



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

FACTORES ECOLÓGICOS QUE LIMITAN LA DISTRIBUCIÓN  
GEOGRÁFICA DE *Aspidoscelis costata costata* Y *Aspidoscelis calidipes*  
(REPTILIA: TEIIDAE), Y SU RELACIÓN CON EL  
CALENTAMIENTO GLOBAL

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

MARTHA ANAHI GÜIZADO RODRÍGUEZ

TUTOR PRINCIPAL: DR. GUSTAVO CASAS ANDREU

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA  
DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS

MÉXICO, D. F.

OCTUBRE 2012



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de julio de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna GÚIZADO RODRÍGUEZ MARTHA ANAHÍ con número de cuenta 505017459 con la tesis titulada: "Factores ecológicos que limitan la distribución geográfica de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes* (Reptilia: Teiidae) y su relación con el calentamiento global", realizada bajo la dirección del DR. GUSTAVO CASAS ANDREU:

Presidente:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Vocal:	DRA. CLAUDIA BALLESTEROS BARRERA
Secretario:	DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA
Suplente:	DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE
Suplente	DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 4 de octubre de 2012.

  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Biología, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo financiero (No. 165072) durante el tiempo de estudios.

A los miembros de mi Comité Tutor:

Dr. Gustavo Casas Andreu

Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Dr. Oswaldo Téllez Valdés

A los miembros de mi Comité Tutor:

Mi más sincero y profundo agradecimiento a mi asesor, Dr. Gustavo Casas Andreu sin su apoyo, confianza y orientación no hubiera sido posible haber llegado hasta aquí.

Al Dr. Víctor Luis Barradas Miranda, mi eterna gratitud por su orientación constante para la realización de este trabajo, pero sobre todo por la amistad que me brindo desde el primer momento en que nos conocimos. Gracias por sus palabras de aliento cuando no veía la salida.

Al Dr. Oswaldo Téllez Valdés, mil gracias por su acertada orientación y asesoría invaluable que contribuyeron sustancialmente para la realización de este proyecto.

A los miembros del jurado:

Al Dr. Enrique Martínez Meyer le agradezco las valiosas contribuciones que hizo durante el desarrollo de este trabajo.

A la Dra. Claudia Ballesteros Barrera, agradezco profundamente la oportunidad de recurrir a tu experiencia dentro de un marco de confianza, afecto, pero sobretodo de amistad, que fueron fundamentales para la obtención de este trabajo.

Al Dr. Isaías H. Salgado Ugarte mil gracias por sus valiosas sugerencias y acertados aportes durante el desarrollo de la parte estadística en este trabajo.

*Son incontables las personas especiales a las que me gustaría agradecer su amistad, apoyo, ánimo y compañía en las diferentes etapas de mi vida. Algunas están aquí conmigo y otras en mis recuerdos y en el corazón, sin importar en dónde estén o si alguna vez llegan a leer estas dedicatorias quiero darles las gracias por haber formado parte de este proyecto.*

Con todo mi amor a mis padres: María Elena Rodríguez González y Juan Antonio Güizado Cruz. Quiénes permanentemente me apoyaron contribuyendo incondicionalmente a lograr mis metas y objetivos propuestos y que al brindarme con su ejemplo a ser perseverante me dieron la fuerza que me impulsó a conseguir que esta tesis viera la luz.

A mis hermanos Juan Antonio y Marisol. Por los ejemplos de tenacidad y constancia que los caracterizan y que me ha infundado siempre, por el valor que han mostrado para salir adelante y por su amor.

A mis sobrinos Juan Francisco, Jesús Antonio y Diego Hiram. Por ser la alegría que inunda mi corazón. Los amo inmensamente.

A mí cuñada Gricel, porque has sido un apoyo invaluable para mí, por haber traído al mundo esos seres maravillosos y hacerme con ellos la vida más feliz.

Asimismo quiero agradecer aquellos que me han orientado en cuestiones técnicas y científicas y que han estado siempre dispuestos a colaborar mostrando su más sincero interés:

A Uri Omar García Vázquez. Tú fuiste un pilar para concretar las ideas que hoy son una realidad en esta tesis y a lo largo de mi estudio doctoral siempre estuviste ahí con tus comentarios acertados y oportunos que contribuyeron sin lugar a dudas a mi formación

científica. Pero lo más valioso es tu amistad y tantos, tantos gratos momentos que hemos compartido juntos. Gracias por eso.

Al Dr. Tulio Méndez Montiel, le agradezco su orientación y ayuda en la identificación de los géneros de termitas.

A Constantino González Salazar, estoy profundamente agradecida por la ayuda desinteresada y sincera que siempre me mostraste para poder resolver todas mis inquietudes. Mil gracias por tu infinita paciencia.

A Christopher D. Rivera. Crisito te agradezco tu amistad y el haber sido parte de este proyecto desde el inicio. Por haberme ayudado en aquella fase experimental que aún sigue siendo un sueño que espero poder llevarlo a cabo en un futuro. Por la infinidad de grillos que a diario encontrabas entre tus cosas, por las salidas al campo, por las cenas, por tu compañía en fin, gracias por haber sido un apoyo moral.

A Lorena Reyes Vaquero, estoy muy agradecida por tu ayuda inalcanzable, por la amistad que me has brindado y por permitirme guiarte en tu tesis y con ello enseñarte un poco del maravilloso mundo de las *Aspidoscelis*.

A Gabriel Barrios Quiroz, por tus valiosos comentarios en la revisión de esta tesis que sin duda ayudaron a enriquecerla considerablemente.

Gracias a aquellos amigos que compartieron mis salidas al campo y que vivieron un sin fin de aventuras inolvidables: Uri, Christopher, Lorena, Jonathan, Mary, Carlos, Miguel, Mauricio, Gaby, Ángel, Gabriel, mis sobrinos Juanito y Chucho y mi padre. Gracias por su tiempo y su esfuerzo en cada salida de campo.

También quiero expresar mi sincero agradecimiento a todos aquellos que, de un modo u otro, me han acompañado durante estos años haciendo el día a día de mi actividad de doctorando más fácil y agradable:

Sin lugar a dudas, quiero agradecer desde lo más profundo de mí ser a la Sra. Alicia Rodríguez “Doña Lichita”, por haberme abierto las puertas de su casa y de su corazón, gracias por todo su apoyo pero sobretodo por el cariño que me ha manifestado desde que la conocí.

A mis compadres, Sandra Reyes Carmona y Jonathan Maceda Cruz, porque siempre me han acogido en su vida y en su hogar. Porque ahora nos une más que una amistad y porque durante este largo periodo doctoral han sido mi familia y mi apoyo moral.

A mi amiguito Juan Carlos, por tu calidez, compañerismo y amistad al compartir inquietudes, éxitos y fracasos durante nuestra formación académica.

A Fabiola Espitia, gracias por todo tu apoyo y ayuda constantes los cuales me salvaron en infinidad de veces, pero más allá de ello, tu amistad y cariño han sido un gran estímulo para mí.

A Jorge Ortega, te agradezco el ser un excelente amigo y todo el apoyo que me has dado en este largo proceso profesional y personal.



A mi esposo Arturo San Román Mejía, porque eres mi perla en el fondo del mar. Por todos los valores que te caracterizan que han hecho que te ame tal y como eres. Tu presencia llena todo mi espacio y me ayuda a conseguir un equilibrio que me permite dar lo mejor de mí. Gracias por demostrarme con hechos más que con palabras el gran amor que me tienes. Te amo.

A mis hijos Alexis Arturo y Matteo por ser mi inspiración, mi motor, mi porqué. Por enseñarme el verdadero significado de la enorme palabra: “AMOR”.

## CONTENIDO

Índice de cuadros	x
Índice de figuras	xiv
Índice de fotos	xx

<b>RESUMEN</b>	2
----------------	---

<b>ABSTRACT</b>	4
-----------------	---

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	6
-----------------------------	---

<b>DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO <i>ASPIDOSCELIS</i> (FITZINGER, 1843)</b>	10
---	----

Descripción de <i>Aspidoscelis costata costata</i> y <i>Aspidoscelis calidipes</i> .	11
--	----

## **CAPÍTULO I: DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Aspidoscelis costata costata* Y *Aspidoscelis calidipes* Y SU RELACIÓN CON EL CALENTAMIENTO GLOBAL**

<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	15
------------------------	----

<b>2. ANTECEDENTES</b>	18
------------------------	----

2.1 Origen y distribución geográfica de la familia Teiidae.	18
---	----

2.2 Factores involucrados en la distribución geográfica de la familia Teiidae con un enfoque particular en el género <i>Aspidoscelis</i> .	20
--	----

2.3 Efectos del calentamiento global.	23
---------------------------------------	----

2.4 Modelación de nichos ecológicos.	24
--------------------------------------	----

<b>3. OBJETIVOS</b>	28
---------------------	----

3.1 Objetivo general.	28
-----------------------	----

3.2 Objetivos particulares.	28
-----------------------------	----

3.3 Hipótesis.	28
----------------	----

<b>4. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	29
------------------------------	----

4.1 Datos primarios.	29
4.2 Selección de grupos climáticos.	29
4.3 Selección de variables climáticas.	30
4.4 Modelos de nicho ecológico.	31
4.5 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático.	33
4.6 Variación en la amplitud altitudinal.	34
<b>5. RESULTADOS</b>	<b>37</b>
5.1 Selección de grupos climáticos para <i>A. c. costata</i> .	37
5.2 Selección de grupos climáticos para <i>A. calidipes</i> .	37
5.3 Selección de variables climáticas para modelar la distribución de <i>A. c. costata</i> .	40
5.4 Selección de variables climáticas para modelar la distribución de <i>A. calidipes</i> .	41
5.5 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático para <i>A. c. costata</i> .	44
5.5.1 MaxEnt.	44
5.5.2 GARP.	44
5.6 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático para <i>A. calidipes</i> .	45
5.6.1 MaxEnt.	45
5.6.2 GARP.	45
5.7 Variación en la amplitud altitudinal para <i>A. c. costata</i> .	58
5.7.1 MaxEnt.	58
5.7.2 GARP	65
5.8 Variación en la amplitud altitudinal para <i>A. calidipes</i> .	72
5.8.1 MaxEnt.	72
5.8.2 GARP	76
<b>6. DISCUSIÓN</b>	<b>82</b>
<b>7. LITERATURA CITADA</b>	<b>89</b>
<b>8. ANEXO I</b>	<b>108</b>
<b>CAPÍTULO II. PATRONES ALIMENTARIOS DE <i>Aspidoscelis costata costata</i> Y <i>Aspidoscelis calidipes</i></b>	
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>110</b>

<b>2. ANTECEDENTES</b>	112
2.1 Características de las termitas.	112
2.2 Termitofagia.	113
2.3 Termitofagia en el género <i>Aspidoscelis</i> .	114
<b>3. OBJETIVOS</b>	116
3.1 Objetivo general.	116
3.2 Objetivos particulares.	116
3.3 Hipótesis.	116
<b>4. MATERIAL Y MÉTODOS</b>	118
4.1 Análisis de los hábitos alimentarios.	118
4.2 Análisis de datos.	118
4.3 Identificación de los géneros de termitas.	121
4.4 Modelado de la distribución geográfica de las termitas.	121
4.4.1 Datos primarios.	121
4.4.2 Selección de variables climáticas.	122
4.5 Modelo de nicho ecológico.	122
4.6 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático.	123
<b>5. RESULTADOS</b>	124
5.1 Análisis de los hábitos alimentarios.	124
5.2 Identificación de los géneros de termitas.	126
5.3 Variables climáticas para modelar la distribución del género <i>Gnathamitermes</i> .	130
5.4 Variables climáticas para modelar la distribución del género <i>Heterotermes</i> .	130
5.5 Variables climáticas para modelar la distribución del género <i>Hoplotermes</i> .	131
5.6 Modelado de la distribución geográfica de los géneros de termitas.	131
<b>6. DISCUSIÓN</b>	138
<b>7. LITERATURA CITADA</b>	141
<b>DISCUSIÓN GENERAL</b>	148

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Parámetros bioclimáticos obtenidos de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005, <http://www.worldclim.org>) a una resolución espacial de  $\sim 1 \text{ km}^2$ .

Cuadro 2. Distancias de Mahalanobis entre los grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*.

Cuadro 3. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto componente para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que influyen en la distribución de *Aspidoscelis costata costata*.

Cuadro 4. Valores promedio y desviación estándar de los principales parámetros bioclimáticos seleccionados por el análisis de componentes principales (PCA), los cuales fueron las variables predictoras de la distribución de *Aspidoscelis costata costata* más importantes. Promedio  $\pm$  desviación estándar ( $x \pm DS$ ).

Cuadro 5. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-3 se refiere a la contribución del primer, segundo y tercer componente para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que influyen en la distribución de *Aspidoscelis calidipes*.

Cuadro 6. Valores promedio y desviación estándar de los principales parámetros bioclimáticos seleccionados por el análisis de componentes principales (PCA), los cuales fueron las variables predictoras de la distribución de *Aspidoscelis calidipes* más importantes. Promedio  $\pm$  desviación estándar ( $x \pm DS$ ).

Cuadro 7. Distribución potencial actual y futura de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* usando MaxEnt, para el escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 en tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en  $\text{km}^2$ .

Cuadro 8. Distribución potencial actual y futura de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* usando GARP, para el escenario de cambio climático liberal CGCM2 SRES A2 propuesto por el Canadian Climate Centre, para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en  $\text{km}^2$ .

Cuadro 9. Distribución potencial actual y futura de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* usando el escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en  $\text{km}^2$ . Los resultados fueron obtenidos con MaxEnt.

Cuadro 10. Resultados de la distribución potencial actual y futura de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* usando GARP, bajo un escenario de cambio climático

liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Cuadro 11. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*.

Cuadro 12. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* para cuatro ventanas de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Se indica el promedio ( $X \pm DE$ ). La unidad de medición es en metros.

Cuadro 13. Resultados analíticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos de los valores de altitud generados por el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* en cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y desviación estándar (DE) están en metros.

Cuadro 14. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Cuadro 15. Resultado del análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud generados con GARP, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis costata costata*.

Cuadro 16. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con GARP para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* para cuatro ventanas de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Se indica el promedio ( $X \pm DE$ ). La unidad de medición es en metros.

Cuadro 17. Resultados del análisis de los componentes gaussianos dominantes de los valores de altitud obtenidos a través del Modelo de Nicho Ecológico GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* en cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Cuadro 18. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Cuadro 19. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con MaxEnt, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis calidipes*.

Cuadro 20. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt para los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para cuatro periodos de

tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Los valores indican el promedio ( $X \pm DS$ ). Unidad de medición: metros.

Cuadro 21. Estadísticos analíticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos a través del método de Bhattacharya (1967) de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para las cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Cuadro 22. Prueba de comparación múltiple de Z, para la altitud obtenida con el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Cuadro 23. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con GARP, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis calidipes*.

Cuadro 24. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con GARP para los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para cuatro periodos de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Los valores indican el promedio ( $X \pm DE$ ). Unidad de medición: metros.

Cuadro 25. Estadísticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos a través del método de Bhattacharya (1967) de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para las cuatro ventanas de tiempo. Modelo de Nicho Ecológico: GARP. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Cuadro 26. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico: GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Cuadro 27. Contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. VI = Índice de Valor de Importancia Relativa (Acosta, 1982), N = Número de ítems. N = Nympha, P = Pupa, L = Larva. El valor entre paréntesis indica el número de estómagos analizados por grupo climático.

Cuadro 28. Índice de Sobrelapamiento de MacArthur y Levin propuesto por Pianka (1973). Los números en negrita indican aquellos grupos climáticos que difieren en la composición de su dieta.

Cuadro 29. Géneros de termitas identificados para los diversos grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*.

Cuadro 30. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género *Gnathamitermes*.

Cuadro 31. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género de termitas *Heterotermes*.

Cuadro 32. Análisis de Componentes Principales. PCA 1y 2 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género de termita: *Hoplotermes*.

Cuadro 33. Área de distribución potencial actual y futura de los tres géneros de termitas que consumen *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes* generada por MaxEnt, para un escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 en tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Cuadro 34. Sobrelapamiento de los modelos de distribución potencial generados por MaxEnt para las dos especies de lagartijas: *A. c. costata* y *A. calidipes* con los modelos de nicho de los géneros de termitas que consumen. Los números entre paréntesis indican el área de distribución potencial en km<sup>2</sup>, y el porcentaje de sobrelapamiento.



## ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Modelado de nicho ecológico modificado de E. Martínez-Meyer (2005).

Fig. 2. Grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los puntos indican registros de recolección obtenidos de colecciones científicas nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. Los círculos representan al grupo climático A, los triángulos corresponden al grupo climático B y los pentágonos representan al grupo climático C.

Fig. 3. Grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los puntos indican registros de recolección obtenidos de colecciones científicas nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. Los pentágonos representan al grupo climático A y los círculos corresponden al grupo climático B.

Fig. 4. Mapas de distribución potencial generados por MaxEnt, para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2). (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 5. Mapas de distribución potencial actual y futura generados por MaxEnt, para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 6. Distribución potencial generada por MaxEnt, para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 7. Mapas que muestran la distribución potencial actual y a futuro del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2) haciendo uso del modelo predictivo GARP. (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 8. Mapas generados por GARP donde se muestra la distribución potencial actual y futura del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias

bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 9. Mapas generados con GARP donde se señala la distribución potencial del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2) para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 10. Distribución potencial actual y futura obtenida mediante el modelo de nicho ecológico MaxEnt, para el grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 11. Distribución potencial generadas por MaxEnt, para el grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 12. Distribución potencial actual y futura del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) usando GARP, para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 13. Distribución potencial del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) usando GARP, para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 14. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con MaxEnt para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 15. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de los datos de altitud en metros obtenidos con MaxEnt para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la

caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 16. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con MaxEnt para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 17. Componentes gaussianos dominantes estimados para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 18. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con MaxEnt del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 19. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con MaxEnt del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 20. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 21. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 22. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala

la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 23. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 24. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con GARP del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 25. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con GARP del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 26. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la altitud obtenida con MaxEnt para el grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK. La unidad de medición es en metros.

Fig. 27. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud obtenida con MaxEnt para el grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK. La unidad de medición es en metros.

Fig. 28. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 29. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 30. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud obtenida con GARP para el grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el

primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK. Unidad de medición: metros.

Fig. 31. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Fig. 32. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 33. Gráfico que muestra los componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Fig. 34. Registros de recolecta de los tres géneros de termitas que se identificaron en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. Los registros se obtuvieron de recolectas de campo y The National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. Los círculos representan al género *Hoplotermes*, los triángulos al género *Gnathamitermes*, mientras que los pentágonos al género *Heterotermes*.

Fig. 35. Distribución potencial actual y a futuro del género *Gnathamitermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2). El mapa se generó con el modelo de nicho ecológico MaxEnt para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (triángulos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, mientras que el color verde señala el área ganada.

Fig. 36. Distribución potencial del género de termitas *Heterotermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) generados por MaxEnt para las siguientes ventanas de tiempo: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (pentágonos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, el color azul indica el área que se pierde y el color verde señala el área ganada.

Fig. 37. Distribución potencial del género *Hoplotermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), generado con el modelo de nicho ecológico MaxEnt para las siguientes ventanas de tiempo: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (círculos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian

Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, mientras que el color verde señala el área ganada.

## ÍNDICE DE FOTOS

Foto 1. A) Individuo adulto de *Aspidoscelis costata costata*, B) Organismo joven de *Aspidoscelis calidipes*.

Foto 2. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A), B) y C) Mandíbula de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de Mezcala, Guerrero; D) Mandíbula de un soldado del género *Gnathamitermes* de Mezcala, Guerrero, E) y F) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Hoplotermes* de la localidad de Mezcala, Guerrero.

Foto 3. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A) Mandíbula de un soldado del género *Heterotermes* de Tlaucingo, Puebla, B) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Heterotermes* de la localidad de Tlaucingo, Puebla, C) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de Yautepec, Morelos, E) Mandíbula de un soldado del género *Gnathamitermes* de la localidad de Las Cañas, Michoacán, F) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de Las Cañas, Michoacán.

Foto 4. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de Las Cañas, Michoacán, B) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de la localidad de Las Cañas, Michoacán, C) Mandíbula de un obrero del género *Hoplotermes* de Las Cañas, Michoacán, D) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de la localidad de las Cañas, Michoacán.

## **“FACTORES ECOLÓGICOS QUE LIMITAN LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Aspidoscelis costata costata* Y *Aspidoscelis calidipes* (REPTILIA: TEIIDAE), Y SU RELACIÓN CON EL CALENTAMIENTO GLOBAL”.**

### **RESUMEN**

La distribución geográfica de los seres vivos está determinada por un conjunto de variables tanto ecológicas (bióticas y abióticas) como históricas. Entre los factores de mayor amenaza para la biodiversidad del planeta por sus efectos potenciales en su distribución y abundancia, se encuentra el calentamiento global, ya que se ha observado que la temperatura de la atmósfera ha aumentado 0.74 °C durante los pasados 100 años y un incremento pequeño de temperatura (~0.5 °C) es suficiente para que las funciones de los organismos y los sistemas ecológicos sean afectados. Los modelos basados en la Teoría del Nicho Ecológico son un instrumento que permiten analizar entre otras cosas los factores ecológicos asociados a determinada especie y que la influyen en distintos grados y modos, posibilitándonos proyectar a nivel geográfico el área potencial que ocupa y como podría ser afectada por el cambio climático. Pero a pesar de los numerosos esfuerzos realizados, aún es una técnica en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para su tratamiento e interpretación. Por ejemplo, existen pocos trabajos que involucran estudios comparativos entre poblaciones de una misma especie que están sujetas a diversos factores de estrés como aquellas que tienen un amplio intervalo altitudinal lo que nos permite analizar e identificar las distintas respuestas que pudieran tener frente al calentamiento global. En este sentido, el género *Aspidoscelis* puede ofrecer información relevante ya que las especies que lo componen presentan distribuciones altitudinales restringidas y amplias. Lo anterior plantea la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los factores ecológicos que limitan el acceso a zonas de elevada altitud a las especies del género *Aspidoscelis*?. Entre las posibles respuestas está que probablemente los requerimientos ambientales de su nicho ecológico varían altitudinalmente y en zonas de mayor altura no son los adecuados para que lleven a cabo funciones fisiológicas básicas como la locomoción, la alimentación, el crecimiento y la reproducción. O bien, también puede ser que la restricción en su distribución altitudinal este relacionada con su tipo de alimentación. Las *Aspidoscelis*, presentan hábitos alimentarios generalistas con una dieta basada en insectos; aunque tienen preferencia por las termitas, por lo que, se les ha llegado a considerar como especialistas facultativos y ha originado que algunos autores refieran que las termitas tienen un papel ecológico en la distribución altitudinal, latitudinal y en el uso del hábitat de las especies de *Aspidoscelis*.

*Aspidoscelis costata costata* tiene una distribución altitudinal amplia mientras que *Aspidoscelis calidipes*, está restringida a solo unos cuantos metros sobre el nivel del mar. Por tal motivo, estas especies se eligieron como modelos para evaluar los probables factores ecológicos que limitan altitudinalmente la distribución geográfica del género *Aspidoscelis*. Los objetivos de este trabajo fueron: 1) Delimitar diferentes grupos dentro de



*A. c. costata* y *A. calidipes* con base en sus preferencias climáticas y modelar su distribución potencial actual y futura mediante el uso de dos modelos de nicho ecológico: MaxEnt y GARP, 2) Determinar si es posible que exista variación en los rangos altitudinales del nicho ecológico de los grupos climáticos delimitados en ambas especies como resultado del calentamiento global, 3) Conocer los hábitos alimentarios de cada grupo climático y determinar si existe una correlación entre la distribución geográfica de las dos especies de lagartijas con la distribución de las termitas que consumen. Los resultados mostraron que a lo largo de la distribución de *A. c. costata* se pueden observar tres grupos que difieren climáticamente, mientras que para *A. calidipes* se delimitaron dos grupos. Los modelos generados por MaxEnt y GARP indicaron una disminución en el área de distribución de los tres grupos climáticos de *A. c. costata*, llegando en algunos casos a perder hasta el 50% de su área de distribución potencial actual para el año 2080. En cambio, en el caso de *A. calidipes*, los escenarios obtenidos por ambos modelos de nicho difirieron significativamente. Con MaxEnt se predijeron ganancias superiores al 100% de su área de distribución potencial actual. Mientras que, los modelos obtenidos con GARP mostraron pérdidas de área muy significativas para ambos grupos climáticos. La variación en el intervalo altitudinal de las condiciones ambientales requeridas por los tres grupos climáticos de *A. c. costata* mostraron una tendencia al aumento en la altitud promedio como respuesta al incremento en la temperatura ambiental. De igual manera, los resultados producidos para el grupo climático A de *A. calidipes* señalaron una tendencia a ir hacia zonas más altas; sin embargo, para el grupo climático B se pronosticó una disminución considerable de altitud promedio. De acuerdo con los resultados del análisis de hábitos alimentarios, se identificaron tres géneros de en la dieta de ambas especies de lagartijas. Se encontró que los dos grupos climáticos de *A. c. costata*, que se localizan a altitudes bajas si consumen termitas, mientras que el grupo climático ubicado en la parte más alta de su distribución altitudinal no ingiere este tipo de presa, por lo que probablemente invadir zonas más altas implique un cambio en la alimentación de estas lagartijas. Por otro lado, para *A. calidipes* también se determinó una diferencia en el consumo de termitas entre los dos grupos climáticos, el grupo climático A si consumió termitas, mientras que el grupo B no. Estos resultados pudieron deberse al número tan bajo de muestra que se obtuvo del grupo climático B, por lo que hay que considerarlos con precaución. Los modelos generados para las termitas indicaron que probablemente el calentamiento global promueva una expansión en su rango de distribución, lo cual podría favorecer el mantenimiento de las especies de *Aspidoscelis*.

