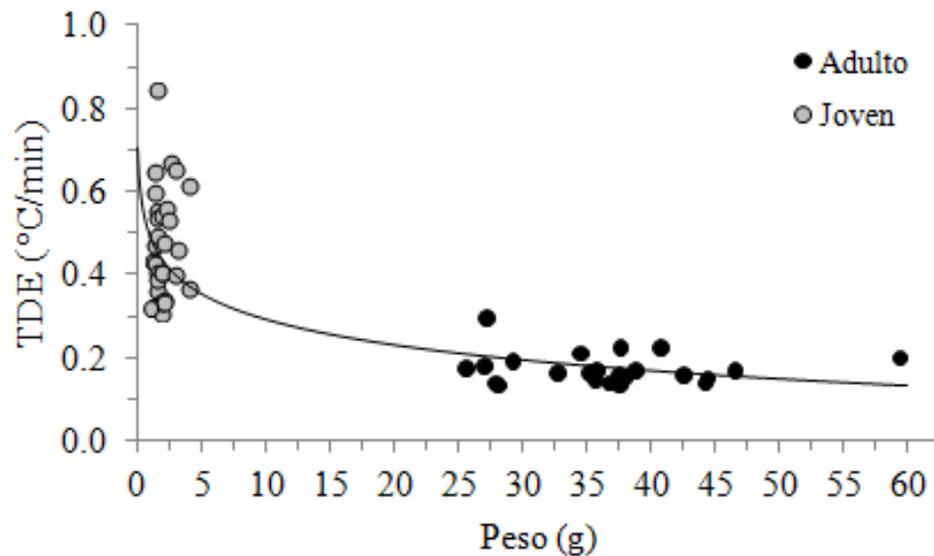
La Tc de los jóvenes aumenta con mayor velocidad al exponerse a una fuente de calor que la Tc de los adultos, ya que la TDC para jóvenes fue significativamente mayor ( $W = 7, p < 0.001$ ). Para los jóvenes se determinó una TDC de  $1.92 \pm 0.58$  °C/min y para adultos fue de  $0.44 \pm 0.13$  °C/min. Además, se enfrían con mayor velocidad, su TDE fue de  $0.45 \pm 0.13$  °C/min superior a  $0.17 \pm 0.04$  °C/min de los adultos ( $W = 1, p < 0.001$ ).

La velocidad con que se calientan los individuos de ambas categorías fue significativamente diferente a la velocidad con que se enfrían. Los adultos se calientan 2.5 veces más rápido de lo que se enfrían ( $W = 527, p < 0.001$ ) y los jóvenes 4.2 ( $W = 1212.5, p < 0.001$ ).

El peso de los individuos está relacionado con la TIC y puede describirse con funciones logarítmicas para TDC (Fig. 17) y TDE (Fig. 18). La ecuación para TDC fue  $y = 2.25 - 0.51\ln(x)$  ( $R^2 = 0.82$ ) y para TDE fue  $y = 0.50 - 0.09\ln(x)$  ( $R^2 = 0.61$ ), donde  $y$  es la TIC respectiva en °C/min y  $x$  el peso en gramos. Es decir, que disminuye la TDC 0.0051 °C/min y la TDE 0.0009 °C/min por cada 1% que aumente el peso.



**Figura 17.** Relación entre el peso y la tasa de calentamiento (TDC) de *Phrynosoma coronatum*. La línea sólida representa la función logarítmica que más se ajusta al modelo y cada punto simboliza un individuo (N=57).



**Figura 18.** Relación entre el peso y la tasa de enfriamiento (TDE) de *Phrynosoma coronatum*. La línea sólida representa la función logarítmica que más se ajusta al modelo y cada punto simboliza un individuo (N=57).

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 Actividad

La actividad de *P. coronatum* se restringe al periodo de mayo a diciembre, con un pico de actividad de adultos en julio y de jóvenes en noviembre (Fig. 9). La mayor presencia de individuos en esos meses debe estar relacionada a la estacionalidad de las lluvias y la disponibilidad de alimento en la Región del Cabo, donde la precipitación ocurre a finales de verano y otoño derivada de tormentas ciclónicas tropicales (González-Abraham *et al.*, 2010; León De la Luz *et al.*, 2000).

La actividad documentada para *P. coronatum* en este trabajo coincide con lo propuesto por Goldberg (2011), que infiere que la reproducción de esta especie ocurre en verano con el nacimiento de los jóvenes en otoño. Además la presencia de jóvenes a finales de primavera y verano respalda la posibilidad de que la especie tuviera dos puestas por año (Goldberg, 2011). La actividad anual es ligeramente diferente de la descrita para *Phrynosoma blainvillii*, el miembro más norteño del complejo *P. coronatum*, cuya mayor actividad es en los meses de abril-junio y los jóvenes se encuentran con mayor frecuencia en julio-octubre (Fisher, 2002; Hager y Brattstrom, 1997; Hult y Germano, 2015).

El inicio de la actividad fue a las 8:00 hrs, cuando la  $T_o$  supera los 20 °C, parecido a su especie hermana *P. blainvillii* que emerge cuando la temperatura de la superficie es mayor a los 19 °C (Jennings y Hayes, 1994). Los organismos se encontraron con mayor frecuencia durante el día entre las 9:00 y 10:00 hrs cuando la  $T_o$  estuvo entre 29 - 36 °C y cercana al intervalo de  $T_{sel}$ . Después de las 11:00 hrs la  $T_o$  supera la  $T_{sel_{sup}}$  y es visible un decaimiento en la actividad, como causa de evadir las altas temperaturas (Heath, 1962; Pianka y Parket, 1975; Fig. 10). Se distingue un horario de actividad unimodal con la actividad más alta en la mañana, en general esto es semejante a lo descrito por Hult y Germano (2015) para *P. blainvillii*, aunque expone el cambio de actividad diaria según la época del año como mecanismo para autorregular su temperatura corporal (Hager y Brattstrom, 1997; Pianka y Parker, 1975).

