



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Vulnerabilidad de *Sceloporus grammicus* ante el cambio climático global

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Biólogo Jonathan Erick Gómez Campos

Codirectores de tesis

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Dr. Rafael Alejandro Lara Resendiz

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2022



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Vulnerabilidad de *Sceloporus grammicus* ante el cambio climático global

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Biólogo Jonathan Erick Gómez Campos

Comité tutorial

Director: Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Codirector: Dr. Rafael Alejandro Lara Resendiz

Tutor: Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2022

Financiamiento

Beca de maestría CONACYT (Número: 762994).

Proyecto de Cátedras CONACYT: Aproximación ecofisiológica para la conservación del Parque Nacional La Malinche (Número de proyecto:883).

Proyecto de Western North American Naturalist: Predators like them colorful: the effect of gular morphotype and elevation (WNAN-S-20-00026).



**COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E**

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Jonathan Erick Gómez Campos** realiza para la obtención del grado de **Maestro en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Vulnerabilidad de *Sceloporus grammicus* ante el cambio climático global”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

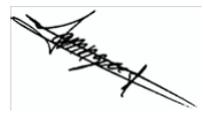
A T E N T A M E N T E
TLAXCALA, TLAX., DICIEMBRE 14 DE 2021


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ


DRA. ITZEL ARIAS DEL RAZO


DR. VÍCTOR HUGO JIMÉNEZ ARCOS


DR. MIGUEL ADRIÁN DOMÍNGUEZ GODOY



**Universidad
Autónoma de
Tlaxcala**

*Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas*

Comité Académico.
Posgrado en Ciencias Biológicas.
Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Por medio de la presente hago constar que la tesis del alumno Jonathan Erick Gómez Campos con nombre: “Vulnerabilidad de *Sceloporus grammicus* ante el cambio climático global” fue revisada con el programa Turnitin para detectar similitud con textos previamente publicados. Después del análisis de similitud se detectó 2% de coincidencias, las cuales corresponden a formatos establecidos, citas bibliográficas y frases de uso común.

Sin más por el momento, agradezco a usted su atención.

Atentamente

Tlaxcala, Tlaxcala, a 20 de enero del 2022

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez
Director de tesis
Cátedras CONACyT–Universidad Autónoma de Tlaxcala



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



Agradecimientos

Al posgrado en Ciencias biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta y a la Universidad Autónoma de Tlaxcala por las facilidades brindadas para la realización de este proyecto.

A mi director de tesis, el Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez por aceptar ser parte de este proyecto, ofreciendo siempre su apoyo académico, comentarios, consejos y por su tiempo dedicado a la investigación.

A los doctores Amando Bautista Ortega y Rafael Alejandro Lara Resendiz por todo el apoyo académico, técnico, comentarios y tiempo en este proyecto.

A los miembros del jurado por sus valiosos comentarios y tiempo para la revisión del proyecto.

Agradecimientos personales

Al Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez por darme nuevamente la oportunidad de trabajar en nuevos proyectos con él, por confiar en mí, por su paciencia, tiempo, y por el apoyo en cada momento de este proyecto, por los comentarios, regaños, consejos y enseñanzas como docente, tutor y amigo.

Al Dr. Rafael Alejandro Lara Resendiz, por todo el apoyo, consejos, tiempo, aprendizaje y facilidades con la metodología en este proyecto.

A mis padres por apoyarme en cada momento de mi vida.

A los nuevos amigos que conocí en esta nueva travesía y me regalaron nuevas aventuras y ahora son parte de mí: Miguel, Raúl, Rosalía, Alberto, Frida, Kevin, Maricarmen, Elvira, Mayra y en especial a Rocío Janeth.

A la Ingeniera Cynthia Hernández por estar conmigo en cada momento de este proyecto, apoyándome siempre en cada tropiezo y ser parte importante de mí.

A Pedro guerra, porque su música me da paz, tranquilidad y felicidad, y por esas canciones que me acompañaron hasta la madrugada y ayudaron a sentirme bien para escribir este proyecto.

A todas y cada una de las lagartijas *Sceloporus grammicus*, por hacer posible este proyecto.

Dedicatoria

A mis padres, por apoyarme en cada momento, por su paciencia, amor, comprensión, respeto y aprendizaje, por no esperar mis días de ausencia, pero esperando mi regreso con bien a casa en cada aventura. Gracias por hacer esto posible.

A Cynthia Guadalupe Hernández Rascón, por apoyarme en cada momento, por el amor que me brindas día con día, por tus palabras de aliento, la paciencia, risas y motivación en cada momento que necesitaba luz y paz, gracias por apoyarme en nuevos proyectos y aventuras, y esperar mi regreso a casa en cada salida. Te amo.

Resumen

El cambio climático global (CCG) producido por actividades antropogénicas es considerado una de las principales causas de extinción para muchos grupos taxonómicos. Los organismos ectotermos son particularmente susceptibles al CCG, debido a su dependencia a las temperaturas del ambiente. Se estima que alrededor del 20% de especies de lagartijas a nivel mundial llegarán a desaparecer para el año 2080, debido al aumento de las temperaturas ambientales. En el caso del género *Sceloporus* en México, se estima que habrá un 58% de extinción de las especies para ese año.

En el presente estudio se evaluó la vulnerabilidad de la lagartija del mezquite (*Sceloporus grammicus*) ante los efectos del CCG, mediante el uso de modelos ecofisiológicos basados en: 1) información ambiental: datos de temperatura operativa, temperatura ambiental provenientes de tres sitios de estudio; 2) información ecofisiológica: desempeño locomotor y temperaturas corporales voluntarias de las lagartijas; 3) información de distribución: sitios de presencia históricos de la especie; y 4) capas bioclimáticas del presente y futuro (2050 y 2070) acuñados por dos escenarios o trayectorias de concentración representativas (RCP 4.5 y 8.5).

Los resultados sugieren que en todos los escenarios de CCG existen probabilidades altas de pérdida de nicho térmico de *S. grammicus*, desde el 30 hasta el 60%. La probabilidad de pérdida del nicho térmico en el escenario RCP 8.5 es de 45.7% para el año 2050 y de 61.6% para el año 2070, en el escenario RCP 4.5 se espera una pérdida de 33.1% para el año 2050 y 41.3% para el año 2070. Se espera una extirpación potencial de *S. grammicus* desde el escenario presente y en todos los escenarios futuros. En el escenario presente fue del 19.3%, así como se espera una posible extirpación en el escenario RCP 8.5 del 41.1% para el año 2050 y del 51.4% para el año 2070. En el escenario RCP 4.5 se espera una extirpación del 35% para el año 2050 y del 39.4% para el año 2070. Las áreas con poca vegetación, las zonas desérticas y las poblaciones por debajo de los 995 msnm son las más vulnerables ante el CCG, por lo que *S. grammicus* no podrá habitarlas.

Dentro de las Áreas Naturales Protegidas (ANPs) de México, los resultados sugieren una disminución del área de nicho térmico idóneo de *S. grammicus*, en todos los escenarios futuros. En el escenario RCP 8.5 se encontró que la pérdida del área de idoneidad para la especie será del 23.5% para el año 2050 y del 43.8% para el año 2070, en el escenario 4.5 se

encontró que la pérdida del área idónea para la especie será del 19.1% para el año 2050 y del 28.4% para el 2070. La región norte del país y la Sierra Madre Oriental son las áreas más susceptibles a perder las condiciones ambientales adecuadas.

Sceloporus grammicus es una especie generalista y presenta requerimientos térmicos conservados, lo que le ha permitido expandir su distribución y habitar diferentes ecosistemas. Por lo tanto, en los diferentes escenarios de CCG pueden existir hábitats adecuados para *S. grammicus* y la oportunidad de colonizar algunos sitios en el norte del país (*i.e.* Sonora, Chihuahua, Durango, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí y Tamaulipas) y la Sierra Madre Occidental, Oriental, Occidente, Pacífico centro y parte del centro y la Faja Volcánica Transmexicana, incluso gran parte de Texas en EUA. Con respecto a estas nuevas colonizaciones, se calcula que los sitios se encontrarán desde 400 hasta 2400 msnm. Sin embargo, la accesibilidad a estas áreas térmicamente adecuadas podría ser baja y deberá ser evaluada a futuro.

A pesar de presentar una pérdida de área idónea de 33, 45, 41 y 61% en los diferentes escenarios RCP (4.5 y 8.5) en los periodos futuros (2050 y 2070), muchas de estas extirpaciones se concentran al norte del país en estados como Coahuila, Durango, Tamaulipas, San Luis Potosí y Zacatecas, y gran parte de los registros históricos se conservan en zonas del centro y a través de la Faja Volcánica Transmexicana.

En conclusión *S. grammicus* presenta posibles extirpaciones y pérdida de área térmicamente adecuada en todos los escenarios en los periodos futuros, incluso en el presente, lo que sugiere que *S. grammicus* es vulnerable al CCG.

Índice	
Introducción	1
Antecedentes	6
Hipótesis	10
Predicciones	10
Objetivos	11
Objetivo general	11
Objetivos particulares.....	11
Materiales y métodos	12
Áreas de estudio	12
Especie de estudio	13
<i>Sceloporus grammicus</i>	13
Modelo ecofisiológico para el riesgo de extinción de <i>Sceloporus grammicus</i>	14
Insumos ecofisiológicos para el modelo de distribución de especies (MDE)	14
Registros geográficos de <i>Sceloporus grammicus</i>	15
Temperaturas operativas (<i>To</i>)	15
Temperatura del aire y humedad	16
Temperaturas voluntarias mínimas y máximas (<i>TVmin-TVmax</i>)	16
Estimación de las horas de restricción (<i>Hr</i>) y horas de actividad (<i>Ha</i>)	17
Curvas de desempeño locomotor	17
Modelos ecofisiológicos	17
Resultados	20
Curvas de desempeño térmico	20
Modelos ecofisiológicos de <i>Sceloporus grammicus</i>	20
Discusión	27
Conclusiones	32
Literatura citada	34
Anexo	52

Introducción

Cambio climático

El cambio climático global (CCG) y la modificación de los ecosistemas han erosionado la biodiversidad (Pearson et al., 2004; Parmesan, 2006; IPCC, 2007). Actualmente, la evidencia sugiere un incremento en la temperatura promedio ambiental y sus potenciales efectos deletéreos sobre la biodiversidad a mediano y largo plazo (Parmesan y Yohe, 2003; Root et al., 2003; Seimon et al., 2007). Uno de los principales causantes del calentamiento global es la acumulación de gases de efecto invernadero (*e.g.* emisiones de carbono), lo que afecta severamente los procesos climáticos (IPCC, 2007). Gran parte de estas emisiones de carbono se deben a las actividades antropogénicas como la deforestación, degradación y contaminación de suelo y aire (Sampaio et al., 2008). Este desbalance ambiental tiene impactos cuantificables en las diferentes clases taxonómicas, por ejemplo, en plantas (Keith et al., 2008), insectos (Huey y Stevenson, 1979) y en vertebrados como mamíferos (Aguado-Bautista y Escalante, 2014), aves (Feria et al., 2013), anfibios y reptiles (Whitfield et al., 2007; Cahill et al., 2013; Chen et al., 2011; Pereira et al., 2010; Winter et al., 2016). La pérdida de la biodiversidad genera la ruptura de las cadenas biológicas y sus efectos pueden detectarse y evaluarse a nivel de especies y/o poblaciones (Parmesan, 2006). Hoy en día, las diferentes especies responden de formas diferentes al CCG y muchas de ellas han tenido una respuesta negativa a los recientes cambios de temperatura ambiental viéndose disminuidas sus poblaciones (Sinervo et al., 2010; Auer y King, 2014).

Los cambios constantes en la temperatura ambiental provocados por el CCG, pueden ocasionar la extinción y/o extirpación de las especies a mediano y corto plazo (Huey, 1991; Anguilleta, 2009; Kearney et al., 2009; Moritz et al., 2012; Seebacher y Franklin, 2012). Sin embargo, el impacto generado por el CCG en los organismos no depende solo de la magnitud de los cambios de temperatura ambiental, también de su conducta, de sus rasgos fisiológicos, morfológicos, así como de sus adaptaciones e interacciones ecológicas (Helmuth et al., 2005; Bradshaw y Holzapfel, 2008).

Efectos del cambio climático en ectotermos (reptiles)

Los organismos ectotermos, como los reptiles no aviares (a partir de aquí reptiles), están dentro del grupo más susceptible a los efectos del CCG, debido a la estrecha dependencia que tienen a las condiciones ambientales y a la temperatura (Huey et al., 2010; Winter et al., 2016). Debido a que requieren de un intervalo específico de temperaturas ambientales para termorregular y realizar sus procesos vitales ya sean fisiológicos (*e.g.* termorregulación), ecológicos (*e.g.* interacciones bióticas) o conductuales (*e.g.* forrajeo, defensa de territorio y la reproducción) (Huey, 1991; Anguilleta, 2009), el CCG puede alterar su distribución y promover el declive de sus poblaciones en función de la respuesta a mediano y largo plazo de las poblaciones (Huey y Stevenson, 1979; Walther et al., 2002; Parmesan, 2006; Musolin y Saulich., 2012; Tejedo et al., 2012).

La eficiencia de la termorregulación de los reptiles se relaciona con la calidad térmica en donde habitan (Hertz et al., 1993; Shine y Kearney, 2001; Shawn et al., 2002). En este sentido existen costos energéticos asociados al desempeño de los organismos ectotermos bajo diferentes condiciones térmicas (Huey y Stevenson, 1979), por lo que, el llevar a cabo actividades cotidianas en ambientes térmicamente agrestes (similares a las proyecciones de CCG) podría aumentar la probabilidad de extinción (Porter et al., 1973; Sinervo y Adolph, 1994; Kearney y Porter, 2009). Por ejemplo, los reptiles que presenten requerimientos térmicos con intervalos amplios (euritérmicos) para llevar a cabo las actividades y/o presenten eficiencia térmica alta, tendrán ventaja sobre las especies con intervalos estrechos (estenotérmicos). En este sentido, los reptiles han desarrollado diferentes estrategias, conductuales, morfológicas o fisiológicas para compensar ambientes térmicamente extremos (Parker y Pianka, 1973; Huey y Slatkin, 1976). Actualmente, los cambios en la temperatura ambiental, ocasionados por el CCG, alteran el nicho térmico de muchos organismos ectotermos (Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Sinervo et al., 2010). La mayoría de estos organismos tienen que termorregular para mantener su temperatura corporal (T_c) dentro de un intervalo óptimo, sin embargo, algunos ambientes presentan altas temperaturas lo que podría provocar un aumento de T_c , superior al que normalmente soportan (Cowles y Borgert, 1944; Dunham, 1993; Huey, 1982). Por lo tanto, para evadir las altas temperaturas ambientales durante los horarios de actividad, los reptiles se mantienen inactivos dentro de

los refugios térmicos, lo que limita sus actividades cotidianas como el forrajeo, las cópulas, defensa del territorio (*i.e.* horas de restricción; Sinervo et al., 2010).

El aumento en la temperatura ambiental incrementa las horas de restricción, lo cual genera que los organismos usen un mínimo de energía para asignarlo al crecimiento y reproducción (Porter et al., 1973; Kearney y Porter, 2009; Sinervo et al., 2010). Se tiene evidencia que el CCG presenta enormes riesgos que pueden llevar a la extinción a diversas especies de lagartijas a nivel mundial, y principalmente podría ser que el riesgo de extinción sea mayor en las especies vivíparas debido a que las altas temperaturas ambientales pueden provocar daños en el desarrollo embrionario (Sinervo et al., 2010).