## “ECOLOGICAL FACTORS LIMITING THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *Aspidoscelis costata costata* AND *Aspidoscelis calidipes* (REPTILIA: TEIIDAE), AND ITS RELATION TO GLOBAL WARMING”.

### ABSTRACT

The geographic distribution of animals and plants is determined by a set of variables both ecological (biotic and abiotic factors) and historical. Among the factors of greater threat to biodiversity of the planet is global warming by their potential effects on their distribution and abundance, as it has been observed that the environmental temperature has increased 0.74 °C during the past 100 years and a small increment (~0.5 °C) is sufficient to affect the physiology of the organisms and the ecological systems. Models based on ecological niche theory are a tool to analyze the environmental factors associated with particular species; they allow us to project the potential geographical area it occupies and how it could be affected by climate change. But despite numerous efforts, it's still a technique in full development and expansion with new methods and strategies for their treatment and interpretation. For example, there are few research works that involve comparative studies among populations of a species subject to different stress factors such as those with a wide altitudinal range which could allow us to analyze and identify different responses against global warming. In that sense, genus *Aspidoscelis* can provide relevant information because their species present both restricted and broad altitudinal distributions. This raises the following question: What are the ecological factors that limit the access to areas of high altitude to the species of genus *Aspidoscelis*? Among possible answers there is that the environmental requirements of its ecological niche vary along an altitudinal range and in areas of higher altitude they are not adequate to carry out their basic physiological functions such as locomotion, feeding, growth, and reproduction. Another answer could be related to their feeding habits. *Aspidoscelis* species are generalists with a diet based on insects; however, they have a strong preference for the consumption of termites, which originate to consider them as facultative specialists. It has suggested that termites have an ecological role in the altitudinal and latitudinal distribution and in the use of the habitat in *Aspidoscelis* species.

*Aspidoscelis costata costata* has a wide altitudinal distribution and *Aspidoscelis calidipes*, is restricted to only a few meters above sea level. For this reason, they were chosen as models to assess the ecological factors that limit their altitudinal geographic distribution. The aim of this study were: 1) Delineate different groups within *A. c. costata* and *A. calidipes* based on their climatic preferences and shape their current and future potential distribution using two models of ecological niche: MaxEnt y GARP, 2) Determine if there is variation in the altitudinal ranges of the ecological niche of climatic groups of both species as a result of global warming, 3) Describe the feeding habits of *A. c. costata* and *A. calidipes* across different climatic groups and determine whether a correlation exists between the geographical distribution of both species of lizards with the termites they consume. The results showed that over the distribution of *A. c. costata* may be observed

three climatically different groups, while for *A. calidipes*, there are two. The models generated by MaxEnt and GARP reported a decrease in the range of three climatic groups of *A. c. costata*, in some cases to lose up to 50% of its current potential range for year 2080. In contrast, in the case of *A. calidipes*, scenarios obtained by both niche models differ significantly. With MaxEnt, we predicted profits over 100% of its current potential range. While for both groups of *A. calidipes*, GARP models showed very significant losses. The variation in the altitudinal range of environmental conditions required by the three climatic groups of *A. c. costata* showed an increasing trend in the average altitude in response to environmental temperature increase. However, the gains for the group A of *A. calidipes* noted a tendency to go to higher ground, but for group B it was predicted a considerable decrease in their average habitation height. According to the results of the analysis of feeding habits, we identified three genera of termites in the diet of both lizard species. We found that two climatic groups of *A. c. costata* eat termites, while the population located at the highest altitudinal distribution does not get this kind of prey, therefore, colonize higher areas may involve a change in feeding habits by these lizards. On the other hand, for *A. calidipes*, we also predicted a difference between the two climatic groups with respect to their consumption of termites. However, this result could be due to a small sample in climatic group B, therefore we should take this finding with caution. The models generated for termites indicated that global warming may promote an expansion of its range, which could favor *Aspidoscelis* species.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La distribución geográfica de los seres vivos está determinada por un conjunto de factores tanto ecológicos (factores bióticos y abióticos) como históricos (Begon *et al.*, 1996; Krebs, 2001; Hawkings y Porter, 2003). Por lo que, el conocimiento de las causas que son las responsables de la presencia o ausencia de una especie en un lugar determinado se ha vuelto una de las metas centrales de la Ecología. Principalmente, en las últimas décadas el estudio de la distribución de especies ha diversificado su enfoque desde preguntas netamente científicas a las más prácticas para la conservación, como una respuesta de la comunidad científica a la acelerada degradación de los hábitats naturales y a la extinción de las especies (Groom *et al.*, 2006).

Entre los factores de mayor amenaza para la biodiversidad del planeta por sus efectos potenciales en su distribución y abundancia, se encuentra el calentamiento global (Parmesan y Yohe, 2003). Esto es debido a que un incremento pequeño de temperatura ( $\sim 0.5$  °C) es suficiente para que las funciones de los organismos y los sistemas ecológicos se vean afectados (McCarty, 2001).

La evidencia científica sugiere que la temperatura de la atmósfera ha aumentado aproximadamente  $0.74$  °C ( $0.56$ - $0.92$  °C) durante los pasados 100 años (1906-2005). Dicho calentamiento se produjo en dos fases a partir del decenio de 1910 hasta 1940 ( $0.35$  °C), seguido por un ligero enfriamiento ( $0.1$  °C) y más fuertemente desde 1970 hasta el presente ( $0.55$  °C), siendo el periodo que corresponde de 1995 al 2006 el más cálido de los últimos 12 años desde 1850. Este aumento de temperatura está distribuido por todo el planeta acentuándose principalmente en las latitudes septentrionales superiores (IPCC, 2007).

Entre la gran variedad de respuestas potenciales de los organismos ante el calentamiento global se han identificado cambios en la fenología (McCarty, 2001; Parmesan, 2006), en las historias de vida (Chammaille-Jammes *et al.*, 2006; Lepetz *et al.*, 2009) y en la distribución geográfica (Blaustein *et al.*, 2001; Shoo y Williams, 2004) tanto en latitud (Hickling *et al.*, 2006; Parmesan, 2006) como en altitud (Gian-Reto *et al.*, 2005; Raxworthy *et al.*, 2008).

Como resultado, se han desarrollado diversos modelos con el fin de predecir entre otras cosas, los efectos potenciales del calentamiento global en la distribución de las

especies. Dichos modelos tienen sus fundamentos en la Teoría del Nicho Ecológico (Hutchinson, 1957), por lo que, se les conoce como Modelos de Nicho Ecológico (MNE) (ENM por sus siglas en inglés, Soberón y Nakamura, 2009). Actualmente, la modelación es un instrumento en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para su tratamiento e interpretación (Elith *et al.*, 2006; Ferrier y Guisan, 2006).

Los MNE permiten analizar los factores ecológicos asociados a determinada especie y que la afectan en diferentes grados y modos, información que analizada por distintos tipos de algoritmos nos posibilita proyectar a nivel geográfico el área potencial que ocupa la especie. Entre estos MNE se encuentran: BIOCLIM -Bioclimatic Modelling- (Busby, 1991); BIOMAP (Nix y Switzer, 1991), HABITAT (Walker y Cocks, 1991), FLORAMAP (Jones y Gladkov, 1999), DOMAIN -Domain Modelling- (Carpenter *et al.*, 1993); GARP -Genetic Algorithm for Rule-set Production- (Stockwell y Peters, 1999); MAXENT -Maximum Entropy Modelling- (Phillips *et al.*, 2006); GLM -Generalized Linear Models- (McCullagh y Nelder, 1989); GAM -Generalized Additive Models- (Hastie y Tibshirani, 1986); CART -Classification and Regression Trees- (Breiman *et al.*, 1984) y ANN -Assisted Neural Networks- (Pearson *et al.*, 2002), entre otros (Elith *et al.*, 2006).

En los reptiles, las restricciones fisiológicas impuestas por su ectotermia y su limitada capacidad de dispersión originan que estén influenciados directamente por las condiciones temporales y espaciales del ambiente, las cuales, van a determinar cuándo y dónde estos organismos pueden existir (Swingland, 1983; Dunham *et al.*, 1989; Sinsch, 1990; Huey, 1991). Como resultado, la reducida capacidad de estas especies para modificar su distribución geográfica promueve que sean vulnerables a los cambios ambientales tales como el calentamiento global (Gibbons *et al.*, 2000). Especialmente, porque algunas de sus funciones fisiológicas básicas y conductuales como la locomoción, el crecimiento y la reproducción tienen una fuerte dependencia a la temperatura ambiental.

Sinervo *et al.* (2010) desarrollaron un modelo matemático para predecir el riesgo de extinción con base en las variables ambientales y fisiológicas relacionadas con la regulación térmica de los reptiles. Según sus cálculos, los autores predijeron una tasa de extinción global del 20% para el 2080. Además pronosticaron que si el cambio climático continúa, en México podría desaparecer el 56% de los reptiles vivíparos para el 2050 y el 66% para el 2080, mientras que para los reptiles ovíparos podría ser una pérdida del 46%

para el 2050 y del 61% para el 2080. A pesar de los extensos trabajos realizados con otros organismos, la investigación sobre las consecuencias biológicas y ecológicas del cambio climático en los reptiles aún ofrece un escenario con amplias perspectivas de investigación.

En México, el género *Aspidoscelis* es un grupo de lagartijas muy conspicuo, pero escasamente estudiado. Las especies que lo componen son terrestres, con preferencia por los hábitats abiertos, de cuerpo alargado, heliotérmicas con una temperatura corporal alta (40 °C), un modo de forrajeo activo y oviparidad como tipo de paridad (Casas-Andreu y Gurrola-Hidalgo, 1993; Colli *et al.*, 2003; Pianka y Vitt, 2003). Su distribución actual, incluye ambientes tropicales y templados desde Estados Unidos ( $\pm 45^\circ$  N; *A. tigris*; Stebbins, 1966), a través de México y Centroamérica, hasta Costa Rica ( $\pm 10^\circ$  N; *A. deppii*; Savage, 2002). Sus poblaciones se encuentran a altitudes que oscilan entre el nivel del mar (Wright y Vitt, 1993) y los 2650 msnm (Sánchez-Herrera, 1980).

Al parecer el género tiene fuertes restricciones para colonizar altitudes y latitudes elevadas, es así que la mayor parte de las especies se localizan a bajas altitudes, aunque algunas especies como *A. inornata* ( $\pm 2100$  msnm, Stebbins, 1966), *A. velox* ( $\pm 2400$ , Stebbins, 1966), *A. exsanguis* ( $\pm 2400$  msnm, Degenhardt *et al.*, 1996), *A. gularis* ( $\pm 2200$ -2358 msnm, Duellman y Zweifel, 1962) y *A. costata* ( $\pm 2293$  msnm, Rodríguez-Romero *et al.*, 2003) han logrado colonizar zonas altas. Hasta el momento el estudio de la distribución de este género, está basado en descripciones o apreciaciones personales sobre los factores que pudieran tener relación con la selección del hábitat, pero que no documentan su verdadera importancia a través de la medición de variables bióticas o abióticas.

Lo anterior plantea la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los factores ecológicos que limitan el acceso a zonas de elevada altitud a las especies del género *Aspidoscelis*?. Entre las posibles respuestas es que probablemente los requerimientos ambientales de su nicho ecológico varían altitudinalmente y en zonas de mayor altura no son los adecuados para que se lleven a cabo funciones fisiológicas básicas como la locomoción, la alimentación, el crecimiento y la reproducción. Posiblemente el límite altitudinal de estas especies este relacionado con sus requerimientos térmicos, ya que el alcanzar y mantener una temperatura corporal alta puede limitar su distribución hacia altitudes o latitudes elevadas (Vitt *et al.*, 2003; Vitt y Pianka, 2004).

Otra posible respuesta puede ser que la restricción en su distribución altitudinal también está relacionada con su tipo de alimentación. Las especies de *Aspidoscelis*, presentan hábitos alimentarios generalistas con una dieta basada principalmente en insectos (Vitt y Pianka, 2004), aunque tienen gran preferencia por las termitas, por lo que, se les ha considerado como especialistas facultativos (Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, 2011). Es así que algunos autores han referido que las termitas tienen un papel ecológico importante en la distribución altitudinal (Bostic, 1966) y latitudinal (Pianka, 1970), y en el uso del hábitat de este género (Eifler y Eifler, 1998).

Por lo expuesto anteriormente, resulta importante determinar que factores están interactuando para delimitar la distribución geográfica de las especies del género *Aspidoscelis*, lo cual tiene un gran valor predictivo y es una clave fundamental en la conformación de estrategias de conservación. El género *Aspidoscelis* está compuesto por cinco grupos filogenéticos: *cozumela*, *deppii*, *sexlineata*, *tesselata* y *tigris*. De los que, el grupo *sexlineata* es el más diverso (Reeder *et al.*, 2002). Dentro de este grupo, *A. c. costata* presenta la distribución altitudinal más amplia mientras que *A. calidipes* muestra una de las más restringidas, que se reduce a unos cuantos metros sobre el nivel del mar (Duellman, 1960; Rodríguez-Romero *et al.*, 2003). Debido a esta característica se eligieron como modelos para conocer y comparar su distribución geográfica potencial actual y futura con base en las características ambientales de su hábitat en concordancia con sus patrones alimentarios. Además de evaluar si ante el calentamiento global actual pudieran tener como respuesta cambios en su distribución a zonas de mayor altitud. Se espera que ambas especies presenten cambios en su distribución espacial colonizando áreas más elevadas que compensen sus requerimientos térmicos y que el consumo de termitas pueda ser un factor que limite su acceso hacia esas áreas.

## DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO *ASPIDOSCELIS* (FITZINGER, 1843)

La familia **Teiidae** se distribuye exclusivamente en el Continente Americano, desde el norte de Estados Unidos a través de México, Centro y Sudamérica hasta Argentina (Reeder *et al.*, 2002). Incluye especies de ambientes tropicales, subtropicales y de zonas templadas. Se encuentra conformada por diez géneros: *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Callopietes*, *Crocodylurus*, *Dricodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius* y *Tupinambis* que comúnmente se conocen como “macroteiidos”. *Callopietes*, *Crocodylurus*, *Dricodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius*, y *Tupinambis* se restringen exclusivamente a Sudamérica; mientras que *Cnemidophorus* se encuentra también en las Indias Orientales y *Ameiva* alcanza Centro y Norteamérica (Krause, 1985).

Debido a que el género *Cnemidophorus* resultó ser un grupo parafilético, se originaron cambios nomenclaturales que dieron paso al resurgimiento del género *Aspidoscelis* (Fitzinger, 1843) (del Griego *aspido* = escudo y *scelis* = patas); el cual está conformado por alrededor de 87 taxones, muchos de los cuales se consideran como subespecies, debido a la incertidumbre taxonómica que existe entre ellos (Reeder *et al.*, 2002). El género *Aspidoscelis* está compuesto por especies gonocóricas y partenogénicas, pertenecientes a los grupos *cozumela*, *deppii*, *sexlineata*, *tesselata* y *tigris*, y su distribución incluye ambientes tropicales y templados desde Estados Unidos de América ( $\pm 45^\circ$  N; *A. tigris*; Stebbins, 1966), a través de México y Centroamérica, hasta Costa Rica ( $\pm 10^\circ$  N; *A. deppii*; Savage, 2002). Sus poblaciones se encuentran a altitudes que oscilan entre el nivel del mar (Wright y Vitt, 1993) y los 2650 msnm (Sánchez-Herrera, 1980). En México se distribuyen alrededor de 45 taxones pertenecientes a este género (Liner, 2007).

Las especies de *Aspidoscelis* son de hábitos diurnos, con preferencia por los lugares abiertos, de cuerpo alargado, fusiforme con cola larga como adaptación a los hábitos locomotores terrestres, son heliotérmicas, con un modo de forrajeo activo y de reproducción ovípara (Vitt y Pianka, 2004). La temperatura ambiental, influye en su reproducción (Burkholder y Walker, 1973), desempeño locomotor (Asplund, 1970), captura y asimilación de alimento (Anderson, 1993) y regulación de la temperatura corporal (Pianka, 1970). La precipitación, a su vez, afecta la disponibilidad de recursos (Pianka,



1970), el tipo de suelo interviene en la localización de los sitios de anidación (Trauth, 1983) y la vegetación determina el uso del hábitat y periodos de actividad (Gienger *et al.*, 2002).

Estas lagartijas presentan una de las temperaturas corporales más alta registrada para los saurios (40 °C) (Colli *et al.*, 2003; Pianka y Vitt, 2003); la cual, es muy similar entre las especies del género (Soulé, 1963; Schall, 1977; Stevens, 1982; Días y Rocha, 2004) aún cuando habitan regiones con condiciones climáticas diferentes (Bogert, 1949). Razón por la cual, se considera que la temperatura corporal alta y constante de estas especies es parte de un complejo de características que están ligadas al linaje del grupo y al forrajeo activo y quizás el alcanzar y mantener esta temperatura en latitudes y altitudes elevadas sea una de las razones que explique la baja diversidad de *Aspidoscelis* en estas regiones (Vitt y Pianka, 2004).

### **Descripción de *Aspidoscelis costata costata* (Cope 1877) y *Aspidoscelis calidipes* (Duellman, 1960).**

El grupo *sexlineata* se encuentra compuesto por 58 taxones de los 87 que constituyen al género *Aspidoscelis*. De estos, *A. c. costata* presenta la distribución altitudinal más amplia mientras que *A. calidipes* muestra una de las distribuciones altitudinales más restringida, la cual se reduce a unos cuantos metros sobre el nivel del mar. Debido a esta característica se eligieron como modelos para conocer, entender y comparar los factores ecológicos que limitan la distribución altitudinal del género y evaluar los efectos potenciales del actual incremento en la temperatura ambiental.

*A. c. costata* (Cope, 1877), es una lagartija endémica de México, su tamaño corporal promedio es de 110 mm de longitud hocico-cloaca (LHC). Su distribución abarca la parte alta de la Cuenca del Río Balsas en los estados de Guerrero, México, Morelos y Puebla, principalmente en bosque tropical caducifolio de los 528 a los 2468 msnm (Duellman y Zweifel, 1962; Maslin y Walker, 1965; Rodríguez-Romero *et al.*, 2003; Walker, 2003) (Foto 1A). Algunos autores han sugerido que los organismos ubicados en la parte alta de la distribución de *A. c. costata* son otra especie a la que han denominado *Aspidoscelis alpina* (Maslin y Walker, 1965). Sin embargo, su clasificación taxonómica no está bien definida, por lo que, en este estudio seguirá siendo considerada como *A. c. costata*.

*A. calidipes* (Duellman, 1960) presenta un tamaño corporal más pequeño que en promedio oscila entre los 79 mm en los machos y 68 mm en las hembras. Su actividad es diaria, diurna y unimodal, su distribución abarca el Valle de Tepalcatepec caracterizado por matorral xerófilo en la Cuenca del Río Balsas en el estado de Michoacán a una altura de 200 a 600 msnm. Vive en simpatria con cuatro especies de *Aspidoscelis*: *A. communis communis*, *A. deppeii infernalis*, *A. lineatissima exorista* y *A. sacki* (Duellman, 1960) (Foto 1B).



Foto 1.- A) Individuo adulto de *Aspidoscelis costata costata*, B) Organismo joven de *Aspidoscelis calidipes*.

## **CAPÍTULO I**

# **DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE *Aspidoscelis costata costata* Y *Aspidoscelis calidipes* Y SU RELACIÓN CON EL CALENTAMIENTO GLOBAL**

## 1. INTRODUCCIÓN

El cambio global inducido entre otros factores por el incremento en la temperatura ambiental se identifica como una de las tantas hipótesis propuestas que puede afectar la sobrevivencia de las especies. Como se sabe, la Tierra es un sistema dinámico donde los cambios ambientales globales han sido parte de su evolución. Sin embargo, el cambio climático actual se considera como el más dramático y abrupto que ha experimentado desde la última deglaciación (hace 18,000 años) (Chapin III *et al.*, 2000).

En este sentido, una de las principales fuerzas evolutivas que ha alterado los ecosistemas y ha modificado la evolución de muchas especies es el hombre. El que ha transformado entre el 40 y el 50% de la tierra en uso agrícola, ganadero y urbano. Mientras que, la quema de combustibles fósiles y la deforestación han incrementado la concentración de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) en un 30% en los tres últimos siglos, con más de la mitad de este incremento en los últimos 40 años (Chapin III *et al.*, 2000). Lo anterior ha traído como consecuencia un incremento en la temperatura ambiental a una tasa sin precedentes, que en conjunto con cambios en los patrones de precipitación ha originado que la interacción entre el uso de la tierra y el calentamiento global cause severas modificaciones a la biodiversidad del planeta (Pounds *et al.*, 1999; Hansen *et al.*, 2001).

Entre los probables efectos del calentamiento global se ha observado que existe una alteración en los gradientes de temperatura lo cual ha promovido un cambio de las isotermas hacia los polos (Hughes, 2000). Esto quiere decir que en zonas templadas y en altitudes elevadas hay un incremento en la temperatura ambiental durante el invierno lo que origina que los climas templados y polares sean más similares a los climas ecuatoriales reduciendo la severidad y duración del invierno, trayendo consigo una migración tardía y prolongando así el periodo para el crecimiento, desarrollo y reproducción de los animales (Bradshaw y Holzapfel, 2008).

Se han propuesto tres posibles patrones de respuesta de las especies ante el cambio climático global: 1) que cambien su distribución y/o abundancia de acuerdo a los regímenes ambientales a los que han estado adaptadas, 2) que se adapten a las nuevas condiciones, no observándose, por lo tanto, cambios importantes en su distribución y 3) si las especies no pueden llevar a cabo ninguna de las dos respuestas anteriores, su distribución geográfica

tenderá a reducirse a los sitios que se mantengan propicios; llegando en casos extremos a la extinción (Holt, 1990). Sin embargo, si consideramos que una de las características del nicho ecológico es que tiende a ser estable en tiempo evolutivo (conservadurismo del nicho), lo cual quiere decir, que las especies cambian sus requerimientos bióticos y abióticos de manera muy lenta, se podría esperar que la respuesta de las especies frente al calentamiento global fuera la del movimiento espacial de sus poblaciones, reflejándose en desplazamientos de sus distribuciones geográficas en concordancia con los movimientos de sus nichos ecológicos (Peterson *et al.*, 1999).

De esta manera, el cambio en los gradientes de temperatura es probable que provoque el desplazamiento de hábitats apropiados y con ello la distribución de especies hacia latitudes y altitudes más altas, lo cual ya se ha observado en plantas (Hansen *et al.*, 2001), insectos (Parmesan *et al.*, 1999; Deutsch *et al.*, 2008), aves (Thomas y Lemmon, 1999), mamíferos (Hersteinsson y MacDonald, 1992) y también en reptiles (Shine *et al.*, 2002). Aunado a que también puede ocasionar la alteración de las comunidades y abundancia de especies, promoviendo un incremento en la fragmentación del hábitat y por lo tanto, un aumento en la probabilidad de extinción en las poblaciones (Davis *et al.*, 1998; Peterson *et al.*, 2002).

Sin embargo, probar los efectos del calentamiento global es todo un desafío ya que existen numerosos procesos que interactúan a diferentes escalas espacio-temporales, además de que la respuesta de los organismos es claramente dependiente de las poblaciones, las cuales en muchos de los casos no reaccionan en la misma dirección al incremento de la temperatura ambiental (Araújo *et al.*, 2006). No obstante, de que los estudios generalmente se han enfocado sólo a una porción de la distribución espacial de las especies, existen algunos trabajos que analizan y comparan la respuesta al calentamiento global de más de una población (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Foden *et al.*, 2007).

Es así, que los estudios que involucran poblaciones de una misma especie sujetas a diferentes presiones de selección como el caso de aquellas que tienen un amplio intervalo altitudinal, nos permiten analizar e identificar las distintas respuestas que pudieran tener frente al calentamiento global (Shoo *et al.*, 2006). En este capítulo se determinó la existencia de diferentes grupos con base en sus preferencias climáticas a lo largo de la distribución geográfica de *A. c. costata* y *A. calidipes* con la finalidad de comparar su

distribución geográfica potencial actual y futura con base en uno de los escenarios de cambio climático más extremo, además de señalar si puede existir variación en la distribución altitudinal como resultado del calentamiento global.

Se espera encontrar que la distribución geográfica de *A. c. costata* y *A. calidipes* esté afectada por la variabilidad de las condiciones ambientales del hábitat como resultado del calentamiento global. Para lo cual, se prevé que los grupos climáticos determinados en las dos especies dirijan su distribución geográfica hacia altitudes más elevadas en busca de temperaturas ambientales menos extremas.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Origen y distribución geográfica de la familia Teiidae.

