



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la alteración del hábitat en la ecología
térmica de *Anolis nebulosus* en una selva baja
caducifolia

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Rosalía de la Ascención Pérez y Soto

Director

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Efecto de la alteración del hábitat en la ecología
térmica de *Anolis nebulosus* en una selva baja
caducifolia

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Rosalía de la Ascención Pérez y Soto

Comité Tutorial

Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez

Dr. Sergio Iván Ancona Martínez

M. en C. Carlos Alberto Hernández Jiménez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2021

Esta tesis se realizó bajo la dirección de Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y la asesoría del Dr. Sergio Iván Ancona Martínez y el M. en C. Carlos A. Hernández Jiménez.

La fase de campo se realizó en la zona de “Pago por Servicios Ambientales” pertenecientes al Consorcio Minero Peña Colorada y los potreros pertenecientes a la comunidad El Arrayanal en Minatitlán, Colima.

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: 721190).
- Proyecto “Monitoreo anual de fauna silvestre 2018-2019” para el Consorcio Minero Benito Juárez, Peña Colorada en Minatitlán, Colima.
- Proyecto de cátedras CONACYT: Aproximación ecofisiológica para la conservación del Parque Nacional La Malinche (Número: 883).



Universidad
Autónoma de
Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado

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 **Rosalía de la Ascensión Pérez y Soto** realiza para la obtención del grado de Maestra 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: “Efecto de la alteración del hábitat en la ecología térmica de *Anolis nebulosus* en una selva baja caducifolia”.

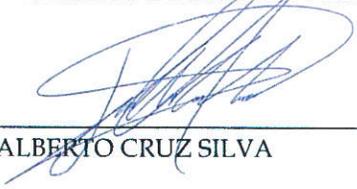
Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

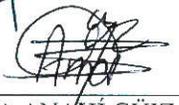
ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., ENERO 25 DE 2021


M. EN C. CARLOS ALBERTO HERNÁNDEZ JIMÉNEZ


DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


DR. JOSÉ ALBERTO CRUZ SILVA


DRA. MARTHA ANAHÍ GÜIZADO RODRÍGUEZ



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



27 de enero del 2021

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

Por medio de la presente hago constar que la tesis de la alumna Rosalía de la Ascención Pérez y Soto con nombre: “Efecto de la alteración del hábitat en la ecología térmica de *Anolis nebulosus* en una selva baja caducifolia” fue revisada con el programa Turnitin para detectar similitud con textos previamente publicados. Después del análisis de similitud se detectó 1% de coincidencias.

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

Atentamente



Dr. Anibal H. Díaz de la Vega Pérez

Cátedras CONACyT–Universidad Autónoma de Tlaxcala

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 (721190).

A los miembros del comité tutorial: Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez, Dr. Sergio Iván Ancona Martínez y M. en C. Carlos A. Hernández Jiménez por su apoyo para que este proyecto fuera posible.

Al M. en C. Carlos A. Hernández Jiménez por su apoyo para el financiamiento de este proyecto.

A la Dra. Leticia M. Ochoa Ochoa y al Dr. Oscar A. Flores Villela por el apoyo y autorización para la consulta de los registros históricos de la especie de estudio.

A los miembros del jurado de examen de tesis: Dr. José Alberto Cruz Silva, Dra. Martha Anahí Güizado Rodríguez, Dr. Amando Bautista Ortega, Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez y M. en C. Carlos A. Hernández Jiménez.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a mi padre Rosendo[†] y a mi madre Rosalía, por su apoyo incondicional, por darme todo lo necesario a lo largo de mi vida y por las enseñanzas enriquecedoras que me han ayudado a llegar hasta aquí.

A mis hermosas hijas (Aline y Julieta), por su paciencia, su amor y por llenar mis días de luz y alegría.

A Carlos, por el amor, el apoyo incondicional, y por siempre alentarme a seguir adelante.

A mi comité tutorial, (Dr. Aníbal, Dr. Sergio y M. en C. Carlos) por su paciencia, apoyo y enseñanzas para que este proyecto saliera adelante.

A mis compañeros de trabajo en campo:

- A Max por ayudarme con los muestreos, gracias por esas largas caminatas a sol y sombra para coleccionar lagartijas, fuiste una parte fundamental de mi proyecto.
- A Laurita por apoyarme con los muestreos y con el trabajo de laboratorio, también fuiste una pieza importante en éste proyecto.
- A Pablito por siempre apoyarme y por la buena amistad que tenemos, por los buenos y divertidos momentos que pasamos siempre.

A Rosita por siempre recibirnos con una gran sonrisa.

A Alex y a su familia (Fam. Enciso-Ruíz), de la comunidad “El Arrayanal” por abrir las puertas de su hogar para nosotros, y por su apoyo en parte de la logística del proyecto.

Al Ing. Edgar Gómez por el apoyo para llevar a cabo éste proyecto.

Dedicatoria

A mis padres Rosendo[†] y Blanca por darme lo necesario en la vida para salir adelante y haber sembrado en mi la semilla del amor por la naturaleza.

A mis pequeñas guerreras (Aline, Julieta y Sofi[†]), por ser mi inspiración y mi motivación día a día.

Resumen

Los reptiles dependen de fuentes de temperatura ambiental disponibles para poder llevar a cabo de manera óptima sus funciones cotidianas. Cuando su hábitat natural se ve alterado, los reptiles pueden presentar respuestas conductuales y/o fisiológicas que les permiten contrarrestar los efectos de las nuevas condiciones térmicas del hábitat. Algunas especies de reptiles generalistas se pueden beneficiar de las alteraciones que ocurren en la selva, ya sea naturales o antropogénicas. Hasta hoy, los estudios que han investigado la alteración del hábitat y sus efectos en la termorregulación de las lagartijas han documentado la existencia de costos y beneficios para los individuos al habitar en sitios con condiciones de alteración. Dentro del género de lagartijas *Anolis* se han llevado a cabo algunos estudios que documentan el efecto de la perturbación en la termorregulación en bosques húmedos y en matorrales rosetófilos; además, se ha determinado que la temperatura ambiental puede promover cambios en la altura de la percha que seleccionan las lagartijas para termorregular. Por otro lado, se ha observado que durante la gestación las hembras son más precisas y eficientes para termorregular en comparación con las hembras que no se encuentran bajo esta condición reproductiva. Sin embargo, es importante resaltar que no se sabe qué efecto podría tener la alteración del hábitat en la termorregulación de las lagartijas que habitan la selva baja caducifolia. Es conocido que las lagartijas del género *Anolis* pueden responder térmicamente a la alteración de su hábitat relacionada con la pérdida de la cobertura vegetal por actividades humanas en la selva húmeda, pero ningún estudio ha evaluado si la misma capacidad de respuesta térmica de estas lagartijas puede ocurrir en la selva baja caducifolia la cual está marcadamente dividida por época de secas y de lluvias. Las características térmicas propias de la selva baja caducifolia aunadas a la modificación ambiental y la temporada de secas, podrían promover ambientes térmicamente restrictivos para las lagartijas del género *Anolis*. Por lo tanto, los resultados de este estudio aportaron información fundamental para conocer el efecto de este tipo de perturbación sobre la ecología térmica de las lagartijas que habitan estos ecosistemas.

En este estudio se evaluó el efecto de la alteración del hábitat sobre la ecología térmica de *Anolis nebulosus* mediante la caracterización térmica ambiental y microambiental de dos tipos de hábitat contrastantes en una selva baja caducifolia durante dos temporadas del año: hábitat conservado y perturbado durante la temporada de lluvias y de secas (i.e., un diseño observacional de 2 x 2). Además, se determinaron los requerimientos térmicos de la especie y se evaluaron los índices de eficiencia térmica en función del sexo y la condición reproductora de las hembras (factor con dos niveles: grávida y no grávida).

Como en algunas otras especies del mismo género, *A. nebulosus* presentó requerimientos térmicos similares (*T_{sel}*) en ambos hábitats a pesar de que éstos presentaron condiciones térmicas contrastantes. Sin embargo, se encontró un efecto de la temporada en los requerimientos térmicos, en donde las lagartijas seleccionaron temperaturas más elevadas durante la temporada de secas en ambos tipos de hábitat. El hábitat conservado presentó un

menor índice de calidad térmica, independientemente de la temporada, debido a que presentó menores temperaturas ambientales, más alejadas de las preferencias térmicas de las lagartijas.

En ambos tipos de hábitat, las lagartijas presentaron una menor precisión termorreguladora (i.e., valores altos del índice de precisión de la termorregulación que denotan una alta desviación de las temperaturas seleccionadas). Sin embargo, encontramos un efecto de la condición reproductiva en el mismo índice, ya que independientemente del hábitat o temporada, las hembras grávidas siempre fueron menos precisas para termorregular, lo que es contrario a lo esperado.

Anolis nebulosus resultó ser un termorregulador eficiente en ambos hábitats, aunque en el hábitat perturbado y durante la temporada de lluvias las hembras grávidas y los machos resultaron ser los menos eficientes ya que presentaron valores negativos, lo cual indica una evasión de sitios térmicamente favorables. Por otra parte, se obtuvieron valores negativos en el índice *B-D* lo que nos indica que, si bien las temperaturas presentes son adecuadas, los organismos están evadiéndolas o podrían tener acceso limitado a este recurso.

Las poblaciones de *A. nebulosus* que viven en los hábitats tanto perturbados como conservados de nuestro sitio de estudio, experimentan temperaturas más elevadas de las seleccionadas y cercanas a sus límites térmicos máximos principalmente durante la temporada de secas, sin embargo, parece que termorregulan de mejor manera en el hábitat perturbado.

GLOSARIO DE TÉRMINOS

T_c: temperatura corporal vía cloacal tomada en campo (Hertz *et al.*, 1993).

T_a: temperatura del aire medida a 2 cm por encima del sitio en donde se encontró perchando al organismo (Hertz *et al.*, 1993).

T_s: temperatura del sustrato del sitio de la percha (Hertz *et al.*, 1993).

Requerimientos térmicos: temperaturas corporales obtenidas en un gradiente térmico en condiciones controladas, expresadas como *T_{sel}* y *T_{set}* (Hertz *et al.*, 1993).

T_{sel}: temperatura seleccionada, también llamada temperatura preferida (*T_p*) es el promedio de la temperatura corporal seleccionada obtenida en el gradiente (Hertz *et al.*, 1993).

T_{set}: intervalos de temperatura seleccionada, 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}*) (Hertz *et al.*, 1993).

T_o: temperaturas operativas. Es el equilibrio de las temperaturas corporales que los animales experimentarían en ausencia de un comportamiento termorregulador, comúnmente medido por la temperatura de un modelo biofísico calibrado previamente y colocado en el hábitat del organismo (Hertz *et al.*, 1993).

db: precisión de temperatura corporal. Media de valores absolutos de las desviaciones de las temperaturas corporales de campo del intervalo de temperatura corporal preferido (Hertz *et al.*, 1993).

de: calidad térmica del hábitat. Media de valores absolutos de las desviaciones de las temperaturas ambientales operativas del intervalo de temperatura corporal preferido (Hertz *et al.*, 1993).

E: índice de eficiencia de la termorregulación de Hertz *et al.* (1993).

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

TC_{mín}: temperatura crítica mínima tolerada por una lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción (Bennett & John-Alder, 1986).

TC_{máx}: temperatura crítica máxima tolerada por una lagartija, donde se pierde una respuesta de locomoción (Bennett & John-Alder, 1986).

HR: Relación entre la cantidad de vapor de agua que contiene el aire y el máximo que puede contener a una cierta temperatura; se expresa en porcentaje de saturación. Es la relación entre la tensión de vapor que de hecho existe, expresada en % y la máxima que puede existir a una temperatura dada (Servicio Meteorológico Nacional, s. f.).

Tamb: Es la temperatura registrada en un termómetro expuesto al aire o al abrigo meteorológico para no exponerlo a la radiación solar directa (Servicio Meteorológico Nacional, s. f.).

ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	1
2. JUSTIFICACIÓN	6
3. HIPÓTESIS	7
4. OBJETIVOS	9
4.1 Objetivo general	9
4.2. Objetivos particulares	9
5. METODOLOGÍA.....	10
5.1 Especie	10
5.2 Área de estudio	13
5.2.1 Hábitat conservado.....	14
5.2.2 Hábitat perturbado.....	16
5.3 Condiciones ambientales.....	18
5.4 Temperaturas corporales.....	19
5.5 Temperaturas operativas.....	20
5.6 Temperatura seleccionada e intervalos térmicos.....	21
5.7 Precisión de temperatura y calidad térmica del hábitat.....	22
5.8 Temperaturas críticas.....	22
6. ANALISIS ESTADISTICO	23
7. RESULTADOS	24
7.1 Condiciones ambientales.....	27
7.2 Requerimientos térmicos.....	30
7.3 Índices de termorregulación.....	35
8. DISCUSIÓN	44
9. CONCLUSIONES	49
10. REFERENCIAS	51
ANEXOS.....	64

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

La perturbación de tipo antrópico de la selva baja caducifolia

El cambio de uso de suelo es uno de los principales factores que modifican la diversidad biológica, así como el cambio climático (Duraiappah *et al.*, 2005; Fischlin *et al.*, 2007; Hansen *et al.*, 2001; Martínez-Meyer *et al.*, 2014; Sala *et al.*, 2000). El cambio de uso de suelo se define como la modificación o remoción de la cobertura vegetal original para convertir los sitios naturales a otros usos (e.g. sitios de uso ganadero, agrícola o urbano), o la degradación de la vegetación modificando su densidad y la composición de las especies que habitan el ecosistema; a esto último se le conoce como coberturas antrópicas (Subsecretaría Recursos Naturales del Estado de Coahuila, 2017). Estas alteraciones en el uso de suelo modifican los patrones meteorológicos, de mismo modo, lo hacen con las variables climatológicas (temperatura, humedad del aire, vientos y precipitación) (Jauregi, 2004; Kalnay & Cai, 2003; Lowry, 1998; Mahfouf *et al.*, 1987; Pielke *et al.*, 1998; Segal *et al.*, 1988). La transformación del hábitat a coberturas antrópicas es actualmente uno de los factores antropogénicos que más afectan los ecosistemas a una velocidad muy alta y que resulta en cambios en su estructura, la composición biótica y la disponibilidad de recursos (Cuarón, 2000; Hobbs *et al.*, 2009).

Se calcula que la transformación de las coberturas vegetales tropicales a coberturas antrópicas a nivel mundial alcanzó un promedio aproximado de 15.5 millones de ha. al año durante el periodo de 1981-1990 (Velázquez *et al.*, 2002). Entre 1999 y 2001 en Latinoamérica el porcentaje del área deforestada fue del 12% (López-Feldman, 2012), asimismo, la pérdida al año de la cubierta forestal en México durante los años 1990-2000 fue de aproximadamente 0.5% y bajó aproximadamente a 0.4% durante los años 2000-2005. A finales del siglo XX en México se registró una reducción del 36% de la cobertura vegetal, siendo la selva baja caducifolia el tipo de vegetación más afectado con un 10.9% (Ricker, 2000). De acuerdo con Challenger & Soberón (2008), alrededor del 50% del territorio de México ya ha perdido su cobertura vegetal original; de estas zonas perturbadas, el 22% presenta cobertura de vegetación secundaria, lo que significa que aproximadamente el 27% del territorio mexicano ha sido extremadamente transformado en campos para la agricultura, potreros para forrajeo de ganado o áreas urbanas (Martínez-Meyer *et al.*, 2014).

Un ejemplo de la alteración es la transformación y deterioro de la selva baja caducifolia, lo que genera una disminución en la diversidad biológica y una alteración en los patrones de interacción entre especies (Ceballos *et al.*, 2010). Estos ecosistemas albergan una diversidad excepcionalmente alta de plantas, insectos y vertebrados (Durán *et al.*, 2002), así como un alto grado de endemismos (Ceballos *et al.*, 2010), sin embargo, la pérdida y la alteración de estos representan una grave amenaza para la biodiversidad mundial (Vitousek *et al.*, 1997). La biodiversidad de estos ecosistemas es mayor que en otros ecosistemas terrestres (Álvarez-Berrios *et al.*, 2016; Gonthier *et al.*, 2014) tales como los bosques de coníferas y los bosques mesófilos de montaña (Challenger & Soberón, 2008). Las SBC se caracterizan por presentar

siempre una larga temporada de secas que generalmente está asociada a una disminución de recursos y alimentos para los animales (Ceballos *et al.*, 2010). Estas selvas se definen como aquellas que pierden entre el 50 y el 100% del follaje en la temporada de secas. Aunque estos ecosistemas presentan menos diversidad a comparación de las selvas húmedas, en ellos existe una gran diversidad de especies de flora y fauna, de las cuales, muchas presentan ciertas adaptaciones que les permiten sobrevivir durante la temporada de estiaje en estos ecosistemas (Olson *et al.*, 2000).

Respuestas de los reptiles a la perturbación de la selva baja caducifolia

Los aspectos estructurales del hábitat, la cobertura del dosel, la heterogeneidad ambiental y las características físicas de la SBC influyen en la estructura y composición de los conjuntos herpetofaunísticos como lo mencionan Urbina-Cardona *et al.* (2006). En este sentido los atributos del hábitat influyen en los componentes críticos de la biología de las especies, como la selección del hábitat y la disponibilidad de recursos fundamentales como alimento, sitios de ovoposición o refugios anti-depredadores (Conroy, 1999), así como la disponibilidad de perchas (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001), microambientes con características térmicas adecuadas y refugios para termorregular (Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2014).

El grado elevado de alteración en las SBC de México sugiere que la persistencia de poblaciones aisladas es fundamental para la supervivencia de la herpetofauna (Suazo-Ortuño *et al.*, 2007), aunque a pesar de la ausencia de algunas especies en sitios fuertemente perturbados, algunas especies persisten (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). Solamente las especies con rasgos funcionales de respuesta que les permitan tolerar las nuevas condiciones generadas por la perturbación podrán permanecer en hábitats modificados, mientras que las especies especializadas, que son menos tolerantes a los cambios ambientales, se verán más afectadas por la alteración del hábitat (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). Por ejemplo, el “escorpión” (*Heloderma horridum*) es muy sensible a las modificaciones del hábitat debido a su tamaño, su selección de microhábitat para forrajeo y refugio (hábito) y su estricta dieta carnívora (Beck, 2005; Reiserer *et al.*, 2013). Por el contrario, la “besucona” que es una lagartija introducida (*Hemidactylus frenatus*) puede modificar su actividad (diurna, crepuscular y nocturna) y sus hábitos (saxícola, arbóreo y arbóreo-saxícola) facilitando su adaptación a sitios perturbados (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). En este sentido se ha evaluado que algunas especies de anfibios y reptiles se pueden beneficiar de las perturbaciones de la selva, ya sea naturales o antropogénicas, lo que incrementa sus poblaciones locales bajo las condiciones del hábitat perturbado (Suazo-Ortuño *et al.*, 2017). Mientras el grado de alteración del hábitat es mayor, a la par, se pierde riqueza de especies (Rengifo *et al.*, 2019).

En particular, la temperatura ambiental tiene un papel fundamental en los aspectos ecológicos de los reptiles, así como en su comportamiento y evolución (Kour & Hutchinson,

1970). Estos organismos han desarrollado estrategias conductuales para conservar la temperatura corporal (T_c) dentro de su intervalo óptimo (Huey, 1982; Kour & Hutchinson, 1970). Mediante la interacción entre estas estrategias, los requerimientos térmicos y la caracterización del ambiente es posible calcular la eficiencia térmica (Huey & Stevenson, 1979; Woolrich-Piña *et al.*, 2015). Los organismos logran termorregular de forma adecuada utilizando los recursos del microhábitat, el cual posee condiciones físicas específicas que son propicias para un organismo y del ambiente, es decir, del entorno que afecta y condiciona las circunstancias vitales de los mismos (Angilleta *et al.*, 2002; Huey & Stevenson, 1979; Woolrich-Piña *et al.*, 2015).

Los organismos ectotermos obtienen calor de fuentes externas ya que no logran realizar este proceso por medio del metabolismo (Pough, 1980). Los reptiles en su carácter de ectotermos tienen tres mecanismos físicos principales para absorber y disipar calor. Primero, la conducción o tigmotermia que se refiere a la absorción de calor por medio del sustrato; segundo, la convección o heliotermia que es la absorción de calor por medio del aire; y tercero, la absorción calorífica directa por medio de la radiación solar (Lara-Reséndiz, 2015). Estas estrategias pueden ser utilizadas simultáneamente. Por otro lado, también existen diversas estrategias morfológicas, fisiológicas y conductuales para termorregular. Algunos ejemplos de estas son: cambio de tono o pigmentos melánicos, diferentes posturas y movimientos con respecto al sol o viento, la orientación y altura de percha y la variación del horario y periodo de actividad (Lara-Reséndiz, 2015). El cambio de color dependiente de la temperatura puede aumentar la eficiencia de la termorregulación al alterar la velocidad a la que se gana o pierde calor (Hetem *et al.*, 2009; Hoppe, 1979; Norris, 1965; Margalida *et al.*, 2008). En este sentido la coloración dorsal más oscura a temperaturas más frías ayudará a la absorción de calor, lo que permitirá a un individuo alcanzar una temperatura corporal más alta más rápidamente, mientras que una coloración dorsal más clara a temperaturas más cálidas ayudará a reducir los riesgos de shock térmico (Langkilde & Boronow, 2012).

Una restricción de los ectotermos es que la habilidad de amortiguar el aumento de la temperatura conductualmente depende de la disponibilidad de sombra. Las actividades humanas como la deforestación están alterando de forma dramática el grado de sombra disponible en las regiones tropicales y los ectotermos de estas zonas requieren altos niveles de sombra para poder mantener su actividad (Kearney *et al.*, 2009). Dependiendo de su sensibilidad térmica, algunos taxones podrían ser vulnerables al estrés calórico incluso en la sombra profunda, esto bajo el efecto del calentamiento global inducido por el hombre (Deutsh *et al.*, 2008). Además, se ha observado que los requerimientos térmicos de los ectotermos varían de acuerdo con las características térmicas de su hábitat (Van Damme *et al.*, 1989; Webber & Bryson, 2015). Sin embargo, en otros casos se ha determinado que en algunas especies del género *Anolis* los requerimientos térmicos son conservados entre poblaciones que habitan condiciones térmicas contrastantes, algunos ejemplos son: *A. cybotes* (Fobes *et al.*, 1992), *A. longitibialis* (Gifford *et*

al., 2003), *A. barkeri* (Escondida, 2001), *A. gignivinus* (Eaton *et al.*, 2002) y *A. uniformis* (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013a).

Las lagartijas en climas calurosos tienden a retirarse a lugares más frescos, para así evitar morir por sobrecalentamiento. Pero las horas que permanecen refugiadas, las limitan de actividades cotidianas como el forrajeo, y limitan de manera costosa algunas funciones metabólicas como el crecimiento y la reproducción (Sinervo *et al.*, 2010). Otro factor importante, son las temperaturas a las que se mantienen las hembras grávidas, las cuales influyen en la tasa de desarrollo de los huevos o embriones, así como del éxito de la eclosión y desarrollo de estos (Angilletta *et al.*, 2000; Rodríguez-Díaz *et al.*, 2010; Rodríguez-Díaz & Braña, 2011; Telemeco *et al.*, 2010). Esto significa que algunas etapas reproductivas son más sensibles a los cambios en las temperaturas (Sinervo *et al.*, 2010). Cuando esto sucede los embriones pueden sufrir diversos daños como lo son diferencias morfológicas (Buckley *et al.*, 2007), afectaciones en la termorregulación (Goodman & Walguarnery, 2007), rasgos fenotípicos relacionados con la aptitud física, incluidos varios rasgos morfométricos, rendimiento locomotor y tasa de crecimiento temprano (Yan *et al.*, 2001), disminución de la supervivencia, retraso en el desarrollo y en el peor de los casos, la muerte (Sanger *et al.*, 2018).

Anolis nebulosus como modelo para estudiar los impactos de la perturbación antrópica en la ecología térmica de los reptiles

La temperatura corporal de las lagartijas del género *Anolis* a menudo se correlaciona con la temperatura del ambiente, lo que sugiere que los gradientes climáticos deberían traducirse en diferencias de temperatura corporal (Clark & Kroll, 1974; Huey & Webster, 1976; Ruibal & Philibosian, 1970). Por lo tanto, las respuestas fisiológicas de los *Anolis* podrían depender de las condiciones ambientales (Kolbe *et al.*, 2014). Cuando las poblaciones de la misma especie habitan ambientes contrastantes, los organismos deben compensar la baja calidad térmica mediante un comportamiento termorregulador altamente eficiente y/o estrategias fisiológicas o morfológicas (Ashton & Feldman, 2003; Díaz, 1997) que les permitan mantenerse dentro del intervalo de temperaturas ideales (Lara-Reséndiz, 2015). Sin embargo, también podría suceder que los requerimientos térmicos de las lagartijas se modifiquen, aminorando así los costos de termorregulación, siempre y cuando estos cambios no comprometan la supervivencia de los organismos (Domínguez-Guerrero *et al.*, 2019; Muñoz *et al.*, 2014; Rodríguez-Serrano, 2009). En este caso, se estaría observando la adaptación de los requerimientos térmicos a condiciones térmicas particulares.

Las lagartijas dentro de la misma población generalmente están expuestas a ambientes similares, aun así, no siempre encuentran las mismas condiciones microclimáticas (Stevenson, 1985). También se pueden observar diferentes respuestas según el tamaño o condición corporal de los organismos ya que tiene implicaciones al momento de regular su temperatura. Por otra

parte, la coloración y en ocasiones la variación en la reflectancia de la piel (melanismo) tienen efectos significativos sobre el balance térmico, de manera similar, el sexo o condición reproductiva en algunos casos tiene un efecto en las temperaturas requeridas por los organismos (Atkinson, 1994; Cullum, 1998; Clusella-Trullas *et al.*, 2009; Stevenson, 1985). Tal es el caso de *A. nebulosus*, en el que los requerimientos térmicos son similares entre sexos y condición reproductiva (Woolrich-Piña *et al.*, 2105). A pesar de esto, las hembras grávidas de esta especie difieren en su comportamiento termorregulador, ya que son más precisas para termorregular y mantienen su temperatura corporal más cercana a su temperatura seleccionada a comparación de los machos y las hembras no grávidas, y esto las hace más eficientes térmicamente que el resto de la población (Woolrich-Piña *et al.*, 2105). Esto posiblemente está relacionado con la necesidad de proporcionar un ambiente térmico adecuado para los embriones, ya que en los ectotermos el desarrollo embrionario requiere ciertos intervalos térmicos (Georges *et al.*, 2005).

Diversas especies del género *Anolis* son indicadoras de cambios en las coberturas vegetales producto de las actividades humanas, algunas de estas especies han resultado ser susceptibles a cambios en el ambiente, mientras que otras han logrado sobrevivir en ambientes perturbados (Rengifo *et al.*, 2019). Es importante conocer cómo la alteración del hábitat influye en la ecología térmica y el comportamiento termorregulador de las lagartijas que habitan la SBC, y las presiones selectivas que podría imponer la variación en las condiciones térmicas que experimentan en su medio natural como resultado de la estacionalidad. La SBC es uno de los ecosistemas que más se ven afectados por la pérdida de la cubierta vegetal, producto de causas antrópicas (Ceballos *et al.*, 2010), y en un futuro esto podría traer consecuencias para los ectotermos que habitan estos sitios.