En el presente trabajo, se encontró que las hembras adultas poseen una LHC mayor que los machos adultos, esto es común en muchas especies de phrynosomátidos, incluido *P.*

*blainvillii* (Gerson, 2011; Hult y Germano, 2015; Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003).

## 8.2 Temperaturas de campo

La Tc promedio para la especie fue de  $36.8 \pm 3.1$  °C, similar a lo obtenido por Pianka y Parker (1975), donde la Tc fue de  $36.7 \pm 1.16$  °C para *P. coronatum* (= *P. blainvillii*), lo que podría indicar que estas especies comparten preferencias térmicas, a pesar de encontrarse en ambientes geográficamente distintos (Grigg y Buckley, 2013).

Por otro lado, la Tc no difirió entre categorías ( $W = 356.5$ ,  $p > 0.05$ ) ni se encontraron diferencias entre sexos de los jóvenes ( $W = 150.5$ ,  $p > 0.05$ ) ni de los adultos ( $W = 32.5$ ,  $p > 0.05$ ), a diferencia de lo que Gilbert y Lattanzio (2016) encontraron para el phrynosomátido vivíparo *Sceloporus jarrovii*, donde a pesar de no haber diferencias entre jóvenes y adultos ( $t = 0.456$ ,  $g.l. = 47.714$ ,  $p > 0.05$ ), la Tc era más alta en machos jóvenes que en hembras jóvenes ( $F_{1, 60} = 12.29$ ,  $p < 0.001$ ). La lagartija espinosa *S. jarrovii* presenta dimorfismo sexual, siendo los machos adultos más grandes que las hembras pero sin diferencias en los jóvenes, por esta razón los autores piensan que la diferencia de Tc podría deberse a la optimización de la tasa de crecimiento, pues los adultos de *S. jarrovii* son territoriales y compiten entre machos por recursos, de modo que una talla más grande es ventajosa, lo que los lleva a modificar su termorregulación en una etapa temprana.

Maia-Carneiro y Rocha (2013) también plantean la exclusión intraespecífica como un mecanismo que afecta la Tc y la Ts de los individuos. Proponen que los jóvenes de la lagartija *Liolaemus lutzae* mantienen una Tc más alta que los adultos, porque podrían estar expuestos a temperaturas ambientales (Ts y Ta) más altas por la exclusión competitiva de los microhábitats térmicamente más adecuados.

A diferencia de *S. jarrovii* y *L. lutzae*, *P. coronatum* no compite por territorio y su comportamiento está enfocado en la crípsis (Sherbrooke, 2003), de manera que no habría exclusión por competencia, ni la necesidad de un mecanismo para aumentar su tasa de crecimiento con la finalidad de mantener un territorio o recursos.

No se encontraron diferencias de  $T_s$  ( $t = 0.1886$ ,  $g.l. = 51$ ,  $p > 0.05$ ) y  $T_a$  ( $t = 1.0377$ ,  $g.l. = 51$ ,  $p > 0.05$ ) entre jóvenes y adultos, ambos se encontraron en similares sitios térmicos. Algunos autores plantean que el uso diferencial de sustratos puede deberse a la exposición a depredadores, y los organismos pueden seleccionar sitios no tan favorables térmicamente con el fin de reducir el costo de la termorregulación, como en el caso de la serpiente *Vipera berus*, donde los jóvenes seleccionan sitios más fríos que los adultos (Herczeg *et al.*, 2007a). Como *P. coronatum* no presenta un uso diferencial de sustratos entre categorías, podemos inferir que es a causa de su comportamiento críptico, que le provee protección en las diferentes etapas de su ciclo de vida. Otra posibilidad que Maia-Carneiro y Rocha (2013) plantean, es la utilización de ambientes más fríos por los adultos (con relación a los jóvenes) para evitar el sobrecalentamiento, pues al poseer una alta inercia térmica estos se enfrían más lento, por lo que utilizan sitios donde se minimice éste riesgo. A pesar de que los adultos de *P. coronatum* tienen una TIC más baja que los jóvenes no hay diferencias en la  $T_s$  y  $T_a$ , probablemente debido a la utilización efectiva de sustratos y a los mecanismos conductuales que utilizan para termorregular, lo que se evidencia con su buena precisión termorreguladora (Tabla V).

Al igual que *P. coronatum*, *S. jarrovii* tampoco presenta diferencias en la  $T_s$  de jóvenes y adultos ( $t = -0.547$ ,  $g.l. = 57.664$ ,  $p > 0.05$ ), sin embargo, al ser una especie territorial y tener  $T_c$  similar para ambas etapas puede incrementar la competencia por los recursos térmicos (Gilbert y Lattanzio, 2016). Lo anterior no debería ocurrir con *P. coronatum*, a pesar de pertenecer a la misma familia, no presenta la misma conducta que *S. jarrovii*.