Desde hace ya unas décadas se han tratado de esclarecer las relaciones filogenéticas dentro de la familia Teiidae. Con datos osteológicos (Presch, 1974, 1983), morfología externa (Vanzolini y Valencia, 1965) y cariotipos (Gorman, 1970) se llegó a la conclusión de que existen dos grupos monofiléticos o subfamilias: Tupinambinae que comprende a los géneros *Callopietes*, *Crocodylurus*, *Dracaena* y *Tupinambis* y Teiinae que incluye *Teius*, *Dicrodon*, *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx* con los últimos cuatro compartiendo las mayores semejanzas por lo que informalmente se les conoce como “cnemidoforinos” (Presch, 1974; Presch, 1983; Estes *et al.*, 1988; Denton y O’Neill, 1995).

Durante la era Cenozoica se presentó una serie de fenómenos climáticos y tectónicos que modelaron fuertemente la diversidad de los seres vivos en el continente americano y los teiidos no fueron la excepción. Por ejemplo, durante el Paleógeno (Paleoceno, Eoceno y Oligoceno) ocurrieron fenómenos como movimientos tectónicos acompañados de cambios climáticos que se suscitaron de manera más o menos cíclica como: 1) fluctuaciones de temperatura, presencia de metano y CO<sub>2</sub>, producto de la actividad volcánica, 2) la separación de Sudamérica y la Antártida, que formó la corriente circumpolar del Hemisferio Sur y afectó los patrones de las corrientes oceánicas, 3) el surgimiento del glaciar de la Antártida y 4) oscilaciones en el nivel del mar que permitieron la conexión de Europa y Asia, así como cambios en la salinidad de los mares y la extinción de una gran cantidad de organismos sobre todo marinos, fueron factores que promovieron la diversificación de los teiidos en el Periodo Terciario de nuestra era (Cox 2000, Kemp 2005).

Giugliano *et al.* (2007) propusieron el escenario evolutivo más reciente para la familia Teiidae, basándose en datación molecular de eventos evolutivos, áreas ancestrales, registro fósil, distribución actual y registro de cambios ambientales en el Terciario. Sus resultados corroboraron la monofilia de Teiinae y Tupinambinae aunque aún sigue existiendo incongruencia en la relación de *Callopietes* con los géneros *Crocodylurus*, *Dracaena* y *Tupinambis*. Dentro de Teiinae los géneros evolucionaron de la siguiente



manera: (*Teius* (*Dricodon* (*Ameiva* (*Kentropyx* (*Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*))))), en el caso de Tupinambinae fue así: (*Callopistes* (*Dracaena* (*Tupinambis*, *Crocodylurus*))). También concluyeron que *Callopistes* es el grupo más basal que divergió en el Paleoceno, mientras que el resto de los géneros actuales de Teiidos exceptuando *Aspidoscelis* evolucionaron durante el Eoceno, periodo caracterizado por la expansión de la sabana en Sudamérica. Lo anterior concuerda con hipótesis previas acerca de la dispersión de los teiidos, en las que se sugiere que la mayoría de los géneros de la familia (*Tupinamis*, *Teius*, *Ameiva* y *Cnemidophorus*) ya se habían diferenciado para el Oligoceno, diversificando todavía a principios del Mioceno como en el caso de *Aspidoscelis*, cuando Sudamérica aún se encontraba aislada de Norte y Centroamérica (Presch, 1974).

La expansión de la sabana durante el Eoceno influyó en la distribución de los teiidos y fue consecuencia de dos enfriamientos globales que volvieron el clima más frío, seco y estacional. Al disminuir el nivel del mar se incrementó la aridez continental, los bosques tropicales de las regiones polares menguaron dando lugar a bosques templados, la vegetación en la Antártida y Sudamérica se desplazó al norte, desapareciendo prácticamente del polo sur. Esto favoreció el confinamiento de las familias tropicales a las regiones intermedia y ecuatorial del globo, al migrar en conjunto con la vegetación tropical (Zunino y Zullini 2003).

Anteriormente se creía que durante el Eoceno temprano y el Mioceno medio algunas poblaciones del ancestro común de los géneros *Ameiva* y *Cnemidophorus* parecieran haberse aislado reproductivamente tras una migración desde Sudamérica en dos direcciones, una al norte del Canal de Panamá (Mesoamérica), y otra al sur (Sudamérica) al haber cruzado el *Arco Panamá-Choco* un puente terrestre originado entre Sudamérica y Panamá, como consecuencia de la reducción de los océanos durante un periodo glacial. Esto podría haber originado que *Cnemidophorus* divergiera al grado de diferenciarse genéticamente en la parte del norte, y *Ameiva* en el sur, llegando posteriormente algunos individuos del norte a colonizar Sudamérica y varias formas sudamericanas hasta Mesoamérica mucho antes de que la reconexión del Canal Panamá se restableciera (Savage, 1966; Presch, 1974). Sin embargo, los resultados obtenidos por Giugliano et al. (2007) y Reeder et al. (2002) muestran que el grupo hermano de *Cnemidophorus* y *Aspidoscelis* es *Kentropyx*, grupo restringido exclusivamente a Sudamérica y no *Ameiva* (Hower y Hedges,

2003; Giugliano *et al.*, 2007). Por lo que, la presencia de registro fósil de *Cnemidophorus* en Nebraska EUA perteneciente al Mioceno-Plioceno (Estes, 1964) concuerda con la propuesta de que algunas poblaciones de *Cnemidophorus* se dispersaron hacia Centro América durante el Mioceno Tardío y dieron paso al género *Aspidoscelis* mucho antes de la reconexión del Canal de Panamá a través de dispersión por agua (Hower y Hedges, 2003; Giugliano *et al.*, 2007).

## **2.2 Factores ecológicos involucrados en la distribución geográfica de la familia Teiidae con un enfoque en el género *Aspidoscelis*.**

Para comprender los factores que han promovido la dispersión de los teiidos y de las especies de *Aspidoscelis* en particular, usualmente la familia Teiidae se asocia a otras dos familias Lacertidae, y Gymnophthalmidae (clado conocido como Lacertiformes), debido a que comparten una historia evolutiva, y aunque algunos de estos rasgos pueden tener un origen histórico, otras diferencias pueden reflejar ambientes ecológicos diferentes durante la porción independiente de sus historias evolutivas (Pianka y Vitt, 2003). Entre las familias Teiidae y Gymnophthalmidae, la mayor divergencia se produjo en el tamaño corporal, siendo las primeras de tamaño más grande que las segundas, por lo que, se les conoce como macroteiidos y microteiidos, respectivamente (Pough *et al.*, 2001). Estas dos familias presentan una relativa consistencia en su fisonomía, la forma corporal es elongada, fusiforme y con colas relativamente largas que usualmente están asociadas a sus hábitos locomotores terrestres, exceptuando algunas especies de gymnoftálmidos los cuales han desarrollado hábitos subterráneos y por lo tanto, han modificado ciertas características de su morfología como una elongación extrema del cuerpo, reducción de extremidades y cola, pérdida de parpados y/o de la abertura externa del oído (Pellegrino *et al.*, 2001). Los teiidos en cambio, tienen hábitos terrestres, semi-arbóreos (*Kentropyx*, Vitt y Carvahlo, 1992), o semi-acuáticos (*Dracaena* y *Crocodylurus*, Pianka y Vitt, 2003), pero no subterráneos.

El tamaño corporal pequeño de los gymnoftálmidos (no más allá de 10 cm de longitud total, Pough *et al.*, 2001) afectó a su ecología de un modo diferente a como lo hizo el tamaño corporal grande en los teiidos, especialmente en relación a su ecología térmica. En los gymnoftálmidos su reducido tamaño les proveyó de ventajas en ambientes en donde

los recursos térmicos para alcanzar y mantener temperaturas corporales altas no están disponibles (bosques cerrados, elevaciones altas y ambientes subterráneos) (Vitt y Pianka, 2004); por lo que, algunas especies han logrado distribuirse en los Andes operando a bajas temperaturas corporales (Hillis, 1985; Kizirian, 1995; Vitt *et al.*, 1998a,b) y alcanzando altitudes de hasta 4000 msnm (*Proctoperus bolivianus*, Pianka y Vitt, 2003). En cambio, el gran éxito de los teiidos en ambientes abiertos se debe a sus altos niveles de actividad y a su modo de forrajeo sustentados por temperaturas corporales elevadas. En particular, el género *Aspidoscelis* presenta la temperatura corporal más alta registrada para todos los teiidos y para los saurios en general – [40 °C, dentro de intervalos restringidos] - (Colli *et al.*, 2003; Pianka y Vitt, 2003); la cual, es muy similar entre las especies del género (Soulé, 1963; Schall, 1977; Stevens, 1982; Días y Rocha, 2004), aún cuando habitan regiones con condiciones climáticas diferentes (Bogert, 1949). Lo anterior los hace ser organismos altamente exitosos en regiones áridas, semiáridas y tropicales a diferencia del resto de los teiidos.

En el género *Aspidoscelis* la temperatura corporal es similar independientemente del sexo (Schall, 1977; Stevens, 1982), edad (Stevens, 1982) y estado reproductor (Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, 2007). Y puede considerarse como un obstáculo para alcanzar latitudes y altitudes elevadas (Vitt y Pianka, 2004). Por esta razón, la mayor parte de las poblaciones de *Aspidoscelis* se encuentran en altitudes que oscilan entre el nivel del mar (Wright y Vitt, 1993) y los 2650 msnm (Sánchez-Herrera, 1980) aunque algunas especies han logrado colonizar zonas altas (Duellman y Zweifel, 1962; Stebbins, 1966; Degenhardt *et al.*, 1996; Rodríguez-Romero *et al.*, 2003).

La temperatura corporal elevada y la poca variación registrada entre individuos de diversas especies del género, sugieren que ésta característica está fuertemente arraigada no sólo a las especies de *Aspidoscelis*, sino en toda la Familia Teiidae (Vitt y Pianka, 2004). Lo anterior se debe a que las especies de teiidos siempre han estado confinadas a áreas tropicales con climas cálidos. De acuerdo con el registro fósil, existe una estrecha relación entre la distribución de los teiidos y la distribución de las floras tropicales y subtropicales durante el Cenozoico, las cuales se extendieron hasta una latitud de 45° - 50°. Como respuesta a una disminución de la temperatura ambiental durante el Eoceno, el cinturón tropical se redujo a su porción actual dando origen a los climas secos en el norte, lo que

propició que la mayor diversidad de teiidos se encontrase en Sudamérica confinados a regiones tropicales (Presch, 1974).

Con respecto a los lacértidos el tamaño corporal varía desde pequeños (3.5 cm) a relativamente grandes (50.2 cm) (Meiri, 2008), y al igual que los teiidos mantienen una temperatura corporal alta; sin embargo, la flexibilidad del régimen térmico de los lacértidos, les ha permitido diversificarse hacia latitudes y altitudes elevadas en donde los teiidos no han podido colonizar (Vitt y Pianka, 2004). En ciertos ambientes, particularmente los desiertos, los lacértidos se comportan como los teiidos con respecto a su biología térmica, en cambio, en ambientes más fríos como en zonas de altitudes elevadas, su termorregulación es similar a los iguánidos (Van Damme *et al.*, 1987; Bauwens *et al.*, 1990). Esta gran variabilidad en su régimen térmico les ha permitido persistir en ambientes templados dominados hasta ahora sólo por los iguánidos (Vitt y Pianka, 2004).

Otra característica que permitió a los teiidos tener nuevas oportunidades de diversificación en ambientes terrestres dominados por organismos sedentarios con un modo de forrajeo “sit-and-wait”<sup>1</sup> fue el desarrollo de la quimiorrecepción, la flexibilidad y presión mandibular. La quimiorrecepción permitió la identificación de presas potenciales y la identificación de insectos especialmente tóxicos como las hormigas (Vitt y Pianka, 2005). La lengua en los forrajeros activos es usada para transmitir señales químicas del ambiente hacia el sistema vomeronasal, en cambio, las especies cuyo modo de forrajeo es el “sit-and-wait” dependen de la visión para capturar a sus presas, porque su sistema quimiorreceptor está pobremente desarrollado como en la mayoría de los iguánidos (Cooper y Alberts, 1990) y por tal motivo aquellos invertebrados secretivos como larvas y termitas no son detectados por estas especies (Huey y Pianka, 1981).

Como resultado, la alimentación en las especies de *Aspidoscelis* tiene una gran preferencia por el consumo de termitas. El modo de forrajeo activo de estas especies les permite conseguir este tipo de presa a pesar de los cambios ambientales, incluso en épocas de baja abundancia de isópteros (James, 1991; Colli *et al.*, 2003; Mesquita y Colli, 2003). Esto ha originado que algunos investigadores consideren a estas lagartijas como consumidores especialistas, sugiriendo que las termitas tienen un papel ecológico en la distribución altitudinal (Bostic, 1966), latitudinal (Pianka, 1970) y en el uso del hábitat de algunas de las especies de *Aspidoscelis* (Eifler y Eifler, 1998).

---

<sup>1</sup>Los reptiles tienen dos modos de forrajeo: El primero conocido como forrajeo activo o “widely foraging” el cual lo presentan organismos con gran movilidad y que usualmente se alimentan de presas sedentarias y secretivas. El segundo es conocido como forrajeo pasivo o “sit and wait” que lo muestran organismos con hábitos sedentarios y que se alimentan de presas con gran movilidad (Huey y Pianka, 1981).

Por otra parte, el modo de forrajeo activo también promueve mayores oportunidades para depredadores potenciales (Gerritsen y Stricker, 1977), por lo que un incremento en la velocidad de forrajeo traerá consigo un aumento en el riesgo de depredación (Andrews, 1979). Sin embargo, este incremento a su vez favorecerá la selección de aquellas características que aumenten la adecuación de los forrajeros activos, como es el caso de una cola larga, rasgo que disminuye la probabilidad de que un ataque de depredador sea exitoso (Congdon *et al.*, 1974; Vitt y Congdon, 1978). Tomando en cuenta la morfología de los teiidos y cuya cola es en forma de látigo (característica que los hace llamarse comúnmente “lagartijas cola de látigo” o “whiptail lizards” por su nombre en inglés) son factores que unidos al modo de forrajeo y tipo de alimentación han influido en su distribución hacia latitudes más elevadas por parte del género *Aspidoscelis*.

Por lo anterior, se puede concluir que los procesos biogeográficos y la gran variabilidad del clima durante el Eoceno, junto con procesos de migración que permitieron invadir nuevos ambientes fueron los factores que dieron lugar a la distribución actual de los géneros de la familia Teiidae. Su morfología, tamaño corporal, modo de forrajeo activo, altos niveles de actividad y una temperatura corporal elevada han permitido a las especies *Aspidoscelis*, la dispersión hacia latitudes y altitudes elevadas con un gran éxito en ambientes agrestes como los desiertos en donde otros teiidos no han podido llegar.

### **2.3 Efectos del calentamiento global.**

El calentamiento del sistema climático es indiscutible, como evidencia el incremento observado del promedio mundial de la temperatura del aire y del océano, el deshielo de los glaciares, de los casquetes de hielo y de los mantos de hielo polares y el aumento del promedio mundial del nivel del mar. El incremento de la temperatura ambiental está distribuido por todo el planeta pero es más acentuado en las latitudes septentrionales altas. En promedio, las temperaturas del hemisferio norte durante la segunda mitad del siglo XX fueron muy probablemente superiores a las de cualquier otro período de 50 años de los últimos 500 años, y probablemente las más altas a lo largo de, como mínimo, los últimos 1300 años (IPCC, 2007).

Este calentamiento por sí mismo puede tener efectos adversos en la sobrevivencia, distribución, biología reproductora, ecología, desempeño fisiológico y sistema inmunológico de los organismos al exponerlos a temperaturas o sequedad ambiental que rebasan sus umbrales de tolerancia, pero principalmente actúa en sinergia con otros factores bióticos y abióticos (Young *et al.*, 2001).

En los ecosistemas, se han documentado diversas respuestas potenciales de los organismos vinculadas al calentamiento global, entre las que se encuentran: cambios en la fenología (McCarty, 2001), para aves (Crick *et al.*, 1997), insectos (Sparks y Carey, 1995), anfibios (Beebee, 1995) y plantas (Oglesby y Smith, 1995; Alvarado *et al.*, 2002). Así como cambios en la tolerancia térmica (Deutsch *et al.*, 2008), y en algunas características de historia de vida como la reproducción (Weishampel *et al.*, 2004) (e. g. cortejo, Bull y Burzacott, 2002), tamaño de nidada, éxito reproductor (Chammaillé-Jammes *et al.*, 2006), proporción de sexos (Janzen, 1994; Glen y Mrosovsky, 2004; Mitchell *et al.*, 2008) y forrajeo (James *et al.*, 2006). Además de modificaciones en la distribución latitudinal (Hersteinsson y McDonald, 1992; Kennedy, 1995; Holbrook *et al.*, 1997; Parmesan *et al.*, 1999; Thomas y Lennon, 1999; Sturm *et al.*, 2001) y altitudinal (Grabherr *et al.*, 1994; Konvicka *et al.*, 2003; Tryjanowski *et al.*, 2005; Harris *et al.*, 2011).

#### **2.4 Modelación de nichos ecológicos.**

En forma general se acepta que a ciertas escalas el clima es uno de los factores principales que determina la distribución geográfica de los seres vivos (Lindenmayer *et al.*, 1991). Sin embargo, la acción de éste, no puede considerarse absoluta en todo tipo de condiciones, ya que en realidad es una combinación de múltiples variables ambientales, lo que origina el que una especie se encuentre en un lugar y no en otro. Los factores que influyen en la distribución de los organismos son: factores bióticos como la interacción entre especies y la disponibilidad de recursos, factores abióticos como: factores químicos (agua, oxígeno, salinidad, pH), factores físicos (temperatura, humedad, luz, viento, estructura del sustrato) y factores históricos (Hawkins y Porter, 2003), entre otros (Begon *et al.*, 1996; Carrascal *et al.*, 2002).

Del mismo modo, los efectos negativos del calentamiento global están afectando la distribución de plantas y animales alrededor del mundo (Hansen *et al.*, 2001). Por lo que, desde hace más de dos décadas, científicos de todo el mundo comenzaron a abordar esta problemática mediante el desarrollo de un nuevo campo de estudio: la modelación de nichos ecológicos (ENM, por sus siglas en inglés) (Soberón y Nakamura, 2009).

La modelación de nichos ecológicos depende conceptualmente de la Teoría del Nicho Ecológico desarrollada a principios del siglo XX (Soberón y Peterson, 2005). A pesar de que existen numerosas definiciones del nicho ecológico (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957) en el contexto biogeográfico, una definición comúnmente aceptada es la que hace referencia a las condiciones ambientales en donde la población de una especie, prospera indefinidamente sin la necesidad de inmigración de individuos de otra población (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957).

De acuerdo con Hutchinson (1957), para medir el desempeño de las poblaciones pueden usarse algunas variables (e. g. temperatura) que pueden definir sus límites de tolerancia, es decir, los límites del nicho de una especie. Si extendemos esta idea a dos dimensiones (e. g. temperatura y humedad), el nicho toma la forma de un polígono; considerando múltiples ejes podemos tener una visión *n*-dimensional del hipervolumen de las condiciones apropiadas para que sobreviva la especie. Hutchinson llamó a este hipervolumen *Nicho Fundamental*. Sin embargo, las interacciones bióticas intervienen para que una especie no ocupe todo su nicho fundamental, por lo que la especie solo puede ocupar una porción de éste, el llamado *Nicho Realizado*.

El modelado del nicho ecológico consiste en identificar las condiciones ambientales adecuadas para la especie, para ello se recopilan datos de los sitios de colecta u observaciones de la especie de interés en colecciones científicas o publicaciones. Al mismo tiempo, se compilan mapas digitales de variables ambientales que sean biológicamente significativas en la caracterización de la distribución de la especie, tales como temperatura, precipitación, vegetación, tipo de suelo, etc. Posteriormente, esta información se somete a un algoritmo para construir el modelo de nicho ecológico. Después se localizan los sitios que ofrecen condiciones similares al nicho, obteniendo así la distribución geográfica potencial de la especie en el presente. Para estimar la distribución en el futuro se compara el modelo de nicho de la especie con las predicciones ambientales derivadas de los modelos

de circulación general que son escenarios de cambio climático desarrollados por expertos en el tema (Fig. 1).

No hay que olvidar que un modelo es una representación parcial de la realidad que refleja sólo algunas de sus propiedades. Los modelos son, por tanto, simplificaciones, debidas a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real, así como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades. Es por ello, que estos modelos son representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación y la idoneidad no es más que la relación matemática o estadística entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes que se usan como indicadores. Estas variables pueden ser geológicas, topográficas o climáticas y se espera que con algunas de ellas, individualmente o en combinación, puedan definir los factores ambientales que delimiten las condiciones favorables para la presencia de la especie (Guisan y Zimmermann, 2000).

Actualmente, la modelación de nicho ecológico está integrada a una gran variedad de disciplinas, las cuales incluyen respuestas biológicas al cambio climático (Thuiller *et al.*, 2005a), biología de especies invasoras (Thuiller *et al.*, 2005b), conservación de las especies (Araújo y Williams, 2000; Anderson y Martínez-Meyer, 2004; Chefaoui *et al.*, 2005), biología ecológica y evolutiva (Peterson *et al.*, 1999; Graham *et al.*, 2004; Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Wiens *et al.*, 2006; Kozak y Wiens, 2006). Hoy en día existen cerca de 15 métodos para el modelado del nicho (Elith *et al.*, 2006), la mayoría de ellos de acceso libre. Además, recientemente el modelado del nicho ecológico está jugando un papel muy importante dentro de la investigación filogenética. Incluyendo las siguientes aplicaciones: 1) Reconocimiento de áreas de endemismo, 2) Identificación de localidades de distribución erróneas, 3) Descubrimiento de nuevas especies y 4) Delimitación de especies (Raxworthy *et al.*, 2007).



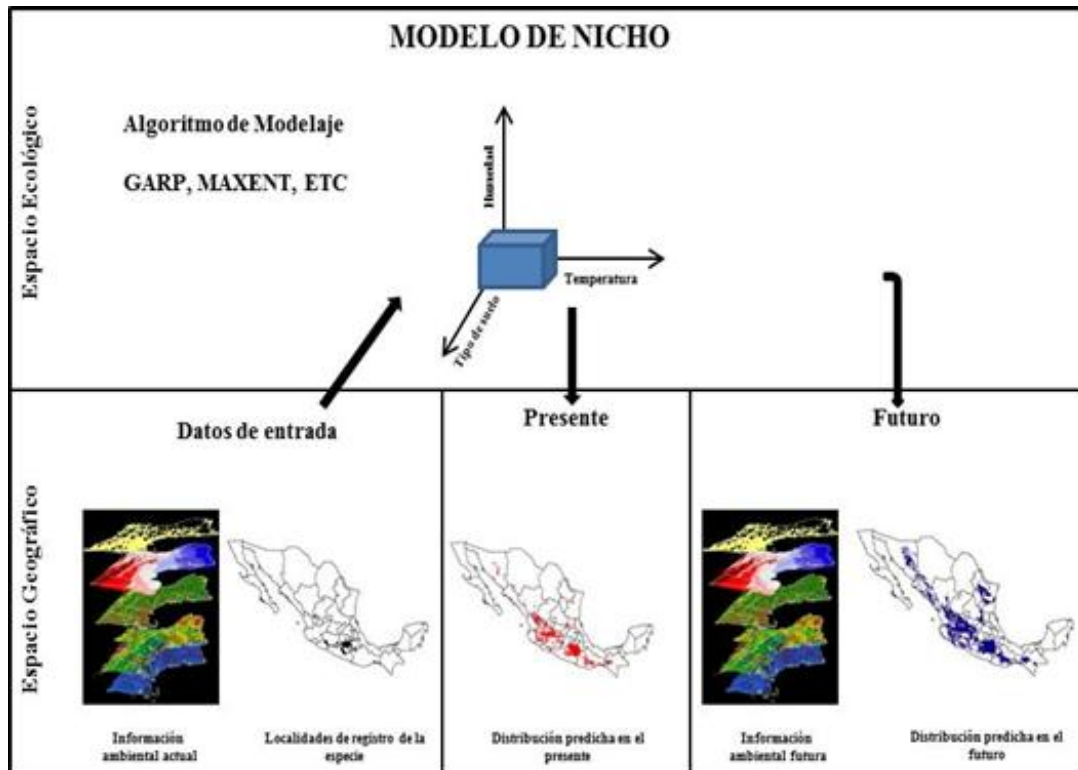


Fig. 1. Modelado de nicho ecológico modificado de E. Martínez-Meyer (2005).

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivo general.

Modelar la distribución geográfica potencial actual y futura de *A. c. costata* y *A. calidipes* con base en las características ambientales del hábitat en el que se encuentran.

#### 3.2 Objetivos particulares.

- 1.- Determinar si existen diferentes grupos con base en sus preferencias climáticas a lo largo de la distribución geográfica de *A. c. costata* y *A. calidipes*.
- 2.- Comparar la distribución geográfica potencial actual y futura de los grupos climáticos determinados de *A. c. costata* y *A. calidipes* con base en un escenario de cambio climático.
- 3.- Señalar si puede existir variación en la distribución altitudinal de los grupos climáticos determinados de *A. c. costata* y *A. calidipes* como resultado del calentamiento global.

#### 3.3 Hipótesis.

Se espera encontrar que la distribución geográfica de *A. c. costata* y *A. calidipes* esté afectada por la variabilidad de las condiciones ambientales del hábitat como resultado del calentamiento global. Para lo cual, los grupos climáticos determinados en las dos especies van a dirigir su distribución geográfica hacia altitudes más elevadas en busca de temperaturas ambientales menos extremas.

