

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Implicaciones ecofisiológicas del gradiente
altitudinal en *Sceloporus grammicus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Rodrigo Barrios Montiel

Co-directores de Tesis

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez

Dr. Amando Bautista Ortega

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2018



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Implicaciones ecofisiológicas del gradiente
altitudinal en *Sceloporus grammicus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Rodrigo Barrios Montiel

Comité Tutorial

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez
Dr. Amando Bautista Ortega
Dr. Jorge Vázquez Pérez
Dr. Víctor Manuel Fajardo Guadarrama

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2018

Esta tesis se realizó bajo la codirección de Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y el Dr. Amando Bautista Ortega y la asesoría del Dr. Jorge Vázquez Pérez y el Dr. Víctor Manuel Fajardo Guadarrama. La asistencia en laboratorio por la Dra. Estela Cuevas Romero y el Dr. Jorge Rodríguez Antolín.

La fase de campo se realizó en la Estación Científica La Malinche y la fase de laboratorio en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

La Maestría en Ciencias Biológicas forma parte del Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Padrón Nacional de Posgrado (PNP).

Financiamiento

- Beca de maestría CONACYT (Número: 782924).
- Proyecto de cátedras CONACYT: Aproximación ecofisiológica para la conservación del Parque Nacional La Malinche (Número de proyecto: 883).



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Rodrigo Barrios Montiel** 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: **“Implicaciones ecofisiológicas del gradiente altitudinal en *Sceloporus grammicus*”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.


ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., JULIO 11 DE 2018




DR. ANIBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA
PÉREZ



DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA



DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ



DR. VÍCTOR MANUEL FAJARDO
GUADARRAMA



DRA. MELISSA PLASMAN



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, Universidad Autónoma de Tlaxcala por mi formación académica.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante la maestría (782924).

A los miembros del comité tutorial Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez, Dr. Amando Bautista Ortega, Dr. Jorge Vázquez Pérez, Dr. Víctor Manuel Fajardo Guadarrama por su tiempo y dedicación para que este proyecto fuera posible.

Al proyecto (Programa de Mejoramiento de Profesorado: PROMEP-SEP; UATLX-PTC-085 to EC) del laboratorio de endocrinología y al proyecto (Apoyo de Infraestructura al Cuerpo Académico de Fisiología del Comportamiento, UATx: 225126) del laboratorio de biología celular, por el apoyo en el uso de equipo.

Agradecimientos a título personal

A mi familia, por el apoyo incondicional que siempre me ha brindado en cualquier decisión y proyecto que inicio.

A mi comité tutorial, que con mucho esfuerzo y dedicación guiaron este proyecto y mi formación académica.

A los compañeros de trabajo en campo Miguel A. Domínguez Godoy, Erick Gómez Campos, Dra. Melissa Plasman, Brasil Canales Gordillo, José Morales, Itzel Evangelista, Juan Mario Otero, por su apoyo y los momentos compartidos.

A los compañeros del Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo, ABO, Verito, Esme, Irene, Zepeda, Karlita, Lilian, Lulú, Ceci y Enrique, por haberme brindado no solo un espacio de trabajo, sino su amistad y apoyo en todo momento.

A los compañeros de generación por los momentos compartidos en clase, las distracciones compartidas y los momentos que siempre estuvo presente su amistad.

Dedicatoria

A mi familia, que siempre ha sido y será el impulso que me ayuda a seguir adelante.

Resumen

Los sistemas de alta montaña representan desafíos fisiológicos para los organismos que los habitan debido a que los factores abióticos cambian acorde al gradiente altitudinal (e.g. temperatura, humedad relativa, presión parcial de oxígeno). Por esto, pocas especies de animales logran habitar con éxito dichos ambientes. *Sceloporus grammicus* es la lagartija con mayor distribución en México y se ha adaptado con éxito a diferentes condiciones abióticas, presentando óptimas respuestas fisiológicas a los sistemas de alta montaña. En el presente trabajo se evaluaron parámetros de termorregulación, hematológicos y morfométricos en *S. grammicus* habitando tres altitudes diferentes en un sistema de alta montaña, con el fin de observar la influencia ambiental en la variación en parámetros fisiológicos y morfológicos a nivel de especie. Los resultados de termorregulación indican que esta especie presenta requerimientos térmicos similares sin importar la altitud que habite, además, se encontró un efecto de la condición reproductiva en hembras, ya que hembras gestantes de las tres altitudes presentaron similares requerimientos térmicos y fueron menores a diferencia de hembras no gestantes y machos. Se encontraron diferencias interpoblacionales en parámetros hematológicos, lagartijas de mayor altitud presentaron menor concentración de hemoglobina, mayor porcentaje de hematocrito y menor área de los eritrocitos, atributos fisiológicos que les permiten habitar exitosamente estos ambientes hipóxicos. Respecto a los parámetros morfométricos, encontramos una correlación inversa entre la elevación y la talla corporal, lagartijas habitando mayor altitud presentan menor masa, longitud hocico-cloaca y volumen, siendo éstas características que les permiten asimilar calor en periodos cortos, por lo que esta especie sigue de manera inversa la Regla de Bergmann. Las variaciones en los factores abióticos influyen en los parámetros evaluados, sin embargo, *S. grammicus* está adaptada fisiológica y morfológicamente a diferentes ambientes, lo cual le permite presentar una amplia distribución geográfica. La adaptación de una especie a diferentes ambientes asegura su éxito reproductivo y supervivencia, a pesar de habitar sitios contrastantes, característica observada en especies ecológicamente exitosas.

ÍNDICE

	Pág.
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
3. Justificación	5
4. Hipótesis	6
5. Objetivos	6
5.1 Objetivo general	6
5.2 Objetivos específicos	6
6. Especie y área de estudio	7
6.1 Especie de estudio	7
6.2 Área de estudio.....	9
7. Capítulo 1. Ecología térmica de <i>Sceloporus grammicus</i> en un sistema de alta montaña.....	10
7.1 Introducción y antecedentes.....	11
7.2 Objetivos	13
7.3 Hipótesis	14
7.4 Material y métodos	14
7.5 Análisis estadístico.....	21
7.6 Resultados.....	22
7.7 Discusión.....	32
7.8 Conclusiones	36
8. Capítulo 2. Respuestas hematológicas de <i>Sceloporus grammicus</i> frente a la hipoxia en un sistema de alta montaña.	37
8.1 Introducción y antecedentes.....	38
8.2 Objetivos	39
8.3 Hipótesis	39
8.4 Material y métodos	40
8.5 Análisis Estadístico	44
8.6 Resultados.....	45
8.7 Discusión.....	48
8.8 Conclusiones	50
9. Capítulo. Regla de Bergmann inversa en <i>Sceloporus grammicus</i> , una lagartija habitante de ecosistemas de alta montaña.	51
9.1 Introducción y antecedentes.....	52
9.2 Objetivos	53
9.3 Hipótesis	53
9.4 Material y métodos	54
9.5 Análisis estadístico.....	56
9.6 Resultados.....	57
9.7 Discusión.....	68
9.8 Conclusiones	71
10. Discusión general	72

11. Conclusiones generales	74
12. Referencias.....	75
13. Anexos.....	86
13.1 Apéndice A. Términos de ecología térmica.	86

1. Introducción

La ecofisiología es un área de la ecología que estudia las respuestas fisiológicas de un organismo bajo la influencia del ambiente en donde habita (Lüttge y Scarano 2004). Las investigaciones de carácter ecofisiológico se centran en la influencia del ambiente sobre la fisiología de un organismo (Navas 1999). El concepto de ecofisiología también se ha extendido en aspectos como el comportamiento, morfología, bioquímica y rasgos de historia de vida, entre otros (Luna-Jorquera 2003). Una de las respuestas fisiológicas influenciadas por el ambiente es la termorregulación (Lara-Reséndiz et al. 2014a, López-Dávila 2014). Los animales presentan dos mecanismos principales para termorregular: endotermia y ectotermia. En la endotermia los animales alcanzan intervalos térmicos usando fuentes de calor metabólico interno (Bennett y Ruben 1979). En la ectotermia, los animales utilizan fuentes de calor externas para mantener su temperatura corporal (T_c) dentro de intervalos de temperatura corporal preferida (T_{set}) para llevar a cabo los procesos biológicos de manera óptima (Hertz et al. 1993, Abram et al. 2017). Sin embargo, la temperatura ambiental es fluctuante, con lo cual los organismos que habitan sitios con baja calidad térmica (*de*) deberán ser termorreguladores eficientes para alcanzar y mantener una T_c dentro de intervalos óptimos. Una de las adaptaciones que presentan los animales ectotermos para que su T_c sea óptima a procesos biológicos, es la conservación de calor (Ivanov 2006).

Los animales ectotermos presentan estrategias conductuales y fisiológicas para mantener la T_c dentro de estos intervalos, tales como: conducción o tigmotermia (obtención de energía por contacto físico con el sustrato en el que se encuentra el organismo), convección o heliotermia (absorción de calor por medio del aire), radiación (obtención de calor directamente del sol), evaporación (proceso por el cual un animal ectotermo disipa calor), posturas corporales y otras conductas de termorregulación activa (Saint 1980, Kiefer et al. 2007).

La temperatura es uno de los factores abióticos más importantes para los organismos ectotermos porque determina muchas de sus funciones biológicas y tiene un

impacto directo en su desempeño físico (Hertz et al. 1993, Blouin-Demers y Weatherhead 2001, Lourdais et al. 2004, Andrews y Schwarzkopf 2012).

Las características térmicas de los sitios habitados por los organismos ectotermos están determinadas principalmente por la altitud y la latitud, y podrían promover diferencias en los requerimientos térmicos y adaptaciones fisiológicas (Van Damme et al. 1989, Webber y Bryson 2015). Está ampliamente descrito que a medida que la latitud y la altitud aumentan la temperatura disminuye, lo que provoca importantes desafíos en las respuestas adaptativas de ectotermos (Angilleta 2009). En relación a la altitud, los sistemas de alta montaña se clasifican según la altitud que presentan, expresado en metros sobre el nivel del mar (msnm). México presenta montañas que superan los 3900 msnm, este es el punto de transición entre la media y la alta montaña (Neyra-Jáuregui 2012). La temperatura del aire disminuye conforme aumenta la altitud, a un ritmo cercano a 6.5°C por cada 1000 m, sin embargo, esto depende de otros factores, como la orientación del terreno.

Debido a que la temperatura ambiental determina las características de historias de vida como crecimiento (Lemos y Ballinger 1995b), reproducción (Licht 1965, Beuchat 1988) y supervivencia (Lara et al. 2015) en ectotermos, se espera una variación en las respuestas fisiológicas entre animales de una misma especie que habitan diferentes ambientes. La termorregulación es uno de los principales mecanismos fisiológicos en reptiles, ya que influye en actividades como alimentación y metabolismo de los alimentos (Gillooly et al. 2001, Geiser 2004), reproducción y gestación (Ladyman et al. 2003, Solick y Barclay 2006), locomoción y comportamiento (Hertz et al. 1988, Blumberg et al. 2002), entre otros.

Además de las bajas temperaturas, los ambientes de gran altitud presentan presiones parciales menores de oxígeno (Storz y Moriyama 2008). La hipoxia hipobárica se produce por la disminución de la presión barométrica al aumentar la altitud, por consecuencia, una menor presión parcial de oxígeno. A estas elevaciones el organismo debe compensar la hipoxia para mantener las cantidades de oxígeno en los tejidos y llevar a cabo funciones fisiológicas como el metabolismo de los alimentos, capacidades locomotoras y equilibrio térmico (Beall 2006, Storz 2007). Los hábitats naturales de los

reptiles se extienden desde el nivel del mar hasta los 4900 msnm (Wall 1899, Weber 2007, Aparicio et al. 2015). Los reptiles muestran una gran capacidad para habitar elevadas altitudes, enfrentándose a condiciones de hipoxia que desafían su metabolismo aeróbico. En consecuencia, presentan modificaciones funcionales y estructurales tanto a nivel celular como a nivel morfológico (Weber 2007, Storz y Moriyama 2008, González et al. 2015).

Cabe señalar que en diferentes especies de reptiles habitando sistemas de alta montaña, la información de parámetros ecofisiológicos se han evaluado de manera independiente, tales como parámetros térmicos (Woolrich-Piña et al. 2006) hematológicos (González et al. 2017) y morfométricos (Zamora-Camacho et al. 2014). Sin embargo, la evaluación de diferentes parámetros en una especie podría ofrecer un panorama amplio de las estrategias fisiológicas y morfológicas que permiten adaptarse a diferentes ambientes. Un reptil que habita un sistema de alta montaña permite evaluar parámetros térmicos debido a la dependencia de las fuentes de calor externas para termorregular (Hertz et al. 1993, Blouin-Demers y Weatherhead 2001), así como parámetros hematológicos en respuesta a ambientes hipóxicos (González et al. 2015). Con la finalidad de evaluar la influencia del ambiente en las respuestas fisiológicas a nivel intraespecífico.

2. Antecedentes

Los reptiles son animales que presentan una amplia distribución geográfica, habitan diferentes ecosistemas, desde zonas desérticas, tropicales, bosques templados, hasta ambientes montañosos (Flores y García 2014, Fernández-López y Lavín-Murcio 2016). Sin embargo, tienen restricciones geográficas en los polos. Se han evaluado diferentes características fisiológicas en una gran variedad de especies de lagartijas, generalmente relacionadas al sitio donde habitan. Al ser animales ectotermos, el principal aspecto evaluado es la termorregulación. Para ello se han propuesto diferentes protocolos e índices para evaluar aspectos en el desempeño de la termorregulación. Uno de ellos es el protocolo de Hertz et al. propuesto en 1993, en cual, mediante el uso de variables térmicas se evalúan los índices de precisión de temperatura corporal, calidad térmica del

hábitat y la eficiencia de termorregulación. Sin embargo, este último índice presenta ciertos inconvenientes, debido al cálculo matemático el resultado nos indica una proporción con valores desde -1 a 1 y diferentes valores numéricos pueden ofrecer un resultado similar y tener conclusiones erróneas si no se tienen los índices usados para calcular dicho valor y realizar comparaciones. Por tal motivo Blouin-Demers y Weatherhead en 2001, proponen solo tomar en cuenta la diferencia entre la precisión de temperatura corporal y la calidad térmica del hábitat, y establecer un valor que representa el esfuerzo en la termorregulación que debe realizar el animal para habitar ciertos ambientes. Se han evaluado estos índices, aunque de manera independiente, además se han descrito características termorreguladoras de diferentes especies de lagartijas habitando un mismo sitio (Lara et al. 2014b) o de una misma especie en un ambiente determinado (Woolrich et al. 2006). Sin embargo, existe escasa información sobre la ecología térmica de una misma especie habitando diferentes sitios o ambientes (Díaz de la Vega-Pérez et al. 2013), como los que se generan en un sistema montañoso. El cual, al aumentar la altitud, presenta diferentes características bióticas y abióticas.

Otro aspecto fisiológico evaluado en diferentes especies de lagartijas, son las respuestas hematológicas en relación a un sistema montañoso, sin embargo, ésta información aún es poco clara, ya que se presenta una variación en dichos parámetros dependiendo la especie. Un estudio en lagartijas sudamericanas realizado por Ruiz et al. en 1993 no mostró ninguna relación entre parámetros hematológicos y la altitud a la que se encontraban habitando en un gradiente altitudinal de 200 a 4500 msnm. Aquí se esperaría que se presentara un aumento en los parámetros hematológicos conforme la altitud aumentaba, para compensar la hipoxia a la que estaban expuestas las lagartijas, tal como en el estudio realizado por González et al. (2015) en la especie *Sceloporus torquatus*, la cual mostró un aumento lineal en la mayoría de los parámetros evaluados en un intervalo altitudinal de 1595 a 2714 msnm. Sin embargo, esta característica no fue observada en el estudio de González et al. (2017) en la especie *Sceloporus grammicus*, la cual mostró que las lagartijas de los diferentes pisos altitudinales (desde 2500 hasta 4300 msnm) presentan un patrón no lineal en los parámetros hemáticos a diferencia de la otra especie.

Un aspecto biológico ampliamente evaluado de una misma especie relacionado a diferentes sitios donde habita es la morfometría. Carl Bergmann en 1847 establece una regla ecológica donde animales endotermos de una misma especie que habitan ambientes fríos presentan mayores tallas corporales, a diferencia de animales que habitan sitios cálidos, esto en relación a la conservación de calor. Sin embargo, en animales ectotermos actualmente esta regla aún es contradictoria, ya que algunas especies de insectos, tortugas y lagartijas siguen esta regla en un patrón similar a los endotermos (Ashton 2002b, Ashton y Feldman 2003, Arnett y Gotelli 2003, Angilletta et al. 2004, Zamora et al. 2014, Ramírez-Delgado et al. 2016). Pero otras especies de lagartijas, serpientes y anfibios siguen de manera inversa dicha regla, presentando tallas corporales menores en ambientes fríos (Ashton y Feldman 2003, Adams y Church 2008).

3. Justificación

Los sistemas montañosos generan variación de las características ambientales, por ello, los organismos presentan diferencias en las respuestas fisiológicas y morfológicas, lo cual puede observarse en poblaciones de especies con amplia distribución geográfica. Se han evaluado parámetros ecofisiológicos en distintas especies de reptiles de manera independiente, sin embargo, la investigación de respuestas ecofisiológicas y morfológicas en un mismo modelo de estudio puede ampliar el conocimiento de las características adaptativas que promueven que las especies puedan habitar diferentes ambientes.

Actualmente las evidencias aún son contradictorias respecto a la influencia del gradiente altitudinal sobre parámetros ecofisiológicos en los organismos ectotermos. Este proyecto va a proveer información que soporte/refute antecedentes y teorías planteadas respecto a respuestas ecofisiológicas bajo la influencia del gradiente altitudinal a nivel intraespecífico, además de integrar la evaluación de parámetros ecofisiológicos y morfológicos en un modelo de estudio.

4. Hipótesis

La temperatura del ambiente y la presión parcial de oxígeno de los sistemas de alta montaña disminuyen conforme aumenta la altitud, lo cual tienen una relación directamente proporcional en los parámetros fisiológicos y una inversamente proporcional en los parámetros morfológicos en *Sceloporus grammicus*.

Predicciones

- Los sitios de mayor altitud en un sistema de alta montaña presentarán menor calidad térmica, por lo tanto, las lagartijas *Sceloporus grammicus* responderán a estos ambientes térmicamente extremos con una mayor precisión de temperatura corporal, altos índices de eficiencia de termorregulación para alcanzar intervalos térmicos, además presentarán tallas corporales menores, que les permiten asimilar calor en menor tiempo.
- Los parámetros hematológicos de lagartijas *Sceloporus grammicus* que habitan sistemas de alta montaña incrementarán en función de una mayor altitud, para compensar la hipoxia a la cual están expuestas.

5. Objetivos

5.1 Objetivo general

Evaluar las implicaciones de un gradiente altitudinal en las respuestas ecofisiológicas de *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña.

5.2 Objetivos específicos

- Evaluar la influencia de un gradiente altitudinal en la eficiencia de termorregulación de *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña.

- Evaluar la influencia de un gradiente altitudinal en parámetros hematológicos de *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña.
- Evaluar la influencia de un gradiente altitudinal en parámetros morfométricos de *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña.

6. Especie y área de estudio

6.1 Especie de estudio

La lagartija *Sceloporus grammicus* (Fig. 1) es un reptil que presenta una amplia distribución tanto a nivel latitudinal como altitudinal. Se distribuye desde los 500 hasta los 4600 msnm, desde el norte de Texas hasta la parte sur de Oaxaca (Fig. 2). Habita en diferentes microclimas y regiones debido a su plasticidad fenotípica, desde montañas de bosque templado, bosques de coníferas y encinos, vegetación xerófila, pedregales, arbustos, troncos, cortezas de árbol, así como zonas habitadas por el hombre, ya sean rurales o urbanas, se encuentra en paredes de casas, bardas y lugares abandonados (CONABIO 2000, Altamirano et al. 2015). Es de hábitos diurnos, arborícolas y saxícolas. Se alimenta principalmente de insectos y artrópodos; pequeños escarabajos, hormigas, moscas, arañas, etc. Presenta dimorfismo sexual, la región ventral en hembras es de tonalidades grises a amarillos y los machos presentan parches color azul turquesa, poros femorales más pronunciados y escamas postclocales, lo que los diferencia de las hembras. Es una especie vivípara, la reproducción es otoñal, en esta época inicia el apareamiento, el desarrollo embrionario ocurre en el invierno, y los nacimientos en primavera (CONABIO 2000, Durán 2012, Lozano 2013).



Fig. 1. *Sceloporus grammicus*.

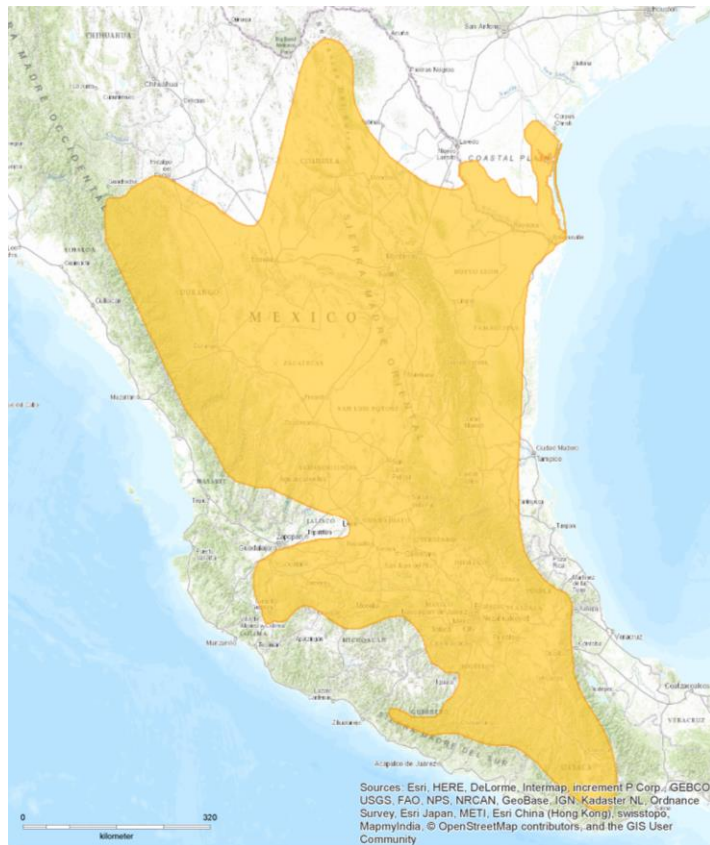


Fig. 2. Distribución geográfica de *Sceloporus grammicus*. Tomada de IUCN redlist.

6.2 Área de estudio

El presente estudio se realizó en el volcán Parque Nacional La Malinche (Fig. 3), localizado entre los estados de Tlaxcala y Puebla, se ubica entre los 19°06'04'' y 19°20'06'' de latitud N, y los 97°55'41'' y 98°10'52'' de longitud W. El Parque tiene una superficie de 45,852 ha de las cuales 31,419 corresponden a Tlaxcala y 14,433 a Puebla. Alcanza una altitud de 4461 msnm y es la quinta cima más alta de la Faja Volcánica Transmexicana. El clima de la Malinche se puede expresar de acuerdo a los pisos climáticos, debido a que en los diferentes niveles altitudinales es posible encontrar variaciones significativas de temperatura y humedad. En el piso inferior, de los 2000 hasta los 3000 msnm, el clima es templado subhúmedo con una temperatura entre 18 y 12 °C. El clima semifrío se ubica por encima de los 3000 a los 4000 msnm donde la temperatura fluctúa entre 12 y 5 °C. Por encima de los 4000 msnm se encuentra un clima frío con temperaturas entre 5 y 2 °C (Villers et al. 2006).



Fig. 3. Parque Nacional Volcán La Malinche.