La  $T_c$  de *P. coronatum* se relaciona positivamente con la  $T_s$  y  $T_a$  tanto en jóvenes ( $R^2 = 0.52$ ,  $R^2 = 0.52$ ,  $p < 0.001$ ) como adultos ( $R^2 = 0.74$ ,  $R^2 = 0.63$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 12). Ambas temperaturas están relacionadas en gran medida con la  $T_c$  de los individuos, por lo que *P. coronatum* utiliza tanto el calor del sustrato como el del aire para regular su temperatura corporal. Lo anterior se ha encontrado en otras especies del mismo género como *P. solare* donde la relación entre la  $T_c$ - $T_s$  obtuvo una  $R^2 = 0.35$  ( $p < 0.001$ ), y la  $T_c$ - $T_a$   $R^2 = 0.17$  ( $p < 0.001$ ) y *P. braconnieri* con  $R^2 = 0.53$  ( $p < 0.001$ ) en relación con  $T_s$ , y  $R^2 = 0.46$  ( $p < 0.001$ ) para  $T_a$  (Hernández, 2016; Verdugo-Molina, 2013).

Hult y Germano (2015) encontraron que las temperaturas del sustrato afecta significativamente el patrón termorregulador conductual de *P. blainvillii*, pues la mayoría de los individuos fueron hallados cuando la Ts estuvo entre los 28-34 °C. Además, cuando la Ts era  $\geq 35$  °C los individuos tendían a ocultarse en madrigueras, asimismo, cuando la Ts era inferior a 24 °C se enterraban en la arena. En nuestro estudio encontramos a los individuos de *P. coronatum* en un intervalo de Ts que va de 23.4 - 44.8 °C, lo que podría significar una mayor tolerancia a las altas temperaturas que *P. blainvillii*.

### 8.3 Temperatura seleccionada

Los valores obtenidos de Tsel para cada estadio ( $35.2 \pm 2.1$  °C jóvenes y  $34.7 \pm 1.6$  °C adultos) no fueron estadísticamente diferentes ( $t = -1.2347$ ,  $g.l. = 66.693$ ,  $p > 0.05$ ). Por el contrario otros autores si han descrito diferencias en la Tsel entre jóvenes y adultos, en estos estudios los adultos tienen Tsel mayor en relación a los jóvenes (Herczeg *et al.*, 2007a; Tang *et al.*, 2013; Xu y Ji, 2006).

Según Xu y Ji (2006), las lagartijas jóvenes de la especie *Eremias brenchleyi* exhiben Tsel más bajas que los adultos ( $31.7 \pm 0.2$  °C y  $33.5 \pm 0.3$  °C,  $F_{1, 31} = 8.87$ ,  $p < 0.006$ ), pero, al no contar con información de campo no pudieron determinar si el cambio está influenciado por la utilización de diversos microhábitats, como se plantea para *V. berus* donde los jóvenes presentan Tsel más bajas que adultos y utilizan sitios más fríos (Herczeg *et al.*, 2007a). Sin embargo, al evaluar la asimilación de alimento encontraron que *E. brenchleyi* creció más entre los 26 - 30 °C, de modo que, si el crecimiento es más importante para los jóvenes, estos serían más beneficiados con las Tc más bajas para cubrir los requerimientos térmicos del crecimiento, lo que ocasionaría un cambio en la Tsel.

Al comparar a *E. brenchleyi* con *E. multiocellata*, otra lagartija del mismo género pero que vive en condiciones geográficas diferentes, se estimó que el ambiente podría influir en la diferencia de Tsel, pues *E. brenchleyi*, que selecciona temperaturas más bajas, vive en condiciones ambientales montañosas, más frías y utiliza más la sombra que *E. multiocellata* (Tang *et al.*, 2013; Xu y Ji, 2006).

La  $Tsel_{prom}$  para *P. coronatum* fue de  $35.0 \pm 1.9$  °C y el intervalo corresponde a  $33.6 \pm 2.8$  °C para  $Tsel_{inf}$  y  $37.5 \pm 1.5$   $Tsel_{sup}$ , lo que es menor que lo registrado por Lara-Reséndiz *et*

*al.* (2015) para *P. blainvillii*, otro miembro del complejo *P. coronatum*, con valor de  $T_{sel_{prom}}$  de  $37.6 \pm 2.0$  °C y el intervalo de 35.9 - 39.2 °C. Los individuos de *P. blainvillii* en ese estudio provienen de una comunidad de chaparral situada en Ensenada B. C., donde las temperaturas son más bajas que en la región del Cabo. A pesar de lo anterior, *P. blainvillii* selecciona temperaturas más altas que su especie hermana, por lo que podemos inferir que el ambiente no tiene gran peso en la modificación de Tsel de los individuos de este complejo (Tang *et al.*, 2013), sino que modifica su actividad a lo largo del año para cumplir con sus requerimientos (Fisher, 2002; Hager y Brattstrom, 1997; Hult y Germano, 2015). Cabe destacar que el número de individuos para determinar la Tsel de *P. blainvillii* fue pequeño, por lo que se requieren más datos para corroborar este planteamiento (Lara-Reséndiz *et al.*, 2015a).

Por otra parte, en la literatura se ha planteado que los cambios de Tsel pueden deberse a que los jóvenes utilicen sitios para evadir depredadores y riesgos de asoleo, así como mitigar efectos de la competencia intraespecífica, aunque no se puede descartar el hecho de que los cambios sean ocasionados por una diferenciación fisiológica de requerimientos térmicos (Herczeg *et al.*, 2007a; Tang *et al.*, 2013). En el caso de *P. coronatum*, no compete ni utiliza sitios térmicamente distintos, por lo que no presenta mecanismos para sobrellevar estas situaciones. Por otra parte, no presentar diferencias de Tsel puede deberse a que poseen los mismos requerimientos fisiológicos de temperatura en sus estadios de desarrollo. Otros phrynosomátidos como *S. jarrovi* tampoco presenta diferencias en su Tsel ( $t = 2$ ,  $g.l. = 33.658$ ,  $p > 0.05$ ), aunque también utiliza sitios con temperatura similares y su  $T_c$  es igual entre categorías, esta especie si presenta competencia intraespecífica (Gilbert y Lattanzio, 2016). Por lo anterior, podemos pensar que la competencia por sí sola no es un factor que provoque cambios o influya de manera significativa en la Tsel.