## 4. MATERIAL Y MÉTODOS

### 4.1 Datos primarios.

Se creó una base de datos con los sitios de recolecta de las dos especies, derivados de una búsqueda (física y electrónica) en colecciones científicas nacionales y del extranjero así como de trabajo de campo y de una consulta bibliográfica (Duellman, 1960; Maslin y Walker, 1965; Rodríguez-Romero *et al.*, 2003; Walker, 2003). Se revisaron 59 colecciones nacionales y extranjeras, de las cuales 24 tuvieron registros de las especies en estudio (Anexo 1). Posteriormente, se elaboró una base de datos, la cual se depuró de: 1) Localidades repetidas y 2) Localidades sin coordenadas geográficas. La georreferenciación se hizo utilizando la página BioGeoMancer (<http://classic.biogeomancer.org>) y la página Global Gazetteer V2.2 (<http://www.fallingrain.com/world/index.html>). Se obtuvieron 4565 registros para *A. c. costata* que corresponden a 158 localidades distintas en donde este organismo ha sido recolectado. En el caso de *A. calidipes* se recabaron 278 registros de colecta que conciernen a 38 localidades diferentes.

### 4.2 Selección de grupos climáticos.

Los grupos climáticos (GC) se eligieron utilizando la extensión de BIOCLIM en el Sistema de Información Geográfica<sup>2</sup> (SIG) Arc View 3.2 (ESRI), basándose en el principio que menciona que el límite de la distribución de una especie puede predecirse de acuerdo con sus preferencias bioclimáticas (Nix, 1986). Por lo que, un GC estará conformado por un conjunto de localidades que muestran una similitud climática. La extensión de BIOCLIM describe cuantitativamente el ambiente climático que habita una especie a través de la generación de un perfil bioclimático. Con esta herramienta, las matrices generadas para *A. c. costata* y *A. calidipes*, se clasificaron por la técnica de agrupamiento jerárquico del programa PATN, usando el índice de similitud de Gower y la opción de agrupamiento de UPGMA. Con esto, se obtuvo un fenograma de cuyo análisis se determinó la estructura y relación entre las localidades, diferenciándolas con base en datos climáticos que muestran ambientes contrastantes.

---

<sup>2</sup>Un Sistema de Información Geográfica (SIG o GIS en su acrónimo en inglés, Geographic Information System) es un sistema integrado por un hardware, software y datos geográficos diseñado para capturar, almacenar, manipular, analizar y desplegar en todas sus formas la información geográficamente referenciada (Berry, 1993; Kanevski y Maignan, 2004).

Posteriormente, se hizo un Análisis de Discriminantes, el cual es un método de clasificación que analiza un conjunto de datos para identificar grupos que muestran varios grados de similitud. Por medio de la Lambda de Wilks ( $\lambda$ ) se determinó si las especies son distinguibles entre sí o no. El criterio de esta medición es que para valores altos de  $\lambda$  (cerca de 1), las medias de los grupos tienden a no ser diferentes, mientras que valores pequeños (cerca de 0) las medias tienden a ser diferentes (Castillo-Rivera *et al.*, 2000). Este análisis resultó útil para pronosticar el GC de pertenencia de un caso a partir de las características observadas de cada caso.

Con el análisis previo se validó a los GC obtenidos a través del fenograma. Una vez que se determinaron los GC y las diferencias entre ellos, es útil saber que distancia existe entre los mismos. Para ello, se obtuvieron las Distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) que determinan la separación entre los grupos. Estas distancias, se utilizaron como una medida de similitud, así como indicador de la posición relativa de los grupos (Xiang *et al.*, 2008). Los análisis se realizaron con el software Statistica 9 (StatSoft, 2010). A continuación, se construyeron mapas de la distribución de los diferentes GC obtenidos del fenograma de cada especie con el SIG Arc View 3.2. Con estos resultados se determinaron los GC que se analizaron usando los modelos de nicho ecológico.

### **4.3 Selección de variables climáticas.**

Los modelos de distribución de *A. c. costata* y *A. calidipes* se generaron utilizando diferentes superficies ambientales: 1) datos topográficos que incluyeron, orientación (dirección de las pendientes de una montaña), vertiente (grado de inclinación de una pendiente con respecto a la horizontal) e índice topográfico (capacidad de retención del agua del suelo) (U. S. Geological Survey; <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>); y 2) datos climáticos obtenidos de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005, <http://www.worldclim.org>) a una resolución espacial de  $\sim 1 \text{ km}^2$ . Estos registros climáticos son derivados de valores mensuales de temperatura y precipitación y representan variables biológicamente significativas para caracterizar la distribución de las especies (Nix, 1986). Las coberturas climáticas incluyeron 11 variables de temperatura y 8 de precipitación, que expresan la variación espacial en el promedio anual y en los valores extremos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Parámetros bioclimáticos obtenidos de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005, <http://www.worldclim.org>) a una resolución espacial de  $\sim 1 \text{ km}^2$ .

Número	Descripción	Siglas	Unidades
1	Temperatura promedio anual	TPA	°C
2	Oscilación diurna de la temperatura	ODT	°C
3	Isotermalidad	I	°C
4	Estacionalidad de la Temperatura	ET	C de V %
5	Temperatura máxima del periodo más caliente	TMxPC	°C
6	Temperatura mínima del periodo más frío	TMnPC	°C
7	Oscilación anual de la temperatura	OAT	°C
8	Temperatura promedio del cuarto más húmedo	TPCH	°C
9	Temperatura promedio del cuarto más seco	TPCS	°C
10	Temperatura promedio del cuarto más caliente	TPCC	°C
11	Temperatura promedio del cuarto más frío	TPCF	°C
12	Precipitación anual	PA	mm
13	Precipitación del periodo más húmedo	PPH	mm
14	Precipitación del periodo más seco	PPS	mm
15	Estacionalidad de la Precipitación	EP	C de V %
16	Precipitación del cuarto más húmedo	PCH	mm
17	Precipitación del cuarto más seco	PCS	mm
18	Precipitación del cuarto más caliente	PCC	mm
19	Precipitación del cuarto más frío	PCF	mm

Posteriormente, se eligieron aquéllas variables climáticas que explicaron la mayor parte de la varianza ambiental, lo cual reduce la colinearidad entre las variables y la redundancia del modelo. Usar pocas o muchas variables puede originar predicciones erróneas (Beaumont *et al.*, 2005). Para elegir a dichas variables ambientales, se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) usando el paquete estadístico Statistica 9 (StatSoft, 2010). El PCA es una técnica de ordenación cuyo objetivo es representar un patrón en un espacio de menor dimensionalidad del que ocupaba inicialmente, a la vez que retiene la mayor cantidad de información posible (Ringnér, 2008)

#### 4.4 Modelos de nicho ecológico.

Como se mencionó anteriormente, existen una gran variedad de métodos para modelar la distribución de las especies (Elith *et al.*, 2006); los cuales varían en cómo definir

la función de cada variable y el peso de su contribución y la interacción entre ellas, además de como determinar los patrones geográficos de ocurrencia (Guisan y Zimmerman, 2000; Burgman *et al.*, 2005).

Por lo que, las diferencias que los modelos muestran en su desempeño predictivo ha originado la acumulación de abundantes artículos en donde se compara y evalúa la eficiencia de cada modelo (Manel *et al.*, 1999; Cumming, 2000; Elith *et al.*, 2006; Naoki *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2007; Tsoar *et al.*, 2007; Ortega-Huerta y Peterson, 2008; Tognelli *et al.*, 2009; Nabout *et al.*, 2010; Terribile *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2010). Sin embargo, MaxEnt y GARP han mostrado tener la mejor precisión predictiva (Elith *et al.*, 2006) y por tal motivo, se eligieron para modelar la distribución geográfica potencial actual y futura de *A. c. costata* y *A. calidipes*.

El Modelo de Distribución de Especies de Máxima Entropía (MaxEnt V 3.3.1, Phillips *et al.*, 2006), se ha usado en diversos estudios para predecir la distribución potencial de las especies (Zonneveld *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010; Weinsheimer *et al.*, 2010). La idea de MaxEnt es estimar la distribución a través de encontrar la distribución potencial de máxima entropía, esto es lo más cercano a lo homogéneo (Phillips *et al.*, 2006). El modelo que se obtiene expresa la probabilidad acumulativa de ocurrencia como un porcentaje. Hasta ahora no existe un procedimiento formal para asignar cierto porcentaje de puntos a los datos de entrenamiento y a los de prueba del modelo, pero de acuerdo con Stockwell y Peterson (2002) el desempeño de un modelo es mejor cuando hay por lo menos 20 registros.

De esta forma se asignó el 50% de las localidades para generar el modelo y el 50% para probarlo en el caso de aquellos GC que contaran con más de 20 puntos y en el caso de aquellos que contaran con menos de 20 registros se determinó el 100% para la generación del modelo. Siguiendo a Phillips *et al.* (2006) se usaron los parámetros de modelación con una salida logística. Los mapas binarios (presencia/ausencia) fueron creados de los mapas generados con MaxEnt usando el umbral de mínima presencia (LTP) (Stockman y Bond, 2007; Bond y Stockman, 2008). Todos los archivos se mapearon a una resolución de 1 km<sup>2</sup> para producir archivos ARCINFO/ASCII/GRID los cuales se editaron en el Sistema de Información ArcView 3.2 (ESRI).

En el caso de GARP, éste es un algoritmo genético que itera en repetidas ocasiones una serie de reglas, las cuales definen las condiciones ecológicas en donde una especie vive, posteriormente las evalúa y produce cambios en estas reglas dentro de un contexto genético (mutaciones y entrecruzamientos). A continuación las reevalúa e incorpora o rechaza nuevas reglas dependiendo de su desempeño. Finalmente el modelo generado es proyectado en un espacio geográfico resultando en un mapa binario de presencia/ausencia de la especie (Stockwell y Peters, 1999). GARP fue corrido para aquellos GC con más de 20 registros con los siguientes parámetros: 50% de las localidades para generar los modelos y 50% para probarlos, corridas = 100, límite de convergencia = 0.01, iteraciones = 1000. “Best subsets” (modelos con bajo error de omisión y comisión) medida de omisión = intrínseca, umbral de omisión = suave, total de modelos por debajo del umbral de omisión = 20, umbral de comisión = 50%. Para aquellos GC con menos de 20 registros, los análisis fueron corridos con los mismos parámetros excepto que se utilizó el 100% para generar el modelo. Ambos procedimientos generaron 10 mejores modelos de los cuales se hizo un consenso sumando estos 10 mejores modelos para obtener solo uno. Los mapas generados tanto por MaxEnt y GARP se convirtieron a formato raster usando el SIG ArcView 3.2 (ESRI).

Con la finalidad de evaluar si entre los GC seleccionados había una diferencia con respecto al espacio ecológico predicho por los modelos de nicho ecológico se obtuvo un Índice de Sobrelapamiento (OI “Overlap Index”). Este índice es el radio del área de sobrelapamiento entre dos grupos dividido por el área total ocupada por ambos grupos. En otras palabras, el OI nos dice que porcentaje del modelo de un GC predice al otro GC dentro de la misma especie. El OI es una medida del espacio geográfico que potencialmente puede ser compartido por dos grupos (Martínez-Gordillo *et al.*, 2010).

#### **4.5 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático.**

Se utilizaron los mismos datos topográficos y climáticos que fueron elegidos para modelar la distribución potencial actual de *A. c. costata* y *A. calidipes*. Las predicciones se hicieron para los años 2020, 2050 y 2080 utilizando el escenario liberal A2 (CGCM2SRES A2) del Canadian Climate Centre ([http://www.ipcc-data.org/sres/gcm\\_data.html](http://www.ipcc-data.org/sres/gcm_data.html)) a una

resolución espacial de 1 km<sup>2</sup> (Flato *et al.*, 2000). El escenario A2 es descrito como “un mundo heterogéneo” con una alta tasa de crecimiento poblacional y una menor preocupación por un desarrollo económico rápido. Este escenario predice un aumento en la temperatura ambiental para el año 2100 de 2.0 a 5.4 °C (IPCC, 2007). El motivo del porqué se eligió a este escenario de cambio climático fue que el género *Aspidoscelis* presenta una de las temperaturas corporales más elevada entre todos los saurios -40 °C- dentro de intervalos muy reducidos (Vitt y Pianka, 2004). Lo que da pie a pensar que probablemente estos organismos viven cerca de su temperatura corporal óptima. Y quizás para las *Aspidoscelis* sea todo un desafío vivir bajo esas circunstancias.

#### **4.6 Variación en la amplitud altitudinal.**

Para evaluar la variación en los intervalos altitudinales de los diferentes GC de *A. c. costata* y *A. calidipes* una vez que se obtuvieron los mapas de la distribución potencial actual y frente al escenario CGCM2SRES A2 generados con MaxEnt y GARP, cada celda de cada uno de los mapas se convirtió a un punto usando el SIG ArcView 3.2 (ESRI). Posteriormente, cada mapa se sobrepuso a un Modelo Digital de Elevación con una resolución de 1 km<sup>2</sup> para poder obtener el valor en altitud de cada uno de los puntos.

Una vez que se obtuvieron los valores de altitud de cada GC, se realizó un análisis exploratorio de los datos para identificar las propiedades de los grupos por medio de resúmenes numéricos y gráficos que permiten observar la tendencia y los valores inesperados de los datos (Salgado-Ugarte, 1992; Salgado-Ugarte en prensa). Como parte del análisis exploratorio se utilizó el diagrama de violín que combina la información que proporciona un diagrama de caja y bigotes (valores de tendencia central (mediana o media) y estadísticos de variación (cuartiles, errores estándar o desviaciones estándar)), con la información visual de un estimador de densidad que muestra la forma en que se distribuyen los datos mostrando la existencia de cúmulos, picos y salientes de manera que describe la estructura de la distribución de los datos de una variable (Hintze y Nelson, 1998). Se realizó además, una prueba de Kolmogorov-Smirnov para determinar si había diferencias en la distribución de los datos de altitud entre los GC de las dos especies en estudio.



El histograma es un procedimiento estadístico de gran utilidad para evaluar la distribución de datos. Sin embargo, con un punto de vista más enfocado en un análisis detallado de la distribución de datos, presenta cuatro problemas (Tarter y Kronmal, 1976; Silverman, 1986; Salgado-Ugarte *et al.*, 1993):

1. dependencia del origen
2. dependencia del número (o amplitud) de intervalos
3. son discontinuos (cuadrados)
4. utilizan intervalos de amplitud fija

Estos problemas han motivado el desarrollo de nuevos procedimientos. Para atacar la dependencia del origen se sugiere centrar la estimación de la frecuencia en la posición de cada dato, en lugar de hacerlo en la marca de clase del intervalo adicionalmente, en lugar de utilizar cuadrados para representar a cada número, se sugiere el empleo de curvas que maximizan el valor en el centro y disminuyen gradualmente hacia los extremos (estilo gaussiano). Estas dos estrategias conducen hacia los “estimadores de densidad por kernel” (Rosenblatt, 1956). La densidad es otra escala de la frecuencia y el “kernel” se refiere a la curva que se utiliza para representar a cada dato (Salgado-Ugarte, 2002).

La eficiencia de los estimadores de densidad por kernel (EDK) radica en reducir los datos de un conjunto de observaciones a un conjunto de frecuencias e índices. Todos los estimadores de la densidad por kernel utilizan amplitud de banda fija. Característica que provoca que las estimaciones sean vulnerables al ruido en las colas o en cualquier intervalo con cuenta baja de observaciones en la distribución. Para este análisis se utilizó el ancho de banda óptimo propuesto por Silverman (1986) y los programas de Salgado-Ugarte (2002) para el paquete estadístico Stata (StataCorp., 2009).

Dado que las distribuciones de los datos fueron multimodales con un sesgo negativo, a continuación se determinó el componente gaussiano dominante de cada distribución a través del método de Bhattacharya (1967) (Salgado-Ugarte *et al.*, 1994). Dicho método está diseñado para estimar componentes gaussianos en distribuciones mezcladas. Las distribuciones mezcladas (por ejemplo, mezcla de distribuciones gaussianas) surgen frecuentemente en datos biológicos y ecológicos. Actualmente, se ha propuesto una variedad de métodos, tanto gráficos como analíticos para el análisis de distribuciones mezcladas de frecuencia y su separación en componentes individuales. Estos

métodos incluyen el uso de papel en escala probabilística (Cassie, 1954), ajuste gráfico a parábola por ensayo y error (Tanaka, 1962), diferencias logarítmicas (Bhattacharya, 1967) y máxima verosimilitud (Hasselblad, 1966).

Una vez que se obtuvieron los componentes gaussianos dominantes de la distribución de cada grupo se llevó a cabo un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis con su respectiva prueba *post-hoc* (*Z*) para inferir si había una diferencia en la media de los componentes gaussianos y con esto determinar si puede haber cambios en la distribución altitudinal de los GC de *A. c. costata* y *A. calidipes* como respuesta al calentamiento global.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Selección de grupos climáticos para *A. c. costata*.

El resultado del análisis de discriminantes mostró que a lo largo de la distribución geográfica de *A. c. costata* se pueden observar tres grupos (denominados como A, B y C) que difieren climáticamente ( $\lambda$  Wilkis = 0.0457, F = 21.240, P < 0.0001). Las distancias de Mahalanobis mostraron que el GC-C es la que se encuentra más alejado de los otros dos, por lo que, lo cual indica que es el GC que más difiere con respecto al clima en el que habita (Cuadro 2, Fig. 2).

Cuadro 2. Distancias de Mahalanobis entre los grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*.

Distancias de Mahalanobis			F; df = 13,143			P value					
Grupo Climático	A	B	C	Grupo Climático	A	B	C	Grupo Climático	A	B	C
A	0	5.927	41.7394	A		14.648	36.101	A		1.753E-20	0
B	5.927	0	43.460	B	14.648		38.554	B	1.753E-20		0
C	41.739	43.460	0	C	36.101	38.554		C	0	0	

### 5.2 Selección de grupos climáticos para *A. calidipes*.

El análisis de discriminantes para *A. calidipes*, mostró que a lo largo de su distribución geográfica se observan dos GC: el primero ubicado en la parte central y sureña del estado de Michoacán, mientras que el segundo se ubicó en la región del sureste colindando con la parte norte del estado de Guerrero ( $\lambda$  Wilkis = 0.0099, F = 60.425, P < 0.0001, Fig. 3).

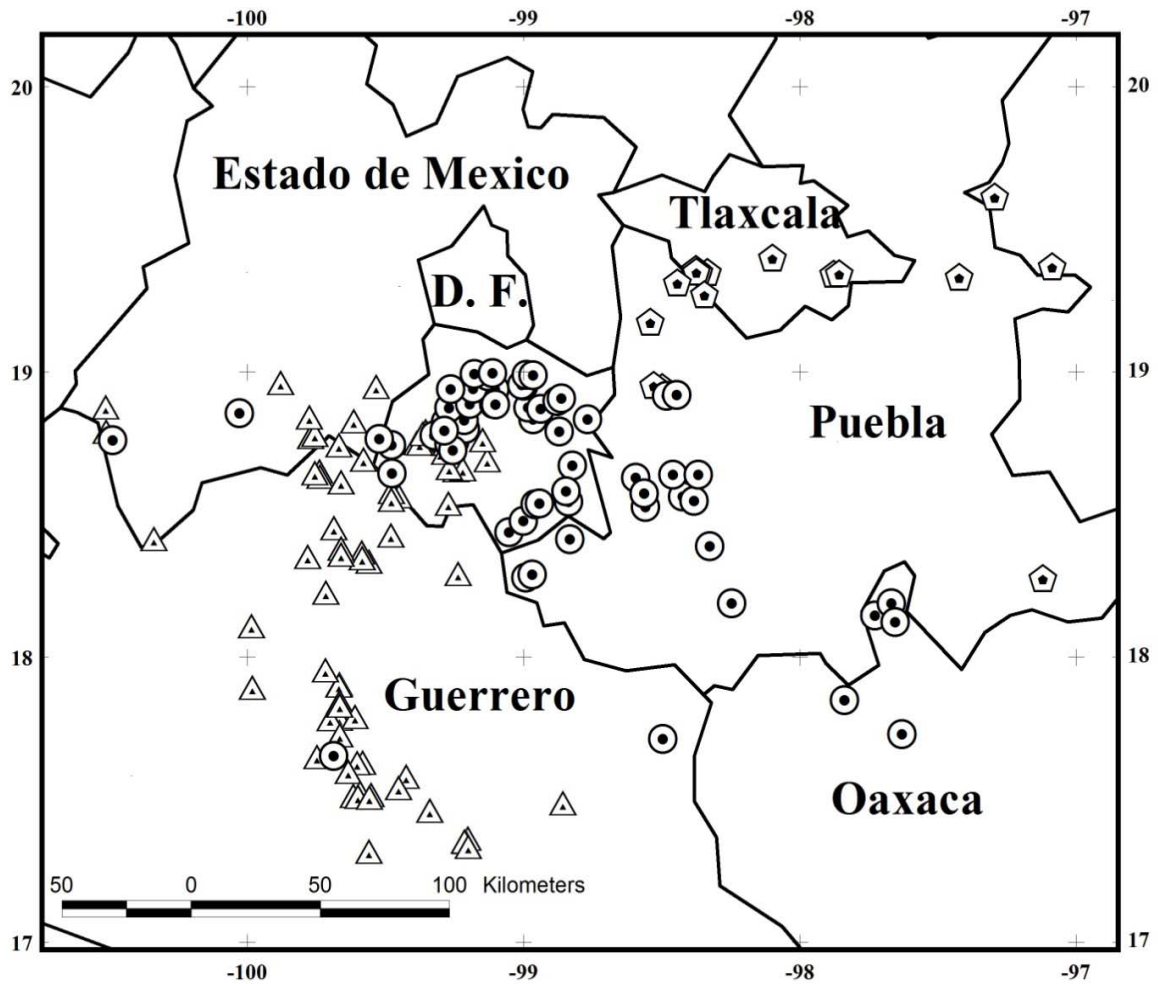


Fig. 2. Grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los puntos indican registros de recolección obtenidos de colecciones científicas nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. Los círculos representan al grupo climático A, los triángulos corresponden al grupo climático B y los pentágonos representan al grupo climático C.

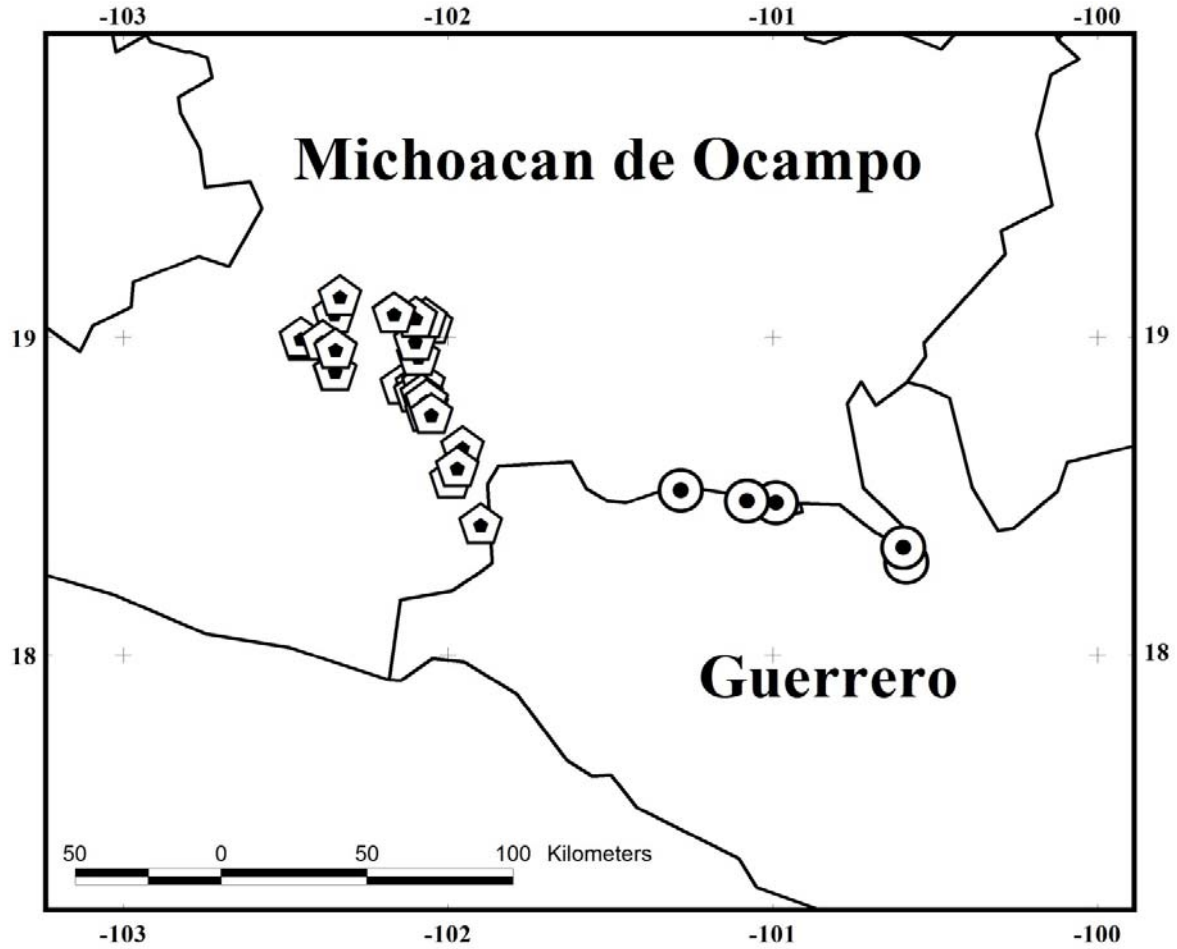


Fig. 3. Grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los puntos indican registros de recolección obtenidos de colecciones científicas nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. Los pentágonos representan al grupo climático A y los círculos corresponden al grupo climático B.