7. Capítulo 1. Ecología térmica de *Sceloporus grammicus* en un sistema de alta montaña.

Resumen

Los sistemas de alta montaña proporcionan características bióticas y abióticas variables en un área relativamente pequeña. La estricta dependencia de animales ectotermos a la temperatura ambiental influye en su comportamiento y ecología térmica. Se evaluaron las estrategias de termorregulación de una especie con una amplia distribución altitudinal, *S. grammicus*, que se puede encontrar de 2600 a 4200 msnm en el Parque Nacional Volcán La Malinche. Se encontró que la calidad térmica de los sitios habitados por *S. grammicus* está influenciada por la altitud, sitios de mayor elevación (4150 msnm) presentaron menor calidad térmica, se observó que las temperaturas críticas mínimas se encontraron cerca de los intervalos de temperaturas operativas, principalmente en lagartijas del sitio de mayor altitud, lo cual indica que habitan sitios térmicamente restrictivos. Sin embargo, a pesar de estar expuestas a diferentes condiciones climáticas, las lagartijas de las tres elevaciones diferentes tienen requerimientos térmicos similares. Las lagartijas de mayor elevación presentaron menores índices de precisión y eficiencia de termorregulación probablemente debido a la baja calidad térmica de su entorno. Se encontró que las hembras gestantes presentan menores requerimientos térmicos, y estos requerimientos son similares en lagartijas de las tres elevaciones sin importar el sitio de origen. Además se observó que la temperatura corporal está influenciada principalmente por la temperatura del sustrato (Tigmotermia). La amplia distribución altitudinal de *S. grammicus* no está influenciada por la temperatura ambiental, ya que estas lagartijas habitan sitios con baja calidad térmica. El amplio repertorio de estrategias fisiológicas, conductuales y ecológicas permiten a esta especie habitar con éxito ambientes térmicamente contrastantes.

7.1 Introducción y antecedentes

La eficiencia de la termorregulación hace referencia a la capacidad de un animal ectotermo de termorregular con los recursos disponibles mediante procesos fisiológicos y conductuales. La selección natural puede favorecer una respuesta rápida de la especie a diferentes ambientes térmicos, beneficiando la adaptación o aclimatación local (es decir, plasticidad fenotípica, West-Eberhard 2003) dentro de un gradiente latitudinal o altitudinal. Mayores latitudes o elevaciones promueven temperaturas más bajas, conducen a una disminución en la calidad térmica del ambiente (*de*) y podrían promover una disminución en la precisión (*db*) y la eficiencia de la termorregulación, basada en el modelo de costo-beneficio (Huey y Slatkin 1976, Hertz et al. 1993). Por lo tanto, la selección natural puede alterar los parámetros clave de la biología térmica, incluida la temperatura corporal activa en campo (T_c), temperatura seleccionada (T_{sel}), temperatura crítica mínima ($TC_{mín}$) y temperatura crítica máxima ($TC_{máx}$) entre las poblaciones expuestas a diferentes condiciones ambientales (ver el apéndice A para terminología específica: Huey y Slatkin 1976, Van Damme et al. 1989, Angilletta et al. 2002, Angilletta 2009). Estas condiciones podrían generar en los reptiles una mayor eficiencia de termorregulación en ambientes de baja temperatura (Cahill et al. 2012, Huey et al. 2012, Somero 2010).

Por un lado, la hipótesis estática sostiene que la fisiología en la termorregulación no evoluciona fácilmente y que los requerimientos térmicos son conservadores entre las diferentes poblaciones y especies (Hertz et al. 1983, Crowley 1985, Andrews 1998, Seebacher y Shine 2004, Díaz de la Vega-Pérez et al. 2013). Esta visión conservadora ha recibido apoyo de observaciones de que las especies estrechamente relacionadas que habitan en entornos contrastantes muestran requerimientos térmicos similares (Bogert 1949, Hertz et al. 1983, Crowley 1985). Por otro lado, algunos estudios sugieren una hipótesis lábil; que establece que las preferencias térmicas pueden evolucionar entre poblaciones y especies (Angilletta et al. 2002). Esta respuesta lábil puede estar asociada a la aclimatación (es decir, a la plasticidad fenotípica) o a la respuesta adaptativa a las condiciones ambientales. Actualmente, la respuesta adaptativa/aclimatación conservadora

y local se consideran dos extremos de un continuo de patrones evolutivos (Angilleta et al. 2002, Sagonas et al. 2013).

En cualquier caso, la determinación de los factores ambientales y la respuesta correlativa de la fisiología térmica entre especies o poblaciones es un tema central, dada la actual amenaza de pérdida de biodiversidad asociada al cambio climático global (Sinervo et al. 2010). En la actualidad, hay pocos estudios realizados en lagartijas sobre ecología térmica tomando en cuenta la variación espacial como los gradientes altitudinales (Lara et al. 2014b). Pocos estudios se enfocan en respuestas térmicas de lagartijas que se encuentran distribuidas en gradientes altitudinales, donde el ambiente cambia gradualmente provocando respuestas conductuales y/o fisiológicas (Marquet et al. 1989). Por otra parte, se han observado diferentes estrategias de termorregulación en otras especies de ectotermos, por ejemplo, en anfibios que habitan en altitudes de 3500 msnm, tienden a utilizar ambos mecanismos de termorregulación, la tigmotermia y la heliotermia. Estos organismos tienen dificultades en la termorregulación conductual, un motivo de esto es por la evaporación del agua a través de su piel (Navas 1998), las necesidades energéticas de las ranas de elevada altitud a diferencia de las de baja altitud son comparativamente bajas (Navas y Chauí 2007).

Específicamente, las lagartijas son organismos modelo en el estudio de la biología térmica, debido a su dependencia de los factores ambientales. Las lagartijas dentro de una población enfrentan las mismas condiciones ambientales y, por lo tanto, se esperaría una respuesta similar en la termorregulación en todos los miembros de la población. Sin embargo, la etapa reproductiva, particularmente en las hembras, puede generar desviaciones de los parámetros clave de las actividades de termorregulación. Las temperaturas corporales más bajas de las hembras gestantes del género *Sceloporus*, están asociadas a la maduración de los embriones, donde las temperaturas altas pueden llevar a la muerte embrionaria (Andrews et al. 1997, Andrews y Schwarzkopf 2012, López-Alcaide et al. 2017) Esto implica que lagartijas en etapa reproductiva son más sensibles a los cambios de temperatura y, en especies con biología térmica conservadora que habitan sitios con diferente calidad térmica, esta restricción podría potencialmente aumentar el riesgo de extinción de poblaciones en diferentes escenarios de cambio

climático (Sinervo et al. 2010) dado que el desarrollo embrionario precisa de ciertos requerimientos térmicos (Georges et al. 2005). Lagartijas del género *Sceloporus* han sido determinadas como conservadoras en sus requerimientos térmicos (Andrews 1998), a pesar de que presentan una de las distribuciones latitudinales y altitudinales más amplias en América del Norte y Central, desde el norte de EE. UU. Hasta el norte de Panamá, y de 0 a más de 4600 msnm (Sites et al. 1992).

En la especie *Sceloporus grammicus* se han evaluado parámetros e índices de termorregulación de manera independiente sin tomar en cuenta las variaciones ambientales generadas por un gradiente altitudinal, por ello es importante analizar como un sistema de alta montaña influye en la eficiencia de termorregulación y requerimientos térmicos, observar si se presenta una diferencia en dichos parámetros en función al sexo y condición reproductiva de hembras, lo cual ayudaría a dar un enfoque sobre el riesgo de extinción en diferentes escenarios de cambio climático en esta especie, además de apoyar una hipótesis de termorregulación estática o lábil.

7.2 Objetivos

General

- Evaluar la influencia de la temperatura del ambiente de un sistema de alta montaña en la ecología térmica de *Sceloporus grammicus*.

Específicos

- Determinar la temperatura corporal de actividad (T_c), temperatura seleccionada (T_{sel}), intervalos de temperatura seleccionada (T_{set}) y temperatura operativa (T_o) de *Sceloporus grammicus* en tres altitudes diferentes de un sistema de alta montaña.

- Calcular índices de termorregulación: precisión de temperatura corporal (db), calidad térmica del hábitat (de) y eficiencia de termorregulación (E y $db-de$) de *Sceloporus grammicus*.
- Evaluar las tolerancias térmicas: temperatura crítica mínima ($TC_{mín}$) y temperatura crítica máxima ($TC_{máx}$) de *Sceloporus grammicus* de tres altitudes diferentes de un sistema de alta montaña.

7.3 Hipótesis

- La temperatura del ambiente de los sistemas de alta montaña disminuye conforme aumenta la altitud, lo cual tiene una relación directamente proporcional en aspectos de ecología térmica de *Sceloporus grammicus*.

Predicciones

- La calidad térmica de los sitios habitados por *S. grammicus* será menor en función de una mayor elevación.
- Las lagartijas *S. grammicus* que habitan mayores altitudes presentarán mayor precisión y eficiencia de termorregulación para compensar la baja calidad térmica de los sitios que habitan.
- Los requerimientos térmicos (T_{sel}) de las lagartijas *S. grammicus* en condición reproductiva (hembras gestantes) serán menores a diferencia de T_{sel} de hembras no gestantes y machos, y serán conservados independientemente de la elevación.

7.4 Material y métodos

Las zonas de muestreo se localizan a tres diferentes altitudes del volcán la Malinche (Fig. 4): la primera zona se encuentra a 2600 msnm, en el municipio de Ixtenco, en la región de San Cristóbal (A), la segunda zona a 3100 msnm, ubicada en la Estación Científica La Malinche (ECLM) (B) y la tercera zona a 4150 msnm, cerca de la cima del volcán La Malinche (C).

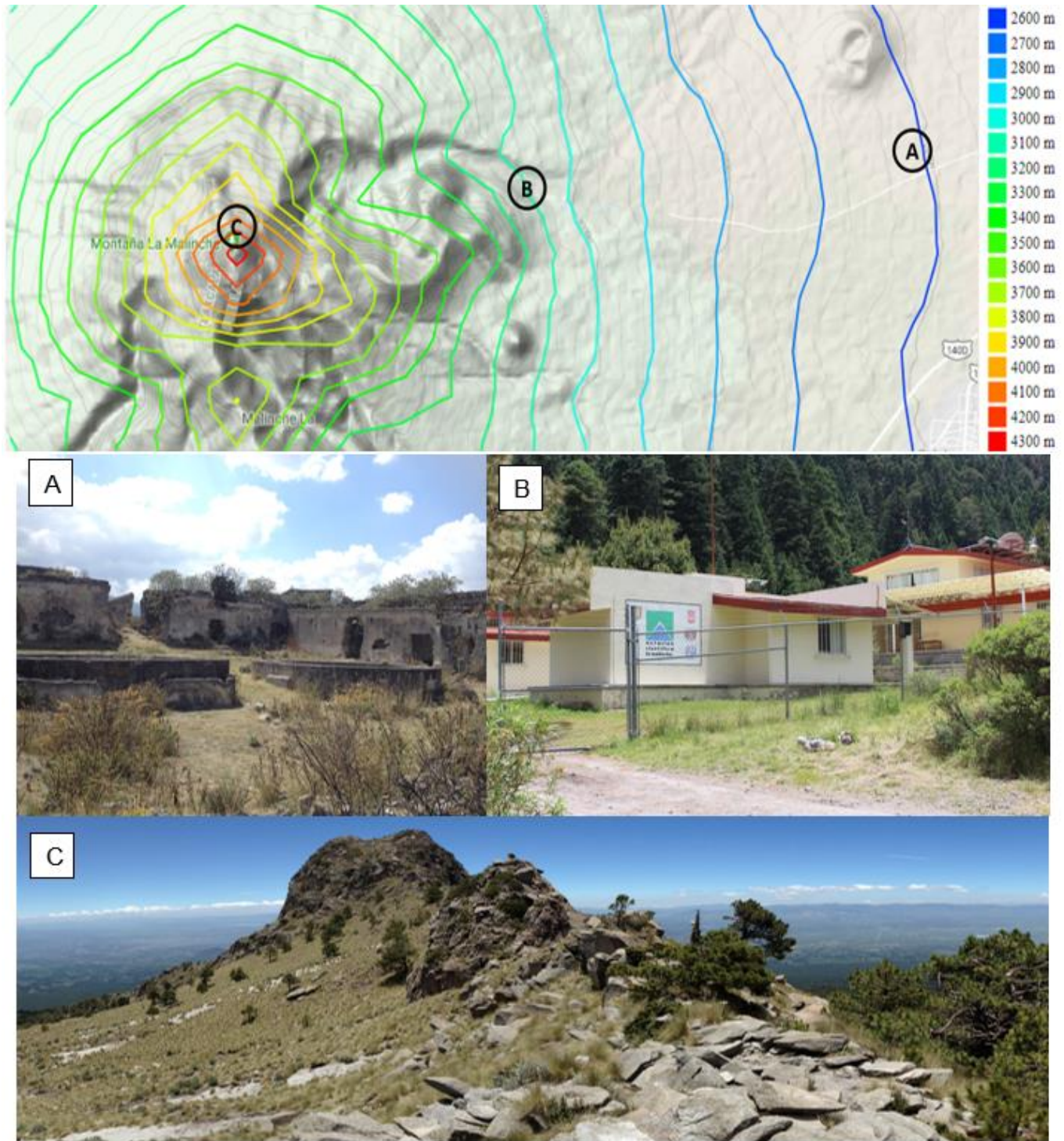


Fig. 4. Zonas de muestreo. (A) San Cristóbal, municipio de Ixtenco (2600 msnm), (B) ECLM (3100 msnm), (C) Cima del volcán La Malinche (4150 msnm).

El trabajo de campo se realizó durante 42 meses (septiembre 2014 – febrero 2018). Todos los sitios de muestreo fueron visitados al menos 7 veces al año para registrar datos de diferentes estaciones y etapas reproductivas de las lagartijas. Las lagartijas se capturaron con caña de pescar con nudo corredizo o a mano, durante el período de actividad (8:00 a 18:00 hrs). Inmediatamente después de la captura se registró la T_c por la cloaca con un termómetro digital de lectura rápida (Fluke 54 II), temperatura del aire (T_a) con el sensor a 2 cm por encima del sitio de la percha y temperatura del sustrato (T_s) con el sensor colocado directamente en el sitio de la percha, tanto la T_a y T_s se registraron con el bulbo del termómetro a la sombra, generada con la mano con el fin de evitar registrar la temperatura por radiación. Después de la toma de datos, los ejemplares se marcaron con un plumón de tinta indeleble en la parte ventral, asignándoles el número de captura. Las lagartijas que requirieron más de 2 minutos para ser capturadas no se registraron datos de T_c , ya que se presenta una menor T_c debido a un mayor tiempo de captura (Andrews 1994, Andrews et al. 1999).

Las lagartijas fueron transferidas a la Estación Científica La Malinche (3100 msnm) para estudios sobre fisiología térmica. Para todas se determinó: sexo por presencia o ausencia de parches ventrales azul turquesa y escamas poscloacales, condición reproductiva de las hembras (gestante o no gestante por palpación), longitud hocico-cloaca (LHC) y longitud total (LT) con una regla transparente (mm) y masa corporal (g), usando una báscula. Se usó el recorte de dedos o ectomización (Medica et al. 1971) para identificación individual y evitar medidas repetidas. Se colocó el medicamento Kwik-Stop® directamente en las manos después de ectomizar para cicatrizar y evitar infecciones.

Temperaturas operativas de campo (T_o)

Se utilizaron modelos biofísicos para determinar los intervalos de T_c que potencialmente podrían estar disponibles para las lagartijas en ausencia de un comportamiento de termorregulación (Bakken 1992, Hertz et al. 1993, Peterson et al. 1993). Los modelos biofísicos se construyeron de tubos cilíndricos huecos de cloruro de polivinilo (PVC) con

los extremos sellados con corcho y pintados con gris primer con tamaño similar a *S. grammicus* (7 x 1,5 cm de largo y ancho, respectivamente) (Fig. 5A).



Fig. 5 (A) Modelos biofísicos de *Sceloporus grammicus*. (B) Modelo biofísico colocado en sitios de percha.

Los modelos de PVC fueron calibrados bajo condiciones de campo durante el período de actividad de las lagartijas, colocando una termocupla en la cloaca de la lagartija y otra en el modelo biofísico, registrando la temperatura corporal de la lagartija y el modelo biofísico simultáneamente (Adolph 1990, Lara et al. 2014b, Sinervo et al. 2010). El período de actividad se determinó como el tiempo transcurrido entre la primera y la última lagartija observada *in situ* teniendo en cuenta todos los días de trabajo de campo por sitio (2600 msnm; 7:30 – 18:30 h, 3100 msnm; 7:00 a 18:00 h, 4150 msnm; 7:30 – 18:00 h.). Se conectaron dos modelos biofísicos de lagartija a un registrador de datos (HOBO pro v2-U23-003) con dos sensores, se colocaron cuatro modelos biofísicos en el sitio bajo, dos en el sitio medio y cuatro en el sitio alto para registrar T_o de cada sitio de muestreo durante diferentes periodos; 2600 msnm: enero 2015 – febrero 2018 (539 días); 3100 msnm: diciembre 2014 – febrero 2018 (890 días); 4150 msnm: febrero 2015 – febrero 2018 (1096 días). La diferencia en días de registro de T_o fue debido a que algunos registradores de datos fueron dañados (sitios bajo y medio), sin

embargo, se registraron T_o por un periodo mayor a un año en diferentes estaciones climáticas. Para caracterizar el entorno térmico, los modelos de PVC se colocaron en sitios de percha típicos bajo diferentes condiciones de luz solar (sol y sombra) utilizados por las lagartijas (Fig. 5B). Se registró la temperatura interna del modelo biofísico en intervalos de 30 minutos. Para el análisis estadístico, solo se tomaron los datos de temperatura durante el período de actividad diurna de las lagartijas observada en el campo.

Trabajo de laboratorio e índices termorreguladores

Requerimientos térmicos (T_{sel} y T_{set})

Las pruebas de laboratorio se llevaron a cabo un día después de la captura y se utilizaron únicamente adultos (2600 msnm: > 44 mm LHC, 3100 msnm y 4150 msnm: > 39 mm LHC, ver Lemos-Espinal 1998, Jiménez-Cruz et al.2005). Las lagartijas fueron alimentadas con larvas de escarabajo (*tenebrio molinator*) y proporcionamos agua *ad libitum* un día antes de la prueba. Las estrategias anteriores se realizaron para evitar estrés en los animales y generar conductas de termorregulación (Díaz de la Vega-Pérez et al. 2013). Los requerimientos térmicos se determinaron bajo condiciones controladas de laboratorio en un gradiente térmico, el cual consistió en una caja de policarbonato (1.2 m de ancho x 1.8 m de largo x 50 cm de alto). En un extremo de la caja se colocaron dos focos y un foco a la mitad de cada parte lateral, todos de 150 W a 50 cm de altura. En el extremo frío de la caja no se colocaron focos. Con esto se generó un gradiente térmico dentro de la caja desde 10 hasta 45°C a lo largo del terrario (Fig. 6A), dichas temperaturas se registraron con un termómetro de lectura rápida. Las pruebas se realizaron con las lámparas encendidas del laboratorio, alumbrando todo el gradiente térmico con el fin de evitar que las lagartijas se guiaran al extremo de los focos por la luz generada y no por calor.



Fig. 6. (A) Gradiente térmico para determinar T_{sel} y T_{set} . (B) Lagartijas perchando en el gradiente térmico.

Se utilizó turba limpia como sustrato para cada prueba. Se añadieron rocas pequeñas y troncos como sitios típicos de percha a lo largo del gradiente, sin opción de ocultarse bajo la percha, lo que evitó que las lagartijas se escondieran en ellas (Fig. 6B). Los datos de temperatura corporal en el gradiente térmico se registraron capturando a la lagartija e introduciendo una termocupla de un termómetro de lectura rápida (Fluke 54 II) en la cloaca, cada 90 minutos entre las 9:00 y las 18:00 h. Se permitió que las

lagartijas se aclimataran en el gradiente térmico durante una hora antes del primer registro de temperatura.

La T_c , T_o y T_{set} se usaron para calcular la precisión de temperatura corporal (db), calidad térmica del hábitat (de) e índice de eficiencia de termorregulación, siguiendo el protocolo de Hertz et al. (1993) y el índice de eficiencia de termorregulación propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead (2001) (ver apéndice A).

Tolerancias térmicas

La teoría de la tolerancia térmica señala que hay un rango estrecho de temperaturas que optimizan los procesos fisiológicos (Pörtner y Peck 2010, Sunday et al. 2012). Se determinaron los límites de tolerancia térmica: la temperatura crítica mínima ($TC_{mín}$) y la temperatura crítica máxima ($TC_{máx}$) siendo estas las temperaturas corporales a las cuales las lagartijas pierden la respuesta de locomoción a bajas y altas temperaturas, respectivamente (Bennett y John-Alder 1986). Se utilizaron 20 lagartijas (10 machos y 10 hembras no gestantes) de cada sitio ($n=60$); cinco machos y cinco hembras no gestantes para cada prueba. Para obtener la $TC_{mín}$ se colocó a cada lagartija en un vaso de plástico dentro de un contenedor de 27 x 16 x 18 cm rodeado de hielo (Fig. 7A) y para la $TC_{máx}$ la lagartija fue colocada debajo de una lámpara de 75 W (Fig. 7B). En el caso de $TC_{mín}$, la T_c dentro del contenedor disminuyó al contacto con el hielo, en $TC_{máx}$ aumentó a la exposición con la lámpara. La T_c inicial de cada lagartija fue en promedio de $23 \pm 2.0^\circ\text{C}$, la temperatura disminuyó o aumentó lentamente ($1.5^\circ\text{C}/\text{min}$ y $2.5^\circ\text{C}/\text{min}$, respectivamente). Cada minuto se colocó en posición ventral a cada lagartija en ambas pruebas, si ésta se incorporaba y tenía una respuesta de locomoción o no presentaba dicha respuesta, inmediatamente se registraba la T_c con un termómetro digital de lectura rápida (Fluke 54 II). La temperatura a la que la lagartija perdió la capacidad de incorporarse se consideró la temperatura crítica ($TC_{mín}$ para el límite inferior y $TC_{máx}$ para el límite superior). Al final de la prueba, las lagartijas se retiraron inmediatamente del recipiente frío o caliente y se dejaron recuperar en un recipiente a temperatura ambiente. Se utilizó a una lagartija diferente en cada repetición de los experimentos,

ninguna lagartija murió en las pruebas. No se utilizaron hembras gestantes para determinar tolerancias térmicas, ya que no se quería comprometer el desarrollo de los embriones ni la vida de las hembras gestantes (Beuchat 1988). Todas las lagartijas fueron liberadas en su lugar de captura después de los experimentos.