No obstante, el intervalo de Tsel de los jóvenes se encontró por encima del de los adultos ( $T_{sel_{inf}}$ :  $W = 391$ ,  $p < 0.05$ ;  $T_{sel_{sup}}$ :  $t = -4.7721$ ,  $g.l. = 66.67$ ,  $p < 0.001$ ), siendo de  $32.8 \pm 2.5$  a  $36.7 \pm 1.1$  °C para adultos y  $34.3 \pm 2.9$  a  $38.2 \pm 1.5$  °C para jóvenes. Esta diferencia puede ser causa de la baja inercia térmica de los individuos pequeños que al exponerse a altas temperaturas se calientan con mayor velocidad, por lo que se registraron temperaturas

más elevadas en el gradiente térmico a pesar de que en promedio su Tsel no es distinta a la Tsel de los adultos.

#### 8.4 Temperaturas críticas

Se encontraron diferencias en la CTmin y CTmax entre los estadios de desarrollo (CTmin:  $t = 6.9327$ ,  $g.l. = 34$ ,  $p < 0.001$ ; CTmax:  $t = -4.1784$ ,  $g.l. = 23$ ,  $p < 0.001$ ), los jóvenes presentaron un intervalo más amplio de temperaturas críticas (7.6 - 46.0 °C vs 12.8 - 44.4 °C) y la CTmax más alta y CTmin más baja que los adultos. En otras especies de reptiles se han registrado cambios en la tolerancia a la temperatura durante el desarrollo (Gilbert y Lattanzio, 2016; Tang *et al.*, 2013; Winne y Keck, 2005; Xu y Ji, 2006).

Tang *et al.* (2013) y Xu y Ji (2006) encontraron que los jóvenes de *E. multiocellata* y *E. brenchleyi* toleran temperaturas más altas que los adultos, los autores asumen que los cambios en la tolerancia son debido al uso de distintos ambientes y es beneficioso para reducir la competencia, y a su vez, estos cambios no se relacionan con el tamaño y la forma de los individuos. Gilbert y Lattanzio (2016) hacen una inferencia similar para *S. jarrovii*, donde los jóvenes presentan valores más altos de CTmax, lo que podría permitirles explotar sustratos más cálidos que los adultos, además de facilitar la supervivencia de los jóvenes que nacen durante la época más calurosa del año. A pesar de esto, plantean la necesidad de más información ontogenética sobre la selección de microhábitats y ecología térmica, para comprender la competencia y los mecanismos que intervengan en las diferencias térmicas encontradas. A diferencia de los estudios anteriores, en el presente se determinó la To para las categorías y no se encontraron diferencias entre las mismas (Figs. 12 y 13), por lo que el uso diferencial del ambiente no es un factor que explique los cambios ontogenéticos de los límites fisiológicos para esta especie.

Por otra parte, Winne y Keck (2005) evaluaron cuatro poblaciones de la serpiente *Nerodia rhombifer* que provenían de poblaciones en un gradiente latitudinal, encontraron que las serpientes nacidas en un ambiente controlado exhibían tolerancias térmicas mayores que los adultos aclimatados bajo las mismas condiciones, con valores más altos que las diferencias entre localidades, por lo que suponen que la edad tiene mayor influencia en la tolerancia térmica que la localidad. Los autores asumen que la mayor tolerancia térmica de los

jóvenes puede deberse a su pequeño tamaño, mayor tasa de calentamiento, exposición a temperaturas más cálidas y menor velocidad locomotora que los hace más vulnerables al estrés térmico.

Se ha documentado que la susceptibilidad al estrés térmico aumenta con la edad en especies como peces, moscas y mamíferos (Fowler *et al.*, 2009; Winne y Keck, 2005). Fowler *et al.* (2009), mediante el estudio de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), relacionaron la mayor tolerancia a las altas temperaturas de los alevines con la expresión de altos niveles de proteínas de shock térmico; estas se sobreexpresan cuando las células son sometidas a distintos estímulos como shock calórico, radiación o enfermedades y les confieren protección (Coronato *et al.*, 1999).

En general, el estadio de desarrollo que es más susceptible a temperaturas extremas, es el que presenta la mayor tolerancia, por lo que, quizá las diferencias ontogenéticas de las tolerancias térmicas de *P. coronatum* se deban a adaptaciones fisiológicas como la expresión diferencial de proteínas de shock térmico.

### **8.5 Índices de termorregulación**

No se encontraron diferencias en la calidad térmica del hábitat entre categorías, en general el hábitat presenta baja calidad térmica con una *de* promedio de  $8.3 \pm 7.8$  °C para adultos y  $7.5 \pm 7.0$  °C para jóvenes. Solo el 13.4% de las observaciones de  $T_o$  estuvieron dentro del intervalo de  $T_{sel}$  de los adultos, el 45.8% estuvo por debajo y el 40.8% por arriba. Para los jóvenes el 14.6 % coincidió con el intervalo de  $T_{sel}$ , el 49.3% se registró por debajo y el 36.1% por encima (Fig. 14C y D).

