



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Vulnerabilidad de *Sceloporus spinosus* ante el
cambio climático global

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Biól. Raúl López Vivanco

Director

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2020



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Vulnerabilidad de *Sceloporus spinosus* ante el
cambio climático global

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Biól. Raúl López Vivanco

Comité Tutorial

Director

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Tutores

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Norberto Martínez Méndez

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2020

- Esta tesis se realizó bajo la dirección del Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y la asesoría del Dr. Amando Bautista Ortega y el Dr. Norberto Martínez Méndez.
- La fase de campo se realizó en la Estación Científica La Malinche de la UNAM-UATX en Tlaxcala y el Parque Bicentenario “18 de noviembre” en Puebla.
- 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: 925473).
- Proyecto de Cátedras CONACYT: Aproximación ecofisiológica para la conservación del Parque Nacional La Malinche (Número de proyecto: 883).

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

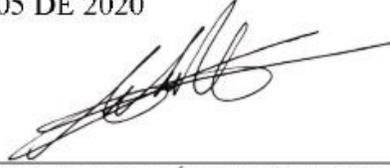
Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Raúl López Vivanco** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida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

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., OCTUBRE 05 DE 2020



DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA



DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ



DR. HÍZEL ARIAS DEL RAZO



DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ

Alejandro Ríos
DR. ALEJANDRO ARIEL RÍOS CHELÉN

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 (925473).
- A los miembros del comité tutorial Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez, Dr. Amando Bautista Ortega y Dr. Norberto Martínez Méndez por su tiempo empleado para desarrollar este proyecto.

Agradecimientos a título personal

A mi familia por apoyarme en los momentos difíciles.

A mi comité tutorial por la paciencia y esfuerzo para guiar este proyecto.

A mis compañeros y amigos que me apoyaron en campo: Andrea Mondragón, Aramis Meraz, Carlos Montiel, Maximiliano Luna, Rebeca Miguel, Manuel Vargas, Oscar Olivares, Rodrigo Barrios, Miguel Godoy.

A la Familia Meraz Rivera por las facilidades prestadas en su hogar para la realización de este trabajo en Puebla.

A mi tía Isabel López por las facilidades prestadas en su hogar para la realización de este trabajo en Tlaxcala.

A los compañeros del Laboratorio de Psicobiología del Desarrollo por el espacio, tiempo y equipo prestados.

Dedicatoria

A mi madre.

Resumen

El incremento promedio de la temperatura ambiental a nivel mundial como consecuencia del aumento de concentraciones de CO₂ en la atmósfera, es la principal causa del cambio climático global (CCG). Se estima que la temperatura media a nivel mundial aumentará gradualmente entre los 0.3 y 4.8 °C al año 2100. Los ectotermos son particularmente vulnerables al CCG, ya que sus funciones fisiológicas básicas están fuertemente influenciadas por la temperatura ambiental. Se pronostica que el 20% de las especies de lagartijas a nivel mundial se extinguirán como consecuencia del CCG y el 58% de especies del género *Sceloporus* en México. Para las especies de lagartijas ovíparas del género *Sceloporus* en México se calcula que el 61% de las poblaciones podrían ser extirpadas para el 2080. En este estudio nos enfocamos en determinar la vulnerabilidad de la lagartija espinosa mexicana (*Sceloporus spinosus*) ante el CCG utilizando modelos mecanicistas a partir de datos de temperatura operativa y temperatura ambiental obtenidos en el sitio de estudio; datos fisiológicos de temperatura corporal, temperatura seleccionada, temperatura crítica mínima, crítica máxima, desempeño locomotor, además de los sitios de presencia de la especie y capas climáticas del presente y a futuro. Construimos capas ecofisiológicas con horas de restricción y de actividad, precipitación y desempeño locomotor. Modelamos el área de baja y de alta idoneidad de nicho térmico para el presente, al 2050 y al 2070 bajo tres vías de concentración representativas (2.6, 4.5 y 8.5) (RCP por sus siglas en inglés). Nuestros resultados demuestran que el área de alta idoneidad de *S. spinosus* con el RCP 8.5 podría disminuir hasta un 24% en el 2070, debido a esto se extirparían el 20% de los sitios de presencia de la especie. El área de baja idoneidad con el RCP 2.6 y 4.5, disminuirá hasta un 13.2% y no se registrarían extirpaciones de los sitios de presencia. Además, con el RCP 8.5 el límite altitudinal superior de su distribución podría incrementarse entre los 2,800 y 3,000 m s.n.m en el año 2070. Quizás debido a que esta especie es euriterma y tiene requerimientos térmicos elevados (32.4 ± 5.3), las temperaturas ambientales entre 27 y 36 °C, le brindan condiciones térmicas adecuadas para el óptimo desempeño locomotor, el cual es fundamental para las estrategias de antidepredación y la supervivencia. Por lo tanto, consideramos que, debido al bajo porcentaje de pérdida de nicho térmico, *S. spinosus* no es vulnerable al CCG. En trabajos futuros recomendamos que se incorporen datos biofísicos y fisiológicos de múltiples poblaciones.

Índice

Pág.

1. Introducción	1
2. Antecedentes	4
3. Justificación	7
4. Hipótesis	8
5. Predicciones	8
6. Objetivos	8
6.1 Objetivo general	8
6.2 Objetivos particulares	8
7. Metodología	9
7.1 Especie de estudio	9
7.2 Área de estudio	10
7.3 Trabajo de campo	11
7.4 Temperaturas operativas de modelos biofísicos	12
7.5 Temperatura seleccionada, crítica mínima y máxima	13
7.6 Curvas de desempeño térmico	15
7.7 Modelo de riesgo de extinción	17
7.8 Información ecofisiológica para los modelos de nicho térmico	17
8. Resultados	20
8.1 Temperaturas corporales y temperaturas operativas de modelos biofísicos 20	
8.2 Temperatura seleccionada, críticas mínimas y máximas	21
8.3 Curvas de desempeño térmico	21
8.4 Vulnerabilidad ante el CCG	23
9. Discusión	26
10. Conclusiones	32
11. Referencias	33
12. Glosario	48
13. Anexos	49

1. Introducción

El incremento promedio de la temperatura ambiental a nivel mundial debido a factores antropogénicos como el aumento de las concentraciones atmosféricas de CO₂ (Franklin y cols. 2016) resultantes de la actividad industrial (Crowley 2000; Barnett y cols. 2001), es la manifestación más evidente del cambio climático global (CCG). La magnitud del cambio climático inducido por el hombre, además de los requisitos de mitigación necesarios para estabilizar las concentraciones de CO₂ en la atmósfera, serán determinados en gran medida por la variación a largo plazo del equilibrio entre las emisiones de CO₂ antropogénicas y procesos naturales (e. g. vulcanismo) (Jones y cols. 2001; Zachos y cols. 2001, Canadell y cols. 2007).

Para tratar de entender las consecuencias de estos procesos antropogénicos, el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) adoptó escenarios de emisión de gases de efecto invernadero a largo plazo. Un conjunto de estos escenarios son las vías de concentración representativas (RCP por sus siglas en inglés), las cuales son posibles trayectorias futuras de diferentes forzamientos radiativos (cambio en el equilibrio entre la radiación solar entrante y saliente a la atmósfera causada por cambios en los componentes atmosféricos, como el CO₂) que son resultado de diferentes combinaciones de futuros socioeconómicos, tecnológicos, demográficos entre otros (Houghton y cols. 1990; Leggett y cols. 1992; Pepper y cols. 1992; Alcamo y Swart 1998; Nakicenovic y cols. 2000). Asimismo, estos escenarios predicen que, si las emisiones de CO₂ continúan diversas trayectorias de acumulación, las temperaturas medias globales continuarán aumentando a lo largo del siglo XXI (Moss y cols. 2010; Collins y cols. 2013).

En los diferentes RCP se incluye un escenario en el que los esfuerzos para mitigar las emisiones de CO₂ conducen a un nivel de forzamiento radiativo muy bajo (RCP 2.6), con el aumento promedio de la temperatura global de 1 °C entre los años 2040 y 2100, en otro escenario (RCP 4.5) la trayectoria de acumulación de CO₂ se estabiliza alrededor del 2040 y conlleva un aumento de la temperatura de 1.4 a 1.8 °C entre 2040 y 2100. Por último, se incluye un escenario con el nivel más alto de acumulación de CO₂ (RCP 8.5) y con el mayor aumento de la temperatura global que va de 2 a 3.7 °C entre 2040 y 2100 (Shine y cols. 2003; Hibbard y cols. 2007; Moss y cols. 2010; Collins y cols. 2013; IPCC 2013).

El CCG y la destrucción de hábitats naturales a través de actividades humanas directas son dos de las mayores amenazas para la biodiversidad terrestre, ya que estos cambios pueden afectar los ecosistemas naturales (Bakkenes y cols. 2002; Thomas y cols. 2004), causando la disminución de poblaciones de diferentes especies en todo el mundo (Botkin y cols. 2007; Jetz y cols. 2007; Spooner y cols. 2018). Un método que se ha utilizado para pronosticar los efectos del CCG en las poblaciones de diferentes especies, es el modelado de nicho ecológico (Kearney y Porter 2009; Peterson y Soberón 2012). Este modelado nos permite determinar áreas apropiadas para una especie bajo ciertas condiciones ambientales y espacio-temporales, que posteriormente puede utilizarse para determinar áreas de distribución reales o potenciales (Peterson y Soberón 2012). Los modelos de nicho ecológico se dividen en dos tipos principalmente, 1) los modelos correlativos que extrapolan las asociaciones entre la presencia de una especie y conjuntos de datos ambientales en un espacio geográfico y 2) los modelos mecanicistas que permiten estimar cambios en la distribución de especies a partir de registros presencia y ausencia (o pseudoausencias), capas climáticas y datos biofísicos, fisiológicos, de historia de vida, demográficos o de desempeño térmico (Kearney y Porter 2009; Angert y cols. 2011). Los modelos correlativos y mecanicistas realizan una asociación estadística entre la distribución y el clima, lo cual se puede utilizar para proyectar la distribución de especies en escenarios futuros (Thuiller y cols. 2008; Buckley 2008, 2010). Sin embargo, los modelos mecanicistas podrían ser más apropiados para aislar los efectos del ambiente abiótico sobre el rendimiento de los organismos (Angert y cols. 2011), dado que la relación entre las variables ambientales y las métricas como la ganancia de energía, el número de descendientes o desempeño térmico, se puede proyectar a través del paisaje en climas actuales y futuros (Thuiller y cols. 2008; Angilletta 2009; Austin y cols. 2009).

Los organismos ectotermos son especialmente vulnerables al CCG debido a que diversos rasgos necesarios para sobrevivir como el desempeño locomotor, reproducción, alimentación, crecimiento y respuesta inmune están influenciados por la temperatura ambiental (Huey y Stevenson 1979; Wright y Cooper 1981; Huey 1991; Díaz 1997; Frishkoff y cols. 2015).

Dos aspectos importantes de la biología térmica de los ectotermos que son fundamentales para la configuración de los patrones de distribución de especies, son la tolerancia a la temperatura y los efectos dependientes de la temperatura sobre el desempeño,

los cuales nos permiten comprender las respuestas de los organismos al CCG (Bowler y Terblanche 2008; Angilletta 2009; Schulte y cols. 2011). En los reptiles, particularmente en las lagartijas, el desempeño locomotor es de gran importancia, ya que está vinculado a numerosas características de la historia de la vida de los organismos y tiene implicaciones directas en la alimentación, reproducción, defensa territorial y escape de depredadores, lo cual es fundamental para la supervivencia (Beuchat y Ellner 1987; Hertz y cols. 1988; Van Damme y cols. 1990). La relación entre la temperatura y la capacidad de funcionamiento de un organismo se describe por medio de una curva de desempeño térmico (CDT) (Huey y Stevenson 1979), la cual emplea tratamientos térmicos agudos (lapsos de horas) que determinan la plasticidad fenotípica no adaptativa y tratamientos térmicos crónicos (lapsos de días) que determinan la plasticidad fenotípica adaptativa (Schulte y cols. 2011). Durante la exposición a distintas temperaturas (o a un intervalo de temperaturas) la relación entre la temperatura corporal y un tipo específico de actividad generalmente se describe mediante una función asimétrica que tiende a aumentar gradualmente desde una temperatura crítica mínima, posteriormente se maximiza a una temperatura intermedia y por último disminuye rápidamente a una temperatura crítica máxima (Angilletta y cols. 2002, 2009; Deutsch y cols. 2008). En particular, las CDT se pueden incorporar en modelos basados en mecanismos de respuestas de organismos a las temperaturas ambientales, lo cual puede brindar una mejora en la producción de modelos que estimen los efectos del CCG (Schulte y cols. 2011).

El CCG constituye uno de los principales factores en el riesgo de extinción de ectotermos a nivel mundial (Thomas y cols. 2004; Deutsch y cols. 2008), tal es el caso de los reptiles (Winter y cols. 2016) y en particular en el grupo de las lagartijas (Ballesteros-Barrera y cols. 2007; Huey y cols. 2009; Sinervo y cols. 2010; Barrows 2011). Por lo anterior, es importante conocer cómo las lagartijas ovíparas responderán al incremento futuro de la temperatura ambiental global a partir de requerimientos fisiológicos específicos.

2. Antecedentes

Se ha documentado que los efectos del CCG sobre los lacertilios tienen un componente latitudinal debido a que las especies que habitan mayores latitudes son capaces de soportar una mayor variabilidad climática en comparación de especies en latitudes más bajas (Van Berkum 1988; Huey y cols. 2009). Las lagartijas tropicales dependen de condiciones específicas de hábitats y microhábitats, además de temperaturas relativamente estables (Kearney y Porter 2004). En consecuencia, los cambios en la temperatura ambiental tienen mayor efecto en la sobrevivencia de lagartijas tropicales que en especies de latitudes más altas (Huey y cols. 2009; Bruschi y cols. 2015). Además de esto, altitudinalmente pueden existir afectaciones del CCG en las lagartijas (Miles 1994; Sinervo y cols. 2010). Tal es caso de la lagartija espinosa yucateca (*Sceloporus serrifer*) en la que se calculó que las poblaciones de tierras bajas (1,000 m s.n.m.) serán extirpadas para el año 2070 debido al incremento futuro de las temperaturas medias globales (Martínez-Méndez y cols. 2015).

Enfocándose en el modo reproductor, se han considerado que las lagartijas ovíparas y vivíparas podrían ser vulnerables al CCG de manera diferencial (Sinervo y cols. 2010, Wang y cols. 2017). Se ha propuesto que las lagartijas ovíparas son vulnerables al CCG, debido a que el desarrollo y la supervivencia de los huevos están fuertemente influenciados por la temperatura ambiente en el nido, lo cual tiene impacto en el éxito de eclosión, tiempo de incubación y tiene efectos indirectos sobre el tamaño de las crías (Van Damme y cols. 1992; Shine y Harlow 1996; Shine 1999). Por otra parte, el modo reproductivo vivíparo está asociado a climas fríos (Shine y Bull 1979; Blackburn 1982) y muchas especies de lagartijas vivíparas están confinadas en sitios de gran altitud, en donde sus límites ecofisiológicos podrían ser excedidos debido al CCG, por lo cual, el riesgo de extinción de estas especies sería mayor (Sinervo y cols. 2010, 2017).