Por otro lado, cuando los requerimientos térmicos son similares entre los organismos de diferentes poblaciones de una especie, el costo de la termorregulación es mayor para los individuos que habitan sitios con baja calidad térmica (*e.g.* temperaturas ambientales por debajo o por encima de sus requerimientos térmicos). De acuerdo con la hipótesis del conservadurismo de los requerimientos térmicos, los requerimientos térmicos de los organismos tenderán a ser similares (conservados) y no están sujetos a los cambios en las condiciones ambientales que habiten (Andrews, 1998; Grigg y Buckley, 2013). Esto se ha observado en diversas familias de lagartijas a nivel mundial, tales como Phrynosomatidae, Tropiduridae y Liolaemidae (Sinervo et al., 2010; Caetano, 2019; Ibarguengoytía et al., 2021).

Modelos de distribución de especies y proyecciones ante el CCG

En la actualidad, se han propuesto diferentes escenarios futuros de CCG, en donde se estima que las temperaturas ambientales podrían llegar a aumentar entre 1 y 3.7 °C en los próximos 100 años (IPCC 2021). Estos cambios ambientales acelerados pueden tener como consecuencia extinciones, o extirpaciones de diferentes especies (Huey et al., 2010). Incluso las proyecciones que han modelado la distribución de especies en el futuro, bajo escenarios de CCG, han proyectado que entre el 15 y 37% de los mamíferos, aves, ranas, reptiles, mariposas y plantas, que habitan el 20% de la superficie terrestre (*e.g.* México, sur de África, Europa, Australia y Brasil), se encontrarán al borde de la extinción para el año 2050 (Thomas et al., 2004).

La susceptibilidad de las especies ante el CCG se puede ver influenciada por su distribución geográfica, ya que, a menor elevación y más cercano a la línea ecuatorial, la temperatura del ambiente tiende a ser mucho más alta, y esto provoca que las especies presenten un mayor riesgo de extinción ya que se encuentran cercanas a su límite máximo de temperaturas (Deutsch et al., 2008; Sinervo et al., 2018). En algunos casos se han reportado desplazamientos altitudinales en respuesta al incremento de la temperatura ambiental (Chen et al., 2011), donde algunas especies se ven presionadas a colonizar mayores elevaciones en sitios montañosos (Pounds et al., 1999), debido a que sitios más altos representan disponibilidad de hábitat con climas más templados, producto de la desglaciación (Pauli et al., 2007; Seimon et al., 2007). Estos cambios de distribución altitudinal representan uno de los estragos del CCG, esto debido a que las especies cambian su distribución en respuesta a las altas temperaturas ambientales (Parmesan y Yohe, 2003; Root et al., 2003). Uno de los problemas que pueden presentar las especies que habitan sitios de alta elevación y adaptadas a temperaturas templadas, es la competencia y eventual desplazamiento por aquellas especies de menores elevaciones que pudieran colonizar estos nuevos sitios, lo que en gran medida también podría aumentar el riesgo de extinción (Lara-Resendiz et al., 2014; Sinervo et al., 2010).

Las especies que habitan ecosistemas de alta montaña podrían ser afectadas ecológicamente por los diferentes cambios de temperatura promovidos por el CCG, ya que a mayor elevación aumenta la evapotranspiración y la humedad relativa, además de una disminución en la precipitación (Herzog et al., 2011; Still et al., 1999; Urrutia y Vuille, 2009). Esto conlleva a que los ecosistemas de alta montaña sean considerados como vulnerables a los impactos ocasionados por el CCG (IPCC, 2008).

Áreas naturales protegidas (ANPs)

En México se han creado zonas que sirven como un respaldo de protección a ciertos organismos, estas zonas llamadas Áreas Naturales Protegidas (ANPs), son fracciones de tierra o zonas acuáticas que se encuentran dentro del territorio nacional, las cuales albergan diferentes ecosistemas. Las ANPs cuentan con ciertos regímenes de protección especial (CONANP, 2014). Dentro de las ANPs que existen en México, se pueden encontrar diferentes ecosistemas: áridos y semiáridos, costeras tropicales y subtropicales, bosques,

selva tropical y subtropical perennifolia (CONANP, 2003). Hoy en día las ANPs se han catalogado como una medida vital para la conservación de la biodiversidad a nivel mundial (Greve et al., 2011), y en México no son la excepción (Ochoa-Ochoa et al., 2011).

La principal función dentro de las ANPs es la de preservar la integridad de la biodiversidad, especialmente de factores como la degradación de área, producto de las actividades antrópicas (Díaz et al., 2006). Sin embargo, las ANPs que se encuentran destinadas para la conservación de ecosistemas y especies también son susceptibles ante los efectos del CCG (CONANP, 2010). Incluso se ha propuesto que las áreas protegidas ya conocidas podrían no ser adecuadas en el futuro debido a los constantes cambios ambientales, ya que no albergarían los factores climáticos para las especies residentes (*e.g.* temperatura, humedad, precipitación) (Peterson et al., 2002; CONANP, 2010).

Antecedentes

Cambio climático y modelos de distribución de especies

Las variaciones de CO² han existido desde el pasado (desde al menos 420,000 años), pero estos cambios debidos al CCG se han enfatizado desde el periodo del holoceno (IPCC, 2007). Esta información ha sido evaluada profundamente desde diferentes disciplinas y hoy en día, los estudios han demostrado que se ha producido un calentamiento durante los últimos 50 años. Estos patrones se reflejan no solo en la superficie terrestre si no en los océanos, además de que estos patrones pueden ser contrarios entre continentes. Actualmente, se cuenta con una amplia gama de modelos y herramientas climáticas para comprender la respuesta de la biodiversidad ante cambios climáticos extremos y es posible calcular el riesgo de extinción o extirpación bajo diferentes escenarios del CCG (Kearney y Porter, 2009).

Una herramienta sobresaliente ha sido el uso de los modelos de distribución de especies (MDS) para evaluar la vulnerabilidad y el riesgo de extinción en reptiles (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Barrows, 2011; Barrows et al., 2010; Güizado-Rodríguez et al., 2012; Lara-Resendiz et al., 2015; Sinervo et al., 2010). Estos modelos permiten evaluar los impactos que podrían tener las especies ante los cambios climáticos, y proporcionan una proyección de la distribución actual y futura de las especies, ya sea con enfoques correlativos o mecanicistas. Estos últimos utilizan datos ecofisiológicos (*e.g.* rasgos funcionales, reproductivos, desempeño fisiológico, requerimientos y tolerancias térmicas e incluso demográficos) (Kearney y Porter, 2009; Barbet-Massin et al., 2012; Schloss et al., 2012).

Modelos correlativos

Los modelos correlativos son ampliamente utilizados para evaluar los cambios en la distribución geográfica de las especies y su objetivo es representar el nicho materializado de las especies. Este tipo de modelo relaciona los puntos de presencia de las especies con los predictores ambientales en su distribución y proyecta mediante algoritmos esas relaciones ambientales en otras áreas potenciales con características similares (Pearson y Dawson, 2003; Guisan y Thuiller, 2005; Elith et al., 2010). Sin embargo, existen limitaciones asociadas a este enfoque ya que los principales errores e incertidumbres (climáticas y algorítmicas) utilizan diferentes parámetros para las proyecciones a futuro, por lo que pueden ofrecer resultados que no están lo suficientemente ajustados para el modelaje de especies (Wiens et

al., 2009; Bagchi et al., 2013). Por ejemplo, los modelos correlativos son usados frecuentemente para proyectar la distribución geográfica a futuro de una especie en particular, sin embargo, este tipo de modelos no incluye insumos ecofisiológicos (desempeño, demografía o atributos fisiológicos), incluso algunos autores se refieren a estos modelos implícitos como poco realistas, debido a que carecen de mecanismos (ensamblaje), además de las limitaciones e incertidumbres climáticas, bióticas y algorítmicas (Tyre et al., 2001; Pearson et al., 2004; Wiens et al., 2009).

Modelos mecanicistas

Los modelos mecanicistas incorporan datos biológicamente relevantes, de diferente índole tales como: biofísicos, fisiológicos, ecofisiológicos y demográficos (Sinervo et al., 2010, 2017). Este enfoque utiliza parámetros que son específicos del taxón, para obtener información sobre variables fisiológicas de los individuos y los mecanismos fisiológicos que desarrollan para contrarrestar los diferentes cambios de temperatura ambiental (Deutsch et al., 2008; Radchuk et al., 2013). La relación que existe entre las variables ambientales y fisiológicas, como puede ser el desempeño o la preferencia térmica, permiten visualizarse en proyecciones a través del paisaje con climas en tiempo presente, pasado o futuro (Buckley et al., 2010; Kearney y Porter, 2009). De este modo, los modelos mecanicistas resultarían ser más adecuados y explicativos que los modelos correlativos, debido a que incluyen explícitamente estas variables y permiten situar con más detalle y poder de proyección los efectos del entorno abiótico sobre la adecuación del organismo de estudio y su distribución potencial (Angert et al., 2011; Buckley et al., 2010). En particular, trabajos recientes para calcular la vulnerabilidad ante el CCG han utilizado variables térmicas como la temperatura corporal (T_c), la temperatura seleccionada en laboratorio (T_{sel}), los límites fisiológicos como temperatura crítica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}) y las curvas de desempeño óptimo (Caetano, 2019; Altamirano-Benavides et al., 2019; Lara-Resendiz et al., 2019).

Efectos del cambio climático en reptiles

Durante los últimos años se ha evaluado la vulnerabilidad en organismos ectotermos, como los reptiles, ante el CCG mediante el uso de modelos mecanicistas, Sinervo et al. (2010) evaluaron la vulnerabilidad de poblaciones de lagartijas mexicanas del género *Sceloporus*, en este estudio, calcularon la extirpación del 12% de 200 poblaciones, asimismo, estimaron que para el año 2080 desaparecerán el 39% de las poblaciones y un 20% de las especies de lagartijas se extinguirá a nivel mundial por consecuencia de las altas temperaturas ambientales. Además, se corroboraron las predicciones de extirpaciones, relacionadas con la alteración de su nicho térmico, por lo tanto, estas aproximaciones mecanicistas al incluir variables de importancia fisiológica (Temperatura corporal) pueden determinar adecuadamente el grado de vulnerabilidad ante el CCG.

Se ha propuesto que, además de los requerimientos térmicos de las especies, el modo reproductor podría ser un atributo importante en la vulnerabilidad de las especies ante el CCG (Sinervo et al., 2010). En este sentido, se ha predicho que las lagartijas vivíparas podrían estar en desventaja sobre las especies ovíparas, ya que las hembras deben termorregular eficientemente para evitar el sobrecalentamiento de los embriones. En concordancia con esta hipótesis, se ha demostrado que las extirpaciones de lagartijas están relacionadas con la época de reproducción, ya que se han registrado colapsos demográficos debido a la reducción de horas de actividad por las altas temperaturas ambientales (Sinervo et al., 2010). Estas horas de restricción térmica, limitan el desarrollo de actividades biológicas fundamentales como forrajeo, búsqueda de pareja, defensa de territorio y las funciones metabólicas (*e.g.* termorregulación, respiración, circulación sanguínea). Lo que conlleva un decremento en las tasas de crecimiento poblacional y desarrollo de la población aumentando un posible riesgo de extirpación y/o extinción local de las especies (Sinervo et al., 2010).

De acuerdo con Winter et al. (2016) y Diele-Viegas et al. (2020) diferentes especies tienden a ser vulnerables en diferentes regiones ecográficas debido a las condiciones climáticas donde habitan. Sin embargo, poblaciones de un mismo taxón pueden verse afectadas o vulnerables en diversos sitios de su distribución por las condiciones climáticas locales. El CCG está afectando de manera diferente a cada taxón a nivel mundial, principalmente a aquellas especies que tienen un área con baja distribución altitudinal (Sinervo et al., 2010). Sin embargo, la vulnerabilidad de las especies podría diferir entre

especies debido a su comportamiento y la adaptabilidad que puedan tener a la exposición de los cambios extremos de temperatura ambiental (Lara-Resendiz et al., 2015). Es probable que el CCG agrave las diferentes presiones en los entornos de las especies, provocando mayor competencia por recursos o una disminución de las poblaciones (Sinervo et al., 2010).

Áreas naturales protegidas (ANPs) y ectotermos

Las ANPs han sido diseñadas con el objetivo de proteger los ecosistemas y las especies que habitan dentro de ellas (Ortega-Huerta y Peterson, 2004). Las ANPs muestran ser sitios claves para la preservación de las especies (UNEP, 2009). Sin embargo, la eficiencia de estos sitios para garantizar la protección de algunos grupos de vertebrados es controversial, en especial en el grupo de los reptiles, ya que algunos estudios muestran que la proporción de especies de reptiles protegidos en reservas es de al menos el 76% (Santos et al., 2004). Diversas regiones en México se han visto afectadas por las diferentes actividades que se realizan dentro y en los alrededores de las ANPs, lo que afecta de manera contundente a los diferentes grupos de reptiles, ocasionando un declive en las poblaciones de las especies, provocando que haya un cambio en la composición y en la demografía (Bell y Donnelly, 2006; Cruz-Elizalde et al., 2015). Es importante mencionar que debido a los efectos del CCG las condiciones ambientales dentro de las ANPs podrían cambiar en el futuro, lo que impediría que las especies residentes pudieran mantenerse a pesar de habitar áreas protegidas (Gómez-Cruz, 2020; Ovando-Hidalgo et al., 2020). Con este escenario, se ha propuesto que los modelos ecofisiológicos son una excelente herramienta para calcular la vulnerabilidad ante el CCG de las especies e identificar áreas que presentaran las condiciones ambientales adecuadas para el futuro y que podrían ser adecuadas de considerarse para su protección (Mateo et al., 2011; Gómez-Cruz, 2020).

Hipótesis

Dado que *Sceloporus grammicus* es una especie generalista, tiene una distribución geográfica amplia y habita diferentes ecosistemas, no es vulnerable ante los diferentes escenarios del cambio climático global.

Predicciones

- Las horas de restricción de actividad de *Sceloporus grammicus* no aumentarán ante dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5) en los dos periodos futuros (2050 y 2070).
- Dado que *Sceloporus grammicus* presenta una amplia distribución geográfica y altitudinal, el área con nicho térmico adecuado no disminuirá en ninguno de los escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5) en los periodos futuros (2050 y 2070).
- Los sitios de presencia de *Sceloporus grammicus* no serán extirpados del área idónea en los dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5) en los dos periodos futuros (2050 y 2070).
- No habrá reducción de área idónea ni extirpaciones de *Sceloporus grammicus* dentro de las Áreas Naturales Protegidas en los dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 y RCP 8.5) en los dos periodos futuros (2050 y 2070).

Objetivos

Objetivo general

Calcular la vulnerabilidad de *Sceloporus grammicus* ante diferentes escenarios de cambio climático mediante modelos ecofisiológicos y mecanicistas.

Objetivos particulares

- Determinar las horas de restricción y actividad de *Sceloporus grammicus* en el presente en dos escenarios de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) y en dos periodos futuros (2050 y 2070).
- Determinar las áreas con condiciones térmicas adecuadas para *Sceloporus grammicus* en el presente en dos escenarios de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) y en dos periodos futuros (2050 y 2070).
- Determinar el porcentaje de extirpación de los sitios de presencia de *Sceloporus grammicus* en dos escenarios del cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) y en dos periodos futuros (2050 y 2070).
- Determinar las áreas con condiciones térmicas adecuadas para *Sceloporus grammicus* dentro de las Áreas Naturales Protegidas en el presente y en dos escenarios de cambio climático (RCP4.5 y RCP8.5) y en dos periodos futuros (2050 y 2070).