En este estudio se investigó cómo interactúan las variables de hábitat (perturbado o conservado) y la estacionalidad, así como el sexo o condición reproductiva sobre la ecología térmica usando como modelo de estudio a *Anolis nebulosus*, una lagartija que resulta ser un modelo ideal ya que es una especie de amplia distribución y que es capaz de vivir en lugares perturbados.

Este estudio se llevó a cabo en la comunidad de “El Arrayanal”, Minatitlán, Colima donde la vegetación predominante es la SBC. En esta localidad el Consorcio Minero Peña Colorada junto con los pobladores, destinaron un área para Pago por Servicios Ambientales, la cual esta conservada, pero para acceder al sitio hay que pasar por una serie de sitios transformados en campos de cultivo y potreros, donde tanto en los sitios alterados como en el conservado *Anolis nebulosus* es una lagartija abundante. En este estudio se investigó cómo interactúan las variables de tipo de hábitat (perturbado o conservado) en una SBC y la estacionalidad, así como el sexo o condición reproductiva sobre la ecología térmica de las lagartijas, usando como modelo de estudio a *Anolis nebulosus*, una lagartija que resulta ser un modelo ideal ya que es una especie de amplia distribución y habita lugares perturbados.

2. JUSTIFICACIÓN

Diversos estudios han documentado que las lagartijas del género *Anolis* pueden responder térmicamente a la alteración de su hábitat, esto asociado a la pérdida de la cobertura vegetal por actividades humanas en la selva húmeda. Sin embargo, ningún estudio ha evaluado si la misma capacidad de respuesta térmica de estas lagartijas puede ocurrir en la selva baja caducifolia y si los costos asociados a la termorregulación pueden ser diferentes para machos y para hembras, o entre hembras grávidas y no grávidas, o pueden diferir entre las temporadas del año. Los resultados de este estudio aportarán información fundamental para conocer el efecto del cambio de uso de suelo a potreros sobre la ecología térmica de las lagartijas que habitan estos ecosistemas.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis 1

La transformación de la selva baja caducifolia en potreros limita la disponibilidad de microhábitats térmicos e hídricos óptimos para *Anolis nebulosus*, y esta limitación es particularmente acentuada en la temporada de secas.

Predicciones

1. En promedio, la temperatura ambiental y la temperatura operativa serán mayores en el potrero que en el hábitat conservado, y esta diferencia entre hábitats será mayor en la temporada de secas.
2. En promedio, la humedad relativa será menor en el potrero que en el hábitat conservado, y esta diferencia entre hábitats será mayor en la temporada de secas.

Hipótesis 2

La transformación de la selva baja caducifolia en potreros genera ambientes sub-óptimos para *Anolis nebulosus*, lo cual es más acentuado en la temporada de secas que en la de lluvias.

Predicción

1. La selva baja caducifolia transformada en potreros presentará una calidad térmica menor (índice más alto) que la selva baja caducifolia conservada, y esta diferencia entre hábitats perturbados y conservados será más notoria durante la temporada de secas.

Hipótesis 3

La eficiencia térmica de *Anolis nebulosus* se ve afectada negativamente (reducción de la precisión de la termorregulación) por el cambio de uso de suelo, y este efecto es más acentuado durante la temporada de secas que en la de lluvias.

Predicciones

1. El índice de precisión de la termorregulación de *Anolis nebulosus* será mayor en el potrero que en el hábitat conservado, y esta diferencia entre hábitats será de mayor magnitud en la temporada de secas que en la temporada de lluvias.
2. Los índices de eficiencia térmica (*E* y *B-D*) de *Anolis nebulosus* serán mayores en el potrero que en el hábitat conservado, y esta diferencia entre hábitats será más marcada en la temporada de secas que en la temporada de lluvias.

Hipótesis 4

La transformación de la selva baja caducifolia en potreros induce una mayor eficiencia térmica en *Anolis nebulosus*, especialmente durante la etapa de gestación, este efecto es más acentuado en la temporada de secas que en la de lluvias.

Predicciones

1. Las hembras grávidas de *Anolis nebulosus* que habitan el potrero presentarán mayor eficiencia de la termorregulación que las hembras no grávidas y los machos.
2. La temporada de secas provocará que las hembras grávidas de *Anolis nebulosus* sean más precisas y por lo tanto más eficientes para termorregular en comparación de las hembras no grávidas y los machos.

Hipótesis 5

Los requerimientos térmicos de *Anolis nebulosus* son conservados, y por lo tanto no se ven influenciados por la calidad térmica baja promovida por la transformación de la selva baja caducifolia en potreros, la variación estacional en temperatura y humedad, ni por el sexo o la condición reproductiva.

Predicciones

1. Los requerimientos térmicos (T_c y T_p) de *Anolis nebulosus* no diferirán entre organismo que habitan sitios con calidades térmicas diferentes, entre las temporadas de lluvias y secas, entre sexos, ni entre hembras en distintas condiciones reproductivas, ni entre las diferentes combinaciones de estos factores.

4. OBJETIVOS

4.1 General

Evaluar el efecto de la alteración del hábitat sobre la ecología térmica de *Anolis nebulosus*.

4.2 Particulares

- Analizar y comparar el efecto de la alteración del hábitat, sobre las condiciones ambientales y microambientales de los hábitats en donde se encuentra *Anolis nebulosus*.
- Analizar y comparar los efectos combinados de la alteración del hábitat, la temporada y el sexo o condición reproductiva sobre los requerimientos térmicos de *Anolis nebulosus*.
- Analizar y comparar los efectos combinados de la alteración del hábitat, la temporada y el sexo o condición reproductiva sobre los índices de ecología térmica (*de*, *db*, *E* y *B-D*) en *Anolis nebulosus*.

5. METODOLOGÍA

5.1 Especie de estudio

Anolis nebulosus es una especie de lagartija principalmente arborícola (Fig. 1), endémica de México que se distribuye en las selvas secas (i.e. selva mediana subcaducifolia, selva mediana caducifolia, selva baja subcaducifolia, selva baja caducifolia, selva baja espinosa subperennifolia, selva baja espinosa caducifolia) de las costas del Pacífico de México, desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec (Fig. 2). Es una lagartija ovípara y de hábitos diurnos, de vida corta y crecimiento rápido (Hernández-Salinas *et al.*, 2018; Ramírez-Bautista, 2009). Los machos alcanzan la madurez sexual a los 32 mm de longitud hocico-cloacal (LHC) a la edad de 7 meses, mientras que las hembras la alcanzan a los 35 mm a una edad de 9 meses. El apareamiento se lleva a cabo entre mayo y agosto y las hembras ponen sus huevos entre julio y octubre (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997), para que eclosionen entre septiembre y noviembre (Hernández-Salinas *et al.*, 2018). Llegan a poner hasta cuatro huevos por mes o un huevo cada ocho o diez días (Ramírez-Bautista & Benabib, 2001; Hernández-Salinas & Ramírez-Bautista, 2014). Las hembras tienen la capacidad de almacenar esperma para poder continuar poniendo huevos fértiles tiempo después de la copula. La temporada reproductiva está relacionada con la época de lluvias, ya que la humedad es importante para la reproducción en esta especie. En su etapa adulta, los machos llegan a medir de 32 a 50 mm de LHC y pesan entre 0.6 y 3.0 g, mientras que las hembras miden de 35 a 45 mm de LHC y llegan a pesar entre 0.4 y 2.0 g (Ramírez-Bautista & Vitt, 1997).



Figura 1. *Anolis nebulosus* (Foto: Rosalía Pérez).

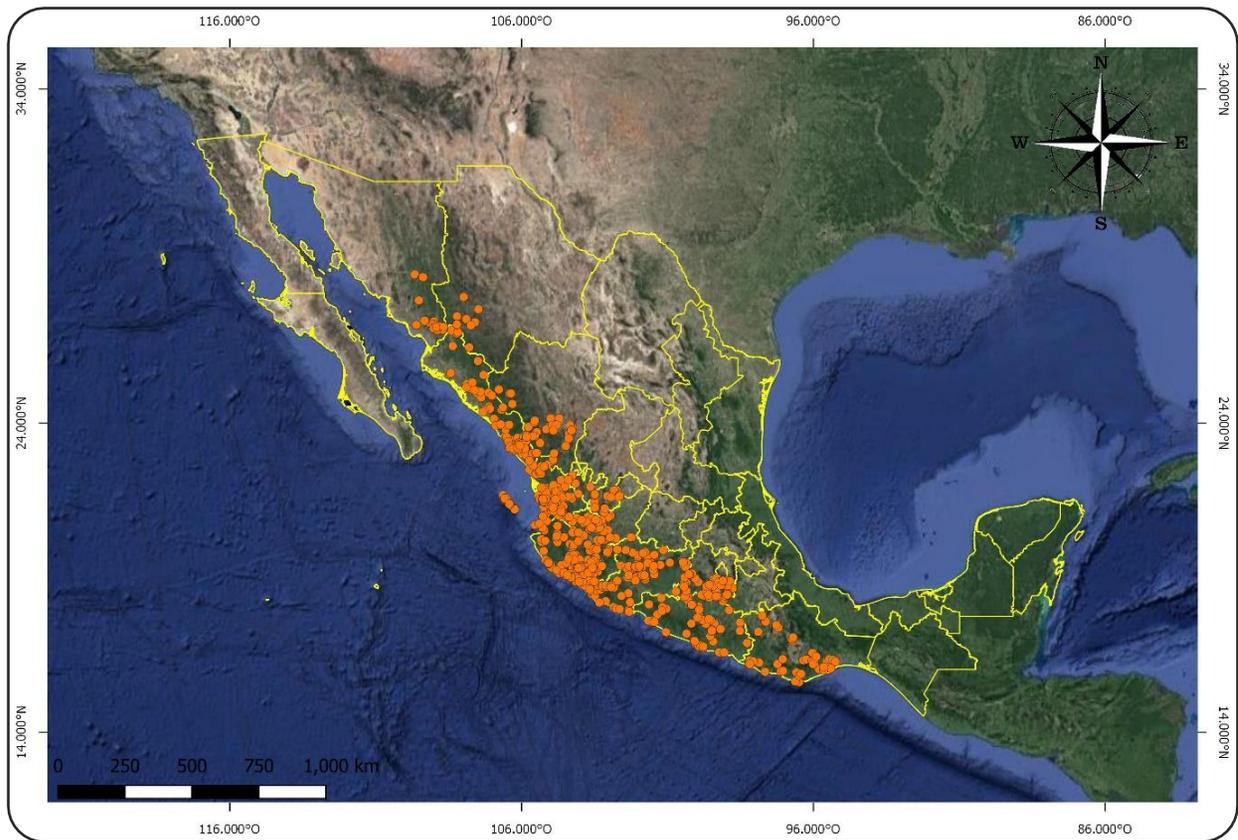


Figura 2. Registros históricos de presencia de *Anolis nebulosus*, obtenidos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y de la colección del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Anolis nebulosus presenta una alta variación de patrones de coloración (Fig. 3) que regularmente, consiste en franjas laterales y dorsales de color anaranjado que se extienden desde la región occipital de la cabeza hacia abajo del dorso hasta el extremo distal de la cola sobre un fondo que puede variar entre marrón claro hasta un color amarillo pardo. Los machos presentan una línea continua y estrecha que se extiende desde las escamas supralabiales a lo largo del cuello, los lados del abdomen y más allá de las patas traseras (Jenssen, 1970). Esta especie presenta dimorfismo sexual, la cual se puede observar en el tamaño de los abanicos gulares, los cuales son característicos del género. Los abanicos de las hembras son pequeños (solo abarcan la zona de la garganta) y de color rosado mientras que los machos poseen grandes abanicos (abarcan desde la garganta hasta la mitad del pecho) de un color anaranjado intenso adornados con varias escamas blancas dispuestas individualmente en hileras y un borde de color blanco (Jenssen, 1970; Fig. 4).



Figura 3. Variación en los patrones de coloración de *Anolis nebulosus* (Fotos: Maximiliano Luna, Rosalía Pérez).



Figura 4. Abanico gular de un macho de *Anolis nebulosus* (Foto: Carlos Hernández).

5.2 Área de estudio

El sitio de estudio se encuentra ubicado dentro del municipio de Minatitlán en el estado de Colima, “El Arrayanal” (Fig. 5). La caracterización de los tipos de hábitat se hizo de manera arbitraria, considerando como sitio conservado aquella vegetación que no presentaba ningún tipo de transformación o alteración en su riqueza arbórea. Se consideró como sitio perturbado, aquel sitio que había perdido su vegetación nativa y se encontraba transformado en potrero para forrajeo de ganado. Se muestreó en sitios de tamaño heterogéneo de entre 13 y 1703 m², con una separación entre ellos mínima de 1736 m. Debido a que el ámbito hogareño de *A. nebulosus* es de aproximadamente 4 m a la redonda (Jenssen, 1970), podemos asegurar que no hubo recapturas del mismo individuo y que provienen de los sitios con las características seleccionadas en el estudio.

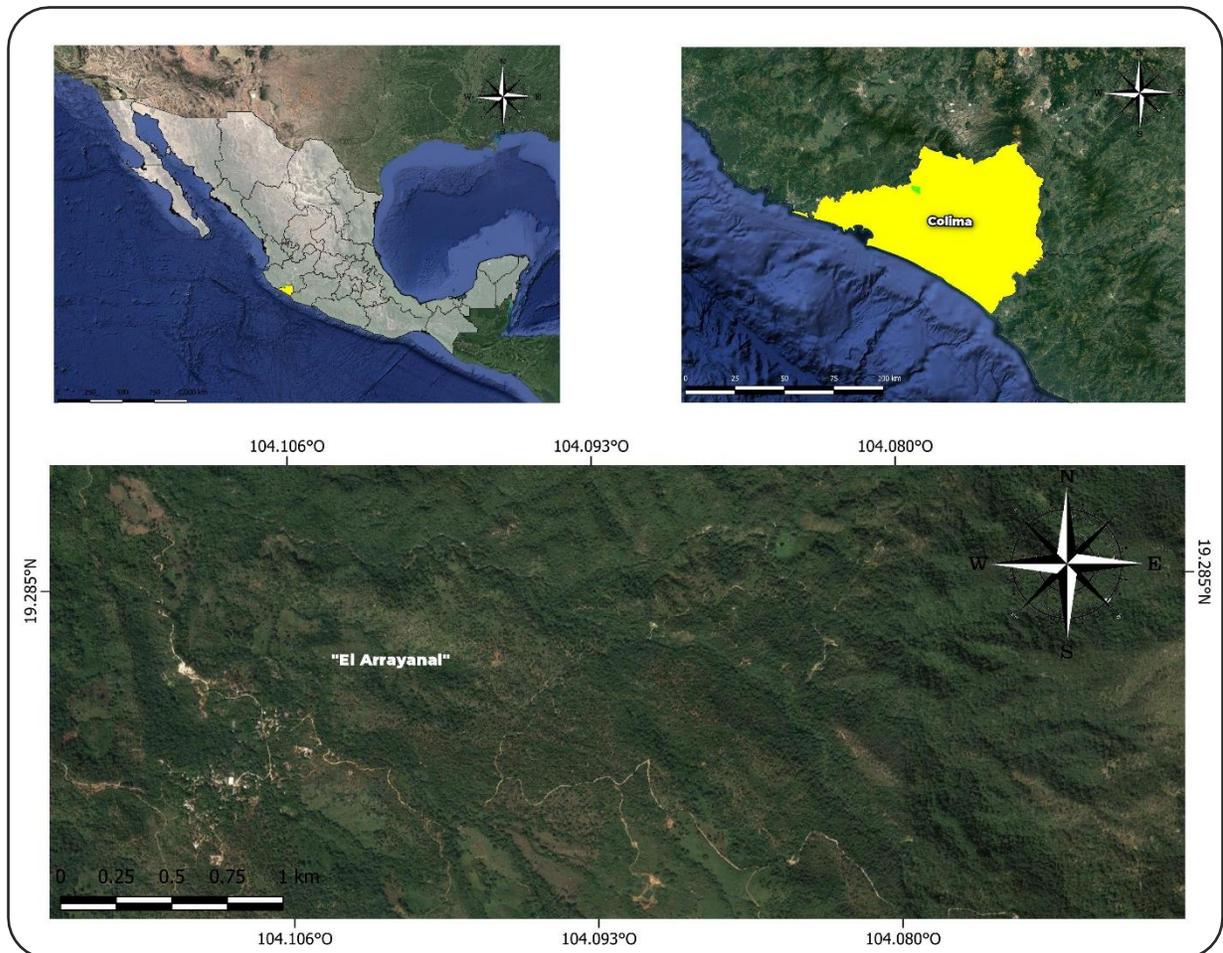


Figura 5. Mapa de la ubicación de la comunidad "El Arrayanal".

5.2.1 Hábitat conservado

En nuestra zona de estudio existe una zona destinada a la conservación; la cual está conformada por terrenos ejidales dentro del programa de Pago por Servicios Ambientales (PSA) de la empresa minera Peña Colorada. El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia mezclada con bosque de encino, selva mediana y vegetación de galería, además, cuenta con distintas fuentes perennes de agua como manantiales y arroyos (afluentes de la cuenca de Minatitlán) en buen estado de conservación. La selva baja caducifolia está compuesta por elementos arbóreos de 4 a 10 m de altura, las especies de este sitio son: *Casearia corymbosa* (Cuatalaca), *Dalbergia granadillo* y *Gyrocarpus jatrophifolius*. Se muestrearon manchones de bosque de encino, el cual está conformado por especies del género *Quercus*, presentando árboles de 6 a 8 m o hasta de 16 m (Gómez-del Castillo *et al.*, 2017; Fig. 6).

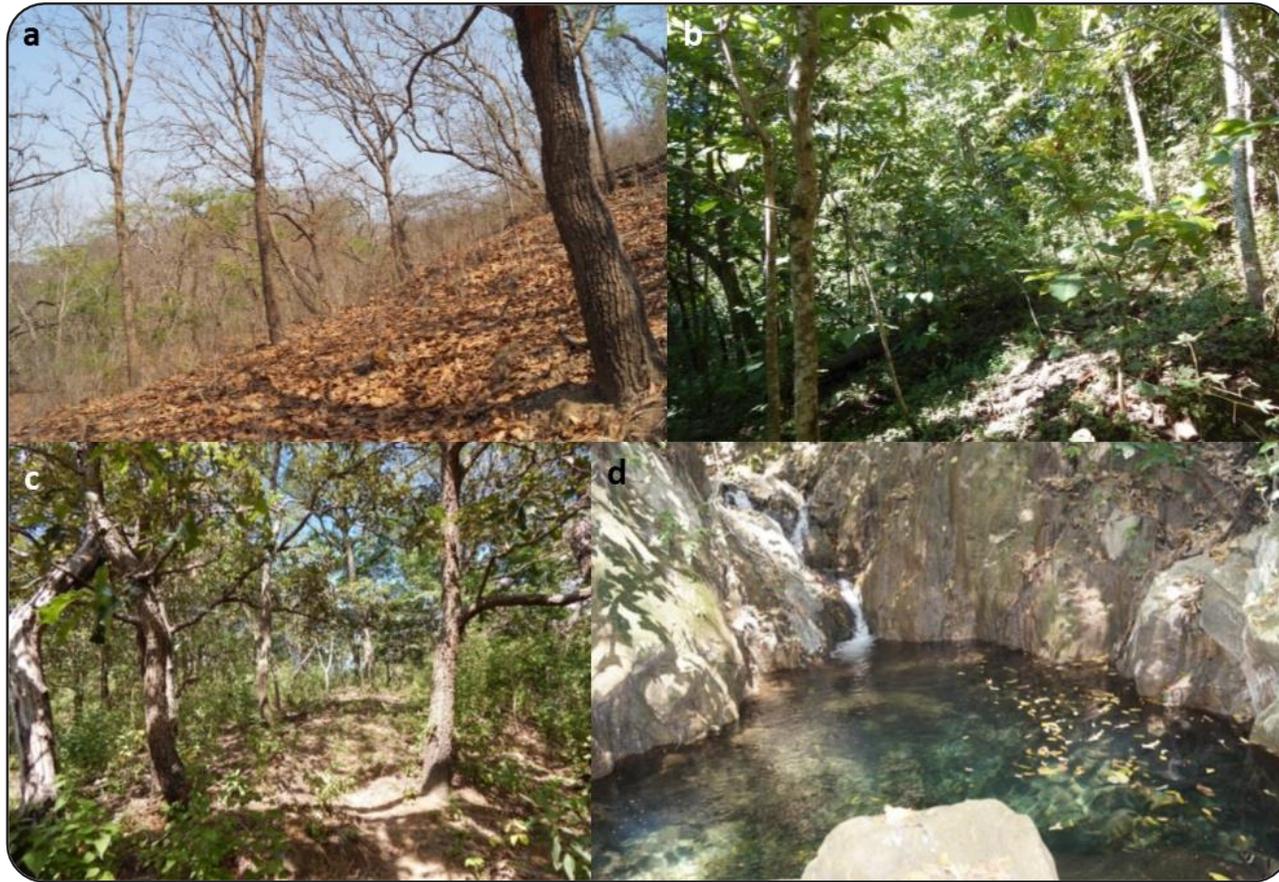


Figura 6. Hábitat conservado en temporada de secas (a) y en temporada de lluvias (b, c) y cuerpo de agua dentro del hábitat conservado (d) (Fotos: Rosalía Pérez).

5.2.2 Hábitat perturbado

Aunque dentro de la zona núcleo del PSA “El Arrayanal” el grado de conservación de la vegetación nativa es alto, en su parte limítrofe y en algunas partes al interior existen caminos y algunas zonas de uso agropecuario con escasa presencia de vegetación secundaria de selva baja caducifolia, la cual consideramos como el hábitat perturbado, con árboles de diámetros promedio de 10 cm y alturas de 5 m. Las especies presentes en el área son comunes en sitios perturbados o de sucesión secundaria. Las especies arbóreas que se pueden observar son: *Guazuma ulmifolia* (guásima), *Cochlospermum vitifolium* (panicua) y *Lysiloma divaricatum* (guaje). En cuanto al estrato arbustivo está compuesto principalmente por especies de las familias: Asteraceae, Bignoniaceae, Sapindaceae, Poaceae, Verbenaceae, Malvaceae y Tiliacea. El estrato herbáceo en el sitio presenta una altura promedio de 0.74 m. Este estrato está compuesto por especies como: *Acalypha alopecuroides* (cola de gato), *Ayenia micrantha*, *Barleria oenotheroides*, *Bidens pilosa* (tacote), *Blechum brownei* (olotillo), *Blechum pyramidatum* y *Brickellia diffusa* (Gómez-del Castillo *et al.*, 2017; Fig. 7).



Figura 7. Hábitat perturbado en temporada seca (a) y en temporada de lluvias (b, c, d) (Fotos: Rosalía Pérez).

5.3 Condiciones ambientales

Para la evaluación de las condiciones ambientales (Temperatura ambiental (*Tamb*) y Humedad relativa (*HR*)), durante cada visita, se colocó un registrador automático de datos (HOBO pro v2-U23-002) en cada hábitat de estudio que registró cada 10 minutos las temperaturas ambientales y la humedad relativa. Los registradores de datos se colocaron en un árbol típico de percha de las lagartijas (Adolph, 1990; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014; Sinervo, *et al.* 2010). Los registradores automáticos (*Tamb/HR*) se colocaron a 5 cm del suelo con una campana protectora para proteger el sensor de la lluvia (Fig. 8).



Figura 8. Registrador automático de datos (HOBO pro v2-U23-002) colocado en el sitio de percha de las lagartijas para registrar la temperatura ambiental y la humedad relativa.

5.4 Temperaturas corporales

Se realizaron cinco visitas cada tres meses con una duración de diez días cada una durante los años 2018 (agosto y diciembre) y 2019 (marzo, junio y agosto). La búsqueda de las lagartijas fue mediante muestreos al azar en los microhábitats que utilizan como percha en cada tipo de hábitat de estudio y se capturaron mediante cañas con nudo corredizo o directamente con la mano. El muestreo fue durante el periodo de actividad de las lagartijas (9:00 a 17:00 h).

A cada individuo se le tomó la temperatura corporal (T_c) al momento de ser capturado utilizando un termómetro de lectura rápida (Fluke 52 II), introduciendo un termopar en la cloaca (Fig. 9). Para determinar el modo de termorregulación se registró la temperatura del aire a 2 cm de la percha donde se encontró al organismo y la temperatura del sustrato con el sensor colocado directamente en el sitio. Se determinó la altura de la percha en donde fueron encontrados mediante un flexómetro. Se registró el sitio de captura con un GPS (Garmin GPSmap 60CSx) para su posterior liberación. Los organismos se marcaron en el vientre con plumón indeleble para poder identificarlos y evitar pseudo-replicación en nuestros análisis.

Posteriormente, las lagartijas fueron transportadas al laboratorio en donde se registraron las medidas morfométricas y se sometieron al experimento de gradiente térmico.



Figura 9. Registro de la temperatura corporal vía cloacal a un ejemplar de *Anolis nebulosus*.

5.5 Temperatura operativa

Se registraron las temperaturas operativas (T_o) de cada tipo de hábitat de estudio; es decir la temperatura a la que estarían expuestos los organismos sin presentar conductas de termorregulación (Bakken, 1992; Hertz *et al.*, 1993; Peterson *et al.*, 1993). La T_o es el equilibrio de las temperaturas corporales que los animales experimentarían en ausencia de un comportamiento termorregulador. Esto se hizo utilizando un modelo biofísico previamente calibrado (modelo vs lagartija; $r=0.873$, $P=0.000987$), de 16 mm ancho y 4 cm de largo hecho de policloruro de vinilo (PVC) blanco, relleno de silicón que simula la ganancia y pérdida de calor de manera similar a *A. nebulosus*. El modelo biofísico se conectó a un sensor de temperatura (registrador automático de datos HOBO pro v2-U23-003) que registró cada 10 minutos de manera continua en el mismo sitio, dicho registrador automático consta de dos sensores. Cada sensor se conectó a un modelo biofísico, un modelo biofísico se colocó en una percha soleada y el otro en una percha sombreada. Se colocó un registrador en cada tipo de hábitat de estudio (Adolph 1990; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014; Sinervo *et al.*, 2010; Fig. 10).