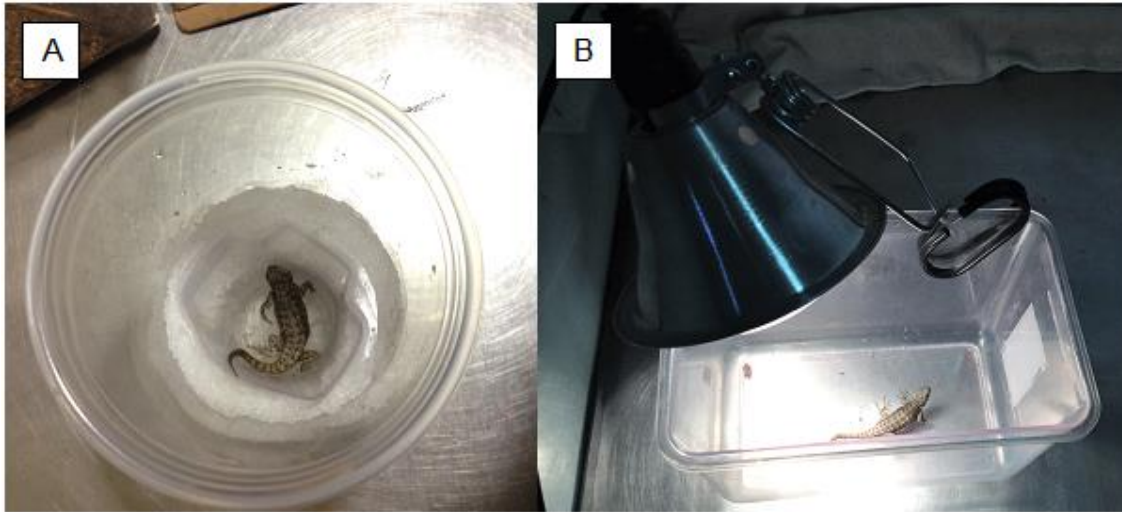


Fig. 7. Pruebas de tolerancia térmica

7.5 Análisis estadístico

Se compararon T_c y T_{sel} entre sexos y condición reproductiva de hembras por altitud y entre altitudes. T_o e índices de termorregulación (de , db , E), $TC_{mín}$ y $TC_{máx}$ entre altitudes. Se asumieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Cuando los datos cumplieron los requisitos para las pruebas paramétricas se compararon con análisis de varianza (ANOVA), de lo contrario, se usaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. El valor de significancia en todas las pruebas estadísticas fue $P < 0.05$, se implementaron comparaciones *post hoc* por pares para evaluar las diferencias de significancia usando la prueba de Tukey (paramétrica) o el método de Dunn (no

paramétrica). Para determinar las estrategias conductuales de termorregulación se probó por correlación de Pearson la tigmotermia (T_c vs T_s) y la heliotermia (T_c vs T_a). Se determinó la desviación estándar de E para las lagartijas y de para cada altitud mediante bootstrap, para calcular el índice E se utilizaron la media de db para cada grupo de lagartijas por sitio y 1000 iteraciones de . Posterior a esto, se compararon los valores de E y de entre altitudes con un intervalo de confianza del 95% (Hertz y cols. 1993). Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) con efectos de contraste por pares para observar la interacción de T_c a nivel intra e inter poblacional, con altitud (2600, 3100 y 4150 msnm), sexo y condición reproductiva de hembras (machos, hembras no gestantes y hembras gestantes) como factores, se realizó otro GLM para la interacción de T_{sel} con los mismos factores mencionados anteriormente. El análisis estadístico y los gráficos se realizaron con SigmaPlot versión 11 (Systat Software, San Jose, CA) y los GLM en el software JMP versión 13.1.0 (SAS 2016). El Bootstrap se realizó con la librería “boot” en el software R Studio (R Development Core Team 2012).

7.6 Resultados

Periodos de actividad y temperaturas corporales (T_c)

El período de actividad de lagartijas que habitan a 2600 msnm fue de 9:00 a 18:00 hrs, las que habitan a 3100 msnm fue de 8:00 a 17:00 hrs y las de 4150 msnm fue de 10:00 a 18:00 hrs, sin embargo, no se encontraron diferencias entre los tres sitios ($F_{(2,26)} = 0.648$, $P = 0.53$) (Figura 8).

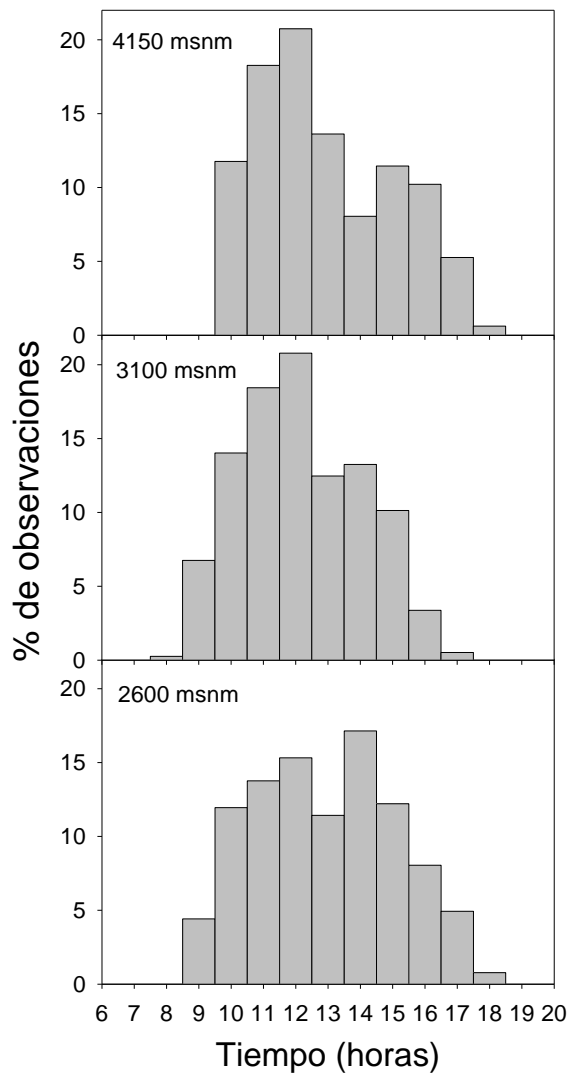


Fig. 8. Frecuencias de periodos de actividad de *Sceloporus grammicus* durante el día de cada altitud en el volcán La Malinche.

Los resultados de T_c por sexo y condición reproductiva de las hembras de cada sitio se resumen en la tabla 1. La selección de modelos de T_c se resume en la tabla 2. Debido al interés de observar la interacción de los factores altitud y sexo, se seleccionó el primer modelo estadístico.

Tabla 1. Parámetros de termorregulación de *Sceloporus grammicus* de cada altitud. Media \pm desviación estándar, el tamaño de muestra entre paréntesis (n). Índices de termorregulación. E = Índice de eficiencia termorreguladora por Hertz y cols. 1993; $de - db$ = Índice de eficiencia termorreguladora por Blouin-Demers y Weatherhead, 2001.

Variables/Sitios	2600 msnm	3100 msnm	4150 msnm
Temperatura corporal (T_c; °C)			
Machos	31.4 \pm 3.6 (159)	29.4 \pm 5.0 (59)	27.8 \pm 5.1 (108)
Hembras no gestantes	32.0 \pm 2.5 (168)	29.6 \pm 3.6 (88)	27.7 \pm 4.9 (97)
Hembras gestantes	29.3 \pm 3.4 (17)	30.6 \pm 3.7 (32)	23.2 \pm 4.5 (13)
Temperatura seleccionada (T_{sel}; °C)			
Machos	30.8 \pm 4.6 (96)	30.3 \pm 4.4 (53)	31.8 \pm 3.5 (115)
Hembras no gestantes	30.4 \pm 4.3 (121)	30.2 \pm 4.8 (100)	31.5 \pm 3.4 (104)
Hembras gestantes	28.0 \pm 4.9 (45)	28.5 \pm 3.7 (44)	28.8 \pm 3.9 (50)
Intervalos de temperatura seleccionada ($T_{set\ 25} - T_{set\ 75}$; °C)			
Machos	28.5-34.1 (96)	28.7-33.1 (53)	30.5-34.1 (115)
Hembras no gestantes	28-33.4 (121)	27.5-33.7 (100)	29.6-33.9 (104)
Hembras gestantes	26.5-31.2 (45)	27.6-30.9 (44)	28.0-30.9 (50)
Índices de termorregulación			
Precisión de temperatura corporal (db)	0.72	1.28	3.24
Calidad térmica del hábitat (de)	9.35	12.13	18.93
Índice de eficiencia de termorregulación ($de - db$)	8.6	10.8	15.6
Índice de eficiencia de termorregulación (E)	0.92 \pm 0.005	0.89 \pm 0.006	0.82 \pm 0.006

Tabla 2. Selección de modelos de T_c .

Modelos	F	P
Altitud*sexo	F_(8,732)=21.04	P < 2.2e-16
Altitud	F _(2,738) =69.19	P < 2.2e-16
sexo	F _(2,738) =3.26	P = 0.039

En la comparación de T_c dentro de los sitios, se encontró una menor T_c asociado a la gestación, las hembras gestantes presentaron T_c significativamente menor a diferencia de machos y hembras no gestantes, en lagartijas que habitan el sitio de mayor altitud (4150 msnm: $\chi^2 = 16.079$, $gl = 2$, $P < 0.001$). Sin embargo, la T_c de lagartijas del sitio de menor y media altitud no difirió significativamente entre sexos o condición reproductiva de las hembras (2600 msnm: $\chi^2 = 1.478$, $gl = 2$, $P = 0.224$; 3100 msnm: $\chi^2 = 2.117$, $gl = 2$, $P = 0.145$, respectivamente) (Fig. 9 a, b, c) (tabla 3).

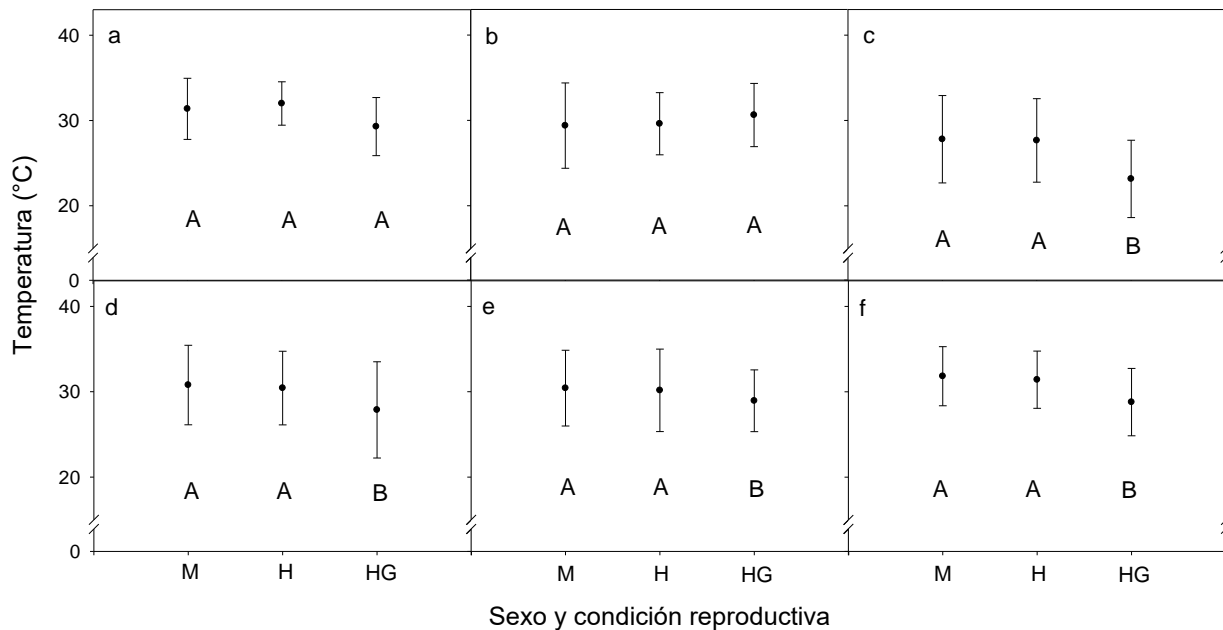


Fig. 9. Temperatura corporal en campo (T_c): 2600 msnm (a), 3100 msnm (b), 4150 msnm (c) y temperatura corporal seleccionada (T_{sel}): 2600 msnm (d), 3100 msnm (e), 4150 msnm (f) por sexo y condición reproductiva (M: machos, H: hembras, HG: hembras gestantes). Las letras representan las diferencias estadísticas. El punto representa la media, la barra inferior y superior la desviación estándar (media \pm DE).

En la interacción de sexo o condición reproductiva de hembras entre altitudes, se observó que los machos y hembras gestantes que habitan el sitio de mayor altitud presentaron significativamente menor T_c que los otros dos sitios (machos: $\chi^2 = 37.093$, $gl = 2$, $P < 0.001$; hembras gestantes: $\chi^2 = 28.995$, $gl = 2$, $P < 0.001$), sin diferencias

entre lagartijas de sitios de baja y media altitud. Sin embargo, las hembras no gestantes del sitio bajo presentaron una T_c significativamente más elevada que las de sitios de media y mayor altitud, sin diferencias entre estos dos últimos ($x^2 = 41.652$, $gl = 2$, $P < 0.001$).

La T_c de las lagartijas de todas las altitudes presentó un valor de correlación mayor con la T_s que con la T_a (2600 msnm: T_c vs T_a : $n = 330$, $r = 0.28$, $P < 0.001$, $T_c = 26.148 + 0.236 T_a$; T_c vs T_s : $n = 330$, $r = 0.34$, $P < 0.001$, $T_c = 25.027 + 0.259 T_s$; 3100 msnm: T_c vs T_a : $n = 176$, $r = 0.35$, $P < 0.001$, $T_c = 22.638 + 0.371 T_a$; T_c vs T_s : $n = 176$, $r = 0.40$, $P < 0.001$, $T_c = 22.880 + 0.319 T_s$; 4150 msnm: T_c vs T_a : $n = 215$, $r = 0.39$, $P < 0.001$, $T_c = 19.209 + 0.493 T_a$; T_c vs T_s : $n = 215$, $r = 0.48$, $P < 0.001$, $T_c = 17.057 + 0.508 T_s$).

Tabla 3. Efectos de contraste observando la interacción de T_c y T_{sel} dentro y entre altitudes. (2600, 3100 y 4150 msnm), sexo y condición reproductiva (machos, hembras no gestantes y hembras gestantes) como factores.

Variables/Sitios	2600 msnm	3100 msnm	4150 msnm
Temperatura corporal (T_c)			
Machos vs Hembras no gestantes	$x^2 = 2.066$, $gl = 1$, $P = 0.150$	$x^2 = 0.106$, $gl = 1$, $P = 0.744$	$x^2 = 0.063$, $gl = 1$, $P = 0.800$
Machos vs Hembras gestantes	$x^2 = 4.204$, $gl = 1$, $P = 0.040$	$x^2 = 2.023$, $gl = 1$, $P = 0.155$	$x^2 = 15.74$, $gl = 1$, $P < 0.001$
Hembras no gestantes vs Hembras gestantes	$x^2 = 7.169$, $gl = 1$, $P = 0.007$	$x^2 = 1.556$, $gl = 1$, $P = 0.212$	$x^2 = 14.63$, $gl = 1$, $P < 0.001$
Temperatura corporal seleccionada (T_{sel})			
Machos vs Hembras no gestantes	$x^2 = 1.380$, $gl = 1$, $P = 0.239$	$x^2 = 0.236$, $gl = 1$, $P = 0.626$	$x^2 = 1.988$, $gl = 1$, $P = 0.158$
Machos vs Hembras gestantes	$x^2 = 55.37$, $gl = 1$, $P < 0.001$	$x^2 = 17.65$, $gl = 1$, $P < 0.001$	$x^2 = 71.60$, $gl = 1$, $P < 0.001$
Hembras no gestantes vs Hembras gestantes	$x^2 = 44.96$, $gl = 1$, $P < 0.001$	$x^2 = 19.00$, $gl = 1$, $P < 0.001$	$x^2 = 52.39$, $gl = 1$, $P < 0.001$

Temperatura corporal seleccionada (*Tsel*)

La selección de modelos de *Tsel* se resume en la tabla 4. Debido al interés de observar la interacción de los factores altitud y sexo, se seleccionó el primer modelo estadístico.

Tabla 4. Selección de modelos de *Tsel*.

Modelos	F	P
Altitud*sexo	F_(8,2796)=26.46	P < 2.2e-16
Altitud	F _(2,2802) =24.64	P = 2.468e-11
sexo	F _(2,2802) =81.69	P < 2.2e-16

Las hembras gestantes presentaron una *Tsel* significativamente menor, independientemente del sitio de origen (2600 msnm: $x^2 = 59.1$, gl = 2, $P < 0.001$; 3100 msnm: $x^2 = 23.2$, gl = 2, $P < 0.001$; 4150 msnm: $x^2 = 72.6$, gl = 2, $P < 0,001$). Por otro lado, la *Tsel* de machos y hembras no gestantes de los tres sitios no mostraron diferencias significativas (Fig. 9 d, e, f) (Tabla 3).

En la interacción de sexos y condición reproductiva de hembras entre sitios, los machos y hembras no gestantes del sitio de mayor altitud presentaron *Tsel* significativamente mayor que lagartijas de sitios de baja y media altitud (machos: $x^2 = 22.002$, gl = 2, $P < 0.001$; hembras no gestantes: $x^2 = 19.937$, gl = 2, $P < 0.001$). Las hembras gestantes no mostraron diferencias estadísticas entre altitudes ($x^2 = 2.091$, gl = 2, $P = 0.148$) (Fig. 10 a, b, c).

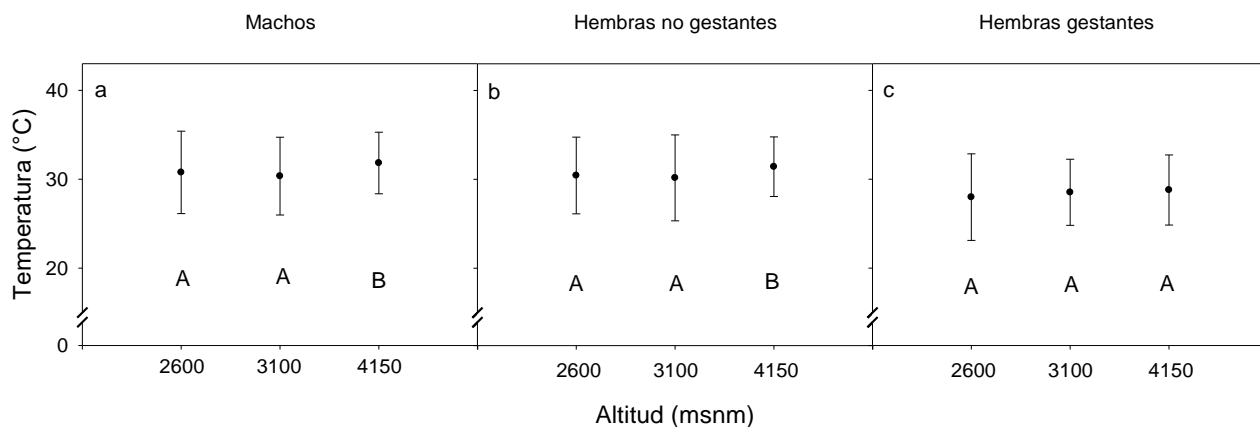


Fig. 10. Temperatura corporal seleccionada (T_{sel}): Machos (a), Hembras no gestantes (b), Hembras gestantes (c) entre sitios. El punto representa la media, la barra inferior y superior la desviación estándar (media \pm DE). Las letras representan las diferencias estadísticas.

Temperatura operativa (T_o)

La T_o fue estadísticamente diferente entre las tres altitudes ($H = 43580.97$, $gl = 2$, $P < 0.001$), donde el sitio de mayor altitud presentó la T_o bajo (Fig. 11 d, e, f).

Índices de termorregulación

El índice de presentó diferencias significativas entre las tres altitudes ($F_{(2,2997)} = 51623.73$, $P < 0.001$): el sitio de mayor altitud presentó el valor más alto de de (es decir, menor calidad térmica), el sitio de altitud media presentó una calidad térmica intermedia, y el de baja altitud presentó el valor más bajo (es decir, mejor calidad térmica) (Fig. 12).

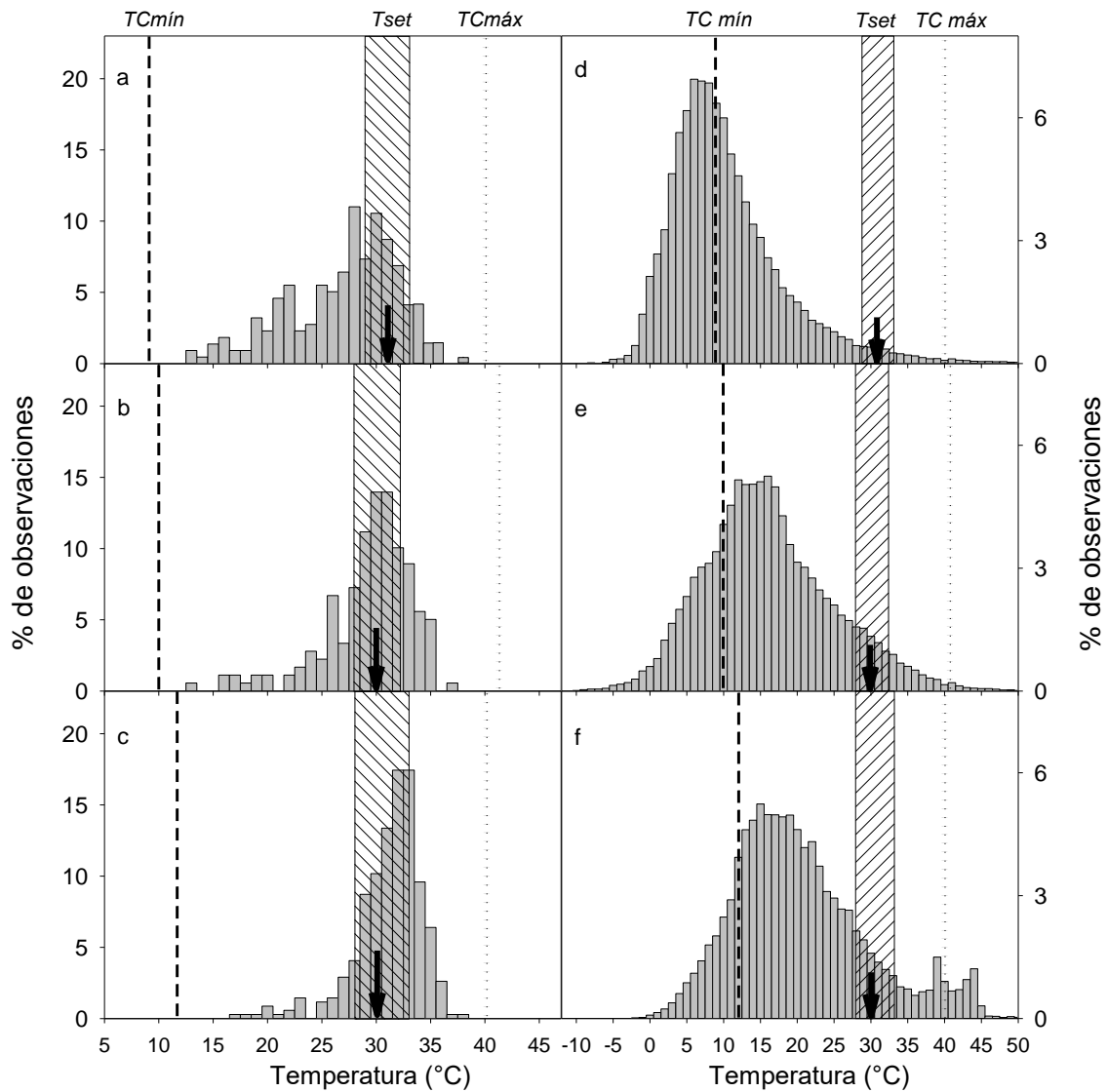


Fig. 11. Distribución de temperatura corporal (T_c) de *Sceloporus grammicus*: 4150 msnm (a), 3100 msnm (b), 2600 msnm (c) y temperatura operativa (T_o): 4150 msnm (d), 3100 msnm (e), 2600 msnm (f). El área sombreada indica intervalo de temperatura seleccionada (T_{set}) para cada altitud y la flecha indica el promedio de T_{sel} , la línea de puntos indica el $TC_{máx}$ y la línea discontinua indica el $TC_{mín}$ determinado. Notar la diferencia de escalas.

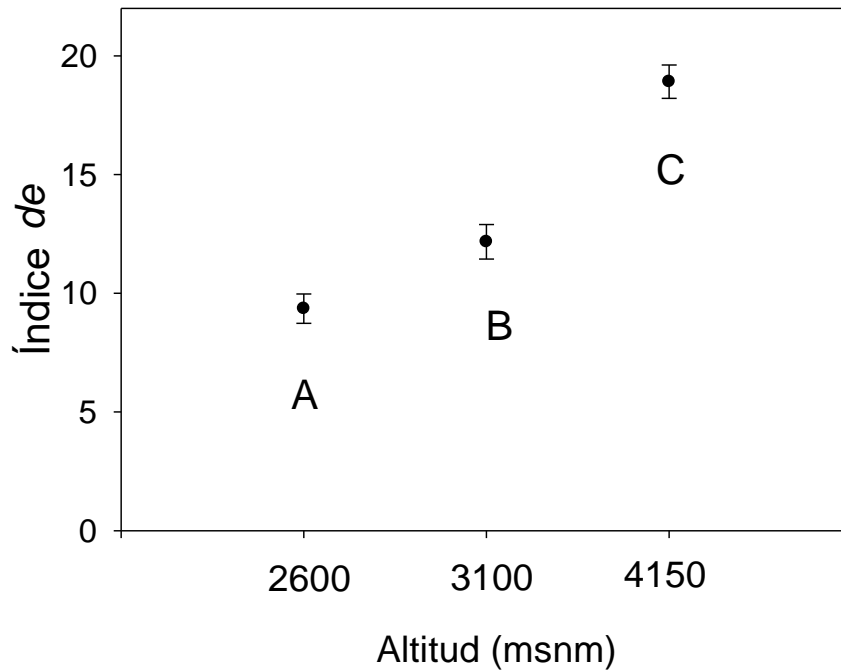


Fig. 12. Índice de calidad térmica (*de*) por altitud en el volcán la Malinche. El punto representa la media, la barra inferior y superior la desviación estándar (media \pm DE). Las letras representan las diferencias estadísticas.