El panorama para el grupo de las lagartijas, es poco favorable, ya que se pronostica que el 20% de especies en el mundo se extinguirá debido al aumento en las horas de restricción de actividad como consecuencia del incremento de las temperaturas ambientales (Sinervo y cols. 2010). Las horas de restricción térmica u horas de inactividad forzada, son las horas acumuladas durante el tiempo de actividad de los organismos y que se ven obligados a permanecer dentro de los refugios para evitar la muerte por sobrecalentamiento. Esto sucede cuando la temperatura operativa es mayor que la temperatura preferida o seleccionada

de las lagartijas (Sinervo y cols. 2010, 2011). Al aumentar la temperatura ambiental se reduce el periodo de actividad de las lagartijas, lo que disminuye la ganancia energética, lo cual puede llegar a niveles que afectan la reproducción y/o supervivencia de las crías (Huey y cols. 2010; Sinervo y cols. 2010). Con datos de extinciones locales alrededor del mundo, se estimó que si las horas de restricción superan las 3.85 hrs en una población, el riesgo de extirpación poblacional se eleva a un 100%. Asimismo, si el 95% de los sitios de presencia se extirpan, se considera que esa especie tiene un alto riesgo de extinción (Sinervo y cols. 2010, 2017).

En México se estima que el 12% de 200 poblaciones de lagartijas del género *Sceloporus* se han extirpado desde 1975 hasta 2009, además el 5% de las lagartijas del mismo género se podrían extinguir para el año 2080. En cuanto al modo reproductivo, se estima que el 66% de las poblaciones vivíparas serán extirpadas en el 2080 y el 61% de las poblaciones de ovíparas serán extirpadas para el mismo año debido al CCG (Sinervo y cols. 2010).

Debido a que una posible respuesta de las lagartijas al CCG es el desplazamiento o cambio en su distribución geográfica (Miles 1994), las especies habitantes de sitios a baja altitud que anteriormente estaban limitadas por la fisiología y la competencia, podrían colonizar un hábitat históricamente más fresco a mayor altitud (Sinervo y cols. 2010). En este sentido, existen especies de lagartijas que actualmente están confinadas a regiones de gran altitud y se podrían ver afectadas debido a la exclusión competitiva por la invasión de taxones de baja elevación que colonizan zonas más altas que fueron templadas y que actualmente son más cálidas promovido por el aumento de temperaturas ambientales (Sinervo y cols. 2010).

La expansión de los límites geográficos, que van de un clima cálido a frío, se ha registrado en lagartijas ovíparas del género *Sceloporus* desde 1996. Tal es el caso de *Sceloporus aeneus*, esta especie se encontraba por debajo de los 3,000 m s.n.m. y en el transcurso de una década llegó a colonizar hábitats a 3,350 m s.n.m. a lo largo del Volcán Ajusco (CDMX, México) (Sinervo y cols. 2010, 2017). Es por esto que, el aumento de la temperatura ambiental podría no ser una desventaja para la expansión geográfica de las lagartijas con temperatura corporal más alta (Massot 2008; Sinervo 2017), como podría ser el caso de *Sceloporus spinosus*, ya que es la lagartija ovípara con la temperatura corporal más alta registrada para el género (Sinervo y cols. 2010). De acuerdo con Sinervo y cols. (2010),

en el 2010 esta especie se registraba hasta los 2,543 m s.n.m. y actualmente se encuentra hasta los 2,750 m s.n.m. en el Volcán La Malinche, Tlaxcala, México (Díaz de la Vega-Pérez y cols. 2019).

De modo que, los estudios ecofisiológicos que incluyan tolerancias térmicas, adaptación, aclimatación y desempeño térmico son fundamentales para realizar proyecciones precisas de cómo las especies responderán a los cambios en las condiciones ambientales (Buckley y cols. 2010).

3. Justificación

El aumento de la temperatura ambiental causado por factores antropogénicos es una de las mayores amenazas directas o indirectas para los ectotermos a nivel mundial debido a la alteración de su nicho térmico. Por esta razón, los organismos presentan cambios en su distribución geográfica hacia entornos térmicos favorables, lo cual puede observarse en poblaciones de especies que colonizan sitios más frescos a mayor altitud. Por lo cual, estudiar los impactos del CCG en los reptiles amplía el conocimiento que permite comprender la ecofisiología y los cambios en el nicho térmico de las especies en el presente y a futuro.

Este trabajo contribuirá a conocer cómo las lagartijas ovíparas con amplia distribución geográfica, que son capaces de habitar en condiciones ambientales heterogéneas a lo largo de un gradiente altitudinal, podrían responder al CCG. Para ello consideraremos atributos fisiológicos propios de la especie, además de implementar modelos correlativos y mecanicistas (en adelante mecanicistas), que nos permitirán evaluar la disponibilidad de su nicho térmico a futuro. Esto posteriormente podría ser la base para nuevas propuestas de sitios prioritarios para la conservación de especies.

4. Hipótesis

Dado que *Sceloporus spinosus* es una especie generalista que se encuentra en ambientes cálidos, templados y actualmente ha colonizado zonas superiores a los 2,500 m s.n.m., asumimos que *S. spinosus* no es vulnerable al cambio climático global.

5. Predicciones

- El área de alta y baja idoneidad de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* se mantendrá constante en los años 2050 y 2070 bajo tres diferentes vías de concentración representativas (RCP).
- Los sitios de presencia actuales de *Sceloporus spinosus* no serán extirpados del área de alta y baja idoneidad en los años 2050 y 2070 bajo tres diferentes RCP.
- Las zonas idóneas de *Sceloporus spinosus* aumentarán altitudinalmente debido al incremento futuro de la temperatura ambiental en los años 2050 y 2070 bajo tres diferentes RCP.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

Determinar la vulnerabilidad de *Sceloporus spinosus* ante el aumento de la temperatura global en diferentes escenarios climáticos futuros.

6.2 Objetivos particulares

- Evaluar la vulnerabilidad de *Sceloporus spinosus* ante el cambio climático global mediante modelos mecanicistas bajo tres diferentes RCP: 2.6, 4.5, 8.5.
- Calcular el porcentaje de cambio entre el área potencial actual de alta y baja idoneidad de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* y en los años 2050-2070 bajo tres diferentes RCP: 2.6, 4.5, 8.5.
- Calcular el porcentaje de extirpaciones de los sitios de presencia de *Sceloporus spinosus* en los años 2050-2070 con respecto al presente bajo tres diferentes RCP: 2.6, 4.5, 8.5.
- Calcular el porcentaje de área de alta y baja idoneidad dentro de Áreas Naturales Protegidas en el presente y en 2050-2070.
- Evaluar posibles cambios en el límite de distribución altitudinal superior de *Sceloporus spinosus* en los años 2050-2070 con respecto al presente bajo tres diferentes RCP: 2.6, 4.5, 8.5.

7. Metodología

7.1 Especie de estudio

La lagartija *Sceloporus spinosus* (Fig. 1) es una especie ovípara endémica de México con hábitos terrestres, saxícolas y en ocasiones arbóreos. Es una de las lagartijas más grandes del género con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 100 mm, sin dimorfismo sexual en el tamaño del cuerpo, cabeza o patas (Ramírez-Bautista y cols. 2014). La especie presenta un ciclo reproductor sincrónico con una actividad máxima de cópulas a fines del invierno y principios de la primavera, un período de incubación de junio-julio, el tamaño de nidada es de 6 a 17 huevos y la eclosión es en septiembre (Méndez-de la Cruz y cols. 2013).



Figura 1. *Sceloporus spinosus*.

Habita bosques de coníferas, bosques de *Quercus*, matorral xerófilo (Flores-Villela y Gerez 1994) y se puede encontrar en elevaciones que van desde los 1,300 (Grummer y cols. 2015) hasta los 2,750 m s.n.m. (Díaz de la Vega-Pérez y cols. 2019) (Fig. 2) en climas cálidos, templados y fríos con temperaturas entre 12 y 35 °C (Ayala-Echevarri 2006; Villers y cols. 2006; Méndez-de la Cruz y cols. 2013).

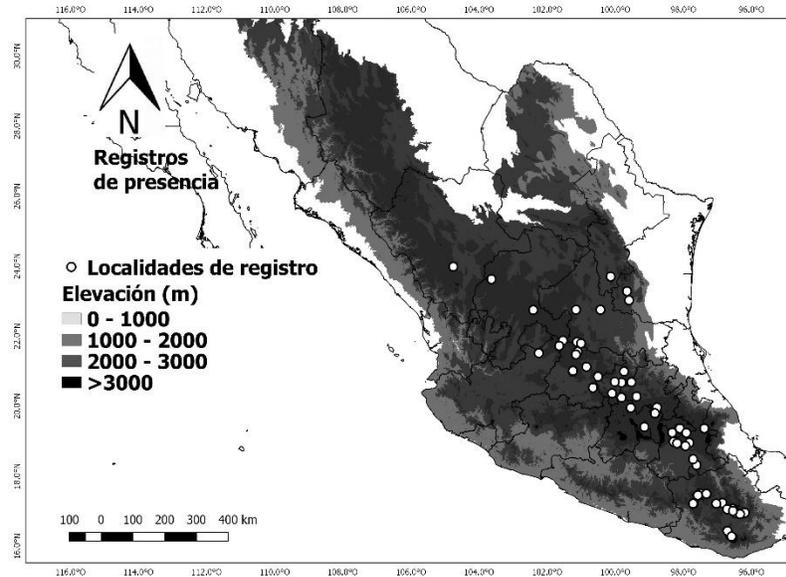


Figura 2. Mapa topográfico con cotas de elevación y puntos de registro de presencia de *Sceloporus spinosus* tomados de Grummer y cols. (2015) y los registrados en este estudio.

7.2 Área de estudio

Para conocer cómo el CCG influirá en la distribución de *S. spinosus*, elegimos dos sitios con temperaturas ambientales y elevaciones contrastantes.

El primer sitio de estudio fue en el volcán La Malinche, Tlaxcala (19°06' N, 97° 55' O) a una elevación de entre 2,500 hasta 2,750 m s.n.m. Es una zona agrícola que se caracteriza por tener caminos de terracería rodeados por campos de maíz y amontonamientos de rocas, con un clima templado subhúmedo, en donde la temperatura ambiental varía entre los 12 y 18 °C (Villers y cols. 2006) (Fig. 3a). Esta población de *S. spinosus* es la de mayor elevación registrada hasta el momento para la especie, además es un nuevo registro para el Parque Nacional La Malinche (PNLM) (Díaz de la Vega-Pérez y cols. 2019).

El segundo sitio de estudio se localiza en el Parque Bicentenario “18 de noviembre”, Puebla, (PB) (18°56' N, 98° 11' 22.8'' O) a una altura de 2,050 m s.n.m. dentro del Área Natural Protegida de Jurisdicción Estatal Humedal de Valsequillo (Rose-Burney 2012). El PB cuenta con caminos de concreto, rocas, huizaches (*Acacia farnesiana*), nopales (*Opuntia sp.*), árboles introducidos (*Eucaliptus sp.*) y está rodeado al exterior por selva baja caducifolia, pastizal inducido y chaparral, la temperatura ambiental fluctúa entre 18° C y 28 °C con clima semiárido (Fig. 3b).

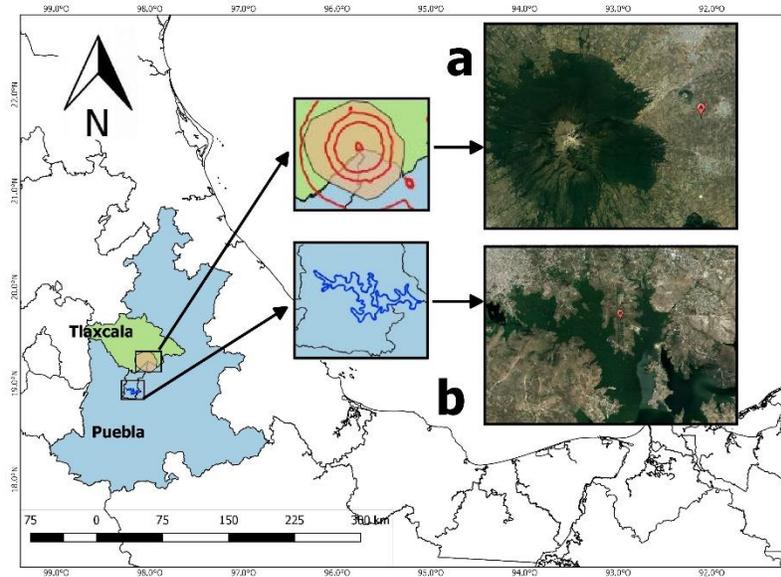


Figura 3. Área de estudio Parque Nacional La Malinche(a) y Parque Bicentenario “18 de noviembre” (b).

7.3 Trabajo de campo

Realizamos 28 visitas al sitio de estudio del PNLM desde noviembre del 2012 hasta noviembre del 2019 y siete visitas en el PB de septiembre a noviembre del 2019. En ambos sitios capturamos a los organismos con la mano o con una caña con nudo corredizo durante su periodo de actividad diaria, que definimos con la observación del primer y último individuo en los sitios de colecta (de 10:00 a 18:00 hrs). Inmediatamente después de la captura, durante los primeros 30 segundos registramos la temperatura corporal (T_c) de la lagartija insertando el sensor de un termómetro digital de lectura rápida (Fluke 52 II) dentro de la cloaca. Posteriormente registramos la temperatura del aire (T_a) a 5 cm sobre la percha y la temperatura del sustrato (T_s) colocando el sensor directamente en el sitio de la percha, en ambos casos evitando la radiación solar directa. Para determinar si existen diferencias entre los datos de T_c obtenidos de las lagartijas provenientes de las dos poblaciones, probamos los supuestos de normalidad usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de varianzas usando la prueba de Levene. Al no presentar una distribución normal, se empleó un análisis estadístico no paramétrico (U de Mann Whitney). Además, para determinar las estrategias conductuales de termorregulación (tigmotermia o heliotermia) de las lagartijas en cada población probamos la T_c vs T_s y la T_a mediante la correlación de

Spearman. Los análisis estadísticos se realizaron con SigmaPlot versión 14 (Systat Software, 2017).

Registramos el sitio de captura de cada lagartija con un GPS (Garmin etrex-10). Trasladamos los organismos a sitios con condiciones controladas en la misma elevación a la cual habitan para realizar las pruebas de gradiente térmico y determinar la temperatura seleccionada y de desempeño locomotor. Además, registramos la longitud hocico-cloaca (LHC) con una regla transparente (mm), la masa corporal (balanza digital Ohaus cs2000) y la condición reproductiva de las hembras por palpación (gestante o no gestante).