Cabe destacar que no se encontraron diferencias en la  $T_o$  de las categorías de edad, a pesar de que los modelos poseían diferentes dimensiones. Ambos modelos se asemejaban más del 90% a su respectiva categoría, por lo que la utilización de distintos modelos no fue significativo en la toma de la  $T_o$ , lo que sugiere que puede usarse con más eficiencia el equipo si se utiliza un modelo con las características de la especie y se calibra con las diferentes etapas de desarrollo que se vayan a estudiar.

Aunque menos del 15% de la temperatura disponible en el ambiente se encontró dentro de las preferencias térmicas de la especie (Fig. 14C y D), ambos estadios de desarrollo son

muy precisos para termorregular, con  $db_{prom}$  de 0.5 °C para jóvenes y 1.5 °C para adultos, no obstante, los primeros son significativamente más precisos. Lo anterior puede apreciarse en la figura 14A y B, donde se observa que 41.9% de la Tc registrada de los jóvenes está dentro de su intervalo de Tsel, mientras que en los adultos solo el 18.2% de la Tc coincide con el intervalo de Tsel y el mayor porcentaje se encontró por encima del mismo (68.2%).

Debido a la mala calidad del ambiente y la alta precisión termorreguladora, *P. coronatum* es una especie termorreguladora activa que es muy eficiente, principalmente los jóvenes cuya E es de 0.93 contra 0.79 de los adultos. Distinto a lo documentado en este trabajo, Arias (2011) describe una eficiencia y precisión en la termorregulación similares para *P. orbiculare* en todos los estadios de desarrollo, con valores promedio para la especie de  $E = 0.52$  y  $db = 1.4$  °C, sin embargo, esta especie se encuentra en una zona más fría a 2370 msnm, en cuyo caso las estrategias para regular la temperatura entre estadios puede diferir de *P. coronatum* que habita en una zona árida y cálida muy cercana al nivel del mar. Pese a que *P. orbiculare* y *P. coronatum* se encuentran en distintos hábitats, ambos son eficientes y precisos para termorregular.

En general, el género *Phrynosoma* presenta una buena eficiencia y precisión termorreguladora independientemente de encontrarse en ambientes cálidos o fríos (Arenas-Moreno, 2014; Arias, 2011; Christian, 1998; Hernández, 2016; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014, 2015b; Urzúa, 2008; Verdugo-Molina, 2013). Lara-Reséndiz *et al.* (2014) estudiaron la termorregulación de *P. goodei*, otra especie de lagarto cornudo que habita en un ambiente sumamente árido y con temperaturas extremas, cuya eficiencia es de 0.82, con una  $db = 1.5$  °C y  $de = 8.3$  °C, sus resultados fueron similares a lo encontrado en el presente trabajo a pesar de que *P. goodei* se encuentra en un sitio más árido y con temperaturas más altas. En contraste, Hernández (2016) evaluó la termorregulación de *P. braconnieri*, una especie en un ambiente de montaña y registró eficiencias de 0.77 - 0.83 (lluvias y secas), pese a las bajas temperaturas, y con alta precisión, especialmente en el periodo de secas  $db = 1.8$  °C. Se ha determinado que los miembros del género *Phrynosoma* en bajas elevaciones presentan relativamente mayor Tsel que en altas elevaciones (Lara-Reséndiz *et al.*, 2015a), por lo que es importante estudiar los mecanismos y adaptaciones del género

que les permiten ser precisos y eficientes al termorregular, así como el cambio de estrategias en sus diferentes etapas de desarrollo.

Aunque la  $T_o$  y  $d_e$  es similar para ambas categorías, los jóvenes se encuentran en riesgo de sobrecalentamiento pues su TDC es mayor que la de los adultos, entonces deben realizar conductas para mitigar el efecto del tamaño (como moverse entre los parches de sol y sombra o enterrarse), de lo contrario la supervivencia podría verse comprometida (a pesar de poseer una mayor tolerancia a la temperatura) y en consecuencia son más precisos y eficientes en su termorregulación (Herczeg *et al.*, 2007b). Esto corresponde con la hipótesis planteada en este trabajo, ya que la eficiencia y precisión es una necesidad de los jóvenes de *P. coronatum* cuando llevan a cabo sus actividades diarias.

La mayor presencia de jóvenes ocurrió durante el mes de noviembre, donde la  $T_o$  promedio fue de 32.1 °C, y está por debajo de la  $T_{sel}$  de los jóvenes, además, la  $T_o$  al sol se encuentra dentro del intervalo de  $T_{sel}$  y  $T_o$  a la sombra es en promedio solo 4.6 °C menor que  $T_{sel_{inf}}$  (Fig. 12). A pesar de que en este mes la  $d_e$  no es la mejor del año ( $6.5 \pm 5.6$  °C), puede que si sea el mes térmicamente más benéfico para la supervivencia de los jóvenes, puesto que la  $T_o$  no supera el intervalo de  $T_{sel}$  y esto puede reducir el riesgo de sobrecalentamiento, permitiendo a los jóvenes dedicar más tiempo a otras actividades, como alimentarse para crecer, y menos a evadir las altas temperaturas. Por otro lado, puede tener un efecto negativo en los adultos, ya que en el mes de noviembre la  $T_o$  de adultos es muy homogénea entre sol y sombra (promedio solo difiere 1.2 °C una de la otra) y debido a su mayor inercia térmica no es lo suficientemente alta para lograr alcanzar su  $T_{sel}$  (Fig. 12). La capacidad de regular su temperatura radica en la disponibilidad de sitios heterogéneos y las capacidades de cambio de exposición de los individuos (Grant y Dunham, 1988), por lo que si los ambientes son homogéneos y desfavorables los organismos no tendrán gran oportunidad regular su  $T_c$ . Lo anterior limita las oportunidades de termorregular de los adultos por lo que deben refugiarse e iniciar con el periodo de letargo durante esa temporada (Grant y Dunham, 1988; Sherbrooke, 2013; Vitt y Caldwell, 2014).