Se comparó la calidad térmica entre temporadas de cada sitio de estudio; el invierno tuvo la *de* más baja en los sitios de media y mayor altitud (3100 msnm: $H = 1528.87$, $gl = 3$, $P < 0.001$; 4150 msnm: $H = 1689.08$, $gl = 3$, $P < 0.001$) debido a las bajas temperaturas ambientales, mientras tanto, en el sitio de menor altitud fue el otoño (2600 msnm: $H = 5223.13$, $gl = 2$, $P < 0.001$). El sitio de mayor altitud presentó el índice *db* más alto que los sitios de media y baja altitud, sin diferencias entre estos dos últimos ($H = 82.72$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 1).

Lagartijas de la baja altitud presentaron el índice *db* bajo (es decir, una mejor precisión temperatura corporal). El índice *E* presentó diferencias significativas entre los sitios ($H = 2664.31$, $gl = 2$, $P < 0.001$), donde lagartijas de baja altitud fueron termorreguladoras más eficientes ($E = 0.92 \pm 0.005$), que las de media y baja altitud

(3100 msnm: $E = 0.89 \pm 0.006$; 4150 msnm: $E = 0.82 \pm 0.006$, respectivamente) (Fig. 13).

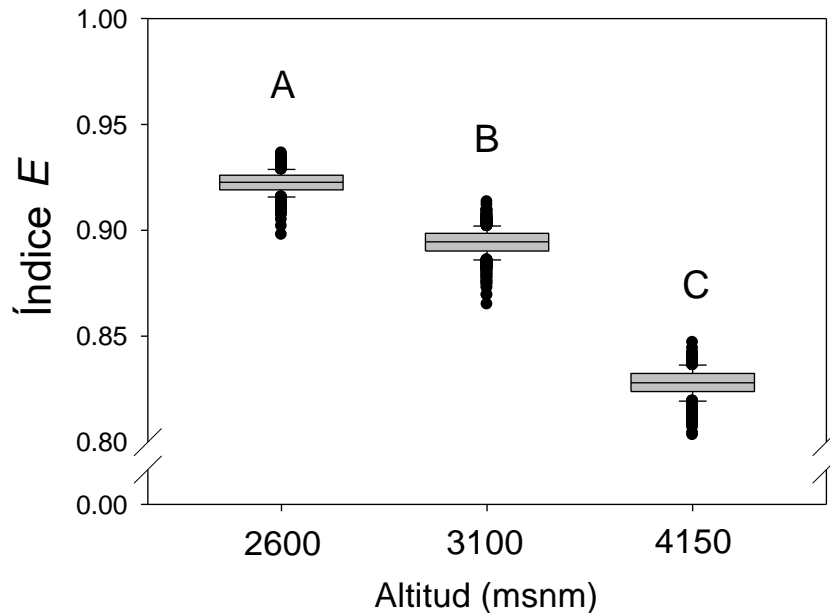


Fig. 13. Índice de eficiencia de termorregulación. La línea central de la caja representa la mediana, la línea inferior y superior el primer y tercer cuartil, respectivamente, los bigotes indican el valor mínimo y máximo y los puntos los valores atípicos. Las letras representan las diferencias estadísticas.

De forma similar al índice E , lagartijas del sitio de mayor altitud presentaron el índice $B-W$ alto con ~ 15.6 °C, que deben compensar por la termorregulación activa. Lagartijas del sitio de altitud media presentaron ~ 10.8 °C y lagartijas del sitio de baja altitud ~ 8.6 °C, esto sugiere que lagartijas de la baja altitud están expuestas a menor estrés térmico (Tabla 1). Cabe señalar que la $TC_{mín}$ y $TC_{máx}$ se encontraron fuera de las temperaturas de actividad de las lagartijas de las tres altitudes (Fig. 11 a, b, c). Dentro de cada sitio, no se encontraron diferencias significativas de $T_{c_{mín}}$ y $T_{c_{máx}}$ entre sexos (Tabla 5). La $TC_{máx}$ fue diferente entre sitios medio y alto ($F_{(2,27)} = 4.83$, $P = 0.01$); por otro lado, el sitio alto presentó $T_{c_{mín}}$ más baja (9.2 °C) que los sitios bajo y medio ($F_{(2,27)} = 19.59$, $P < 0.001$).

Tabla 5. Tolerancias térmicas $TC_{mín}$ y $TC_{máx}$. Media de $TC_{mín}$ y $TC_{máx}$ de lagartijas de cada sitio y efectos observando la interacción sexo (machos y hembras) como factor de los tres sitios.

Variables/Sitios	2600 msnm	3100 msnm	4150 msnm
$TC_{mín}$	12.3 °C	10.0°C	9.2 °C
Machos vs Hembras	$t = 0.0516$, gl = 8, $P = 0.960$	$t = 0.466$, gl = 8, $P = 0.654$	$t = 0.419$, gl = 8, $P = 0.686$
$TC_{máx}$	40.3 °C	41.2 °C	40.0 °C
Machos vs Hembras	$t = 1.638$, gl = 8, $P = 0.140$	$t = 0.001$, gl = 8, $P = 1.00$	$t = 0.113$, gl = 8, $P = 0.913$

7.7 Discusión

Sceloporus grammicus es una especie de lagartija de amplia distribución que habita diferentes ecosistemas en México. Se describió por primera vez su ecología térmica, la relación entre los requerimientos térmicos (T_{sel} y T_{set}) y las características térmicas de los sitios que habitan bajo la influencia de un sistema de alta montaña, a través de índices de eficiencia de termorregulación.

En el volcán La Malinche, la influencia de la altitud sobre la T_c de *S. grammicus* fue evidente. Lagartijas de los tres sitios presentaron un intervalo similar de T_c , de 12 °C a 38 °C. Las T_c de lagartijas que habitan sitios de baja y media altitud fueron similares a las registradas previamente para *S. grammicus* en elevaciones similares (ver Woolrich et al. 2006, Lara-Reséndiz y Díaz de la Vega-Pérez 2013). Sin embargo, Lemos-Espinal y Ballinger (1995a) registraron previamente que una población de *S. grammicus* que habita a 4400 msnm presenta una T_c alta (31.5 °C), esto es opuesto a nuestro resultado (27.6 °C). Con respecto a la comparación intrasexual o condición reproductiva de hembras entre los diferentes sitios, lagartijas del sitio alto presentaron T_c baja, debido a que la T_c

está influenciada por T_a , en este caso estas lagartijas están expuestas a bajas temperaturas ambientales (*de*).

El sexo y la condición reproductiva de hembras en *Sceloporus* influyen en los requerimientos térmicos. En algunos casos, las hembras exhiben una T_c menor durante la gestación, que las hembras no gestantes y los machos (Andrews et al. 1997; Woolrich et al. 2006). Aquí, solo las hembras gestantes que habitan altitudes bajas y altas presentaron T_c menor (29.3 °C y 23.2 °C, respectivamente). T_c bajas en hembras gestantes fueron encontradas previamente por Woolrich et al. (2006) pero a elevaciones bajas (2240 msnm). Con respecto a la comparación entre lagartijas del mismo sexo o condición reproductiva de hembras, lagartijas que habitan sitios de mayor altitud presentaron T_c más baja. Esta característica puede deberse al hecho de que las lagartijas están limitadas por factores ambientales, especialmente la temperatura del aire, para la regulación de su T_c . Sin embargo, este no es un patrón general en las lagartijas vivíparas de altas elevaciones (Zamora et al. 2014).

Además, registramos por primera vez en *S. grammicus* la relación de la condición reproductiva de las hembras gestantes y la selección de temperaturas bajas. Hembras gestantes de las tres altitudes seleccionaron temperaturas bajas (<30 °C). Este resultado se asemeja a observaciones previas en hembras gestantes del género *Sceloporus* (Beuchat 1988, Andrews et al. 1997, López-Alcaide et al. 2017). Por otro lado, no se encontró ningún efecto del sexo (hembras no gestantes vs machos) en la T_c dentro de cada sitio, esto sugiere que las lagartijas logran obtener la T_c dentro de los requerimientos térmicos sin importar la elevación a la que habitan. Estos resultados son consistentes con observaciones previas en *S. grammicus* (Lara-Reséndiz y Díaz de la Vega-Pérez 2013) y con la hipótesis conservadora de requerimientos térmicos en el género *Sceloporus* (Andrews 1998). Además, este patrón conservador de requerimientos térmicos se ha observado en otros géneros de lagartijas, a pesar de encontrarse en diferentes hábitats y condiciones térmicas (Marquet et al. 1989, Díaz de la Vega et al. 2013). Esta restricción térmica fisiológica en requerimientos térmicos conservados podría aumentar la vulnerabilidad frente al aumento de las temperaturas ambientales debido al cambio climático (Sinervo et al. 2010).

En el caso de las hembras gestantes, se debe tener en cuenta que los requerimientos térmicos (T_{sel}) son similares, independientemente de la altitud en la que habitan. La condición reproductiva implica costos o disyuntivas, lo cual influye en el rendimiento locomotor de algunas especies, las hembras gestantes son más propensas a la depredación, ya que una mayor masa corporal influye en un menor rendimiento locomotor (Shine 2003) aunque, no es una regla general en otras especies (Zamora-Camacho et al. 2016). Sin embargo, se sabe ampliamente que la T_c durante la gestación determina el desarrollo embrionario en reptiles, una T_c baja podría significar períodos de gestación más largos, pero una T_c mayor puede producir una reducción en condiciones de los embriones como crecimiento, rendimiento locomotor y supervivencia (Beuchat 1988, Andrews et al. 1997, Woolrich et al. 2006). Se encontró una T_c en campo significativamente menor en hembras gestantes que habitan altitudes bajas y altas, pero no en hembras gestantes que habitan en la altitud media. Estos resultados podrían deberse a las diferentes temperaturas ambientales a las que están expuestas, ya que en esta altitud se presenta una mayor cobertura vegetal, lo cual puede influir en una mayor exposición a fuentes de calor.

Las lagartijas que habitan un sistema de alta montaña están expuestas a diferentes ambientes térmicos, generados por la altitud. Por esa razón, son necesarios los datos de los modelos biofísicos para calcular con precisión la T_o y las restricciones térmicas que las lagartijas tienen que compensar termorregulando activamente. Aquí se determinó la relación negativa entre la altitud y de para *S. grammicus*. Nuestros resultados indican que lagartijas de 4150 msnm están habitando calidad térmica baja, a diferencia del sitio de 2600 msnm, en el que las lagartijas habitan mejores condiciones térmicas. Este resultado respalda la investigación que evaluó la de del ambiente de nueve especies de lagartijas que habitan en un gradiente altitudinal, observaron que además de la altitud, el tipo de vegetación y su cobertura influyen en este índice termorregulador (Lara et al. 2014b).

El índice E fue diferente entre sitios, esto significa que las presiones térmicas son diferentes para las lagartijas según el sitio que habitan. Las lagartijas de 4150 msnm presentan el índice E más bajo (0.82) al igual que la calidad térmica (18.93) y la precisión

(3.27), por lo cual tienen que compensar ~ 15.6 °C para termorregular según el índice *B-W*. Cabe mencionar que lagartijas del sitio bajo presentaron un índice de precisión de termorregulación mayor (0.72) este resultado puede estar influenciado por el índice de calidad térmica del hábitat, ya que sitios de menor altitud en un sistema montañoso presentan una mejor calidad térmica (Lara et al. 2014b), por lo cual el ambiente ofrece temperaturas a las cuales las lagartijas logran alcanzar los intervalos de requerimientos térmicos. Un dato importante es que la temperatura ambiental de este sitio es cercana a *TC_{mín}*. A pesar de todos estos factores térmicos restrictivos, las lagartijas presentan una amplia distribución geográfica. Esta especie, al igual que otras lagartijas, está restringida al intervalo térmico para poder llevar a cabo procesos fisiológicos de manera óptima (Woolrich et al. 2006). *TC_{mín}* y *TC_{máx}* de lagartijas de las tres altitudes están dentro de los intervalos registrados de la *To*, de hecho, los promedios de *To* y *TC_{mín}* (10.5 °C y 9.2 °C, respectivamente) del sitio de mayor altitud se encuentran cercanos. Esto significa que las lagartijas de este sitio viven en condiciones térmicas restringidas y a pesar de ello son eficientes en términos de termorregulación. Las lagartijas a esta elevación, obtienen la temperatura principalmente por tigmotermia (conducción de calor con las rocas) (*T_c* vs *T_s*: $r = 0.48$, $n = 215$, $P < 0.001$). Además, estos valores bajos podrían afectar sus características fisiológicas como la reproducción, el metabolismo, el crecimiento, el rendimiento locomotor y el comportamiento. Algunas estrategias para compensar esto, podrían ser morfológicas, ya que presentan tallas corporales significativamente pequeñas (Ver capítulo 3), lo que ayuda a ganar temperatura rápidamente en un entorno de baja temperatura (Clusella-Trullas et al. 2009). Sin embargo, este resultado va en contra de la regla de Bergman que ha sido controversial para los ectotermos (Pincheira-Donoso et al. 2008, Zamora-Camacho et al. 2014). Además, *S. grammicus* utiliza la tigmotermia y heliotermia para obtener calor (Woolrich et al. 2006), se observó en lagartijas de las tres altitudes que la estrategia más utilizada para la termorregulación es la tigmotermia, probablemente porque la temperatura del sustrato es mayor en los sitios que habitan.

7.8 Conclusiones

- El gradiente altitudinal en un sistema de alta montaña genera diferentes condiciones térmicas, los sitios de mayor elevación presentan menor calidad térmica para las lagartijas *Sceloporus grammicus*.
- La T_c de *S. grammicus* está influenciada principalmente por la T_s de los sitios que habitan.
- El estadio reproductor de las hembras influye en los requerimientos térmicos (T_{set}). La T_{set} es un atributo conservado en hembras gestantes independientemente de las condiciones térmicas que habitan. Las hembras gestantes presentaron menores T_{set} , a diferencia de hembras no gestantes y machos, independientemente del sitio en el que habitan.
- *Sceloporus grammicus* presenta un intervalo de requerimientos térmicos (28.6 – 33.3 °C) similar entre las poblaciones, independientemente de la calidad térmica a la que están expuestas o de la elevación que habitan las lagartijas. Las lagartijas deben compensar las condiciones térmicas extremas que habitan (i.e. baja temperatura) mediante estrategias conductuales, morfológicas y fisiológicas para ganar y mantener una T_c en intervalos constantes.
- Las temperaturas críticas mínimas se encuentran cerca de los intervalos de T_o , principalmente del sitio de mayor altitud, lo cual indica que las lagartijas habitan sitios térmicamente restrictivos.
- Lagartijas de menores altitudes presentaron mayor índice de E y db , debido al índice de , el ambiente ofrece temperaturas a las cuales las lagartijas logran alcanzar los requerimientos térmicos (T_{set} y T_{sel}) de manera más eficiente y precisa.
- El amplio repertorio de estrategias fisiológicas, morfológicas y conductuales, permiten a *S. grammicus* habitar una amplia distribución de rangos altitudinales, siendo un generalista ecológico y una especie exitosa.

8. Capítulo 2. Respuestas hematológicas de *Sceloporus grammicus* frente a la hipoxia en un sistema de alta montaña.

Resumen

Los sistemas de alta montaña presentan diferentes características abióticas conforme aumenta la altitud, una de ellas es la menor presión parcial de oxígeno. Animales de una misma especie, expuestos a estos ambientes hipóxicos presentan diferencias en parámetros fisiológicos. Se evaluaron los parámetros hematológicos de *Sceloporus grammicus* habitando tres altitudes diferentes para observar las respuestas fisiológicas que le ayudan a hacer frente a la hipoxia y presentar una amplia distribución altitudinal. Se encontró un incremento en el porcentaje de hematocrito y número de eritrocitos conforme las lagartijas habitaban elevadas altitudes (4200 msnm), observamos que estas lagartijas de sitios elevados presentaron una menor concentración de hemoglobina, a diferencia de lagartijas de sitios de baja y media altitud (2220 y 3100 msnm, respectivamente). Además observamos una menor área de los eritrocitos de lagartijas de elevada altitud. En consecuencia, los índices eritrocitarios como la concentración de hemoglobina corpuscular media nos indican que los eritrocitos de lagartijas de estas altitudes presentan una concentración menor de hemoglobina. Observamos que el gradiente altitudinal influye en las respuestas hematológicas a la hipoxia en *S. grammicus*, aunque no todos los parámetros como la concentración de hemoglobina y área del eritrocito presentaron un incremento cuando las lagartijas habitan elevadas altitudes. El incremento en el número de eritrocitos se debe a que en sitios hipóxicos hay una mayor demanda de oxígeno para realizar procesos metabólicos a nivel celular, ya que los eritrocitos son las células encargadas de transportar oxígeno a otros tejidos. Estas diferencias en los mecanismos fisiológicos como la concentración de hemoglobina en lagartijas de elevada altitud puede deberse a los diferentes requerimientos de oxígeno, mecanismo que les ayuda habitar ambientes hipóxicos y presentar una amplia distribución altitudinal.

8.1 Introducción y antecedentes

Los vertebrados que habitan elevadas altitudes están expuestos a hipoxia, por lo cual, para poder compensar esto presentan modificaciones fisiológicas: como la concentración de hemoglobina, número de eritrocitos, tamaño del eritrocito (Storz 2007, Weber 2007, Storz y Moriyama 2008, González et al. 2015) y morfológicas, como el aumento del tamaño de aurículas y ventrículos del corazón (Ríos-Rodas et al. 2013). Estudios en animales ectotermos muestran una relación lineal entre parámetros hematológicos y la altitud (González et al. 2015). Por ejemplo, algunas especies de ranas, muestran valores hematológicos mayores en elevadas altitudes, en comparación con las que habitan altitudes bajas, estos valores hematológicos se relacionan con la altitud (Navas 2007). Sin embargo, la información en reptiles es contradictoria, evidencias han mostrado que en algunas especies de lagartijas no se presenta relación entre parámetros hematológicos y altitud (Ruiz et al. 1993, Weber 2007). En contraste, la especie *Sceloporus torquatus* muestra un incremento en la mayoría de los parámetros hematológicos en relación a la altitud, lo que indica una respuesta fisiológica a la hipoxia, sugiriendo estudios con más especies para corroborar si es una característica exclusiva género (González et al. 2015). Por lo cual González et al. (2017) evaluaron los mismos parámetros hematológicos de *S. torquatus* en *Sceloporus grammicus*, concluyendo que se presenta una relación entre parámetros hematológicos y altitud, pero de manera no lineal, es decir, lagartijas de bajas y elevadas altitudes (2500 y 4300 msnm, respectivamente) presentan menores valores en los parámetros a diferencia de lagartijas habitando altitudes medias (3400 msnm), además de evaluar pH sanguíneo, electrolitos, glucosa y lactato, sin encontrar diferencias ni relación a las diferentes altitudes que habita esta especie. El capítulo de este proyecto se realizó a finales del año 2016, tomando en cuenta como antecedente inmediato a González et al. 2015, sin embargo, el reciente trabajo en *Sceloporus grammicus* (González et al. 2017) ayuda corroborar y dar soporte teórico a los resultados obtenidos en este capítulo.

8.2 Objetivos

General

- Evaluar la influencia de un ambiente hipóxico de un sistema de alta montaña en parámetros hematológicos de *Sceloporus grammicus*.

Específicos

- Medir concentración de hemoglobina, porcentaje de hematocrito, número total de eritrocitos y área de eritrocitos de *Sceloporus grammicus*.
- Calcular los índices eritrocitarios: concentración de hemoglobina corpuscular media (CHCM) y volumen celular de *Sceloporus grammicus*.

8.3 Hipótesis

- La presión parcial de oxígeno disminuye conforme aumenta la altitud en un sistema de alta montaña, lo cual influye en el incremento de los parámetros hematológicos de *Sceloporus grammicus* para compensar la hipoxia a la cual se exponen.

Predicciones

En *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña:

- La concentración de hemoglobina aumentará en función de la altitud.
- El porcentaje de hematocrito aumentará en función de la altitud.
- El número total de eritrocitos aumentará en función de la altitud.
- El área de los eritrocitos aumentará en función de la altitud.
- La CHCM y el volumen celular aumentarán en función de la altitud.

8.4 Material y métodos

En los meses de enero y mayo del 2017 se capturaron un total de 60 lagartijas (30 cada mes) 10 a una altitud de 2220 msnm, 10 a 3100 msnm y 10 a 4200 msnm, 5 hembras y 5 machos adultos de cada sitio. Después de la captura, se les tomó una muestra de sangre por autotomía (aproximadamente 70 μ L) (Oppliger y Clobert 1997, Cordero et al. 1998, Barry et al. 2011), inmediatamente se colocó un tubo capilar con heparina de sodio como anticoagulante para colectar la sangre. El tubo capilar se selló con fuego en el extremo contrario de la muestra, se rotuló y se colocó en una hielera con gel congelante. Posteriormente, se obtuvo un frotis de cada lagartija para realizar la medición del área de los eritrocitos, se colocó una gota de sangre directamente de la cola en un extremo de un portaobjetos, con el borde de otro portaobjetos limpio se colocó un en un ángulo de 30° de la gota de sangre y por capilaridad se deslizó suavemente para extender la sangre. Después de unos minutos de secado se fijó con alcohol para posteriormente ser teñidos en laboratorio. Inmediatamente después de la toma de muestra sanguínea y de realizar el frotis, a cada lagartija se le colocó polvo cicatrizante y antibacteriano en la cola. La toma de muestra de sangre se realizó *in situ*.

Trabajo de laboratorio

Porcentaje de hematocrito

Los capilares se colocaron en tubos de ensayo y se centrifugaron a 7000 revoluciones/min por 10 minutos, después de este tiempo se separó el plasma, eritrocitos y leucocitos (Fig. 14A). Para el cálculo de la proporción de eritrocitos en sangre (%) se midió con una regla en milímetros el total de los componentes de la sangre (T: mm) (plasma, eritrocitos y leucocitos = 100%), después se midió la porción de los eritrocitos en milímetros (ERC: mm) y se obtuvo la proporción de eritrocitos en sangre con la siguiente formula: $(100 * T / ERC)$.

Después de obtener este parámetro, el capilar se colocó de forma invertida y se le proporcionaron ligeros movimientos en la parte superior hasta la homogenización de la sangre (Fig. 14B), con una pinza de disección se cortó el extremo sellado del tubo capilar y la muestra fue vaciada en un tubo eppendof para las realizar las técnicas posteriores.

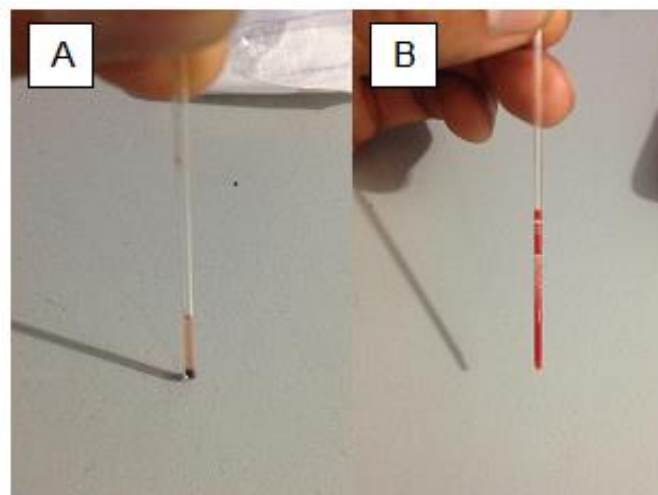


Fig. 14. (A) Porcentaje de hematocrito, (B) Mezcla de componentes hematológicos.