7.4 Temperaturas operativas de modelos biofísicos

La temperatura operativa (T_o) (Hertz y cols. 1993), es la temperatura de equilibrio de una lagartija en ausencia de regulación fisiológica de la temperatura (Hertz y cols. 1993). Registramos las T_o en cada sitio de estudio mediante modelos biofísicos de las lagartijas, los cuales se construyeron con tubos de cobre rellenos con silicón sin pintar y sellados a los extremos con corcho, los modelos eran de forma y tamaño similares (10 cm de largo x 1.5 cm de ancho) a las lagartijas capturadas de *S. spinosus* (Fig. 4). Los modelos fueron previamente calibrados en campo durante el período de actividad de las lagartijas, colocando un termopar en la cloaca de la lagartija y otra en el modelo biofísico, registrando la temperatura corporal de la lagartija y el modelo biofísico simultáneamente (Bakken y Gates 1975; Roughgarden y cols. 1981; Bakken y cols. 1985; Adolph, 1990).

Colocamos seis modelos biofísicos en total; en el PNLM se colocaron cuatro modelos, dos conectados a un registrador de datos HOBO pro v2-U23-003 (Fig. 4a) y los otros dos contenían en su interior un registrador de datos IBUTTON DS1921G-F5 (Fig. 4b). Estos modelos se colocaron desde octubre del 2015 hasta noviembre del 2019 (92 días). En el PB colocamos dos modelos conectados a un HOBO pro v2-U23-003 desde septiembre hasta noviembre del 2019 (71 días). En ambos sitios se registraron datos de la temperatura en intervalos de 30 minutos en lugares típicos de perchas en diferentes condiciones de luz solar (sol y sombra). En ambos sitios registramos la temperatura ambiental con un HOBO pro v2-U23-002 (Fig. 4c). En el PNLM registramos la temperatura ambiental durante 92 días, desde octubre del 2015 hasta noviembre del 2019, en el PB el registro de la temperatura ambiental fue de septiembre a noviembre de 2019 durante 71 días.



Figura 4. Modelos biofísicos de *Sceloporus spinosus* colocado en sitios de percha conectado a HOBOTemp pro v2-U23-003 (a). Modelos biofísicos con registrador de datos IBUTTON DS1921G-F5 en su interior (b). HOBOTemp pro v2-U23-002 para registrar temperatura ambiental (c).

7.5 Temperatura seleccionada, crítica mínima y máxima

Las pruebas se realizaron en condiciones controladas de laboratorio para ambas poblaciones. La temperatura seleccionada (T_{sel}) la determinamos en un gradiente térmico que consistió en una caja de policarbonato (120 cm de longitud x 80 cm de ancho x 50 cm de alto) con cuatro carriles de 25 cm de ancho (Fig. 5a). En un extremo de la caja colocamos seis lámparas incandescentes de 250 W a una altura entre 45 y 55 cm, en el otro extremo de la caja colocamos un ventilador de piso para reducir la temperatura. Con estas características se generó un gradiente térmico de los 18 a los 40°C. Se mantuvieron encendidas las lámparas del laboratorio para proveer luz a todo el gradiente.

Dado que *S. spinosus* es una especie arborícola y saxícola, dentro de la caja de policarbonato y a lo largo de los carriles, colocamos tierra como sustrato, además de rocas y troncos para proveer sitios adecuados de percha para los organismos (Fig. 5b). Las pruebas en el gradiente térmico las realizamos un día después de la captura. Para determinar si existen diferencias entre los datos de T_{sel} obtenidos en las dos poblaciones, probamos los supuestos de normalidad usando las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de varianzas usando la prueba de Levene. Al no presentar una distribución normal, se empleó un análisis

estadístico no paramétrico (U de Mann Whitney). El análisis estadístico se realizó con SigmaPlot versión 14 (Systat Software, 2017).



Figura 5. Gradiente térmico para determinar T_{sel} (a). Lagartijas perchando en el gradiente térmico (b).

Determinamos los límites térmicos críticos, que son las temperaturas corporales máximas (T_{cmax}) y mínimas (T_{cmin}) a las cuales las lagartijas pierden la respuesta locomotora. Para determinar la T_{cmax} , colocamos las lagartijas dentro de una caja de acrílico transparente bajo un foco incandescente de 75 W de modo que la T_c aumentó $2.5\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{min}$ (Fig. 6a). Para la T_{cmin} colocamos las lagartijas en un contenedor plástico con pared doble, entre las cuales había gel refrigerante congelado para disminuir la T_c , con lo cual la temperatura disminuyó $2\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{min}$ (Fig. 6b). La T_c de las lagartijas al inicio de la prueba fue de $23.7 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$, cada minuto extrajimos a las lagartijas del contenedor y las colocábamos boca arriba en ambas pruebas, si la lagartija se incorporaba y tenía respuesta locomotora o no presentaba esta respuesta, se registraba inmediatamente la T_c por vía cloacal con un termómetro digital de lectura rápida (Fluke 54 II). La prueba finalizó cuando las lagartijas perdían la capacidad de incorporarse y la temperatura a la que había perdido la capacidad de moverse se consideró la T_{cmin} para el límite inferior y T_{cmax} para el límite superior. Al finalizar las pruebas retiramos las lagartijas del recipiente frío o caliente para su recuperación a temperatura ambiente (Bennett y John-Alder 1986). Utilizamos diferentes organismos adultos del PNLM para determinar la T_{cmin} ($n = 6$, 5 machos y 1 hembra) y T_{cmax} ($n = 6$, 5

machos y 1 hembra), ninguna lagartija murió durante las pruebas y posteriormente se liberaron en el sitio de captura.



Figura 6. Pruebas para determinar las temperaturas críticas máximas (a) y mínimas (b).

7.6 Curvas de desempeño térmico

Para determinar la curva de desempeño térmico (CDT), realizamos pruebas de desempeño locomotor bajo cinco tratamientos de temperatura (15, 20, 25, 30 y 35 °C), los cuales establecimos con base en la T_{sel} de ambos sitios, la T_{cmin} y T_{cmax} de las lagartijas del PNLM. La velocidad de carrera la determinamos en una pista de 120 cm de longitud con 10 cm de ancho y paredes de policarbonato de 10 cm de alto, para proporcionar tracción recubrimos el piso con yute, el cual estaba graduado cada 1 cm (Fig. 7). Colocamos a la lagartija al inicio de la pista y estimulamos a los organismos con ligeros toques con la mano en la parte final del dorso (Anguilleta y cols. 2002). Cada lagartija llevó a cabo dos pruebas de desempeño locomotor subsecuentes las cuales fueron video grabadas con una cámara digital (Sony Cyber-shot DSC-HX200). De las dos pruebas de desempeño locomotor, utilizamos el registro del máximo desempeño de cada organismo

Para determinar el máximo desempeño locomotor, analizamos los videos de cada prueba por individuo con el programa Media Player Classic (versión 1.9.5) calculando la velocidad de carrera (distancia/tiempo). Es decir, solo seleccionamos el recorrido más rápido

de ambas carreras medido en cm/s iniciando las carreras a partir de la marca de 10 cm de la pista.

Las pruebas de desempeño locomotor las realizamos en días subsecuentes y en orden aleatorio para evitar sesgos en el desempeño locomotor (Kohlsdorf y cols. 2006).



Figura 7. Prueba de desempeño locomotor bajo diferentes tratamientos de temperatura.

Realizamos la construcción de una curva de desempeño locomotor por medio de un Modelo Mixto Aditivo Generalizado (GAMM). Los GAMM son muy flexibles para modelar la forma de las relaciones no lineales y las funciones de suavizado no paramétricas se utilizan en secciones de los datos para generar una curva suave general (Wood 2006). Además de la función de suavizado no paramétrico, también se pueden incluir términos predictores paramétricos fijos y aleatorios, como en un modelo convencional de efectos mixtos (Zajitschek y cols. 2012). En este análisis empleamos como variable predictora la temperatura de los tratamientos térmicos ($^{\circ}\text{C}$), como variable de respuesta la máxima velocidad de carrera (cm/s) y como covariada asociada la longitud hocico-cloaca de cada lagartija (Beal y cols. 2014). Asimismo, estimamos la amplitud del rendimiento térmico (B80), el cual es el intervalo de temperaturas corporales en donde el rendimiento es igual o superior al 80% de la velocidad máxima de carrera (Hertz y cols. 1983).

Para conocer si existe diferencia significativa entre el desempeño locomotor asociado a los tratamientos térmicos, primero realizamos la prueba de normalidad de Kolmogorov-

Smirnov y de homogeneidad de varianzas usando la prueba de Levene, al cumplir los requisitos de pruebas paramétricas realizamos una ANOVA y se implementaron comparaciones post hoc (Prueba de Tukey) por pares para evaluar las diferencias de significancia utilizando el programa estadístico R (R Development Core Team 2018).

7.7 Modelo de riesgo de extinción

Empleamos el modelo mecanicista de riesgo de extinción de lagartijas propuesto por Sinervo y cols. (2010, 2017) empleando la paquetería Mappinguari Versión 0.3.1 (Caetano y cols. 2017) para el programa R (R Development Core Team 2018).

Los datos de distribución geográfica de la especie se obtuvieron de los materiales suplementarios de Grummer y cols. (2015) con el propósito de evitar errores de identificación debido a que existe simpatría e hibridación dentro del grupo *S. spinosus* (Grummer y cols. 2015) y se anexaron los puntos de registro de las poblaciones de estudio, para contar con un total de 75 puntos de registros diferentes.

7.8 Información ecofisiológica para los modelos de nicho térmico

Para realizar el modelo de nicho térmico utilizamos el intercuartil de T_{sel} y las CDT calculadas en las pruebas de laboratorio, además de las T_o y la temperatura ambiental ($T_{ambiental}$) que monitoreamos directamente en el área de estudio. Asimismo, obtuvimos las capas climáticas mensuales de temperatura máxima, mínima y precipitación del portal WorldClim (2018) <https://www.worldclim.org/> con resolución espacial de 30 segundos de arco ($\sim 1 \text{ km}^2$) (Hijmans y cols. 2005), en conjunto con el modelo del sistema terrestre del Max Planck Institute for Meteorology (Giorgetta y cols. 2013).

Posteriormente, utilizamos las vías de concentración representativas (RCP) en los forzamientos radiativos 2.6, 4.5 y 8.5 W/m^2 para los años a futuro 2050 y 2070. Construimos dos capas ecofisiológicas basadas en las horas de actividad (ha) consideradas como el número de horas por día potencialmente disponibles para la actividad de la lagartija y horas de restricción (hr) que se consideran como las horas del día en el que las temperaturas ambientales superan los límites críticos restringiendo la actividad. Posteriormente modelamos la relación entre las estimaciones de las ha , hr contra la $T_{ambiental}$ utilizando una función logística generalizada (curva de crecimiento de Richards) lo que nos permitió estimar el tiempo de actividad con los datos de temperatura del aire diarios obtenidos en los

sitios de estudio con los datos obtenidos de WorldClim y realizar las proyecciones de *ha* y *hr* en el presente, 2050 y 2070.

Se delimitó el área de modelación (área M) con base en el área accesible para la especie que está relacionado al diagrama de BAM propuesto por Soberón y Peterson (2005), quienes describen que el área de distribución de la especie es el resultado de la combinación de variables ambientales (A), variables bióticas (B) y el área a la que la especie puede acceder o explorar (M). Para delimitar el área M seleccionamos las Provincias Fisiográficas de México (INEGI 2001) que tuvieran al menos un punto de registro de la especie (Eje Neovolcánico, Mesa del Centro, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental) (Fig. 8). Una vez obtenida el área M, la utilizamos como base para el corte del área idónea en el presente y los escenarios futuros empleando el programa QGIS 2.18. (QGIS Development team 2018).

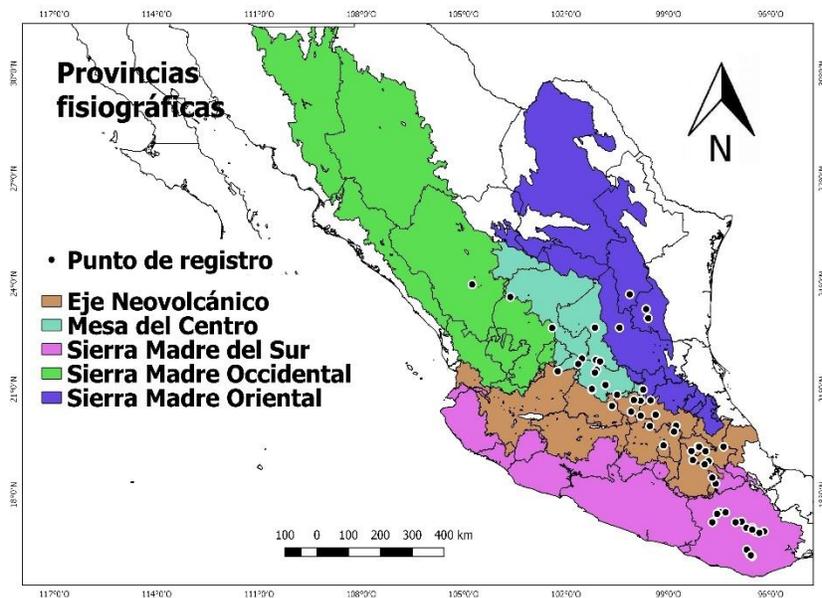


Figura 8. Provincias fisiográficas seleccionadas para delimitar el área M con puntos de presencia registrados en este estudio y los puntos de presencia tomados de Grummer y cols. (2015).

Modelamos el nicho térmico de la especie para el presente, 2050 y 2070 por medio de un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) y un modelo aditivo generalizado (GAM, por sus siglas en inglés) empleando la paquetería “Biomod2” (Thuiller y cols. 2016). Utilizamos las capas ecofisiológicas de *ha*, *hr*, CDT, capas bioclimáticas y

puntos de presencia de la especie con 1,000 pseudoausencias, que es el número recomendado por Barbet-Massin y cols. (2012) cuando se usan GLM y GAM.

Posteriormente, aplicamos un enfoque de consenso o ensamble de los modelos GLM y GAM con el argumento 'em.by' de la función “BIOMOD_EnsembleModeling” (Yuan y cols. 2018), con el cual proyectamos la idoneidad del hábitat de *S. spinosus*.

Para evaluar el rendimiento del nuestro modelo realizamos un análisis de ROC parcial en NicheToolBox (<http://shiny.conabio.gob.mx:3838/nichetoolb2/>) considerando que, un modelo con valores AUC ratio mayor a 1.0 es estadísticamente mejor que un modelo al azar (Lobo y cols. 2007; Peterson y cols. 2008). Como datos de evaluación empleamos el 20% de los datos de presencia que no se utilizaron en la generación del modelo, fijando un error de omisión no mayor al 5% y utilizando re-muestreos en 1,000 réplicas de bootstrap.