Materiales y métodos

Áreas de estudio

El estudio se llevó a cabo en tres sitios de muestreo, localizados en el volcán La Malinche, catalogado como Parque Nacional (PNLM) (Figura 1). El volcán se encuentra ubicado al suroeste del estado de Tlaxcala, y el centro del estado de Puebla. Es la sexta montaña más alta de México con una elevación de 4461 msnm (Yarza de la Torre, 1971). Prevalece un clima templado con temperaturas ambientales que fluctúan entre los 12 y 18°C a partir de los 2800 msnm, mientras que en las zonas altas se presentan climas semifríos con temperaturas que oscilan entre los 5 y 12°C (García, 1964).

El primer sitio de muestreo se localiza a 4150 msnm (Lat: 19.2377, Lon: -98.0344). Es un páramo o pastizal alpino de pastos amacollados con algunos *Juniperus monticola* que presentan forma arbustiva (Villers-Ruiz et al., 2006). Predomina un clima frío que fluctúa entre $6.8 \pm 6.6^\circ\text{C}$ lo cual representa un entorno térmicamente extremo para los organismos (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). Aquí las lagartijas utilizan rocas volcánicas como percha y las grietas como refugio.

El segundo sitio de muestreo se localiza a 3100 msnm (Lat: 19.2596, Lon: -97.9796) alrededor de la Estación Científica la Malinche (ECLM). Es un bosque de coníferas siendo *Pinus montezumae*, y *Abies religiosa* los más abundantes con algunas asociaciones de plantas herbáceas como: *Ageratina glabatra*, *Alnus jorullensis*, *Asclepias*, *Asplenium monanthes*, *Bidens serrulata*, *Cirsium subuliforme*, *Heterotheca inuloides*, *Stipa ichu*, y arbustivas como *Arbutus xalapensis* (Villers-Ruiz et al., 2006). Predomina un clima semifrío que fluctúa entre $9.5 \pm 5.4^\circ\text{C}$ (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). Los sitios de percha que utilizan las lagartijas en esta zona son: rocas, troncos, ramas y bardas, utilizan las grietas de las rocas como refugio y habitan comúnmente en los tocones de *Pinus* y *Abies*.

El tercer sitio de muestreo se localiza a 2600 msnm (Lat: 19.2454, Lon: -97.9266). Es un área abierta en donde predominan los pastos rasos que se utilizan para el pastoreo y cultivo de maíz (Villers-Ruiz et al., 2006). Predomina un clima templado semiárido que fluctúa entre $14.5 \pm 6.6^\circ\text{C}$ (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). En esta zona las lagartijas habitan en las bardas y troncos de árboles aislados, mismas que utilizan como refugio, es común encontrarlas en los troncos y rocas que utilizan como zonas de percha.

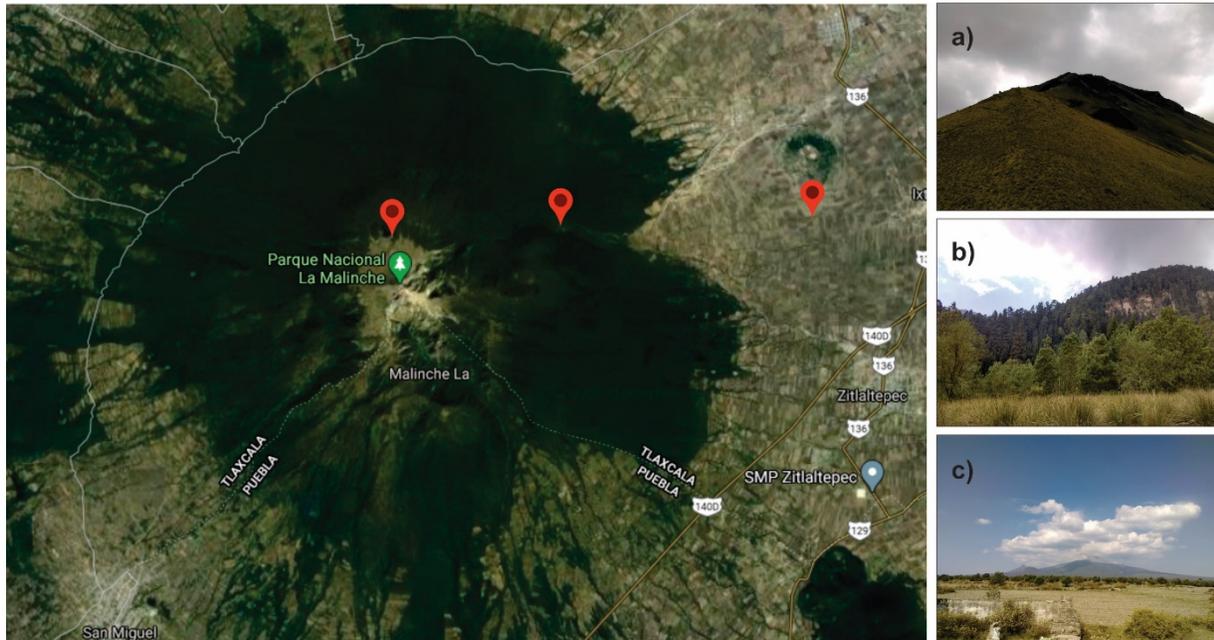


Figura 1. Área de estudio Volcán la Malinche con los 3 sitios de estudio. De arriba hacia abajo y de izquierda a derecha. a) sitio a 4150 msnm, b) sitio a 3100 msnm y c) sitio a 2600 msnm. Fotografía satelital de Google maps.

Especie de estudio

Sceloporus grammicus Wiegmann, 1828 es un complejo de lagartijas que está compuesto por diversas razas cromosómicas (Arévalo et al., 1991). Son lagartijas vivíparas pertenecientes a la familia Phrynosomatidae y alcanzan una longitud hocico cloaca de 44 a 74 mm (Uribe-Peña et al., 1999) aunque la talla puede variar dependiendo del sitio que habiten (Gadsden et al., 1989; Leyte-Manrique et al., 2007). Son lagartijas que presentan una coloración dorsal que va desde gris claro a gris oscuro (Figura 2). Los machos se caracterizan por presentar dos parches de color azul turquesa en la parte ventral, llegan a tener un peso corporal que va de 7.2 a 10.9 g. Se alimenta principalmente de pequeños invertebrados: Arthropoda, Arachnida, Insecta y Chilopoda, pero principalmente suele alimentarse de insectos de la clase Orthoptera y Coleoptera, aunque la diversidad de la dieta difiere en función de la elevación que habiten (Montoya-Ciriaco et al., 2020). Es la especie de lagartija con mayor distribución en México (Smith y Taylor, 1950). Puede encontrarse desde el sur de Texas extendiéndose a través de la porción principal de la planicie mexicana y montañas asociadas hasta las tierras más altas del sur de Oaxaca. Su distribución altitudinal va de los 500 a más de 4600 msnm (Sites et al., 1992; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995). Es una especie de hábitos arborícolas

y saxícolas (Leyte-Manrique et al., 2006). El cortejo y cópula ocurren durante el otoño con gestación durante el invierno y partos en primavera (Behler, 1991).



Figura 2. Ejemplar macho de *Sceloporus grammicus* perchando en una roca en el sitio de estudio a 3100 msnm.

Modelo ecofisiológico para el riesgo de extinción de *Sceloporus grammicus*

Para determinar la vulnerabilidad de *S. grammicus* se utilizaron modelos y proyecciones mecanicistas al futuro siguiendo el enfoque de Sinervo et al. (2010), mediante el script Mappinguari Versión 0.4.1 (Gabriel Caetano, Juan Santos y Barry Sinervo) (<https://gabrielhoc.github.io/Mappinguari.html>) empleado en el programa R (R Core Team, 2012).

Insumos ecofisiológicos para el modelo de distribución de especies (MDE)

Para realizar el modelo mecanicista de distribución de especies se utilizaron datos de temperatura operativa (T_o), los intercuartiles de las temperaturas voluntarias (TV_{min} y TV_{max}) de *Sceloporus grammicus*. Esta información se obtuvo de la base de datos del laboratorio de Ecofisiología y Conservación de Anfibios y Reptiles de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX), así como datos de las curvas de desempeño térmico (CDT, Gómez-Campos, 2017).

Se utilizaron registros históricos de presencia de *S. grammicus* y las capas mensuales de temperatura mínima, máxima y precipitación (WorldClim versión 1 <http://www.worldclim.org>) a una resolución espacial de 30 arc s (~1 km; Hijmans et al., 2005).

Además, se utilizaron las vías de concentración representativas (por sus siglas en inglés RCP 4.5 y 8.5) del instituto Max Planck (MPI-ESM-LR) estos escenarios representan diferentes concentraciones de emisiones antropogénicas de CO², cada RCP corresponde a la trayectoria de emisiones para los años 2050 y 2070. El RCP 4.5 está representado como el escenario más estable con respecto a las emisiones de CO², mientras que el escenario 8.5 representa un modelo pesimista con las más altas emisiones de gases de efecto invernadero (IPCC, 2013 https://www.worldclim.com/cmip5_30s). El modelo MPI-ESM-LR ha sido utilizado recientemente por su capacidad de predecir mejor los efectos del cambio climático en diferentes modelos (Anav et al., 2013) y recientemente ha sido utilizado para reptiles (Sinervo et al., 2017; Altamirano-Benavides et al., 2019, Lara-Resendiz et al., 2019).

Registros geográficos de *Sceloporus grammicus*

Los registros de la distribución geográfica de *S. grammicus*, se obtuvieron a partir de Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <https://www.gbif.org>) y de la base de datos del Laboratorio de Ecofisiología y Conservación de Anfibios y Reptiles de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX). Se eliminaron los datos cuya georreferenciación y descripción de las localidades fueran erróneas o inciertas de acuerdo con la distribución en literatura de *S. grammicus* (Sites y Dixon, 1981; Sites et al., 1992; Schätti y Kucharzewski, 2018). Los registros se depuraron filtrando los datos de registros duplicados y únicamente se utilizaron los puntos limpios mediante la función *cleanpoints* en R (R Core Team, 2021) del paquete R “*Mappinguari*” (Caetano, 2019). El total de registros geográficos de *Sceloporus grammicus* utilizados fue de 517.

Temperaturas operativas (*To*)

Para obtener las temperaturas operativas (*To* = la temperatura corporal que las lagartijas podrían mantener en ausencia de conductas de termorregulación Hertz et al., 1993; Shine y Kearney, 2001). Se utilizaron modelos biofísicos fabricados con tubos de cloruro de

polivinilo (PVC), sellados con corcho en cada uno de los extremos. Cada modelo se pintó de color gris mate (Pintura en aerosol Acuario) y tuvo un tamaño (10 cm) y forma similar a las lagartijas adultas de *S. grammicus*. Cada modelo de PVC se calibró en condiciones de campo durante los periodos de actividad de la especie, siguiendo la metodología de Díaz de la Vega-Pérez et al. (2019). Posteriormente cada modelo biofísico se conectó al sensor térmico de un *data logger* (HOBO pro v2-U23-003). En total se colocaron cuatro modelos biofísicos (*i.e.* dos *data logger* por sitio) en perchas típicas que utilizan las lagartijas en cada uno de los sitios de muestreo para el registro de la *To* (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019).

Los modelos biofísicos se colocaron durante 46 meses (enero 2017-octubre 2020) y registraron la *To* cada treinta minutos. Sin embargo, únicamente se tomó el periodo de actividad de *S. grammicus* en cada sitio de estudio de acuerdo con el primer y último avistamiento de lagartijas en cada uno de los sitios de estudio (08:30-18:00 h).

Temperatura del aire y humedad

Para obtener las temperaturas del aire (*T_a*) se instaló un registrador HOBO pro v2-U23-003 en cada uno de los sitios de muestreo (4150, 3100 y 2600 msnm). El registrador se colocó a una altura de 150 cm del suelo evitando la luz directa del sol. El registro de temperatura se realizó cada 30 minutos durante 24 horas, sin embargo, se utilizaron únicamente los registros de temperatura del horario del periodo de actividad de *S. grammicus* (ver más adelante). Estos datos de temperatura ambiental (46 meses: enero 2017-octubre 2020) se obtuvieron de la base de datos del Laboratorio de Ecofisiología y Conservación de Anfibios y Reptiles de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATX).

Temperaturas voluntarias mínimas y máximas (*TV_{min}-TV_{max}*)

Se obtuvieron los datos de temperaturas voluntarias mínimas (*TV_{min}* = 25°C) y máximas (*TV_{max}* = 36.3°C) de la base de datos del laboratorio de ecofisiología de anfibios y reptiles de la UATX, estimadas mediante la función *quantile* en R (R Core Team, 2021). Estos intervalos de temperatura seleccionada (*TV_{min05}-TV_{max95}*) sirven para determinar el umbral de sensibilidad para el modelo mecanicista que son utilizados para describir los nichos térmicos de diferentes especies de lagartijas (Lara-Resendiz et al., 2015; Sinervo et al., 2018).

Estimación de las horas de restricción (*Hr*) y horas de actividad (*Ha*)

Para estimar las horas de restricción (*Hr*) y las horas de actividad (*Ha*), se utilizaron los registros de *To*, obtenidos mediante los modelos biofísicos de PVC. De acuerdo con Sinervo et al. (2010) las *Hr* se definen como el número de horas, durante el periodo de actividad de los organismos, donde las *To* son mayores a las *Tsel* (en el caso de este estudio las *TVmin* y *TVmax*). Asimismo, las *Ha* son definidas como el número de horas donde la *To* se encuentra dentro del intervalo de la *TVmin* y *TVmax*.

Curvas de desempeño locomotor

Las curvas de desempeño locomotor de tres poblaciones de estudio (4150, 3100 y 2600 msnm) se obtuvieron de Gómez-Campos (2017), quien calculó el desempeño locomotor de *S. grammicus* con cinco tratamientos de temperatura corporal (20, 25, 30, 35 y $40^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$).

Modelos ecofisiológicos

Se construyeron dos capas ecofisiológicas basadas en las horas de actividad (*Ha*). Por consiguiente, se realizó un modelo con la relación entre las *Ha* y *Hr* para predecir el riesgo de extinción. Se utilizaron los datos de *Ta* de los tres sitios de estudio, se utilizó el paquete de R “*Mapinguari*” para generar un modelo que relaciona las estimaciones de las *Ha*, *Hr* y *Ta* utilizando la función logística generalizada (Curva de Richards), la cual permite estimar el tiempo de actividad y restricción con los datos de *To* que se obtuvieron en los tres sitios de estudio a partir de los datos de requerimientos térmicos y curvas de desempeño locomotor de *S. grammicus*.

Se modeló el nicho térmico de *S. grammicus* para el presente y los años futuros 2050 y 2070, esto por medio de un modelo lineal generalizado (GLM) (un modelador estadístico que precisa respuestas crecientes para cada uno de los predictores, son efectivos para modelar curvas ascendentes), un spline de regresión adaptativa multivariante (MARS) (un modelador estadístico no paramétrico que utiliza diferentes polinomios para evaluar diferentes respuestas de las variables para definir los predictores) y un árbol de decisión o Random Forest (por sus siglas en inglés RF, este modelador estadístico utiliza diversos arboles de decisión conformado por subconjuntos de datos de predictores, lo que le permite tener varias correlaciones) (Kuhn y Johnson, 2013). Se utilizó la paquetería “*sdm*” (Naimi y Araújo,

2016) con el cual se proyectó la idoneidad del hábitat para *S. grammicus* mediante un ensamble de los tres modeladores.