Figura 10. Registrador automático de datos (HOBO pro v2-U23-003) (a) conectado a los modelos biofísicos de PVC blanco rellenos de silicón de 4 cm(c) previamente calibrados (b)

5.6 Temperatura seleccionada e intervalos térmicos

Los organismos se sometieron a un experimento de gradiente térmico para calcular la temperatura seleccionada o preferida (T_p). El gradiente térmico consistió en una caja hecha de cartón de 1.2 m de ancho x 1.8 m de largo x 50 cm de alto, se dividió en cuatro carriles y cada uno se cubrió con tela de mosquitero para evitar que las lagartijas escaparan. El gradiente térmico estuvo bajo condiciones controladas de temperatura y se generó un gradiente térmico de 14° C a 40° C. En un extremo del gradiente se colocaron seis lámparas incandescentes de 250 watts a una altura de 60 cm, del extremo contrario se colocaron ventiladores y bolsas de gel congelado por afuera del gradiente para bajar la temperatura interna (Fig. 11). El gradiente térmico se ambientó de forma similar a su hábitat natural, se colocaron troncos y como sustrato se utilizó tierra del mismo sitio de colecta. Las lagartijas recibieron hidratación *ad libitum* durante la prueba para determinar las temperaturas seleccionadas y posteriormente se alimentaron con larvas de *Tenebrio molitor*. Para obtener la temperatura seleccionada durante la prueba de gradiente térmico, se midió la temperatura corporal de cada lagartija por medio de un termómetro infrarrojo (Fluke 561) cada hora durante su periodo de actividad (9:00 a las 17:00 h). Las lagartijas permanecieron una hora dentro del gradiente térmico para familiarizarse al sitio previo al primer registro de temperatura (Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2013).

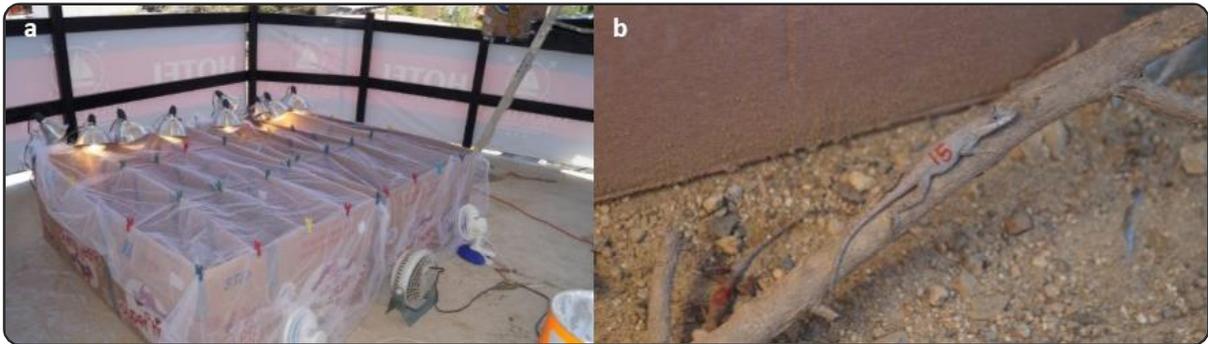


Figura 11. Gradiente térmico (a) y ejemplar de *Anolis nebulosus* perchado dentro del gradiente (b).

5.7 Precisión de temperatura y calidad térmica del hábitat

Se utilizó el índice propuesto por Hertz *et al.* (1993) para evaluar la termorregulación; este método evalúa la precisión de la termorregulación ($db = \Delta$ entre T_c y T_p) y el índice de calidad térmica del hábitat ($de = \Delta$ entre T_o y T_p). Con los resultados obtenidos de los índices de y db se calculó la eficiencia de la termorregulación (E) de la siguiente manera:

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

Se calculó el índice de efectividad de la termorregulación ($BD = de-db$) utilizado por Blouin-Demers & Weatherhead (2001) y Blouin-Demers & Nadeau (2005), para considerar la magnitud entre los índices $B-D = db - de$. Este índice proporciona una escala abierta donde los números negativos representan organismos que evitan hábitats térmicamente favorables, el cero representa la perfecta conformidad térmica y los números positivos representan animales que termorregulan activamente. La magnitud de la diferencia es una medida de cuánto se aleja un individuo del termoconformismo y, por lo tanto, es un índice de la efectividad de la termorregulación (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001; Blouin-Demers & Nadeau, 2005).

5.8 Temperaturas críticas

Para determinar la temperatura crítica mínima ($TC_{mín}$) de respuesta de *A. nebulosus*, se colocó un organismo dentro de un contenedor congelado, de doble capa de plástico, el cual contiene agua entre sus paredes y al congelarse hizo disminuir su T_c de forma gradual (Fig. 12a). La prueba se comenzó con una T_c de las lagartijas de ~ 33 °C, ya que era la temperatura que presentaban la mayoría de las lagartijas antes de someterlas a los experimentos de modificación de temperatura. Al paso de 30 segundos se colocaron en posición ventral y si se obtenía una respuesta motriz, es decir, si se reincorporaban, se repetía el proceso hasta que el organismo dejara de tener respuesta en un lapso de no más de 3 segundos. La última temperatura registrada sin respuesta motriz del individuo se consideró la $TC_{mín}$.

La temperatura máxima ($TC_{máx}$) se determinó colocando a los organismos dentro de un contenedor de plástico transparente bajo una lámpara incandescente de 250 watts que generó calor para incrementar su T_c (Fig. 12b). En este caso la prueba se comenzó con una T_c de las lagartijas de ~ 34 °C. Se repitió el mismo procedimiento de respuesta de $TC_{mín}$.

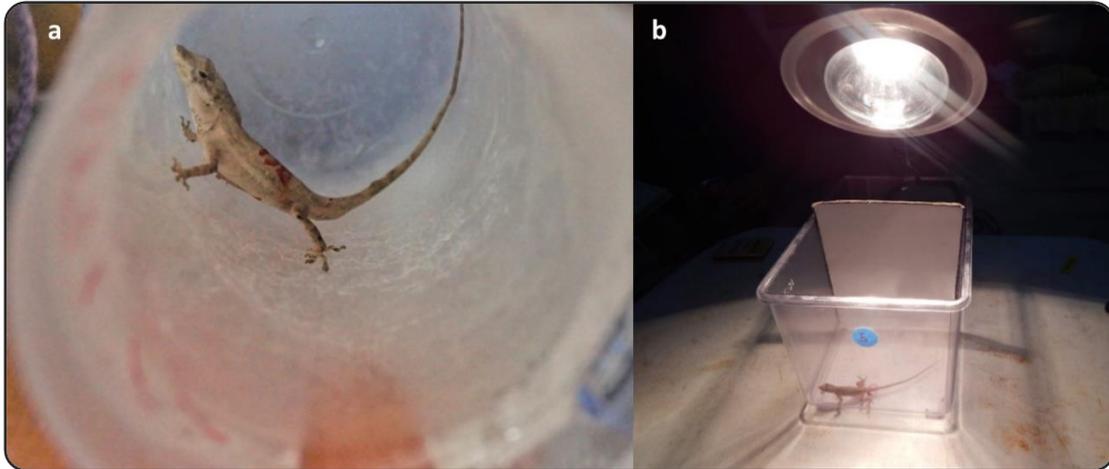


Figura 12. Contenedor congelado para la obtención de TC_{\min} (a) y contenedor con lámpara para obtención de TC_{\max} (b).

6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para determinar la estrategia de termorregulación de las lagartijas se utilizaron análisis de correlación de Pearson entre la T_c vs T_s y T_a , con los datos provenientes de cada tipo de hábitat. Analizamos y comparamos las variables ambientales (T_{amb} y HR), microambientales (T_o), así como la T_c , T_p y los índices de termorregulación (de , db , E , BD) entre las lagartijas de ambos tipos de hábitat. Se pusieron a prueba los supuestos de normalidad y para la homogeneidad de varianzas usando las pruebas de Shapiro-Wilk, Kolomogorov-Smirnov y Brown-Forsythe, respectivamente. Se usaron Modelos Lineales Generales (GLM) separados para examinar cómo las interacciones de dos niveles entre hábitat (factor de dos niveles: conservado o perturbado) y sexo-condición reproductiva de la lagartija (tres niveles: machos, hembras grávidas, hembras no grávidas), entre temporada (secas o lluvias) y sexo-condición reproductiva, y entre temporada (secas o lluvias) y hábitat afectan la T_c , la T_p y cada uno de los índices de termorregulación (de , db , E , BD). Posteriormente, se implementaron comparaciones *post hoc* por pares para identificar los grupos entre los que había diferencias estadísticamente significativas, usando la prueba de Tukey.

Para determinar posibles diferencias de los índices de termorregulación entre los hábitats de estudio y temporadas, se calculó la media de de , db , E y BD , posteriormente se realizaron 100 iteraciones mediante muestreo aleatorio sin reemplazo (método Bootstrap) de cada índice utilizando el 50% de cada muestra en el complemento de Excel XLSTAT.

El valor de significancia en todas las pruebas estadísticas fue $P < 0.05$. Los análisis estadísticos y los gráficos se realizaron con SigmaPlot versión 14 (Systat Software, San José, CA).

7. RESULTADOS

Se capturaron un total de 248 lagartijas en los dos tipos hábitats con muestreos en 18 sitios en cada hábitat (Perturbado: 92 machos, 18 hembras no grávidas y 25 hembras grávidas; Conservado: 67 machos, 27 hembras no grávidas y 19 hembras grávidas; Fig. 13).

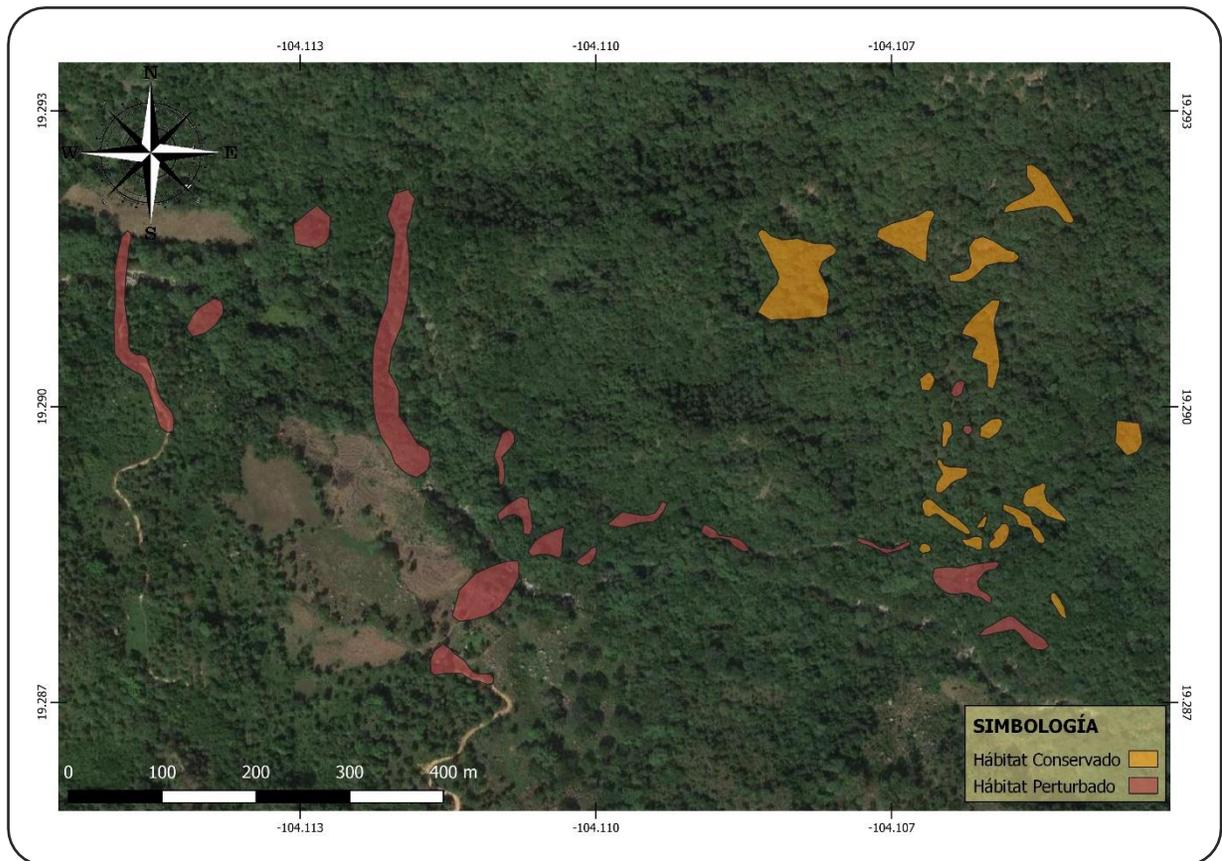


Figura 13. Ubicación de los sitios de colecta de *Anolis nebulosus* en dos tipos de hábitat con diferente grado de alteración.

El periodo de actividad de las lagartijas del hábitat perturbado (9:00 a 18:00 h, $n=119$) no difiere del periodo de actividad de las lagartijas ($t_{(15)}=0.374$, $P=0.714$) del hábitat conservado (10:00 a 16:00 h, $n=101$, Fig. 14). El intervalo de temperaturas corporales en el que se encontró activas a las lagartijas del hábitat perturbado fue de 24 a 36 °C ($n=134$), mientras que en el hábitat conservado el intervalo fue de 26 a 37 °C ($n=113$). No se encontraron diferencias estadísticas entre las T_c de las lagartijas que habitan en los dos tipos de hábitat ($t_{(194)}=1.102$, $P=0.272$).

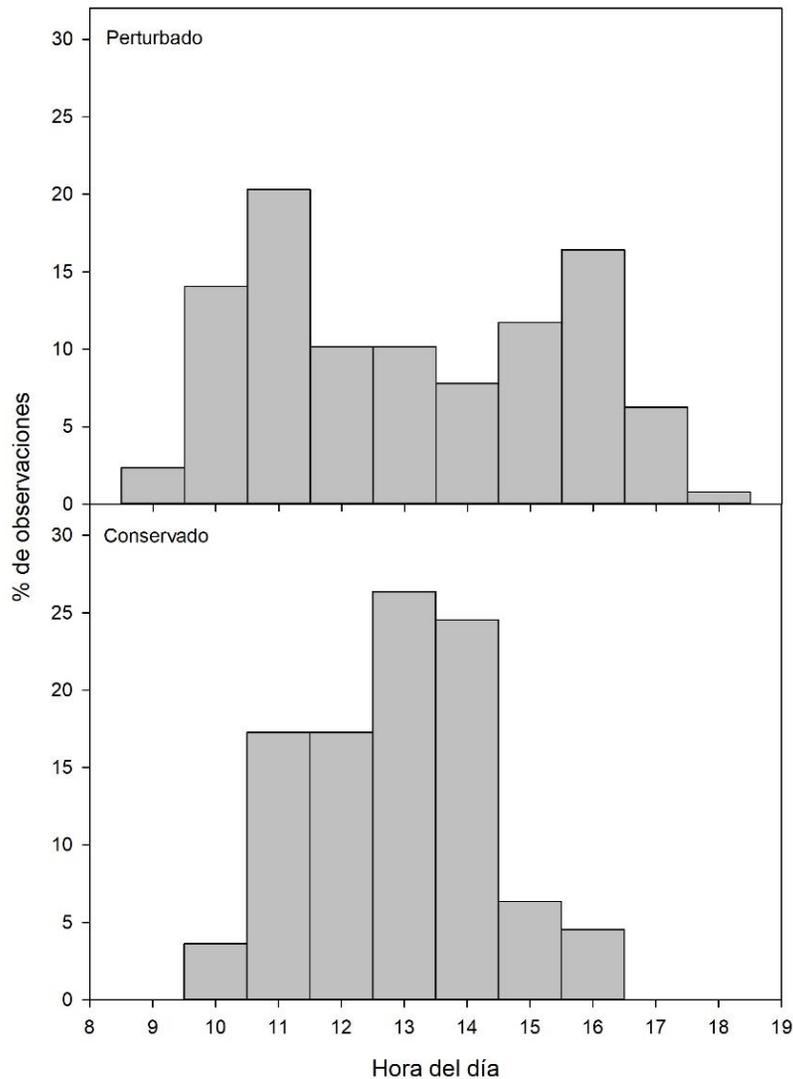


Figura 14. Periodo de actividad de *Anolis nebulosus* en ambos tipos de hábitats estimado a partir del número de lagartijas activas observadas en diferentes horas del día. La mayor actividad en el sitio perturbado fue de tipo bimodal, siendo más activas a las 11:00 y 16:00 horas mientras que en el sitio conservado fue unimodal siendo más activas entre las 13:00 y 14:00 horas.

En ambos tipos de hábitat, se encontró que hay una correlación positiva y significativa entre la T_c de las lagartijas y la T_a (Perturbado: $r=0.585$, $P<0.001$; Conservado: $r=0.558$, $P<0.001$) y entre la T_c de las lagartijas y la T_s del sitio de percha (Perturbado: $r=0.625$, $P<0.001$; Conservado: $r=0.615$, $P<0.001$) siendo mayor la relación entre la T_c y la T_s en ambos tipos de hábitat (Fig. 15).

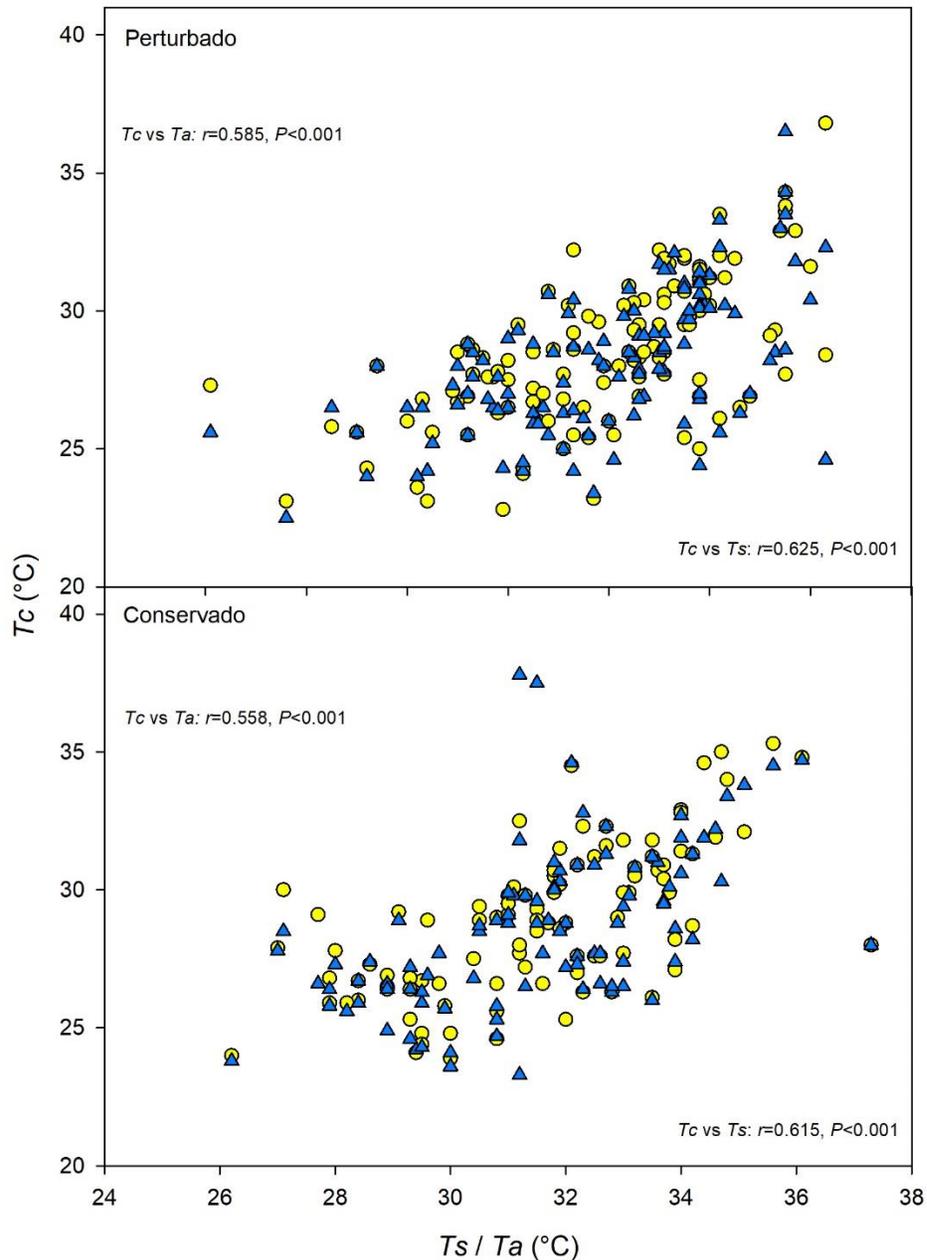


Figura 15. Correlación entre la temperatura corporal de *Anolis nebulosus* (T_c) y la temperatura del aire (T_a) y del sustrato (T_s) del sitio de percha de los individuos en ambos hábitats de estudio. Los círculos amarillos indican la correlación entre T_c y T_s ; los triángulos azules indican la correlación entre T_c y T_a .

7.1 Condiciones ambientales

Temperatura ambiental promedio. La interacción temporada*hábitat afectando la *Tamb* no fue significativa ($F_{(1,3)}=0.361$, $P=0.548$; Anexo B1). Por otro lado, se observaron diferencias significativas entre las temporadas de secas y lluvias ($F_{(1)}=2683.124$, $P<0.001$) sin importar el grado de alteración del hábitat, en donde la temporada seca presentó la mayor temperatura ambiental promedio sin ser diferente entre ambas estaciones de secas en los dos hábitats (Fig. 16; Tabla 1).

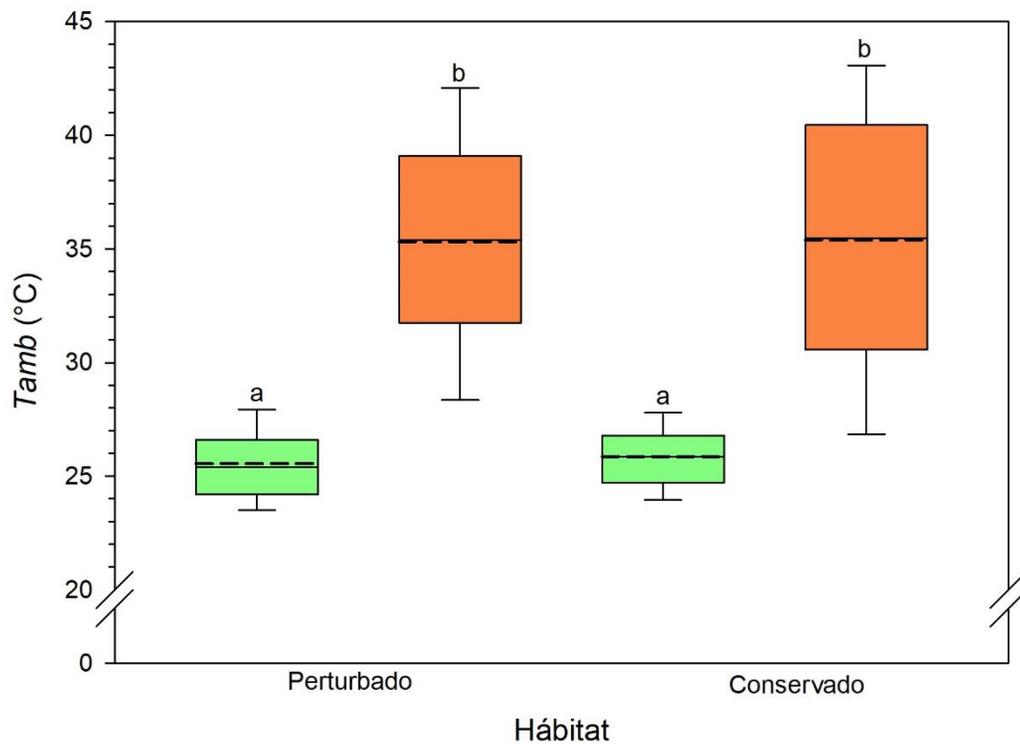


Figura 16. Temperatura ambiental (*Tamb*) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Humedad relativa. Se probó la interacción temporada*hábitat afectando *HR*, la cual fue estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=17.544$, $P<0.001$; Anexo B2). La *HR* fue mayor durante la temporada de lluvias en ambos hábitats en comparación con la de secas, sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre los hábitats durante la temporada de secas siendo más húmedo el sitio conservado ($t_{(1)}=4.936$, $P<0.001$; Fig. 17; Tabla1).

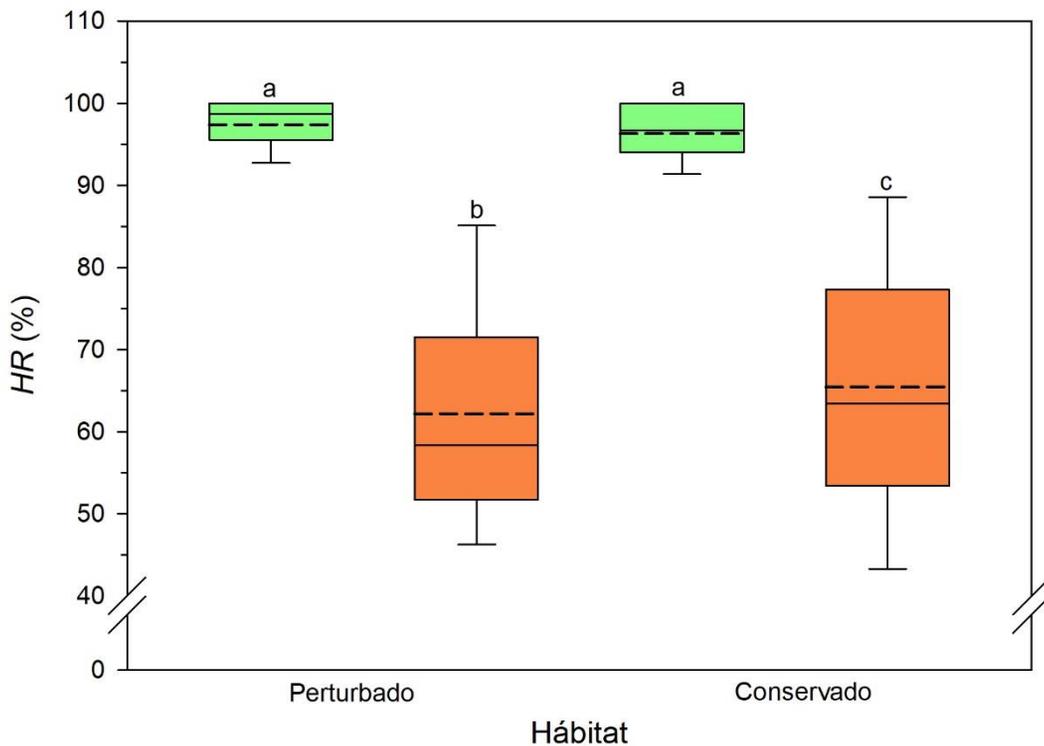


Figura 17. Humedad relativa (*HR*) (promedio \pm E.E) ambiental entre hábitats y temporadas. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Temperatura operativa. La interacción temporada*hábitat afectando la *To* fue estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=260.564$, $P<0.001$; Anexo B3). Esto indica que durante la temporada de secas existen diferencias significativas en las temperaturas operativas promedio de ambos hábitats para las lagartijas ($q=41.251$, $P<0.001$), siendo más cálidas en el sitio perturbado. De igual manera se encontraron diferencias significativas entre los hábitats, ya que en ambas temporadas presentan diferencias, siendo más cálidas en el hábitat perturbado en ambas temporadas (Perturbado: $q=82.663$, $P<0.001$; Conservado: $q=51.044$, $P<0.001$; Fig. 18; Tabla 1).