### 5.3 Selección de variables climáticas para modelar la distribución de *A. c. costata*.

Para *A. c. costata* los primeros cuatro componentes del PCA explicaron alrededor del ~81 % de la variación ambiental de los datos climáticos, por lo que, el número original de variables climáticas (19) y de los datos topográficos (4) (23 en total), se redujo a 14 variables (Cuadro 3).

Cuadro 3. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto componente para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que influyen en la distribución de *Aspidoscelis costata costata*.

	Eigen valores	% Varianza	% Varianza acumulada	Variables Seleccionadas
PCA 1	9.853	42.839	42.839	1, 10, 11, 14, 15, 5, 6, 8, 9
PCA 2	4.817	20.944	63.784	12, 13, 16
PCA 3	2.317	10.075	73.858	18
PCA 4	1.786	7.767	81.626	Orientación

[1] Temperatura promedio anual, [5] Temperatura máxima del periodo más caliente, [6] Temperatura mínima del periodo más frío, [8] Temperatura promedio del cuarto más húmedo, [9] Temperatura promedio del cuarto más seco, [10] Temperatura promedio del cuarto más caliente, [11] Temperatura promedio del cuarto más frío, [12] Precipitación anual, [13] Precipitación del periodo más húmedo, [14] Precipitación del periodo más seco, [15] Estacionalidad de la Precipitación, [16] Precipitación del cuarto más húmedo, [18] Precipitación del cuarto más caliente, Orientación.

De acuerdo con los resultados del PCA, el GC-C se localiza en la región de mayor altura con un promedio de  $2291 \pm 396.37$  m (intervalo: 1101-2927 m), en contraste con los otros dos GC. Esta región presenta un clima seco y frío, la temperatura promedio anual oscila en los 15 °C y la precipitación en 700 mm, en contraste con los GC-A y GC-B que se localizan en climas cálidos y húmedos (Cuadro 4).

El GC-A vive en el lugar más cálido de los tres grupos, el cual presenta una temperatura promedio de 23 °C (15.6-27.6 °C). La altitud promedio del hábitat de este GC es de  $1362.78 \pm 288.53$  m (intervalo: 1993-621 m) y la precipitación de 890 mm (intervalo: 578-1294 mm). Por otro lado, el GC-B se encuentra en la región de mayor humedad. La precipitación promedio anual es de 1006 mm (intervalo: 696-1442 mm) con una temperatura promedio de 22 °C (16.2- 26.4 °C). Este GC ocupa también el área con menor altura:  $1217.03 \pm 466.75$  m (range 113-2484 m) (Cuadro 4).

#### 5.4 Selección de variables climáticas para modelar la distribución de *A. calidipes*.

Para el caso de *A. calidipes* los primeros tres componentes explicaron alrededor del 81 % de la variación ambiental, por lo que, el número de variables (23 en total) se redujo a 18 variables climáticas y topográficas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-3 se refiere a la contribución del primer, segundo y tercer componente para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que influyen en la distribución de *Aspidoscelis calidipes*.

	Eigen valores	% Varianza	% Varianza acumulada	Variables Seleccionadas
PCA 1	9.141	39.743	39.743	1, 6, 8, 12, 13,14, 15, 16, 17, 19, Índice topográfico
PCA 2	6.919	30.081	69.823	3, 5, 9, 10, 11
PCA 3	2.631	11.437	81.261	2, 7

[1] Temperatura promedio anual, [2] Oscilación diurna de la temperatura, [3] Isotermalidad, [5] Temperatura máxima del periodo más caliente, [6] Temperatura mínima del periodo más frío, [7] Oscilación anual de la temperatura, [8] Temperatura promedio del cuarto más húmedo, [9] Temperatura promedio del cuarto más seco, [10] Temperatura promedio del cuarto más caliente, [11] Temperatura promedio del cuarto más frío, [12] Precipitación anual, [13] Precipitación del periodo más húmedo, [14] Precipitación del periodo más seco, [15] Estacionalidad de la Precipitación, [16] Precipitación del cuarto más húmedo, [17] Precipitación del cuarto más seco, [19] Precipitación del cuarto más frío, Índice Topográfico.

De acuerdo al análisis de PCA, el espacio climático del GC-A se encuentra en una región con una altura promedio de  $324.54 \pm 155.78$  m (40-764 m) dentro de los 26 °C y 29 °C con una media de  $28.41 \pm 0.56$  °C. Para la precipitación el valor mínimo es de 610 mm y el máximo 768 mm con un promedio de  $696.66 \pm 37.89$  mm. Mientras que para el GC-B, la altura promedio es de  $261.6 \pm 32.10$  m (214-288 m) con una temperatura que oscila entre los 28 °C y 29 °C con una media de  $28.74 \pm 0.32$ . El valor mínimo de la precipitación es de 705 mm y el máximo de 966 mm con un promedio de  $842.6 \pm 119$  mm (Cuadro 6).

Cuadro 4. Valores promedio y desviación estándar de los principales parámetros bioclimáticos seleccionados por el análisis de componentes principales (PCA), los cuales fueron las variables predictoras de la distribución de *Aspidoscelis costata costata* más importantes. Promedio  $\pm$  desviación estándar ( $x \pm DS$ ).

Parámetros bioclimáticos	$x \pm DS$	Máx-Min	$x \pm DS$	Máx-Min	$x \pm DS$	Máx-Min
	CG-A		CG-B		CG-C	
Bio1 = Temperatura promedio anual (°C)	22.3 $\pm$ 2.2	26.4-16.2	23.2 $\pm$ 2.4	27.6-15.6	15.5 $\pm$ 2.3	22.1-12.4
Bio10 = Temperatura promedio del cuarto más caliente (°C)	24.5 $\pm$ 2.5	29.5-18.1	25.4 $\pm$ 2.6	30.6-17.6	17.4 $\pm$ 2.4	24.6-14
Bio11 = Temperatura promedio del cuarto más frío (°C)	20.1 $\pm$ 2.0	24-13.9	21.1 $\pm$ 2.2	25.2-13.2	12.9 $\pm$ 2.3	19.3-10.1
Bio12 = Precipitación anual (mm)	890.6 $\pm$ 111.9	1294-578	1006.7 $\pm$ 186.5	1442-696	726.9 $\pm$ 178.8	1052-390
Bio13 = Precipitación del periodo más húmedo (mm)	194.7 $\pm$ 20.8	268-150	216.4 $\pm$ 39.2	333-149	138.9 $\pm$ 33.7	197-76
Bio14 = Precipitación del periodo más seco (mm)	3.3 $\pm$ 1.4	11-1	3.0 $\pm$ 1.8	10-1	7.1 $\pm$ 4.2	22-4
Bio15 = Estacionalidad de la Precipitación (Coeficiente de variación)	102.1 $\pm$ 4.4	112-87	103.5 $\pm$ 3.3	113-91	84.3 $\pm$ 7.2	95-69
Bio16 = Precipitación del cuarto más húmedo (mm)	528.9 $\pm$ 77.4	715-302	618.7 $\pm$ 118.1	926-422	389.1 $\pm$ 112.2	586-166
Bio18 = Precipitación del cuarto más caliente (mm)	272.1 $\pm$ 23.8	361-187	233.9 $\pm$ 77.7	378-55	244.7 $\pm$ 48.6	335-145
Bio5 = Temperatura máxima del periodo más caliente (°C)	10.7 $\pm$ 2.01	14.6-4.3	12.4 $\pm$ 2.3	16.1-4.4	4.4 $\pm$ 2.3	11-2.1
Bio6 = Temperatura mínima del periodo más frío (°C)	23.2 $\pm$ 1.6	26.4-19.8	22.0 $\pm$ 2.1	26-18.9	22.2 $\pm$ 0.9	23.2-19.7
Bio8 = Temperatura promedio del cuarto más húmedo (°C)	23.1 $\pm$ 2.2	26.4-16.7	23.5 $\pm$ 2.4	27.2-16.4	16.8 $\pm$ 2.2	23.2-13.4
Bio9 = Temperatura promedio del cuarto más seco (°C)	21.1 $\pm$ 2.5	27.2-14.8	22.3 $\pm$ 2.7	28.4-13.2	13.2 $\pm$ 2.5	20.6-10.1
Orientación = Dirección de la pendiente de una montaña (metros)	19272.3 $\pm$ 7057	33343- -1	15132 $\pm$ 11639.6	35948- -1	15769 $\pm$ 7041	34662-7469



Cuadro 6. Valores promedio y desviación estándar de los principales parámetros bioclimáticos seleccionados por el análisis de componentes principales (PCA), los cuales fueron las variables predictoras de la distribución de *Aspidoscelis calidipes* más importantes. Promedio  $\pm$  desviación estándar ( $x \pm DS$ ).

Parámetros bioclimáticos	$x \pm DS$	Máx-Min	$x \pm DS$	Máx-Min
	CG-A		CG-B	
Bio1 = Temperatura promedio anual (°C)	28.41 $\pm$ 0.56	29.1-26.8	28.74 $\pm$ 0.32	29.1-28.4
Bio10 = Temperatura promedio del cuarto más caliente (°C)	30.60 $\pm$ 0.60	31.3-28.7	31.28 $\pm$ 0.25	31.6-30.9
Bio11 = Temperatura promedio del cuarto más frío (°C)	25.98 $\pm$ 0.56	26.6-24.5	26.58 $\pm$ 0.40	27-26.1
Bio12 = Precipitación anual (mm)	696.66 $\pm$ 37.89	768-610	842.6 $\pm$ 119	966-705
Bio13 = Precipitación del periodo más húmedo (mm)	157.84 $\pm$ 10.88	180-137	210.4 $\pm$ 24.48	234-180
Bio14 = Precipitación del periodo más seco (mm)	2.96 $\pm$ 0.72	4-2	1.4 $\pm$ 0.54	2-1
Bio15 = Estacionalidad de la Precipitación (Coeficiente de variación)	105.69 $\pm$ 3.00	111-99	113.6 $\pm$ 2.07	116-111
Bio16 = Precipitación del cuarto más húmedo (mm)	448.87 $\pm$ 33.75	515-373	561.6 $\pm$ 84.64	646-458
Bio17 = Precipitación del cuarto más seco (mm)	10.27 $\pm$ 1.37	12-7	6.4 $\pm$ 1.14	8-5
Bio19 = Precipitación del cuarto más frío (mm)	28.75 $\pm$ 5.29	41-19	19.8 $\pm$ 1.78	22-18
Bio2 = Oscilación diurna de la temperatura (°C)	15.07 $\pm$ 0.34	15.8-14.6	14.76 $\pm$ 0.47	15.2-14.2
Bio3 = Isotermalidad (°C)	6.61 $\pm$ 0.09	6.9-6.4	6.46 $\pm$ 0.2	6.7-6.2
Bio5 = Temperatura máxima del periodo más caliente (°C)	39.64 $\pm$ 0.59	40.2-37.8	40.28 $\pm$ 0.4	40.8-39.9
Bio6 = Temperatura mínima del periodo más frío (°C)	17.01 $\pm$ 0.68	17.8-15.5	17.62 $\pm$ 0.26	17.8-17.2
Bio7 = Oscilación anual de la temperatura (°C)	22.63 $\pm$ 0.64	23.7-21	22.66 $\pm$ 0.26	23-22.4
Bio8 = Temperatura promedio del cuarto más húmedo (°C)	28.78 $\pm$ 0.59	29.5-27.2	28.5 $\pm$ 0.5	28.9-27.9
Bio9 = Temperatura promedio del cuarto más seco (°C)	28.23 $\pm$ 0.56	28.9-26.5	29.22 $\pm$ 0.27	29.6-28.9
Índice Topográfico (metros)	686.78 $\pm$ 433.72	1467-217	667.8 $\pm$ 552.15	1548-212

## 5.5 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático para *A. c. costata*.

### 5.5.1 MaxEnt.

Se obtuvieron para los GC-A y GC- B, 66 y 76 puntos de recolección, respectivamente. Por lo que se utilizó el 50% de los puntos para generar el modelo y el otro 50% para probarlo tanto con MaxEnt como con GARP. Mientras que para el GC-C sólo se obtuvieron 16 registros, asignando de esta manera el 100% de los puntos para generar los modelos. Los resultados obtenidos por MaxEnt indicaron cambios en las áreas de distribución de los tres GC de *A. c. costata* frente al escenario de cambio climático CGCM2SRES A2 para las tres ventanas de tiempo, 2020, 2050 y 2080 (Cuadro 7 y Fig. 4, 5 y 6).

La distribución potencial actual predicha para el GC-A fue de 315,332 km<sup>2</sup>, que podría reducirse a 254,075 km<sup>2</sup> en el año 2080 (Fig. 4A, 4B y 4C) manteniendo así el 80.57% de su distribución potencial actual. En tanto, para el GC-B, su área de distribución potencial actual se estimó en 158,923 km<sup>2</sup> la cual podría reducirse a un 52.78% para el año 2080, quedando solamente 83,889 km<sup>2</sup> (Fig. 5A, 5B y 5C). Finalmente, la información obtenida para el GC-C, señaló un área de distribución potencial actual de 113,899 km<sup>2</sup>, de la que podría desaparecer para el año 2080 alrededor del 51.12% (Fig. 6A, 6B y 6C).

### 5.5.2 GARP.

Los resultados obtenidos utilizando el modelo GARP señalaron una considerable pérdida de área potencial para la distribución de *A. c. costata* (Cuadro 8 y Fig. 7, 8 y 9). Para el GC-A, la distribución potencial actual pronosticada fue de 39,789 km<sup>2</sup>, que podría reducirse a 20,449 km<sup>2</sup> en el año 2050 (Fig. 7A, 7B, 7C) conservando de esta forma el 51.39% de su distribución potencial actual. Con respecto al GC-B, su área de distribución potencial actual se estimó en 101,256 km<sup>2</sup> manteniendo un 45.87% para el año 2080 (Fig. 8A, 8B y 8C). Finalmente, la información generada para el GC-C, indicó un área de distribución potencial actual de 242,613 km<sup>2</sup>, de la cual podría desaparecer para el año 2080 alrededor del 47.20% (Fig. 9A, 9B y 9C).

Por último, los resultados del índice de solapamiento mostraron lo siguiente. Para los modelos obtenidos por MaxEnt, se mostró que entre el GC-A y el GC-B comparten el 24.6% de su nicho, mientras que el estimado para el GC-A y el GC-C fue de sólo el 9.3%, en tanto, que el área que comparten el GC-B y el GC-C fue del 0.08%. Asimismo, el resultado de este índice entre los modelos generados por GARP para los tres GC mostró la misma dirección. El GC-A y el GC-B comparten el mayor porcentaje del espacio ecológico con el 22.7%, mientras que entre el GC-A y el GC-C fue del 1.5%. Por último, el estimado entre el GC-B y el GC-C también obtuvo el menor valor de 0.6%.

## **5.6 Distribución potencial frente a un escenario de cambio climático para *A. calidipes*.**

### **5.6.1 MaxEnt.**

Para el GC-A de *A. calidipes* se obtuvieron 33 puntos de recolección, por lo que, se asignó el 50% de ellos para generar el modelo y el otro 50% para validarlo. En tanto que, para el GC-B solo se obtuvieron cinco puntos, por esa razón se utilizó el 100% para generar los modelos tanto con MaxEnt como con el algoritmo de GARP. Los resultados conseguidos por MaxEnt indicaron cambios en las áreas de distribución de los dos GC de *A. calidipes* frente al escenario de cambio climático CGCM2SRES A2 para el 2020, 2050 y 2080 (Cuadro 9 y Fig. 10 y 11).

La distribución potencial actual prevista para el GC-A fue de 7,263 km<sup>2</sup> y para el GC-B fue de 4,145 km<sup>2</sup>. Para el GC-A, se predijo un área de 14,584 km<sup>2</sup> en el año 2080 aumentando así en un 200.79% su área de distribución potencial actual (Fig. 10A, 10B y 10C). En tanto, para el GC-B, el área de distribución potencial para el año 2080 se estimó en 53,515 km<sup>2</sup>, esto quiere decir que el área actual podría aumentar de manera muy considerable para ese periodo de tiempo (Fig. 11A, 11B y 11C).

### **5.6.2 GARP.**

Los resultados mostraron que para el GC-A su área de distribución potencial actual puede ser de 3,672 km<sup>2</sup>, la cual podría mantenerse tan sólo un 7.10% para el año 2080

(Cuadro 10 y Fig. 12A, 12B, 12C). Mientras que, para el GC-B, su área de distribución podría seguir en un 7.3% para el mismo año (Fig. 13A, 13B y 13C). Los resultados sobre el análisis del índice de solapamiento con los modelos generados por MaxEnt, se obtuvo que el GC-A y el GC-B comparten el 2.2% de su nicho. Mientras que los resultados obtenidos con GARP indicaron que el porcentaje que comparten ambos GC fue de 9.4%.

Cuadro 7. Distribución potencial actual y futura de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* usando MaxEnt, para el escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 en tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Grupo Climático	Distribución Potencial Actual	Año	Área mantenida	Área perdida	Área ganada
A	315,332	2020	270,010	45,322	28,004
		2050	271,223	44,109	43,308
		2080	254,075	61,257	77,725
B	158,923	2020	113,470	45,453	15,697
		2050	116,231	42,692	28,676
		2080	83,889	75,034	50,119
C	113,899	2020	92,267	21,632	11,000
		2050	83,496	30,403	7,871
		2080	54,525	59,374	3,289

Cuadro 8. Distribución potencial actual y futura de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* usando GARP, para el escenario de cambio climático liberal CGCM2 SRES A2 propuesto por el Canadian Climate Centre, para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Grupo Climático	Distribución Potencial Actual	Año	Área mantenida	Área perdida	Área ganada
A	39,789	2020	26,439	13,350	18,555
		2050	20,449	19,340	11,893
		2080	11,964	27,825	20,186
B	101,256	2020	73,227	28,029	15,275
		2050	59,935	41,321	21,742
		2080	46,447	54,809	27,812
C	242,613	2020	173,241	69,372	21,995
		2050	163,885	78,728	42,081
		2080	128,093	114,520	57,222

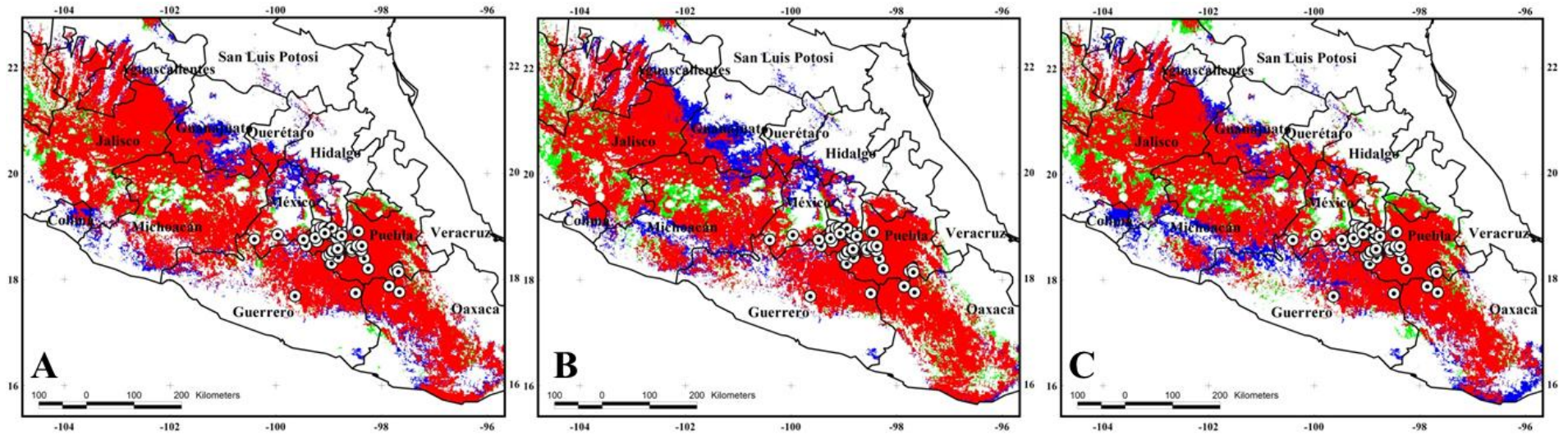


Fig. 4. Mapas de distribución potencial generados por MaxEnt, para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2). (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

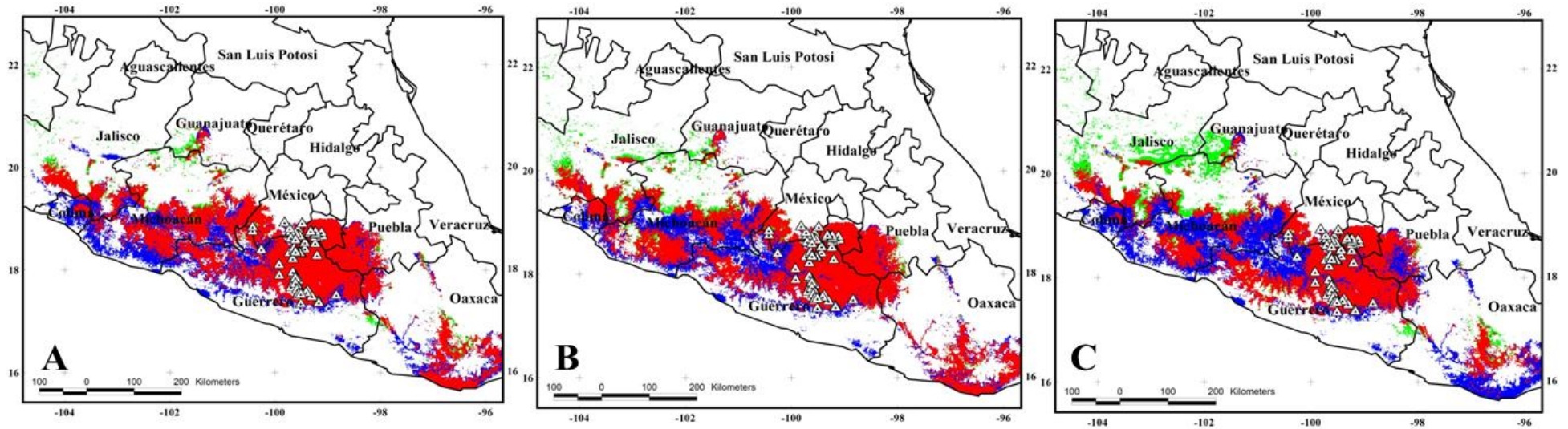


Fig. 5. Mapas de distribución potencial actual y futura generados por MaxEnt, para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

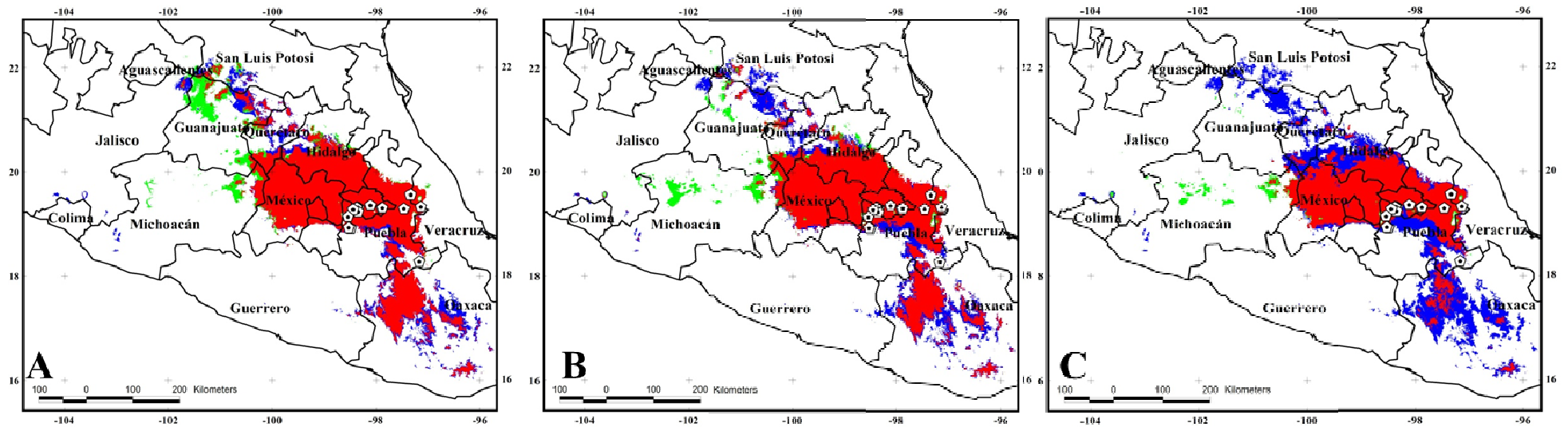


Fig. 6. Distribución potencial generada por MaxEnt, para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

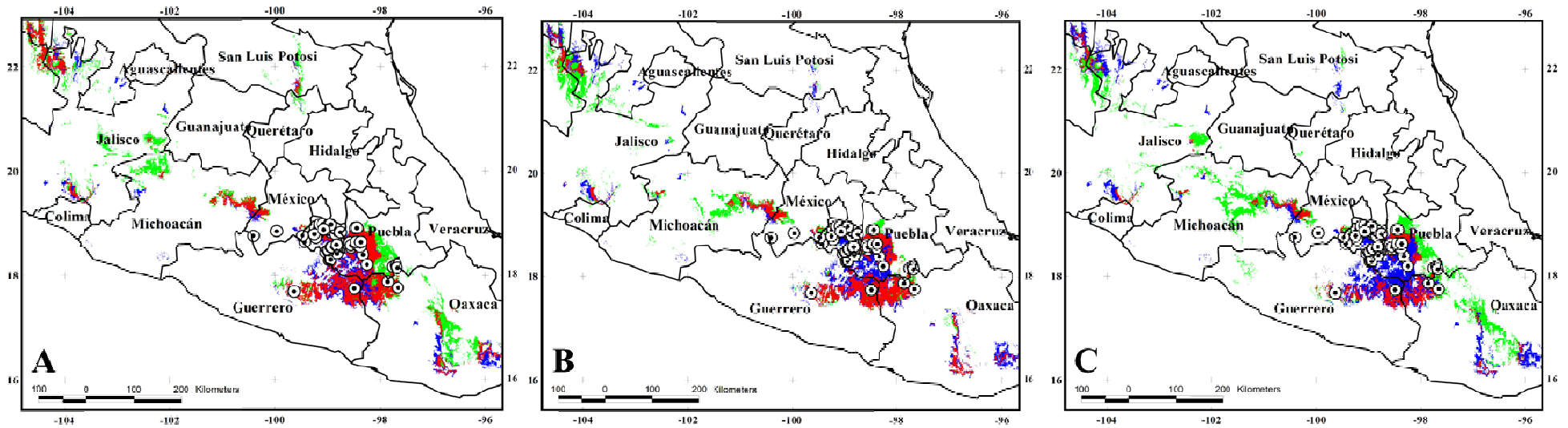


Fig. 7. Mapas que muestran la distribución potencial actual y a futuro del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2) haciendo uso del modelo predictivo GARP. (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta de obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.