Una vez que se calcularon y generaron las capas ecofisiológicas de *Ha* y *Hr*, se utilizaron junto con la capa de precipitación y CDT, los puntos de presencia de la especie con 1000 pseudoausencias con cinco réplicas por cada modelo estadístico mediante validación cruzada (75 modelos) (Naimi y Araújo, 2016; Pontes-da-Silva et al., 2018). Para los registros de presencia se consideró un margen de proyección de 2° geográficos a partir de los puntos de presencia más extremos para recortar las superficies climáticas y poder crear las capas ecofisiológicas. Los modelos se calibraron con una muestra aleatoria de entrenamiento del 70% de los datos de presencia y se evaluaron con el 30% restante. Se validaron los datos con base en el criterio de la curva AUC-ROC, el análisis se realizó con un corte de umbral seleccionando únicamente los modelos con valores de AUC-ROC mayores a 0.78, y modelos con valores de TSS mayores a 0.44. Posteriormente se aplicó un enfoque de ensamble de los tres modeladores (GLM, RF y MARS) implementado en el paquete de R “*sdm*”. Los MDS se generaron tanto para el presente, como para el 2050 y 2070 bajo los dos escenarios RCP (4.5 y 8.5) del instituto Max Planck (MPI-ESM-LR).

Para evaluar el cambio de las condiciones térmicas entre el presente y los escenarios a futuro se convirtieron los mapas de continuos (en escala de 0 a 1) a mapas binarios (presencia-ausencia) (Ver Figura 4; anexo 1), utilizando como umbral de corte la TSS con un valor de 0.44 para la prevalencia de los datos de construcción del modelo (Köhler et al., 2020). Este umbral significa que los datos que están por debajo del valor (Umbral de sensibilidad = $TSS \geq 0.44$) predicen una ausencia en el modelo, y datos que se encuentran por arriba del valor del umbral de sensibilidad significan presencia potencial, se utilizó debido a que TSS arroja resultados simples en el desempeño de los modelos de distribución de especies, dando congruencias en los supuestos de los modelos.

Posteriormente, para evaluar la vulnerabilidad de *S. grammicus* se calculó el porcentaje de cambio de área entre el presente y los dos diferentes RCP de 2050 y 2070, utilizando la fórmula: % de cambio = $[(S1-S0) / S0]*100\%$ en donde S0 es el área idónea para la especie en el presente y S1 es el área idónea para la especie en condiciones climáticas a futuro (Berriozábal-Islas et al., 2018). Este análisis se realizó mediante el programa QGIS3

y el umbral de sensibilidad según la probabilidad de presencia AUC-ROC fue de 0.78 y el promedio de TSS fue 0.44.

Además, se calculó la probabilidad de persistencia y la probabilidad de extirpación de los 517 sitios de presencia de *S. grammicus* en el área idónea en el presente y futuro. Sinervo et al., (2010) mencionan que si las *Hr* sobrepasan las 3.85 horas, el riesgo de extirpación de una especie puede verse reflejada en un 100%. Asimismo, si presenta una pérdida del área idónea de más del 50% se considera un alto riesgo de extinción. Del mismo modo, si una especie presenta una extirpación mayor a 95% se considera en alto riesgo de extinción, se decidió seguir el mismo criterio para *Sceloporus grammicus*.

Para determinar la vulnerabilidad de *S. grammicus* se utilizaron tres criterios para los modelos ecofisiológicos: 1) de acuerdo al criterio de Sinervo et al., (2010, 2017) si las *Hr* son mayores 3.85 horas. se considera una probabilidad del 100% de extirpación; 2) si el porcentaje de área perdida es mayor al 50% en dos escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos periodos futuros (2050 y 2070) se considera alta probabilidad de extirpación; 3) si el porcentaje de poblaciones extirpadas es mayor al 95% en dos escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos periodos de tiempo (2050 y 2070) se considera alta probabilidad de extirpación.

Resultados

Curvas de desempeño térmico

En total se utilizaron 206 pruebas de desempeño locomotor provenientes de Gómez-Campos (2017), de los cuales 70 pruebas fueron del sitio a 4150 msnm, 66 pruebas del sitio 3100 msnm y 70 pruebas del sitio 2600 msnm. Se encontró que, la amplitud del rendimiento térmico (B80) de *S. grammicus* se encuentra entre los 33.2 y 38.9 °C (Figura 3). El B80 se define como el rango de temperatura donde el desempeño es \geq al 80% de la velocidad máxima de un organismo (Huey, 1982).

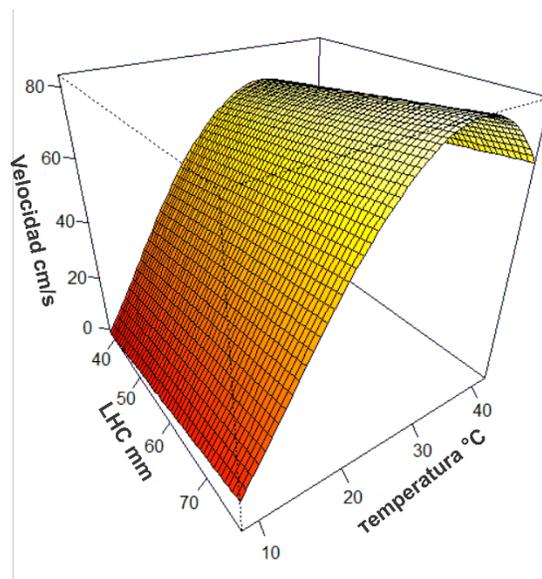


Figura 3. Curva de desempeño locomotor de *Sceloporus grammicus* utilizando como criterio de respuesta la velocidad máxima de carrera.

Modelos ecofisiológicos de *Sceloporus grammicus*

Los modelos de distribución de *S. grammicus* mostraron un valor AUC-ROC por encima de 0.78 y un total de 2.0 Hr. El modelo de nicho térmico en el tiempo presente, mostró un área de alta idoneidad de 719,116 km². Los resultados sugieren altas probabilidades de pérdida de nicho térmico para la especie en todos los escenarios, con una probabilidad que va desde el 30% hasta el 60%. En los modelos de nicho térmico con el RCP 4.5 para el año 2050 se observó una disminución de área del 33.1% (480,843 km²) y del 45.7% (390,082 km²) para el año 2070 con respecto al presente. De manera similar, los modelos de nicho térmico con el RCP 8.5 presentaron reducciones de área, para el año 2050 tuvo una pérdida de área idónea

del 41.3% (422,027 km²) mientras que el año 2070 presentó la mayor pérdida con el 61.6% (275,611 km²) en comparación con el presente (Tabla 1, Figura 4).

Tabla 1. Área de idoneidad del nicho térmico (Umbral de sensibilidad = TSS \geq 0.44) de *Sceloporus grammicus* en tiempo presente y en los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5). Se muestra el área en km² y el porcentaje del cambio de área ganada o perdida en dos periodos futuros (2050 y 2070) con respecto al modelo de nicho térmico presente.

Presente	Escenario	2050		2070	
Área km²	RCP	Área km²	% cambio	Área km²	% cambio
719,116	4.5	480,843	-33.1	422,027	-41.3
	8.5	390,082	-45.7	275,611	-61.6

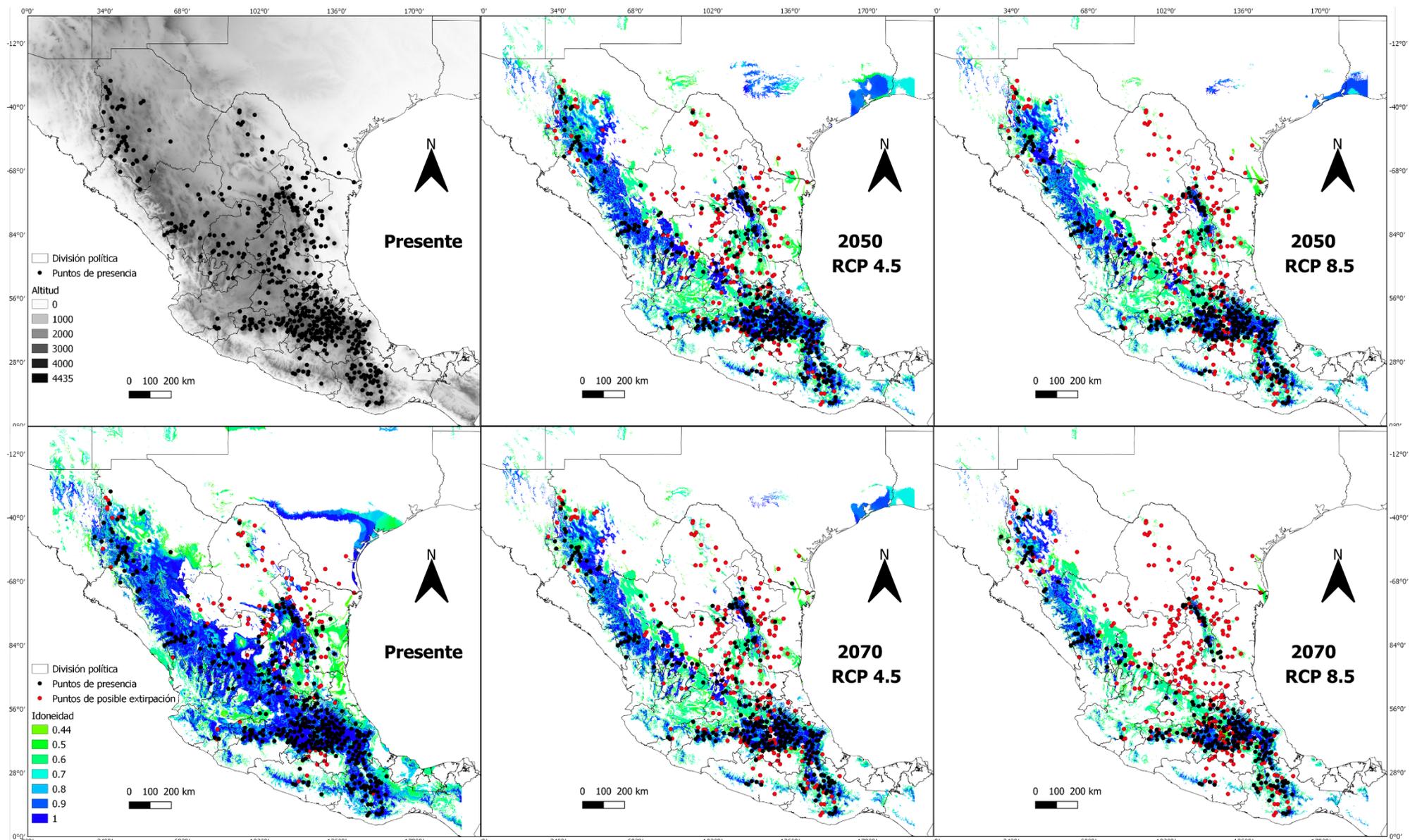


Figura 4. Modelos ecofisiológicos del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* (Umbral de sensibilidad ≥ 0.44) con puntos de presencia. La primera columna de izquierda a derecha en la parte superior muestra los puntos de presencia y la elevación, la parte inferior muestra la idoneidad en tiempo presente y la segunda y tercera columna muestran los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos diferentes tiempos a futuro (2050 y 2070).

Los resultados sugieren que existirán probabilidades de posibles extirpaciones para *S. grammicus* en el presente y en los dos periodos futuros (2050 y 2070), bajo diferentes RCP (4.5 y 8.5), con una probabilidad que va desde el 35% hasta el 50%. En el presente se observó una probabilidad de extirpación del 19.3 %, en el RCP 4.5 se observó un porcentaje de posible extirpación del 35% para el año 2050 y 39.4% para el año 2070. A su vez, para el RCP 8.5 se observó una probabilidad de extirpación del 41.1% para el año 2050 y 51.4% para el año 2070 (Tabla 2, Figura 4).

Tabla 2. Porcentaje de probable extirpación (Umbral de sensibilidad TSS ≥ 0.44) de *Sceloporus grammicus* en el área de idoneidad del nicho térmico entre tiempo presente y en dos periodos futuros (2050 y 2070).

Presente	RCP	2050	2070
19.3%	4.5	35%	39.4%
	8.5	41.1%	51.4%

De los 517 registros históricos para *S. grammicus* del modelo de nicho térmico en el tiempo presente se encontraron 100 registros de extirpaciones probables (417 registros dentro del área de idoneidad) fuera del área de idoneidad, mientras que en los modelos de nicho térmico con el RCP 4.5 se observaron 181 extirpaciones probables (306 registros dentro del área de idoneidad) para el año 2050 y 213 extirpaciones probables (304 registros dentro del área de idoneidad) para el año 2070. De manera similar, el modelo de nicho térmico con el RCP 8.5 presentó 204 extirpaciones probables (313 registros dentro del área de idoneidad) para el año 2050 y el año 2070 presentó la mayor pérdida de registros para la especie, con un total de 266 extirpaciones probables (251 registros dentro del área de idoneidad) (Figura 4; Anexo 3).

Dentro de las áreas naturales protegidas (ANPs) que se encuentran dentro del área idónea para la especie, 92 ANPs están presentes dentro de su nicho térmico (Figura 5; Anexo 2). Esto equivale a una superficie protegida de 54,340 km² para el presente. Los resultados sugieren probabilidades de pérdida de nicho térmico dentro de las ANPs para la especie en todos los escenarios, con una probabilidad que va desde el 19% hasta el 43%. Para el escenario del RCP 4.5 se observó una disminución del área idónea del 19.1% (43,948 km²) para el año 2050, y una disminución de área del 23.5% (41,532 km²) para el año 2070. En el escenario RCP 8.5 se observó una disminución de área del 28.4% (38,887 km²) para el año 2050 y una reducción de área del 43.8% (30,528 km²) para el año 2070 (Tabla 3).

Tabla 3. Área de idoneidad del nicho térmico (Umbral de sensibilidad = TSS \geq 0.44) de *Sceloporus grammicus* representando el área en km² con % del cambio de área ganada o perdida dentro de las ANPs en México en tiempo presente en dos diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) y en dos periodos futuros (2050 y 2070).

Presente	Escenario	2050		2070	
		Área km²	% cambio	Área km²	% cambio
54,340	4.5	43,948	-19.1	38,887	-28.4
	8.5	41,532	-23.5	30,528	-43.8

Se hizo una comparación del área idónea con la distribución actual de *S. grammicus* generadas a partir de los dos escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en los años a futuro (2050 y 2070) mostrando su posible permanencia, extirpación y colonización, se observó una ganancia del área idónea de colonización para cada escenario que van desde 0.5% hasta el 19% (Figura 6, Tabla 4).

Tabla 4. Área de colonización del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* representando el área en km² con % del cambio de área ganada en dos diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) y en dos tiempos a futuro (2050 y 2070).