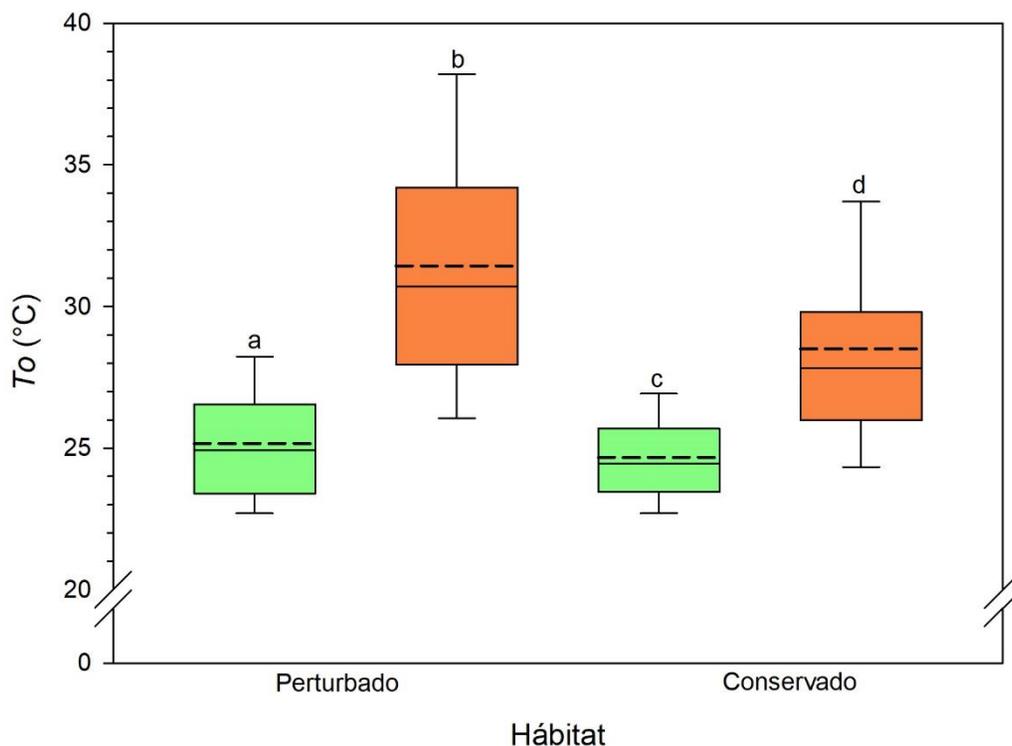


Figura 18. Temperatura operativa (T_o) (promedio \pm E.E.) de los modelos biofísicos de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Tabla 1. Condiciones ambientales de los hábitats durante las temporadas de estudio. Media \pm desviación estándar, el tamaño de la muestra se encuentra entre paréntesis (n). HR = Humedad relativa (Registrador automático de datos HOBO pro v2-U23-002) y T_o = temperatura operativa (Registrador automático de datos HOBO pro v2-U23-003).

Variables / Hábitat	Lluvias		Secas	
	Hábitat perturbado	Hábitat conservado	Hábitat perturbado	Hábitat conservado
Temperatura ambiental ($^{\circ}\text{C}$)	25.5 \pm 1.76 (505)	25.8 \pm 1.58 (455)	35.3 \pm 5.23 (890)	35.4 \pm 6.01 (583)
HR (%)	97.38 \pm 3.16 (505)	96.29 \pm 3.66 (455)	62.15 \pm 15.15 (890)	65.41 \pm 16.54 (583)
T_o ($^{\circ}\text{C}$)	25.1 \pm 2.30 (1956)	24.6 \pm 1.72 (1944)	31.4 \pm 4.74 (2408)	28.5 \pm 3.95 (2539)

7.2 Requerimientos térmicos

Temperatura corporal. La interacción hábitat*temporada afectando la T_c no fue estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=3.757$, $P=0.054$; Tabla 2; Fig. 19; Anexo B4, B10). Aunque si se encontraron diferencias entre hábitats durante la temporada de lluvias.

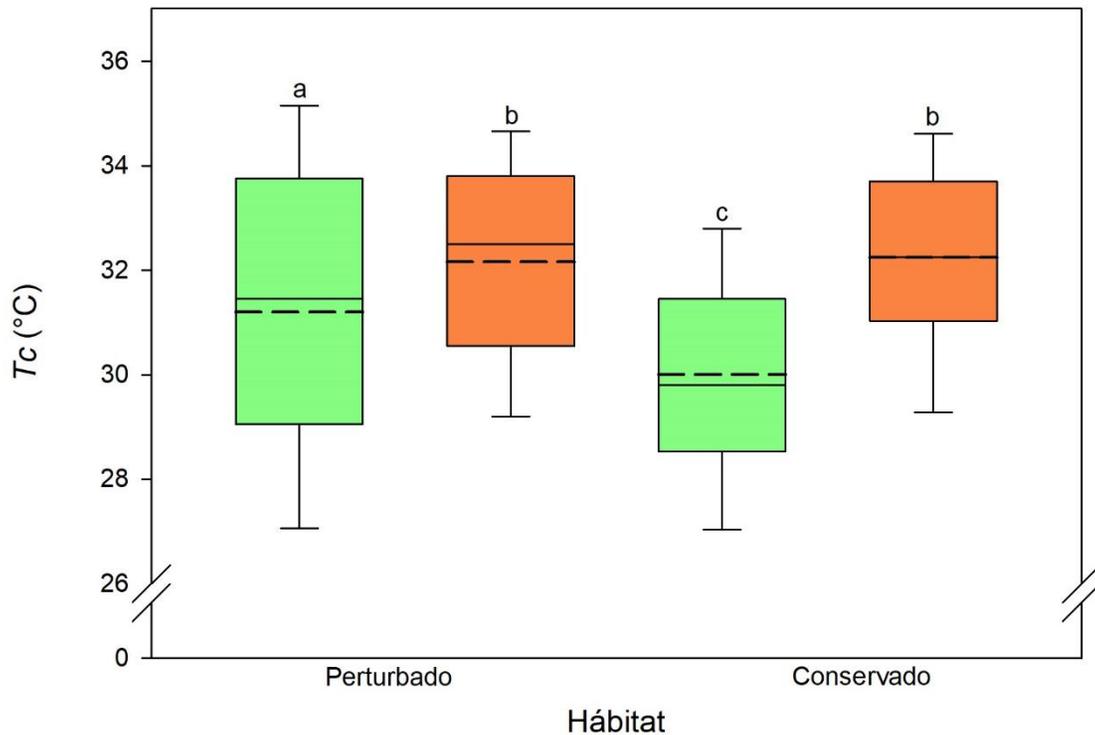


Figura 19. Temperatura corporal (T_c) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Del mismo modo, las interacciones hábitat*sexo/condición reproductiva afectando la T_c ($F_{(1,3)}=1.2432$, $P=0.291$; Fig. 20; Anexo B5) y temporada*sexo/condición reproductiva afectando la T_c ($F_{(1,3)}=1.268$, $P=0.283$, Anexo B6) no fueron estadísticamente significativas. No obstante, existen diferencias estadísticas entre los promedios de las T_c de las lagartijas independientemente del sexo/condición reproductiva entre las temporadas ($F_{(1,3)}=17.543$, $P<0.001$), siendo que, en general, durante la temporada de secas presentaron mayor T_c promedio que en la temporada de lluvias (Fig. 20). Sin embargo, al realizar las pruebas *pos hoc*, las hembras grávidas no presentaron diferencias entre los promedios entre temporadas, mientras que los machos y las hembras no grávidas si las presentaron (Anexo B7, B8, B9). Sin embargo, no hubo diferencias entre hábitats independientemente del sexo/condición reproductiva (Fig. 21).

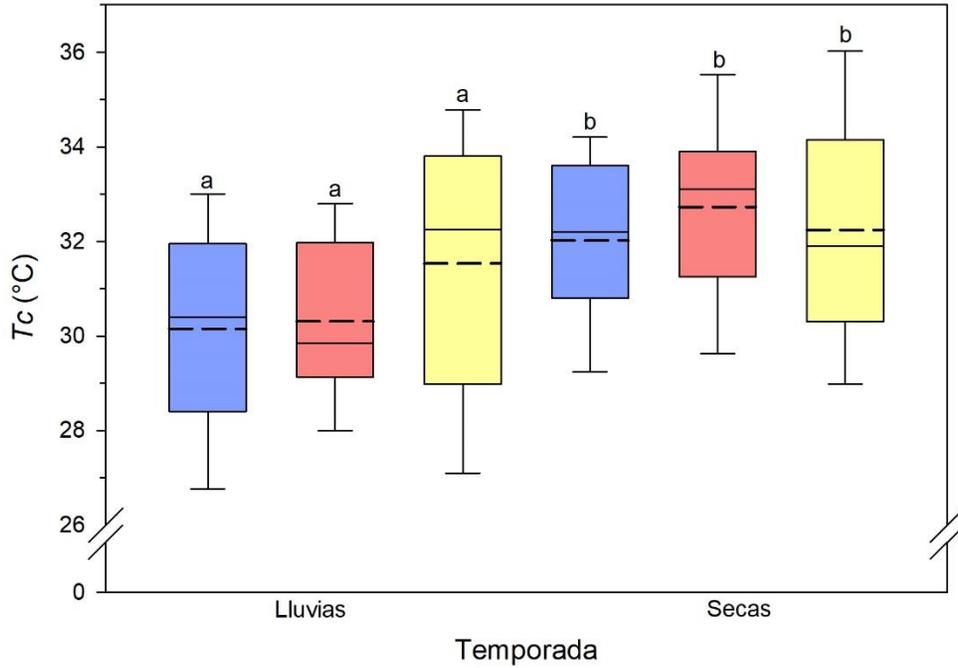


Figura 20. Temperatura corporal (T_c) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre temporadas y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

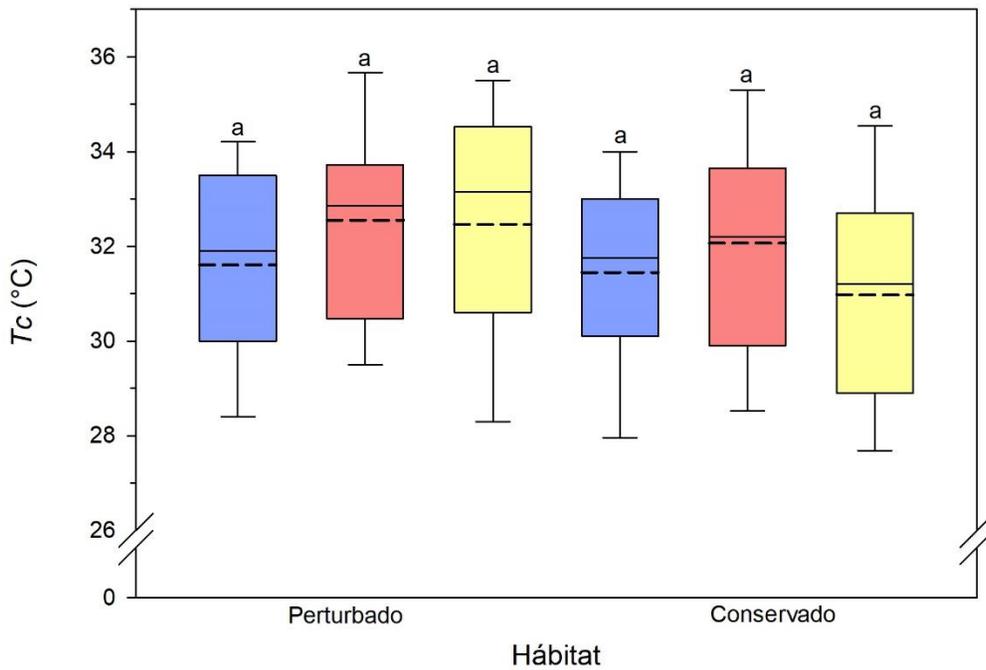


Figura 21. Temperatura corporal (T_c) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

Temperatura preferida. La interacción hábitat*temporada afectando a la T_p no fue estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=2.600$, $P=0.107$; Anexo B11, B17). Aunque, si se encontraron diferencias entre temporadas siendo más elevada la T_p durante la temporada de secas ($q=31.460$ $P<0.001$; Fig. 22).

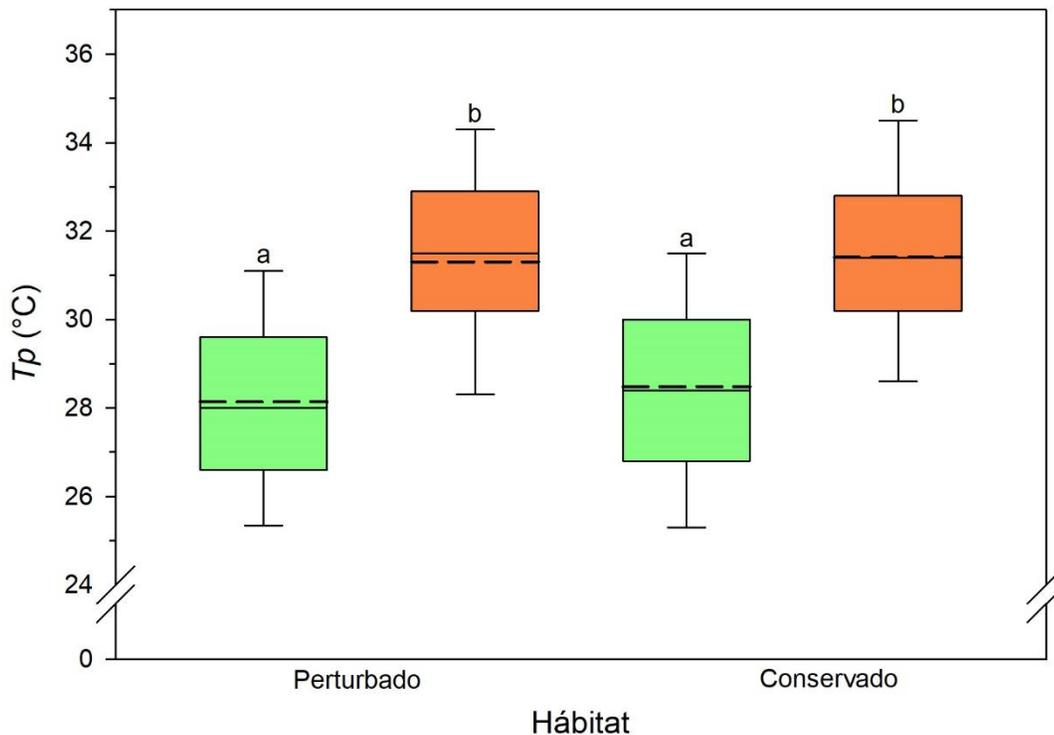


Figura 22. Temperatura preferida (T_p) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Del mismo modo al probar la interacción temporada*sexo/condición reproductiva afectando la T_p se observó que no fue estadísticamente significativa ($F_{(1, 3)}=0.605$, $P=0.546$; Fig. 23; Anexo B13). Se observaron diferencias entre los promedios de las T_p de las temporadas independientemente del sexo/condición reproductiva ($F_{(1)}=363.486$, $P<0.001$), siendo que durante la temporada de secas seleccionaron temperaturas preferidas promedio más elevadas que en la temporada de lluvias. Finalmente al probar la interacción hábitat*sexo/condición reproductiva afectando la T_p ($F_{(1)}=1.120$, $P=0.327$; Fig. 24; Anexo B12) tampoco fue estadísticamente significativa (Tabla 2).

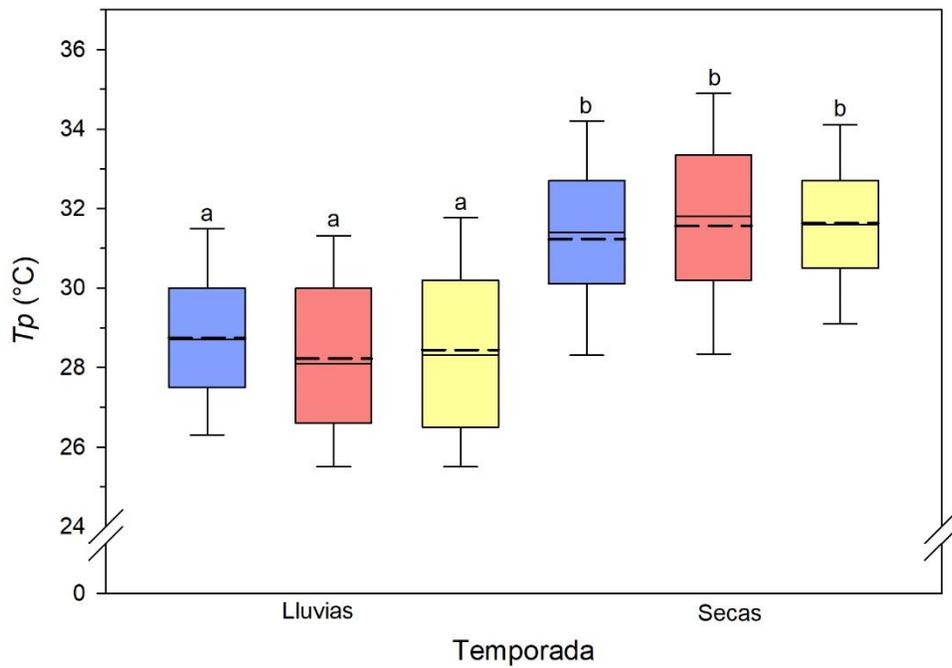


Figura 23. Temperatura preferida (T_p) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre temporada y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

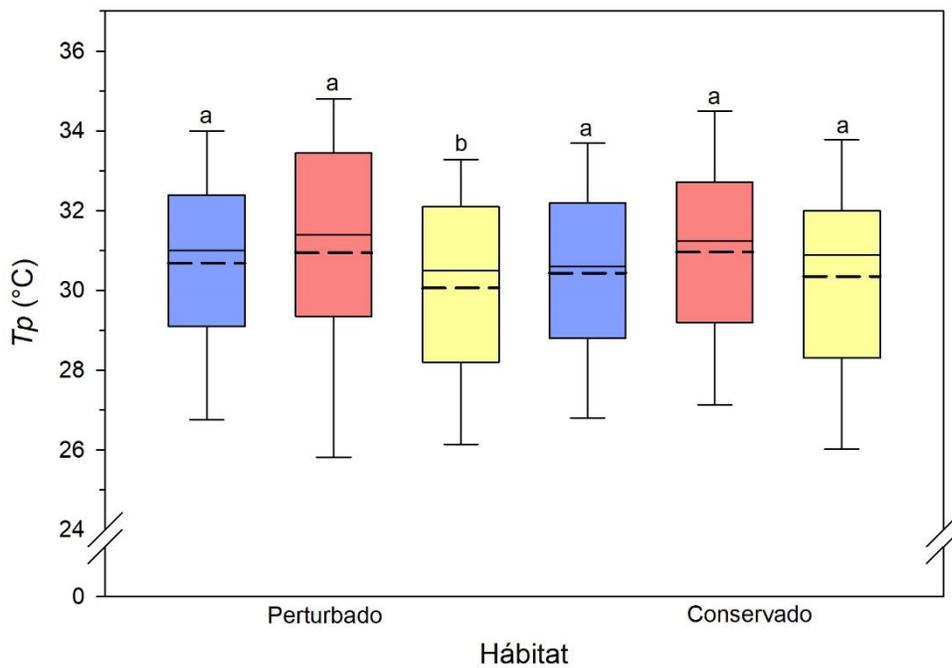


Figura 24. Temperatura preferida (T_p) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Tabla 2. Parámetros de termorregulación de *Anolis nebulosus* de cada tipo de hábitat. Media \pm desviación estándar, el tamaño de muestra se encuentra entre paréntesis (*n*). Requerimientos térmicos: *Tc*= Temperatura corporal en campo, *Tp*= Temperatura preferida en laboratorio.

Variables / Hábitats	Lluvias		Secas	
	Hábitat perturbado	Hábitat conservado	Hábitat perturbado	Hábitat conservado
<i>Tc</i> (°C)				
Machos	30.5 \pm 3.1 (18)	29.7 \pm 1.9 (18)	31.9 \pm 2.0 (61)	32.1 \pm 1.6 (42)
Hembras no grávidas	29.3 \pm 0.4 (2)	30.6 \pm 1.8 (6)	33.0 \pm 1.8 (14)	32.5 \pm 2.3 (19)
Hembras grávidas	32.4 \pm 2.8 (12)	30.1 \pm 2.2 (8)	32.5 \pm 2.2 (10)	31.8 \pm 2.4 (7)
Todos	31.2 \pm 3.0 (32)	30.0 \pm 1.9 (32)	32.1 \pm 2.0 (85)	32.2 \pm 1.9 (68)
<i>Tp</i> (°C)				
Machos	28.2 \pm 2.1 (19)	28.3 \pm 2.4 (20)	31.2 \pm 2.5 (68)	31.1 \pm 2.4 (45)
Hembras no grávidas	27.9 \pm 3.1 (2)	28.3 \pm 2.0 (6)	31.3 \pm 3.5 (16)	31.7 \pm 2.6 (20)
Hembras grávidas	28.0 \pm 2.3 (14)	28.8 \pm 2.9 (10)	31.4 \pm 2.1 (11)	31.8 \pm 2.0 (7)
Todos	28.1 \pm 2.3 (35)	28.4 \pm 2.5 (36)	31.3 \pm 2.6 (95)	31.4 \pm 2.4 (72)
Intercuartiles (<i>Tp</i>₂₅-<i>Tp</i>₇₅; °C)				
Machos	26.6-29.5	26.8-29.9	30.1-32.7	30.0-32.7
Hembras no grávidas	25.8-30.5	26.7-29.9	30.1-33.8	30.3-33.2
Hembras grávidas	26.5-29.5	26.4-30.9	30.5-32.7	31.0-32.7
Todos	26.6-29.6	26.8-30.0	30.2-32.9	30.2-32.8

7.3 Índices de termorregulación

Calidad térmica del hábitat. Al probar la interacción hábitat*temporada afectando *de* resultó ser estadísticamente significativa ($F_{(3,10)}=82.226, P<.001$; Fig. 25; Anexo B18, C1). El hábitat conservado en ambas temporadas presentó un mayor valor *de* promedio, lo que indica una menor calidad térmica. Durante la temporada de lluvias ambos hábitats presentaron un menor valor *de* promedio, lo que significa que en esta temporada la calidad térmica es mejor (Tabla 3).

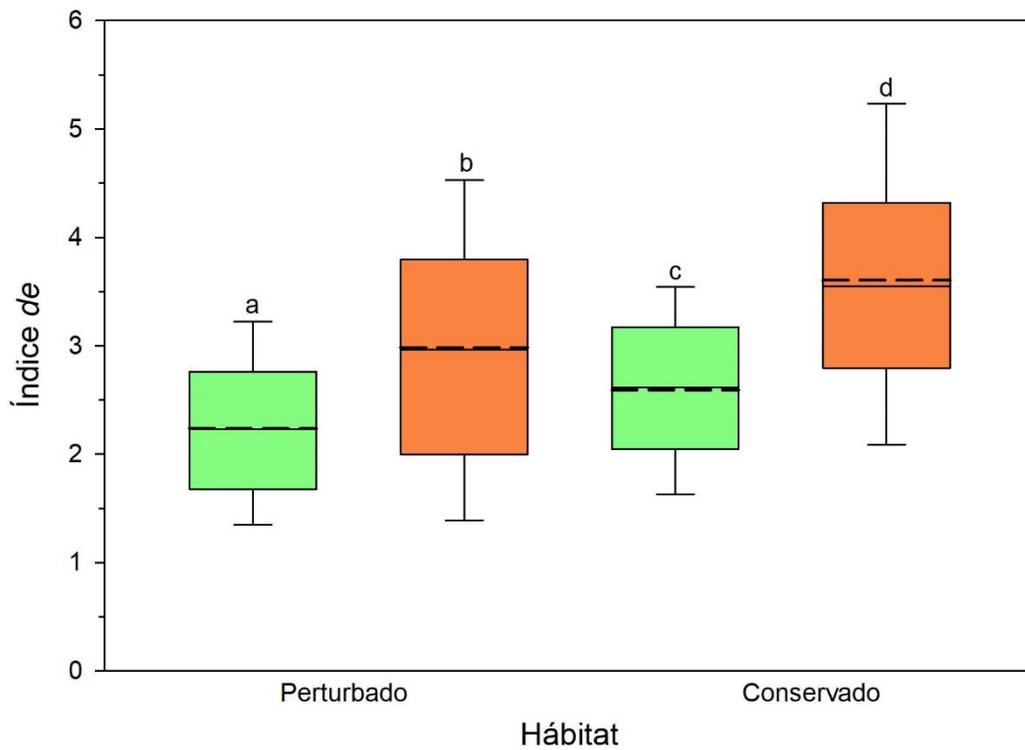


Figura 25. Índice de calidad térmica del hábitat (*de*) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Precisión de la termorregulación. La interacción hábitat*temporada afectando *db* es estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=543.470$; $P<0.001$; Fig. 26; Anexo B19 y C2;), en donde los individuos del hábitat perturbado durante la temporada de lluvias son menos precisos para termorregular, mientras que en el hábitat conservado lo son durante la temporada de secas.

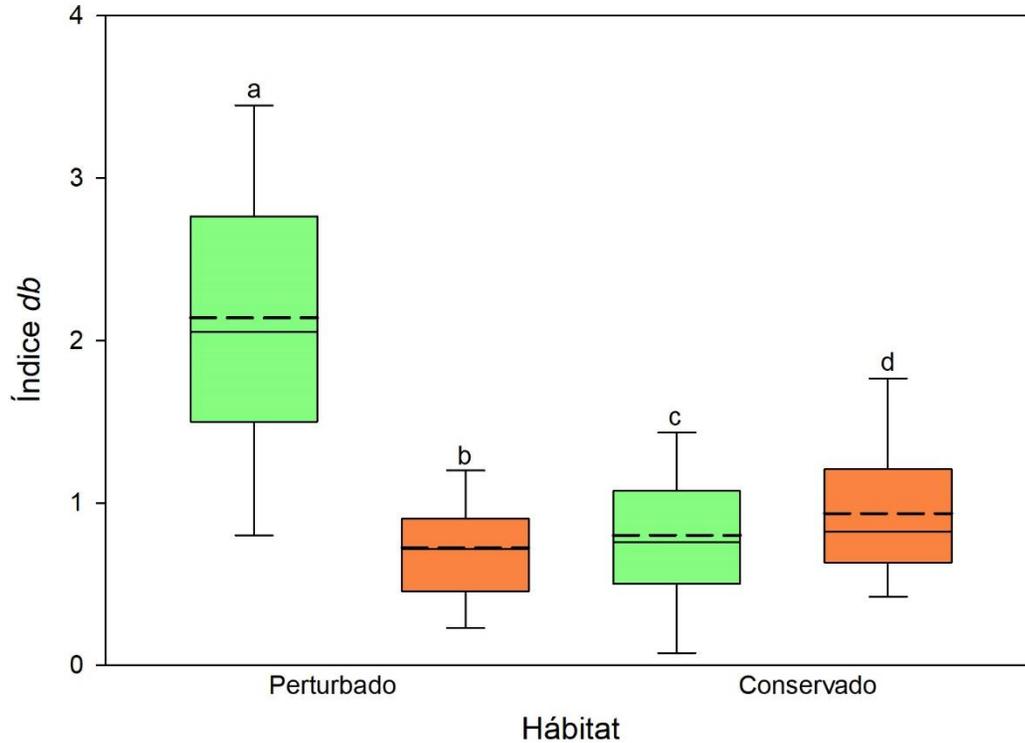


Figura 26. Índice de precisión de la termorregulación (*db*) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Del mismo modo, se probaron las interacciones temporada*sexo/condición reproductiva afectando *db* ($F_{(1,3)}=4.404$, $P=0.012$; Anexo B21, C4; Fig. 27) y hábitat*sexo/condición reproductiva afectando *db* ($F_{(1,3)}=103.768$, $P<0.001$; Anexo B20, C3; Fig. 28), las cuales fueron estadísticamente significativas. Se encontró un efecto negativo de la condición reproductiva en la temporada de secas en ambos tipos de hábitat y en la temporada de lluvias en el hábitat perturbado (Anexo B24), siendo las hembras grávidas los organismos que presentaron un mayor valor del índice, lo que significa que son menos precisas para termorregular (Anexo B25).