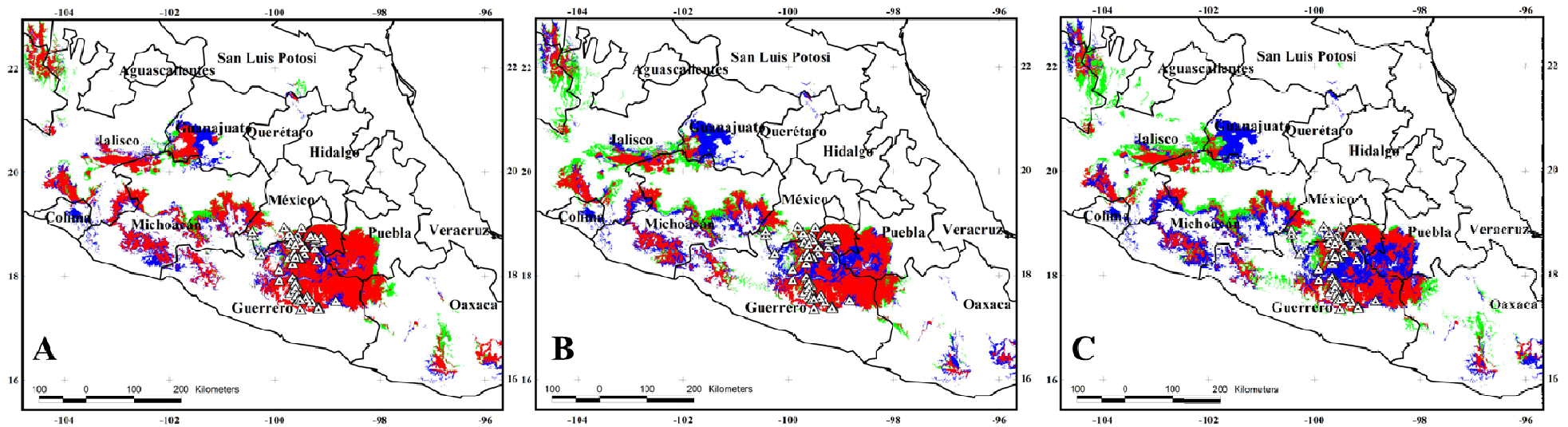


Fig. 8. Mapas generados por GARP donde se muestra la distribución potencial actual y futura del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta de obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

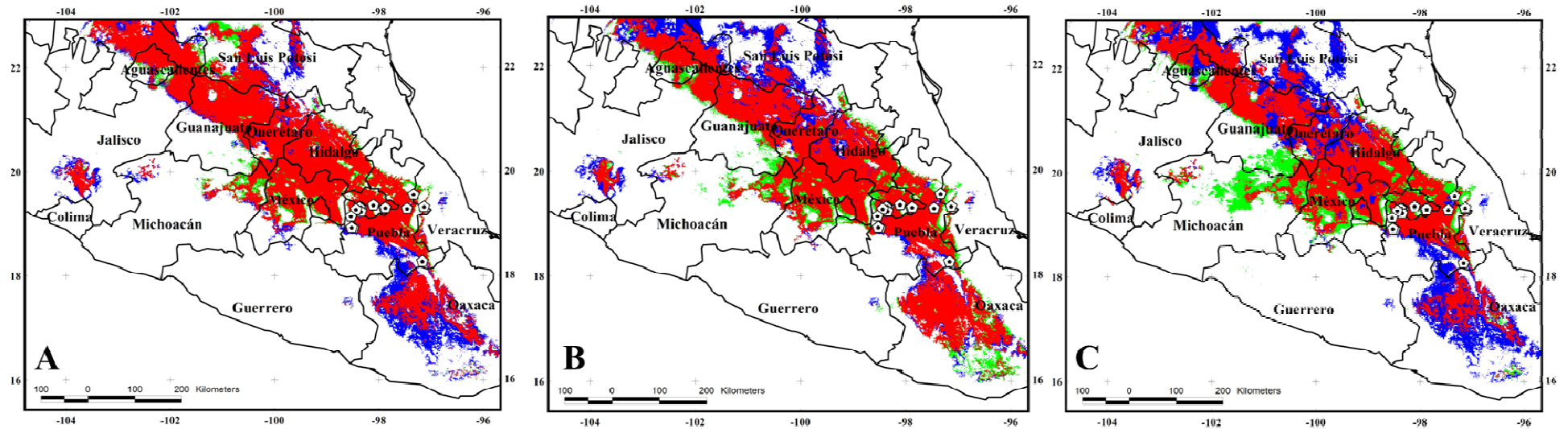


Fig. 9. Mapas generados con GARP donde se señala la distribución potencial del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata* frente al escenario de cambio liberal (SRES A2) para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta de obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

Cuadro 9. Distribución potencial actual y futura de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* usando el escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>. Los resultados fueron obtenidos con MaxEnt.

Grupo Climático	Distribución Potencial Actual	Año	Área mantenida	Área perdida	Área ganada
A	7,263	2020	6,465	798	876
		2050	7,263	-	9,111
		2080	7,263	-	14,584
B	4,145	2020	4,145	-	10,103
		2050	4,145	-	23,534
		2080	4,145	-	53,515

Cuadro 10. Resultados de la distribución potencial actual y futura de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* usando GARP, bajo un escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 para tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Grupo Climático	Distribución Potencial Actual	Año	Área mantenida	Área perdida	Área ganada
A	3672	2020	494	3,178	549
		2050	-	3,672	1,175
		2080	-	3,672	261
B	3547	2020	2008	1539	475
		2050	-	3547	27
		2080	-	3547	262

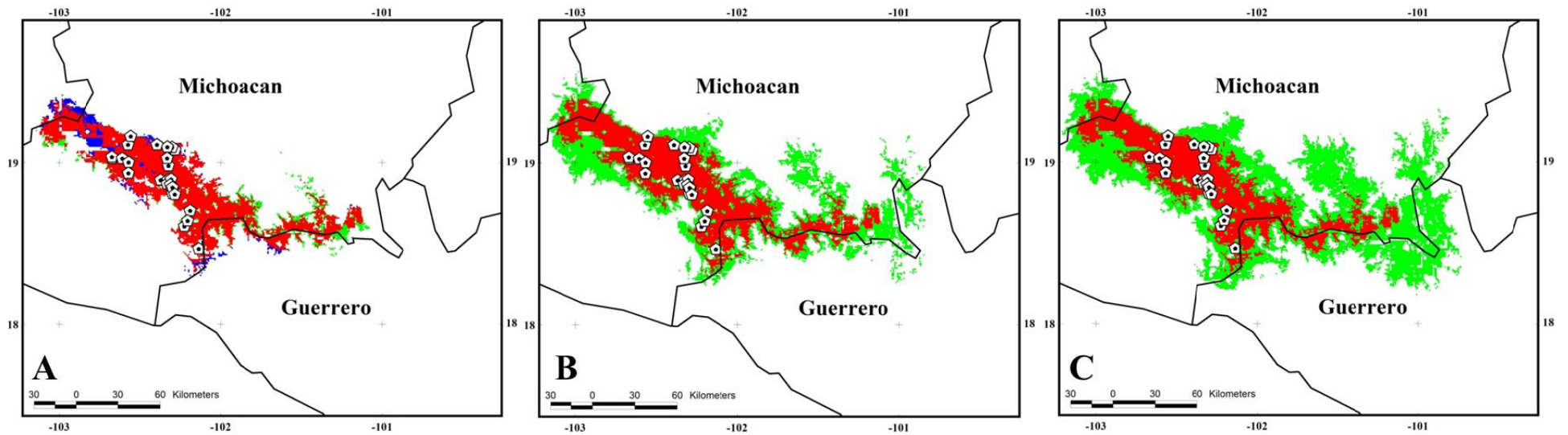


Fig. 10. Distribución potencial actual y futura obtenida mediante el modelo de nicho ecológico MaxEnt, para el grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

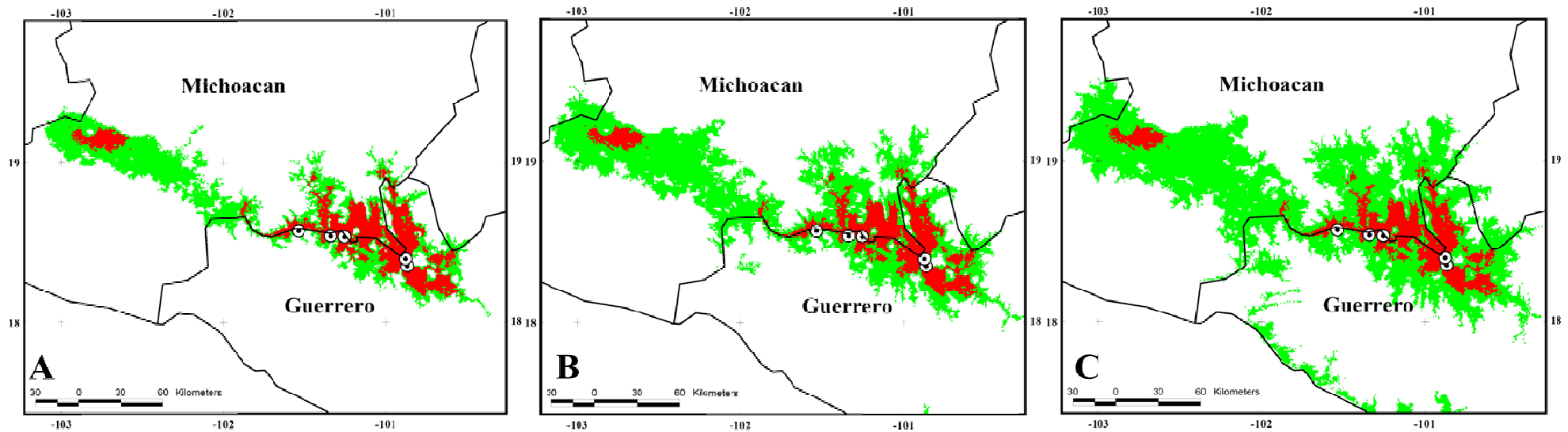


Fig. 11. Distribución potencial generadas por MaxEnt, para el grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de trabajo de campo, colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, mientras que el color verde señala el área ganada.

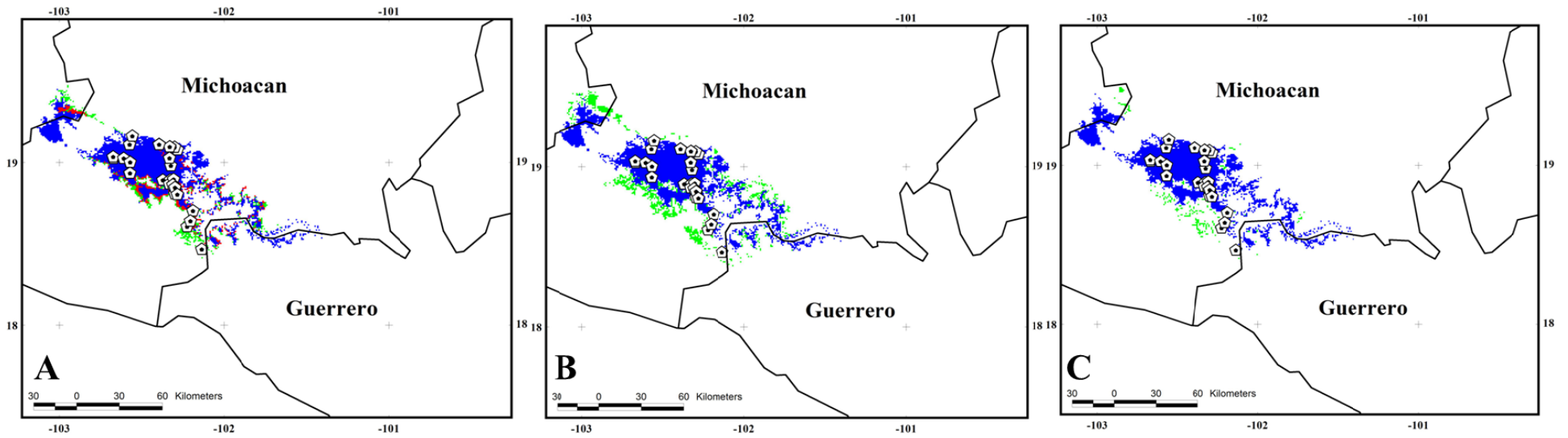


Fig. 12. Distribución potencial actual y futura del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) usando GARP, para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

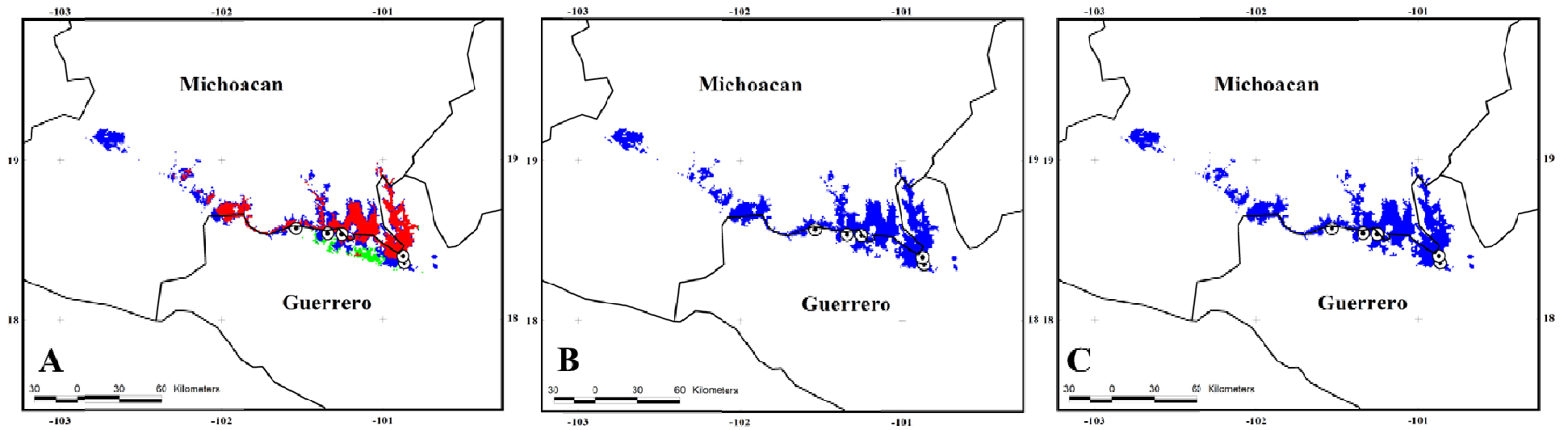


Fig. 13. Distribución potencial del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) usando GARP, para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los puntos indican sitios de recolecta obtenidos de colecciones nacionales y extranjeras y de referencias bibliográficas. El color rojo muestra el área que permanece, el color azul el área que se pierde, mientras que el color verde señala el área ganada.

## 5.7 Variación en la amplitud altitudinal de *A. c. costata*.

### 5.7.1 MaxEnt.

El análisis exploratorio de la distribución de los datos de altitud generados por MaxEnt para los tres GC de *A. c. costata*, mostró que existen diferencias significativas entre las diferentes ventanas de tiempo de cada uno (Cuadro 11). Los diagramas de violín mostraron que las condiciones climáticas de los nichos ecológicos de los tres GC de *A. c. costata* presentan tendencias a dirigirse a zonas de mayor altitud para el año 2080 como puede observarse en las Figuras 14, 15 y 16. En este sentido, la altitud promedio podría variar para el año 2080 de la siguiente manera: GC-A: 115.5 m, GC-B: 107.9 m y GC-C: 215.6 m hacia zonas más altas (Cuadro 12).

Cuadro 11. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*.

Grupos Climáticos	Pares	D	P
A	Actual-2020	0.0197	0.000
	Actual-2050	0.0264	0.000
	Actual-2080	0.0843	0.000
	2020-2050	0.0153	0.000
	2020-2080	0.0763	0.000
	2050-2080	0.0784	0.000
B	Actual-2020	0.0467	0.000
	Actual-2050	0.0659	0.000
	Actual-2080	0.1423	0.000
	2020-2050	0.0304	0.000
	2020-2080	0.0102	0.000
	2050-2080	0.0780	0.000
C	Actual-2020	0.0986	0.000
	Actual-2050	0.1672	0.000
	Actual-2080	0.3005	0.000
	2020-2050	0.0897	0.000
	2020-2080	0.2369	0.000
	2050-2080	0.1583	0.000



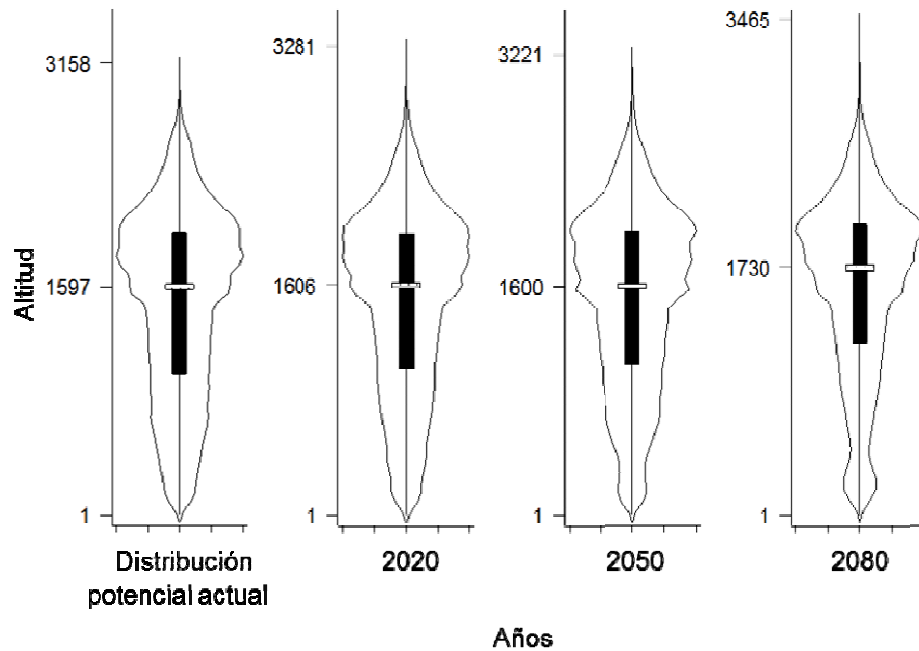


Fig. 14. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con MaxEnt para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuartil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

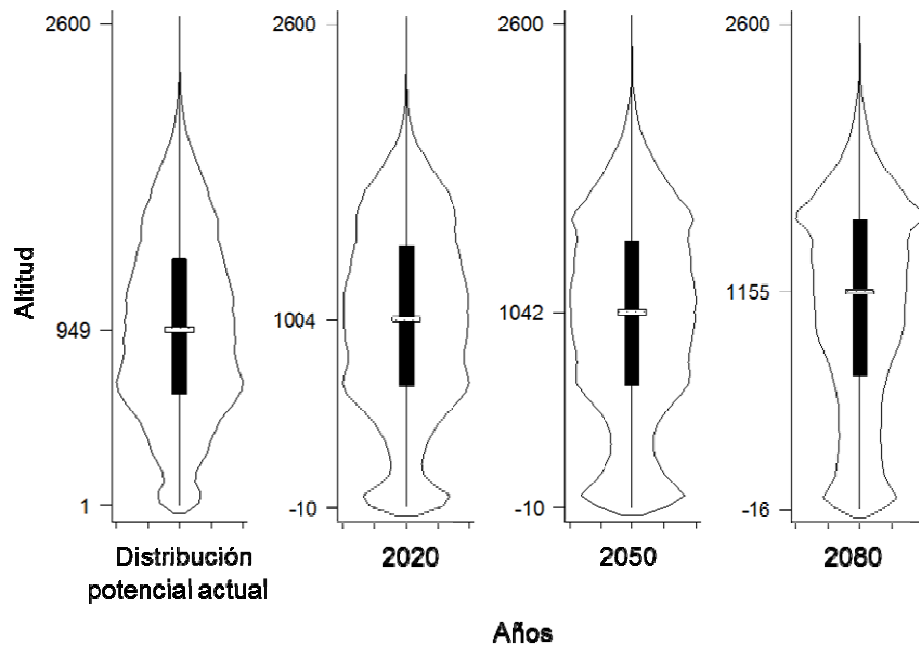


Fig. 15. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de los datos de altitud en metros obtenidos con MaxEnt para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuartil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

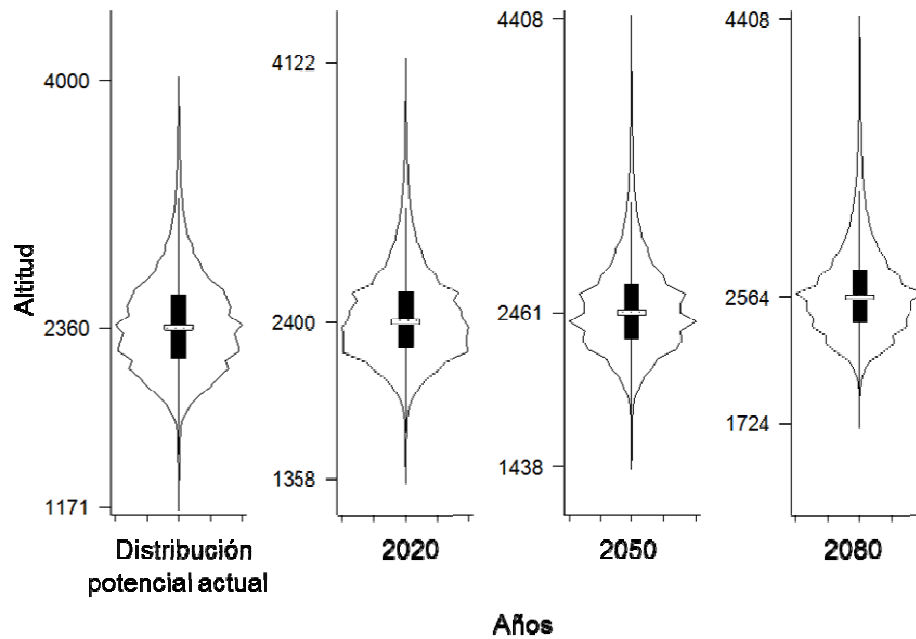


Fig. 16. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con MaxEnt para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Cuadro 12. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* para cuatro ventanas de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Se indica el promedio ( $X \pm DE$ ). La unidad de medición es en metros.