Para conocer el cambio entre las condiciones en el presente y los escenarios futuros, convertimos los mapas continuos (de 0 a 1) a mapas binarios (0 y 1), utilizando como umbral de corte la prevalencia de los datos de construcción del modelo (Cramer y cols. 2003) siguiendo el criterio propuesto por Liu y cols. (2005), considerando como baja idoneidad de nicho térmico para la especie los valores de 0.1 a 0.7 y como alta idoneidad a partir de 0.7 a 1.

Posteriormente, para medir la vulnerabilidad de la especie, calculamos el porcentaje de cambio de área entre el presente y los tres diferentes RCPs en los años 2050 y 2070 utilizamos la fórmula: % de cambio = $[(S1-S0) / S0] * 100\%$, en donde S0 es el área idónea para la especie de acuerdo con el escenario de referencia y S1 es el área idónea para la especie en condiciones climáticas futuras (Gutiérrez y Trejo 2014). Además, calculamos la probabilidad de persistencia y la probabilidad de extirpación de todos los sitios de registro de la especie en el área idónea actual y futura. Por lo tanto, si se predice una extirpación de 95% de todos los registros de presencia actuales, consideramos que la especie tiene un alto riesgo de extinción (Sinervo y cols. 2017).

8. Resultados

8.1 Temperaturas corporales y temperaturas operativas de modelos biofísicos

La T_c promedio de *S. spinosus* para las dos poblaciones en conjunto fue de 31.4 ± 3.5 °C (de 21.1 a 38.5 °C; $n = 123$). El periodo de actividad de las lagartijas que registramos en campo en ambas poblaciones fue de 10:00 a 18:00 hrs. En el PNLM la T_c promedio de *S. spinosus* fue de 31.3 ± 3.3 °C, y en el PB fue de 31.5 ± 3.7 °C (Fig. 9a; Anexo 1), no encontramos diferencia estadísticamente significativa entre la T_c de los sitios ($p = 0.450$). La T_c de *S. spinosus* en ambos sitios se correlacionó positivamente con la T_a y T_s , sin embargo, registramos un valor de correlación mayor con la T_a (T_c vs T_a : $r = 0.42$, $p < 0.05$, $n = 123$; T_c vs T_s : $r = 0.34$, $p < 0.05$, $n = 123$). En el PNLM la T_c presentó valores iguales de correlación con la T_a y la T_s (T_c vs T_a : $r = 0.46$, $p < 0.05$, $n = 72$; T_c vs T_s : $r = 0.46$, $p < 0.05$, $n = 72$) y en el PB el valor de correlación fue mayor con la T_a que con la T_s (T_c vs T_a : $r = 0.35$, $p < 0.05$, $n = 51$; T_c vs T_s : $r = 0.12$, $p > 0.05$, $n = 51$).

La calibración de los modelos biofísicos de cobre rellenos de silicón comparados con la lagartija capturada en campo mostró una correlación significativa ($r = 0.99$, $p < 0.05$). Para las dos poblaciones, las T_o registradas promediaron 24.2 ± 9.4 °C (intervalo 9.7 - 57.9 °C) (Fig. 9b), la T_o durante el inicio de actividad de *S. spinosus* (10:00 a 11:00 hrs) fue de 23.2 ± 11.5 °C y al final de la actividad (17:00 a 18:00 hrs) fue de 19.8 ± 4.9 °C. En el PNLM la T_o promedio de fue de 23.64 ± 9.3 °C (intervalo 9.7 - 55 °C), la T_o durante el inicio de actividad fue de 22.7 ± 11.6 °C y a final de la actividad fue de 19.2 ± 4.9 °C. La T_o promedio de *S. spinosus* en el PB de fue de 27.6 ± 9.4 °C (intervalo 11.6 - 57.9 °C), la T_o durante el inicio de actividad fue de 24.7 ± 9.3 °C y a final de la actividad fue de 22.6 ± 3.8 °C.

8.2 Temperatura seleccionada, críticas mínimas y máximas

El promedio de la T_{sel} de las dos poblaciones en conjunto fue de 32.4 ± 5.3 °C (17.6 - 41.5 °C, $n = 174$). De la población del PNLM la T_{cmin} registrada fue de 11.4 °C ($n = 6$) y una T_{cmax} de 41.6 °C ($n = 6$). La T_{sel} promedio en el PNLM fue de 31.4 ± 5.7 °C y de 34.6 ± 3.8 °C en el PB (Fig. 9; Anexo 1). Existe diferencia estadísticamente significativa ($p < 0.001$) entre las T_{sel} de *S. spinosus* registrada en ambos sitios.

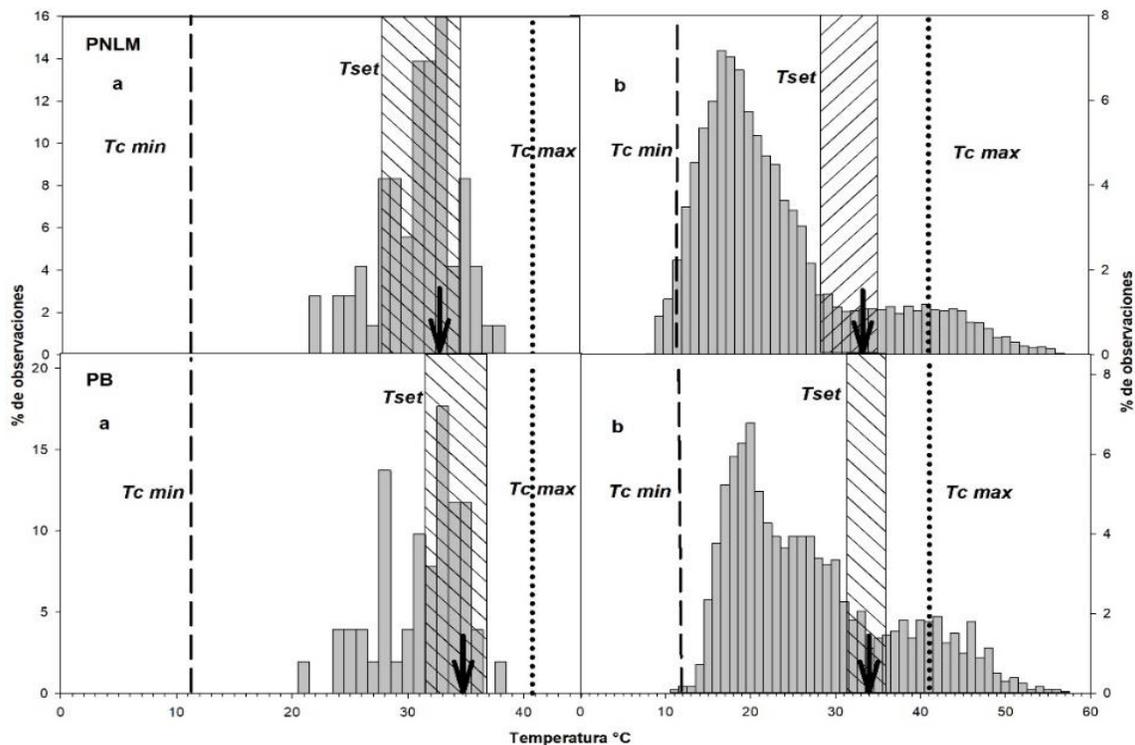


Figura 9. Distribución de las temperaturas corporales de campo (a) de *Sceloporus spinosus* y temperaturas operativas (b) en el Parque Nacional La Malinche (PNLM) y Parque Bicentenario (PB). El área sombreada indica el intervalo de los intercuartiles de la temperatura seleccionada (T_{set}) obtenida en el gradiente térmico y la flecha indica el promedio de la temperatura seleccionada. Las líneas punteadas indican las temperaturas críticas mínimas (T_{cmin}) y máximas (T_{cmax}).

8.3 Curvas de desempeño térmico

Para las poblaciones en conjunto, se encontró diferencia significativa ($gl = 4$, $p < 0.05$) en los tratamientos térmicos utilizados en las pruebas de desempeño locomotor. El resultado de la prueba post hoc indica que existe diferencia significativa entre los tratamientos térmicos ($p < 0.05$), con excepción de los tratamientos a 20 ° vs 25 °C en donde no se encontró diferencia significativa ($p = 0.072$) (Fig. 10; Anexo 2).

La amplitud del rendimiento térmico (B80) de *S. spinosus* se encuentra entre los 27 y 36 °C (Fig. 11; Anexo 3).

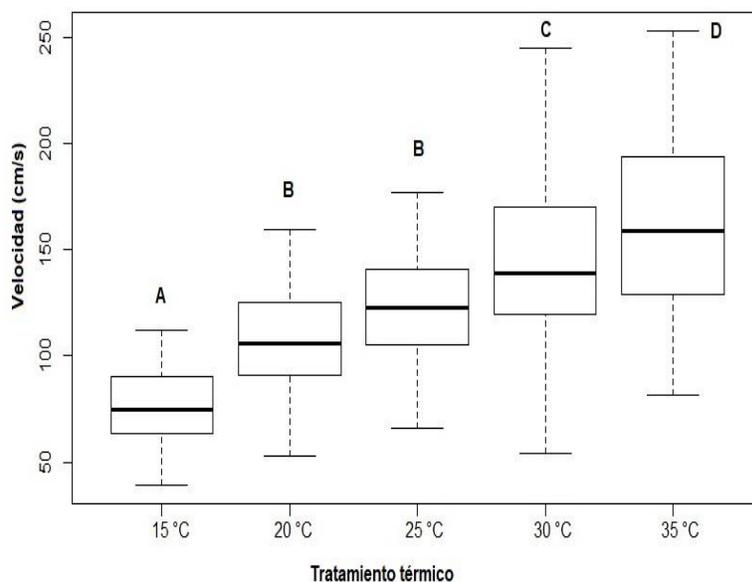


Figura 10. Tratamientos térmicos utilizados en las pruebas de desempeño locomotor. La línea central de la caja representa la mediana, la línea discontinua inferior y superior el primer y tercer cuartil, respectivamente, los bigotes indican el valor mínimo y máximo. Las letras denotan la diferencia estadística entre tratamientos.

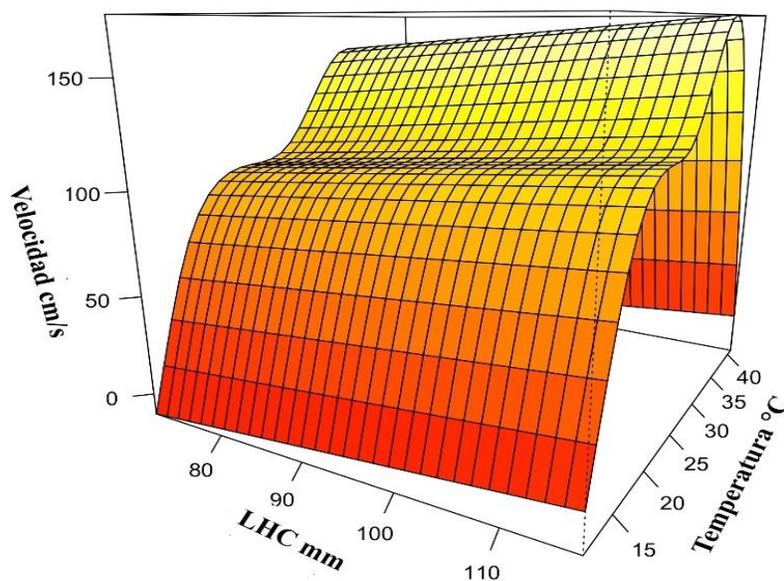


Figura 11. Curvas de desempeño locomotor empleando como carácter de respuesta la velocidad máxima de carrera medida en cm/s y como criterio de selección ($r^2 = 0.81$).

8.4 Vulnerabilidad ante el CCG

El modelo ecofisiológico de nicho térmico con un valor de ROC parcial mayor a 1 (1.897) y con un total de *hr* de 3.28, presentó un área de baja idoneidad de nicho térmico para la especie en el presente de 463,555 Km² y el área de idoneidad alta fue de 133,534 km² (Fig. 12).

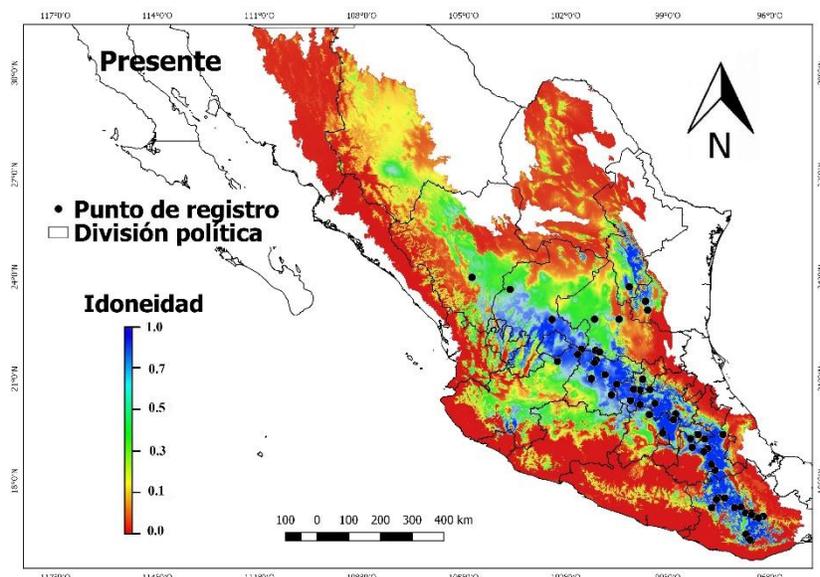


Figura 12. Modelo ecofisiológico de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* con puntos de presencia registrados en este estudio y los puntos de presencia tomados de Grummer y cols. (2015). El área de baja idoneidad se determinó de 0.1 a 0.7 y alta idoneidad determinó de 0.7 a 1.

El área de baja idoneidad de nicho térmico registró disminución en los tres escenarios de CCG con respecto al presente. Con el RCP 2.6 disminuyó en ambos escenarios futuros, en el año 2050 los sitios de idoneidad baja tuvieron una disminución del 12% (407,913 km²) y 13.2% (402,477 km²) en el año 2070. Así mismo, con el RCP 4.5 en el año 2050 disminuyó 9.4% (419,872 km²) y 13.2% (402,371 km²) en el 2070. Con el RCP 8.5 también se encontró una disminución del área de idoneidad baja en ambos periodos al futuro, en el año 2050 disminuyó 5.4% (438,450 km²) y 8.4% (424,769 km²) en el año 2070 (Tabla 1; Fig. 13).

Tabla 1. Área de baja idoneidad de nicho térmico (de 0.1 a 0.7) de *Sceloporus spinosus* de acuerdo con el presente y los diferentes escenarios de CCG. Se presenta el área total en km² con sus porcentajes de cambio en los años 2050 y 2070.