Presente	Escenario	2050		2070	
		Área km²	% cambio	Área km²	% cambio
719,116	4.5	137,894	+19.2	98,251	+13.7
	8.5	75,533	+10.5	3,251	+0.5

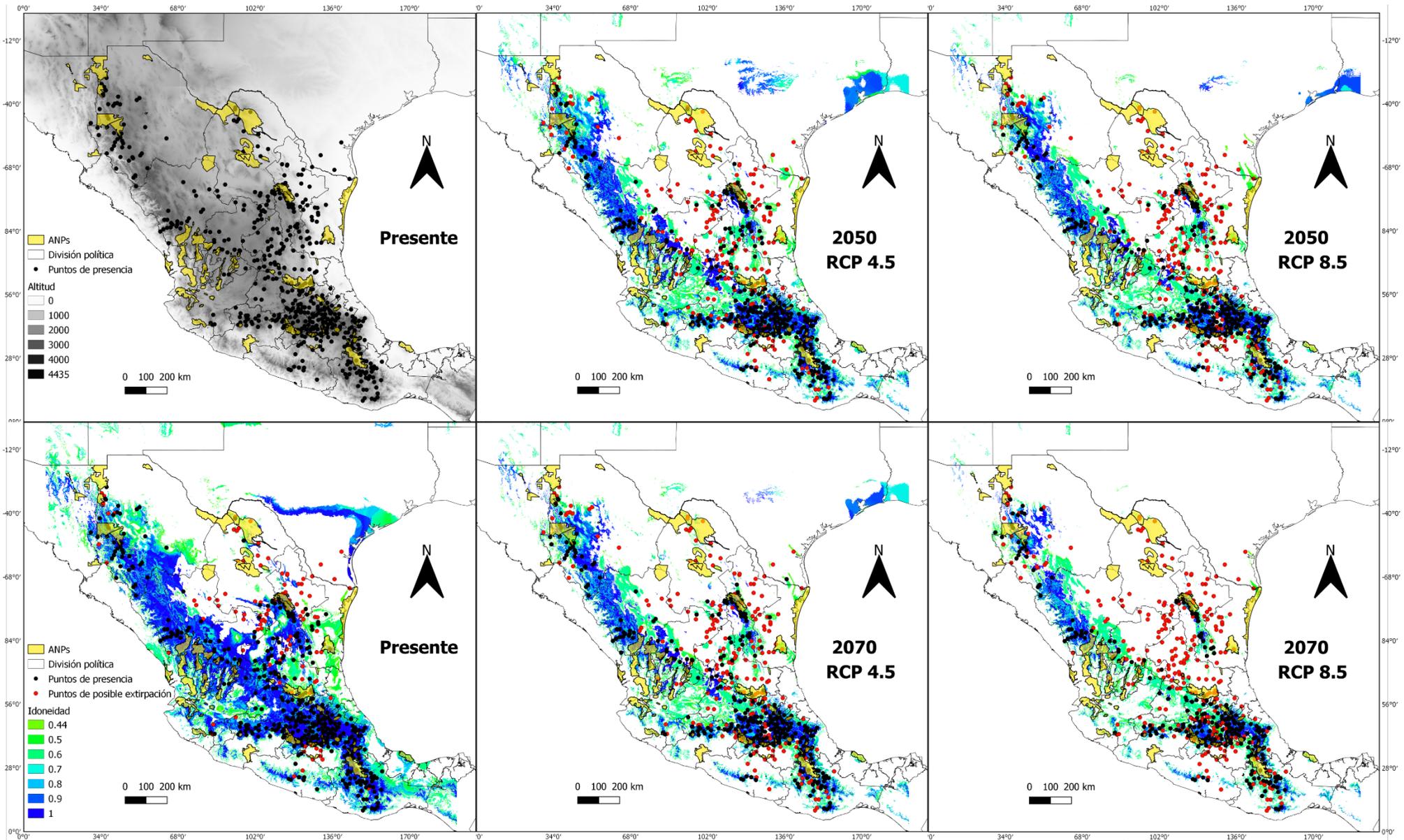


Figura 5. Modelos ecofisiológicos del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* (Umbral de sensibilidad ≥ 0.44) con puntos de presencia y los polígonos de Áreas Naturales Protegidas (ANPs). La primera columna de izquierda a derecha parte superior muestra los puntos de presencia, la elevación y los polígonos de ANPs, la parte inferior muestra la idoneidad en tiempo presente y la segunda y tercera columna muestran los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos diferentes tiempos a futuro (2050 y 2070).

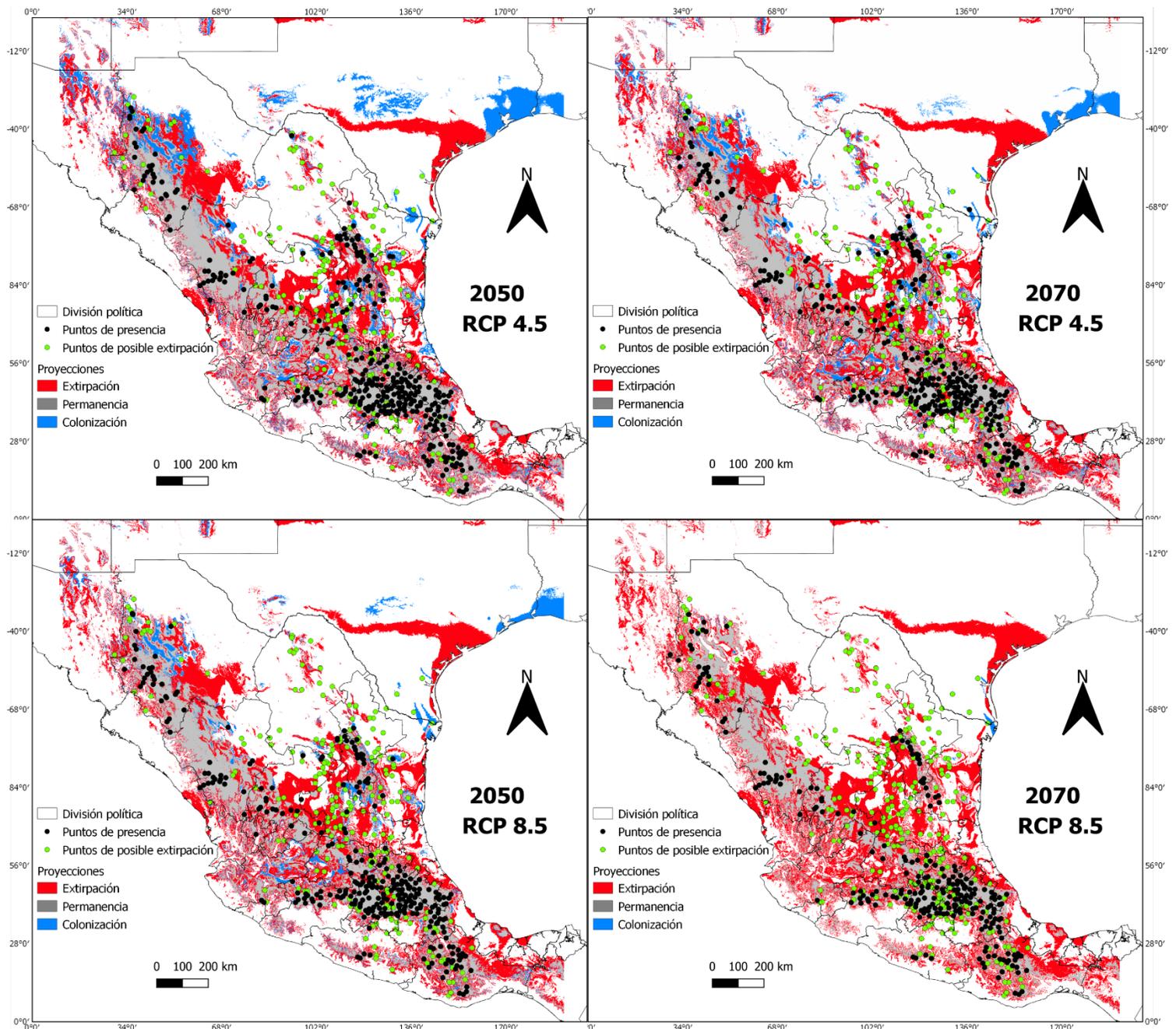


Figura 6. Modelos ecofisiológicos del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* (Umbral de sensibilidad ≥ 0.44) con puntos de presencia mostrando las áreas de posible extirpación, permanencia y colonización en los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos diferentes periodos a futuro (2050 y 2070).

Discusión

El modelo ecofisiológico de *S. grammicus* presentó una disminución considerable de su área de idoneidad en los diferentes escenarios (RCP). Contrario a nuestra hipótesis, encontramos que la especie podría ser vulnerable ante los efectos del CCG. Se puede ver que en el escenario RCP 4.5 al año 2050 presentó una pérdida de área idónea significativa (33.1%), representando casi una tercera parte de su área de distribución. Se pudo observar una disminución de un poco más del 40% del área de idoneidad en el escenario 8.5 para 2050 y en el escenario 4.5 para 2070, contrario a lo que se encontró para *Sceloporus maculosus*, donde la idoneidad de esta especie presentó un aumento en la distribución del nicho térmico ante los efectos del CCG, a pesar de vivir en un sitio con condiciones térmicamente estresantes (Rodríguez-Muñoz et al., 2013).

Algunos estudios sugieren que los escenarios de CCG promoverán la extinción y reducirán el área de idoneidad para las especies, esto dependerá de los diferentes factores que presentan los nichos para las especies. Por ejemplo, para *Sceloporus serrifer* se encontró una alta disminución del área de distribución de la especie, y se sugiere que probablemente la especie se extinga para el año 2070 (Sinervo et al., 2010; Martínez-Méndez et al., 2015). En el caso de *S. grammicus* se espera que para el escenario 8.5 para 2070 se tenga una probable extirpación del 51.4%, la cual representa más de la mitad de extirpación a pesar de ser una especie con amplia distribución. Por el contrario, tenemos el caso de *Sceloporus spinosus*, donde los modelos proyectan una pérdida del área de idoneidad baja, pero con alta probabilidad de desplazarse hacia mayores elevaciones donde las condiciones térmicas serán más favorables en el futuro (López-Vivanco, 2020). Esta especie es ovípara y podría coincidir con lo propuesto por Sinervo et al. (2010) que encontraron que las especies con modo reproductor vivíparo podrían ser más susceptibles al CCG.

Con respecto a las lagartijas que habitan en zonas de baja elevación, algunas propuestas han determinado que las especies que habitan zonas de regiones tropicales se encuentran en un alto riesgo de extinción (Ruibal., 1961; Parsons 1989; Huey et al., 2009), ya que son más sensibles a los cambios de temperatura que existen en el ambiente (Janzen, 1967; Van Berkun, 1988; Deutsch et al., 2008).

El área idónea para *S. grammicus* estaría delimitada desde la Sierra Madre Occidental, Oriental, parte de la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana. Sin embargo,

se espera que en el futuro gran parte de estos ecosistemas estén amenazados como resultado del CCG (Pineda et al., 2005; Toledo-Acevedes, 2010) Respecto al género *Sceloporus* se ha observado que varias poblaciones que habitan en zonas montañosas se han visto extirpadas, debido a que tienen que competir inter específicamente con poblaciones que se han movido ascendentemente (Sinervo et al., 2010).

El área de idoneidad del nicho térmico de *S. grammicus* registrada dentro de las ANPs presentó disminución en los diferentes escenarios, que van desde el 19 hasta 43%, estas áreas de idoneidad dentro de las ANPs podrían funcionar como refugios térmicos para mitigar los cambios de temperatura ambiental del CCG. Sin embargo, se estima que el CCG podría reducir las condiciones de temperaturas idóneas dentro de regiones geográficas como reservas naturales, provocando una reducción de la distribución (Hanna et al., 2005). Provocando cambios importantes en la distribución de diversas especies arbóreas que habitan en varias zonas montañosas (Gutiérrez y Trejo, 2014). Lo cual limitaría el acceso a nuevas áreas potenciales dentro de zonas montañosas en ANPs, dichos sitios funcionarían como sitios favorables térmicamente.

Las ANPs se han establecido como zonas que cumplen como una de las principales estrategias para la conservación y protección para la biodiversidad (Ramírez-Bautista et al., 2009, 2014). En muchas regiones de México las ANPs se han visto de manera afectada por diferentes actividades dentro y fuera de estos sitios, principalmente por la fragmentación del suelo debido a actividades antropogénicas alrededor y dentro de estas zonas, lo que afecta de manera contundente a diversos grupos taxonómicos, principalmente al grupo de anfibios y reptiles, lo que ha generado una disminución de la abundancia de sus poblaciones (Bell y Donnelly, 2006; Rzedowski, 2006; Cruz-Elizalde et al., 2015). Estos efectos antropogénicos (deforestación, contaminación de ambientes, sobreexplotación de recursos naturales) (Young et al., 2001) ponen en duda la efectividad de las ANPs como zonas de resguardo y protección para diversas especies de reptiles (Cruz-Elizalde et al., 2015), debido a que existe un mal manejo dentro de estas áreas (Vite-Silva et al., 2010). Dentro de este estudio se encontraron ANPs que no cumplen con los requisitos para la permanencia de *S. grammicus*, algunos de ellos se encuentran al norte del país como la Sierra de Tamaulipas, la cual presenta una variedad de climas que van desde templados hasta cálidos (Almaguer, 2005). Además de esto, este sitio presenta barreras orográficas, lo que provoca que las variaciones de vientos

húmedos provoquen climas fríos en las partes más altas de las cumbres de esta Sierra (Luna et al., 2004).

La Sierra gorda es otra de las ANPs que no cumple con el propósito de resguardar a *S. grammicus*, esta ANP presenta bosques templados y selvas con vastas extensiones las cuales presentan gran conectividad entre ellas (CONANP, 2013). Sin embargo, estas zonas han sufrido modificaciones y pérdida del hábitat debido a la sobreexplotación de recursos naturales, lo que ha provocado gran pérdida de estos hábitats, provocando grandes fragmentaciones del suelo desfavoreciendo que estas zonas puedan permanecer como corredores biológicos (Sahagún-Sánchez et al., 2013; CONANP, 2013).

Algunas zonas de la Faja Volcánica Transmexicana muestran algunos sitios de posible extirpación para *S. grammicus*, sin embargo, la pérdida de área dentro de las ANPs en la Faja Volcánica es mínima, aunque esto no significa que queda exenta de presentar más pérdida de área. La Faja Volcánica Transmexicana presenta climas variados, que van desde templados a fríos hasta secos y lluviosos (Ferrusquía, 1998; Rzedowski; 2006) y gran parte está formada por áreas de origen volcánico y abarca varios estados como: Colima, Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Querétaro, Puebla, Tlaxcala y Veracruz (Ferrusquía, 1998). El tipo de vegetación que se presenta es principalmente bosques de pino, encino, oyamel y pastizal de alta montaña (Rzedowski, 1978). Si bien, aunque estas ANPs dentro de la Faja Volcánica Transmexicana resultan excelentes refugios para la especie en las proyecciones, cabe recalcar que muchas áreas se han visto afectadas por actividades antropogénicas, lo cual ha degradado el subsuelo, deteriorando el ambiente de diferentes organismos (Ceballos y Navarro, 1991; Cruz-Elizalde et al., 2016).

Los resultados de este trabajo sugieren que *S. grammicus* podría verse afectada por el CCG. Esta lagartija ha logrado adaptarse a diferentes ambientes, tanto en zonas urbanas como rurales (*e.g.* casas, edificios, bardas, tejados, etc.), gracias a esta adaptación local ha logrado adaptarse a estas condiciones ambientales, llegando a encontrarla incluso en zonas con condiciones térmicas hostiles (Lemos-Espinal y Amaya-Elias, 1986). Por lo que se considera que es una especie exitosa en ambientes térmicamente extremos particularmente en hábitats fríos y templados (Lemos y Ballinger, 1995a; González-Morales, 2017; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019; González-Morales et al., 2020).