Grupo Climático	Año	Q25	Q75	Mediana	Promedio	Min	Máx
A	Actual	983	1973	1597	1477.3 ± 640.4	1	3158
	2020	1028	1970	1606	1492.4 ± 624.6	1	3281
	2050	1053	1984	1600	1505.8 ± 618.1	1	3221
	2080	1200	2039	1730	1592.8 ± 619.9	1	3465
B	Actual	601	1330	949	971.9 ± 485.2	1	2600
	2020	649	1400	1004	1002.3 ± 502.8	-10	2600
	2050	649	1424	1042	1011.8 ± 528.0	-10	2600
	2080	698	1539	1155	1079.8 ± 550.1	-16	2600
C	Actual	2155	2581	2360	2384.2 ± 328.3	1171	4000
	2020	2226	2600	2400	2438.7 ± 309.3	1358	4122
	2050	2290	2650	2461	2494.9 ± 310.2	1438	4408
	2080	2393	2744	2564	2599.8 ± 303.3	1724	4408

A continuación se muestran los componentes gaussianos dominantes determinados por el método de Bhattacharya a los estimadores de densidad por kernel (EDK) para los datos de altitud generados por MaxEnt. Como puede observarse en el Cuadro 13 y en las Figuras 17, 18 y 19, los cambios en los promedios de los componentes gaussianos de los

tres GC de *A. c. costata* son diferentes de acuerdo a los resultados del análisis de Kruskal-Wallis (**GC-A**:  $H_3 = 49980.6$ ,  $N = 188694$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-B**:  $H_3 = 37452.41$ ,  $N = 81237$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-C**:  $H_3 = 122590.4$ ,  $N = 199257$ ,  $P = 0.000$ ). Por ejemplo, para el GC-A, se encontró que el componente gaussiano para la distribución potencial actual tiene un promedio menor que el componente del año 2080, lo cual, quiere decir que los individuos de este GC quizás puedan dirigir su distribución hacia regiones de mayor altitud. Para el caso del GC-B y el GC-C, el panorama es similar al GC-A. Los promedios de la distribución potencial actual y la del 2080 son diferentes, evidenciando de esta manera posibles cambios en su distribución altitudinal hacia el año 2080. Los resultados de la prueba *pos-hoc* de Z pueden verse en el Cuadro 14.

Cuadro 13. Resultados analíticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos de los valores de altitud generados por el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* en cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y desviación estándar (DE) están en metros.

Grupo Climático	Año	$r^2$	$r^2$ ajustada	Promedio	DE	Tamaño (No. Celdas)
A	Actual	0.9670	0.9604	1800	162.8150	95689
	2020	0.9818	0.9795	2000	189.1544	106779
	2050	0.9753	0.9723	2000	178.4532	104696
	2080	0.9873	0.9857	2000	173.5173	128747
B	Actual	0.924	0.9156	662.6370	172.2070	55948
	2020	0.9634	0.9593	654.1556	170.5019	39307
	2050	0.8989	0.8845	1000	318.1871	79133
	2080	0.9628	0.9554	1500	111.6433	33276
C	Actual	0.9511	0.9413	2400	68.8366	26616
	2020	0.9942	0.9914	2400	50.9183	21177
	2050	0.9769	0.9711	2400	52.1504	20703
	2080	0.9697	0.9637	2600	62.0920	16557

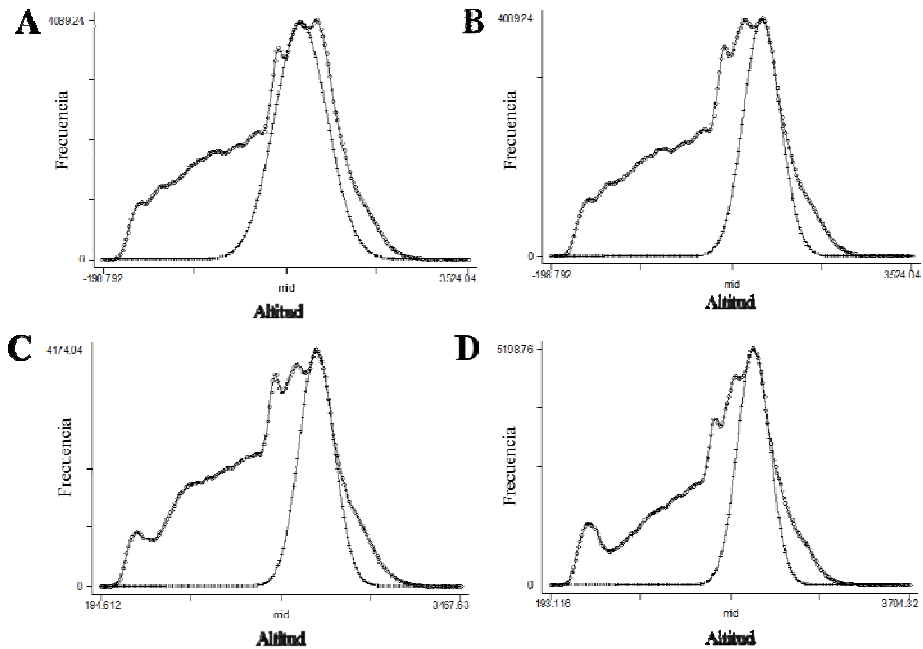


Fig. 17. Componentes gaussianos dominantes estimados para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

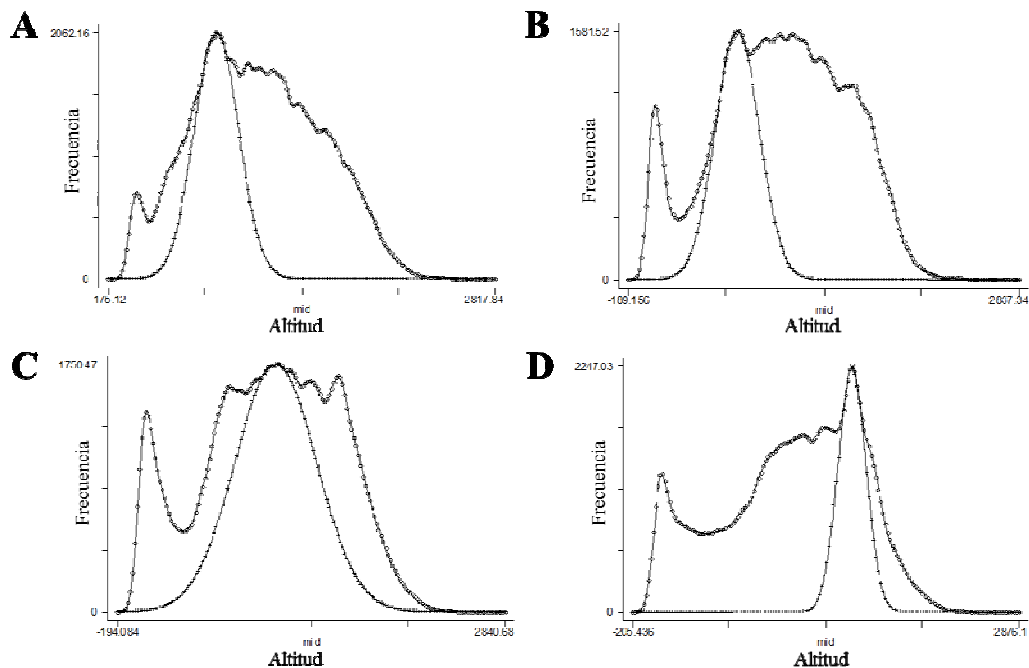


Fig.18. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con MaxEnt del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

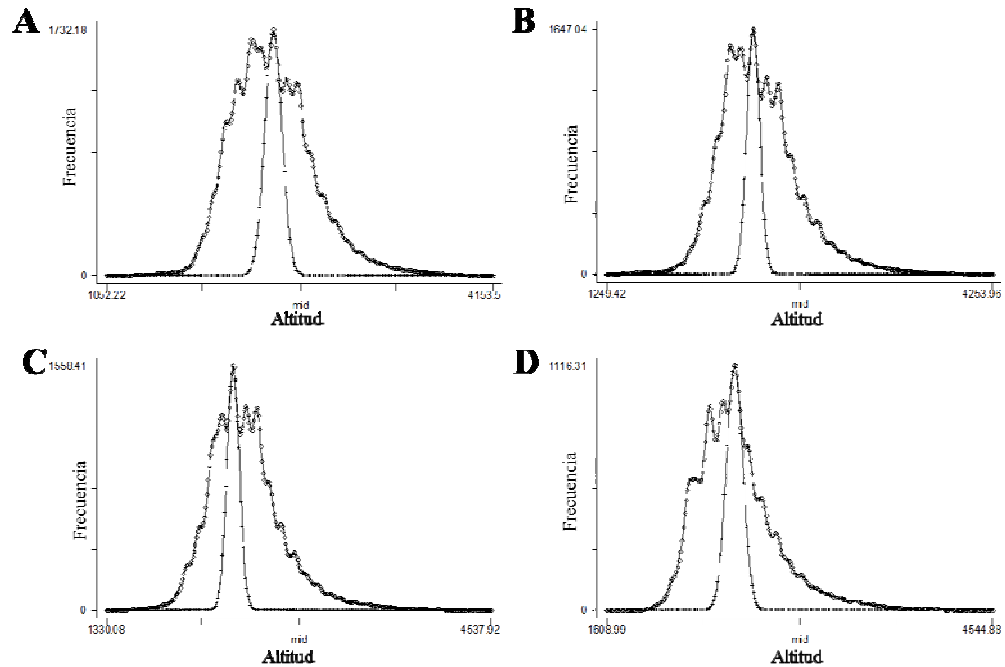


Fig. 19. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con MaxEnt del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Cuadro 14. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Grupo Climático		Actual	2020	2050	2080
A	Actual		223.488	6.4792	6.552
			0.000	0.000	0.000
	2020	223.488		0.0364	0.110
		0.000		1.000	1.000
	2050	6.479	0.036		0.052
	0.000	1.000		1.000	
	2080	6.552	0.110	0.0521	
		0.000	1.000	1.000	
B	Actual		1.334	2.056	167.627
			1.000	0.238	0.000
	2020	1.334		3.276	162.416
		1.000		0.006	0.000
	2050	2.056	3.276		163.391
	0.238	0.006		0.000	
	2080	167.627	162.416	163.391	
		0.000	0.000	0.000	
C	Actual		4.648	194.397	300.551
			0.000	0.000	0.000
	2020	4.648		178.926	283.633
		0.000		0.000	0.000
	2050	194.397	178.962		155.911
	0.000	0.000		0.000	
	2080	300.551	283.633	155.911	
		0.000	0.000	0.000	

### 5.7.2 GARP.

Por otro lado, los resultados del análisis exploratorio con los valores de altitud obtenidos con GARP para los tres GC de *A. c. costata*, mostraron un panorama similar a los resultados generados con MaxEnt. Se observaron diferencias en cuanto a la distribución de los datos de altitud de acuerdo al análisis de Kolmogorov-Smirnov (Cuadro 15). De acuerdo a los diagramas de violín también hay una tendencia a aumentar el intervalo de distribución altitudinal como respuesta al calentamiento global (Fig. 20, 21 y 22). Se pronosticó que la altitud promedio podría variar de la siguiente manera: GC-A: 393.19 m, GC-B: 289.08 y GC-C: 268.53 m hacia zonas más altas (Cuadro 16). Estos cambios pueden promover una disrupción de las interacciones bióticas y de las cadenas ecológicas dentro de las cuales estos GC se encuentran inmersas.

Cuadro 15. Resultado del análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud generados con GARP, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis costata costata*.

Grupos Climáticos	Pares	D	P
A	Actual-2020	0.1766	0.000
	Actual-2050	0.2847	0.000
	Actual-2080	0.4439	0.000
	2020-2050	0.1094	0.000
	2020-2080	0.2902	0.000
	2050-2080	0.1964	0.000
B	Actual-2020	0.1025	0.000
	Actual-2050	0.1965	0.000
	Actual-2080	0.3171	0.000
	2020-2050	0.0983	0.000
	2020-2080	0.2263	0.000
	2050-2080	0.1318	0.000
C	Actual-2020	0.1086	0.000
	Actual-2050	0.1544	0.000
	Actual-2080	0.2597	0.000
	2020-2050	0.0644	0.000
	2020-2080	0.1658	0.000
	2050-2080	0.1074	0.000

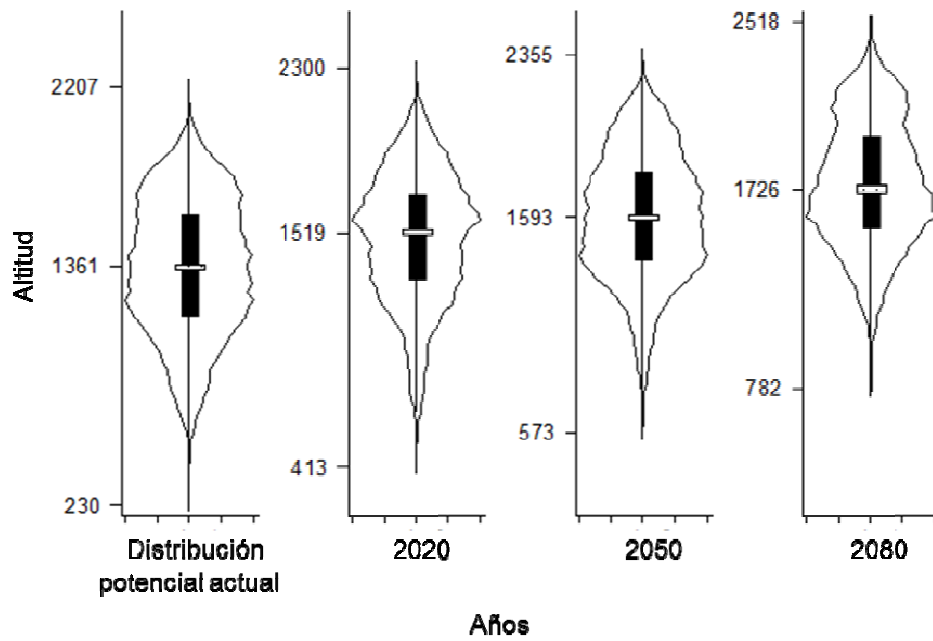


Fig. 20. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

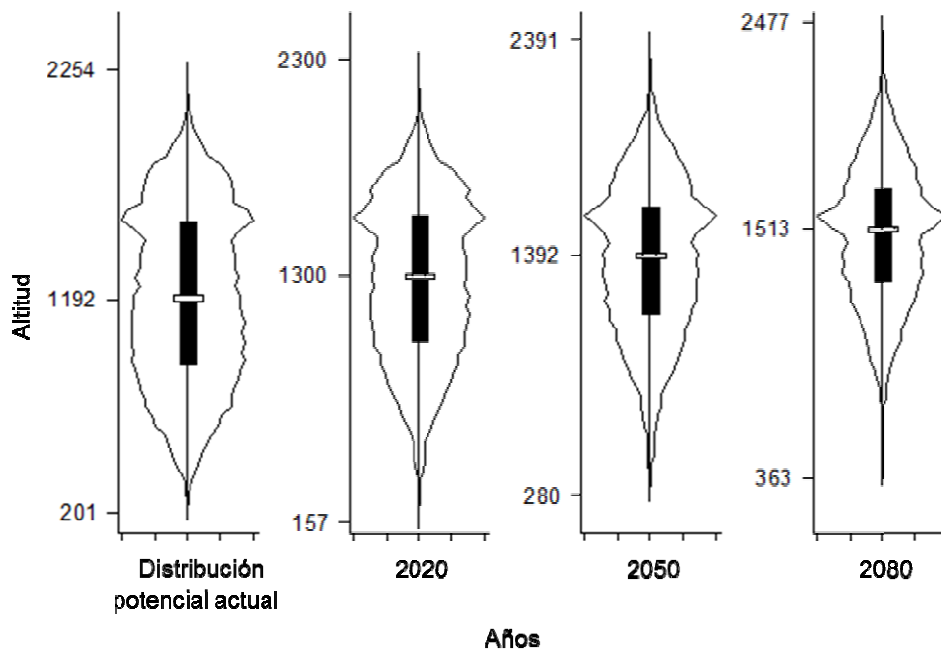


Fig. 21. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuantil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.



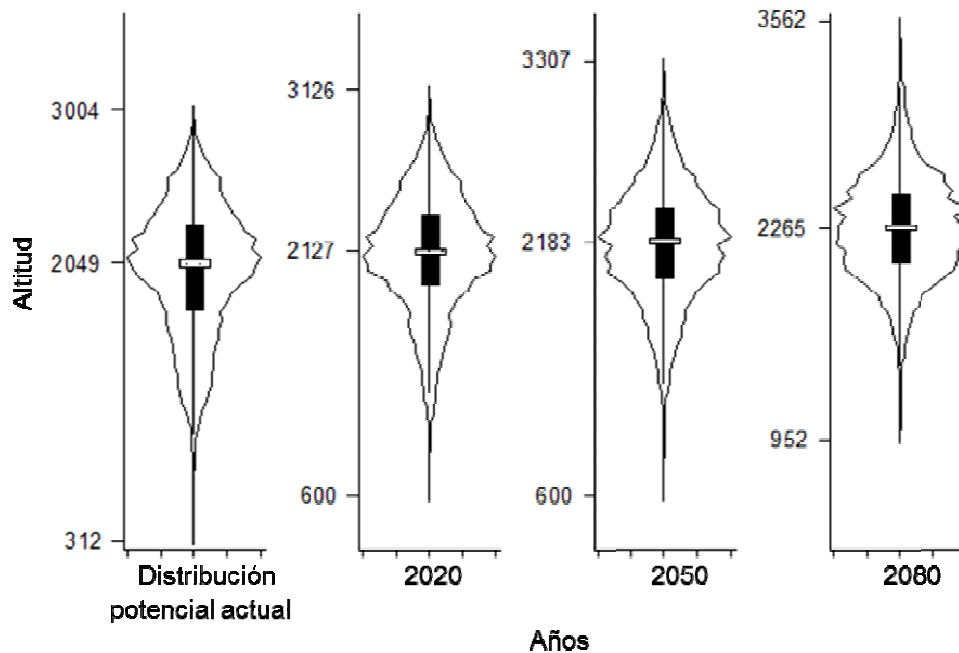


Fig. 22. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuartil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Cuadro 16. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con GARP para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* para cuatro ventanas de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuartil), Q75 (Tercer cuartil). Se indica el promedio ( $X \pm DE$ ). La unidad de medición es en metros.

Grupo Climático	Año	Q25	Q75	Mediana	Promedio	Mín	Máx
A	Actual	1125	1600	1361	1355.2 ± 319.6	230	2207
	2020	1293	1703	2300	1493.3 ± 300.7	413	2300
	2050	1389	1800	1593	1591.1 ± 292.9	573	2355
	2080	1541	1975	1726	1748.4 ± 293.9	782	2518
B	Actual	889	1547	1192	1196.5 ± 392.5	201	2254
	2020	1000	1580	1300	1282.7 ± 360.4	157	2300
	2050	1116	1617	1392	1368.9 ± 343.7	280	2391
	2080	1268	1700	1513	1485.5 ± 312.5	363	2477
C	Actual	1753	2276	2049	2000.2 ± 373.9	312	3004
	2020	1908	2357	2127	2111.8 ± 359.2	600	3126
	2050	1956	2394	2183	2165.8 ± 352.2	600	3307
	2080	2053	2488	2265	2268.7 ± 321.0	952	3562

El análisis de los componentes gaussianos dominantes indicó diferencias estadísticamente significativas para los tres GC de *A. c. costata* (Kruskal-Wallis, **GC-A**:  $H_3 = 34007.68$ ,  $N = 43586$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-B**:  $H_3 = 553.9904$ ,  $N = 74167$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-C**:  $H_3 = 78720.63$ ,  $N = 205012$ ,  $P = 0.000$ ) (Cuadro 17). En las Figuras 23, 24 y 25 se muestran los cambios en los promedios de los componentes gaussianos para los tres GC de *A. c. costata*, aunque el cambio no es tan marcado como los observados en los valores de altitud generados por MaxEnt. En el Cuadro 18, se muestran los resultados de la prueba de Z, la cual mostró que todos los años de los tres GC fueron diferentes entre si, con excepción de que el año 2020 y el 2080 del GC-B fueron similares en relación al promedio del componente gaussiano dominante de cada periodo de tiempo. Esto indicó que no se prevén cambios en altitud en estos dos periodos para el GC-B.

Cuadro 17. Resultados del análisis de los componentes gaussianos dominantes de los valores de altitud obtenidos a través del Modelo de Nicho Ecológico GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* en cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Grupo Climático	Año	$r^2$	$r^2$ ajustada	Promedio	DE	Tamaño (No. Celdas)
A	Actual	0.9791	0.9722	1200	107.2933	12113
	2020	0.9601	0.9501	1600	79.7432	13376
	2050	0.9611	0.9514	1400	93.4464	9775
	2080	0.9875	0.9833	1600	94.9884	10666
B	Actual	0.9846	0.9815	1600	77.0391	18994
	2020	0.9819	0.9789	1600	84.0259	21589
	2050	0.9825	0.9790	1600	72.5214	19671
	2080	0.9828	0.9799	1600	63.8379	19954
C	Actual	0.9653	0.9567	2100	99.8213	73313
	2020	0.9791	0.9739	2100	75.5112	50087
	2050	0.9678	0.9614	2200	73.3330	49047
	2080	0.9882	0.9852	2200	72.1610	44322

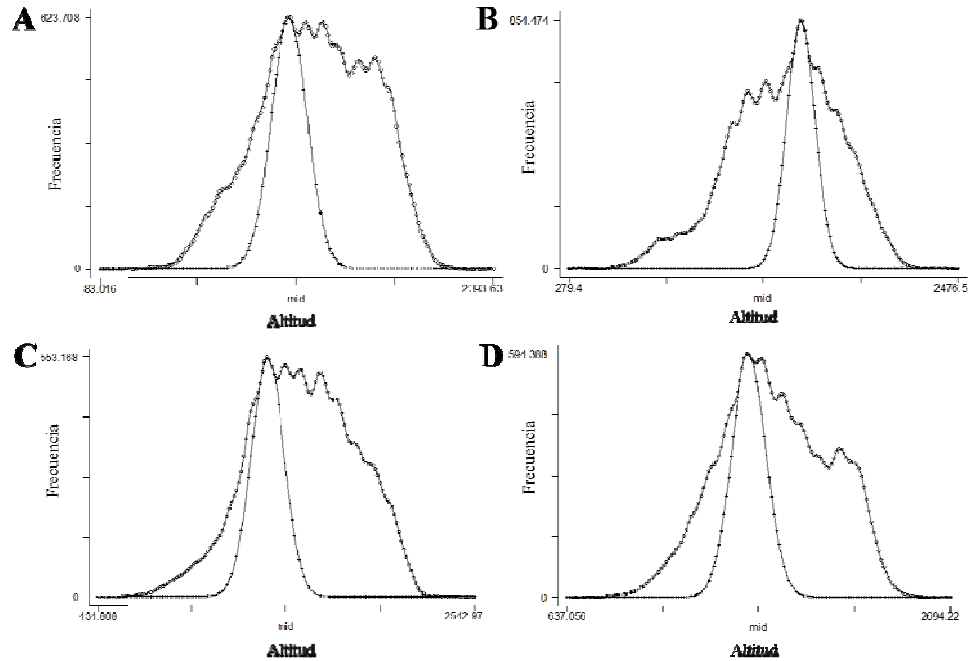


Fig. 23. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático A de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

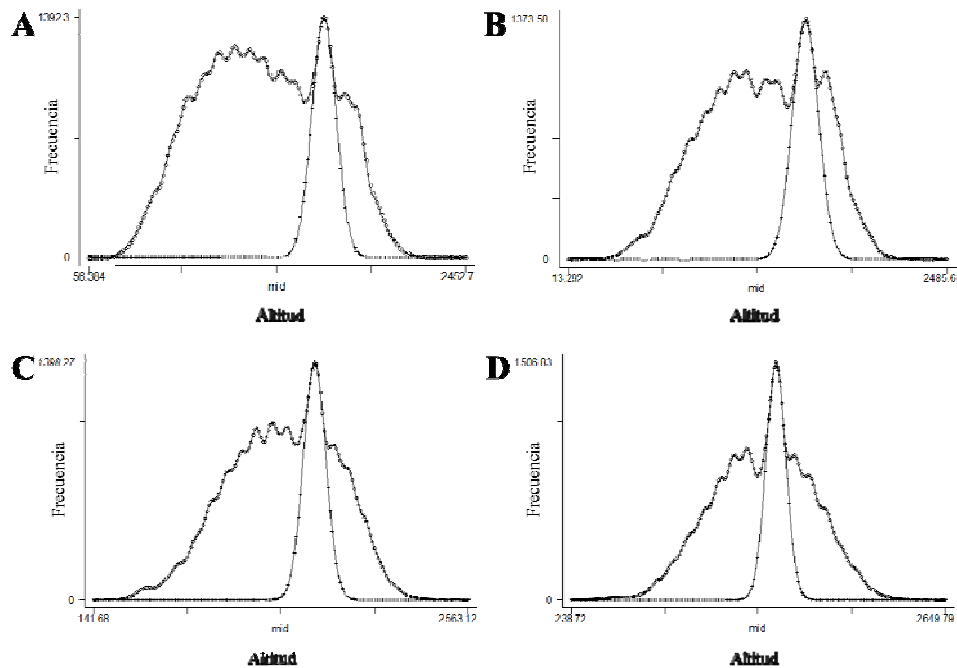


Fig. 24. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con GARP del grupo climático B de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