Concentración de hemoglobina

Se colocó en diferentes tubos de ensayo por cada muestra, con una pipeta automática 2.5 ml de reactivo de Drabkin (Cianometahemoglobina) (Fig. 15A) y 10 μ L de sangre, se dejó reposar por 5 minutos a temperatura ambiente y en ausencia de luz, posteriormente se llevó a cabo la lectura en un espectrofotómetro previamente calibrado (Fig. 15B), se ajustó a 0 con un Blanco (reactivo de Drabkin sin sangre) y después se llevó a cabo la lectura de las muestras a una longitud de onda de 540 nm. El resultado se multiplicó con el valor del espectrofotómetro calibrado, para obtener la concentración de hemoglobina. Para cada muestra se realizaron tres réplicas.

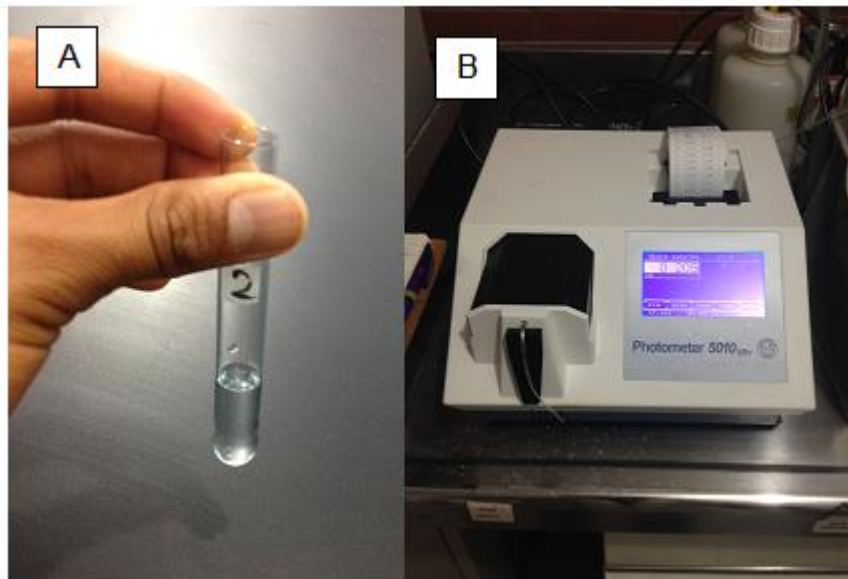


Fig. 15. (A) Reactivo de Drabkin (Cianometahemoglobina), (B) Espectrofotómetro.

Número total de eritrocitos

En tubos de ensayo se colocaron 1990 μL de solución Natt y Hericks y 10 μL de sangre (dilución 1:200) de cada muestra (Fig. 16A). Se cubrió el tubo con parafin y se mezcló con movimientos suaves. Después de unos minutos se colocó 10 μL de la mezcla en una cámara de Neubauer para el conteo de eritrocitos (Fig. 16B). Del número total obtenido de las cuadrículas se realizó el cálculo con la siguiente fórmula: número de células * 200 (Dilución) / 0.2mm^2 (Superficie contada de 5 cuadrículas) * 0.1mm (profundidad de la cámara). Se realizaron tres réplicas de cada muestra.

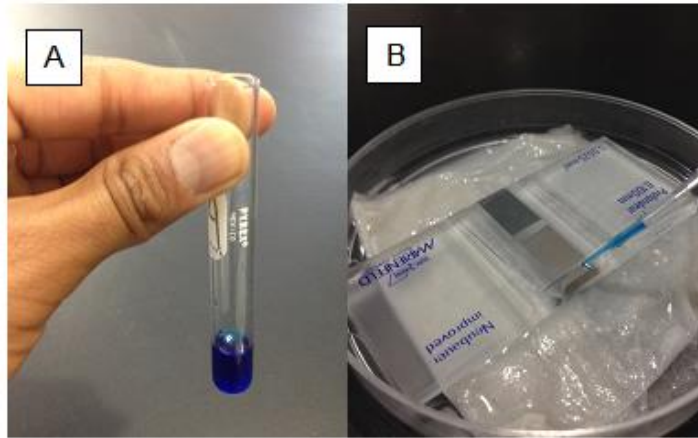


Fig. 16. Solución Natt y Hericks (A) Solución Natt y Hericks, (B) Cámara de Neubauer.

Área de eritrocitos

En cada frotis se colocó tinción de Wright, se dejó actuar la tinción por 7 minutos, posterior a esto se colocó agua como buffer, sin romper la tensión superficial y se dejó actuar por 7 minutos, después de este tiempo se lavó con un ligero chorro de agua y se dejó secar (Fig. 17A). En un microscopio óptico adaptada con una cámara fotográfica se realizó la toma de fotos, se colocó una gota de aceite de inmersión en el frotis teñido, después de la localización de los eritrocitos, con objetivo 100x se tomaron 10 fotos por frotis, con un mínimo de 7 a 10 células por campo, hasta obtener un mínimo de 70 células por frotis (Fig. 17B). Después se midió con el software ImageJ el área de cada eritrocito.

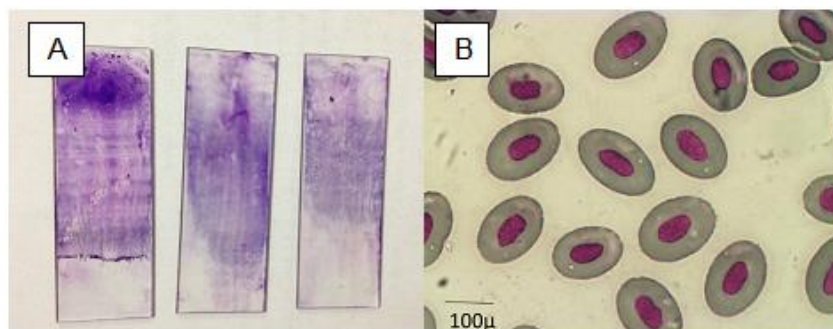


Fig. 17. (A) Frotis teñido, (B) Eritrocitos (objetivo 100x).

Índices eritrocitarios

Se calcularon los índices eritrocitarios: concentración de hemoglobina corpuscular media (CHCM) y volumen celular. La CHCM es una medida de la concentración de hemoglobina en un volumen determinado de eritrocitos y se calcula con la siguiente fórmula:

$$\text{Concentración de hemoglobina (g/L) / Hematocrito (\%)} * 100 = \text{CHCM (g/L)}$$

El volumen celular es la media del volumen individual de los eritrocitos, calculada con la siguiente fórmula:

$$\text{Hematocrito (\%)} / \text{Número total de eritrocitos (10}^6\text{cels/mm}^3\text{)} * 10 = \text{Volumen celular (fl)}$$

8.5 Análisis Estadístico

Se asumió la normalidad y homocedasticidad de varianzas usando las pruebas de Kormogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Cuando los datos satisficieron los requerimientos para pruebas paramétricas primero se realizó una comparación entre sexos (machos y hembras) por altitud y por parámetro e índice, para corroborar si el sexo es un factor que influye en la variación de los parámetros, se realizó una prueba *t* de student para muestras independientes. Se realizó un ANOVA de una vía para cada parámetro e índice con el factor altitud (2220, 3100 y 4200 msnm), de la primera fecha de muestreos. Se analizó de la misma manera la base de datos del segundo mes de muestreos, se comparó entre temporadas de muestreo (secas y lluvias) a cada parámetro e índice por sitio, finalmente se realizó un ANOVA de una vía (factor altitud) con datos de ambas fechas de muestreos por sitio, para cada uno de los parámetros e índices. El análisis estadístico y los gráficos se realizaron con SigmaPlot versión 11 (Systat Software, San Jose, CA).

8.6 Resultados

Ningún parámetro mostró ser estadísticamente diferente entre sexos por altitud, es decir, el sexo no influye en ninguno de los parámetros hematológicos, en ninguna de las temporadas de muestreo. De igual manera no se encontraron diferencias en la comparación entre temporadas, por lo que se procedió a conjuntar todos los datos de machos y hembras, de ambas temporadas para cada parámetro evaluado y compararlo entre las tres altitudes, los resultados se muestran en la tabla 6.

Tabla 6. Parámetros hematológicos de los tres sitios de estudio. Media \pm desviación estándar, tamaño de muestra (n), las letras en superíndice indican las diferencias estadísticas.

VARIABLES/SITIOS	2220 msnm	3100 msnm	4200 msnm
Concentración de hemoglobina [Hg] (g/L)	30.1 \pm 4.8 (20) ^A	29.4 \pm 4.7 (20) ^A	15.8 \pm 3.0 (20) ^B
Porcentaje de hematocrito Htc (%)	26.5 \pm 3.7 (20) ^A	47.1 \pm 3.3 (20) ^B	54.9 \pm 3.0 (20) ^C
Número total de eritrocitos (10 ⁶ cels/mm ³)	0.31 \pm 0.06 (20) ^A	0.63 \pm 0.08 (20) ^B	0.71 \pm 0.04 (20) ^C
Área del eritrocito (μ m ²)	128.6 \pm 3.0 (20) ^A	137.6 \pm 6.2 (20) ^B	121.6 \pm 6.9 (20) ^C
CHCM (g/L)	116.6 \pm 28.1 (20) ^A	62.9 \pm 11.3 (20) ^B	28.8 \pm 5.7 (20) ^C
Volumen celular (fl)	892 \pm 240 (20) ^A	756 \pm 130 (20) ^A	771 \pm 56 (20) ^A

En la concentración de hemoglobina, se observó una diferencia estadística en el sitio de los 4200 msnm de las otras dos altitudes ($F_{(2,57)} = 71.98$, $P < 0.001$) (Fig. 18).

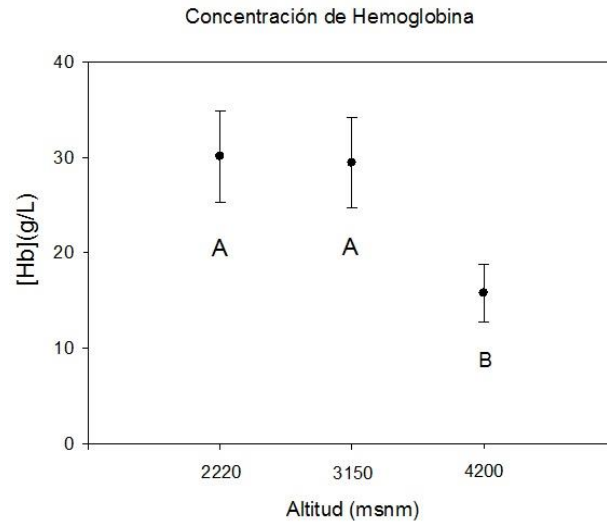


Fig. 18. Concentración de hemoglobina. Las letras representan las diferencias estadísticas.

El porcentaje de hematocrito es diferente entre sitios ($F_{(2,57)} = 385.37$, $P < 0.001$) (Fig. 19).

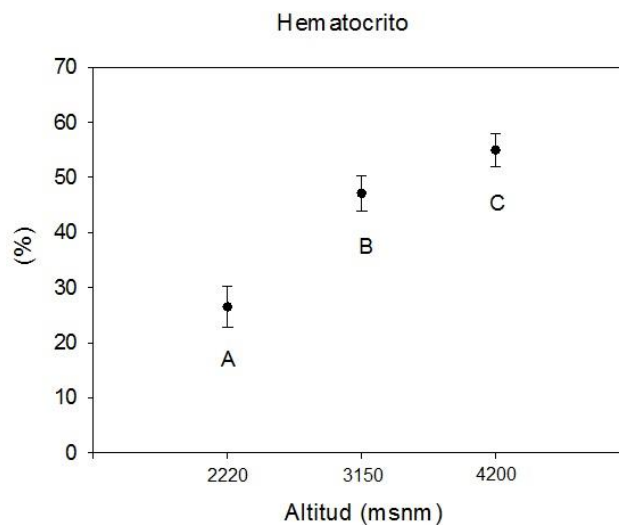


Fig. 19. Porcentaje de hematocrito. Las letras representan las diferencias estadísticas.

Respecto al número de eritrocitos, se obtuvo que los tres sitios difieren entre sí ($F_{(2,57)} = 263.06$, $P < 0.001$) (Fig. 20).

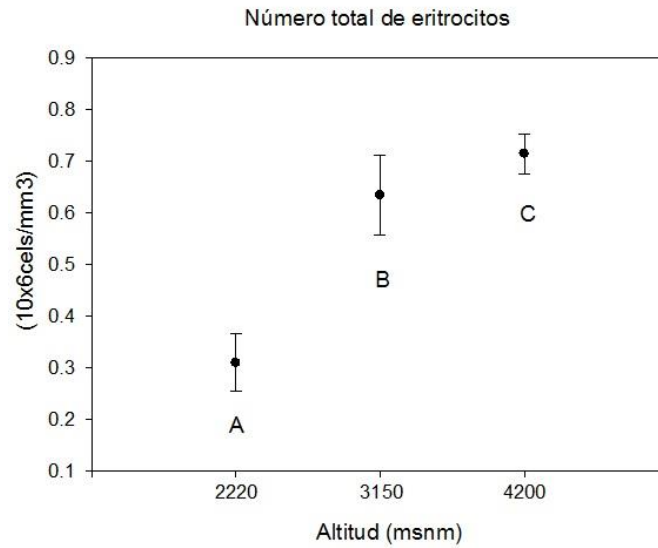


Fig. 20. Número total de eritrocitos. Las letras representan las diferencias estadísticas.

En el área de eritrocito se observó una diferencia estadística entre los tres sitios ($F_{(2,57)} = 40.62$, $P < 0.001$) (Fig. 21).

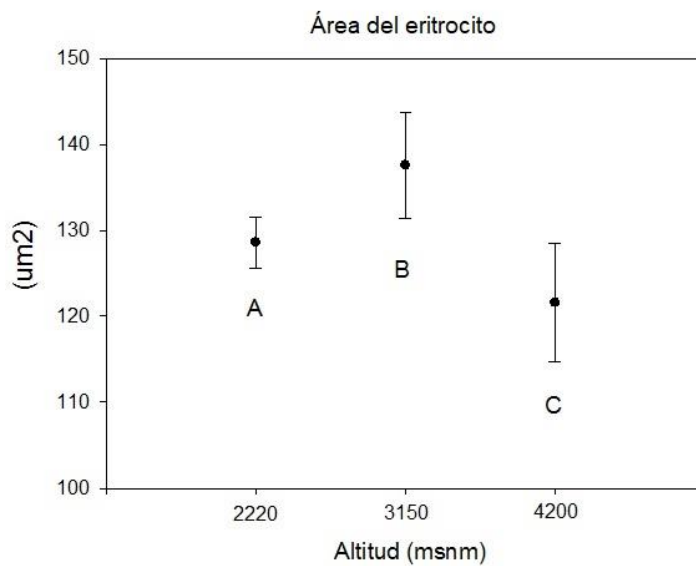


Fig. 21. Tamaño de eritrocito. Las letras representan las diferencias estadísticas.

Para la Concentración de Hemoglobina Corpuscular Media, los datos no satisficieron las pruebas de normalidad e igualdad de varianza, la prueba pos-hoc mostró los índices de lagartijas de las tres altitudes son diferentes entre sí ($H = 52.06$, $gl = 2$, $P < 0.001$) En cuanto al volumen celular no se encontraron diferencias estadísticas entre los tres sitios ($H = 4.53$, $gl = 2$, $P = 0.10$) (Tabla 6).

8.7 Discusión

Las respuestas fisiológicas a la hipoxia asociadas a elevadas altitudes en vertebrados ha sido ampliamente estudiada (Storz 2007, Weber 2007, Storz y Moriyama 2008), sin embargo, en animales ectotermos aún este aspecto fisiológico es contradictorio. En lagartijas distribuidas en un gradiente altitudinal, se presentan diferencias hematológicas en géneros y especies, ya que algunas presentan un incremento lineal de parámetros hematológicos conforme se encuentran a mayores altitudes (González et al. 2015) sin embargo, esta tendencia no aplica en otras especies de lagartijas (Ruiz et al. 1993).

En esta investigación *S. grammicus* presentó un incremento del porcentaje de hematocrito y número de eritrocitos conforme las lagartijas habitaban elevadas altitudes, patrón similar al observado en la especie *S. torquatus* (González et al. 2015), este incremento en el número de eritrocitos se debe a que en sitios hipóxicos hay una mayor demanda de oxígeno para realizar procesos metabólicos a nivel celular (Storz y Moriyama 2008) ya que los eritrocitos son las células encargadas de transportar oxígeno a otros tejidos (Storz et al. 2010). Sin embargo, en cuanto a la concentración de hemoglobina se observó una tendencia inversa, ya que lagartijas habitando sitios de baja y media altitud presentaron mayor [Hb], contrario a lo observado en *S. torquatus* por González et al. 2015 y *S. grammicus* en lagartijas de sitios de baja altitud (González et al. 2017), esto puede deberse a los diferentes requerimientos de oxígeno en lagartijas de elevadas altitudes (Vinegar y Hillyard 1972, González et al. 2017) y a los procesos metabólicos de cada especie. Respecto a el área del eritrocito, obtuvimos que lagartijas de mayores altitudes presentaron una área menor, tendencia similar a resultados de

González et al. 2017, pero contrario a resultados de González et al. 2015 en *S. torquatus*, el cual presentó una mayor área del eritrocito conforme se encuentra habitando mayores altitudes. A pesar de que lagartijas de mayores altitudes presentaron un mayor porcentaje de hematocrito, el área de los eritrocitos de estas lagartijas es menor, lo cual podría ser un mecanismo fisiológico para evadir la viscosidad de la sangre que produce una mayor resistencia vascular periférica, esto conlleva a un mayor gasto cardíaco, reduciendo la tasa de consumo de oxígeno por los tejidos (Guyton y Richardson 1961). En la CHCM se obtuvo que este índice difiere en lagartijas de las tres altitudes, se encontró un resultado diferente a lo observado en *S. torquatus* y en *S. grammicus*. Por último se observó un patrón similar en el volumen celular, a lo obtenido por Gonzales et al. (2017) en *S. grammicus*, el cual disminuye conforme las lagartijas habitan a mayores altitudes. Estos índices indican la concentración de hemoglobina promedio por eritrocito, observando menor concentración de hemoglobina en eritrocitos de lagartijas de mayores altitudes, esta es una estrategia fisiológica diferente para hacer frente a la hipoxia, con un aumento en el metabolismo anaeróbico (Sears 2005)

Se observa que el gradiente altitudinal influye en las respuestas hematológicas a la hipoxia, aunque no todos los parámetros como la concentración de hemoglobina y área del eritrocito presentaron un incremento cuando las lagartijas habitan elevadas altitudes. Esto puede estar relacionado a diferentes factores ambientales, como temperatura, disponibilidad de alimento y agua, humedad relativa, entre otros. Además de factores morfométricos, ya que las lagartijas presentan menores tallas conforme se encuentran a mayores altitudes (ver capítulo 3).

La concentración de hemoglobina, el porcentaje de hematocrito y número de eritrocitos, se han relacionado a la viscosidad de la sangre (Navas y Chauí 2007, González et al. 2015) un mayor número de eritrocitos conlleva a una mayor viscosidad, siendo esta una desventaja fisiológica en lagartijas de menor tamaño, ya que el corazón requiere más energía para distribuir la sangre a otros tejidos.

8.8 Conclusiones

- Los parámetros hematológicos en *Sceloporus grammicus* reflejan la influencia de la elevación para compensar la hipoxia. Se observó una diferencia en los parámetros evaluados, contrario a las predicciones planteadas, principalmente en la concentración de hemoglobina y el área de los eritrocitos en lagartijas de sitios elevados, estas respuestas fisiológicas indican un mayor requerimiento de energía para una adecuada distribución de la sangre desde el corazón, ya que una concentración elevada de eritrocitos conlleva a aumentar la viscosidad en la sangre. Esto ha generado disyuntivas en las respuestas fisiológicas a la hipoxia de diferentes especies de lagartijas.
- Estas respuestas fisiológicas no solo les permite habitar diferentes condiciones térmicas, sino también ambientes hipóxicos. Siendo una estrategia biológica y fisiológica óptima que podría estar relacionada con las tallas corporales de las lagartijas. Esto bajo el supuesto de que una lagartija de menor talla podría invertir menos recurso en distribuir cierta cantidad de sangre con eritrocitos de menor tamaño a través de los capilares.
- Estas características adaptativas permiten a *Sceloporus grammicus* ser una de las pocas especies de lagartijas que habita un sistema de alta montaña y presentar una amplia distribución altitudinal.

9. Capítulo. Regla de Bergmann inversa en *Sceloporus grammicus*, una lagartija habitante de ecosistemas de alta montaña.

Resumen

La regla de Bergmann explica una tendencia de algunas especies de animales endotermos a presentar mayores tallas corporales en ambientes con bajas temperaturas. En cuanto a animales ectotermos, esta regla es controversial, ya que algunas especies siguen esta regla al igual que un endotermo, otras especies siguen esta regla de manera inversa y algunas otras no la siguen. En el presente capítulo, se pone a prueba esta regla a lo largo de un gradiente altitudinal, bajo la hipótesis de conservación de calor, la cual menciona que animales de mayor masa disipan el calor lentamente, siendo una ventaja en ambientes fríos. *Sceloporus grammicus* es una especie de lagartija ampliamente distribuida, de los 2600 a los 4150 msnm en el Volcán Parque Nacional la Malinche. Nosotros encontramos que conforme las lagartijas se encuentran en sitios más elevados presentan menores tallas corporales, siendo una estrategia morfológica/fisiológica que le permite obtener de manera eficiente el recurso térmico en sitios con bajas temperaturas. También observamos que las hembras gestantes aprovechan de mejor manera este recurso, observado en los ritmos de pérdida y ganancia de calor, esto relacionado principalmente con la masa. Además se analizó por primera vez el volumen de las lagartijas como una variable que puede influir en la ganancia de calor. *Sceloporus grammicus* sigue de manera inversa la regla de Bergmann al igual que otras especies de ectotermos, siendo esta una estrategia que les permite aprovechar el recurso térmico de manera más eficiente en ambientes con bajas temperaturas.

9.1 Introducción y antecedentes

En animales endotermos se han descrito estrategias conductuales, fisiológicas y morfológicas para lidiar con la temperatura ambiental. La regla de Bergmann explica una tendencia de los animales endotermos a presentar mayores tallas corporales asociadas a bajas temperaturas ambientales (Rodríguez et al. 2008). La característica morfológica de presentar una mayor talla corporal en ambientes fríos está estrechamente relacionada con la masa corporal y conservación de calor (hipótesis de conservación de calor); los animales con mayor masa disipan el calor lentamente, esto relacionado con la superficie de volumen que presentan, siendo una ventaja en ambientes fríos (Blackburn et al. 1999). Esta regla ha sido ampliamente puesta a prueba y corroborada en animales endotermos, como aves (Meiri y Dayan 2003) y mamíferos (Clauss et al. 2013).

En el caso de animales ectotermos, algunas tortugas (Ashton y Feldman 2003), lagartijas (Angilletta et al. 2004, Zamora et al. 2014) e insectos (Ashton 2002b, Arnett y Gotelli 2003, Ramírez et al. 2016) siguen esta regla de manera similar a los endotermos. Sin embargo, se ha observado en otras especies de lagartijas, serpientes y anfibios (Ashton y Feldman 2003, Adams y Church 2008) que esta regla se sigue de manera inversa, donde animales que habitan ambientes fríos, presentan tallas corporales menores. Esto puede explicarse debido a que una mayor masa corporal implica mayores periodos de exposición a la fuente de calor para alcanzar los intervalos óptimos necesarios para llevar a cabo las funciones biológicas principales. Es importante resaltar que el mayor tiempo de exposición también puede conllevar mayores riesgos de depredación y a una disminución en otras actividades que dependen de alcanzar una T_c óptima.