Quizás las bajas temperaturas limitan con mayor significancia la actividad de *P. coronatum*, ya que es una especie termorreguladora activa ( $E$  cercana a 1), y en los

meses de noviembre a febrero se registró la  $T_o$  más baja y homogénea con la total ausencia de adultos. Sin embargo, los adultos se encontraron más activos en los meses donde la  $T_o$  promedio estaba dentro o por encima de la  $T_{sel}$ , lo que puede deberse a la existencia de un mosaico de temperaturas que les permite regular su  $T_c$  (Figs. 9 y 12) aunado a su gran capacidad para mantenerse con poca movilidad y evadir a los depredadores. La mayor actividad de adultos es en el mes de julio y coincide con una disminución en los valores de  $T_o$  y  $d_e$  en relación a los meses anteriores, lo anterior como resultado del inicio de las lluvias de verano (León de la Luz *et al.*, 2000).

### **8.6 Tasa de intercambio de calor**

El enfriamiento es mucho más lento que el calentamiento, los jóvenes poseen TDC de  $1.92 \pm 0.58$  °C/min, y la TDE de  $0.45 \pm 0.13$  °C/min. De igual manera la TDC de adultos es de  $0.44 \pm 0.13$  °C/min y la TDE de  $0.17 \pm 0.04$  °C/min. Además, los individuos más pequeños ganan y pierden calor con mayor velocidad que los más grandes.

Herczeg *et al.* (2007b) sugieren que el tamaño corporal es el principal componente de la velocidad de calentamiento y es fundamental para determinar la distribución temporal y espacial de las lagartijas pequeñas (2-3 g) en ambientes extremos por causa de su baja inercia térmica. De igual manera, en este trabajo se encontró que el tamaño corporal está sumamente relacionado con la TIC (Figs. 17 y 18) y que los organismos más pequeños son los más expuestos al sobrecalentamiento, ya que la TDC de jóvenes es 4.4 veces mayor que la de los adultos, y se enfrían 2.6 veces con más velocidad. Debido a lo anterior, las lagartijas más pequeñas están restringidas espacio-temporalmente a sitios más fríos o deben detenerse durante las horas que se encuentran activas, por lo que la precisión de la termorregulación y los mecanismos que conlleva (como el uso de microhábitats, los cambios en la actividad diaria y estacional) son fundamentales para que puedan sobrevivir en ambientes con altas temperaturas (Herczeg *et al.*, 2007b).

## 9. CONCLUSIONES

Los valores encontrados de  $T_c$ ,  $T_s$ ,  $T_a$  de los adultos fueron de  $36.7 \pm 3.4$  °C,  $35.9 \pm 5.2$  °C y  $32.9 \pm 3.8$  °C, y para jóvenes de  $37.0 \pm 2.9$  °C,  $35.6 \pm 4.8$  °C y  $31.9 \pm 2.9$  °C, respectivamente; y el intervalo y promedio de  $T_{sel}$  por categoría es  $34.3 - 38.2$  °C y  $35.2 \pm 2.1$  °C para jóvenes y  $32.8 - 36.7$  °C y  $34.7 \pm 1.6$  °C para adultos, por lo que concluimos que *P. coronatum* no presenta diferencias en sus temperaturas de campo ni en las preferencias térmicas entre categorías ni sexos, lo que puede ser resultado de su comportamiento, ya que al no competir y valerse de la cripsis para evadir depredadores, puede explorar los mismos sitio sin que aumente el costo de la termorregulación para los estadios más tempranos.

La  $T_c$  se relaciona positivamente con la  $T_s$  y  $T_a$  tanto en jóvenes como adultos, de manera que, *P. coronatum* utiliza tanto el calor del sustrato como el del aire para regular su  $T_c$ . Esto puede proveerle más herramientas para regular su  $T_c$  cuando el ambiente es desfavorable, ya que no se limita a la disponibilidad de radiación solar o a la temperatura de los sustratos de su entorno.

La  $CT_{max}$  y  $CT_{min}$  corresponden a  $44.4 \pm 0.8$  °C y  $12.8 \pm 2.1$  °C en adultos y  $46.0 \pm 1.1$  °C y  $7.6 \pm 2.3$  °C para jóvenes. Además, la TIC es mayor en los jóvenes que se calientan 4.4 y se enfrían 2.6 veces más rápido que los adultos; y su TDC es de  $1.92 \pm 0.58$  °C/min y  $0.44 \pm 0.13$  °C/min, respectivamente para jóvenes y adultos, así como la TDE que es de  $0.45 \pm 0.13$  °C/min y  $0.17 \pm 0.04$  °C/min, respectivamente. Es evidente que el tamaño es un factor importante que modifica la interacción de estos individuos con el ambiente, los jóvenes poseen TDC y TDE mayores que los adultos y requieren dedicar más esfuerzo para mantenerse en su intervalo de  $T_{sel}$ . Por otro lado, las diferencias de  $CT_{min}$  y  $CT_{max}$  entre las categorías pueden ser una adaptación fisiológica para ayudar mitigar el efecto de la velocidad de calentamiento de los individuos más pequeños.