Presente Área km ²	Escenario RCP	2050		2070	
		Área km ²	% cambio	Área km ²	% cambio
463,555	2.6	407,913	-12	402,477	-13.2
	4.5	419,872	-9.4	402,371	-13.2
	8.5	438,45	-5.4	424,769	-8.4

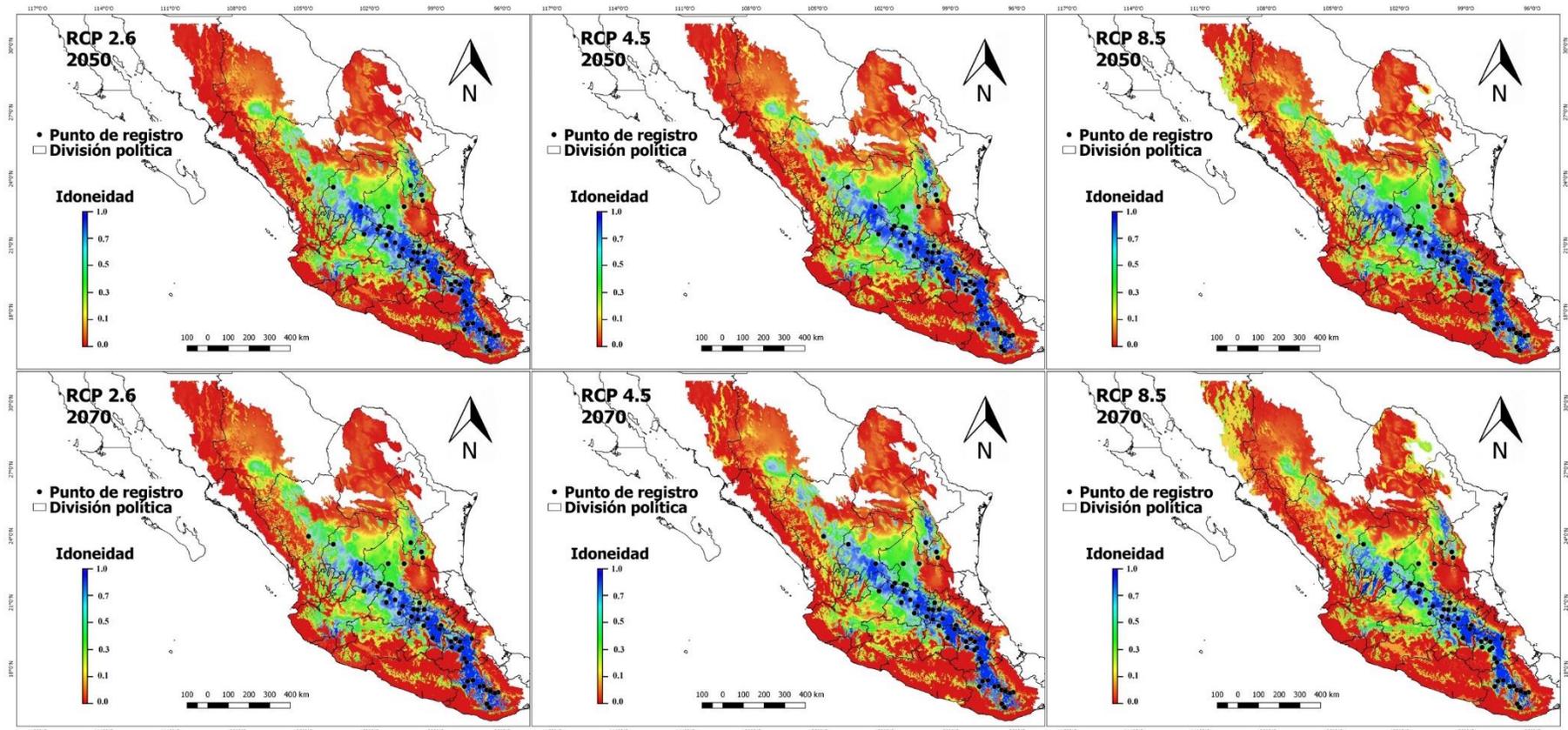


Figura 13. Modelo ecofisiológico de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* con puntos de registro de presencia registrados en este estudio y los puntos de presencia tomados de Grummer y cols. (2015) para los años 2050 - 2070 con los RCP 2.6, 4.5 y 8.5. El área de baja idoneidad se determinó a partir de 0.1 a 0.7 y alta idoneidad se determinó a partir de 0.7 a 1.

El área de alta idoneidad de nicho térmico registró disminución en los diferentes escenarios y poco aumento en un solo escenario de CCG con respecto al presente. Con el RCP 2.6 disminuyó en ambos escenarios futuros, en el año 2050 los sitios de idoneidad alta tuvieron una disminución del 6.7% (124,640 km²) y del 10.7% (119,220 km²) en el 2070. A su vez, con el RCP 4.5 en el 2050 disminuyó 1.9% (130,933 km²) y aumentó 0.9% (134,690 km²) en el 2070. Con el RCP 8.5 también se encontró una disminución en ambos periodos al futuro, al año 2050 hubo una disminución de 9.8% (120,442 km²) y en el año 2070 se registró la mayor pérdida de área de alta idoneidad con un 24.6% (100,704 km²) (Tabla 2; Fig. 13).

Tabla 2. Área de alta idoneidad de nicho térmico (de 0.7 a 1) de *Sceloporus spinosus* de acuerdo con el presente y los diferentes escenarios de CCG. Se presenta el área total en km² con sus porcentajes de cambio en los años 2050 y 2070.

Presente Área km ²	Escenario RCP	2050		2070	
		Área km ²	% cambio	Área km ²	% cambio
133,534	2.6	124,640	-6.7	119,220	-10.7
	4.5	130,933	-1.9	134,690	+0.9
	8.5	120,442	-9.8	100,704	-24.6

En cuanto a los sitios de registro de la especie en el área de baja idoneidad de nicho térmico no se registraron probables extirpaciones bajo ningún escenario para ambos años (2050 – 2070) con respecto al presente. En el área de alta idoneidad de nicho térmico, se observaron probables extirpaciones en todos los escenarios para ambos años (2050 - 2070) con respecto a los sitios de registro en el presente. Con el RCP 2.6 en los años 2050 y 2070 se perdió el 4.4% de los sitios de registro de la especie. Con el RCP 4.5 se registró el menor porcentaje de extirpaciones con el 1.5% en el año 2050 y 2.9% en el año 2070. A su vez, con el RCP 8.5 se observó el mayor porcentaje de extirpación de sitios de registro de *S. spinosus* con un 5.9% en el año 2050 y 20.6% en el 2070 (Tabla 3).

Tabla 3. Porcentaje de extirpaciones de sitios de registro de *S. spinosus* en el área de alta idoneidad de acuerdo con el presente y los diferentes escenarios de CCG.

RCP	2050	2070
2.6	-4.4%	-4.4%
4.5	-1.5%	-2.9%
8.5	-5.9%	-20.6%

De las Áreas Naturales Protegidas (ANPs) que se encuentran dentro de área accesible para la especie, 58 de estas presentan zonas de baja idoneidad de nicho térmico para la especie (Fig. 14), que equivalen a 40,526 km², lo que representa el 8.7% del área de baja idoneidad total calculada para la especie en el presente. En los tres escenarios en los años 2050 y 2070 se registró un porcentaje de disminución del área de baja idoneidad de nicho térmico de *S. spinosus* entre el 7% y 7.7% (Tabla 4).

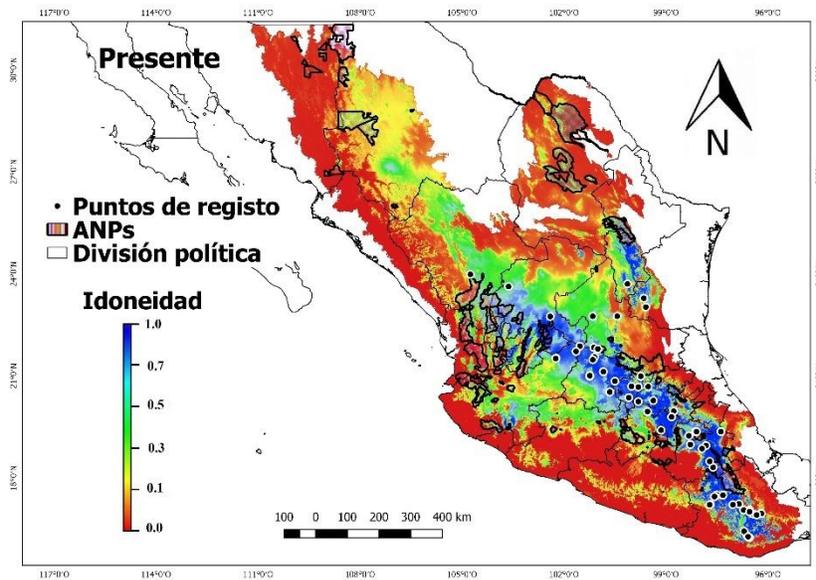


Figura 14. Modelo ecofisiológico de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* con puntos de presencia y los polígonos de Áreas Naturales Protegidas (ANPs). El área de baja idoneidad se determinó de 0.1 a 0.7 y alta idoneidad determinó de 0.7 a 1.

Tabla 4. Porcentaje del área de baja idoneidad de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* calculado dentro de ANPs en México en el presente y en los escenarios futuros de CCG.

% actual	RCP	2050	2070
	2.6	7.7%	7.0%
8.7	4.5	7.3%	7.2%
	8.5	7.1%	7.0%

México cuenta con 33 ANPs que registran zonas de alta idoneidad de nicho térmico (Fig. 15), estas zonas equivalen a 12,188 km², lo que representa el 9.1% del área de alta idoneidad total calculada para la *S. spinosus* en el presente. En los tres escenarios en los años 2050 y 2070 se registró disminución del área de alta idoneidad de nicho térmico de la especie.

El escenario con el mayor porcentaje de disminución del área de alta idoneidad dentro de las ANPs fue con el RCP 2.6 en el 2050 (7.1%) y 2070 (6.9%). Además, con el RCP 4.5 el porcentaje disminuyó en el año 2050 (7.8%), así como también en el 2070 (8.2%). Con el RCP 8.5 el porcentaje disminuyó en menor medida en los años 2050 (7.2%) y 2070 (8.8%) con respecto al presente (Tabla 5).

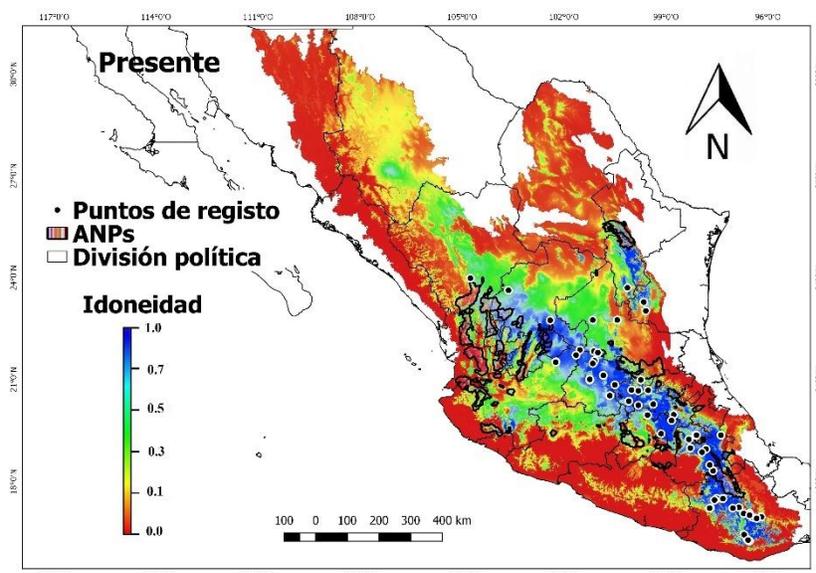


Figura 15. Modelo ecofisiológico de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* con puntos de presencia y los polígonos de Áreas Naturales Protegidas (ANPs). El área de baja idoneidad se determinó de 0.1 a 0.7 y alta idoneidad determinó de 0.7 a 1.

Tabla 5. Porcentaje del área de alta idoneidad de nicho térmico de *Sceloporus spinosus* calculado dentro de ANPs en México en el presente y en los escenarios futuros de CCG.

% actual	RCP	2050	2070
9.1	2.6	7.1%	6.9%
	4.5	7.8%	8.2%
	8.5	7.2%	8.8%

Actualmente el límite altitudinal máximo de las zonas de baja idoneidad se encuentra alrededor de los 2,800 m s.n.m. y el límite altitudinal máximo de las zonas de alta idoneidad de *S. spinosus* se encuentra alrededor de los 2,600 m s.n.m. Estos límites se mantendrán en los tres diferentes RCP (2.6, 4.5 y 8.5) en ambos años (2050 y 2070), con la excepción del año 2070 con el RCP 8.5 en el cual se observa el mayor aumento del límite altitudinal del

área de baja idoneidad para la especie hasta los 3,000 m s.n.m. y el área de alta idoneidad hasta 2,800 m s.n.m.

9. Discusión

La temperatura corporal de *S. spinosus* está influenciada por la temperatura del aire y la temperatura del sustrato, lo cual concuerda con lo reportado para los frynosomátidos, ya que se consideran organismos tanto heliotermos como tigmotermos, debido a que obtienen el calor por contacto con el sustrato (conducción) y del aire (convección) (Lemos-Espinal y cols. 1997b; Gadsden y Estrada-Rodríguez 2007; Lara-Reséndiz y cols. 2014). Sin embargo, en este estudio no medimos la radiación directa del sol, por lo cual no podemos descartar que exista una correlación de la radiación directa del sol con la temperatura corporal de *S. spinosus*, puesto que, se observa a la especie termorregulando en sitios abiertos sin cobertura vegetal, lo que favorece la radiación directa del sol. Por lo cual, al utilizar diferentes estrategias de termorregulación o una combinación de estrategias, le permitirían a *S. spinosus* permanecer en hábitats heterogéneos o en constante cambio.

El promedio de la temperatura corporal de *S. spinosus* (31.4 ± 3.5 °C) es similar a la reportada con anterioridad por Lemos-Espinal y cols. (1997) (33.52 ± 0.86 °C). Además, al no encontrar diferencias estadísticamente significativas en la temperatura corporal entre nuestros sitios de estudio, podemos inferir que, debido a una conducta termorreguladora efectiva, se reduce la variación en la temperatura corporal (Stevenson 1985; Ghalambor y cols. 2006; Huey y cols. 2009). Asimismo, se considera que especies del género *Sceloporus* pueden mantener una T_c estable a diferentes elevaciones (Beuchat, 1986; Sinervo y Adolph, 1994).