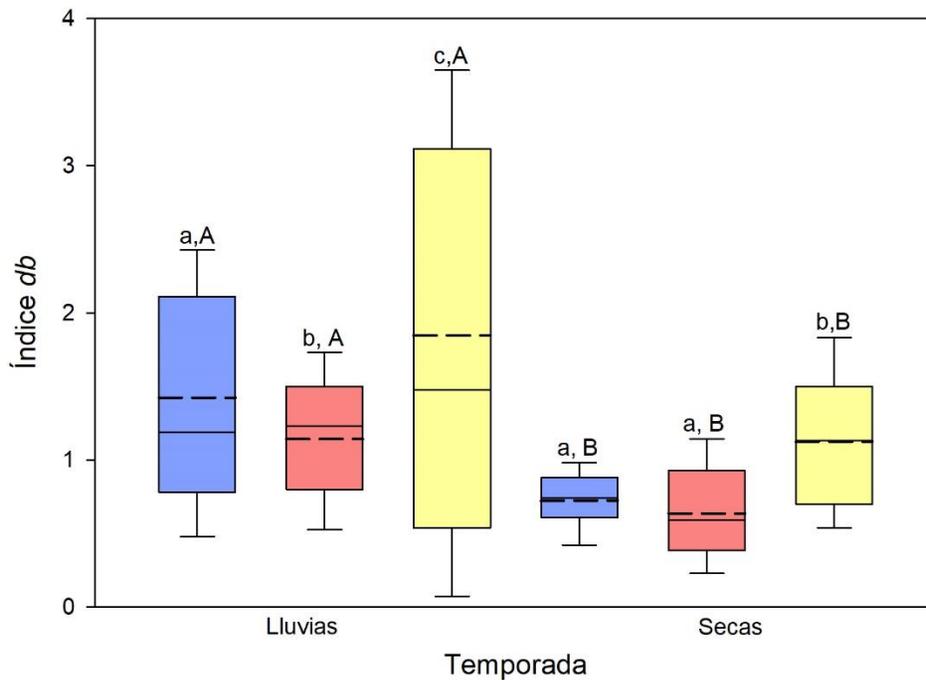


Figura 27. Índice de precisión de la termorregulación (db) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre temporada y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-temporada entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-temporada entre perturbado y conservado.

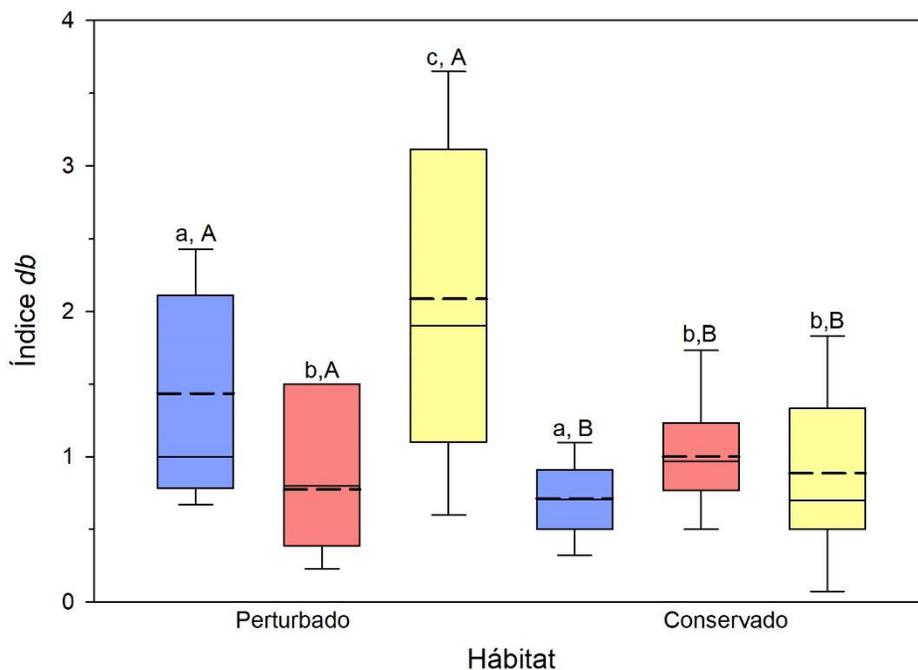


Figura 28. Índice de precisión de la termorregulación (db) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitat y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-sitios entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-sitios entre perturbado y conservado.

Eficiencia de la termorregulación de Hertz et al. (1993). La interacción hábitat*temporada afectando E es estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=543.470$, $P<0.001$; Fig. 29; Anexo B26). Durante la temporada de lluvias se encontraron diferencias estadísticas en los promedios del índice E entre hábitats ($q_{(1,3)}=53.857$, $P<0.001$), siendo que los individuos del hábitat conservado son más eficientes durante esta temporada, a diferencia de los que viven en el hábitat perturbado (Anexo C5). Por otro lado, durante la temporada de secas los individuos de ambos hábitats son eficientes, es decir, no se encontraron diferencias estadísticas entre los promedios del índice E ($q_{(1,3)}=1.143$, $P=0.419$).

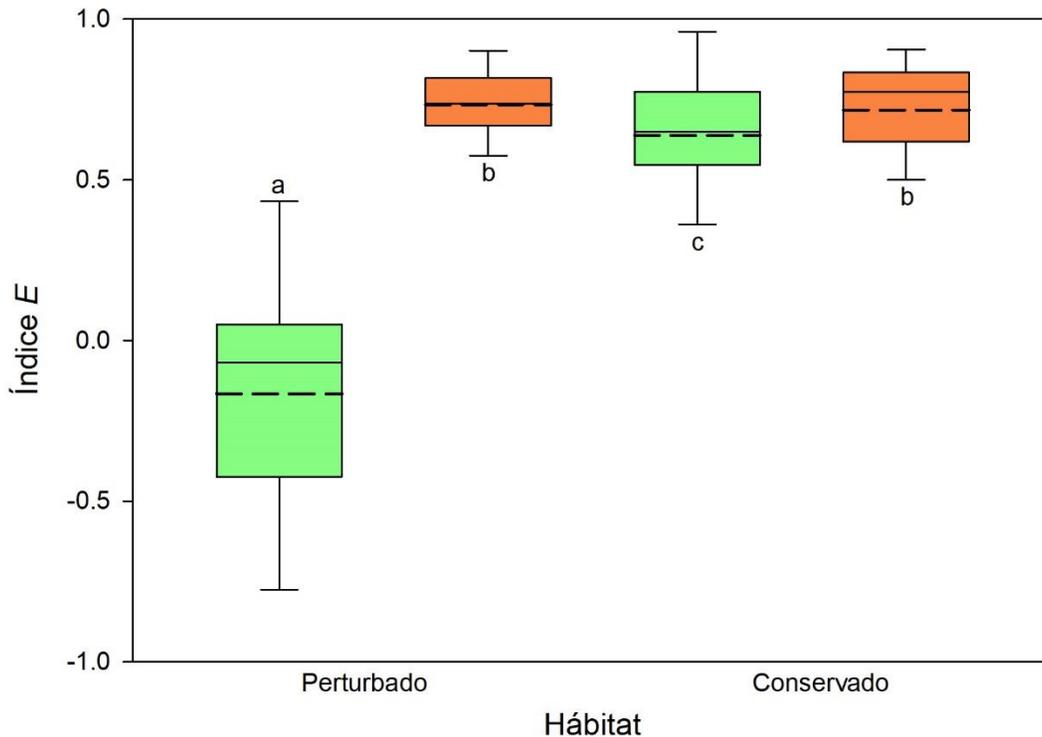


Figura 29. Índice de eficiencia de la termorregulación (E) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Del mismo modo, se probaron las interacciones temporada*sexo/condición reproductiva afectando E ($F_{(1,3)}=9.622$, $P<0.001$; Fig. 31; Anexo B28) y hábitat*sexo/condición reproductiva afectando E ($F_{(1,3)}=14.879$, $P<0.001$; Fig. 30; Anexo B27, C6) las cuales resultaron ser estadísticamente significativas. Se encontró un efecto negativo de la condición reproductiva durante la temporada de secas, así como en el hábitat perturbado durante la temporada de lluvias, en donde las hembras grávidas resultaron ser las menos eficientes para termorregular (Anexo C7). Por otro lado, durante la temporada de lluvias se observó que las hembras grávidas y los machos presentaron valores negativos del índice de eficiencia térmica, lo que significa que evaden sitios térmicamente ideales (Tabla 3; Anexo: B32).

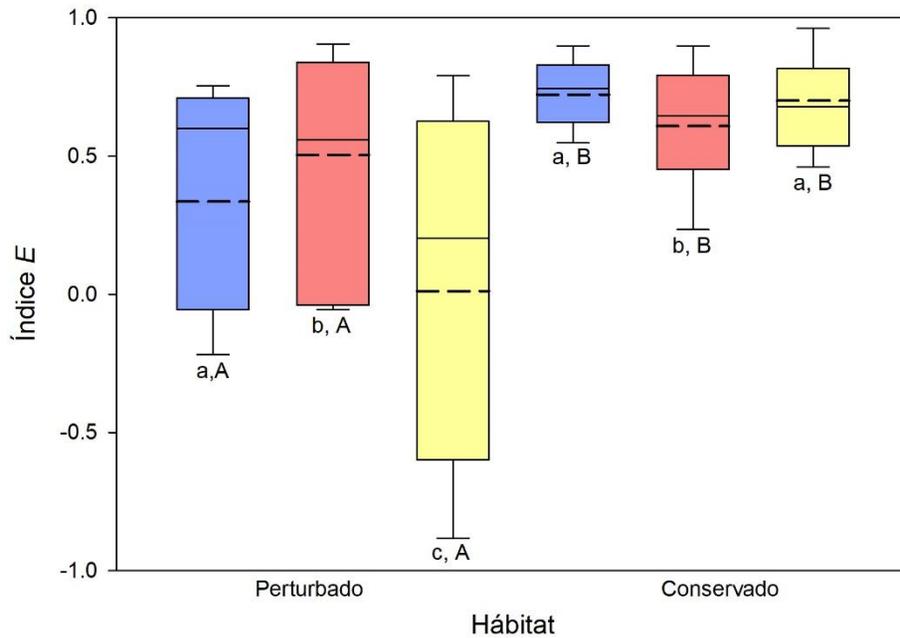


Figura 30. Índice de eficiencia de la termorregulación (E) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitat y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-sitios entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-sitios entre perturbado y conservado.

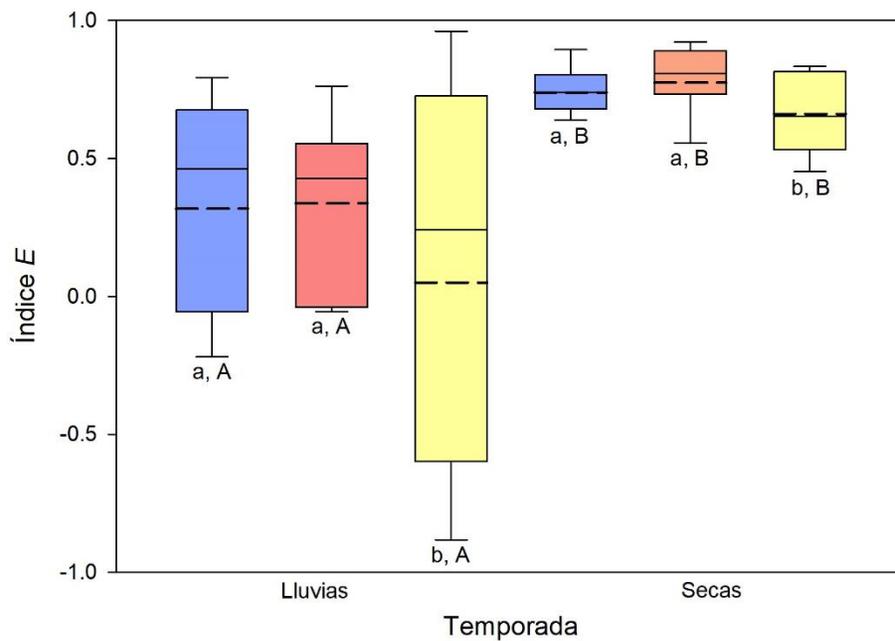


Figura 31. Índice de eficiencia de la termorregulación (E) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre temporada y sexo/condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-temporada entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-temporada entre perturbado y conservado.

Índice de eficiencia de la termorregulación de Blouin-Demers & Weatherhead (2001). La interacción hábitat*temporada afectando el índice *BD* es estadísticamente significativa ($F_{(1,3)}=143.228$, $P<0.001$; Fig. 32; Anexo B33, C8).

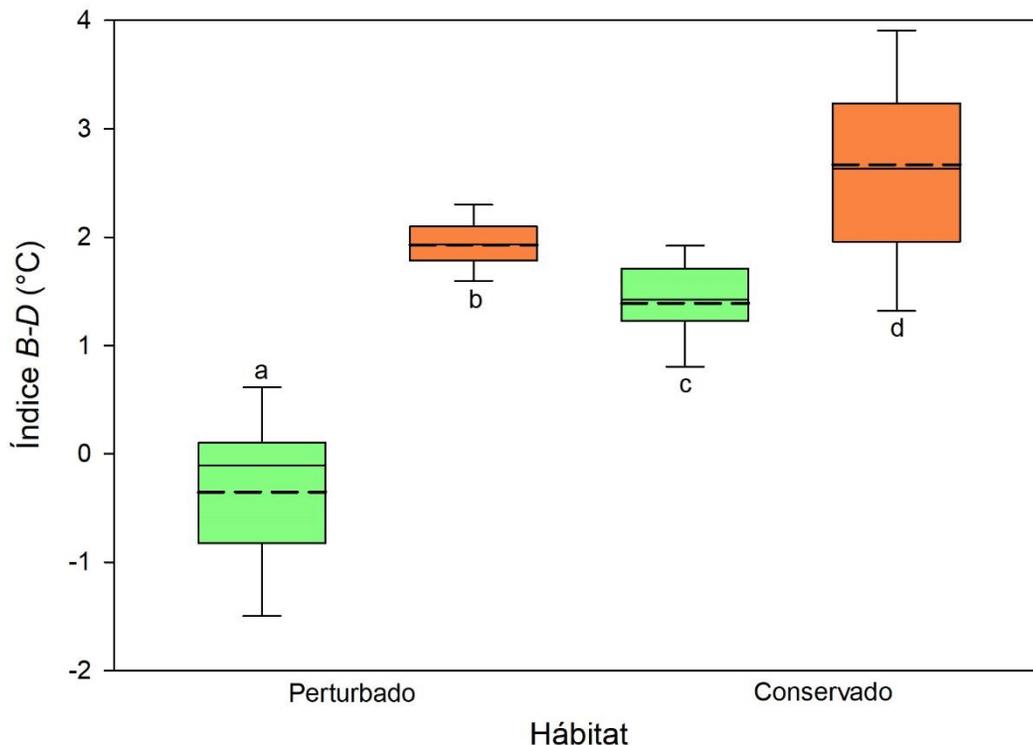


Figura 32. Índice de eficiencia térmica de Blouin-Demers & Weatherhead (*B-D*) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras denotan las diferencias estadísticas.

Del mismo modo, se probaron las interacciones hábitat*sexo/condición reproductiva afectando *BD* ($F_{(1,3)}=14.879$, $P<0.001$; Fig. 33; Anexo B34, C9) y temporada*sexo/condición reproductiva afectando *BD* ($F_{(1,3)}=9.622$, $P<0.001$; Fig. 34; Anexo B35, C10), las cuales resultaron ser estadísticamente significativas, en donde al igual que en el índice *E* se observó un efecto negativo de la condición reproductiva del índice durante la temporada de secas y en el hábitat perturbado durante la temporada de lluvias, ya que también se obtuvieron valores negativos del índice *BD* (Tabla 3; Anexo B38, B39).

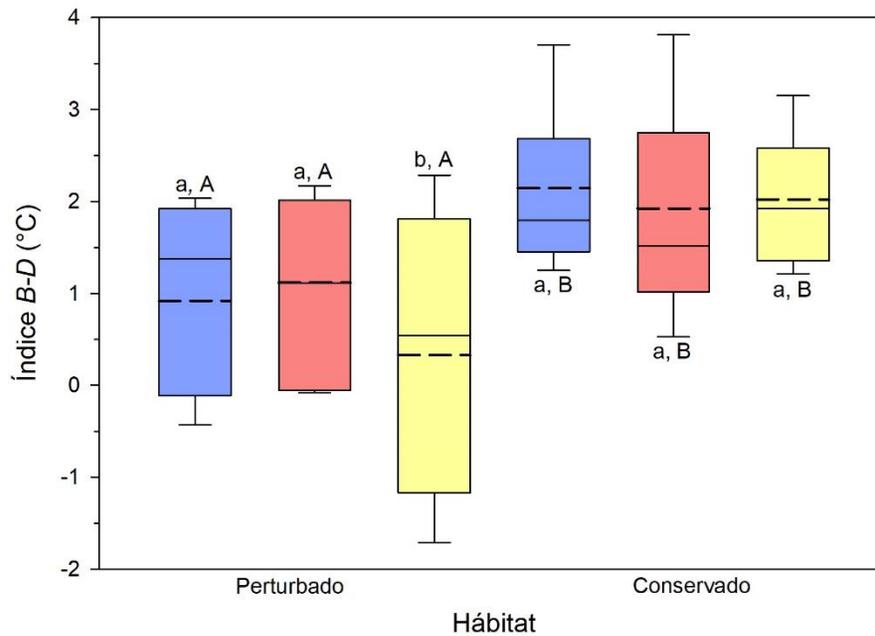


Figura 33. Índice de eficiencia térmica de Blouin-Demers & Weatherhead ($B-D$) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitat y sexo o condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-sitios entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-sitios entre perturbado y conservado.

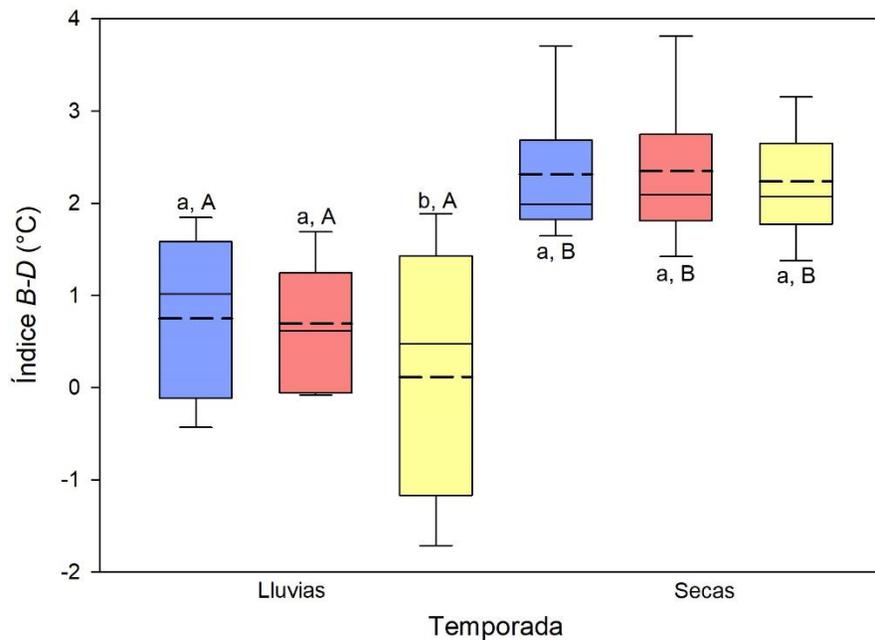


Figura 34. Índice de eficiencia térmica de Blouin-Demers & Weatherhead ($B-D$) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre temporada y sexo o condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media. Las letras minúsculas denotan las diferencias intra-temporada entre individuos del mismo sexo/condición reproductiva y las mayúsculas inter-temporada entre perturbado y conservado.

Tabla 3. Parámetros de termorregulación de *Anolis nebulosus* de cada tipo de hábitat de estudio. Media \pm desviación estándar, el tamaño de muestra se encuentra entre paréntesis (*n*). Índices de termorregulación: *E* = Índice de eficiencia termorreguladora por Hertz *et al.*, 1993; *de - db* = Índice de eficiencia termorreguladora por Blouin-Demers & Weatherhead, 2001 (*B-D*).

Variables / Hábitats	Lluvias		Secas	
	Hábitat perturbado	Hábitat conservado	Hábitat perturbado	Hábitat conservado
Calidad térmica del hábitat (<i>de</i>)				
Machos	2.01 \pm 0.03	2.34 \pm 0.03	2.70 \pm 0.05	3.37 \pm 1.2
Hembras no grávidas	1.42 \pm 0.02	2.25 \pm 0.03	2.36 \pm 0.04	3.63 \pm 1.2
Hembras grávidas	1.93 \pm 0.03	1.98 \pm 0.03	2.89 \pm 0.05	3.83 \pm 0.05
Todos	2.23 \pm 0.75	2.59 \pm 0.71	2.98 \pm 1.31	3.60 \pm 1.2
Precisión de la termorregulación (<i>db</i>)				
Machos	2.09 \pm 0.4	0.75 \pm 0.2	0.78 \pm 0.1	0.66 \pm 0.3
Hembras no grávidas	1.19 \pm 0.3	1.08 \pm 0.5	0.35 \pm 0.1	0.95 \pm 0.4
Hembras grávidas	3.13 \pm 0.6	0.56 \pm 0.3	1.03 \pm 0.4	1.21 \pm 0.6
Todos	2.14 \pm 0.9	0.72 \pm 0.3	0.80 \pm 0.4	0.93 \pm 0.5
Índice de eficiencia térmica (<i>E</i>)				
Machos	-0.04 \pm 0.2	0.67 \pm 0.1	0.71 \pm 0.04	0.76 \pm 0.1
Hembras no grávidas	0.15 \pm 0.2	0.51 \pm 0.2	0.85 \pm 0.08	0.70 \pm 0.2
Hembras grávidas	-0.61 \pm 0.3	0.71 \pm 0.1	0.64 \pm 0.1	0.68 \pm 0.1
Todos	-0.16 \pm 0.4	0.63 \pm 0.2	0.73 \pm 0.1	0.71 \pm 0.1
Índice de eficiencia térmica (<i>B-D</i>; °C)				
Machos	-0.08 \pm 0.4	1.58 \pm 0.2	1.92 \pm 0.1	2.70 \pm 1.2
Hembras no grávidas	0.22 \pm 0.3	1.16 \pm 0.5	2.01 \pm 0.2	2.68 \pm 1.3
Hembras grávidas	-1.19 \pm 0.6	1.42 \pm 0.3	1.85 \pm 0.4	2.62 \pm 0.6
Todos	-0.35 \pm 0.7	1.39 \pm 0.4	1.93 \pm 0.2	2.67 \pm 1.1

Se observó que *A. nebulosus* actualmente se encuentra viviendo cerca de sus límites de tolerancia térmica máxima, ya que la temperatura corporal promedio registrada en campo (*TCV_{máx}*), está muy cercana a la *TC_{máx}*. Sin embargo, las tolerancias mínimas registradas en campo (*TCV_{mín}*) están alejadas de la *TC_{mín}*. También se observó que la mayor frecuencia de registro de *T_c* en el hábitat perturbado se encuentra fuera del intervalo de *T_p*, sin embargo, las frecuencias mayores de *T_o* registradas para el mismo hábitat, se encuentran fuera del intervalo de *T_p* y algunos de los registros sobrepasan la *TC_{máx}* determinada para los organismos de este tipo de hábitat. Por otra parte, en el hábitat conservado la mayor frecuencia de registros de *T_c* si cae dentro del intervalo de *T_p* y no sobrepasan las *TC_{mín}* ni *TC_{máx}*, pero de igual manera que en el hábitat perturbado se pudo observar que la mayor frecuencia de *T_o* está muy por afuera del intervalo de *T_p*, aunque casi no sobrepasa la *TC_{máx}* (Fig. 35).

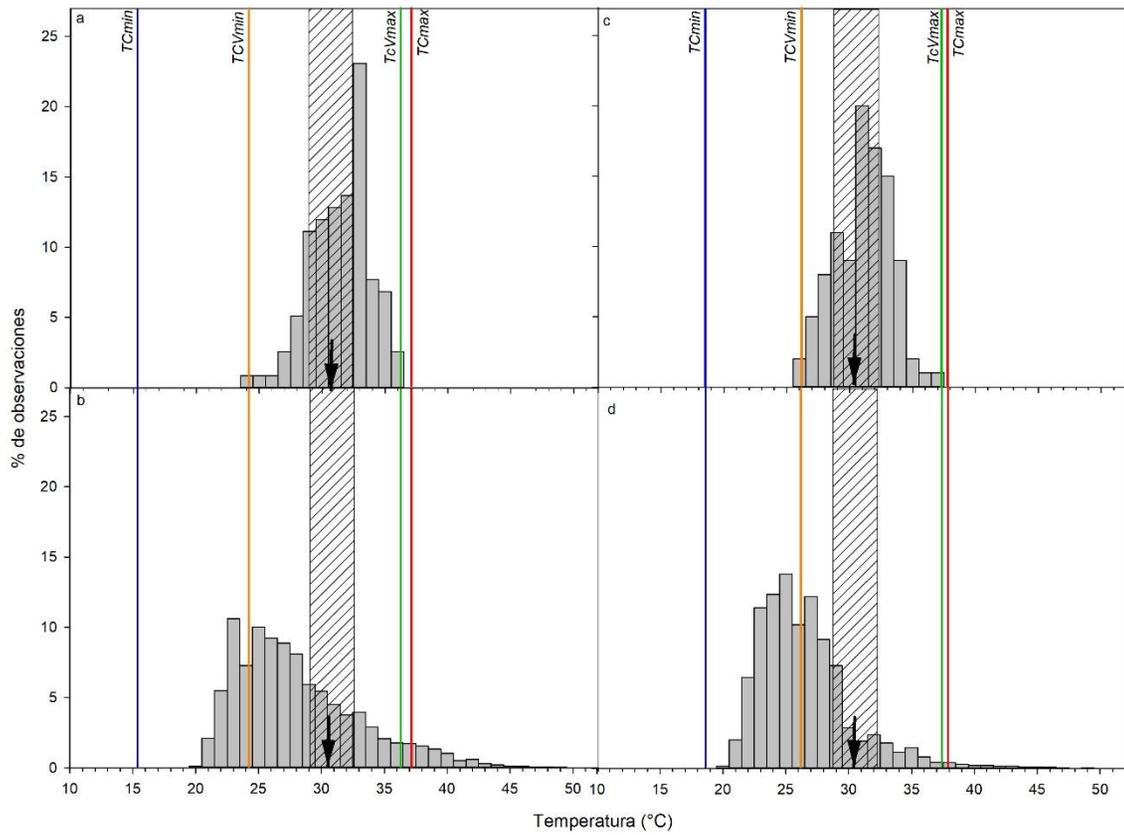


Figura 35. Distribución de temperatura operativa (T_o) de *Anolis nebulosus*: Hábitat perturbado (a), hábitat conservado (c), y temperatura corporal (T_c): Hábitat perturbado (b), hábitat conservado (d). El área sombreada indica intervalo de temperatura seleccionada (T_{set}) para cada tipo de hábitat y la flecha indica el promedio de T_{sel} .