Es una especie con requerimientos térmicos conservados (Temperatura seleccionada 30.1 ± 4.6 a 2600 msnm, 30 ± 4.5 a 3100 msnm y 31.1 ± 3.7 a 4150 msnm) lo que sugiere que, estas lagartijas son termorreguladores altamente eficientes para alcanzar su temperatura seleccionada y llevar a cabo las actividades vitales (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). Esta especie presenta diferentes adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales, lo que le permite satisfacer sus requerimientos térmicos en ambientes fríos (Domínguez-Godoy et al., 2020). Por ejemplo, se ha encontrado que, en ambientes de alta montaña estas lagartijas presentan mayor proporción de melanina dorsal y una menor talla corporal a mayores elevaciones, estos rasgos son probablemente adaptativos, permitiéndole incrementar su tasa de calentamiento para aumentar su temperatura corporal (González-Morales, 2017; González-Morales et al., 2021).

El CCG presenta un efecto negativo sobre las poblaciones de lagartijas, debido al acelerado aumento de la temperatura ambiental (Winne y Keck, 2004; Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010). Estos cambios tendrán un efecto negativo principalmente en las lagartijas vivíparas en comparación a las ovíparas, debido a que las primeras pasarán más tiempo resguardadas, aminorando sus periodos de actividad para forrajear, haciendo insuficiente la energía para la época reproductiva, lo que provocaría una reducción en las poblaciones (Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010). A pesar de haber documentado estos efectos negativos, es importante recalcar que los cambios constantes del CCG puede afectar de manera contundente a las especies y sus poblaciones (Winter et al., 2016). En este sentido, *S. grammicus* es una especie vivípara, y en concordancia con nuestros resultados el área de idoneidad del nicho térmico en los diferentes RCP presentó un efecto negativo entre del 60% de área perdida en los periodos a futuro.

Finalmente, el CCG afecta y afectará negativamente a *S. grammicus*, ya que la reducción de su área idónea y extirpación de la especie son altas y presenta un desfavorable resultado por mantenerse en sitios al norte de su distribución (Tamaulipas, Nuevo León, Sonora, Coahuila, Durango, San Luis Potosí y Zacatecas), incluso acortando las áreas que fungen como corredores biológicos. Nuestros resultados concuerdan con Sinervo et al., (2010) donde especies vivíparas serán fuertemente afectadas por la alteración de su nicho térmico. Es importante recalcar que el escenario RCP 8.5 al 2070 presenta mayor pérdida de área y probabilidad de extirpación de la especie, incluyendo que tenga poca probabilidad de

expandirse en nuevos sitios, esto indicaría que la especie estaría llegando a sus límites de tolerancia térmica (Sinervo et al., 2010; 2018). Sin embargo, a pesar de que la especie ha podido colonizar diversos hábitats, colocándola como una especie exitosa en lugares completamente agrestes, nuestros resultados permiten catalogar a la especie como vulnerable al CCG.

Conclusiones

El escenario RCP 8.5 para el 2070 presentó la mayor pérdida de área idónea (61.6%) y probabilidad de extirpación (51.4%) para la especie, lo que podría indicar que *S. grammicus* estará habitando en su límite térmico si las condiciones térmicas en algún momento llegan a ser similares a este escenario.

Sceloporus grammicus presentó un porcentaje máximo de extirpaciones del 51.4% en los sitios de presencia y está cerca del 56% de extirpaciones propuesto para lagartijas vivíparas del género *Sceloporus* en México (Sinervo et al., 2010). Por lo que consideramos a esta especie como vulnerable ante el cambio climático global.

Dentro de las ANPs el nicho térmico de *S. grammicus* tendrá poca disminución en los diferentes escenarios a futuro, sitios como la Sierra Madre occidental, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana funcionarán como refugios térmicamente adecuados para *S. grammicus*, las cuales podrían ser susceptibles de proteger en el futuro para promover la conservación de esta especie. Estos podrían tener las condiciones térmicas adecuadas para su supervivencia, siempre y cuando no se vean afectados por otras amenazas antropogénicas. Sitios a los alrededores de las ANPs podrían funcionar como corredores biológicos que puedan resguardar a la especie.

La distribución de *S. grammicus* presenta sitios con alta probabilidad de extirpación durante el presente y en los dos escenarios (4.5 y 8.5) futuros (2050 y 2070), siendo relevante que esta lagartija no podrá encontrarse por debajo de los 1000 msnm, incluso dentro de las ANPs, lo que indica que por debajo de esta elevación las condiciones ambientales para *S. grammicus* pueden no ser las adecuadas para su supervivencia.

Sceloporus grammicus se distribuye en sitios con una alta elevación encontrándola a más de 4400 msnm, sin embargo, a pesar de que podría seguir colonizando sitios a mayores elevaciones, actualmente podría estar cerca de su límite de distribución y existen pocas cimas faltantes por colonizar. Por otro lado, se encontró que además de la probabilidad de colonizar sitios más elevados, también existe alta probabilidad de colonizar nuevos sitios entre los 400 a los 2400 msnm, pero en zonas más al norte de su distribución actual. Lo que podría significar un desplazamiento a mayores latitudes.

Los resultados dentro de este estudio muestran una disminución de área idónea y una probabilidad de extirpación de más del 50%, por lo que consideramos que *S. grammicus* es

vulnerable al CCG. Este trabajo puede promover la ubicación de sitios para la creación y protección de nuevas ANPs y corredores biológicos que sirvan como refugios para diferentes grupos taxonómicos.

La corroboración de nuestras predicciones con respecto a las posibles extirpaciones de *S. grammicus* en el presente y en los tiempos a futuro, sería el siguiente paso a desarrollar. Además, se necesitan más estudios como este con múltiples aproximaciones fisiológicas y provenientes de diferentes poblaciones para calcular los efectos del CCG en otros grupos de lagartijas en México.

Literatura citada

- Adolph, S.C., & Porter, W.P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* 142, 273-295.
- Aguado-Bautista, O. & Escalante, T. (2014). Cambios en los patrones de endemismo de los mamíferos terrestres de México por el calentamiento global. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86, 99-110.
- Almaguer, P. (2005). Fisiografía del Estado de Tamaulipas, en: Barrientos, L., Correa, S., J.V. Horta V. & J. García J. (Eds.) Biodiversidad Tamaulipeca Vol. 1. Dirección General de Educación Superior Tecnológica-Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, México 2-20 pp.
- Altamirano-Benavides, M.A., Domínguez-Guerrero, S.F., Muñoz-Nolasco, F.J., Arenas-Moreno, D.M., Santos-Bibiano, R., Gómez-Trejo Pérez, R., Lozano-Aguilar, L.E., Fierro-Estrada, N., Gandarrilla-Aizpuro, F.J., Woolrich-Piña, G.A., Martínez-Méndez, N., Lara-Resendiz, R.A. & Méndez-de la Cruz, F.R. (2019). Ecología térmica y riesgo de extinción ante el cambio climático de *Gonatodes concinnatus* (Squamata: Sphaerodactylidae), una lagartija endémica de la Amazonia occidental. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90, e902824.
- Amarasekare, P. & Savage, V. (2012). A framework for elucidating the temperature dependence of fitness. *The American Naturalist* 179, 179-191.
- Anav, A., Friedlingstein, P., Kidston, M., Bopp, L., Ciais, P., Cox, P., Jones, C., Jung, M., Myneni, R. & Zhu, Z. (2013). Evaluating the land and ocean components of the global carbon cycle in the CMIP5 earth system models. *American Meteorological Society* 26, 6821-6843.
- Andrews, R.M. (1998). Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 23, 329-334.
- Angert, A.L., Sheth, S.N. & Paul, J.R. (2011). Incorporating population-level variation in thermal performance into predictions of geographic range shifts. *Integrative and Comparative Biology* 51, 733-750.
- Anguilleta, M.J. (2009). Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, New York. 285-289.
- Arevalo, E., Porter, C.A., González, A., Mendoza, L., Camarillo, J.L. & Sites Jr. J.W. (1991). Population cytogenetic of the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae) in Central México. *Herpetological monographs* 5, 79-115.

- Auer, S.K. & King, D.I. (2014). Ecological and life-history traits explain recent boundary shifts in elevation and latitude of western North American songbirds. *Global Ecology and Biogeography* 23, 867-875.
- Autumn, K. & De Nardo, D.F. (1995). Behavioral thermoregulation increases growth rate in nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29, 157-162.
- Avery, R.A. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.). *Biology of Reptilia* (pp. 93-166). New York: Academic Press.
- Bagchi, R., Crosby, M., Huntley, B., Hole, D.G., Butchart, S.H.M., Collingham, Y., Kalras, M., Rajkumar, J., Rahmani, A., Pandey, M., Gurung, H., Trai, L.T., Quang, N.V. & Willis, S.G. (2013). Evaluating the effectiveness of conservation site networks under climate change: accounting for uncertainty. *Global changes biology* 19, 1236-1248.
- Ballesteros-Barrera, C., Martínez-Meyer, E. & Gadsden, H. (2007). Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *Journal of Herpetology* 41, 733-740.
- Barbet-Massin, M., Thuiller, W. & Jiguet, F. (2012). The fate of European breeding birds under climate, land-use and dispersal scenarios. *Global Change Biology* 18, 881-890.
- Barrows, C.W. (2011). Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75, 629-635.
- Barrows, C.W., Rotenberry, J.T. & Allen, M.F. (2010). Assessing sensitivity to climate change and drought variability of a sand dune endemic lizard. *Biological Conservation* 143, 731-736.
- Behler, J.L. (1991). *The Audubon Society Field Guide to North American Reptiles & Amphibians*. New York: Audubon Society. 744.
- Bell, K.E. & Donnelly, M.A. (2006). Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizard in north Eastern Costa Rica. *Conservation Biology* 20, 1750-1760.
- Berriozábal-Islas, C., Mota, R.J.F., Ramírez-Bautista, A., Becerra-López, J.L. & Nieto-Montes de Oca, A. (2018). Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Ecology and Evolution* 8, 6860-6871.
- Bradshaw, W.E. & Hozapfel, C.M. (2008). Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters. *Molecular Ecology* 17, 157.

- Buckley, L.B., Urban, M.C., Anguilleta, M.J., Crozier, L.G., Rissles, L.J. & Sears, M.W. (2010). Can mechanism inform species distribution models? *Ecology letters* 13, 1041-1054.
- Buytaer, W., Cuesta-Camacho, F. & Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography* 20, 19-33.
- Caetano, G.H.O. (2019). Integrating physiology, phenology and demography in biogeographical analysis.
- Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, F.S., Waldron, J.B., Warsi, O. & Wiens, J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280, 1-9.
- Carvalho, S.B., Brito, J.C., Crespo, E.G., Watts, M.E. & Possingham, H.P. (2011). Conservation planning under climate change: Toward accounting for uncertainty in predicted species distributions to increase confidence in conservation investments in space and time. *Biological Conservation* 144, 2020-2030.
- Ceballos, M.D. & Navarro, D. (1991). Diversity and conservation of Mexican mammals. En Mares MA, Schmidly D (Eds.) *Topics in Latin American Mammalian Biology: Ecology, Conservation and Education*. Oklahoma University Press. Norman, OK, EEUU. pp. 166-197.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024-1026.
- Chown, S.L. (2012). Trait-based approaches to conservation physiology: forecasting environmental change risks from the bottom up. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367, 1615-1627.
- Chown, S.L. & Terblanche, J.S. (2007). Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. *Advances in the Insect Physiology* 33, 50-152.
- Clusella-Trullas, S., van Wyk, J.H. & Spotila, J.R. (2009). Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology* 90, 2297-2312.
- Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A. & Hernández-Salinas, U. (2016). Riqueza, similitud y diversidad taxonómica de los anfibios y reptiles del Valle de México, pp. 329-346. En: Gutiérrez, M. Ma. G., Ramírez-Bautista, A., Pineda-Arredondo, E. (Eds.), *Ecología y conservación de anfibios y reptiles de México*. Primera edición. Sociedad Herpetológica Mexicana A.C. Publicación Especial No. 4, México.

- Cruz-Elizalde, R., Ramírez-Bautista, A., Wilson, L.D. & Hernández-Salinas, U. (2015). Effectiveness of protected areas in herpetofaunal conservation in Hidalgo, Mexico. *Herpetological Journal* 25, 41-48.
- CONANP Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2003). Programa de manejo de la reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. Dirección General de Manejo para la Conservación. México, Distrito Federal.
- CONANP Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2010). Estrategia de Cambio climático para Áreas Naturales Protegidas. SEMARNAT. México. 22 pp.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2013). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas *Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit (GIZ) GmbH. Programa de Adaptación al Cambio Climático Región Central de la Sierra Madre Oriental*. México, D.F: CONANP, GIZ. 108 pp.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2014).
- Cowles, R.B. & Bogert, C.M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83, 263-296.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C. & Martin, P.R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 6668-6672.
- Díaz, J.A., Iraeta, P. & Monasterio, C. (2006). Seasonality provokes a shift or thermal preferences in a temperature lizard but altitudes does not. *Journal of Thermal Biology* 31, 237-242.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S. & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol*, 4: e277.
- Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H., Manríquez-Moran, N.L. & Méndez-de la Cruz, F.R. (2013). Conservation of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata: Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal* 23, 93-104.
- Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Barrios-Montiel, R., Jiménez-Arcos, V.H., Bautista, A. & Bastiaans, E. (2019). High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Canadian Journal of Zoology* 97, 1-42.

- Diele-Viegas, L.M., Figueroa, R.T., Viela, B. & Rocha, C.F.D. (2020). Are reptiles toast? A worldwide evaluation of Lepidosauria vulnerability to climate change. *Climate Change* 159, 581-599.
- Dillon, M., Wang, G. & Huey, R. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature* 467, 704-707.
- Domínguez-Godoy, M.A., Hudson, R., Pérez-Mendoza, H.A., Ancona, S. & Díaz de la Vega-Pérez, A.H. (2020). Living on the Edge: Lower thermal quality but greater survival probability at a high-altitude mountain for the mesquite lizard (*Sceloporus grammicus*). *Journal of Thermal Biology* 94, 1-9.
- Dunham, A.E. (1993). Population responses to environmental change: physiologically structured models, operative environments, and population dynamics. En P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver y R. B. Huey (Eds.), *Biotic Interactions and Global Change*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, pp. 95-119.
- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010). The art of modelling rang-shifthing species. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 330-342.
- Feria, T.P., Sánchez-Rojas, G., Ortiz-Pulido, R., Bravo-Cadena, J., Calixto, E., Dale, J., Duberstein, J., Illoldi-Rangel, P., Lara, C. & Valencia-Herberth, J. (2013). Estudio del cambio climático y su efecto en las aves de México: enfoques actuales y perspectivas futuras. *Huitzil* 1, 47-55.
- Ferrusquía, V.I. (1998). Geología de México: Una sinopsis de En Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa (Eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 3-108.
- Gadsden, E.H., Casas-Andreu, G. & Sites, J.W. (1989). Comparación altitudinal morfológica entre poblaciones de dos citotipos cromosómicos del complejo *Sceloporus grammicus* (Sauria, Iguanidae) en la sierra de Tepoztlan, Morelos. *Acta Zoológica Mexicana* 31, 1-25.
- García, E. (1964). Modificaciones al sistema de clasificación climático de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) 2ª Ed. Corregida y aumentada 1973. Instituto de Geografía. UNAM. México, Distrito Federal. 19-49.
- García, E. (1988). Modificaciones al sistema climático de Köppen, SIGSA, México.
- Gilchrist, G.W. (1995). Specialists and generalists in changing environment. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The american Naturalist* 146, 252-270.