Por otra parte, la temperatura seleccionada promedio (32.4 ± 5.3 °C) es cercana a la temperatura seleccionada que se ha reportado en diferentes especies de lagartijas del género *Sceloporus* la cual es de aproximadamente 35 °C (McGinnis 1966; Greenberg 1976; Anderson y cols. 1986; Crowley 1987; Mathies y Andrews 1997). Sin embargo, entre los sitios de estudio encontramos diferencia significativa en la temperatura seleccionada, siendo mayor la temperatura en el PB, lo cual puede deberse a factores intrínsecos como la deshidratación, ya que lagartijas de la misma especie que no se hidratan adecuadamente tienen menor temperatura seleccionada que los individuos normalmente hidratados (Crowley 1987). Además de la temperatura seleccionada, la temperatura crítica máxima obtenida en este trabajo (41.6 ± 2.6 °C) se aproxima a la temperatura crítica máxima reportadas para *Sceloporus horridus* (43.22 ± 0.37 °C) (Lemos y cols. 1993). Esta cercanía en la temperatura

crítica máxima puede estar relacionada a que *S. horridus* junto a *S. spinosus* conforman el grupo *S. spinosus* (Leaché 2010).

Los resultados de la curva de desempeño térmico obtenidos en este trabajo apoyan la hipótesis de la coadaptación térmica, ya que la temperatura seleccionada promedio y la temperatura corporal promedio durante el periodo de actividad se encuentra entre el intervalo de las temperaturas de rendimiento óptimo (Huey y Bennett 1987; Blouin-Demers y col. 2003; Angilletta y cols. 2006). Además, ambientes con temperaturas cálidas entre 27 y 36 °C durante la actividad diaria, brindan condiciones térmicas adecuadas para el óptimo desempeño locomotor de *S. spinosus*, lo cual es fundamental para la supervivencia de los organismos dadas sus estrategias de antidepredación, como lo es la velocidad y resistencia de carrera (Carrascal y cols. 1992; Angilletta y cols. 2002; Schuler y cols. 2011).

Los patrones de actividad de *S. spinosus* en ambos sitios de estudio fueron unimodales, ya que estas lagartijas se mantienen activas de manera continua durante el día, lo cual puede deberse a que sus refugios estén más fríos que su temperatura seleccionada (Martínez-Méndez y cols. 2015). Asimismo, la temperatura del sustrato (de 22.3 a 40.2 °C) y la temperatura del aire (de 17.6 a 33.6 °C) en los sitios de percha está dentro del intervalo de la temperatura seleccionada que registramos (de 17.6 a 41.5 °C) lo que permite tener actividad continua. Esta selección apropiada de refugios y microambientes además de estrategias adecuadas de termorregulación, como posturas corporales, desplazamientos con respecto al sol o al viento, la orientación y altura de la percha, podría permitirle amortiguar los efectos de temperaturas ambientales elevadas (Huey y cols. 2003; Bartholomew 2005; Díaz-de la Vega-Pérez y cols. 2014).

Se ha demostrado que el CCG tiene un efecto negativo en las lagartijas debido al aumento de la temperatura ambiental, ya que puede limitar las horas de actividad durante la época reproductiva, lo que a su vez podría reducir la descendencia de la especie (Grant y Porter 1992; Winne y Keck, 2004; Huey y cols. 2010; Sinervo y cols. 2010). Sin embargo, en el caso de *S. spinosus*, al ser una especie euriterma, el aumento pronosticado de la temperatura ambiental promedio (1 a 2 °C) entre el 2050 y 2080 (Collins y cols. 2013) tendría un efecto negativo muy bajo en el área de alta y baja idoneidad de nicho térmico, por lo cual, podemos considerar que *S. spinosus* no es vulnerable al aumento de la temperatura generada por el CCG.

El área de alta idoneidad para *S. spinosus* estaría delimitada al norte de México por la presencia de bosques de montaña en la Sierra Madre Occidental y matorral desértico micrófilo en la Mesa del Centro. Sin embargo, se estima que en el futuro también exista pérdida de esos ecosistemas como consecuencia del cambio climático (Still y cols. 1999; Rojas-Soto y cols. 2012; Rehm y Feeley 2015; Vargas-Piedra y cols. 2020), pero principalmente debido al aumento de zonas agrícolas y la fragmentación (Ramírez-Marcial y cols. 2001; Williams-Linera 2002; Pineda y cols. 2005; Toledo-Aceves 2010). Como consecuencia de un posible cambio de uso de suelo, las zonas agrícolas que se encuentran actualmente entre los bosques y matorrales, podrían aumentar en el futuro, lo que favorecería a *S. spinosus*, puesto que le permitiría habitar zonas de alta idoneidad disponibles en la parte sur del estado de Chihuahua. Esto concuerda con lo conocido sobre los sitios de presencia de la especie, ya que se reporta habitando zonas áridas en donde predomina la vegetación inducida (pastizales y zacatonales) y cultivos agrícolas (Díaz de la Vega-Pérez y cols. 2019). Las zonas de alta idoneidad a las que *S. spinosus* podría acceder están rodeadas por zonas de baja idoneidad en las cuales la especie tiene la capacidad de habitar, dado que, de acuerdo a nuestro modelo ecofisiológico del presente, la especie ya se encuentra habitando zonas de baja idoneidad en el sur del estado de Durango.

En nuestros modelos ecofisiológicos futuros solo se observaron extirpaciones en el área de alta idoneidad de nicho térmico bajo los tres RCP como consecuencia del aumento de la temperatura ambiental. Este aumento provocará cambios en las condiciones ambientales en los sitios donde actualmente habita la especie. Asimismo, el 20.6% de los registros de *S. spinosus* que se encuentran en el área de alta idoneidad en el presente, para el 2070 presentarán condiciones con baja idoneidad de nicho térmico. Este porcentaje está por debajo del porcentaje de pérdida de sitios (61%) predicho para las lagartijas ovíparas del género *Sceloporus* en México (Sinervo y cols. 2010) y está muy por debajo del porcentaje considerado como alto riesgo de extinción (95%) (Sinervo y cols. 2017). Así mismo, para el 2070 los registros de *S. spinosus* que se encuentran en áreas de baja idoneidad se localizan entre 1 y 3 km de distancia de zonas de alta idoneidad para la especie, por lo cual, la cercanía podría permitir el desplazamiento de las lagartijas a estas zonas de alta idoneidad en busca de microhábitats apropiados, alimento y condiciones térmicas adecuadas (Simon 1975; Ruby 1986; Sinervo y cols. 2010).

Sceloporus spinosus tiene la capacidad de habitar zonas rurales, agrícolas y asentamientos humanos (e.g. casas, bardas, patios o jardines), a pesar de la presencia de animales domésticos como perros o gatos, los cuales son depredadores potenciales. Esto se debe considerar, ya que los asentamientos rurales y circundantes con manchones de vegetación en donde no exista competencia con otras especies, podrían brindarle refugios térmicos adecuados que permitan mitigar el aumento de la temperatura ambiental, lo que favorecería la permanencia de la especie en esos sitios en el futuro.

El área de alta y baja idoneidad de nicho térmico de *S. spinosus* registrada dentro de las ANPs tendrá poca disminución en los escenarios futuros, a pesar de ello, este porcentaje se mantendrá estable en el futuro, lo cual podría ser un indicador de que las ANPs funcionarían como refugios climáticos ante el incremento de la temperatura global. No obstante, se estima que el CCG tendrá consecuencias negativas en las ANPs (Scott y Lemieux 2005; Hannah 2008), como el incremento de incendios, cambios en patrones de lluvia, disponibilidad de agua y la condición de los recursos hídricos (Bachelet 2000; Liu y cols. 2010). Lo que a su vez provocaría cambios importantes en la abundancia y distribución en especies de plantas (Noss 2001; McKenzie y cols. 2004; Lemieux y Scott 2005), lo cual podría limitar el acceso de *S. spinosus* a sitios térmicamente idóneos o limitar los recursos alimenticios que estén dentro de las ANPs.

Es importante destacar al PNLN, ya que actualmente es el sitio a mayor altitud donde se reporta la especie (2,750 m s.n.m.), que se encuentra en los límites entre el área con alta y baja idoneidad. Es por esto que, como consecuencia del aumento altitudinal de zonas de alta y baja idoneidad en el futuro, se podrían provocar cambios en las interacciones entre especies (Suttle y cols. 2007). Es decir, si *S. spinosus* logra acceder y establecerse en sitios de mayor altitud, en donde anteriormente no se encontraba, competiría con otras especies de lagartijas que se encuentren en estas zonas a mayor altitud. Tal suceso podría ocasionar disminución o extirpación de poblaciones residentes de otras especies de lagartijas. Este tipo de colonizaciones a mayor altitud se han registrado anteriormente y se ha asociado la extirpación de una población de *S. mucronatus* con la expansión de distribución de *S. spinosus* en la localidad de Las Minas, Puebla (Sinervo y cols. 2010, 2017).

Sceloporus spinosus no presentará alta vulnerabilidad ante el cambio climático acelerado, ya que podría verse favorecido debido al aumento de su límite altitudinal como

consecuencia del incremento de la temperatura ambiental. Estos resultados coinciden con lo reportado por Sinervo y cols. (2010), sobre como el CCG afectará en menor medida a las lagartijas mexicanas ovíparas del género *Sceloporus* en comparación con las vivíparas. No obstante, los resultados obtenidos en este estudio deben tomarse con cautela, puesto que, en el escenario con mayor incremento de la temperatura ambiental en el año 2070, se registra el mayor porcentaje de pérdida del área de alta idoneidad. Esto podría significar que la especie estaría llegando a su límite de tolerancia al CCG en el año 2070, provocando el desplazamiento de la especie de sitios cálidos a baja altitud a nuevos sitios a mayor altitud, lo cual sería similar a lo esperado en diferentes especies lagartijas bajo escenarios de CCG (Pontes-da Silva y cols. 2018; Sinervo y cols. 2018; Altamirano-Benavides y cols. 2019). Asimismo, en estudios de herpetofauna previos realizados entre 1978 y 2006 en el PNLM no se reportó la presencia de *S. spinosus* (Sánchez-de Tagle 1978; Vargas-Márquez 1997; Sánchez-Aguilar 2005; Gómez-Álvarez y Reyes-Gómez 2006), es hasta el 2018 y 2019 que se reporta la presencia de la especie en el PNLM llegando hasta los 2,750 m s.n.m. (Méndez-de la Cruz y cols. 2018; Díaz de la Vega-Pérez y cols. 2019). Además, de acuerdo a nuestras observaciones en campo entre los 2,500 y los 2,700 m s.n.m. se registra la presencia de adultos (hembras y machos), hembras grávidas, huevos y crías, por lo cual, podríamos considerar que existe una población reproductivamente activa. Debido a esto, podemos considerar que *S. spinosus* colonizó un sitio a mayor altitud en un periodo de 15 años aproximadamente. A su vez, esto concuerda con lo documentado por Sinervo y cols. (2010) entre 1996 y 2010, sobre colonizaciones de nuevos sitios a mayor altitud de lagartijas ovíparas en el presente y que podría estar asociado al incremento de la temperatura ambiental en décadas recientes.

Por último, es importante considerar que este trabajo es de los primeros en utilizar el desempeño locomotor de la especie como un rasgo fisiológico determinante y datos ecofisiológicos provenientes de más de una población para conocer los efectos del CCG en lagartijas mexicanas. Es importante abordar en trabajos futuros otro tipo de factores fundamentales que podrían afectarse potencialmente por el cambio climático, como la demografía, competencia interespecífica y la disponibilidad de recursos. En el caso de lagartijas ovíparas se debe considerar el éxito de la eclosión, el tiempo de incubación y tasas de crecimiento. Se necesitan más evaluaciones precisas similares a la del presente estudio

para calcular la vulnerabilidad al CCG de las lagartijas en México. Estas evaluaciones podrían ayudar a definir refugios climáticos, con lo cual se podrían proponer nuevas ANPs o corredores biológicos, además de mejorar los programas existentes de conservación de especies.

10. Conclusiones

- Debido a una conducta termorreguladora efectiva, la variación en la temperatura corporal de *S. spinosus* se reduce entre poblaciones.
- *Sceloporus spinosus* presenta un intervalo de temperatura seleccionada ($T_{set\ 25-75}$) de 30.1 - 36.2 °C, con un promedio de (T_{sel}) 32.4 ± 5.3 °C, lo que le permite tener actividad continua durante el día en ambientes cálidos. Además, las temperaturas corporales entre 27 y 36 °C le brindan condiciones térmicas adecuadas para el óptimo desempeño locomotor, el cual es fundamental para estrategias de antidepredación y la supervivencia.
- Los resultados de nuestro modelo muestran poca disminución del porcentaje de área de alta y baja idoneidad, por lo cual consideramos que *S. spinosus* no es vulnerable al CCG en cuanto a la pérdida de su nicho térmico.
- El máximo porcentaje de extirpaciones (20.6%) de los sitios de presencia de *S. spinosus* están por debajo de lo considerado como alto riesgo de extinción (95%), además está por debajo del 61% reportado por Sinervo y cols. 2010 en cuanto a pérdida de sitios de presencia de lagartijas ovíparas del género *Sceloporus* en México. Por lo cual, *S. spinosus* no presentará riesgo de extinción en los diferentes escenarios futuros de CCG.
- El nicho térmico de *S. spinosus* dentro de las ANPs tendrá poca disminución en los escenarios futuros, lo cual sería un indicador de que las ANPs funcionarían como refugios climáticos ante el incremento de la temperatura global. No obstante, se estima que el CCG tendrá consecuencias negativas en las ANPs, por lo cual, es poco probable que dentro de las ANPs se mantengan las condiciones bióticas y abióticas necesarias para la presencia de *S. spinosus*.
- El escenario con mayor aumento de temperatura ambiental (RCP 8.5) en el año 2070 podría favorecer la colonización de nuevas zonas idóneas para la especie a mayor altitud, superando el límite altitudinal actual de su distribución. Similar a las tendencias de colonización actuales.

11. Referencias

- Adolph SC. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71: 315-327. <https://doi.org/10.2307/1940271>.
- Alcamo J, Swart R. 1998. Future trends of land-use emissions of major greenhouse gases. *Mitig Adapt Strateg Glob Chang* 3: 343-381. <https://doi.org/10.1023/A:1009666823407>.
- Altamirano-Benavides MA, Domínguez-Guerrero SF, Muñoz-Nolasco FJ, Arenas-Moreno DM, Santos-Bibiano R, Gómez-Trejo Pérez R y cols. 2019. Ecología térmica y riesgo de extinción ante el cambio climático de *Gonatodes concinnatus* (Squamata: Sphaerodactylidae), una lagartija endémica de la Amazonía occidental. *Rev Mex Biodivers* 90: e902824. <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2824>.
- Anderson DK, Bowker RG, Damschroder S, Sweet AM. 1986. Thermoregulatory behavior of the North American lizards *Cnemidophorus velox* and *Sceloporus undulatus*. *Amphibia-Reptilia* 7: 335-346. <https://doi.org/10.1163/156853886X00154>.
- Angert AL, Sheth SN, Paul, JR. 2011. Incorporating population-level variation in thermal performance into predictions of geographic range shifts. *Integr Comp Biol* 51: 733–750. <https://doi.org/10.1093/icb/icr048>.
- Angilletta MJ, Hill T, Robson MA. 2002. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior? A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *J Therm Biol* 27: 199-204. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00084-5).
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol* 27: 249-268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8).
- Angilletta MJ, Bennett AF, Guderly H, Navas CA, Seebacher F, Wilson RS. 2006. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiol Biochem Zoo* 79: 282-294. <https://doi.org/10.1086/499990>.
- Angilletta MJ. 2009. Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Editorial Oxford University Press. Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>.