8. DISCUSIÓN

Anolis nebulosus es una lagartija endémica de México de amplia distribución que habita las selvas bajas caducifolias del Pacífico mexicano. Se analizó el efecto que tiene la alteración ambiental sobre la ecología térmica de la especie al comparar un hábitat conservado y un hábitat transformado en potreros en dos temporadas. Se pudo observar que los individuos que habitan las zonas alteradas presentan un periodo de actividad diferente a los que habitan las zonas conservadas, lo que podría deberse a la falta de cobertura vegetal en los potreros, por lo que deben modificar su horario de actividad y buscar refugio en las horas más calientes para evitar morir por sobrecalentamiento.

Los reptiles, tienen mecanismos para absorber y disipar calor tales como la conducción o tigmotermia y la convección o heliotermia (Lara-Reséndiz, 2015). Se corroboró que *A. nebulosus* utiliza ambas estrategias de termorregulación, al igual que lo reportado por Woolrich-Piña *et al.* (2015) en donde lo consideran un termorregulador capaz de utilizar ambas estrategias (heliotermia y tigmotermia), además de ser un termorregulador activo. En algunas especies de *Anolis*, dependiendo del sitio que habiten, la estrategia de termorregulación varía con la oportunidad para termorregular, que puede estar limitada por la cubierta del dosel o por el costo relativo entre la termorregulación activa versus el termoconformismo (Fitch, 1973; Lee, 1980; Hertz *et al.*, 1993). Para muchas lagartijas del género *Anolis*, la termorregulación está limitada debido a que solo tienen o utilizan microhábitats sombreados (e. g. Vitt & Zani, 1996; Vitt *et al.*, 1995, 2008). Esto se puede deber a que estas lagartijas utilizan las diferentes fuentes de temperatura disponibles en su hábitat (Huey & Webster, 1976; Stevenson, 1985). La capacidad de *A. nebulosus* para termorregular probablemente esté relacionada con la presencia y el uso de microhábitats soleados, sombreados y mosaicos de sombra y sol (Woolrich-Piña *et al.* 2015).

La selva baja caducifolia es uno de los ecosistemas más afectados por las alteraciones de tipo antrópico, provocada por la deforestación y el cambio de uso de suelo para uso agropecuario (Ceballos *et al.*, 2010). Se ha visto que esta alteración genera cambios en las condiciones ambientales de los sitios, por ejemplo, la humedad relativa o la temperatura microambiental (Jauregi, 2004; Kalnay & Cai, 2003; Lowry, 1998; Mahfouf *et al.*, 1987; Segal *et al.*, 1988; Pielke *et al.*, 1998). En este caso, pudimos comprobar que nuestra hipótesis 1 se cumple pues la transformación del hábitat genera un aumento en las temperaturas ambientales y operativas lo que produce una disminución de la humedad relativa. Cabe mencionar que probablemente la forma en que fueron colocados los registradores de datos que registraron la temperatura ambiental y la humedad relativa, no es la mejor, pues se recomienda que se coloquen suspendidos similar a la altura promedio de la percha, es por lo que nuestros datos podrían tener un sesgo debido a la condensación que se produjo en la campana protectora. Los organismos que habitan estos ecosistemas enfrentan las condiciones ambientales de distintas formas. Algunas especies tienen ciclos de vida muy cortos, como es el caso de *A. nebulosus* (Ramírez-Bautista, 2009), mientras que otras, como las aves o los mamíferos, se mueven a zonas

más favorables (Balvanera *et al.*, 2000), pero no es el caso de estas lagartijas. Algunas especies modifican su dieta o presentan ciertas adaptaciones de tipo metabólico que les ayudan a sobrevivir con una mínima cantidad de agua en las temporadas más agrestes que generalmente son durante las secas (Balvanera *et al.*, 2000).

Algunos estudios han demostrado que la selección de la altura de la percha influye en la termorregulación y la capacidad de escapar de los depredadores (Garland & Losos, 1994; Losos & Irschick, 1996) y que la temperatura ambiental y la altura de la percha pueden ser factores que tienen un papel importante en la termorregulación (Jenssen, 1973; Lister & García, 1992). Ramírez-Bautista & Benabib (2001) determinaron que la altura de la percha de las hembras y los machos aumentaba con T_c , T_a y T_s . Al igual que lo publicado por Ramírez-Bautista & Benabib (2001), se observó en este estudio que los machos de nuestra zona de estudio, también usan perchas más altas a comparación de las hembras (Anexo A1 y A2) lo cual parece ser un patrón común del género *Anolis* (Fleming & Hooker, 1975; Lister & García, 1992). De la misma forma Jenssen (1970) indica que esto también puede ser consecuencia del comportamiento reproductor, ya que los machos al perchar más alto pueden ser más visibles y realizar despliegues para atraer a las hembras. Ramírez-Bautista & Benabib (2001) concluyeron que para los machos es más importante el cortejo que la protección, puesto que el perchar más alto son más visibles para las hembras, las cuales perchan más bajo para estar protegidas.

A pesar de la alteración existente en nuestros hábitats de estudio, pudimos probar que nuestra hipótesis sobre los requerimientos térmicos se cumple, pues no hay diferencia de los requerimientos de los organismos asociados al hábitat y sexo o condición reproductiva, pero si lo hay entre temporadas ya que en la temporada de secas seleccionan una mayor temperatura corporal en comparación con la temperatura seleccionada durante la temporada de lluvias. La temperatura corporal de *A. nebulosus* (en conjunto) de nuestros dos hábitats de estudio (31 °C) es similar a la obtenida por Jenssen (1970) que fue de 29.7 °C en una población de Nayarit y mayor a la registrada por Díaz-Marín (2016) para *A. forbesi* (28.6 °C) de igual manera es similar a la registrada por Ramírez-Bautista & Benabib (2001) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco (30 °C) pero difiere del registro de Woolrich-Piña *et al.* (2015) en Nayarit (34 °C), lo que podría deberse a las características propias de la especie (Ballinger *et al.*, 1970; Huey & Webster, 1976; Vitt *et al.*, 2003; Losos, 2009; Velásquez *et al.*, 2011). Nuestros resultados son similares a lo reportado por Carmona-Gallegos (2016) para *A. antonii* el cual es capaz de habitar hábitats alterados, pero al igual que *A. nebulosus*, también habita sitios con temperaturas cercanas a sus límites térmicos. Aunque no se encontraron diferencias en los promedios de las temperaturas corporales de las lagartijas que habitan los dos diferentes hábitats, temporada y sexo o condición reproductiva, los organismos presentaron temperaturas corporales más elevadas que sus temperaturas preferidas, es decir, están experimentando temperaturas más elevadas y fuera del intervalo de temperatura seleccionada cuando se encuentran activos. Se ha documentado que *A. nebulosus* habita algunos sitios alterados, esto probablemente debido a su tamaño pequeño y su dieta generalista, ya que son rasgos que le permiten habitar estos sitios

(Berriozabal-Islas *et al.*, 2017). Sin embargo, es importante reflexionar sobre el hecho de que estas lagartijas estén realizando sus actividades cotidianas presentando temperaturas corporales más elevadas que sus temperaturas seleccionadas. Lo que podría indicar que están habitando sitios térmicamente adversos.

En otras especies del mismo género como *A. forbesi*, los machos presentaron una temperatura corporal (en actividad) similar a la de las hembras (Díaz-Marín, 2016). Esta similitud indica que tanto machos como hembras, expuestos a condiciones ambientales similares, lo cual probablemente se deba a la similitud en su ciclo de actividad, uso del microhábitat y hábitos alimentarios (Güizado-Rodríguez & Casas-Andreu, 2007). Además, la poca diferencia que existe entre la temperatura corporal tanto de hembras como de machos podría indicar un microambiente térmico estable, como lo propusieron Huey & Slatkin (1976), aunque elevado de acuerdo con sus requerimientos. El tamaño, la forma y el color de las lagartijas, son características que en algunos casos influyen sobre la temperatura corporal de las lagartijas (Brattstrom, 1965; Bakken, 1989; Castilla *et al.*, 1999). Debido a esto, es probable que las hembras ganen o pierdan temperatura más rápidamente que los machos, debido a la diferencia de tamaños.

Lara-Reséndiz *et al.* (2014) concluyeron que los componentes abióticos como, por ejemplo; la radiación solar, la temperatura y la humedad; influyen en la calidad térmica del hábitat. Por lo tanto, se esperaba que el hábitat perturbado presentara una baja calidad térmica, independientemente de la temporada. Sin embargo, el hábitat conservado presentó un menor índice de calidad térmica siendo esta aún menor durante la temporada de secas. Esto sucede porque los requerimientos térmicos de *Anolis nebulosus* son más elevados que las temperaturas que les ofrece el sitio conservado, es decir que cuando las hembras se encuentran en estado de gravidez, es más conveniente para ellas estar en el hábitat perturbado, pues satisface sus requerimientos térmicos con temperaturas más elevadas. Diversos estudios indican que la calidad térmica del hábitat influye en diversos rasgos de tipo fisiológico y ecológico de los reptiles, como, por ejemplo, el comportamiento termorregulador, el rendimiento fisiológico y el periodo de actividad (Aguilar & Cruz, 2010; Fernández *et al.*, 2011; Huey *et al.*, 2003; Ibarguengoytia *et al.*, 2007; Kubisch *et al.*, 2011; Lara-Reséndiz *et al.*, 2013b). Por lo tanto, se cree que durante la época de gestación (que está asociada a la temporada de lluvias), las hembras grávidas sufren menos por la calidad térmica en comparación de las que están bajo esta condición durante la temporada de secas. Cabe resaltar que en el año 2019 la lluvia total anual fue deficitaria a nivel nacional (CONAGUA, 2019a), el mes de marzo fue uno de los meses más secos del año y el estado de Colima fue uno de los estados con mayor déficit de lluvia (CONAGUA, 2019b), por otro lado, junio fue considerado el mes más seco desde 1998 para el estado (CONAGUA, 2019c), esto provocó que hubiera hembras en estado de gravidez cuando aún no comenzaban las lluvias.

La temperatura operativa en el hábitat perturbado durante la temporada de lluvias fue mayor que en el hábitat conservado, lo cual tiene un efecto en el índice de precisión de la

termorregulación, en donde la población en general, independientemente del sexo o condición reproductiva presentó un valor alto del índice. Esto significa menor precisión para termorregular. Sin embargo, encontramos un efecto de la condición reproductora en la precisión para termorregular de los organismos ya que independientemente del hábitat o temporada las hembras grávidas siempre fueron menos precisas para termorregular, a diferencia de lo publicado por Woolrich-Piña *et al.* (2015) quienes observaron que las hembras grávidas son más precisas que los machos y ligeramente menos precisas que las hembras no grávidas. La termorregulación de tipo conductual es mucho más precisa que la de tipo fisiológica y debido a esto, puede incrementar rápidamente la temperatura corporal, sin embargo, los organismos deben buscar sitios que les proporcionen sombra durante las horas más cálidas para evitar un sobrecalentamiento (Huey, 1974; Hertz & Huey, 1981; Losos, 2009; Martínez-Grimaldo, 2009). En este caso, las hembras grávidas son menos precisas porque tienen requerimientos térmicos diferentes durante la temporada de secas. De acuerdo con Sanger *et al.* (2018), la vida de los embriones de lagartijas del género *Anolis* es particularmente sensible al estrés térmico. En las etapas donde el crecimiento embrionario es el proceso principal, las hembras grávidas tienden a ser más sensibles a las alteraciones ambientales, principalmente durante la ovoposición, cuando los huevos están expuestos brevemente al ambiente externo. La etapa crítica en la morfogénesis ocurre cuando los huevos son depositados y el cuidado parental cesa (Andrews & Mathies, 2000; Noro *et al.*, 2009; Sanger *et al.*, 2008; Whiteley *et al.*, 2017). Es por esto, que al existir un aumento en las temperaturas microambientales las hembras grávidas deben ser más precisas durante la etapa de gestación, y así evitar efectos deletéreos en los embriones (Sanger *et al.*, 2018).

Anolis nebulosus, en general, resultó ser un termorregulador eficiente en ambos tipos de hábitat, sin embargo, las hembras grávidas y los machos resultaron ser los menos eficientes en el hábitat perturbado durante la temporada de lluvias. Esto probablemente se debe a que experimentan temperaturas corporales cercanas a sus requerimientos, por lo tanto, su esfuerzo es reducido. Por otro lado, los valores negativos en el índice de Blouin-Demers nos indican que, si bien las temperaturas son adecuadas, los machos y las hembras grávidas están evadiéndolas. Probablemente esto se deba a que los organismos están evitando sitios térmicamente adecuados por algún otro factor ecológico como la depredación, la disponibilidad de perchas adecuadas, la disminución de la locomoción asociada al estado reproductivo o la competencia intraespecífica, ya que es probable que debido a la alteración exista una menor disponibilidad de alimento.

Rengifo *et al.* (2019) determinaron que las especies del género *Anolis* se ven favorecidas por ciertas estructuras arbóreas, donde encuentran las condiciones adecuadas (e. g. la cantidad y frecuencia de la precipitación, disponibilidad de alimento y cobertura del dosel) para su desarrollo. Dentro de este género se existen especies con una mayor plasticidad fenotípica que les permite habitar en una gran variedad de estructuras arbóreas independientemente del estado de conservación del hábitat. Las especies de este género, presentan respuestas a los cambios que pudiera haber en la vegetación, debido a la actividad humana, es por esto que se considera que

este género podría funcionar como indicador del estado de conservación de distintas coberturas vegetales, donde algunas especies presentan preferencia por algunas coberturas y estados de los bosques (Rengifo *et al.*, 2019).

La $TC_{m\acute{a}x}$ es un rasgo que es a menudo relativamente inerte dentro de las poblaciones, entre poblaciones o incluso entre especies estrechamente relacionadas (e. g., Cruz *et al.*, 2005; Kellermann *et al.*, 2012; Muñoz *et al.*, 2014), es posible que los cambios en la tolerancia al calor sean inducidos por otros cambios ambientales o rasgos fisiológicos, como los regímenes de precipitación (Clusella-Trullas *et al.*, 2011), la pérdida de agua por evaporación (Tracy *et al.*, 2008) o a la deshidratación (Rezende *et al.*, 2011). La termorregulación conductual, aunque altamente efectiva, no es suficiente para compensar los cambios estacionales en el entorno térmico (Domínguez-Guerrero *et al.*, 2019).

El cambio estacional en la aclimatación térmica dentro de una sola población es bastante dramático, por ejemplo, la tolerancia al frío es lábil dentro de *S. torquatus* y cambia en paralelo con las condiciones ambientales durante todo el año (Domínguez-Guerrero *et al.*, 2018), esto es similar a lo que sucede con *A. nebulosus* ya que sus tolerancias térmicas, sobre todo las máximas, podrían variar de acuerdo con la temporada (lluvias o secas).

Todo esto nos indica que, al igual que el caso de *A. antonii*, a pesar de que *A. nebulosus* es capaz de habitar zonas perturbadas en la actualidad, si en un futuro las temperaturas ambientales aumentan, las poblaciones de esta especie podrían ver mermada su supervivencia ya que actualmente están viviendo cerca de sus límites térmicos, es decir, las temperaturas corporales que experimentan en el medio natural se encuentran muy cerca de su límite de tolerancia térmica máxima.

9. CONCLUSIONES

- La diferencia en los horarios de actividad de *A. nebulosus* entre los hábitats (bimodal en el hábitat perturbado y unimodal en el conservado), probablemente se debe a la falta de cobertura vegetal en el hábitat perturbado. Por lo que, en las horas más cálidas, las lagartijas se resguardan para evitar el sobrecalentamiento mientras que en el hábitat conservado tienen más horas de actividad continua, al menos en la temporada húmeda ya que el dosel de los árboles les ayuda a evitar el sobrecalentamiento. Sin embargo, de acuerdo a sus requerimientos térmicos, el hábitat perturbado es mejor pues presenta temperaturas más similares a sus referencias térmicas.
- Los individuos de *Anolis nebulosus* son termorreguladores activos y utilizan la heliotermia y tigmotermia como estrategias de termorregulación.
- De acuerdo con nuestra hipótesis 1, se encontraron diferencias en las condiciones ambientales de los hábitats, en el hábitat perturbado las temperaturas son más elevadas en comparación con el hábitat conservado, mientras que la humedad relativa es menor. Esto se puede deber a la ausencia de vegetación en las zonas perturbadas, lo que permite el paso de mayor cantidad de radiación y por lo tanto hay mayor evaporación, sin embargo, *Anolis nebulosus* habita ambos sitios con diferentes calidades térmicas.
- Nuestra hipótesis 5, sobre los requerimientos térmicos se cumple de manera parcial, pues los requerimientos térmicos de *A. nebulosus*, fueron similares entre los organismos que habitan los diferentes hábitats, independientemente del sexo o condición reproductiva, aunque si hubo diferencia entre temporadas. Esto podría indicar que los organismos pueden tener diferentes requerimientos térmicos a lo largo del año, es decir, requerimientos térmicos específicos para las temporadas y las actividades biológicas que deben desempeñar (e.g. forrajeo, reproducción, competencia, etc.), esto se ha registrado en otros géneros de lagartijas como *Sceloporus* (Domínguez-Guerrero *et al.*, 2018) y *Liolaemus* (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2009).
- A diferencia de lo esperado, el hábitat conservado presentó una baja calidad térmica a diferencia del hábitat perturbado debido a que presenta bajas temperaturas, esto de acuerdo con los requerimientos térmicos de las lagartijas, siendo aún menor durante la temporada de secas. Esto indica que *Anolis nebulosus*, independientemente de la temporada, puede habitar sitios donde existe una menor cobertura vegetal. Estos sitios parece que le proveen las condiciones térmicas adecuadas que satisfacen los requerimientos fisiológicos y ecológicos de las lagartijas, como el comportamiento termorregulador, rendimiento fisiológico y periodo de actividad.
- Las hembras grávidas del hábitat perturbado, durante la temporada de lluvias resultaron ser las menos precisas para termorregular, seguidas de los machos del mismo hábitat y temporada. Esto

sugiere que el hábitat les brinda las condiciones adecuadas para mantener sus requerimientos térmicos dentro del intervalo de temperatura seleccionada y por lo tanto su esfuerzo para termorregular es menor.

- Nuestra hipótesis 3, sobre los índices de precisión y eficiencia térmica también se cumple pues *Anolis nebulosus* es un termorregulador eficiente en general en ambos tipos de hábitat, aunque en el hábitat perturbado y durante la temporada de lluvias, las hembras grávidas y los machos evaden los hábitats térmicamente ideales, probablemente debido a la susceptibilidad a la depredación o a la competencia por los recursos en este tipo de hábitat.
- La evasión de los sitios térmicamente ideales por parte de las hembras grávidas en el hábitat perturbado durante la temporada de lluvias puede deberse principalmente a su condición reproductiva. Las hembras al estar expuestas, es decir, sin protección de la vegetación, podrían ser depredadas fácilmente y no poseen la misma capacidad motriz que el resto de la población debido a su condición. Además, es probable que haya menor disponibilidad de alimento en ese hábitat durante las lluvias, ya que la mayoría de los insectos se concentran en los sitios con mayor vegetación.
- Las poblaciones de *A. nebulosus* que viven en los hábitats tanto perturbados como conservados en “El Arrayanal”, Minatitlán, Colima, experimentan temperaturas corporales, ambientales y operativas más elevadas de las seleccionadas y también cercanas a sus límites térmicos máximos principalmente durante la temporada de secas. Esto en un futuro podría provocar la disminución o extirpación de las poblaciones.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adolph, S. C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71: 315-327.
- Aguilar, R. & Cruz, F. B. (2010). Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology*, 44: 236-241.
- Álvarez-Berrios, N. L., & Aide, M. C. (2016). Land Change, Urban Expansion, and Gold Mining in Latin America: A Land System Science Approach. *Tesis*. Universidad de Puerto Rico.
- Andrews, R. M., Mathies, T., & Warner, D. A. (2000). Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs*, 14: 420-431.
- Angilletta Jr, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*, 27(4): 249-268.
- Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in non-avian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, 57(5): 1151-1163.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1-58.
- Bakken, G. S. (1989). Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. *Ecology*, 70(4): 922-930.
- Bakken, G. S. (1992). Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194-216.
- Ballinger, R. E., Marion, K. R., & Sexton, O. J. (1970). Thermal ecology of the lizard, *Anolis limifrons* with comparative notes on three additional Panamanian anoles. *Ecology*, 51(2): 246-254.
- Balvanera, P., Islas, Á., Aguirre, E., & Quijas, S. (2000). Las selvas secas. *Ciencias*, 57: 18-24.
- Bennett, A. F., & John-Alder, H. (1986). Thermal relations of some Australian skinks (Sauria: Scincidae). *Copeia*, 57-64.
- Berriozabal-Islas, C., Badillo-Saldaña, L. M., Ramírez-Bautista, A., & Moreno, C. E. (2017). Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the Pacific Coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, 10: 1-11.

- Bezaury, J. (2010). Las selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury Creel J. & Dirzo R. Eds. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F., 235-250.
- Blouin-Demers, G., & Nadeau, P. (2005). The cost–benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology*, 86(3): 560-566.
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P. J. (2001). Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology*, 82(11): 3025-3043.
- Brattstrom, B. H. (1965). Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist*, 376-422.
- Buckley, C. R., Jackson, M., Youssef, M., Irschick, D. J., & Adolph, S. C. (2007). Testing the persistence of phenotypic plasticity after incubation in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Evolutionary Ecological Research* 9:169–183.
- Castilla, A. M., Gosá, A., Galán, P., & Pérez-Mellado, V. (1999). Green tails in lizards of the genus *Podarcis*: do they influence the intensity of predation? *Herpetologica*, 55 (4): 530-537.
- Ceballos, G., & Garcia, A. (1995). Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forests in western Mexico. *Conservation Biology*, 9(6): 1349-1356.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., & Bezaury Creel, J. (2010). Áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico mexicano. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury Creel J. & Dirzo R. Eds. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F., 387-392.
- Challenger, A., & Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. *Capital natural de México*, 1: 87-108.
- Clark Jr, D. R., & Kroll, J. C. (1974). Thermal ecology of anoline lizards: temperate versus tropical strategies. *The Southwestern Naturalist*, 19 (1): 9-19.
- Clusella-Trullas, S., Wyk, J. H., & Spotila, J. R. (2009). Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology*, 90(8): 2297-2312.

- CONAGUA (2019a). Comisión Nacional del Agua. *Reporte del Clima en México*. Reporte anual 2019.
- CONAGUA (2019b). Comisión Nacional del Agua. *Reporte del Clima en México*. Marzo 2019, Año 9, Número 3.
- CONAGUA (2019c). Comisión Nacional del Agua. *Reporte del Clima en México*. Junio 2019, Año 9, Número 6.
- Conroy, S. (1999). Lizard assemblage response to a forest ecotone in northeastern Australia: a synecological approach. *Journal of Herpetology*, 33 (3): 409-419.
- Crump, M. L. (2003). Conservation of amphibians in the New World tropics. In: Semlitsch, R.D. (Ed.), *Amphibian Conservation*. *Smithsonian Institution*, USA, 53–69.
- Cuarón, A. D. (2000). A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology*, 14(6): 1574-1579.
- Cullum, A. J. (1998). Sexual dimorphism in physiological performance of whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 71: 541–552.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18): 6668-6672.
- Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Jiménez-Arcos, V. H., Manríquez-Morán, N. L., & Méndez-de la Cruz, F. R. (2013). Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. *The Herpetological Journal* 23: 93-104.
- Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Lara-Reséndiz, R. A., & Méndez-de La Cruz, F. R. (2014). Comportamiento de lagartijas: termorregulación y antidepredación. *Biología del comportamiento: aportaciones desde la fisiología*. *Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala*, 239-250.
- Díaz, J. A. (1997). Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology*, 11(1): 79-89.
- Díaz-Marín, C. A. (2016). Ecología térmica y uso del microhábitat de una población de *Anolis forbesi* (Squamata: Dactyloidae) en un matorral rosetófilo de Tecali de Herrera, Puebla. *Tesis para obtener el grado de Biólogo*. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

- Domínguez–Guerrero, S. F., Muñoz, M. M., de Jesús Pasten–Téllez, D., Arenas–Moreno, D. M., Rodríguez–Miranda, L. A., Manríquez–Morán, N. L., & Méndez–de la Cruz, F. R. (2019). Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *Journal of thermal biology*, 79: 135-143.
- Duraiappah, A., Naeem, S., Agardi, T., Ash, N., Cooper, D., Diaz, Diaz, S., Faith, D.P., Mace, G., McNeely, J. A., Mooney, H. A., Oteng-Yeboah, A. A., Pereira, H. M., Polasky, S., Prip, C., Reid, W. B., Samper, C., Schei, P. J., Scholes, R., Schutyser, F., & Van Jaarsveld A. (2005). Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. *Island Press*, Washington, DC, 100 pp.
- Durán, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A., & Franco, M. (2002). Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Noguera F. E. *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México, México, D. F., 443-472.
- Eaton, J. M., Larimer, S. C., Howard, K. G., Powell, R., & Parmerlee, J. S. (2002). Population densities and ecological release of the solitary lizard *Anolis gingivinus* in Anguilla, West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 38(1/2): 27-36.
- Escondida, L. (2001). Natural history of *Anolis barkeri*: a semiaquatic lizard from southern México. *Journal of Herpetology*, 35(1): 161-166.
- FAO (2005), Global Forest Resources Assessment 2005: Progress Towards Sustainable Forest Management, *FAO Forestry Paper 147*. FAO, Roma.
- Fernández, J. B., Smith J., Scolaro A., & Ibarguengoytia N. R. (2011). Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36:15-22.
- Fischlin, A., Midgley G. F., Price J. T., , Leemans R., Gopal B., Turley C., Rounsevell M. D. A., Dube O. P., Tarazona J., & Velichko A. A. (2007). Ecosystems, their properties, goods, and services. En: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Parry M. L., Canziani O.F., Palutikof J.P., Van Der Linden P. J., & Hanson C. E. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK, 211-272.
- Fleming, T. H., & Hooker R. S. (1975). *Anolis cupreus*: the response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology* 56: 1243–1261.