*Phrynosoma coronatum* es una especie precisa y eficiente para termorregular aunque habita en un ambiente con mala calidad térmica. Los índices de termorregulación  $db$ ,  $de$  y  $E$  para adultos son  $1.8 \pm 1.6$  °C,  $8.3 \pm 7.8$  °C y 0.79, y para jóvenes  $0.5 \pm 0.7$  °C,  $7.5 \pm 7.0$  °C y 0.93, respectivamente. En conclusión, los jóvenes son más eficientes y precisos que los

adultos, lo cual es necesario para que puedan estar activos en un ambiente con temperaturas altas y evitar el sobrecalentamiento. Necesitan dedicar más esfuerzo para disminuir el efecto del tamaño realizando comportamientos que los mantengan en el intervalo de  $T_{sel}$ , de lo contrario su  $T_c$  puede oscilar en un intervalo más amplio que el de los adultos en periodos mucho más cortos de tiempo, pudiendo provocar una disminución del tiempo que dedican a la alimentación o alteraciones en la asimilación de nutrientes. Por otro lado, la modificación de los periodos de actividad diaria y anual pueden ser un mecanismo que ayude a optimizar la regulación de la  $T_c$ . En este trabajo se documentó la mayor presencia de jóvenes en el mes de noviembre, con una  $de = 6.5 \pm 5.6$  °C. Aunque la  $de$  no fue la más baja del año, las  $T_o$  de este mes puede favorecer la supervivencia de los jóvenes al no superar el intervalo de  $T_{sel}$ , reduciendo el riesgo de sobrecalentamiento y permitiendo a los jóvenes invertir menos tiempo en evadir las altas temperaturas y más en realizar sus actividades diarias.

## 10. LITERATURA CITADA

Arenas-Moreno, D. M. 2014. Termorregulación y riesgo de extinción de dos especies de *Phrynosoma* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis (Maestría). México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México. 55p.

Arias, S. F. 2011. Termorregulación y comportamiento forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en el Arenal, Nicolás Romero, Edo. de México. Tesis (Maestría). México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México. 44p.

Avery, R. A. 1979. Lizards, a study in thermoregulation. University Park Press. Baltimore. Maryland. E.U.A. 56p.

Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *Am. Zool.* 32(2):194-216.

Bakken, G. S., M. J. Angilletta. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments, *Funct. Ecol.* 28:96-107.

Bustos, M. G., J. Manjarrez, R. Castro-Franco. 2013. Uso de microhábitat y termorregulación en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zool. Mex.* (n. s.). 29(1):153-163.

Christian, K. A. 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *J. Therm. Biol.* 23(6):395-399.

Coronato, S., W. Di Girolamo, M. Salas, O. Spinelli, G. Laguens. 1999. Biología de las proteínas del shock térmico. *Medicina-Buenos Aires.* 59:477-486.

Cowles, R. B., C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83:263-296.

Durtsche, R. D., P. J. Gier, M. M. Fuller, W. I. Lutterschmidt, R. Bradley, C. K. Meier, S. C. Hardy. 1997. Ontogenetic variation in the autecology of the greater earless lizard *Cophosaurus texanus*. *Ecography.* 20:336-346.

Dzialowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *J. Therm. Biol.* 30(4):317-334.

Fisher, R. N., A. V. Suarez, T. J. Case. 2002. Spatial patterns in the abundance of the coastal horned lizard. *Conserv. Biol.* 16(1):205-215.

Fowler, S. L., D. Hamilton, S. Currie. 2009. A comparison of the heat shock response in juvenile and adult rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) – implications for increased thermal

sensitivity with age. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66:91-100.

Gilbert, A. L., M. S. Lattanzio. 2016. Ontogenetic variation in the thermal biology of Yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Plos One*. 11(2):1-14.

Goldberg, S. R. 2011. Reproduction of the cape horned lizard, *Phrynosoma coronatum* (Squamata : Phrynosomatidae) from Baja California Sur, Mexico. *Bull. - South. Calif. Acad. Sci.* 110(2):56-58.

González-Abraham, C. E., P. P. Garcillán, E. Ezcurra. 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 82:69-82.

Grant, B. W., A. E. Dunham. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*. 69(1):167-176.

Grigg, J. W., L. B. Buckley. 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biol. Lett.* 9:1-4.

Hager, S. B., B. H. Brattstrom. 1997. Surface activity of the San Diego horned lizard, *Phrynosoma coronatum blainvillii*. *Southwest. Nat.* 42(3):339-344.

Herczeg, G., A. Gonda, J. Perälä, J. Saarikivi, A. Tuomola, J. Merilä. 2007a. Ontogenetic differences in the preferred body temperature of the European adder *Vipera berus*. *Herpetol. J.* 17:58-61.

Herczeg, G., J. Török, Z. Korsós. 2007b. Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia*. 28:347-356.

Hernández, A. 2016. Termorregulación y hábitat de *Phrynosoma braconnieri* en Sierra Norte de Oaxaca. Tesis (Maestría). México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México. 57p.

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

Hodges, W. L., K. R. Zamudio. 2004. Horned lizard (*Phrynosoma*) phylogeny inferred from mitochondrial genes and morphological characters: Understanding conflicts using multiple approaches. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31:961-971.

Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: Gans C., F.H. Pough (ed.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, Physiology. Academic Press. Primera Edición. Londres. pp25-91.

Huey, R. B., M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. Biol.* 51:363-384.