- Glanville, E.J. & Seebacher, F. (2006). Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *Journal of Experimental Biology* 209, 4869-4877.
- Gómez-Campos, J.E. (2017). Implicaciones de un gradiente de alta montaña en el desempeño locomotor de *Sceloporus grammicus*. Tesis de licenciatura.
- Gómez-Cruz, A. (2020). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de *Heloderma alvarezi* (Sauria: Helodermatidae). Tesis licenciatura.
- González-Morales, J.C. (2017). Respuesta morfofisiológica asociada al gradiente altitudinal en la lagartija *Sceloporus grammicus*. Tesis maestría.
- González-Morales, J.C., Rivera-Rea, J., Moreno-Rueda, G., Bastiaans, E., Castro-López, M. & Fajardo, V. (2021). Fast and dark: The case of Mezquite lizards at extreme altitude. *Journal of Thermal Biology* 103115.
- Grant, B.W., & Dunham, A.E. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69, 167-176.
- Greve, M., Chown, S.L., van Rensburg, B.J., Dallimer, M. & Gaston, K.J. (2011). The ecological effectiveness of protected areas: a case study for South African birds. *Animal Conservation* 14, 295-305.
- Grigg, J.W. & Buckley, L.B. (2013). Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters* 9, 1-4.
- Guillette, L.J. & Casas-Andreu, G. (1980). Fall reproductive activity in the high-altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14, 143-147.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8, 993-1009.
- Gutiérrez, E. & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de 5 especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, 179-88.
- Güizado-Rodríguez, M.A., Ballesteros-Barrera, C., Casas-Andreu, G., Barradas-Miranda, V.L., Téllez-Valdés, O. & Salgado-Ugarte, I.H. (2012). The Impact of global warming on the range distribution of different climatic groups of *Aspidoscelis costata*. *Zoological Science* 29, 834-843.

- Hanna, L., Midgley, G., Hughes, G. & Bomhard, B. (2005). The view from the cape: Extinction risk, protected areas, and climate changes. *BioScience* 55, 321-242.
- Helmuth, B., Kingsolver, J.G. & Carrington, E. (2005). Biophysics, physiological ecology, and climate changes does mechanism matter. *Annual Review of Physiology* 67, 177-201.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. & Stevenson, R.D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142, 796-818.
- Herzog, S.K., Martínez, R., Jorgensen, P.M. & Tiessen, H. (2011). Climate change and biodiversity in the tropical Andes: Inter-American Institute for Global Changes Research Sao José dos Campos 152-169.
- Hibbard, K.A., Meehl, G.A, Cox, P. & Friedlingstein, P. (2007). A strategy for climate change stabilization experiments. *Eos* 88, 217-221.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*. New York: Academic Press, pp. 25-91.
- Huey, R.B. (1991). Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137, 91-115.
- Huey, R.B. & Kingsolver, J.G. (1993). Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The American Naturalist* 142, 21-46.
- Huey, R.B. & Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly review of Biology* 51, 363-384.
- Huey, R.B. & Stevenson, R.D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: Discussion of approaches. *American Zoologist* 19, 357-366.
- Huey, R.B., Niewiarowski, P.H., Kaufmann, J. & Herron, J.C. (1989). Thermal biology of nocturnal ectotherms: is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures. *Physiological Zoology* 62, 488-504.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E. & Perez, H.J.A. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276, 1939-1948.

- Huey, R.B., Losos, J.B. & Moritz, C. (2010). Are lizards toast? *Science* 328, 832-833.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M. & Williams, S.E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367, 1665-1679.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 56-61.
- Ibargüengoytía, N.R., Medina, M., Laspiur, A., Qu, Y.F., Peralta-Ramírez, C.A., Sinervo, B. & Miles, D.B. (2021). Looking at the past to infer into the future: Thermal traits track environmental change in Liolaemidae. *Evolution* 75, 2613-2615.
- IPCC. (2007). *Climate change 2007: the physical science basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- IPCC. (2008). Intergovernmental panel on Climate Change. Cambio climático. Informe síntesis. Ginebra, Suiza.
- IPCC AR5 WG1. (2013). Stocker TF & cols (Eds.). Climate change: The physical science basis. Working Group 1 (WG1) contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 5th Assessment Report (AR5), Cambridge University Press.
- IPCC, Climate Change (2021). The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In V. Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M.I., Huang, M., Leitzell, K., Lonnoy, E., Matthews, J.B.R., Maycock, T.K., Waterfield, T., Yelekçi, O., Yu, R. & Zhou. B. Cambridge University Press. In Press.
- Janzen, D.H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropic. *The American Naturalist* 101, 233-249.
- Karoly, D. & Wu, Q. (2005). Detection of regional surfaces temperature trends. *Journal of Climatology* 18, 4337-4343.
- Kearney, M. & Porter, W. (2009). Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology Letters* 12, 334-350.
- Kearney, M., Shine, R. & Porter, W. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming *Proceeding of the National Academy of the Sciences of the United States of America* 106, 3835-3840.

- Keith, A.D., Akcakaya, H.R., Thuiller, W., Midgley, G.F., Pearson, R.G., Phillips, S.J., Regan, H.M., Araujo, M.B. & Rebelo, T.G. (2008). Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology letters* 4, 560-563.
- Kingsolver, J.G. & Watt, W.B. (1983). Thermoregulatory strategies in *Colias* butterflies: thermal stress and the limits to adaptation in temporally varying environments. *The American Naturalist* 121, 32-55.
- Köhler, M., Esser, L.F., Font, F., Souza-Chies, T. & Majure, L.C. (2020). Beyond endemism, expanding conservation efforts: What can new distribution records reveal? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 45.
- Kohlsdorf, T., Ribeiro, J.M. & Navas, C.A. (2006). Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa* 5, 109-118.
- Kingsbury, B.A. (1994). Thermal constraints and eurythermy in the lizard *Elgaria multicarinata*. *Herpetologica* 50, 266-273.
- Kuhn, M. & Johnson, K. (2013). Applied Predictive Modeling, *Springer*.
- Lara-Gongóra, G. (2004). A new species of *Sceloporus* (Reptilia, Sauria: Phrynosomatidae) of the *grammicus* complex from Chihuahua and Sonora, México. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 40, 1-45.
- Lara-Resendiz, R.A., Larraín-Barrios, B.C., Díaz de la Vega-Pérez, A.H. & Méndez de la Cruz, F.R. (2014). Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, 885-897.
- Lara-Resendiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B. & Méndez-de la Cruz, F.R. (2015). Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology* 48, 1-10.
- Lara-Resendiz, R.A., Galina-Tessaro, P., Pérez-Delgadillo, A.G., Valdez-Villavicencio, J.H. & Méndez-de la Cruz F.R. (2019). Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90.
- Laurance, W.F. & Williamson, G.B. (2001). Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15, 1529-1535.

- Lawler, J.J., Shafer, S.L., Bancroft, B.A. & Blaustein, A.R. (2009). Projected climate impacts for the amphibians of the Western hemisphere. *Conservation Biology* 24, 38-50.
- Lemos-Espinal, J.A. & Amaya-Elias, J.J. (1986). Aspectos generales sobre la ecología poblacional de la lagartija *Sceloporus Grammicus Microlepidotus* (Lacertilia: Iguanidae), en la vertiente oriental del volcán Iztaccíhuatl, Puebla. *Revista Mexicana De Ciencias Forestales* 11.
- Lemos-Espinal, J.A. & Ballinger, R.E. (1995a). Ecology of growth of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of Iztaccihuatl volcano, Puebla, México. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies* 22, 77-85.
- Lemos-Espinal, J.A. & Ballinger, R.E. (1995b). Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 73, 2184-2191.
- Leyte-Manrique, A., Hernández-Salinas, U., Chávez-Calzada, E., Sánchez, Ma.C., Marshall, C. & Ramírez-Bautista, A. (2006). El complejo *Sceloporus grammicus*, un grupo de lagartijas en especiación. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana A. C.* 14, 18-24.
- Leyte-Manrique, A., Ramírez-Bautista, A. & Hernández-Salinas, U. (2007). Contribución a la ecología de *Sceloporus grammicus*: presencia de cola regenerada en dos poblaciones del estado de Hidalgo, México. *Boletín Sociedad Herpetológica Mexicana* 15, 13-15.
- Leyte-Manrique, A. & Ramírez-Bautista, A. (2010). Diet of two populations of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Hidalgo, México. *The Southwestern Naturalist* 55, 98-103.
- López-Vivanco, R. (2020). Vulnerabilidad de *Sceloporus spinosus* ante el cambio climático global. Tesis Maestría, datos no publicados.
- Luna, I., Morrone, J.J. & Espinosa, D. (2004). Biodiversidad de la sierra madre oriental.
- Marquis, O., Massot, M. & Le Galliard, J.F. (2008). Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard's reproductive performance. *Ecology* 89, 2575-2583.
- Martin, T.L. & Huey, R.B. (2008). Why suboptimal is optimal: Jensen's inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist* 171, 102-118.
- Martínez-Méndez, N., Mejía, O. & Méndez de la Cruz, F.R. (2015). The past, present and future of a lizard: The phylogeography and extinction risk of *Sceloporus serrifer* (Squamata:

- Phrynosomatidae) under a global warming scenario. *A Journal Comparative Zoology* 254, 86-98.
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M. & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de historia Natural* 48, 217-240.
- Massot, M., Clobert, J. & Ferriere, R. (2008). Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology* 14, 461-469.
- Meehl, G.A, Covey, C., Delworth, T., Latif, M., McAvaney, B., Mitchell, J.F.B., Stouffer, R.J. & Taylor, K.E. (2007). The WCRP CMIP3 multimodel dataset: a new era in climate change research. *Bulletin of the American Meteorological Society* 88, 1383-1394.
- Montoya-Ciriaco, N., Gómez-Acata, S., Muños-Arenas, L.C., Dendooven, L., Estrada-Torrez, A., Díaz de la Vega-Pérez, A.H. & Navarro-Noya, Y. (2020). Dietary effects on gut microbiota of the mezquite lizard *Sceloporus grammicus* (Wiegmann, 1828) across different altitudes. *Microbiome* 8, 1-19.
- Moritz, C., Langham, G., Kearney, M., Krockenberger, A., VanDerWal, J. & Williams, S. (2012). Integrating phylogeography and physiology reveals divergence of thermal traits between central and peripheral lineages of tropical rainforest lizards. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 367, 1680-1687.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., Van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P. & Wilbanks, T. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747-756.
- Musolin, D.L. & Saulich, A.K. (2012). Responses of insects to the current climate changes: from physiology and behavior to range shifts. *Entomological Review* 92, 75-740.
- Naimi, B. & Araújo, M. (2016). Sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39, 368-375.
- Ochoa-Ochoa, L.M., Rodríguez, P., Mora, F., Flores-Villela, O. & Whittaker, R.J. (2012). Climate change and amphibian diversity patterns in México. *Biological Conservation* 150, 94-102.
- Ortega-Huerta, M. A. & Peterson, A.T. (2004). Modeling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-eastern Mexico. *Diversity and Distribution* 10, 39-54.

- Ovando-Hidalgo, N., Tun-Garrido, J., Mendoza-González, G. & Parra-Tabla, V. (2020). Efecto del cambio climático en la distribución de especies clave en la vegetación de duna costera en la península de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90, e912883.
- Parker, W.S. & Pianka, E.R. (1973). Notes on the ecology of the iguanid lizard, *Sceloporus magister*. *Herpetologica* 29, 143-152.
- Parnesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37, 637-669.
- Parnesan, C. & Yohe, G.A. (2003). Globally coherent fingerprint of climate impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Parsons, P.A. (1989). Conservation and global warming: a problem in biological adaptation to stress. *Ambio* 18, 322-325.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. & Gragner, G. (2007). Signals of range expansion and contraction of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology* 13, 147-156.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361-371.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R. & Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496-1501.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R.H. & Stockwell, D.R.B. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416, 626-629.
- Pincheira-Donoso, D., Tregenza, T., Witt, M.J. & Hodgson, D.J. (2013). The evolution of viviparity opens opportunities for lizard radiation but drives it into a climatic cul-de-sac. *Global Ecology and Biogeography* 22, 857-867.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, C. & Halffter, G. (2005). Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19, 400-410.

- Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W.E., Sinervo, B., Caetano, G.H., Miles, D.B., Colli, G.R., Diele-Viegas, L.M., Fenker, J., Santos, J.C. & Werneck, F.P. (2018). Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology* 73, 50-60.
- Porter, W.P., Mitchell, J.W., Beckman, W.A. & Dewitt, C.B. (1973). Behavioral implications of mechanistic ecology. *Oecologia* 13, 1-54.
- Pounds, J.A., Fogden, M.L.P. & Campbell, J.H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398, 611-615.
- Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H. & Larcher, W. (1973). Temperature and life. Springer-Verlag, New York.
- QGIS Development Team. (2018). QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>.
- Radchuk, V., Turlure, C. & Schtickzelle, N. (2013). Each life stage matters: The importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. *Journal of animal Ecology* 82, 275-285.
- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., García-Vázquez, U.O., Leyte-Manrique, A. & Canseco-Márquez, L. (2009). Herpetofauna del Valle de México: diversidad y conservación. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, 240 pp.
- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Lara-Tufiño, D., Mayer-Goyenechea, I.G. & Castillo-Cerón, J.M. (2014). Los Anfibios y Reptiles de Hidalgo, México: Diversidad, Biogeografía y Conservación. Sociedad Herpetológica Mexicana, A.C. México, 387 pp.
- Raxworthy, C. J., Pearson, R. G., Rabibisoa, N., Rakotondrazafy, A.M., Ramanamanjatoj, J.B., Raselimanana, A.P., Wu, S., Nussbaum, R.A. & Stone, D.A. (2008). Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology* 14, 1703-1720.
- Richman, A.D., Case, T.J. & Schwaner, T.D. (1988). Natural and unnatural extinction rates of reptiles on islands. *The American Naturalist* 131, 611-630.
- Rodríguez-Muñoz, M., Romero-Méndez, U., Castañeda-Gaytan, J.G. & Gadsden-Esparza, H. (2013). Ecología térmica y modelo de nicho potencial de *Sceloporus maculosus* (squamata:

- Phrynosomatidae) en el norte de México. *Diversidad biológica de la comarca lagunera* 159-166.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60.
- Ruibal, R. (1961) Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15, 98-111.
- Rzedowski, J. (1998), Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México En Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 129-145.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Sahagún-Sánchez, F.J., Castro-Navarro, J. & Reyes-Hernández, H. (2013). Distribución geográfica de la avifauna en la Sierra Madre Oriental de San Luis Potosí, México: un análisis regional de su estado de conservación. *Revista de Biología Tropical* 61, 897-925.
- Santos-Barrera, G., Pacheco, J. & Ceballos, G. (2004). Áreas prioritarias para la conservación de los anfibios y reptiles de México. *Biodiversitas* 57, 1-6.
- Schätti, B. & Kucharzewski, C. (2018). Identity, origin and distribution of Auguste Ghiesbreght's Mexican amphibians and reptiles *Mesoamerican Herpetology* 5, 85-110.
- Seimon, T.A., Seimon, A., Daszak, P., Halloy, R.P., Schloegel, L.M., Aguilar, C.A., Sowell, P., Hyatt, A.D., Konecky, B. & Simmons, J.E. (2007). Upward range extension of Andean anuran and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13, 288-299.
- Schloss, C.A., Nuñez, T.A. & Lawler, J.J. (2012). Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America* 109, 8606-8611.
- Seebacher, F. & Franklin, C.E. (2012). Determining environmental causes of biological effects, the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 367, 1607-1614.
- Seimon, T.A., Seimon, A., Daszak, P., Halloy, R.P., Schloegel, L.M., Aguilar, C.A., Sowell, P., Hyatt, A.D., Konecky, B. & Simmons, J. (2007). Upward range extension of Andean anurans and chytridiomycosis to extreme elevations in response to tropical deglaciation. *Global Change Biology* 13, 288-299.