- Fobes, T. M., Powell, R., Parmerlee Jr, J. S., Lathrop, A., & Smith, D. D. (1992). Natural history of *Anolis cybotes* (Sauria: Polychridae) from an altered habitat in Barahona, Dominican Republic. *Caribbean Journal of Science*, 28 (3-4): 200-207.
- Gallego Carmona, C. A. (2016). Ecología Térmica y patrón de actividad de *Anolis antonii* en dos hábitats con diferente grado de perturbación en el departamento del Tolima. *Tesis para obtener el grado de Biólogo*. Facultad de Ciencias, Universidad de Tolima.
- García, A. (2010). Reptiles y anfibios. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury Creel J., & Dirzo R. Eds. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. 235-250.
- Garland Jr, T., & Losos, J. B. (1994). Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. En: Wainwright, P. C., & Reilly, S. M. (Eds.). (1994). *Ecological morphology: integrative organismal biology*, Chicago, U.S.A, University of Chicago Press, 240-302.
- Georges, A., Beggs, K., Young, J. E., & Doody, J. S. (2005). Modelling development of reptile embryos under fluctuating temperature regimes. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(1): 18–30.
- Gómez-del Castillo, E., Thomas, J. & Moreno, S. (2017). Informe anual de monitoreo de fauna. Peña Colorada. Colima, México.
- Gonthier, D. J., Ennis, K. K., Farinas, S., Hsieh, H. Y., Iverson, A. L., Batáry, P., Rudolphi, J., Tschaintket, T., Cardinale, B., & Perfecto, I. (2014). Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1791): 20141358.
- Goodman, R. M., & Walguarnery, J. W. (2007). Incubation temperature modifies neonatal thermoregulation in the lizard *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 307(8): 439-448.
- Güizado-Rodríguez, M. A., & Casas-Andreu, G. (2007). Ecología térmica de *Aspidoscelis lineafissima* (Reptilia: Teiidae) en Chamela, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 15: 31-39.

- Hansen, A. J., Neilson, R. P., Dale, V. H., Flather, C. H., Iverson, L. R., Currie, D. J., Shafer, S., Cook, R., & Bartlein, P.J. (2001). Global change in forests: responses of species, communities, and biomes. *Bioscience* 51 (9): 765–779.
- Hernández-Salinas, U., & Ramírez-Bautista, A. (2015). Variation in morphological and reproductive characteristics of females of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) from island and mainland populations near the Pacific Coast of Mexico. *Acta Zoologica*, 96(4): 428-435.
- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Meiri, S., & Berriozabal-Islas, C. (2019). Ecology of the growth of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) in a seasonal tropical environment in the Chamela region, Jalisco, Mexico. *Ecology and Evolution*, 9(4): 2061-2071.
- Hertz, P. E., & Huey, R. B. (1981). Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology*, 62(3): 515-521.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5): 796-818.
- Hetem, R. S., de Witt, B. A., Fick, L. G., Fuller, A., Kerley, G. I., Meyer, L. C., & Maloney, S. K. (2009). Body temperature, thermoregulatory behaviour and pelt characteristics of three colour morphs of springbok (*Antidorcas marsupialis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(3): 379-388.
- Hobbs, R. J., Higgs, E., & Harris, J. A. (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in ecology & evolution*, 24(11): 599-605.
- Hoppe, D. M. (2018). Thermoregulation and Hydroregulation. En: *The behavioral significance of color*, 35. Garland STPM Press, New York.
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science*, 184(4140): 1001-1003.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3): 363-384.
- Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1): 357-366.

- Huey, R. B., & Webster, T. P. (1976). Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *Christatellus* group on Puerto Rico. *Ecology*, 57(5): 985-994.
- Huey, R. B., Hertz, P. E., & Sinervo, B. (2003). Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, 161(3): 357-366.
- Huey, R.B., (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, New York, 25–74.
- Ibargüengoytia, N. R., Renner M. L., Boretto, J. M., Piantoni C., & Cussac V. E. (2007). Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia*, 28: 235-246.
- Imhoff, C., Giri, F., Siroski, P., & Amavet, P. (2018). Analysis of morphological variability and heritability in the head of the Argentine Black and White Tegu (*Salvator merianae*): undisturbed vs. disturbed environments. *Zoology*, 127: 47-62.
- Jaramillo, V., García-Oliva, F., & Martínez-Yrizar, A. (2010). La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury Creel J. & Dirzo R. Eds. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. 235-250.
- Jauregui, E. (2004). Impact of land-use changes on the climate of the Mexico City Region. *Investigaciones Geográficas*, 55, 46-60.
- Jenssen, T. A. (1970). The ethoecology of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, 4 (1/2): 1-38.
- Kalnay, E., & Cai, M. (2003). Impact of urbanization and land-use change on climate, *Nature* 423: 528–531
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10): 3835-3840.
- Kolbe, J. J., Ehrenberger, J. C., Moniz, H. A., & Angilletta Jr, M. J. (2014). Physiological variation among invasive populations of the brown anole (*Anolis sagrei*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 87(1): 92-104.

- Kour, E. L., & Hutchison, V. H. (1970). Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats. *Copeia*, 1970 (2):219-229.
- Kubisch, E. L., Fernández J. B., & Ibagüengoytia N. R. (2011). Is locomotor performance optimized at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 36: 328-333.
- Langkilde, T., & Boronow, K. E. (2012). Hot boys are blue: temperature-dependent color change in male eastern fence lizards. *Journal of Herpetology*, 46 (4): 461-465.
- Lara-Reséndiz, R. A. (2015) Ecología térmica de lagartijas en el Desierto Sonorense. *Nuestra Tierra*, 24: 17-20.
- Lara-Reséndiz, R. A., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., & Charruau, P. (2013a). *Anolis uniformis*. Selected body temperature. *Herpetological Review*, 44: 662.
- Lara-Reséndiz, R. A., Arenas-Moreno, D. M., & Méndez-De La Cruz, F. R. (2013b). Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista chilena de historia natural*, 86(2): 127-135.
- Lara-Reséndiz, R. A., Larrain-Barrios, B. C., Díaz de la Vega, A. H., & Méndez-De la Cruz, F. R. (2014). Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(3): 885-897.
- Lister, B. C., & Aguayo, A. G. (1992). Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61 (3): 717-733.
- Logan, M. L., Curlis, J. D., Gilbert, A. L., Miles, D. B., Chung, A. K., McGlothlin, J. W., & Cox, R. M. (2018). Thermal physiology and thermoregulatory behaviour exhibit low heritability despite genetic divergence between lizard populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1878): 20180697.
- López-Feldman, A. J. (2012). Deforestación en México: Un análisis preliminar. MPRA Paper, *University Library of Munich*, Munich, Germany.
- Losos, J. B., & Irschick, D. J. (1996). The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*, 51(3): 593-602.
- Losos, J. B., & Schneider, C. J. (2009). *Anolis* lizards. *Current Biology*, 19(8): R316-R318.

- Lowry, W. (1998). Urban effects on precipitation amounts. *Progress in Physical Geography*, 22(4): 477-520.
- Maass, J. M. (1995). Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 468.
- Maass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., González, M. A., Rodríguez, M. & Arias, H. (2010). Amenazas. En: Ceballos G., Martínez L., García A., Espinoza E., Bezaury Creel J. & Dirzo R. Eds. *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. 321-348.
- Mahfouf J.F., Richard E., & Mascart P. (1987). The Influence of Soil and vegetation on the Development of Mesoscale Circulations. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 26: 1484-1495.
- Margalida, A., Negro, J. J., & Galván, I. (2008). Melanin-based color variation in the bearded vulture suggests a thermoregulatory function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 149(1): 87-91.
- Martínez-Abraín, A., & Jiménez, J. (2016). Anthropogenic areas as incidental substitutes for original habitat. *Conservation Biology*, 30(3): 593-598.
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E., & Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Revista mexicana de biodiversidad*, 85: 1-9.
- Masera, O. R., Ordóñez, M. J., & Dirzo, R. (1997). Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic change*, 35(3): 265-295.
- Muñoz, M. M., Stimola, M. A., Algar, A. C., Conover, A., Rodriguez, A. J., Landestoy, M. A., Bakken G. A. & Losos, J. B. (2014). Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778): 20132433.
- Noguera, F. A., Vega, J. H., García, A. N., & Quesada, M. (2002). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM, México, 568.
- Noro, M., Uejima, A., Abe, G., Manabe, M., & Tamura, K. (2009). Normal developmental stages of the Madagascar ground gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Developmental dynamics: an official publication of the American Association of Anatomists*, 238(1): 100-109.

- Norris, K. S. (1965). Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. Lizard ecology. In: W. W. Milstead (ed.), *Lizard Ecology: A Symposium*, University of Missouri Press, Columbia, MO, 162–226.
- Olson, B. E., Wallander, R. T., & Beaver, J. M. (2000). Comparing nondestructive measures of forage structure and phytomass. *Canadian journal of plant science*, 80(3): 565-573.
- Paranjpe, D. A., Bastiaans E., Patten A., Cooper R. D., & Sinervo B. 2013. Evidence of maternal effects on temperature preference in side-blotched lizards: implications for evolutionary response to climate change. *Ecology and Evolution*, 3:1977–1991.
- Peterson, C. R. (1993). Snake thermal ecology: the causes and consequences of body temperature variation. *Snakes: Ecology and Behavior*. 241-314.
- Pielke R.A., Walko R.L., Steyaert L.T., Vidale P.L., Liston G.E., Lyons W.A., & Chase T.N. (1998). The influence of anthropogenic landscape changes on weather in South Florida. *Monthly Weather Review*, 127: 1663-1673
- Pough, F. H. (1980). The advantages of ectothermy for tetrapods. *The American Naturalist*, 115(1): 92-112.
- Ramírez-Bautista, A. (2002). *Anolis nebulosus* (Wiegmann 1834) Lagartija arborícola. En: Noguera F. E. *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Autónoma de México, México, D. F., 269-271.
- Ramírez-Bautista, A., & Benabib, M. (2001). Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. *Copeia*, 2001(1), 187-193.
- Ramírez-Bautista, A., & Vitt, L. J. (1997). Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific coast of Mexico. *Herpetologica*, 53(4): 423-431.
- Ramos, Y. M., & Parmerlee Jr, J. S. (2002). Natural history of a saxicolous anole, *Anolis longitibialis*, from hispaniola. *Herpetological Natural History*, 9: 1.
- Rengifo, M, J., Castro-H., F., Purroy, F. J., & Rengifo P., M. Y. (2019). Importancia del género *Anolis* (Lacertilia: Dactyloidae), como indicadores del estado del hábitat, en bosque pluvial tropical del Chocó. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 11(1): 67-69.
- Rezende, E. L., Tejedo, M., & Santos, M. (2011). Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications. *Functional Ecology*, 25(1), 111-121.

- Ricker, M. (2010). La cobertura forestal y la problemática de la deforestación en México. Instituto de Biología. *Universidad Nacional Autónoma de México*. 1-6.
- Rodríguez-Serrano, E., Navas, C. A., & Bozinovic, F. (2009). The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology*, 34(6): 306-309.
- Ruibal, R., & Philibosian R. (1970). Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia* 1970: 645–653.
- Rzedowski, J., & Huerta, L. (1994). *Vegetación de México* (No. 582.16 R997r Ej. 1 002135). México: Limusa, Noriega Editores.
- Sala, O.E., Chapin, I.F., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.H., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Leroy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287 (5459): 1770–1774.
- Sanger, T. J., Kyrkos, J., Lachance, D. J., Czesny, B., & Stroud, J. T. (2018). The effects of thermal stress on the early development of the lizard *Anolis sagrei*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 329(4-5): 244-251.
- Sanger, T. J., Losos, J. B., & Gibson-Brown, J. J. (2008). A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology*, 269(2), 129-137.
- Segal, M., Avissar, R., McCumber, M.C., & Pielke, R.A. (1988). Evaluation of vegetation effects on the generation and modification of mesoscale circulations. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 4: 2268-2292.
- Servicio Meteorológico Nacional. (s. f.). *Glosario Técnico*. Gobierno de México. <https://smn.conagua.gob.mx/es/smn/glosario>
- Siliceo-Cantero, H. H., & García, A. (2014). Differences in growth rate, body condition, habitat use and food availability between island and mainland lizard populations of *Anolis nebulosus* in Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 30(5): 493-501.
- Steininger, M. K., Tucker, C. J., Ersts, P., Killeen, T. J., Villegas, Z., & Hecht, S. B. (2001). Clearance and fragmentation of tropical deciduous forest in the Tierras Bajas, Santa Cruz, Bolivia. *Conservation Biology*, 15(4): 856-866.

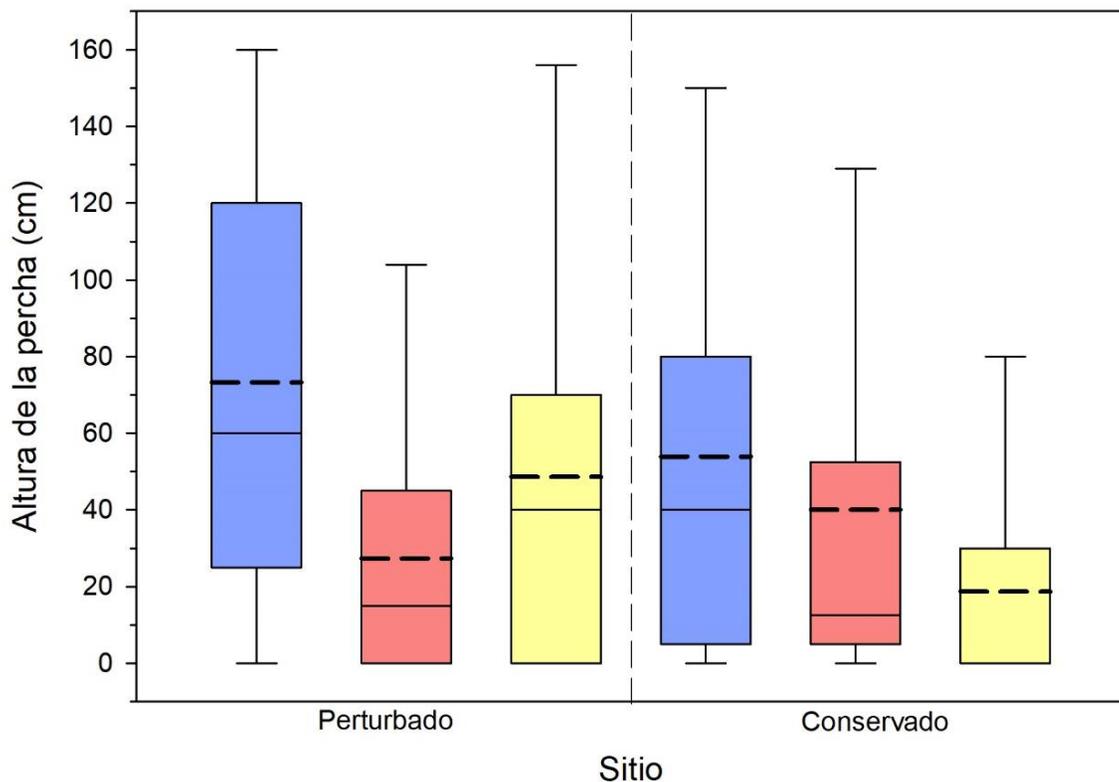
- Stevenson, R. D. (1985). The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*, 126 (3): 362-386.
- Suazo-Ortuño, I., Alvarado-Díaz, J., & Martínez-Ramos, M. (2008). Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*, 22 (2): 362-374.
- Subsecretaría Recursos Naturales del estado de Coahuila. (2017). *Cambio de Uso de Suelo*. Recuperado de Sistema Integral de Información Ambiental del Estado de Coahuila, website: <https://www.sema.gob.mx/SRN-SIIAECC-USO-CAMBIO.php>
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation*, 94(2): 133-142.
- Urbina-Cardona, J. N., Olivares-Pérez, M., & Reynoso, V. H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture edge interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserv of Veracruz, Mexico. *Biological conservation*, 132(1): 61-75.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A. M., & Verheyen, R. F. (1989). Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia*, 80(4): 516-524.
- Vázquez, R. I. T. (1998). Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo (*Doctoral dissertation, Universidad Nacional Autónoma De México*).
- Velásquez, J., González, L. A., & Arcas, A. P. (2011). Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* (Squamata: Polychrotidae) en la península de Araya, Venezuela. *SABER. Revista Multidisciplinaria del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente*, 23(1): 5-12.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Gallegos, J. D., Saucedo, R. M., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., Ezcurra, E., & Palacio, J. L. (2002). Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, (62): 21-37.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325): 494-499.
- Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, Jr, W. E., & Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist*, 162(1): 44-60.

- Webber, M. M., & Bryson Jr, R. W. (2015). Geographic variation in the thermal biology of a widespread Sonoran Desert arachnid, *Centruroides sculpturatus* (Arachnida: Scorpiones). *Journal of Arid Environments*, 121: 40-42.
- West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. *Oxford University Press*.
- Whiteley, S. L., Holleley, C. E., Ruscoe, W. A., Castelli, M., Whitehead, D. L., Lei, J., Georges, A., & Weisbecker, V. (2017). Sex determination mode does not affect body or genital development of the central bearded dragon (*Pogona vitticeps*). *EvoDevo*, 8(1): 25.
- Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A., & Ramírez-Silva, J. P. (2015). Do gravid female *Anolis nebulosus* thermoregulate differently than males and non-gravid females? *Journal of thermal biology*, 52: 84-89.
- Yan, X. F., Tang, X. L., Yue, F., Zhang, D. J., Xin, Y., Wang, C., & Chen, Q. (2011). Influence of ambient temperature on maternal thermoregulation and neonate phenotypes in a viviparous lizard, *Eremias multiocellata*, during the gestation period. *Journal of Thermal Biology*, 36(3): 187-192.

ANEXOS

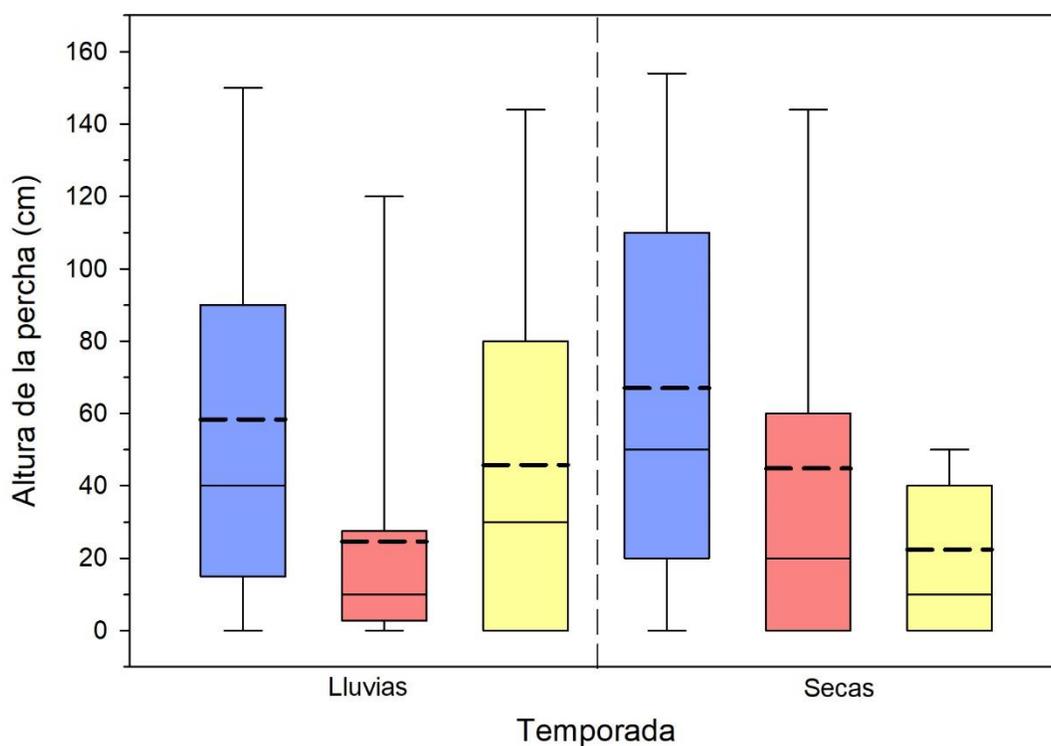
Anexo A. *Altura de la percha*

El modelo hábitat*sexo/condición reproductiva afectando la *Altura de la percha*, no fue significativo ($F_{(1,3)}= 0.610$, $P=0.544$, Anexo1a), y sólo se encontraron diferencias entre los promedios del sexo/condición reproductiva ($F_{(1)}= 5.824$, $P=0.003$, Anexo: Fig. 2). Del mismo modo el modelo temporada*sexo/condición reproductiva afectando la *Altura de la percha* tampoco fue significativo y al igual que en el modelo anterior se encontraron diferencias entre los promedios del sexo/condición reproductiva ($F_{(1)}= 5.221$, $P=0.006$). Se pudo observar que, los machos siempre utilizan sitios de percha más altos, independientemente del hábitat o temporada (Anexo A3, A4).



A1. Altura de la percha (Promedio \pm EE.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y sexo o condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a

los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.



A2. Altura de la percha (Promedio \pm EE.) de *Anolis nebulosus* entre temporadas y sexo o condición reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas azules representan a los machos, las rojas a las hembras no grávidas y las amarillas a las hembras grávidas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

A3. Altura de la percha por hábitat y sexo. Media \pm desviación estándar.

Sexo/Hábitat	Hábitat perturbado	Hábitat conservado
Machos	73.2 \pm 62.7	53.8 \pm 56.3
Hembras no grávidas	27.3 \pm 38.8	40.0 \pm 55.6
Hembras grávidas	48.6 \pm 57.3	18.6 \pm 27.3

A4. Altura de la percha por temporada y sexo. Media \pm desviación estándar.

Sexo/Temporada	Lluvias	Secas
Machos	58.3 \pm 55.6	67.01 \pm 62.2
Hembras no grávidas	24.6 \pm 39.7	44.8 \pm 59.4
Hembras grávidas	45.8 \pm 56.0	22.3 \pm 34.0

Anexo B. Modelos lineales generales

B1. Modelo lineal general de interacción para la temperatura ambiental (Temporada*Hábitat ~ T_{amb}).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}=2683.124$	$P<0.001$
Hábitat	$F_{(1)}=1.039$	$P=0.308$
Temporada* Hábitat	$F_{(1,3)}=0.361$	$P=0.548$

B2. Modelo lineal general de interacción para la humedad relativa (HR) (Temporada* Hábitat ~ HR).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}=4039.336$	$P<0.001$
Hábitat	$F_{(1)}=4.371$	$P=0.037$
Temporada* Hábitat	$F_{(1,3)}=17.544$	$P<0.001$

B3. Modelo lineal general de interacción para la temperatura operativa (T_o). (Temporada* Hábitat ~ T_o).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}= 4479.790$	$P<0.001$
Hábitat	$F_{(1)}= 510.715$	$P<0.001$
Temporada* Hábitat	$F_{(1,3)}= 260.564$	$P<0.001$

B4. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) en conjunto. (Hábitat *Temporada ~ T_c).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 2.895$	$P= 0.090$
Temporada	$F_{(1)}= 23.952$	$P<0.001$
Hábitat *Temporada	$F_{(1,3)}= 3.757$	$P= 0.054$

B5. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) en conjunto. (Hábitat *Sexo/Condición reproductiva ~ T_c).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 3.628$	$P= 0.058$
Sexo	$F_{(1)}= 1.747$	$P= 0.177$
Hábitat *Sexo	$F_{(1,3)}= 1.243$	$P= 0.291$

B6. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) en conjunto. (Temporada*Sexo/Condición reproductiva ~ T_c).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}= 17.543$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 2.064$	$P= 0.130$

Temporada*Sexo	$F_{(1,3)} = 1.268$	$P = 0.283$
----------------	---------------------	-------------

B7. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) de los machos. (Hábitat *Temporada ~ T_c).

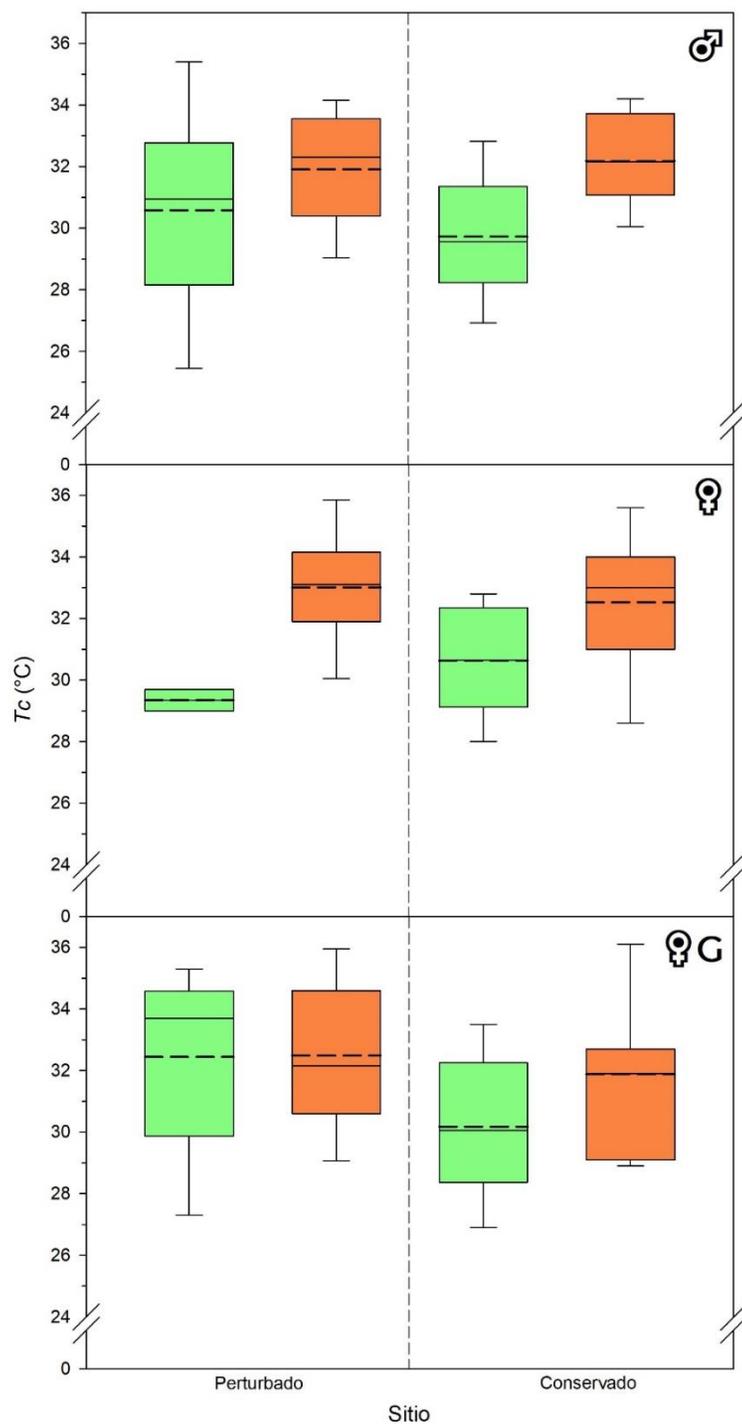
MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)} = 0.499$	$P = 0.481$
Temporada	$F_{(1)} = 21.209$	$P < 0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)} = 1.879$	$P = 0.173$

B8. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) de las hembras no grávidas. (Hábitat *Temporada ~ T_c).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)} = 0.182$	$P = 0.672$
Temporada	$F_{(1)} = 8.787$	$P = 0.005$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)} = 0.895$	$P = 0.350$

B9. Modelo lineal general de interacción para la temperatura corporal (T_c) de las hembras grávidas. (Hábitat*Temporada ~ T_c).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)} = 3.104$	$P = 0.087$
Temporada	$F_{(1)} = 1.210$	$P = 0.279$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)} = 0.875$	$P = 0.356$



B10. Temperatura corporal en campo (T_c) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitat y temporadas de machos (♂), hembras no grávidas (♀) y hembras grávidas (♀G). Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

B11. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) en conjunto. (Hábitat *Temporada ~ Tp).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 2.600$	$P= 0.107$
Temporada	$F_{(1)}= 494.859$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 0.756$	$P= 0.385$

B12. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) en conjunto. (Hábitat *Sexo/Condición reproductiva ~ Tp).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 0.0135$	$P= 0.908$
Sexo	$F_{(1)}= 5.196$	$P= 0.006$
Hábitat*Sexo	$F_{(1,3)}= 1.120$	$P= 0.327$

B13. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) en conjunto. (Temporada*Sexo/Condición reproductiva ~ Tp).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}= 363.486$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 1.329$	$P= 0.265$
Temporada*Sexo	$F_{(1,3)}= 0.605$	$P= 0.546$

B14. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) de los machos. (Hábitat*Temporada ~ Tp).