En animales ectotermos, la ganancia neta de calor (N) es una función del aumento de calor (G) menos la pérdida de calor (L). El G y la L son funciones de la masa corporal (m), y esto es igual a $G = -\alpha m$ y $L = -\beta m$. A su vez, α y β indican las pendientes en que la ganancia y pérdida de calor disminuyen con la masa corporal, y tienden a ser negativas conforme la inercia térmica aumenta con la masa corporal (Carothers et al. 1997). Generalmente se asume que en animales ectotermos $\beta < \alpha$, por tal motivo, la N

disminuye con la masa corporal. Esto favorecería a que los organismos ectotermos presenten menores tallas en ambientes fríos (Regla de Bergmann inversa).

Por esta razón, actualmente hay discrepancia si los organismos ectotermos siguen la regla de Bergmann (Vinarski 2014), y principalmente un auge en el estudio de los patrones que pueden presentar los animales ectotermos, sus implicaciones o disyuntivas.

9.2 Objetivos

General

- Evaluar la influencia de la baja temperatura del ambiente de un sistema de alta montaña en parámetros morfométricos de *Sceloporus grammicus*.

Específicos

- Medir longitud hocico-cloaca (LHC) de lagartijas *S. grammicus*.
- Medir la masa corporal de lagartijas *S. grammicus*.
- Medir volumen de lagartijas *S. grammicus*.
- Evaluar la pérdida y ganancia de temperatura corporal de lagartijas *S. grammicus*.

9.3 Hipótesis

- La temperatura del ambiente de los sistemas de alta montaña disminuye conforme aumenta la altitud, lo cual influye en las menores tallas corporales y estrategias de ganancia y pérdida de calor corporal de *Sceloporus grammicus* habitando elevadas altitudes.

Predicciones

En *Sceloporus grammicus* habitando un sistema de alta montaña:

- La LHC se verá disminuida en función de la altitud.
- La masa se verá disminuida en función de la altitud.
- El volumen se verá disminuido en función de la altitud.

- La ganancia y la pérdida de calor aumenta en función de la masa.

9.4 Material y métodos

El trabajo en campo se realizó durante septiembre de 2014 a febrero de 2018. Todos los sitios de muestreo fueron visitados al menos siete veces, cada año se colectaron datos de lagartijas en diferentes temporadas y condición reproductiva de hembras. Todas las lagartijas fueron colectadas durante los periodos de actividad, con una caña de pescar de nudo corredizo o con la mano. A cada lagartija se le asignó un número de captura con tinta indeleble en el vientre para su identificación.

Temperaturas ambientales. Para determinar las temperaturas ambientales, se colocó en cada sitio de muestreo un data logger (HOBO pro v2-U23-003) con un sensor de temperatura del aire y la humedad relativa, durante diciembre de 2014 a febrero de 2018.

Trabajo de laboratorio

Todas las lagartijas colectadas fueron transportadas a la Estación Científica la Malinche para realizar las pruebas correspondientes. Para las pruebas se utilizaron únicamente adultos (2600 msnm: > 44 mm LHC; 3100 msnm: > 39 mm LHC y 4150 msnm: > 39 mm LHC; ver Lemos-Espinal 1998, Jiménez-Cruz 2005): se determinó el sexo por presencia o ausencia de parches ventrales azul turquesa y escamas poscloacales, condición reproductiva (gestante o no gestante por medio de palpación). Se midió longitud hocico-cloaca (LHC) y longitud total (LT) (con regla transparente, mm) (Fig. 22 A) y masa corporal (g) con balanza digital (Fig. 22 B). Para determinar el volumen, cada lagartija fue colocada en una probeta con capacidad de 100 ml con 80 ml de agua. Las lagartijas fueron sumergidas totalmente en el agua y se midió el volumen del agua desplazada (cm³) (Fig. 22 C).

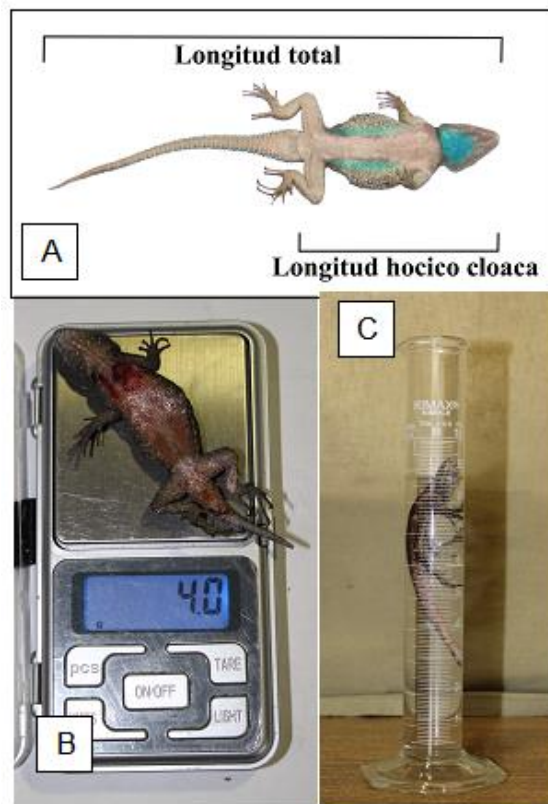


Fig. 22. Medidas de LHC (A), masa (B) y volumen (C). Foto A de Eric Centenero.

Prueba de pérdida y ganancia de temperatura

Se utilizó una adaptación de la metodología de Zamora et al. 2014. Se sujetó a cada lagartija en una placa de corcho usando plastinudos, colocados suavemente alrededor del cuello y cintura, sujetos firmemente a la placa, pero ligeramente flojos para no lastimar a la lagartija. Se colocó a 25 cm debajo de una lámpara de 75 watts. Se introdujo una termocupla de pequeño calibre en la cloaca conectado a un termómetro de lectura rápida (Fluke 54 II) para determinar la temperatura corporal. La prueba inició cuando la lagartija alcanzaba una temperatura de 27 °C, la temperatura fue registrada cada 30 segundos durante toda la prueba (Fig. 23), la lámpara se apagó cuando la lagartija alcanzo los 35 °C. En esta prueba se evaluó a cada lagartija el ritmo de calentamiento: tiempo en el que incrementa la temperatura corporal en °C/min; transición entre lapsos: tiempo a partir del cual se apagó la lámpara y la temperatura disminuyo por debajo de los 35 °C; ritmo de enfriamiento: tiempo en el que disminuye la temperatura

corporal en °C/min y ritmo neto de calentamiento: temperatura asimilada dentro de la prueba por minuto (°C/min).

Se eligió la lámpara como fuente de calor ya que las lagartijas obtienen el calor ambiental tanto de la tigmotermia como de la heliotermia (Garrick 2008, Díaz de la Vega-Pérez et al. 2018). Estos intervalos de temperatura se encuentran debajo de la temperatura crítica máxima y encima de la temperatura crítica mínima y dentro de las temperaturas preferidas de la especie (Woolrich et al. 2006; Lara y Díaz de la Vega-Pérez 2013, Díaz de la Vega-Pérez et al. 2018) evitando estrés térmico. Ninguna lagartija sufrió daño, una vez terminadas las pruebas fueron liberadas en el lugar donde fueron capturadas.

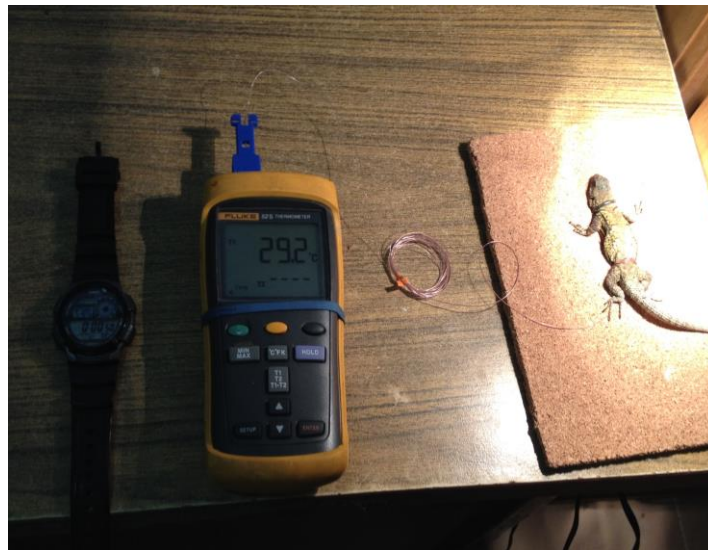


Fig. 23. Prueba de pérdida y ganancia de temperatura

9.5 Análisis estadístico

Se asumieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Se usaron modelos lineales generalizados (GLM) con efectos de contraste por pares para observar la interacción de LHC entre sitios (2600, 3100 y 4150 msnm) y sexo (machos y hembras (no gestantes y gestantes, ya que se comparó previamente sin haber diferencias estadísticas)) como

factores. Se realizó un GLM para comparar masa corporal y otro para volumen dentro y entre sitios (2600, 3100 y 4150 msnm), sexo y condición reproductiva de hembras (machos, hembras no gestantes y hembras gestantes) como factores. Cuando los datos cumplieron los supuestos para las pruebas paramétricas, se compararon con análisis de varianza (ANOVA), se analizó la pérdida y ganancia de calor, el ritmo de calentamiento, ritmo de enfriamiento, transición de lapsos y ritmo neto de calentamiento entre sexos y condición reproductiva de hembras (hembras no gestantes y hembras gestantes) dentro de cada altitud y entre altitudes (2600, 3100 y 4150 msnm) después se realizaron pruebas pos-hoc para identificar las diferencias entre factores, utilizando el método de Tukey. Además, se realizaron regresiones lineales para observar la relación entre las variables: masa y ritmo de calentamiento, ritmo de enfriamiento y ritmo neto de calentamiento. El valor de significancia en todas las pruebas estadísticas fue $P < 0.05$. Los análisis estadístico y los gráficos se realizaron con SigmaPlot versión 11 (Systat Software, San Jose, CA) y JMP versión 13.1.0 (SAS, 2016).

9.6 Resultados

Parámetros morfológicos

La LHC de hembras no gestantes y hembras gestantes no mostró diferencias significativas ($t = 1.80$, $gl = 558$, $P = 0.07$) por lo que se procedió a comparar la LHC de machos y hembras (no gestantes y gestantes) de cada altitud.

La selección de modelos de LHC se resume en la tabla 7. Debido al interés de observar la interacción de los factores altitud y sexo, se seleccionó el primer modelo estadístico.

Tabla 7. Selección de modelos de LHC.

Modelos	F	P
Altitud*sexo	F_(5,936)=26.46	P < 2.2e-16
Altitud	F _(2,939) =182.4	P=2.468e-11
Sexo	F _(1,940) =76.77	P < 2.2e-16

La LHC de machos y hembras habitando sitios de altitud baja y media mostraron diferencias significativas (2600 msnm: $\chi^2 = 102.44$, $gl = 1$, $P < 0.001$; 3100 msnm: $\chi^2 = 39.30$, $gl = 1$, $P < 0.001$), sin embargo, no hubo diferencias entre machos y hembras de la altitud mayor (4150 msnm: $\chi^2 = 7.12$, $gl = 1$, $P = 0.07$). Además, los machos de las tres altitudes fueron diferentes entre los ellos ($\chi^2 = 296.27$, $gl = 2$, $P < 0.001$), en cuanto a las hembras de la altitud baja y media, fueron significativamente de mayor tamaño que hembras de la mayor altitud ($\chi^2 = 188.56$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 8) (Fig. 24).

Tabla 8. Longitud hocico-cloaca (LHC), masa y volumen en *Sceloporus grammicus* de machos, hembras y hembras gestantes de los tres sitios de estudio. Se muestra la media \pm desviación estándar y tamaño de muestra (n). Las letras en superíndice muestran las diferencias estadísticas de cada parámetro de sexo y condición reproductiva entre sitios.

Variables/Sitios	2600 msnm	3100 msnm	4150 msnm
Longitud Hocico-Cloaca (LHC; mm)			
Machos	64 \pm 7.6 (186) ^A	62 \pm 8.8 (79) ^B	51 \pm 4.5 (148) ^C
Hembras	58 \pm 5.9 (226) ^A	56 \pm 6.9 (161) ^A	49 \pm 4.2 (173) ^B
Masa (g)			
Machos	8.3 \pm 2.7 (186) ^A	7.8 \pm 3.0 (79) ^A	4.0 \pm 1.1 (148) ^B
Hembras	5.7 \pm 2.0 (195) ^A	5.3 \pm 2.2 (88) ^A	3.6 \pm 1.1 (140) ^B
Hembras gestantes	6.8 \pm 1.8 (31) ^A	6.8 \pm 2.2 (73) ^A	3.9 \pm 0.7 (33) ^B
Volumen (cm³)			
Machos	9 \pm 3.0 (87) ^A	7 \pm 3.4 (29) ^A	4 \pm 1.1 (56) ^B
Hembras	6 \pm 2.0 (85) ^A	4 \pm 1.6 (23) ^{AB}	3 \pm 0.3 (42) ^B
Hembras gestantes	7 \pm 1.6 (21) ^A	7 \pm 2.5 (38) ^A	4 \pm 0.7 (28) ^B

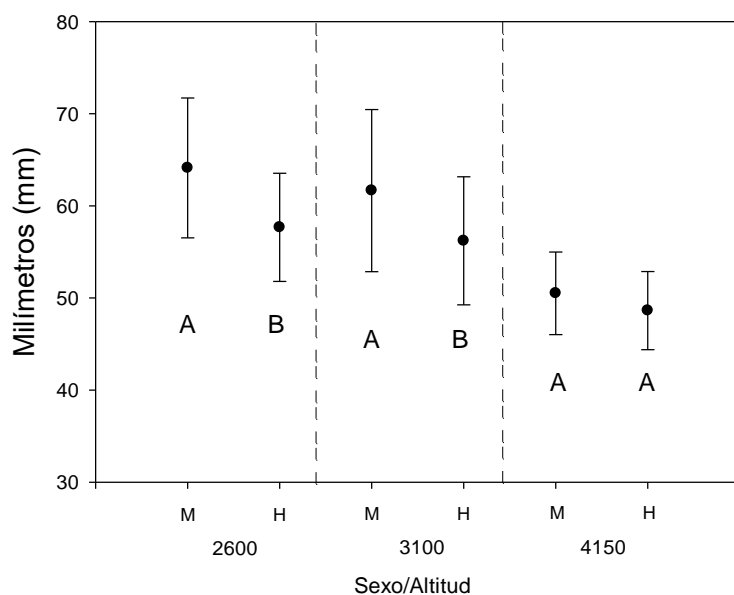


Fig. 24. Longitud Hocico-Cloaca (LHC) de machos (M), hembras no gestantes (H) por altitud, los puntos representan la media y las barras la desviación estándar. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 8. Las letras denotan la diferencia estadística entre sexos por sitio.

La selección de modelos de masa se resume en la tabla 9. Debido al interés de observar la interacción de los factores altitud y sexo, se seleccionó el primer modelo estadístico.

Tabla 9. Selección de modelos de masa.

Modelos	F	P
Altitud*sexo	F_(5,941)=119.1	P < 2.2e-16
Altitud	F _(2,939) =182.4	P < 2.2e-16
Sexo	F _(1,940) =76.77	P < 2.2e-16

En la masa corporal dentro de cada altitud, las hembras no gestantes y hembras gestantes no mostraron diferencias; solo los machos presentaron significativamente mayor masa en el sitio de menor altitud (2600 msnm: $\chi^2 = 64.94$, $gl = 2$, $P < 0.001$). En el sitio de altitud media, machos, hembras no gestantes y hembras gestantes fueron diferentes entre ellos (3100 msnm: $\chi^2 = 38.96$, $gl = 2$, $P < 0.001$). Sin embargo, machos, hembras no gestantes y hembras gestantes del sitio de mayor altitud no mostraron diferencias significativas (4150 msnm: $\chi^2 = 0.939$, $gl = 2$, $P = 0.33$). No se encontraron diferencias en masa entre

lagartijas de sitios de altitud baja y media por sexo y condición reproductiva, solo las lagartijas del sitio de mayor altitud presentaron menor masa corporal; machos ($x^2 = 301.23$, $gl = 2$, $P < 0.001$), hembras no gestantes ($x^2 = 76.60$, $gl = 2$, $P < 0.001$) y hembras gestantes ($x^2 = 47.45$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 8) (Fig. 25).

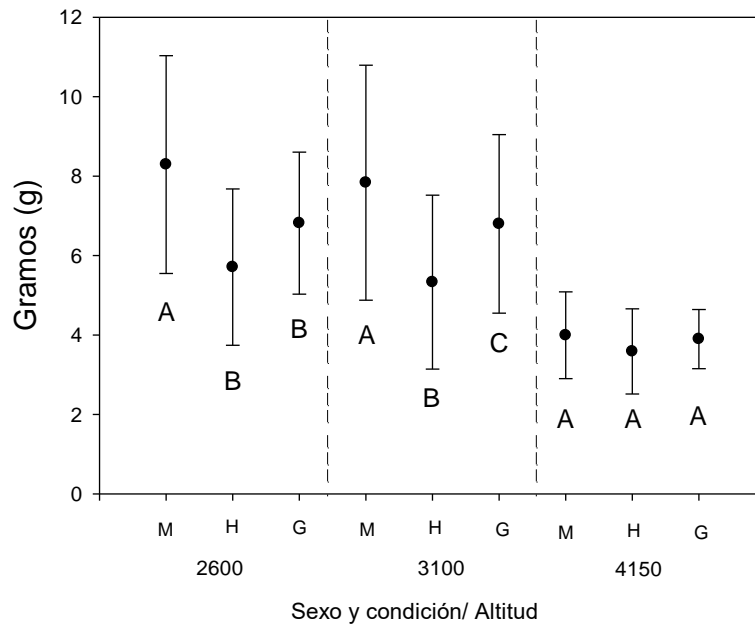


Fig. 25. Masa de machos (M), hembras no gestantes (H) y hembras gestantes (G) por altitud, los puntos representan la media y las barras la desviación estándar. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 8. Las letras denotan la diferencia estadística entre sexo y condición por sitio.

La selección de modelos de volumen se resume en la tabla 10. Debido al interés de observar la interacción de los factores altitud y sexo, se seleccionó el primer modelo estadístico.

Tabla 10. Selección de modelos de volumen.

Modelos	F	P
Altitud*sexo	F_(8,400)=38.29	P < 2.2e-16
Altitud	F _(2,406) =80.42	P < 2.2e-16
Sexo	F _(2,406) =21.75	P = 1.059e-09

Respecto al volumen, dentro de cada altitud, solo hubo diferencias entre machos y hembras no gestantes del sitio de baja altitud, hembras gestantes no mostraron diferencias (2600 msnm: $\chi^2 = 32.10$, $gl = 2$, $P < 0.001$). En el sitio de altitud media hembras no gestantes mostraron ser diferentes de machos y hembras gestantes (3100 msnm: $\chi^2 = 29.20$, $gl = 2$, $P < 0.001$), sin haber diferencia en estos últimos ($\chi^2 = 0.11$, $gl = 1$, $P = 0.73$). En el sitio de mayor altitud no hubo diferencias entre sexo y condición reproductiva de hembras (4150 msnm: $\chi^2 = 3.72$, $gl = 2$, $P = 0.053$). En cuanto a la comparación entre altitudes por sexo y condición reproductiva de hembras, machos del sitio de mayor altitud presentaron menor volumen que machos de altitudes baja y media, sin haber diferencias en estas últimos ($\chi^2 = 108.26$, $gl = 2$, $P < 0.001$), patrón similar en la comparación de hembras gestantes por altitudes ($\chi^2 = 31.99$, $gl = 2$, $P < 0.001$), solo hembras no gestantes de altitudes bajas y altas fueron diferentes ($\chi^2 = 19.24$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Tabla 8) (Fig. 26).

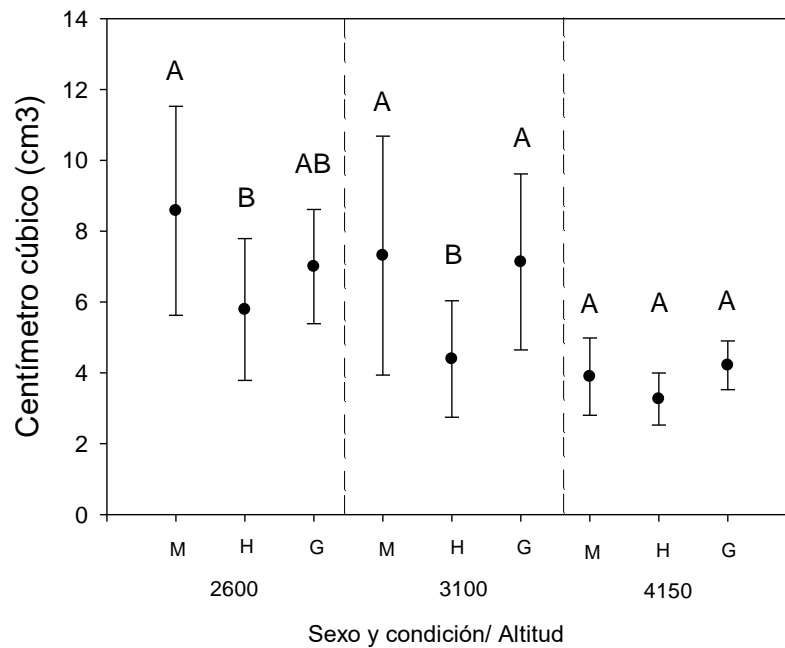


Fig. 26. Volumen de machos (M), hembras no gestantes (H) y hembras gestantes (G) por altitud, los puntos representan la media y las barras la desviación estándar. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 8. Las letras denotan la diferencia estadística.

Pérdida y ganancia de temperatura

En la comparación general de la prueba de pérdida y ganancia solo lagartijas de los sitios de baja y mayor altitud fueron estadísticamente diferentes entre ellos ($F_{(2,60)} = 3.28, P = 0.04$). Respecto a la comparación entre la ganancia de temperatura de las lagartijas entre altitudes, solo lagartijas de mayor altitud mostraron ser diferentes ($F_{(2,102)} = 540.64 P < 0.001$). En la comparación de pérdida de temperatura de lagartijas entre altitudes, solo lagartija del sitio de menor altitud mostró ser diferente del sitio medio y alto ($H=54.99, gl = 2, P < 0.001$).

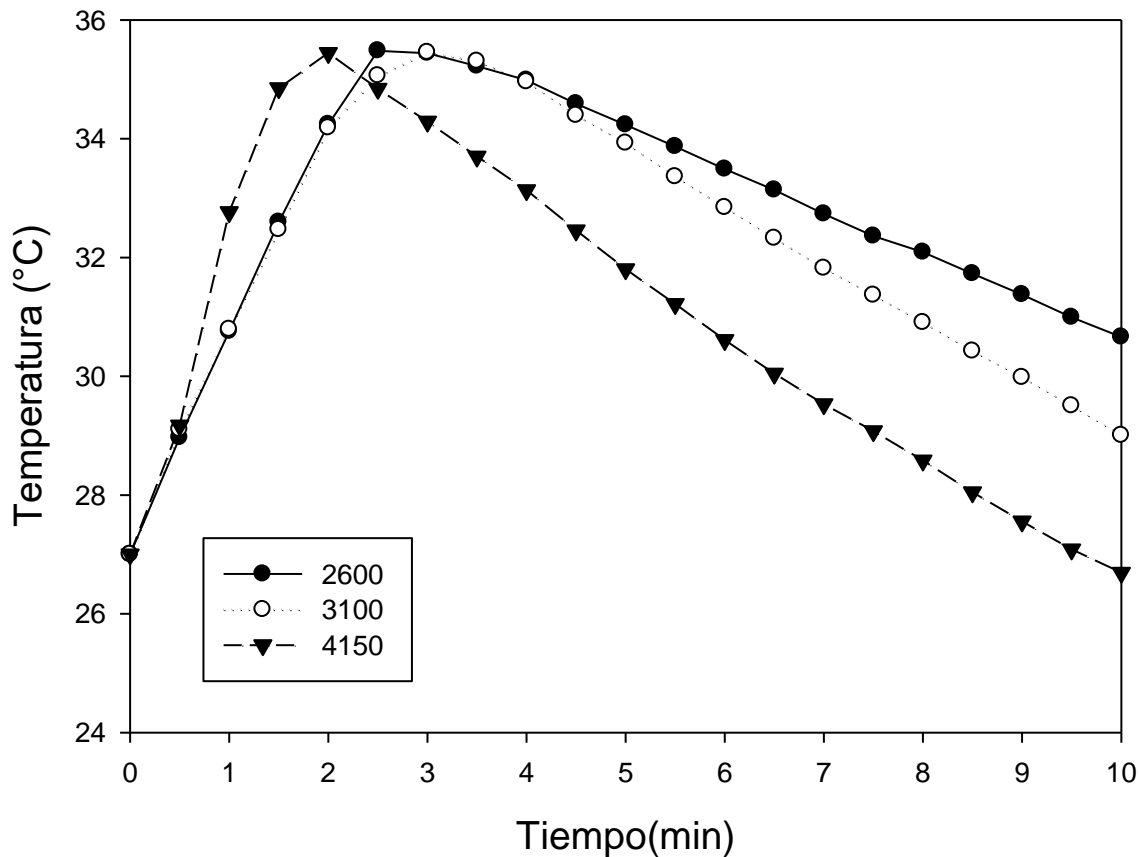


Fig. 27. Cambios en la temperatura corporal durante la prueba de ganancia y pérdida de temperatura por altitud.