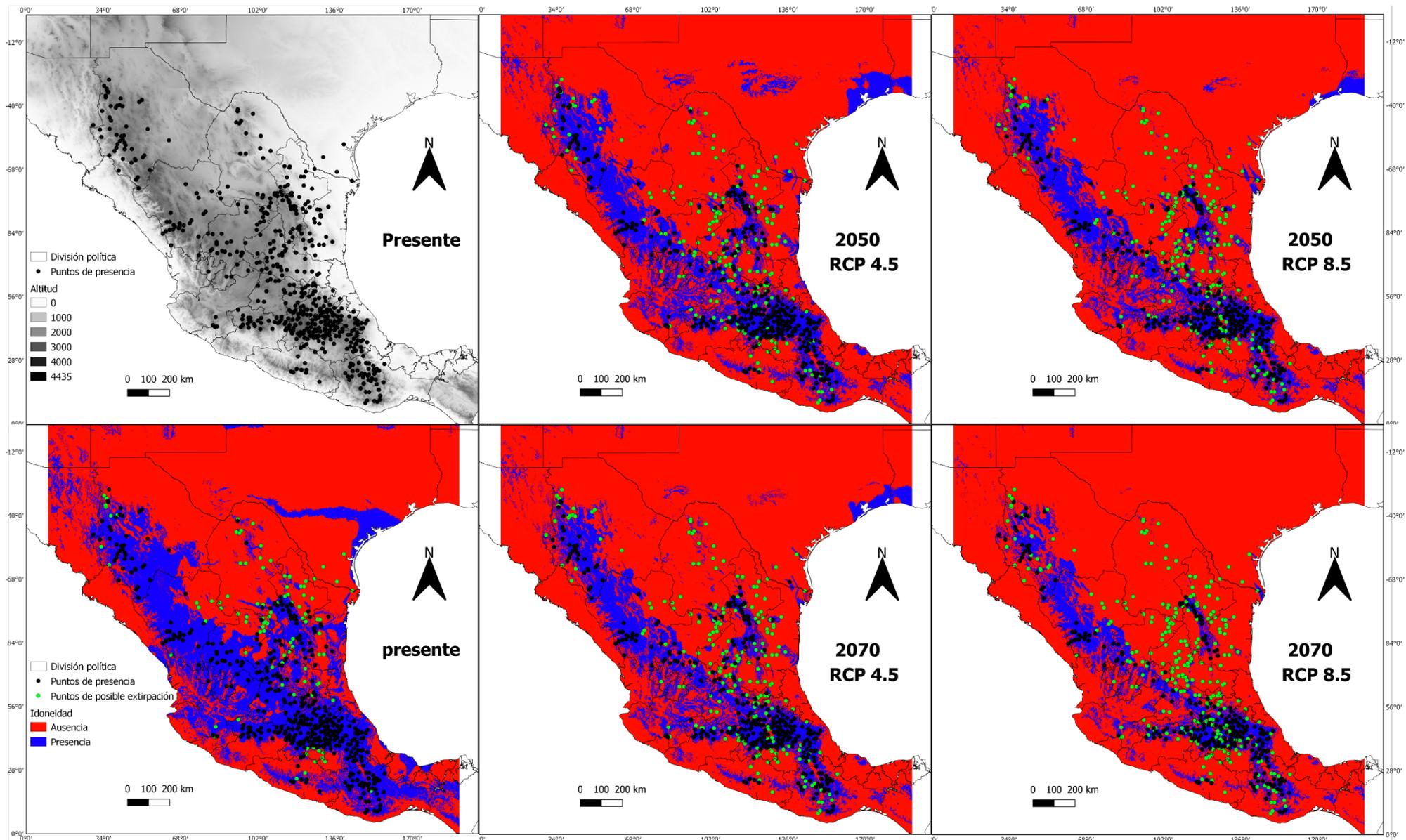
- Shawn, S., Sartorius, J., do Amaral, P.S., Durtsche, R.D., Deen, C.M. & Lutterschmidt, W.I. (2002). Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80, 1966-1976.
- Shine, R. & Kearney, M. (2001). Field studies of reptile thermoregulation: ¿how well do physical models predict operative temperatures? *Functional Ecology* 15, 282-288.
- Shine, K.P., Cook, J., Highwood, E. & Joshi, M. (2003). An alternative to radiative forcing for estimating the relative importance of climate change mechanisms. *Geophysical Research Letters* 30, 2047.
- Sinervo, B. & Adolph, S.C. (1994). Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75, 776-790.
- Sinervo, B., Méndez de la Cruz, F.R., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Duarte, C.F., Ibargüengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.A., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J. & Sites J.W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894-899.
- Sinervo, B., Lara-Resendiz, R.A., Miles, D.B., Lovich, J.E., Ennen, J.R., Müller, J., Cooper, R.D., Rosen, P.C., Stewart, J.A., Santos, J.C., Sites, Jr. J.W., Gibbons, P.M., Goode, E.V., Hillard, L.S., Welton, L., Agha, M., Caetano, G., Vaughn, M., Meléndez-Torres, C., Gadsden, H., Castañeda-Gaytan, G., Galina-Tessaro, P., Valle-Jiménez, F.I., Valdez-Villavicencio, J., Martínez-Méndez, N., Woolrich-Piña, G., Luja-Molina, V., Díaz de la Vega-Pérez, A., Arenas-Moreno, D.M., Domínguez-Guerrero, S., Fierro, N., Butterfield, S., Westpha, M., Huey, R.B., Mautz, W., Sánchez-Cordero, V. & Méndez de la Cruz, F.R. (2017). *Climate change and collapsing thermal niches of Mexican endemic reptiles*. White paper for the environmental working group of the UC-Mexico initiative, University of California.
- Sinervo, B., Miles, D.B., Wu, Y., Méndez de la Cruz, F.R., Kirchhof, S. & Qi, Y. (2018). Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Integrative Zoology* 13, 450-470.

- Sites, J.W. & Dixon, J.R. (1981). A new Subspecies of the Iguanid lizard, *Sceloporus grammicus*, from Northeastern Mexico, with Comments on its Evolutionary Implications and the Status of *S. g. disparilis*. *Journal of herpetology* 15, 59-69.
- Sites, J.W., Archie, J.W., Cole, C.J. & Flores-Villela, O. (1992). A review of phylogenetic hypotheses for lizard of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the american museum of natural history number* 213.
- Smith, H.M. & Taylor, E.H. (1950). Type localities of Mexican reptiles and amphibians. *University of Kansas Science Bulletin* 33, 313-380.
- Still, C.J., Foster, P.N. & Schneider, S.H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398, 608-610.
- Tejedo, M., Duarte, H., Gutiérrez-Pesquera, L.M., Beltrán, J.F., Katzenberger, M., Marangoni, F., Navas, C., Nicieza, A., Relyea, R., Rezende, E., Richter-Boix, A., Santos, M., Simon, M. & Sole, M. (2012). El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global. Ejemplos en anfibios. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 23, 2-27.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R E., Bakkenes, M., Beaumont, L, J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 15-148.
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Pearson, R.G., Whittaker, R.J., Brotons, L. & Lavorel, S. (2004). Uncertainty in predictions of extinction risk. *Nature*, 427, 145-148.
- Toledo-Acevedes, T. (2010). El bosque mesófilo de montaña, en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible, México D.F. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Tyre, A.J., Possingham, H.P. & Lindenmayer, D.B. (2001). Inferring process from pattern: can territory occupancy provide information about life history parameters? *Ecological Applications* 11, 1722-1737.
- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A. & Casas-Andreu, G. (1999). Anfibios y reptiles de las serranías del D.F., México. Instituto de biología UNAM. México, D.F.

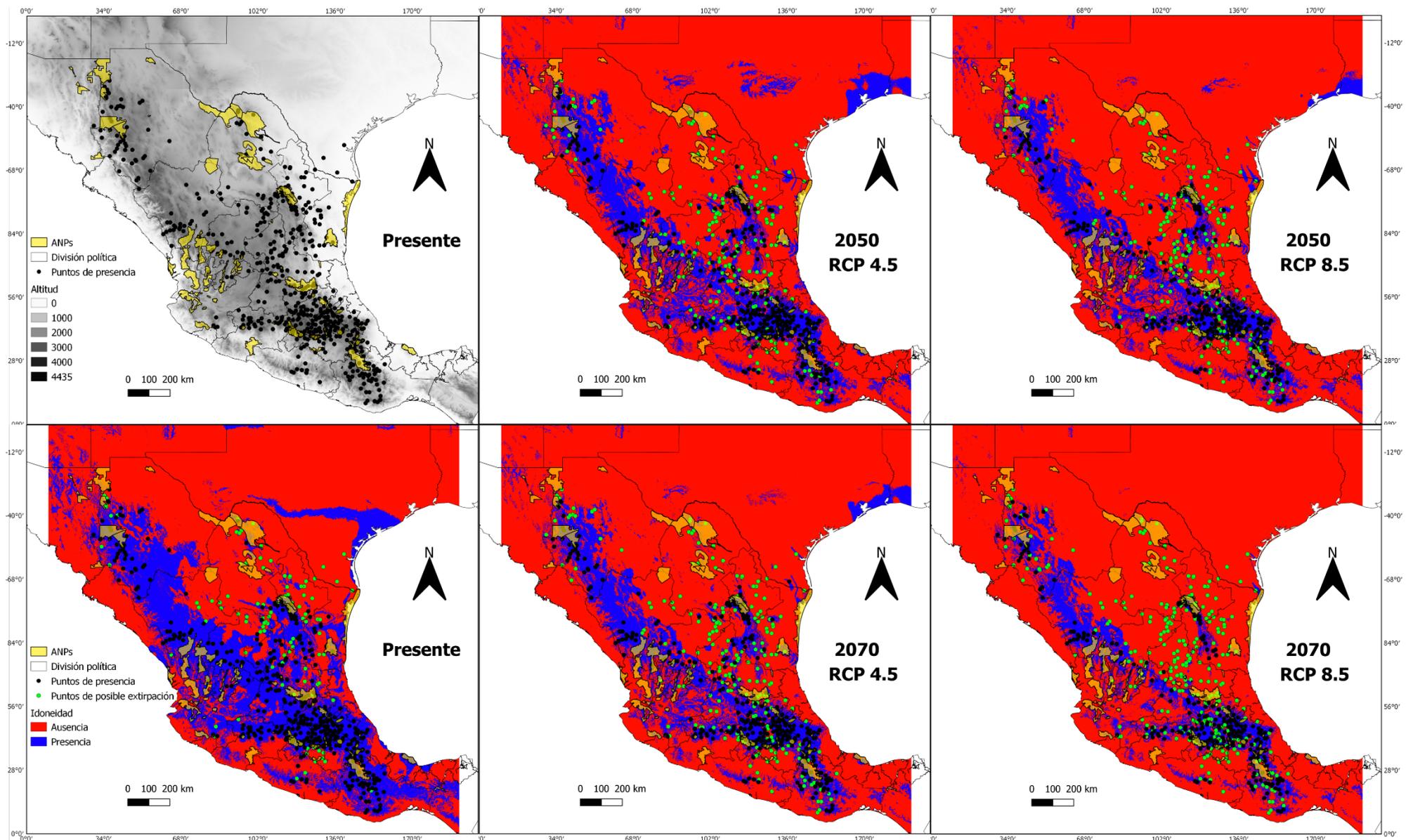
- Urrutia, R. & Vuille, M. (2009). Climate change projection for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21 st century. *Journal of Geophysical research Atmospheres* 114, 1-15.
- Van Berkum, F.H., Huey, R.B. & Adams, B. (1986). Physiological consequences of thermoregulation in a tropical lizard (*Ameiva festiva*). *Physiological Zoology* 59, 464-472.
- Villers-Ruiz, L., Rojas-García, F. & Tenorio-Lezama, P. (2006). Guía botánica del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala-Puebla. Centro de ciencias de la atmosfera. UNAM/Instituto de Biología UNAM. 15-181.
- Vite-Silva, V.D., Ramírez-Bautista, A. & Hernández-Salinas, U. (2010). Diversidad de anfibios y reptiles de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80, 473-485.
- Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 11466-11473.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Whitfield, S.M., Bell, K.E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chavez, G., Savage, J.M. & Donnelly, M.A. (2007). Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the USA* 104, 8352-8356.
- Wiens, J.A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C.A. & Snyder, M.A. (2009). Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 19729-19736.
- Wieser, W. (1973). Effects of temperatures on ectothermic organisms: ecological implications and mechanisms of compensation. Springer-Verlag, New York.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A. & Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *Plos Biology* 6, 2621-2626.
- Wilson, R.J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R. & Monserrat, V.J. (2005). Changes to the elevational limits and extents of species ranges associated with climate changes. *Ecology Letters* 8, 1138-1146.

- Winne, C.T. & Keck, M.B. (2004). Daily activity patterns of whiptail lizards (Squamata: Teiidae: Aspidoscelis): A proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Functional Ecology* 18, 314-321.
- Winter, M., Fiedler, W., Hochachka, W.M., Koehncke, A., Meiri, S. & De la Riva, I. (2016). Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. *Royal Society Open Science* 3, 1-16.
- Yarza de la Torre, E. (1971). Los volcanes de México. Ed. Aguilar. Segunda edición. México, Distrito Federal.
- Young, B.E., Lips, K.R., Reaser, J.K., Ibañez, R., Salas, A.W., Cedeño, J.R., Coloma, L.A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J.R., Muñoz, A., Bolaños, F., Chaves, G. & Romo, D. (2001). Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15, 1213-1223.
- Zamora-Camacho, F.J., Reguera, S., Moreno-Rueda, G. & Pleguezuelos, J.M. (2013). Patterns of seasonal activity in a Mediterranean lizard along a two thousand and two hundred meters altitudinal gradient. *Journal of thermal Biology* 38, 64-69.

Anexo



Anexo 1. Modelos binarios del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* (Umbral de sensibilidad ≥ 0.44) con puntos de presencia. Primera columna de izquierda a derecha en la parte superior se muestra la idoneidad en tiempo presente, segunda y tercera columna muestra los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos diferentes periodos de tiempo a futuro (2050 y 2070).



Anexo 2. Modelos binarios del nicho térmico de *Sceloporus grammicus* (Umbral de sensibilidad ≥ 0.44) con puntos de presencia y los polígonos de Áreas Naturales Protegidas (ANPs). Primera columna de izquierda a derecha en la parte superior se muestra la idoneidad en tiempo presente, segunda y tercera columna muestra los diferentes escenarios (RCP 4.5 y 8.5) en dos diferentes periodos de tiempo a futuro (2050 y 2070).

Anexo 3. Puntos de presencia y extirpación de *Sceloporus grammicus* en el área de idoneidad del nicho térmico entre tiempo presente y los dos periodos a futuro (2050 y 2070).

Periodo	Puntos de presencia	Extirpaciones
Presente	417	100
2050rcp4.5	336	181
2050rcp8.5	313	204
2070rcp4.5	304	213
2070rcp8.5	251	266