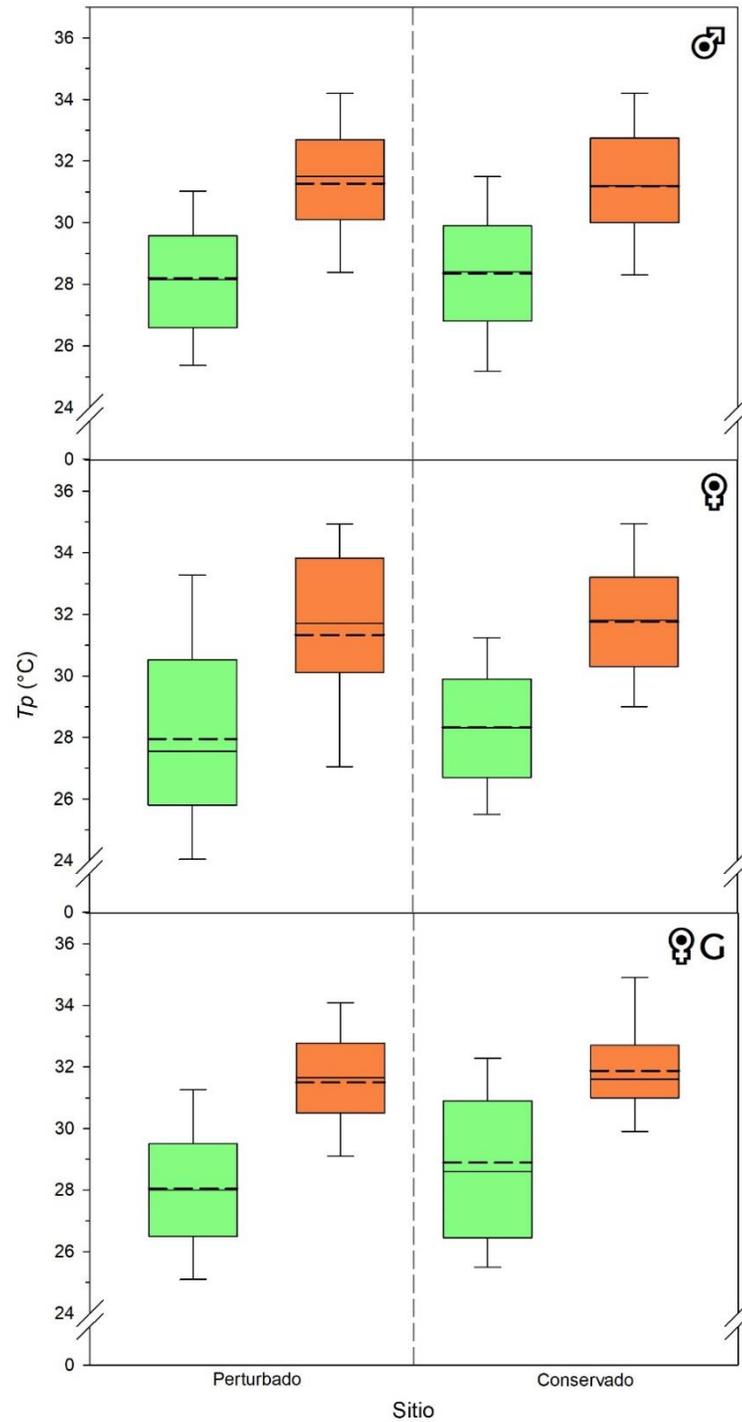
MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 0.0385$	$P= 0.844$
Temporada	$F_{(1)}= 300.705$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 0.425$	$P= 0.515$

B15. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) de las hembras no grávidas. (Hábitat*Temporada ~ Tp).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 0.754$	$P= 0.386$
Temporada	$F_{(1)}= 53.588$	$P< 0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 0.00460$	$P= 0.946$

B16. Modelo lineal general de interacción para la temperatura preferida (Tp) de las hembras grávidas. (Hábitat*Temporada ~ Tp).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 3.104$	$P= 0.087$
Temporada	$F_{(1)}= 1.210$	$P= 0.279$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 0.875$	$P= 0.356$



B17. Temperatura corporal preferida en laboratorio (T_p) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas de machos (♂), hembras no grávidas (♀) y hembras grávidas (♀G). Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

B18. Modelo lineal general de interacción para el índice de calidad térmica del hábitat (*de*) en conjunto.
(Hábitat*Temporada ~ *de*).

MODELOS	F	P
Hábitat	F ₍₁₎ = 489.956	P<0.001
Temporada	F ₍₁₎ = 1376.096	P<0.001
Hábitat*Temporada	F _(1,3) = 82.226	P<0.001

B19. Modelo lineal general de interacción para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) en conjunto.
(Hábitat*Temporada ~ *db*).

MODELOS	F	P
Hábitat	F ₍₁₎ = 289.372	P<0.001
Temporada	F ₍₁₎ = 292.792	P<0.001
Hábitat*Temporada	F _(1,3) = 543.470	P<0.001

B20. Modelo lineal general de interacción para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) en conjunto.
(Hábitat*Sexo/Condición reproductiva ~ *db*).

MODELOS	F	P
Hábitat	F ₍₁₎ = 223.911	P<0.001
Sexo	F ₍₁₎ = 85.497	P<0.001
Hábitat *Sexo	F _(1,3) = 103.768	P<0.001

B21. Modelo lineal general de interacción para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) en conjunto.
(Temporada*Sexo/Condición reproductiva ~ *db*).

MODELOS	F	P
Temporada	F ₍₁₎ = 194.801	P<0.001
Sexo	F ₍₁₎ = 73.513	P<0.001
Temporada*Sexo	F _(1,3) = 4.404	P<0.001

B22. Modelo lineal general de interacción para para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) de los machos. (Hábitat*Temporada ~ *db*).

MODELOS	F	P
Hábitat	F ₍₁₎ = 545.520	P<0.001
Temporada	F ₍₁₎ = 399.781	P<0.001
Hábitat*Temporada	F _(1,3) = 399.781	P<0.001

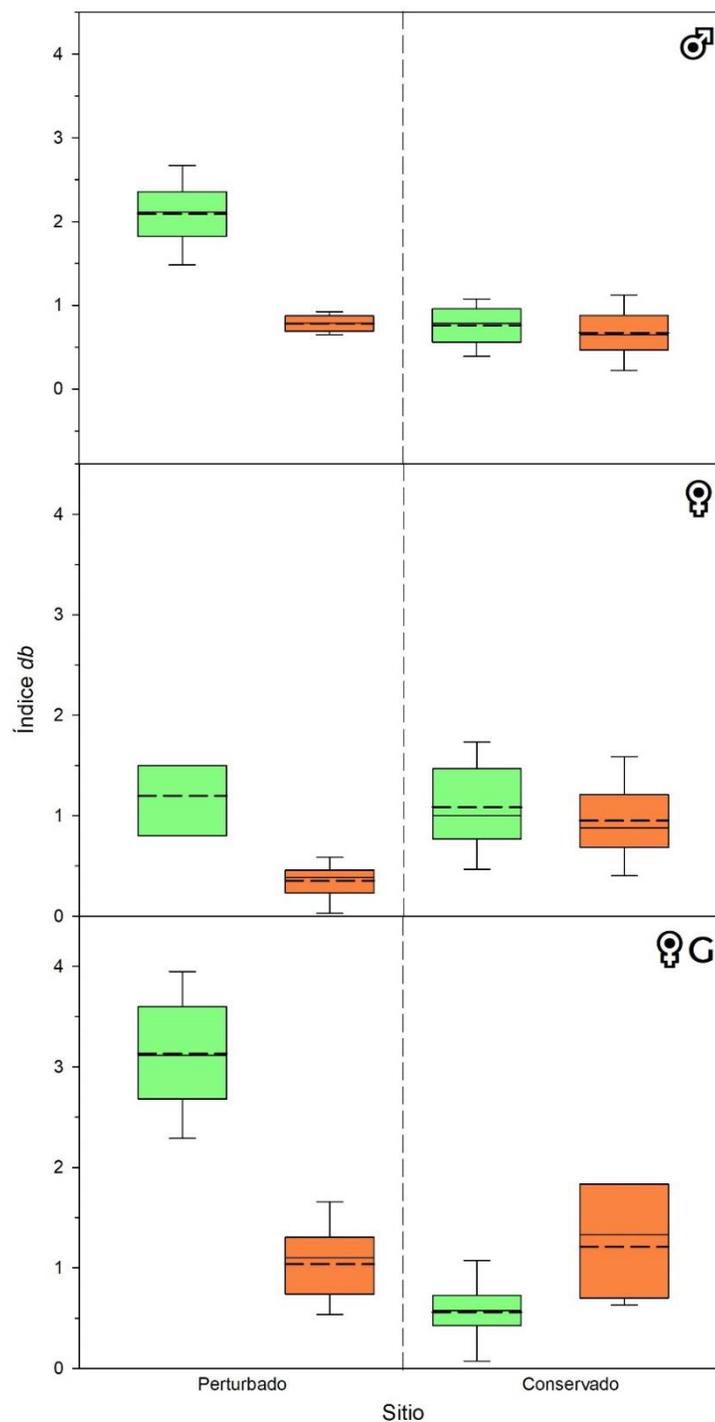
B23. Modelo lineal general de interacción para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) de las hembras no grávidas. (Hábitat*Temporada ~ *db*).

MODELOS	F	P
---------	---	---

Hábitat	$F_{(1)}= 22.348$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 129.537$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 129.537$	$P<0.001$

B24. Modelo lineal general de interacción para el índice de precisión de la termorregulación (*db*) de las hembras grávidas. (Hábitat*Temporada ~ *db*).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 521.209$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 188.228$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 682.856$	$P<0.001$



B25. Índice de precisión de la termorregulación (*db*) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas de machos (♂), hembras no grávidas (♀) y hembras grávidas (♀G). Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

B26. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) en conjunto.
(Hábitat*Temporada $\sim E$).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 694.684$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 1077.087$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 756.243$	$P<0.001$

B27. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) en conjunto.
(Hábitat*Sexo/Condición reproductiva $\sim E$).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 315.011$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 31.912$	$P<0.001$
Hábitat*Sexo	$F_{(1,3)}= 57.928$	$P<0.001$

B28. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) en conjunto.
(Temporada*Sexo/Condición reproductiva $\sim E$).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}= 520.025$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 33.977$	$P<0.001$
Temporada*Sexo	$F_{(1,3)}= 8.000$	$P<0.001$

B29. Modelo lineal general de interacción para para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) de los machos. (Hábitat*Temporada $\sim E$).

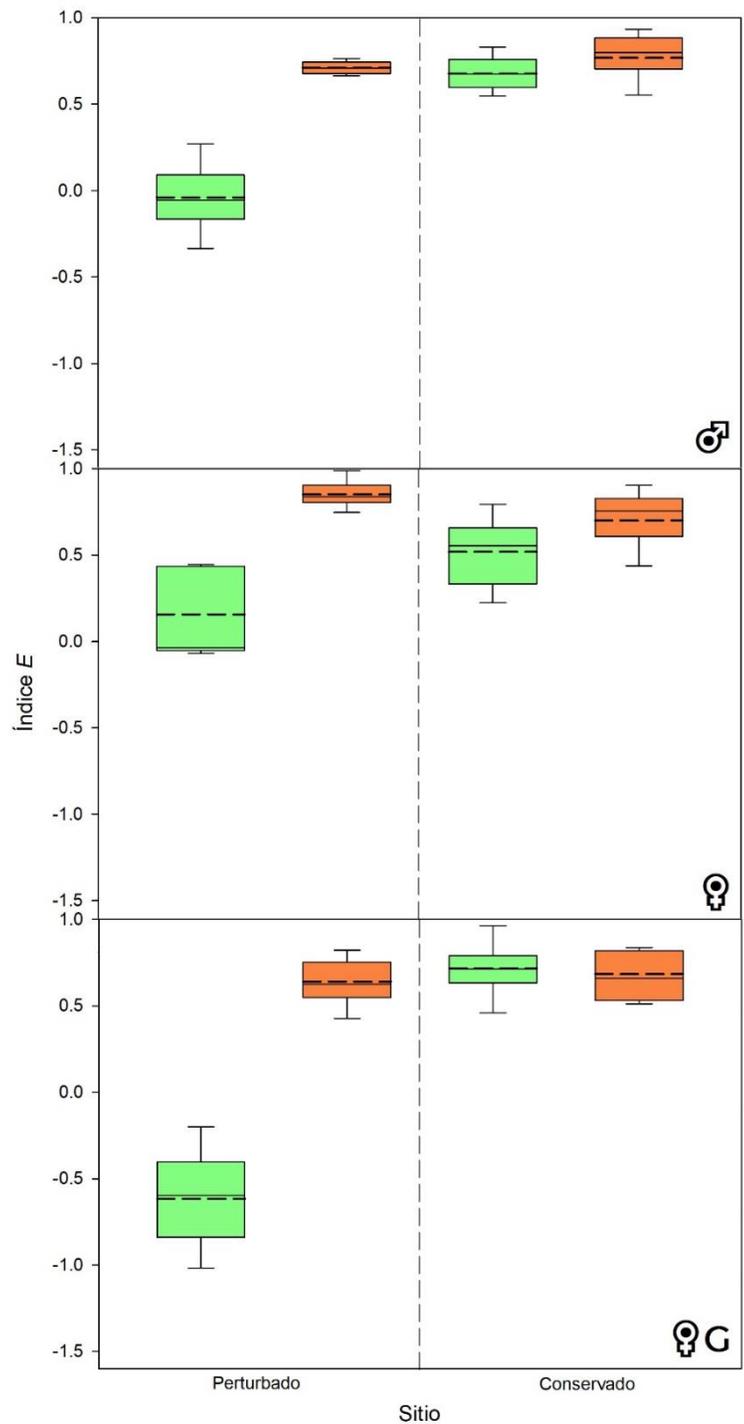
MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 659.113$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 780.916$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 479.010$	$P<0.001$

B30. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) de las hembras no grávidas. (Hábitat*Temporada $\sim E$).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 26.905$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 471.115$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 161.829$	$P<0.001$

B31. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación (E) de las hembras grávidas. (Hábitat*Temporada $\sim E$).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 1066.317$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 838.919$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 935.479$	$P<0.001$



B32. Índice de eficiencia de la termorregulación (E) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas de machos (♂), hembras no grávidas (♀) y hembras grávidas (♀G). Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

B33. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) en conjunto. (Hábitat*Temporada ~ *B-D*).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 876.691$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 800.940$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 143.228$	$P<0.001$

B34. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) en conjunto. (Hábitat*Sexo/Condición reproductiva ~ *B-D*).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 348.599$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 12.434$	$P<0.001$
Hábitat*Sexo	$F_{(1,3)}= 14.879$	$P<0.001$

B35. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) en conjunto. (Temporada*Sexo/Condición reproductiva ~ *B-D*).

MODELOS	F	P
Temporada	$F_{(1)}= 1014.675$	$P<0.001$
Sexo	$F_{(1)}= 17.619$	$P<0.001$
Temporada*Sexo	$F_{(1,3)}= 9.622$	$P<0.001$

B36. Modelo lineal general de interacción para para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) de los machos. (Hábitat*Temporada ~ *B-D*).

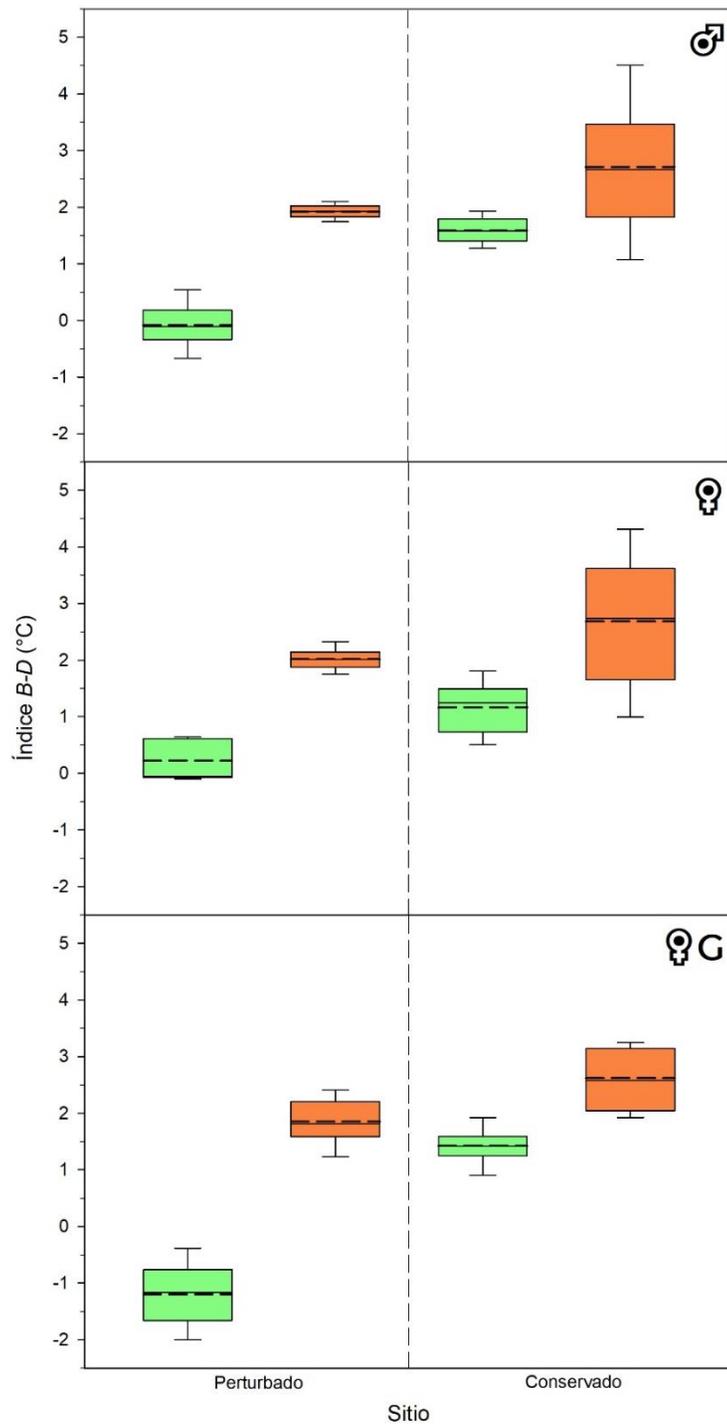
MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}=317.487$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 516.250$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 40.704$	$P<0.001$

B37. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) de las hembras no grávidas. (Hábitat*Temporada ~ *B-D*).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 121.248$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 511.316$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 3.629$	$P= 0.058$

B38. Modelo lineal general de interacción para el índice de eficiencia de la termorregulación de Boluin-Demers & Weatherhead (*B-D*) de las hembras grávidas. (Hábitat*Temporada ~ *B-D*).

MODELOS	F	P
Hábitat	$F_{(1)}= 1037.141$	$P<0.001$
Temporada	$F_{(1)}= 1627.370$	$P<0.001$
Hábitat*Temporada	$F_{(1,3)}= 310.948$	$P<0.001$



B39. Índice de eficiencia térmica de Blouin-Demers & Weatherhead ($B-D$) (promedio \pm E.E.) de *Anolis nebulosus* entre hábitats y temporadas de machos (♂), hembras no grávidas (♀) y hembras grávidas (♀G). Las cajas representan el 50% de los datos y los bigotes representan el error estándar. Las cajas verdes representan la temporada de lluvias y las anaranjadas la de secas. La línea continua indica la mediana y la línea discontinua la media.

ANEXO C. *Contrastes múltiples*

C1. Contrastes múltiples de la interacción del índice de calidad térmica del hábitat (*de*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y temporadas (lluvias y secas) como factores de *Anolis nebulosus*.

HÁBITAT	TEMPORADA		HÁBITAT	TEMPORADA	q	P
P	LL	VS	P	S	928.028	<0.001
C	LL		C	S	946.164	<0.001
P	LL		C	LL	13.067	<0.001
P	S		C	S	31.203	<0.001

C2. Contrastes múltiples de la interacción del índice de precisión de la termorregulación (*db*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y temporadas (lluvias y secas) como factores de *Anolis nebulosus*.

HÁBITAT	TEMPORADA		HÁBITAT	TEMPORADA	q	P
P	LL	VS	P	S	40.424	<0.001
C	LL		C	S	6.201	<0.001
P	LL		C	LL	40.323	<0.001
P	S		C	S	6.302	<0.001

C3. Contrastes múltiples de la interacción del índice de precisión de la termorregulación (*db*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	HÁBITAT		SEXO/C.R	HÁBITAT	q	P
M	P	VS	M	C	15.680	<0.001
H	P		H	C	3.604	0.011
HG	P		HG	C	24.577	<0.001
M	P		H	P	13.515	<0.001
H	P		HG	P	26.844	<0.001
HG	P		M	P	13.328	<0.001
M	C		H	C	5.769	<0.001
H	C		HG	C	1.338	0.611
HG	C		M	C	4.431	0.005

C4. Contrastes múltiples de la interacción del índice de precisión de la termorregulación (*db*) entre temporadas (lluvias y secas) y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	TEMPORADA		SEXO/C.R	TEMPORADA	q	P
M	LL	VS	M	S	12.477	<0.001
H	LL		H	S	8.046	<0.001
HG	LL		HG	S	13.695	<0.001
M	LL		H	LL	5.792	<0.001
H	LL		HG	LL	14.650	<0.001
HG	LL		M	LL	8.850	<0.001
M	S		H	S	1.391	0.587
H	S		HG	S	9.001	<0.001
HG	S		M	S	7.610	<0.001

C5. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación (*E*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y temporadas (lluvias y secas) como factores de *Anolis nebulosus*.

HÁBITAT	TEMPORADA		HÁBITAT	TEMPORADA	q	P
P	LL	VS	P	S	60.319	<0.001
C	LL		C	S	5.319	<0.001
P	LL		C	LL	53.857	<0.001
P	S		C	S	1.143	0.419

C6. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación (*E*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	HÁBITAT		SEXO/C.R	HÁBITAT	q	P
M	P	VS	M	C	14.248	<0.001
H	P		H	C	3.852	0.006
HG	P		HG	C	25.375	<0.001
M	P		H	P	6.214	<0.001
H	P		HG	P	18.132	<0.001
HG	P		M	P	11.918	<0.001
M	C		H	C	4.183	0.009
H	C		HG	C	0.792	0.044
HG	C		M	C	0.792	0.841

C7. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación (*E*) entre temporadas (lluvias y secas) y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	HÁBITAT		SEXO/C.R	HÁBITAT	q	P
M	LL	VS	M	S	16.003	<0.001
H	LL		H	S	16.631	<0.001
HG	LL		HG	S	23.224	<0.001
M	LL		H	LL	0.734	0.862
H	LL		HG	LL	10.901	<0.001
HG	LL		M	LL	10.168	<0.001
M	S		H	S	1.362	0.600
H	S		HG	S	4.309	0.007
HG	S		M	S	2.947	0.093

C8. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación de Blouin-Demers & Weatherhead (*BD*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y temporadas (lluvias y secas) como factores de *Anolis nebulosus*.

HÁBITAT	TEMPORADA		HÁBITAT	TEMPORADA	q	P
P	LL	VS	P	S	54.405	<0.001
C	LL		C	S	30.470	<0.001
P	LL		C	LL	41.577	<0.001
P	S		C	S	17.641	<0.001

C9. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación de Blouin-Demers & Weatherhead (*BD*) entre hábitats, (perturbado y conservado), y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	HÁBITAT		SEXO/C.R	HÁBITAT	q	P
M	P	VS	M	C	15.040	<0.001
H	P		H	C	9.895	<0.001
HG	P		HG	C	20.799	<0.001
M	P		H	P	2.450	0.193
H	P		HG	P	9.708	<0.001
HG	P		M	P	7.258	<0.001
M	C		H	C	2.695	0.137
H	C		HG	C	1.196	0.675
HG	C		M	C	1.499	0.539

C10. Contrastes múltiples de la interacción del índice de eficiencia de la termorregulación de Blouin-Demers & Weatherhead (*BD*) entre temporadas (lluvias y secas) y sexo o condición reproductiva (machos, hembras no grávidas y hembras grávidas) como factores de *Anolis nebulosus*.

SEXO/C.R	TEMPORADA		SEXO/C.R	TEMPORADA	q	P
M	LL	VS	M	S	22.829	<0.001
H	LL		H	S	24.184	<0.001
HG	LL		HG	S	31.013	<0.001
M	LL		H	LL	0.823	0.830
H	LL		HG	LL	8.481	<0.001
HG	LL		M	LL	9.304	<0.001
M	S		H	S	0.532	0.925
H	S		HG	S	1.652	0.472
HG	S		M	S	1.120	0.708