Ritmo de calentamiento

En la comparación entre sexos y condición reproductiva de hembras por altitud, hembras gestantes mostraron ser diferentes de machos de la altitud baja (2600 msnm: $F_{(2,32)} = 7.95$, $P = 0.002$), en la altitud media, hembras gestantes mostraron ser diferentes de machos y hembras no gestantes sin haber diferencias en estos últimos (3100 msnm: $F_{(2,32)} = 9.14$, $P < 0.001$), en el sitio de mayor altitud no se mostraron diferencias entre sexo y condición reproductiva de hembras (4150 msnm: $F_{(2,32)} = 2.40$, $P = 0.10$) (Tabla 11). En cuanto a la comparación entre altitudes, solo el sitio de mayor altitud mostró diferencias significativas ($F_{(2,102)} = 540.64$, $P < 0.001$).

Tabla 11. Ritmos de calentamiento, enfriamiento, transición de lapsos y ritmo neto de calentamiento de machos y hembras de los tres sitios de estudio. Se muestra °C/min y tamaño de muestra (n)

Variables/Sitios	2600 msnm	3100 msnm	4150 msnm
Ritmos de calentamiento (°C/min)			
Machos	3.1±0.3 (10)	3.2±0.3 (10)	5.8±0.3 (10)
Hembras	3.4±0.3 (10)	3.4±0.3 (10)	5.7±0.3 (10)
Hembras gestantes	3.6±0.3 (15)	3.7±0.3 (15)	5.9±0.3 (15)
Transición de lapsos (min)			
Machos	2.1±0.1 (10)	1.9±0.3 (10)	1.1±0.1 (10)
Hembras	2.0±0.0 (10)	1.6±0.4 (10)	1.0±0.1 (10)
Hembras gestantes	2.1±0.2 (15)	2.1±0.2 (15)	1.3±0.1 (15)
Ritmos de enfriamiento (°C/min)			
Machos	0.7±0.1 (10)	1.0±0.1 (10)	1.1±0.1 (10)
Hembras	0.9±0.1 (10)	1.2±0.2 (10)	1.3±0.1 (10)
Hembras gestantes	0.6±0.1 (15)	0.9±0.1 (15)	0.9±0.04 (15)
Ritmo neto de calentamiento (°C/min)			
Machos	2.4±0.2 (10)	2.2±0.3 (10)	4.7±0.3 (10)
Hembras	2.5±0.3(10)	2.2±0.3 (10)	4.3±0.3 (10)
Hembras gestantes	3.0±0.4 (15)	2.9±0.3 (15)	5.0±0.3 (15)

Se encontró relación entre masa y ritmo de calentamiento a nivel de especie (efecto lineal: $r = 0.77$, $P < 0.001$) (Fig. 28). Sin embargo, en el análisis por altitud, solo el sitio de baja altitud mostró relación significativa entre masa y ritmo de calentamiento (2600 msnm: $r = 0.49$, $P = 0.002$; 3100 msnm: $r = 0.26$, $P = 0.12$; 4150 msnm: $r = 0.31$, $P = 0.06$)

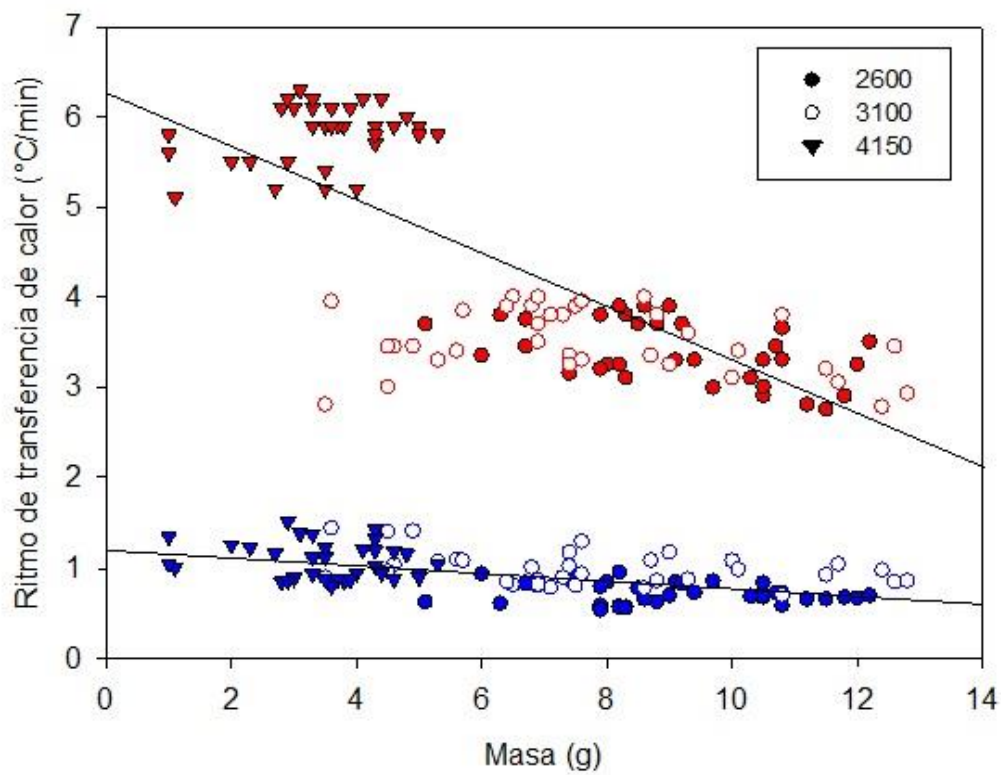


Fig. 28. Regresión lineal de ritmo de calentamiento y enfriamiento, sobre masa corporal, de los tres sitios de estudio.

Transición de lapsos

En la comparación entre sexos y condición reproductiva de hembras por altitud, no se encontraron diferencias en sexo y condición reproductiva en el sitio de baja altitud (2600 msnm: $H = 5.01$, $gl = 2$, $P = 0.08$), en el sitio de altitud media solo hembras gestantes y hembras no gestantes mostraron ser diferentes (3100 msnm: $F_{(2,32)} = 12.35$, $P < 0.001$), en cuanto al sitio de mayor altitud, hembras gestantes mostraron ser diferentes de machos y hembras no gestantes, sin haber diferencias en estos últimos (4150 msnm: $H = 17.42$, $P < 0.001$) (Tabla 11). Respecto a la comparación entre altitudes, el sitio de mayor altitud mostró ser diferente, presentando menor transición entre lapsos ($H = 72.47$, $gl = 2$, $P < 0.001$) (Fig. 29).

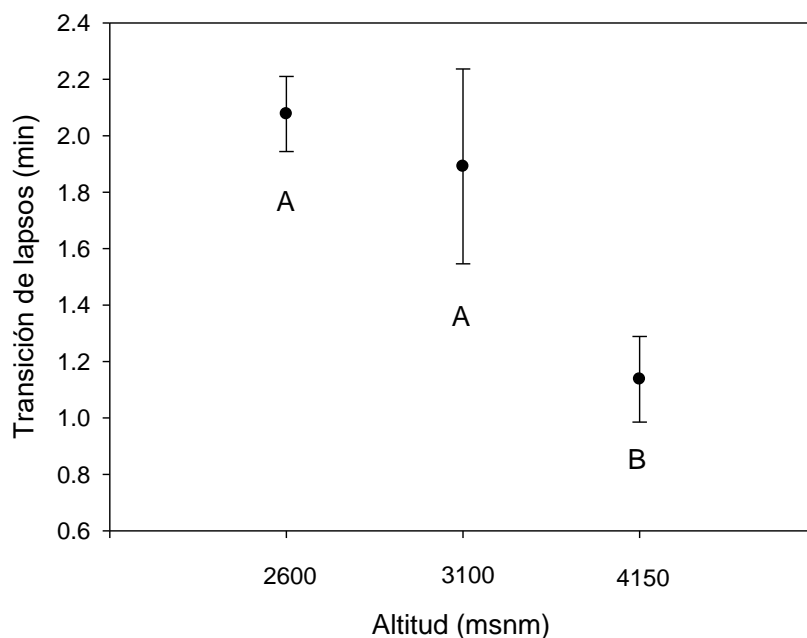


Fig. 29. Transición entre lapsos por altitud. Los puntos representan la media y las barras la desviación estándar. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 11. Las letras denotan la diferencia estadística.

Ritmo de enfriamiento

El ritmo de enfriamiento entre sexos y condición reproductiva de hembras por altitud, machos, hembras no gestantes y hembras gestantes mostraron diferencias entre ellos en las tres altitudes (2600 msnm: $F_{(2,32)} = 43.11$, $P < 0.001$; 3100 msnm: $F_{(2,32)} = 21.51$, $P < 0.001$; 4150 msnm: $F_{(2,32)} = 64.77$, $P < 0.001$) (Tabla 11). En la comparación de ritmos entre altitudes, solo el sitio de menor altitud mostró ser diferente del sitio medio y alto ($H=54.99$, $gl = 2$, $P < 0.001$). Se encontró relación a nivel de especie entre el ritmo de enfriamiento y masa corporal (efecto lineal: $r = 0.55$, $P < 0.001$) (Fig. 28). En el análisis por altitud, el sitio de altitud media mostró relación entre ritmo de enfriamiento y masa (3100 msnm: $r = 0.37$, $P = 0.02$), los sitios de altitud baja y alta no mostraron relación entre estas variables (2600 msnm: $r = 0.14$, $P = 0.39$; 4150 msnm: $r = 0.17$, $P = 0.31$, respectivamente).

Ritmo neto de calentamiento

El ritmo neto de calentamiento se estimó restando el ritmo de enfriamiento al ritmo de calentamiento. Se encontraron diferencias entre sexos y condición reproductiva de hembras, hembras gestantes mostraron ser diferentes de machos y hembras no gestantes, sin diferencias en estos últimos en las tres altitudes (2600 msnm: $F_{(2,32)} = 12.72$, $P < 0.001$; 3100 msnm: $F_{(2,32)} = 20.33$, $P < 0.001$; 4150 msnm: $F_{(2,32)} = 15.79$, $P < 0.001$). Respecto a la comparación entre altitudes, el ritmo neto del sitio de mayor altitud mostró ser diferente ($F_{(2,102)} = 298.36$, $P < 0.001$) (Fig. 30).

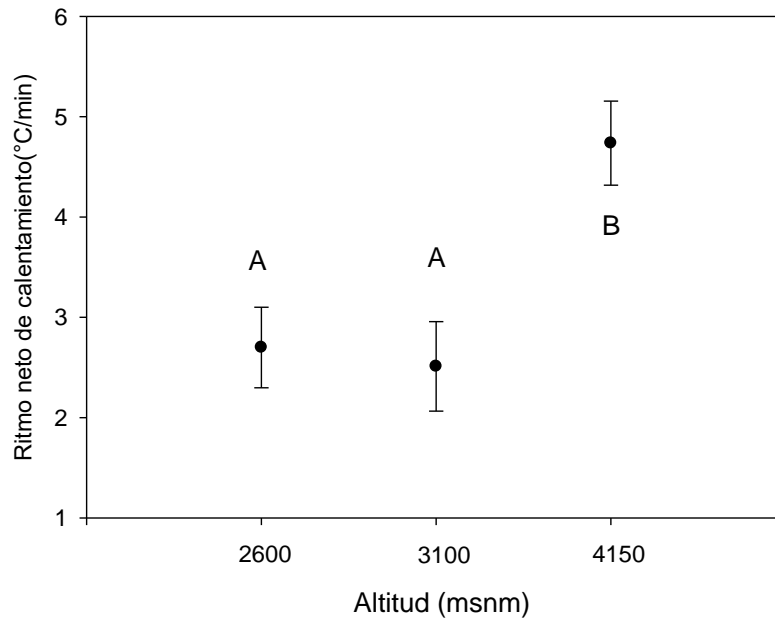


Fig. 30. Ritmo neto de calentamiento por altitud. Los puntos representan la media y las barras la desviación estándar. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 11. Las letras denotan la diferencia estadística.

Se encontró una relación entre la ganancia neta de calentamiento y la masa a nivel de especie (efecto lineal: $r = 0.70$, $P < 0.001$) (Fig. 31), En el análisis por altitud se encontró relación entre estas variables dentro del sitio de baja altitud (2600 msnm: $r = 0.39$, $P = 0.02$), en los sitios altitud media y alta no se mostró esta relación (3100 msnm: $r = 0.05$, $P = 0.74$; 4150 msnm: $r = 0.32$, $P = 0.05$, respectivamente).

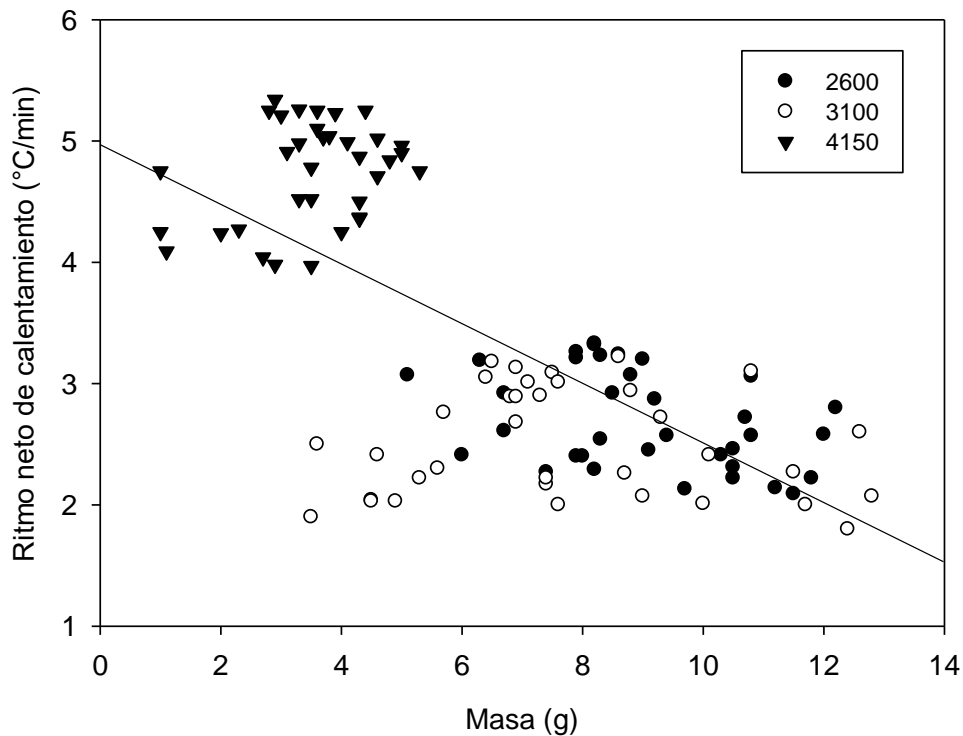


Fig. 31. Relación lineal entre ritmo neto de calentamiento y masa. Los puntos negros, círculos y triángulos denotan la población y la línea la pendiente de regresión. Los tamaños de muestra (n) se observan en la tabla 11.

9.7 Discusión

La regla de Bergmann explica una tendencia de los animales endotermos a presentar mayores tallas corporales asociadas a bajas temperaturas ambientales con el fin de conservar calor por más tiempo (Ashton 2002a, Millien et al. 2006, Ramirez et al. 2008). Sin embargo, en animales ectotermos, esta regla es controversial, ya que algunas especies siguen esta regla con el mismo patrón de un animal endotermo (Carothers et al. 1997, Arnett y Gotelli 2003, Ashton y Feldman 2003, Angilletta et al. 2004, Zamora et al. 2014), otras especies no siguen esta regla (Adams y Church 2008) y algunas la siguen de manera inversa (Ashton y Feldman 2003, Adams y Church 2008). Los resultados indican que se presenta un patrón inverso en esta regla ecográfica, a través de un gradiente altitudinal

de los 2600 a 4150 msnm. *Sceloporus grammicus* mostró un tamaño corporal menor conforme se encuentra en altitudes mayores, relacionado a la disminución de la temperatura ambiental.

Además de presentarse una menor LHC conforme aumenta la altitud, dentro de los sitios de baja y media altitud, los machos presentaron mayor LHC a diferencia de las hembras, lo cual indica que se presenta dimorfismo sexual, al igual que en otras especies de lagartijas (Cox et al. 2007). En cuanto a la masa, encontramos que esta disminuye conforme aumenta la altitud, esta es una de las variables relacionada con la regla de Bergmann (Zamora et al. 2014). Además se observó que las hembras gestantes presentan ligeramente mayor masa a diferencia de hembras no gestantes en las tres altitudes, sin embargo, solo lagartijas del sitio de altitud media presentaron una diferencia estadísticamente significativa. Patrón similar observado en los resultados de medición de volumen, esta variable se evaluó ya que la hipótesis de conservación de calor, indica que el calor disipado en animales se relaciona con la superficie de volumen expuesto al ambiente (Blackburn et al. 1999), cuerpos más pequeños tienen mayor superficie de contacto en relación a su volumen (Planinsic y Vollmer 2008). Se observó que conforme aumenta la altitud las lagartijas presentan menor volumen.

Además se observó una relación de la masa con el ritmo de calentamiento, lagartijas de menor masa obtienen calor en menor tiempo, principalmente las del sitio de mayor altitud, lagartijas del sitio medio y bajo no presentaron diferencias significativas, esto puede estar asociado a que esta especie de lagartija es eficiente termorregulador, aprovechando las fuentes de calor externas (Zamora et al. 2013), lo cual indica que a pesar de que la especie habite sitios con diferente calidad térmica, estos tienden a ser termorreguladores activos (Díaz de la Vega-Pérez et al. 2018). De igual manera se obtuvieron diferencias en la condición reproductiva, hembras gestantes tienden a asimilar calor en un periodo corto, a diferencia de hembras no gestantes y machos. Esto puede relacionarse a que las hembras gestantes tiendan a asimilar el recurso térmico de manera más eficiente (Lourdais et al. 2013), siendo una estrategia biológica que les ayuda a termorregular en menor tiempo evitando mayor exposición a posibles depredadores.

En cuanto a la transición entre lapsos, se observó diferencia entre condición reproductiva de hembras en las tres altitudes, siendo las hembras gestantes las que mantienen calor por más tiempo, relacionado a la masa corporal, ya que las hembras gestantes presentaron mayor masa a diferencia de las hembras no gestantes. Respecto a la comparación entre altitudes, los tres sitios mostraron ser diferentes entre ellos, conforme las lagartijas se encuentran a mayores altitudes presentan menor transición entre lapsos y menor masa, lo cual es un mecanismo que les facilita la disipación de calor (Carothers et al. 1997, Planinsic y Vollmer 2008). En el ritmo de enfriamiento, se presenta una diferencia entre sexos, por la diferencia de masa entre ellos antes mencionada, siendo las hembras gestantes las que tienden a disipar el calor lentamente, a diferencia de los machos y hembras no gestantes. Además se observó que este ritmo aumenta conforme se presenta menor masa, siendo las lagartijas del sitio de mayor altitud las que disipan el calor más rápido. En este sentido, es importante tomar en cuenta la relación del volumen, ya que conforme aumenta la altitud el volumen de las lagartijas disminuye, presentando mayor superficie-contacto, lo cual facilita la pérdida de calor (Planinsic y Vollmer 2008). En cuanto al ritmo neto de calentamiento, hembras gestantes presentaron mayor ritmo neto de calentamiento, indicando que tienden a asimilar calor de manera más eficiente (Lourdais et al. 2013), además se observó que este ritmo incrementa en función a la altitud, relacionado a la masa corporal.

Estos resultados indican que lagartijas de mayor masa, habitando altitudes bajas, mantienen calor por más tiempo, cumpliéndose así, la regla de Bergmann inversa (Ashton y Feldman 2003). Es importante tomar en cuenta que, además de la temperatura ambiental, pueden influir otros factores en las diferencias de LHC y masa, como la disponibilidad de alimento (Yom-Tov y Geffen 2006), hábito alimenticio (Ochocinska y Taylor 2003), depredación (De Barros et al. 2010), entre otros. Cabe mencionar que presentar una menor talla corporal en ambientes fríos, puede ser una ventaja en la asimilación rápida de temperatura (Ferrer et al. 2013). Además de ser esta una estrategia que le permite a *Sceloporus grammicus* habitar ambientes con bajas temperaturas, se ha observado una estrategia conductual, en la que las lagartijas tienden a agruparse, con el

fin de mantener calor corporal (Elfström y Zucker 1999). Característica observada en otras especies de reptiles (Myres y Eells 1968, Aleksasuk 1977).

9.8 Conclusiones

- Las lagartijas *Sceloporus grammicus* que habitan un sistema de alta montaña, presentaron tallas corporales menores conforme se encontraban habitando a una mayor elevación.
- Se observó una influencia de la masa en las tasas de ganancia y pérdida de calor en las lagartijas *S. grammicus*, lo cual es una estrategia morfológica que le permite habitar sitios con bajas temperaturas
- *S. grammicus* no sigue la regla de Bergmann al igual que los endotermos, ya que en función a la altitud, se presentan menores tallas corporales y la asimilación de calor aumenta en lagartijas de mayores altitudes.
- Esta característica adaptativa le ha permitido habitar diferentes ambientes, así como altitudes y latitudes, siendo una especie con amplia distribución geográfica.
- Es importante evaluar el impacto de la temperatura ambiental en el tamaño corporal, donde los cuerpos más pequeños podrían alcanzar temperaturas óptimas en períodos cortos, afectando potencialmente otros rasgos del ciclo de vida y favoreciendo la adaptación local.

10. Discusión general

Las condiciones abióticas a las cuales están expuestas los animales influyen de manera directa en su fisiología. Animales de una misma especie que presentan amplia distribución geográfica muestran una variación en aspectos termorreguladores, hematológicos y morfométricos, como *Sceloporus grammicus*, una especie de reptil que habita diferentes ambientes, entre ellos, sistemas montañosos. Las temperaturas ambientales de estos sitios influyen directamente en la temperatura corporal de animales ectotermos, ya que dependen directamente de las fuentes de calor externas, sin embargo, esta especie presenta requerimientos térmicos conservados, siendo un atributo fisiológico que le permite desarrollar sus funciones biológicas de manera óptima y presentar una amplia distribución geográfica. Además *S. grammicus* presenta parámetros de termorregulación similares a resultados previamente registrados en esta misma especie por Woolrich et al. 2006 y Lemos y Ballinger 1995a. Sin embargo, cabe mencionar que en dichos trabajos no se evaluaron índices de termorregulación, conocer los índices de eficiencia de termorregulación complementa la información previa, y ofrecen un panorama amplio de la ecológica térmica de esta especie.