- Araújo MB, Guisan A. 2006. Five (or so) challenges for species' distribution modelling. *J Biogeogr* 33: 1677-1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>.
- Austin MP, Smith TM, Van Niel KP, Wellington AB. 2009. Physiological responses and statistical models of the environmental niche: a comparative study of two co-occurring *Eucalyptus* species. *J Ecol* 97: 496-507. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01494.x>.
- Ayala-Echávarri R 2006. San Juan del Río, Geografía e Historia. Editorial Difusión y Promoción de la Dirección de cultura. San Juan del Río, Querétaro.
- Bachelet D, Lenihan J, Daly C, Neilson R. 2000. Interactions between fire, grazing, and climate change at Wind Cave National Park, SD. *Ecol Model* 134: 299-244. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00343-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00343-4).
- Bakkenes M, Alkemade JRM, Ihle F, Leemans R, Latour JB. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of european higher plants for 2050. *Global Change Biol* 8: 390-407. <https://doi:10.1046/j.1354-1013.2001.00467.x>.
- Bakken GS, Gates DM. 1975. Heat-transfer analysis of animals: some implications for field ecology, physiology and evolution. En *Perspectives of biophysical ecology*. Gates DM, Schmerl RB, (eds). Springer-Verlag, New York. pp 255.
- Bakken GS, Santee WR, Erskine DJ. 1985. Operative and standard operative temperatures: tools for thermal energetics studies. *Am Zool* 25:933-943. <https://doi.org/10.1093/icb/25.4.933>.
- Ballesteros-Barrera C, Martínez-Meyer E, Gadsden H. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *J Herpetol* 41: 733-740. <https://doi.org/10.1670/06-276.1>.
- Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods Ecol Evol* 3: 327-338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2011.00172.x>.
- Barnett TP, Pierce DW, Reiner S. 2001. Detection of anthropogenic climate change in the world's oceans. *Science* 292: 270-274. <https://doi.org/10.1126/science.1058304>.

- Barrows CW. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran desert interface. *J Arid Environ* 75: 629-635. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.018>.
- Bartholomew GA. 2005. Integrative biology, an organismic biologist's point of view. *Integr Comp Biol* 45: 330-332. <https://doi.org/10.1093/icb/45.2.330>.
- Beal SM, Lattanzio MS, Miles BD. 2014. Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation of sex and body size. *Ecol Evol* 4: 4220-4229. <https://doi.org/10.1002/ece3.1297>.
- Bennett AF, John-Alder H. 1986. Thermal relations of some australian skinks (Sauria: Scincidae). *Copeia*. 57-64. <https://doi.org/doi:10.2307/1444888>.
- Beuchat RM. 1986. Reproductive influences on thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia*. 971-979. <https://doi.org/10.2307/1445294>.
- Beuchat CA, Ellner S. 1987. A quantitative test of life history theory: Thermoregulation during gestation in a viviparous lizard. *Ecol Monogr* 57: 45-60. <https://doi.org/10.2307/1942638>.
- Blackburn, DG. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia* 3: 185-205. <https://doi.org/10.1163/156853882X00419>.
- Blouin-Demers G, Weatherhead PJ, McCracken HA. 2003. A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *J Therm Biol* 28: 331-340. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(03\)00009-3](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(03)00009-3).
- Botkin DB, Saxe H, Araújo MB, Betts R, Bradshaw R, Cedhagen T y cols. 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience* 57: 227-236. <https://doi.org/10.1641/B570306>.
- Bowler K, Terblanche JS. 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence?. *Biol Rev* 83: 339-55. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00046.x> <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00046.x>.
- Brusch GA, Taylor EN, Whitfield SM. 2015. Turn up the heat: thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia* 180: 325-334. <http://doi.org/10.1007/s00442-015-3467-3>.

- Buckley LB. 2008. Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *Am Nat* 171: E1–E19. <https://doi.org/10.1086/523949>.
- Buckley LB, Urban MC, Angilletta MJ, Crozier LG, Rissler LJ, Sears MW. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecol Lett* 13: 1041-1054. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x>.
- Caetano G, Santos JC, Sinervo B. (2017). Mapinguari. Recuperado el 1 de septiembre, 2018 de: <http://github.com/gabrielhoc/Mapinguari>.
- Canadell JG, Le Quere C, Raupach MR, Field CB, Buitenhuis ET, Ciais P, Marland G. 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *PNAS* 104: 18866-18870. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0702737104>.
- Carrascal LM, López P, Martin J, Salvador A. 1992. Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: Implications of heat-exchange rate. *Ethology* 92: 150-152. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00955.x>.
- Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne JL, Fichet T, Friedlingstein P y cols. 2013. Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility. En Contribution of working group i to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM (eds.) Editorial Cambridge University Press, NY, USA. pp. 1029.
- CONABIO. 2010. El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. Editorial Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.
- CONANP. 2018. Áreas Naturales Protegidas Federales de la República Mexicana. https://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/info_shape.
- Cramer JS. 2003. Logit models: from economics and other fields. Editorial Cambridge University Press. Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615412>.
- Crowley SR. 1987. The effect of desiccation upon the preferred body temperature and activity level of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 1987: 25-31 <https://doi.org/10.2307/1446033>.

- Crowley TJ. 2000. Causes of climate change over the past 1000 years. *Science* 289: 277-279.
<https://doi.org/10.1126/science.289.5477.270>.
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, Martin PR. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *PNAS* 105: 6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>.
- Díaz JA. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Funct Ecol* 11: 79-89.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00058.x>.
- Díaz de la Vega-Pérez AH, Lara-Reséndiz R, Méndez-de la Cruz F. 2014. Comportamiento de lagartijas: Termorregulación y antidepredación. En: *Biología del comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*. Martínez-Gómez M, Lucio RA, Rodríguez-Antolín J (eds.) Universidad Autónoma de Tlaxcala. pp. 239.
- Díaz de la Vega-Pérez AH, Jiménez-Arcos VH, Centenero-Alcalá E, Méndez-de la Cruz FR, Ngo A. 2019. Diversity and conservation of amphibians and reptiles of a protected and heavily disturbed forest of central Mexico. *ZooKeys* 830: 111-125.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.830.31490>.
- Flores-Villela O, Gerez Fernández P. 1994. Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso de suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Franklin J, Serra-Díaz JM, Syphard AD, Regan HM. 2016. Global change and terrestrial plant community dynamics. *PNAS* 113: 3725-3734.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1519911113>.
- Frishkoff LO, Hadly EA, Daily GC. 2015. Thermal niche predicts tolerance to habitat conversion in tropical amphibians and reptiles. *Global Change Biol* 21: 3901-3916.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13016>.
- Ghalambor CK, Huey RB, Martin PR, Tewksbury JJ, Wang G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integr Comp Biol* 46: 5-17.
<https://doi.org/10.1093/icb/icj003>.
- Giorgetta MA, Jungclaus J, Reick CH, Legutke S, Bader J, Böttinger M y cols. 2013. Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled

- Model Intercomparison Project phase 5. *J Adv Model Earth Sy* 5: 572-597.
<https://doi.org/10.1002/jame.20038>.
- Grant BW, Porter WP. 1992 Modeling global macroclimatic constraints on ectotherm energy budgets. *Am Zool* 32: 154-178. <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.154>.
- Greenberg N. 1976 Thermoregulatory aspects of behavior in the blue spiny lizard *Sceloporus cyanogenys* (Sauria: Iguanidae). *Behaviour* 59: 1-21
<https://doi.org/10.1163/156853976x00433>.
- Grummer JA, Calderón-Espinosa ML, Nieto-Montes de Oca A, Smith EN, Méndez-de la Cruz FR, Leaché AD. 2015. Estimating the temporal and spatial extent of gene flow among sympatric lizard populations (*Sceloporus*) in the southern mexican highlands. *Mol Ecol* 24: 1523-1542. <https://doi.org/10.1111/mec.13122>.
- Gutiérrez E, Trejo I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de 5 especies arbóreas de bosque templado en México. *Rev Mex Biodivers* 85: 179-88.
<https://doi.org/10.7550/rmb.37737>.
- Hannah L. 2008. Protected areas and climate change. *Ann NY Acad Sci.* 1134(1): 201-212.
<https://doi.org/10.1196/annals.1439.009>.
- Hertz PE, Huey RB, Garland T. 1988. Time budgets, thermoregulation, and maximal locomotor performance: Are reptiles olympians or body scouts?. *Am Zool* 28: 927-938. <https://doi.org/10.1093/icb/28.3.927>.
- Hertz PE, Huey RB, Stevenson RD. 1993. Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *Am Nat* 142: 796-818.
<https://doi.org/10.1086/285573>.
- Hibbard KA, Meehl GA, Cox P, Friedlingstein P. 2007. A strategy for climate change stabilization experiments. *Eos* 88: 217-221. <https://doi.org/10.1029/2007eo200002>.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965-1978.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Houghton JT, Jenkins GJ, Ephraums JJ. 1990. *Climate Change: The IPCC scientific assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Huey RB, Stevenson RD. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *Am Zool* 19: 357-366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>.
- Huey RB, Bennett AF. 1987 Phylogenetic studies of coadaptation: Preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41: 1098-1115. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05879.x>.
- Huey RB. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am Nat* 137: S91-S115. <https://doi.org/10.1086/285141>.
- Huey RB, Hertz PE, Sinervo B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *Am Nat* 161: 357-366. <https://doi.org/10.1086/346135>.
- Huey RB, Deutsch CA, Tewksbury JJ, Vitt LJ, Hertz PE, Alvarez-Perez HJ, Garland T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc Biol Sci* 276: 1939-1948. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>.
- Huey RB, Losos JB, Moritz C. 2010. Are lizards toast?. *Science* 328: 832-833. <https://doi.org/10.2307/40655911>.
- IPCC AR5 WG1. 2013. Stocker TF y cols (eds.). Climate change: The physical science basis. Working Group 1 (WG1) contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 5th Assessment Report (AR5), Cambridge University Press.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2001 <https://www.inegi.org.mx/temas/fisiografia/>
- Jetz W, Wilcove DS, Dobson AP. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLOS Biology* 5: e157. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050157>.
- Jones PD, Osborn TJ, Briffa KR. 2001. The evolution of climate over the last millennium. *Science* 292: 662-666. <https://doi.org/10.1126/science.1059126>.
- Kearney M, Porter WP. 2004 Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology* 85: 3119–3131. <https://doi/10.1890/03-0820>.
- Kearney M, Porter W. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol Lett* 12: 334-350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>.

- Kohlsdorf T, Ribeiro JM, Navas CA. 2006. Territory quality and male dominance in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Phyllomedusa*. 5:109-118. <https://doi/10.11606/issn.2316-9079.v5i2p109-118>.
- Lara-Reséndiz RA, Jezkova T, Rosen RC, Méndez-de la Cruz FR. 2014. Thermoregulation during the summer season in the goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia* 35: 161-172. <https://doi.org/10.1163/15685381-00002938>.
- Leaché AD. 2010. Species trees for spiny lizards (Genus *Sceloporus*): Identifying points of concordance and conflict between nuclear and mitochondrial data. *Mol Phylogenet Evol* 54: 162-171. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.09.006>.
- Leggett J, Pepper WJ, Swart RJ. 1992. Emissions scenarios for IPCC: An update. En *Climate Change: Supplementary Report to the IPCC Scientific Assessment*. Houghton JT, Callander BA, Varney SK (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp 69.
- Lemieux C, Scott D. 2005. Climate change, biodiversity conservation and protected area planning in Canada. *TCG* 49: 384-397. <https://doi.org/10.1111/j.0008-3658.2005.00103.x>.
- Lemos-Espinal JA, Ballinger RE, Javelly-Gurria JM. 1993. Observations on the sensitivity to high temperatures in two lizard species (*Ameiva undulata* and *Sceloporus horridus*) from Zacatepec, Morelos, México. *Bull Md Herpetol Soc* 29: 24-29.
- Lemos-Espinal JA, Smith GR, Ballinger RE. 1997. Observations on the body temperatures and natural history of some mexican reptiles. *Bull Md Herpetol Soc* 33: 159-164.
- Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>.
- Liu Y, Stanturf JA, Goodrick SL. 2010. Trends in global wildfire potential in a changing climate. *Forest Ecol Manag* 259(4): 685-697. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.002>.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecol Biogeogr* 17: 145-151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>.

- Martínez-Méndez N, Mejía O, Méndez-de la Cruz FR. 2015. The past, present and future of a lizard: The phylogeography and extinction risk of *Sceloporus serrifer* (Squamata: Phrynosomatidae) under a global warming scenario. *Zool Anz - J Comp Zool* 254: 86-98. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.12.004>.
- Massot M, Clobert J, Ferrière R. 2008. Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biol* 14: 461-469. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01514.x>
- Mathies T, Andrews RM. 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Funct Ecol* 11(4): 498–507. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00119.x>.
- McGinnis SM. 1966 *Sceloporus occidentalis*: preferred body temperature of the western fence lizard. *Science* 152: 1090-1091 <https://10.1126/science.152.3725.1090>.
- McKenzie D, Gedalof Z, Peterson DL, Mote PW. 2004. Climatic change, wildfire, and conservation. *Conserv Biol* 18(4): 890-902. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00492.x>.
- Méndez-de la Cruz FR, Villagrán-Santa Cruz M, López-Ortíz ML, Hernández-Gallegos O. 2013. Reproductive cycle of a high-elevation, oviparous lizard (*Sceloporus spinosus*: Reptilia: Phrynosomatidae). *Southwest Nat* 58: 54-63. <https://doi.org/10.2307/23362672>.
- Méndez-de la Cruz FR, Díaz de la Vega-Pérez A, Centenero-Alcalá E, Jiménez-Arcos V. 2018. *Anfibios y Reptiles del Parque Nacional la Malinche*, Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Miles DB. 1994. Population differentiation in locomotor performance and the potential response of a terrestrial organism to global environmental change. *Am Zool* 34:422–436.
- Moss RH, Edmonds JA, Hibbard KA, Manning MR, Rose SK, Van Vuuren DP y cols. 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463: 747-756. <https://doi.org/1038/nature08823>.
- Nakicenovic N, Alcamo J, Davis G, de Vries B, Fenhann J, Gaffin S y cols. 2000. *IPCC Special Report on Emissions Scenarios*, Cambridge University Press.