- Hult, S. M., D. J. Germano. 2015. Population structure, size, and activity patterns of *Phrynosoma blainvillii* in the San Joaquin Desert of California. *Herpetol. Conserv. Biol.* 10(3):839-849.
- Ibargüengoytía, N. R. 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemidae). *J. Arid. Environ.* 62(3):435-448.
- Jennings, M. R., M. P. Hayes. 1994. Amphibian and reptil species of special concern in California. California Department of fish and game. California Academy of Sciences. 254p.
- Keren-Rotem, T., A. Bouskila, E. Geffen. 2006. Ontogenetic habitat shift and risk of cannibalism in the common chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59:723-731.
- Lara-Reséndiz, R. A., D. M. Arenas-Moreno, E. Beltrán-Sánchez, W. Gramajo, J. Verdugo-Molina, W. C. Sherbrooke, F. R. Méndez-de la Cruz. 2015a. Selected body temperature of nine species of Mexican horned lizards (*Phrynosoma*). *Rev. Mex. Biodivers.* 86:275-278.
- Lara-Reséndiz, R. A., H. Gadsden, P. C. Rosen, B. Sinervo, F. R. Méndez-de la Cruz. 2015b. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48:1-10.
- Lara-Reséndiz, R. A., T. Jezkova, P. C. Rosen, F. R. Méndez-de la Cruz. 2014. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia.* 35:161-172.
- Leaché, A. D., M. S. Koo, C. L. Spencer, T. J. Papenfuss, R. N. Fisher, J. A. McGuire. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 106(30):12418-12423.
- Leaché, A. D., J. A. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Mol. Phylogenet. Evol.* 39:628-644.
- León-de la Luz, J. L., J. J. Navarro Pérez, A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. *J. Veg. Sci.* 11:555-564.
- Maia-Carneiro, T., C. F. D. Rocha. 2013. Influences of sex, ontogeny and body size on the thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a restinga remnant in southeastern Brazil. *J. Therm. Biol.* 38:41-46.
- Martín, J., P. López. 2003. Ontogenetic variation in antipredator behavior of Iberian rock

lizards (*Lacerta monticola*): effects of body-size-dependent thermal-exchange rates and costs of refuge use. *Can. J. Zoo.* 81:1131-1137.

Montanucci, R. R. 2004. Geographic variation in *Phrynosoma Coronatum* (Lacertilia, Phrynosomatidae): Further evidence for a peninsular archipelago. *Herpetologica* 60(1):117-139.

Montanucci, R. R. 2015. A taxonomic revision of the *Phrynosoma douglasii* species complex (Squamata: Phrynosomatidae). *Zootaxa.* 4015(1):1-177.

Muth, A. 1977. Thermoregulatory postures and orientation to the sun : A mechanistic evaluation for the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia.* 4:710-720.

Nieto-Montes de Oca, A., D. Arenas-Moreno, E. Beltrán-Sánchez, A. D. Leaché. 2014. A new species of horned lizard (genus *Phrynosoma*) from Guerrero, México, with an updated multilocus phylogeny. *Herpetologica.* 70:241-257.

Paranjpe, D. A., E. Bastiaans, A. Patten, R. D. Cooper, B. Sinervo. 2013. Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: implications for evolutionary response to climate change, *Eco. Evol.* 3(7):1977-1991.

Pianka, E. R., W. S. Parker. 1975. Ecology of horned lizards: A review with special reference to *Phrynosomas platyrhinos*. *Copeia* 1:141-162.

Prieto, A. A., W. G. Whitford. 1971. Physiological responses to temperature in the horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia.* 3:498-504.

Reeder, T. W., R. R. Montanucci. 2001. Phylogenetic analysis of the horned lizards (Phrynosomatidae: *Phrynosoma*): Evidence from mitochondrial DNA and morphology. *Copeia.* 2:309-323.

Sherbrooke, W. C. 2003. Introduction to horned lizards of North America. University of California Press, Berkeley. 178p.

Shine, R., M. Kearney. 2001. Field studies of reptile thermoregulation: How well do physical models predict operative temperatures? *Funct. Ecol.* 15:282-288.

Sinervo, B., F. Méndez-de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarguengoytía, 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.

Stamps, J. A. 1983. The Relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and

predator avoidance in a juvenile lizard (*Anolis aeneus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:19-33.

Stevenson, R. D. 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.* 125(1):102-117.

Tang, X., F. Yue, J. He, N. Wang, M. Ma, J. Mo, Q. Chen. 2013. Ontogenetic and sexual differences of thermal biology and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias multiocellata*. *Zoology.* 116:331-335.

Urzúa, E. 2008. Termorregulación de la lagartija vivípara *Phrynosoma orbiculare* (Phrynosomatidae) en zonas de alta montaña. Tesis (Maestría). México, D.F. Universidad Nacional Autónoma de México. 36p.

Verdugo-Molina, J. E. 2013. Eficiencia en la termorregulación de *Phrynosoma solare* (Squamata: Phrynosomatidae) en Hermosillo Sonora. Tesis (Licenciatura). Hermosillo, Sonora. Universidad de Sonora. 47p.

Vitt, L. J., J. P. Caldwell. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press. Cuarta Edición. Londres. Reino Unido. 776p.

Whitford, W. G. 2002. *Ecology of desert systems*. Academic Press. Primera Edición. Londres. Reino Unido. 343p.

Winne, C. T., M. B. Keck. 2005. Intraspecific differences in thermal tolerance of the diamondback watersnake (*Nerodia rhombifer*): effects of ontogeny, latitude, and sex. *Comp. Biochem. Phys. A.* 140:141-149.

Xu, X. F., X. Ji. 2006. Ontogenetic shifts in thermal tolerance, selected body temperature and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in a lacertid lizard, *Eremias brenchleyi*. *Comp. Biochem. Phys. A.* 143:118-124.