Además de bajas temperaturas, los sistemas montañosos presentan una disminución en la presión parcial de oxígeno conforme aumenta la altitud, por lo cual, las lagartijas deben compensar la hipoxia a la cual están expuestas, mediante adaptaciones hematológicas que les permitan habitar estos sitios. A pesar de que algunas especies de lagartijas no presentan ninguna respuesta a esta característica ambiental (Ruiz et al. 1993), otras presentan un incremento lineal en ciertos parámetros, como *Sceloporus torquatus* (González et al. 2015). Sin embargo, en la especie *S. grammicus* las diferencias encontradas en los parámetros presentan un patrón no lineal, lo que sugiere que se pueden presentar diferencias en las respuestas fisiológicas entre especies de un mismo género.

En cuanto al aspecto morfométrico, la variación en las tallas corporales determina diferentes funciones biológicas, como la capacidad de termorregulación. A pesar de la controversia de esclarecer si la Regla de Bergmann aplica o no en animales ectotermos,

es importante complementar la información actual, ya que podría tratarse de un atributo exclusivo de una especie y no de un grupo de organismos, como los animales ectotermos. Ya que dentro de este grupo algunas especies de tortugas (Ashton y Feldman 2003), lagartijas (Angilletta et al. 2004, Zamora et al. 2014) e insectos (Ashton 2002b, Arnett y Gotelli 2003, Ramírez-Delgado et al. 2016) siguen esta regla de manera similar a los endotermos, mientras que otras especies de animales ectotermos como lagartijas, serpientes y anfibios (Ashton y Feldman 2003, Adams y Church 2008) presentan un patrón inverso a la regla de Bergmann, como la especie *S. grammicus*, siendo este un atributo clave que le permite termorregular de manera óptima, ya que un menor tamaño corporal, le permite asimilar o perder de manera eficiente el calor en sitios con bajas temperaturas.

Esta especie de lagartija ha logrado adaptarse a diferentes ambientes, entre ellos los sistemas de alta montaña, por lo cual presenta óptimas respuestas fisiológicas a estos sitios de elevada altitud, lo cual la hace un generalista ecológico exitoso, permitiéndole presentar una amplia distribución geográfica.

11. Conclusiones generales

- Los sistemas montañosos presentan menor calidad térmica en función de la altitud, por tal motivo, *Sceloporus grammicus* muestra óptimas respuestas termorreguladoras, en diferentes ambientes generados por un sistema montañoso, con intervalos térmicos y temperaturas críticas similares, lo cual indica que esta especie presenta atributos fisiológicos conservados.
- Respecto a la condición reproductiva, los requerimientos térmicos de las hembras gestantes son conservados sin importar el sitio donde se encuentran habitando, lo cual indica que es una característica que le permite preservar la especie y ser un generalista ecológico.
- Las respuestas hematológicas generadas por la hipoxia de un sistema montañoso varían dependiendo la altitud a la que se encuentran habitando las lagartijas *S. grammicus*, sin haber diferencias entre sexo o temporada del año.
- Los parámetros hematológicos varían en diferentes patrones, lo cual indica que las lagartijas *S. grammicus* presentan gran variedad de estrategias fisiológicas para hacer frente a la hipoxia a cual están expuestas, habitando sitios con factores abióticos restrictivos.
- Las tallas corporales determinan diferentes funciones biológicas, una de ellas es la capacidad termorreguladora, un animal ectotermo como *S. grammicus* depende de estrategias morfológicas para asimilar calor ambiental.
- Una lagartija *S. grammicus* de talla pequeña en ambientes fríos, puede asimilar el calor en periodos de tiempo menores que una lagartija de talla mayor. Sin embargo, podría ser una desventaja debido a que puede perder calor de forma rápida. Por lo tanto, las estrategias conductuales de agrupamiento podrían jugar un papel clave para conservar este calor.

12. Referencias

- Abram PK, Boivin G, Moiroux J y Brodeur J. 2017. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews* 92: 1859-1876.
- Adams DC y Church JO. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution* 62: 413-420.
- Adolph SC. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71:315-327.
- Aleksiuk M. 1977. Cold-induced aggregative behavior in the red-sided garter snake (*Thamnophis sirtalis parietalis*). *Herpetologica* 98-101.
- Altamirano T, Keer K y Soriano M. 2015. Distribución y uso de microhábitats de *Sceloporus grammicus* Wiegmann (Sauria: Phrynosomatidae) en la F.E.S. Iztacala, México. *Revista de Zoología* 26:11-19.
- Andrews RM. 1994. Activity and thermal biology of the sand-swimming skink *Neoseps reynoldsi*: diel and seasonal patterns. *Copeia* 91-99.
- Andrews RM, Méndez-De la Cruz FR y Villagrán-Santa Cruz M. 1997. Body Temperatures of Female *Sceloporus grammicus*. Thermal Stress or Impaired Mobility? *Copeia* 108-115.
- Andrews RM. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 23:329-334.
- Andrews RM, Méndez-de la Cruz FR, Cruz MVS y Rodríguez-Romero F. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 93-100.
- Andrews RM y Schwarzkopf L. 2012. Thermal performance of squamate embryos with respect to climate, adult life history, and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:851-864.
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH y Navas CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology* 27:249-268.
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Dunham AE, Leaché AD y Porter WP. 2004. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards. *The American Naturalist* 164: E168-E183.

- Angilletta MJ. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.
- Aparicio J, Ocampo M, Aguilar-Kirigin AJ, Pacheco LF, Miranda-Calle AB y Villarreal S. 2015. Reptiles del valle de La Paz. Bolivia: Museo Nacional de Historia Natural.
- Arnett AE y Gotelli NJ. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology* 28:645-650.
- Ashton KG. 2002a. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography* 11:505-523.
- Ashton KG. 2002b. Do amphibians follow Bergmann's rule?. *Canadian Journal of Zoology* 80:708-716.
- Ashton KG y Feldman CR. 2003. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57:1151-1163.
- Bakken GS. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32:194-216.
- Barry M, Peirce MA, Heath AC, Brunton DH y Barraclough RK. 2011. A new blood parasite within the relict endemic New Zealand gecko *Hoplodactylus duvaucelii*. *Veterinary parasitology* 179:199-202.
- Beall CM. 2006. Andean, Tibetan, and Ethiopian patterns of adaptation to high-altitude hypoxia. *Integrative and comparative biology* 46:18-24.
- Bennett AF y Ruben JA. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science* 206:649-654.
- Bennett AF y John-Alder H. 1986. Thermal relations of some Australian skinks (Sauria: Scincidae). *Copeia* 57-64.
- Bergman C. 1847. Uber die Verhaltnisse der Warmeokonomie der Thiere zu ihrer Grosse. *Gottinger Studien* 3:595-708.
- Beuchat CA. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology* 13:135-142.
- Blackburn TM, Gaston KJ y Loder N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and distributions* 5:165-174.

- Blouin-Demers G y Weatherhead PJ. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82:3025–3043.
- Blumberg MS, Lewis SJ y Sokoloff G. 2002. Incubation temperature modulates post-hatching thermoregulatory behavior in the Madagascar ground gecko, *Paroedura pictus*. *Journal of Experimental Biology* 205:2777-2784.
- Bogert CM. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3:195–211.
- Cahill AE, Aiello-Lammens ME, Fisher-Reid MC, Hua X, Karanewsky CJ, Yeong-Ryu H, Sbeglia GC, Spagnolo F, Waldron JB, Warsi O y Wiens JJ. 2012. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:1-9.
- Carothers JH, Fox SF, Marquet PA y Jaksic FM. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:297-309.
- Clauss M, Dittmann MT, Müller DW, Meloro C y Codron D. 2013. Bergmann' s rule in mammals: a cross-species interspecific pattern. *Oikos* 122:1465-1472.
- Clusella-Trullas S, Van-Wyk JH y Spotila JR. 2009. Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology* 90:2297-2312.
- CONABIO 2000. Lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*). México.
- Cordero PJ, Salvador A y Veiga JP. 1998. A method of DNA sampling in lizards with tail autotomy. *Herpetological Review* 29:23-25.
- Cox RM, Butler MA y John-Alder HB. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* 38-49.
- Crowley SR. 1985. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. *Oecologia* 66:219-225.
- De Barros FC, de Carvalho JE, Abe AS y Kohlsdorf T. 2010. Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards. *Animal Behaviour* 79:83-88.
- Díaz de la Vega-Pérez AH, Jiménez-Arcos VH, Manríquez-Morán NL y Méndez-de la Cruz FR. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. *The Herpetological Journal* 23:93-104.

- Díaz de la Vega-Pérez AH, Barrios MR y Bautista A. 2018. Influence of altitudinal gradient in thermal requirements of the Mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. México. Journal of thermal Biology (En revisión).
- Durán Servín SL. 2012. Contribución al conocimiento de la alimentación de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Reptilia: Phrynosomatidae) en la localidad de la Palma, Municipio de Isidro Fabela, Estado de México. Revista de Zoología 23:9-20.
- Elfström BEO y Zucker N. 1999. Winter aggregation and its relationship to social status in the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. Journal of Herpetology 240-248.
- Ferrer A, Dorn S y Mazzi D. 2013. Cross-generational effects of temperature on flight performance, and associated life-history traits in an insect. Journal of evolutionary biology 26:2321-2330.
- Fernández-López A y Lavín-Murcio PA. 2016. Riqueza y diversidad de anfibios y reptiles en un gradiente altitudinal en la sierra de Juarez, Chihuahua, México. Acta zoológica mexicana 32:230-239.
- Flores-Villela O y García-Vázquez UO. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. Revista mexicana de biodiversidad 85:S467-S475.
- Garrick D. 2008. Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. Bioscience Horizons 1:136-142.
- Geiser F. 2004. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. Annual Review of Physiology 66:239-274.
- Georges A, Beggs K, Young JE y Doody JS. 2005. Modelling development of reptile embryos under fluctuating temperature regimes. Physiological and Biochemical Zoology 78:18-30.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM y Charnov EL. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. Science 293:2248-2251.
- González MJC, Quintana E, Díaz H, Guevara P y Fajardo V. 2015. Is erythrocyte size a strategy to avoid hypoxia in Wiegmann's Torquate Lizards (*Sceloporus torquatus*)? Field evidence. Canadian Journal of Zoology 93:377-382.
- González MJC, Beamonte BR, Bastiaans E, Guevara P, Quintana E y Fajardo V. 2017. A Mountain or a Plateau? Hematological Traits Vary Nonlinearly with Altitude in a Highland Lizard. Physiological and Biochemical Zoology 90:638-645.

- Guyton AC y Richardson TQ. 1961. Effect of hematocrit on venous return. *Circulation research* 9:157-164.
- Hertz PE, Huey RB y Nevo E. 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* 37:1075-1084.
- Hertz PE, Huey RB y Garland JT. 1988. Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: are reptiles olympians or boy scouts?. *American Zoologist* 28:927-938.
- Hertz PE, Huey RB y Stevenson RD. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142:796-818.
- Huey RB y Slatkin M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey RB, Kearney MR, Krockenberger A, Holtum JAM, Jess M y Williams SE. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:1665-1679.
- Ivanov KP. 2006. The development of the concepts of homeothermy and thermoregulation. *Journal of Thermal Biology* 31:24-29.
- Jiménez-Cruz E, Ramírez-Bautista A, Marshall JC, Lizana-Avia M y Nieto-Montes de Oca A. 2005. Reproductive cycle of *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) from Teotihuacán, México. *The Southwestern Naturalist* 50:178-187.
- Kiefer MC, Van Sluys M y Rocha CF. 2007. Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. *Acta Zoologica* 88:81-87.
- Ladyman M, Bonnet X, Lourdais O, Bradshaw D y Naulleau G. 2003. Gestation, thermoregulation, and metabolism in a viviparous snake, *Vipera aspis*: evidence for fecundity-independent costs. *Physiological and Biochemical Zoology* 76:497-510.
- Lara-Reséndiz RA y Díaz de la Vega-Pérez AH. 2013. *Sceloporus grammicus* (Mesquite lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review* 44:328-329.
- Lara-Reséndiz RA, de la Vega AHD, Jiménez-Arcos VH, Gadsden H y Méndez-De la Cruz FR. 2014a. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas:

Sceloporus lineolateralis y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 85:875-884.

Lara-Reséndiz RA, Larraín-Barrios BC, Díaz de la Vega-Pérez AH y Méndez-De la Cruz FR. 2014b. 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-Reséndiz RA, Gadsden H, Rosen PC, Sinervo B y Méndez-De la Cruz FR. 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.

Lemos-Espinal JA y Ballinger RE. 1995a. 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.

Lemos-Espinal JA y Ballinger RE. 1995b. 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 JA, Ballinger RE y Smith GR. 1998. Comparative demography of the high-altitude lizard, *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), on the Iztaccihuatl volcano, Puebla, Mexico. *The Great Basin Naturalist* 53:375-379.

Licht P. 1965. The relation between preferred body temperatures and testicular heat sensitivity in lizards. *Copeia* 1965:428-436.

López-Alcaide S, Nakamura M, Smith EN y Martínez-Meyer E. 2017. Would behavioral thermoregulation enables pregnant viviparous tropical lizards to cope with a warmer world? *Integrative zoology* 12:379-395.

López-Dávila AJ. 2014. Actualidad en termorregulación. *Revista en ciencias del ejercicio y la salud* 12:1659-4436.

Lourdais O, Shine R, Bonnet X, Guillon M y Naulleau G. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* 104:551-560.

Lourdais O, Guillon M, DeNardo D y Blouin-Demers G. 2013. Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & behavior* 119:149-155.

Lozano EA. 2013. Estudio comparado de la reproducción y cambios histológicos de las gónadas de la lagartija vivípara *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae)

durante un ciclo anual en dos ambientes contrastantes (Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo).

- Luna-Jorquera G, Simeone A, y Aguilar R. 2003. Ecofisiología de animales endotermos en un desierto cálido y un mar frío: el caso de las aves marinas de la corriente de Humboldt. *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales* 297-316.
- Lüttge U y Scarano FR. 2004. Ecophysiology. *Brazilian Journal of Botany*, 27:1-10.
- Marquet PA, Ortiz JC, Bozinovié F y Jaksié FM. 1989. Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia* 81:16-20.
- Medica PA, Hoddenbach GA y Lannom JR. 1971. Lizard sampling techniques. *Rock Valley Miscellaneous Publications* 1:55.
- Meiri S y Dayan T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of biogeography* 30:331-351.
- Millien V, Kathleen LS, Olson L, Smith FA, Wilson AB y Yom-Tov Y. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. *Ecology letters* 9:853-869.
- Myres BC y Eells MM. 1968. Thermal aggregation in *Boa constrictor*. *Herpetologica* 24:61-66.
- Navas CA. 1998. Thermal extremes at high elevations in the Andes: Physiological ecology of frogs. *Journal of thermal Biology* 22:467-477.
- Navas CA. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: Una visión ecofisiológica. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23:465-474.
- Navas CA y Chauí JG. 2007. Respiratory physiology of high-altitude anurans: 55 years of research on altitude and oxygen. *Respiratory physiology & neurobiology* 158:307-313.
- Neyra-Jáuregui J. 2012. Altas montañas mexiquenses. Historia natural, turismo y conservación. Consejo Editorial de la Administración Pública Estatal (CEAPE). Toluca, México. 247 pp.

- Ochocinska D y Taylor JR. 2003. Bergmann's rule in shrews: geographical variation of body size in Palearctic *Sorex* species. *Biological Journal of the Linnean Society* 78:365-381.
- Oppliger A y Clobert J. 1997. Reduced tail regeneration in the common lizard, *Lacerta vivipara*, parasitized by blood parasites. *Functional Ecology* 11:652-655.
- Peterson CR. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body temperature variation. *Snakes: Ecology and Behavior*. 241-314.
- Pincheira-Donoso D, Hodgson DJ y Tregenza T. 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology* 8:68.
- Planinsic G y Vollmer M. 2008. The surface-to-volume ratio in thermal physics: from cheese cube physics to animal metabolism. *European Journal of Physics* 29:369.
- Pörtner HO y Peck MA. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of fish biology* 77:1745-1779.
- R Development Core Team. 2012. R: a Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.Rproject.org>).
- Ramírez-Delgado VH, Sanabria-Urbán S, Serrano-Meneses MA y Cueva del Castillo R. 2016. The converse to Bergmann's rule in bumblebees, a phylogenetic approach. *Ecology and evolution* 6:6160-6169.
- Ramirez L, Diniz-Filho JAF y Hawkins BA. 2008. Partitioning phylogenetic and adaptive components of the geographical body-size pattern of New World birds. *Global Ecology and Biogeography* 17:100-110.
- Rios-Rodas L, Rodríguez-Romero FDJ, Velázquez-Rodríguez AS y Hernández-Franyutti AA. 2013. Morfometría geométrica del corazón de *Hyla plicata* a través de un gradiente altitudinal en el eje neovolcánico Mexicano. *International Journal of Morphology* 31:905-910.
- Rodríguez MÁ, Olalla-Tárraga MÁ y Hawkins BA. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 17:274-283.
- Ruiz G, Rosenmann M y Ugez H. 1993. Blood Values In South American Lizards from High And Low Altitudes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 106:713-718.

- Sagonas K, Valakos ED y Pafilis P. 2013. The impact of insularity on the thermoregulation of a Mediterranean lizard. *Journal of Thermal Biology* 38:480-486.
- Saint GH. 1980. Thermoregulation in reptiles with special reference to the tuatara and its ecophysiology. *Tuatara* 24:59-80.
- SAS, 2016. JMPv.13.1.0, Pacific Grove, SAS Institute Inc.
- Sears MW. 2005. Resting metabolic expenditure as a potential source of variation in growth rates of the sagebrush lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 140:171-177.
- Seebacher F y Shine R. 2004. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:688–695.
- Shine R. 2003. Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study of lizards. *Oecologia* 136:450-456.
- Sinervo B, Méndez-de la Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M, Lara-Reséndiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinoza ML, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva IJ, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J y Sites JW. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Sites JW, Archie JW, Cole CJ y Flores-Villela O. 1992. A review of phylogenetic hypotheses for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213:1–110.
- Solick DI y Barclay RM. 2006. Thermoregulation and roosting behaviour of reproductive and nonreproductive female western long-eared bats (*Myotis evotis*) in the Rocky Mountains of Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 84:589-599.
- Somero GN. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’. *Journal of Experimental Biology* 213:912-920.
- Storz JF. 2007. Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals. *Journal of mammalogy* 88:24-31.
- Storz J y Moriyama H. 2008. Mechanisms of Hemoglobin Adaptation to High Altitude Hypoxia. *High altitude medicine & biology* 9:148-157.

- Storz JF, Scott GR y Cheviron ZA. 2010. Phenotypic plasticity and genetic adaptation to high-altitude hypoxia in vertebrates. *Journal of Experimental Biology* 213:4125-4136.
- Sunday JM, Bates AE y Dulvy NK. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change* 2:686.
- Van Damme R, Bauwens D, Castilla AM y Verheyen RF. 1989. Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia* 80:516-524.
- Villers L, Rojas F y Tenorio P. 2006. Guía botánica del parque nacional Malinche Tlaxcala-Puebla. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vinarski MV. 2014. On the applicability of Bergmann's rule to ectotherms: the state of the art. *Biology Bulletin Reviews* 4:232-242.
- Vinegar A y Hillyard SD. 1972. The effects of altitude on oxygen-binding parameters of the blood of the iguanid lizards, *Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus occidentalis*. *Comparative biochemistry and physiology. Comparative physiology* 43:317-320.
- Wall F. 1899. Notes on 26 specimens of the Pohur or Himalayan pit viper (*Agkistrodon himalayanus*). *Journal of the Bombay Natural History Society* 12:411-414.
- Weber RE. 2007. High-altitude adaptations in vertebrate hemoglobins. *Respiratory physiology & neurobiology* 158:132-142.
- Webber MM y Bryson RW. 2015. Geographic variation in the thermal biology of a widespread Sonoran Desert arachnid, *Centruroides sculpturatus* (Arachnida: Scorpiones). *Journal of Arid Environments* 121:40-42.
- West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press.
- Woolrich-Piña GA, Lemos-Espinal JA, Oliver-López L, Calderón-Méndez ME, González-Espinoza JE, Correa-Sánchez F y Montoya-Ayala R. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (iguanidae: phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la ciudad de México. *Acta zoológica Mexicana* 22:137-150.
- Yom-Tov y Geffen E. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, 148:213-218.
- Zamora-Camacho FJ, Reguera S, Moreno-Rueda G y Pleguezuelos JM. 2013. Patterns of seasonal activity in a Mediterranean lizard along a 2200m altitudinal gradient. *Journal of thermal biology* 38:64-69.

Zamora-Camacho FJ, Reguera S y Moreno-Rueda G. 2014. Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-meter elevational gradient. *Journal of evolutionary biology* 27:2820-2828.

Zamora-Camacho FJ, Reguera S y Moreno-Rueda G. 2016. Thermoregulation in the lizard *Psammotrogon algirus* along a 2200-m elevational gradient in Sierra Nevada (Spain). *International journal of biometeorology* 60:687-697.

13. Anexos

13.1 Apéndice A. Términos de ecología térmica.

T_c: temperatura corporal en campo medida por cloaca.

T_a: temperatura del aire medida a 2 cm por encima del sitio de la percha.

T_s: temperatura del sustrato del sitio de la percha.

Requerimientos térmicos: temperaturas corporales obtenidas en un gradiente térmico en condiciones controladas, expresadas como *T_{sel}* y *T_{set}*.

T_{sel}: temperatura seleccionada, también llamada temperatura preferida (*T_p*) es el promedio de la temperatura corporal seleccionada.

T_{set}: intervalos de temperatura seleccionada o puntos de ajuste, generalmente medidos por los límites del 50% central de la distribución de *T_{sel}*; *T_{set inferior}* (*T_{set25}*) y *T_{set superior}* (*T_{set75}*).

T_o: temperaturas operativas, es el equilibrio de las temperaturas corporales que los animales experimentarían en ausencia de un comportamiento termorregulador, comúnmente medido por la temperatura de un modelo biofísico calibrado previamente y colocado en el hábitat del organismo.

db: precisión de temperatura corporal, medida como la media de valores absolutos de las desviaciones de las temperaturas corporales de campo del rango de temperatura corporal preferido (Hertz y cols, 1993).

de: calidad térmica del hábitat, medida como la media de valores absolutos de las desviaciones de las temperaturas ambientales operativas del rango de temperatura corporal preferido (Hertz y cols, 1993).

E: índice de eficiencia de termorregulación de Hertz y cols. (1993).

db – de: índice de eficiencia de termorregulación de Blouin-Demers y Weatherhead (2001).

TC_{mín}: temperatura crítica mínima tolerada por una lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción.

$TC_{m\acute{a}x}$: temperatura crítica máxima tolerada por una lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción.

Índices de eficiencia de termorregulación

Para calcular db usamos la ecuación: $db = T_{set_{25}} - T_c$ cuando $T_c < T_{set}$, cuando $T_c > T_{set}$, entonces db se calculó como: $db = T_c - T_{set_{75}}$.

Para calcular de usamos la ecuación: $de = T_{set_{25}} - T_o$ cuando $T_o < T_{set}$, cuando $T_o > T_{set}$, entonces de se calculó como: $de = T_o - T_{set_{75}}$.

Cuando los valores de T_c o T_o estaban en el rango del 50% del intervalo central T_{set} , se consideró db y de igual a cero. Calculamos la media de cada sitio de estudio para obtener db y de . Los valores de db y de igual o cercano a cero indican que los entornos son térmicamente ideales, mientras que los valores más altos indican baja precisión y calidad térmica.

El índice de eficiencia de termorregulación de Hertz y cols. (1993) se calculó usando la ecuación $E = 1 - (db / de)$. Un valor igual o cercano a 1 representa termorregulación activa, un valor igual o cercano a 0 representa termoconformidad y un valor negativo indica la evasión de hábitats térmicamente favorables.

El índice de eficiencia de termorregulación de Blouin-Demers y Weatherhead (2001) se calculó como $de - db$. Un valor positivo representa termorregulación activa, un valor de 0 representa termoconformidad y un valor negativo indica la evasión de hábitats térmicamente favorables.