- Noss R. 2001. Beyond Kyoto: Forest management in a time of rapid climate change. *Conserv Biol* 15(3): 578-590. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003578.x>.
- Pepper WJ, Leggett J, Swart R, Wasson J, Edmonds J, Mintzer I. 1992. Emissions scenarios for the IPCC. An update; Assumptions, methodology and results. En: *Climate change: Supplementary report to the IPCC scientific assessment*. Houghton JT, Callandar B A, Varney SK (eds.) Editorial Cambridge University Press, Cambridge. pp. 73.
- Peterson AT, Papes M, Soberón J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model* 213: 63-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>.
- Peterson AT, Soberón J. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Natureza y Conservação* 10:102-107. <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2012.019>.
- Pineda E, Moreno C, Escobar F, Halffter G. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conserv Biol* 19: 400–410. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00531.x>.
- Pontes-da-Silva E, Magnusson W. E., Sinervo B, Caetano GH, Donald BM y cols. 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *J Therm Biol* 73: 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.01.013>.
- QGIS Development Team. 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>.
- R Development Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Ramírez-Bautista A, Geoffrey S, Leyte A, Hernández-Salinas U. 2014. No sexual size-dimorphism in the eastern spiny lizard, *Sceloporus spinosus*, from Guadalcázar, San Luis Potosi, México. *Southwest Nat* 58: 508-512. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-58.4.505>.
- Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecol Manag* 154: 311–326. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00639-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00639-3).

- Rehm EM, Feeley KJ. 2015. The inability of tropical cloud forest species to invade grasslands above treeline during climate change: potential explanations and consequences. *Ecography* 38: 1167–1175. <https://doi.org/10.1111/ecog.01050>.
- Rojas-Soto OR, Sosa V, Ornelas JF. 2012. Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodivers Conserv* 21: 2671–2690. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0327-x>.
- Rose-Burney J. 2012. Las Aves de Valsequillo y su zona de influencia: Resultados finales (junio 2011-mayo 2012). SEMARNAT, USAID. Puebla, Pue.
- Roughgarden J, Porter W, Heckel D. 1981. Resource partitioning of space and its relationship to body temperatures in *Anolis* lizard populations. *Oecologia* 50:256-264. <https://doi.org/10.1007/BF00348048>.
- Ruby DE. 1986. Selection of home range site by females of the lizard, *Sceloporus jarrovi*. *J Herpetol* 20: 466. <https://doi.org/doi:10.2307/1564519>.
- Sánchez-de Tagle. 1978. Contribución al conocimiento de la fauna herpetológica del Parque Nacional La Malinche. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez-Aguilar C. 2005. Anfibios y reptiles. En: Biodiversidad del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala México. Fernández-Fernández J, López-Domínguez J (eds.) Coordinación General de Ecología Estado de Tlaxcala, México, 101–113.
- Gómez-Álvarez G, Reyes-Gómez S. 2006. Anfibios y reptiles del Parque Nacional “Malinche”, Estado de Tlaxcala. En: Inventarios herpetofaunísticos de México: Avances en el conocimiento de su biodiversidad. Ramírez-Bautista A, Canseco-Márquez L, Mendoza-Quijano F (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana, 241–250.
- Schuler MS, Sears MW, Anguilleta MJ. 2011. Food consumption does not affect the preferred body temperature of Yarrow’s spiny lizard (*Sceloporus jarrovi*). *J Therm Biol* 36: 112-115. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2010.12.002>.
- Schulte PM, Healy TM, Fangué NA. 2011. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integr Comp Biol* 51: 691-702. <https://doi.org/10.1093/icb/ucr097>.

- Scott D, Lemieux C. 2005. Climate change and protected area policy and planning in Canada. *Forest Chron* 81(5): 696-703. <https://10.5558/tfc81696-5>.
- Shine KP, Cook J, Highwood E, Joshi M. 2003. An alternative to radiative forcing for estimating the relative importance of climate change mechanisms. *Geophys Res Lett* 30: 2047. <https://doi.org/10.1029/2003gl018141>.
- Shine R, Bull JJ. 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *Am. Nat.* 113: 905–923. <https://doi.org/doi:10.1086/283444>.
- Shine R, Harlow PS. 1996. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology* 77: 1808-1817. <https://doi.org/doi:10.2307/2265785>.
- Shine R. 1999. Egg-laying reptiles in cold climates: Determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. *J Evol Biol* 12: 918-925. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00093.x>.
- Simon CA. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology* 56: 993-998. <https://doi.org/10.2307/1936311>.
- Sinervo B, Adolph, SC. 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology*. 75: 776-790. <https://doi.org/10.2307/1941734>.
- Sinervo B, Méndez-de la Cruz FR, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M y cols. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899. <http://doi.org/10.1126/science.1184695>.
- Sinervo B, Miles DB, Martínez-Méndez N, Lara-Reséndiz R, Méndez-de la Cruz FR. 2011. Response to comment on “Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches”. *Science* 332: 537. <https://doi.org/10.1126/science.1195348>.
- Sinervo B, Lara-Reséndiz RA, Miles DB, Lovich JE, Ennen JR, Müller J y cols. 2017. Climate change and collapsing thermal niches of mexican endemic reptiles. White paper for the environmental working group of the UC-Mexico initiative, University of California. <http://escholarship.org/uc/item/4xk077hp>.
- Sinervo B, Miles DB, Wu Y, Méndez-de la Cruz FR, Kirchoff S, Qi Y. 2018. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Tibetan Plateau. *Integr Zool* 13: 450–470. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12315>.

- Systat Software, San Jose, CA 2017. SigmaPlot version 14.
- Soberón J, Peterson AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Spooner EB, Pearson RG, Freeman R. 2018. Rapid warming is associated with population decline among terrestrial birds and mammals globally. *Global Change Biol* 24: 4521-4531 <https://doi.org/10.1111/gcb.14361>.
- Stevenson RD. 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *Am Nat* 126: 362-386. <https://doi.org/10.1086/284423>.
- Still CJ, Foster PN, Schneider SH. 1999. Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398: 608. <https://doi.org/10.1038/19293>.
- Suttle KB, Thomsen MA, Power ME. 2007. Species interactions reverse grassland responses to climate change. *Science* 315: 640-642. <https://doi.org/10.1126/science.1136401>.
- Toledo-Aceves, T. (2010). El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC y cols. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>.
- Thuiller W, Albert C, Araujo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A y cols. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspect Plant Ecol* 9: 137-52. <http://10.1016/j.ppees.2007.09.004>.
- Thuiller W, Georges D, Engler R, Breiner F. 2016. Biomod2: Ensemble platform for species distribution modeling. Rpackage version 3.1-7. <http://CRAN.R-project.org/package=biomod2>.
- Van Berkum FH. 1988. Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in Lizards. *Am Nat* 132: 327-343.
- Van Damme R, Bauwens D, Verheyen RF. 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: The case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57: 61-67. <https://doi.org/10.2307/3565737>.

- Van Damme R, Bauwens D, Braña F, Verheyen RF. 1992. Incubation temperature differentially affects hatchling time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* 48: 220-228.
- Vargas-Márquez F. 1997. Parques Nacionales de México. Aspectos físicos, sociales, legales, administrativos, recreativos, biológicos, culturales, situación actual y propuestas en torno a los parques nacionales de México. SEMARNAP, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Vargas-Piedra G, Valdez-Cepeda RD, López-Santos A, Flores-Hernández A, Hernández-Quiroz NS, Martínez-Salvador M. 2020. Current and future potential distribution of the xerophytic shrub Candelilla (*Euphorbia Antisyphilitica*) under two climate change scenarios. *Forests* 11(5): 530. <https://doi.org/10.3390/f11050530>.
- Villers-Ruiz L, Rojas-García F, Tenorio-Lezama P. 2006. Guía botánica del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala-Puebla. Centro de Ciencias de la Atmósfera, Instituto de Biología, UNAM.
- Wang Z, Ma L, Shao M, Ji X. 2017. Are viviparous lizards more vulnerable to climate warming because they have evolved reduced body temperature and heat tolerance? *Oecologia* 185: 573-582. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3979-0>.
- Williams-Linera G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodivers Conserv* 11: 1825–1843.
- Winne CT, Keck MB. 2004. Daily activity patterns of whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Aspidoscelis*): A proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Funct Ecol* 18: 314-321. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00819.x>.
- Winter M, Fiedler W, Hochachka WM, Koehncke A, Meiri S, De la Riva I. 2016. Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. *R Soc Open Sci* 3: 160158. <http://doi.org/10.1098/rsos.160158>.
- Wright RK, Cooper EL. 1981. Temperature effects on ectotherm immune responses. *Dev Comp Immunol* 5: 117-122. [https://doi.org/10.1016/0145-305X\(81\)90016-1](https://doi.org/10.1016/0145-305X(81)90016-1).
- Wood SN. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Editorial CRC Press, Boca Raton, FL. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>.

- Yuan FL, Freedman AH, Chirio L, LeBreton M, Bonebrake TC. 2018. Ecophysiological variation across a forest-ecotone gradient produces divergent climate change vulnerability within species. *Ecography* 41: 1627-1637. <https://doi.org/10.1111/ecog.03427>.
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E, Billups K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 27: 686-693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>.
- Zajitschek RK, Zajitschek F, Miles DB, Clobert J. 2012. The effect of coloration and temperature on sprint performance in male and female wall lizards. *Biol J Linn Soc Lond* 107: 573-582. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01963.x>.

12. Glosario

T_c: Temperatura corporal en campo medida por cloaca.

T_a: Temperatura del aire medida a 5 cm por encima del sitio de la percha.

T_{ambiental}: Temperatura ambiental monitoreada directamente en el área de estudio por medio de un datalogger de temperatura y humedad.

T_s: Temperatura del sustrato del sitio de la percha.

T_{sel}: Temperatura seleccionada, también conocida como temperatura preferida es el promedio de la temperatura corporal seleccionada, la cual se obtiene generalmente a partir de experimentos en laboratorio con gradientes térmicos.

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 las lagartijas experimentarían en ausencia de un comportamiento termorregulador, comúnmente medido por la temperatura de un modelo biofísico calibrado previamente y colocado en el microhábitat del organismo.

T_{cmin}: Temperatura crítica mínima de tolerancia de la lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción.

T_{cmax}: Temperatura crítica máxima de tolerancia de la lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción.

Tigmotermia: Obtención de calor por contacto físico con el sustrato en el que se encuentra el organismo.

Heliotermia: Absorción de calor por medio del aire.

Euritermo: Organismo con mayor tolerancia a la variabilidad térmica en una escala espacio-temporal.

13. Anexos

Anexo 1. Parámetros de termorregulación y morfometría de *Sceloporus spinosus* en el Parque Nacional La Malinche (PNLM) y del Parque Bicentenario (PB). Media \pm desviación estándar, el tamaño de muestra se encuentra entre paréntesis (n).

Variab les	<i>Sceloporus spinosus</i>
<i>T_c</i> (°C)	
General	31.4 \pm 3.5 (123)
PNLM	31.3 \pm 3.3 (72)
PB	31.5 \pm 3.7 (51)
<i>T_{sel}</i> (°C)	
General	32.4 \pm 5.3 (174)
PNLM	31.4 \pm 5.7 (122)
PB	34.6 \pm 3.8 (52)
<i>Tset</i> (<i>Tset</i> 25-<i>Tset</i> 75; °C)	
General	30.1 - 36.2 (174)
PNLM	28.5 - 35.7 (122)
PB	33.1 - 37.2 (52)
<i>T_a</i> (°C)	
General	24.05 \pm 3.9 (190)
PNLM	24.04 \pm 4.1 (138)
PB	24.07 \pm 3.1 (52)
<i>T_s</i> (°C)	
General	27.4 \pm 4.8 (190)
PNLM	27.8 \pm 5.0 (138)
PB	26.4 \pm 3.9 (52)
Longitud hocico cloaca (mm)	
General	84.2 \pm 17.0 (183)
PNLM	78.3 \pm 15.4 (131)
PB	99.0 \pm 10.3 (52)
Masa corporal (g)	
General	29.7 \pm 13.4 (154)
PNLM	24.8 \pm 13.9 (102)
PB	39.2 \pm 10.2 (52)

Anexo 2. Prueba de ANOVA con post hoc (Prueba de Tukey).

	<i>Df</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>Mean Sq</i>	<i>F value</i>	<i>Pr(>F)</i>
Temp	4	277070	69268	65.21	<2e-16***
Residuals	310	329292	1062		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

<i>Temp</i>	<i>diff</i>	<i>lwr</i>	<i>upr</i>	<i>p adj</i>
20 vs 15	33.09407	17.160148	49.02799	<0.001
25 vs 15	48.20754	32.273621	64.14147	<0.001
30 vs 15	69.37567	53.441744	85.30959	<0.001
35 vs 15	85.64961	69.715692	101.58354	<0.001
25 vs 20	15.11347	-0.820451	31.04739	0.072
30 vs 20	36.2816	20.347673	52.21552	<0.001
35 vs 20	52.55554	36.621621	68.48947	<0.001
30 vs 25	21.16812	5.2342009	37.10205	0.003
35 vs 25	37.44207	21.508149	53.37599	<0.001
35 vs 30	16.27395	0.3400252	32.20787	0.043

Anexo 3. Construcción de la curva de desempeño locomotor por medio de un Modelo Mixto Aditivo Generalizado (GAMM).

Familia: Gaussian

Función Link: Identity

Formula: Desempeño ~ s(Temp, k = 7) + LHC

Coefficientes paramétricos:

	<i>Estim.</i>	<i>Error Est.</i>	<i>Valor - t</i>	<i>Pr(> t)</i>
(Intercept)	49.8342	12.5572	3.969	8.53e-05***
LHC	0.3981	0.131	3.039	0.00252**

Codigos signif : 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Significado aproximado de los términos de suavizado:

	<i>fde</i>	<i>Ref.gl</i>	<i>F</i>	<i>Valor - p</i>
s(Temp)	5.894	5.995	339.4	<2e-16***

Codigos signif.: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

R^2 (ajustada) = 0.83. Devianza explicada = 83.3%.

-REML = 1999.8 Scale est. = 765.08. n = 420

Método: Optimizador REML: Convergencia total del newton exterior después de 8 iteraciones.

Intervalo de gradiente [-7,739593e-05,7,393483e-05] (puntuación 1999,76 y escala 765,0831).

Intervalo de valor propio definido positivo de hessian [2,38897,208,5291]

Model rank = 8 / 8.

Dimensión básica (k) resultados de verificación. Un valor p bajo (índice $k < 1$) puede indicar que k es demasiado bajo, especialmente si edf está cerca de k .

	k'	edf	$k-index$	Valor - p
s(Temp)	6.00	5.89	0.89	0.025 *
Codigos signif.: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1				

Amplitud del rendimiento térmico:
 B80
 (27.62626- 36.21212).