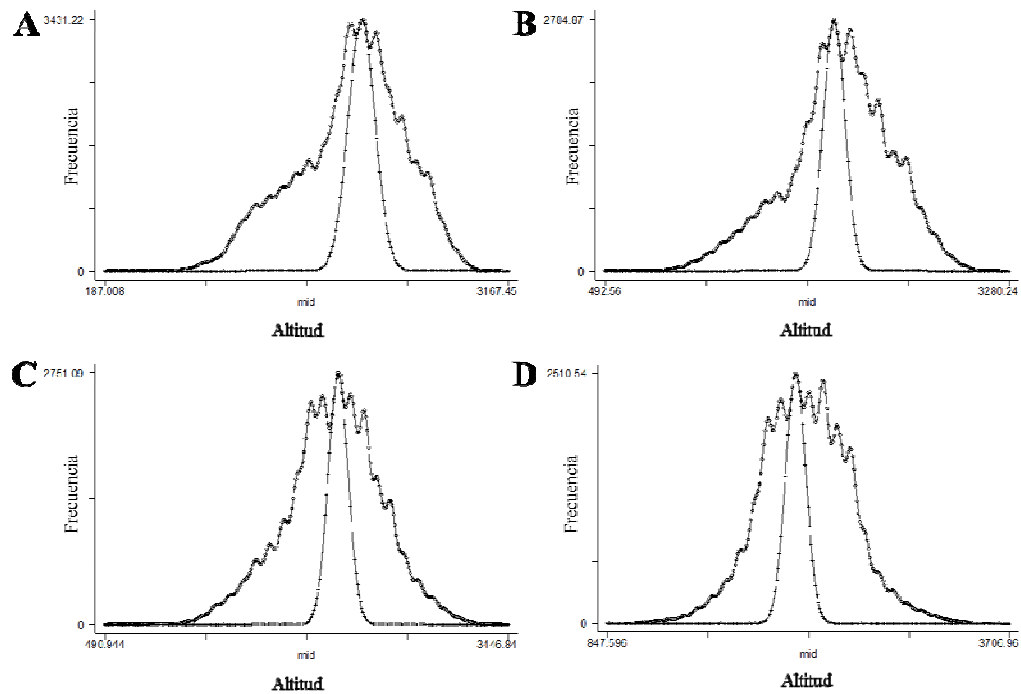


Fig. 25. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenida con GARP del grupo climático C de *Aspidoscelis costata costata*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Cuadro 18. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Grupo Climático		Actual	2020	2050	2080
A	Actual		154.262	56.568	153.640
			0.000	0.000	0.000
	2020	154.262		87.592	8.292
		0.000		0.000	0.000
	2050	56.568	87.592		90.830
	0.000	0.000		0.000	
	2080	153.640	8.292	90.830	
		0.000	0.000	0.000	
B	Actual		10.019	23.371	10.434
			0.000	0.000	0.000
	2020	10.019		14.104	0.696
		0.000		0.000	1.000
	2050	23.371	14.104		13.056
	0.000	0.000		0.000	
	2080	10.434	0.696	13.056	
		0.000	1.000	0.000	
C	Actual		23.618	208.594	181.227
			0.000	0.000	0.000
	2020	23.628		212.081	187.363
		0.000		0.000	0.000
	2050	208.594	212.0816		19.274
	0.000	0.000		0.000	
	2080	181.227	187.363	19.274	
		0.000	0.000	0.000	

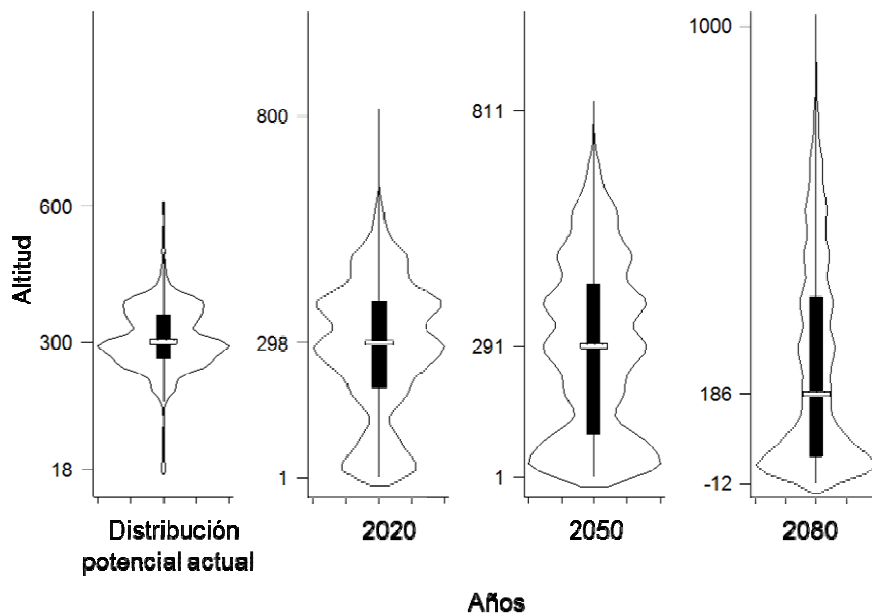
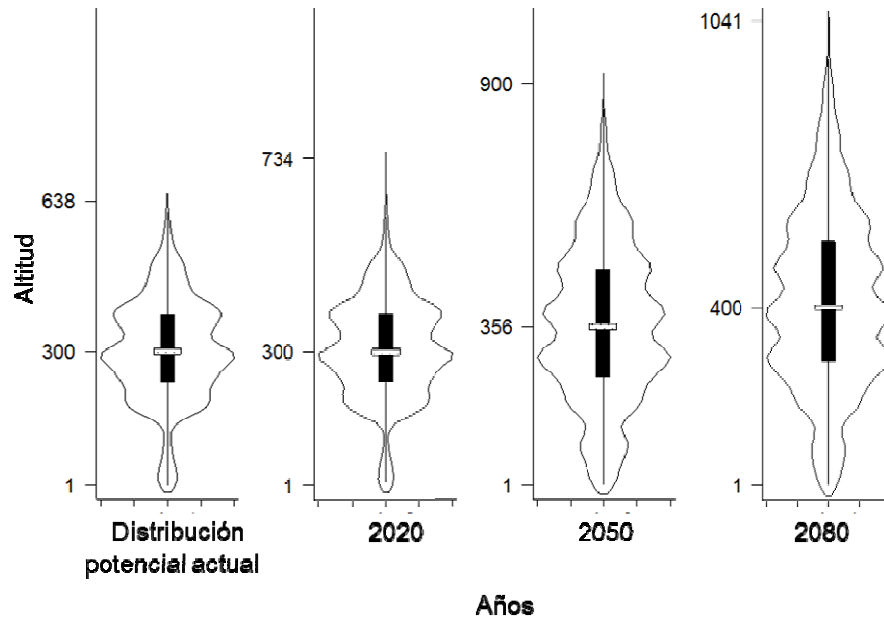
## 5.8 Variación en la amplitud altitudinal para *A. calidipes*.

### 5.8.1 MaxEnt.

El análisis exploratorio para *A. calidipes* con los valores de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt mostraron que hay diferencias significativas en la distribución de la altitud para los dos GC (Cuadro 19). Asimismo, los diagramas de violín expresaron diferencias entre las medias de ambos GC en diferentes ventanas de tiempo. Por ejemplo, para el GC-A se encontró que puede dirigirse a zonas de mayor altitud en el año 2080. Sin embargo, el GC-B mostró un escenario opuesto, ya que se pronosticó una disminución en la altitud (Cuadro 20; Figs. 26 y 27).

Cuadro 19. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con MaxEnt, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis calidipes*.

Grupos Climáticos	Pares	D	P
A	Actual-2020	0.0205	0.000
	Actual-2050	0.2117	0.000
	Actual-2080	0.3214	0.000
	2020-2050	0.2080	0.000
	2020-2080	0.3203	0.000
	2050-2080	0.1129	0.000
B	Actual-2020	0.2156	0.000
	Actual-2050	0.3216	0.000
	Actual-2080	0.4833	0.000
	2020-2050	0.1176	0.000
	2020-2080	0.2860	0.000
	2050-2080	0.1684	0.000



Cuadro 20. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con MaxEnt para los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para cuatro periodos de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuantil), Q75 (Tercer cuantil). Los valores indican el promedio ( $X \pm DS$ ). Unidad de medición: metros.

Grupo Climático	Año	Q25	Q75	Mediana	Promedio	Mín	Máx
A	Actual	230	383	300	302.6 $\pm$ 113.1	1	638
	2020	235	386	300	307.3 $\pm$ 110.0	1	734
	2050	243	483	356	358.1 $\pm$ 171.7	1	900
	2080	277	548	400	413.3 $\pm$ 192.9	1	1041
B	Actual	264	359	300	307.1 $\pm$ 65.6	18	600
	2020	200	391	298	285.8 $\pm$ 145.0	1	800
	2050	95	427	291	284.5 $\pm$ 188.1	1	811
	2080	45	400	186	244.7 $\pm$ 220.2	-12	1000

El análisis de los componentes gaussianos indicó diferencias entre los promedios de los cuatro periodos de tiempo para los dos GC de *A. calidipes* (Kruskal-Wallis, **GC-A**:  $H_3 = 8883.818$ ,  $N = 16434$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-B**:  $H_3 = 12178.40$ ,  $N = 16268$ ,  $P = 0.000$ , Cuadro 21 y Figs. 28 y 29). El primer componente (Distribución potencial actual) del GC-A es menor que el componente del año 2080, que sugiere que los requerimientos ambientales de los individuos de este GC tenderán a dirigirse hacia zonas de mayor altura lo que podrían modificar su distribución altitudinal frente al calentamiento global para dicho año. A diferencia de lo que se puede observar con el GC-B, en el cual se predijo una disminución considerable en su altitud para el 2080. En el Cuadro 22 se indican los resultados de la prueba de Z, para los valores de altitud con MaxEnt.

Cuadro 21. Estadísticos analíticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos a través del método de Bhattacharya (1967) de los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para las cuatro ventanas de tiempo. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Grupo Climático	Año	$r^2$	$r^2$ ajustada	Promedio	DE	Tamaño (No. Celdas)
A	Actual	0.9274	0.9129	282.3023	42.8560	3106
	2020	0.9559	0.9485	282.1033	39.6529	2976
	2050	0.9616	0.9552	275.9928	53.8661	5618
	2080	0.9854	0.9818	375.2444	48.1228	5878
B	Actual	0.9831	0.9797	290.3557	22.4151	1755
	2020	0.9001	0.8877	275.6575	54.9290	6232
	2050	0.9231	0.9167	2.0976	50.7852	9143
	2080	0.8818	0.8687	41.3749	36.5720	23881



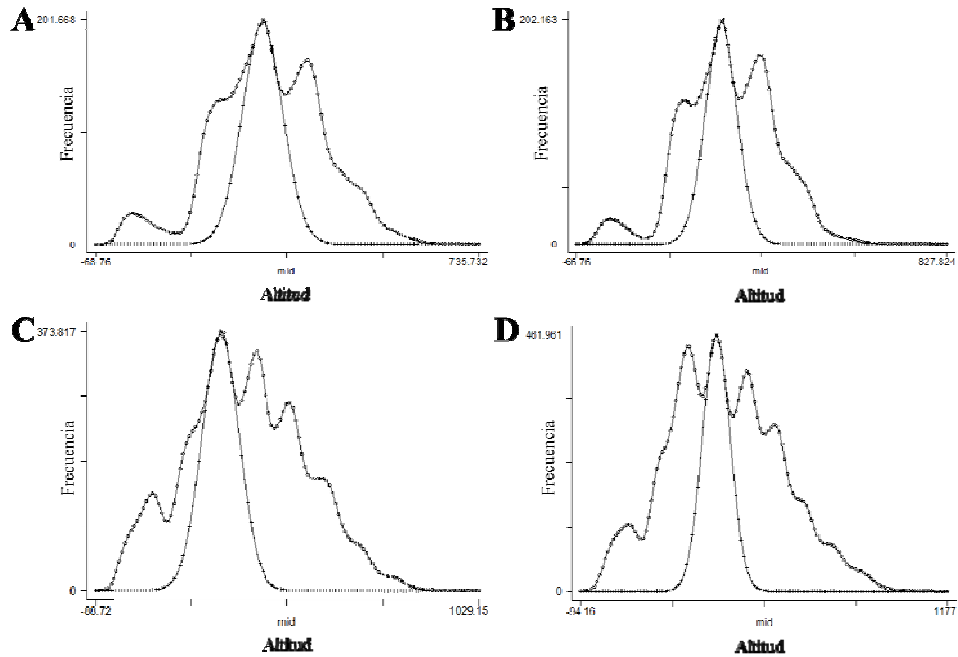


Fig. 28. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

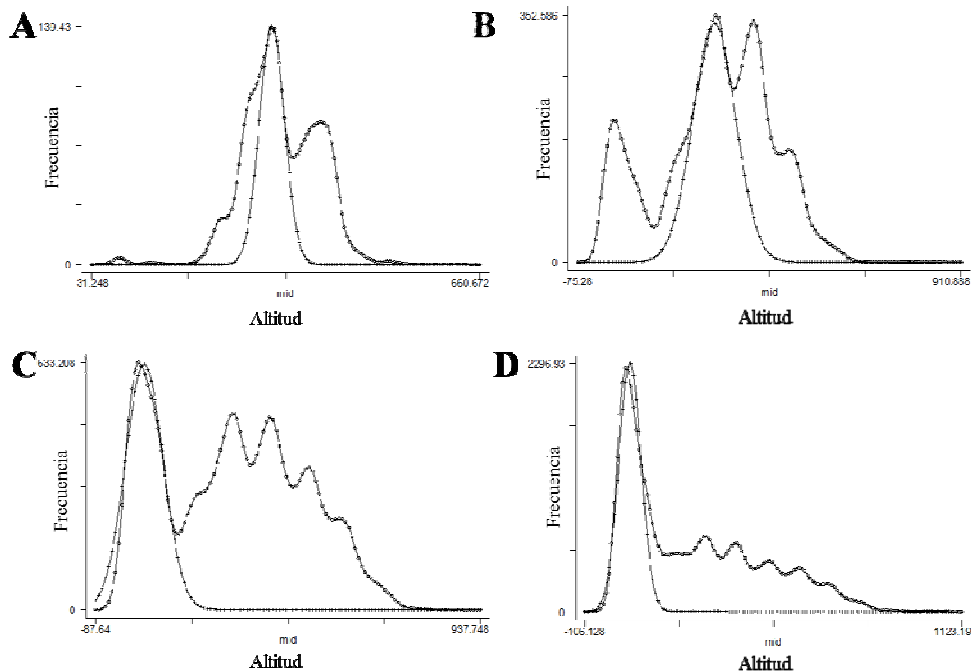


Fig. 29. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con MaxEnt del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Cuadro 22. Prueba de comparación múltiple de Z, para la altitud obtenida con el Modelo de Nicho Ecológico MaxEnt, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Grupo Climático		Actual	2020	2050	2080
A	Actual		0.824	1.009	66.391
			1.000	1.000	0.000
	2020	0.824		1.964	65.945
		1.000		0.296	0.000
	2050	1.009	1.964		81.768
1.000		0.296		0.000	
2080	66.391	65.945	81.768		
		0.000	0.000	0.000	
B	Actual		5.967	69.379	7.026
			0.000	0.000	0.000
	2020	5.967		100.517	6.406
		0.000		0.000	0.000
	2050	69.37	100.517		0.152
0.000		0.000		1.000	
2080	7.026	6.406	0.152		
		0.000	0.000	1.000	

### 5.8.2 GARP.

En cuanto, la información generada por la modelación con el algoritmo de GARP, la distribución de los datos de la variable altitud fue diferente en ambos GC (Cuadro 23). De igual manera, los diagramas de violín señalaron cambios entre las medias de los cuatros periodos de tiempo (Figs. 30 y 31). Tal es el caso del GC-A, donde se pudo observar un contraste significativo en la altitud del presente con respecto al 2080. Para este periodo de tiempo se pronosticó una dirección a zonas de mayor altitud, ya que el promedio aumentó hasta 350 m. A diferencia del GC-B, en el cual se mostró una disminución en su altitud promedio de 270 m en el 2080 con relación al presente (Cuadro 24).

Cuadro 23. Análisis de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los valores de altitud obtenidos con GARP, para los tres grupos climáticos en cuatro ventanas de tiempo para *Aspidoscelis calidipes*.

Grupos Climáticos	Pares	D	P
A	Actual-2020	0.4125	0.000
	Actual-2050	0.8522	0.000
	Actual-2080	0.9962	0.000
	2020-2050	0.5965	0.000
	2020-2080	0.9176	0.000
	2050-2080	0.5306	0.000
B	Actual-2020	0.0975	0.000
	Actual-2050	1.000	0.000
	Actual-2080	1.000	0.000
	2020-2050	0.9054	0.000
	2020-2080	0.9033	0.000
	2050-2080	0.7645	0.000

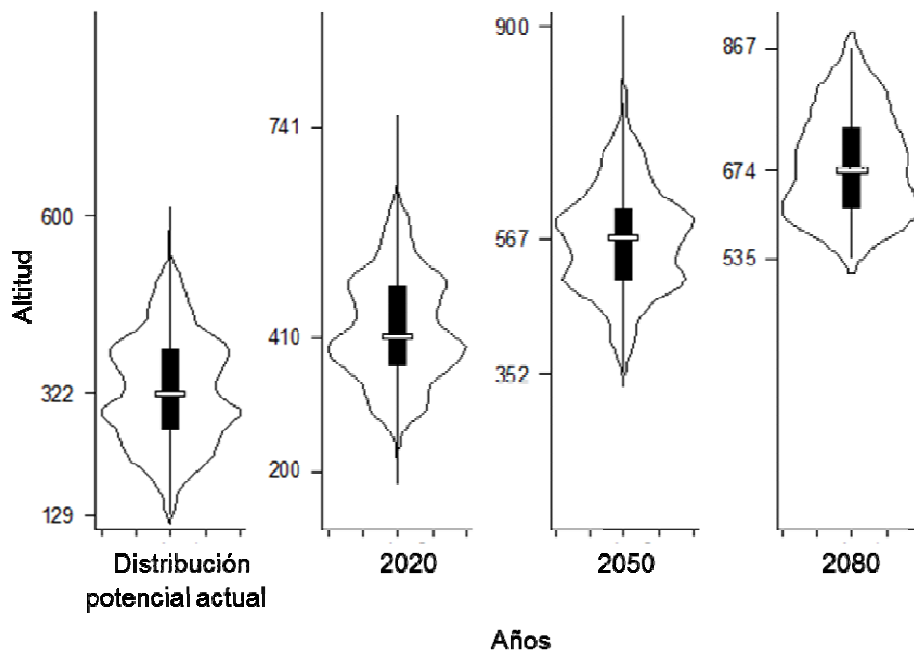


Fig. 30. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud obtenida con GARP para el grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuartil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK. Unidad de medición: metros.

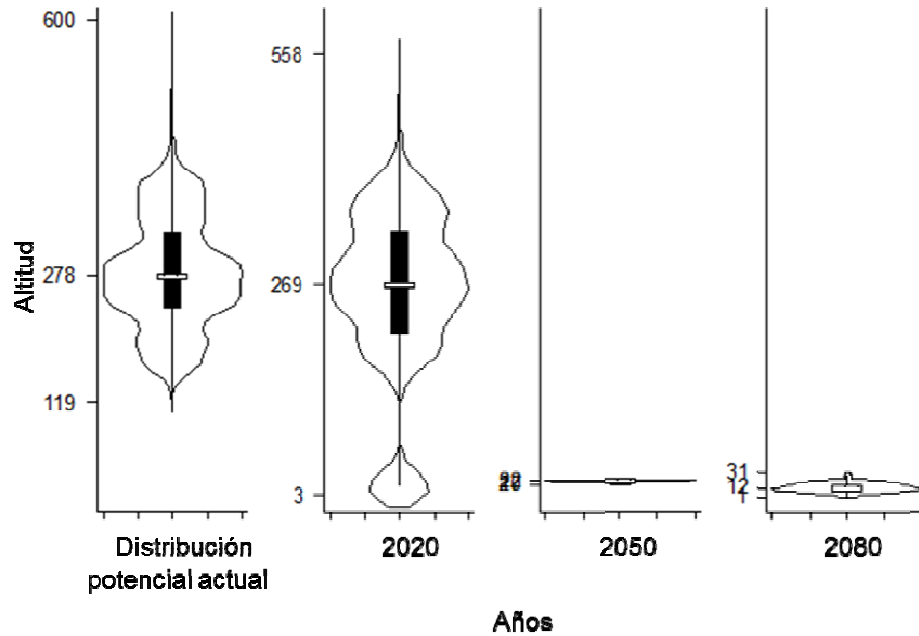


Fig. 31. Gráficos de violín (Estimador de densidad por kernel (EDK) y Diagrama de caja y bigote) que muestran la distribución de la variable altitud en metros obtenida con GARP para el grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*. El inicio y final del rectángulo negro indican el primer y tercer cuartil, respectivamente. La línea que cruza la caja señala la mediana de la muestra. Mientras que la línea que se dibuja alrededor del diagrama de caja y bigote señala la distribución de los datos por medio de un EDK.

Cuadro 24. Estadísticos de los gráficos de violín para los valores de altitud obtenidos con GARP para los dos grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para cuatro periodos de tiempo: Actual, 2020, 2050 y 2080. Q25 (Primer cuartil), Q75 (Tercer cuartil). Los valores indican el promedio ( $X \pm DE$ ). Unidad de medición: metros.

Grupo Climático	Año	Q25	Q75	Mediana	Promedio	Min	Máx
A	Actual	266	391	322	$328.3 \pm 83.4$	129	600
	2020	367	491	410	$424.5 \pm 81.1$	200	741
	2050	500	612	567	$564.8 \pm 80.1$	352	900
	2080	612	742.5	674	$681.4 \pm 79.1$	535	867
B	Actual	239	333	278	$282.4 \pm 69.1$	119	600
	2020	206	334	269	$257.9 \pm 103.7$	3	558
	2050	19	21	20	$19.8 \pm 1.2$	17	22
	2080	25	75	12	$12.2 \pm 5.6$	1	31

Los análisis de los componentes gaussianos indicaron diferencias entre las medias de los cuatro periodos de los dos GC de *A. calidipes* (Kruskal-Wallis, **GC-A**:  $H_3 = 2018.114$ ,  $N = 2512$ ,  $P = 0.000$ ; **GC-B**:  $H_3 = 526.2032$ ,  $N = 3232$ ,  $P = 0.000$ , Cuadro 25 y Fig. 32 y 33). El promedio del primer componente del GC-A es considerablemente menor que el del componente para año 2080. Esto sugiere nuevamente que los individuos de este GC podrían modificar su distribución altitudinal frente al calentamiento global para dicho año. A

diferencia del GC-B, que predijo una disminución considerable en su altitud. En el Cuadro 26 se indican los resultados de la prueba de Z, para los valores de altitud con MaxEnt.

Cuadro 25. Estadísticos de los componentes gaussianos dominantes obtenidos a través del método de Bhattacharya (1967) de los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes* para las cuatro ventanas de tiempo. Modelo de Nicho Ecológico: GARP. Los valores del promedio y de la desviación estándar (DE) están en metros.

Grupo Climático	Año	r <sup>2</sup>	r <sup>2</sup> ajustada	Media	DE	Tamaño (No. Celdas)
A	Actual	0.9714	0.9657	286.6715	32.3104	1458
	2020	0.9865	0.9838	391.2631	36.6051	520
	2050	0.9405	0.9873	586.4304	35.7631	538
	2080	0.9952	0.9937	601.0618	38.6386	120
B	Actual	0.9788	0.9735	255.5506	26.3217	1472
	2020	0.9325	0.9191	261.9193	56.7671	1730
	2050	0.9836	0.9804	19.6886	0.8860	22
	2080	0.9675	0.9610	9.9696	3.6943	164

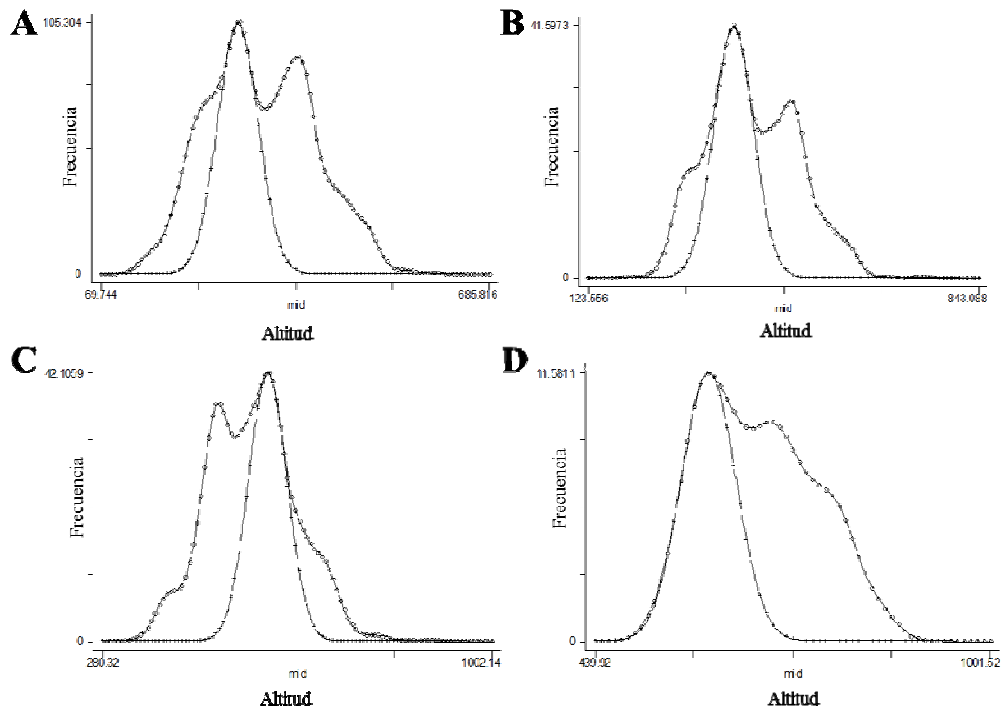


Fig. 32. Componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático A de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro periodos de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

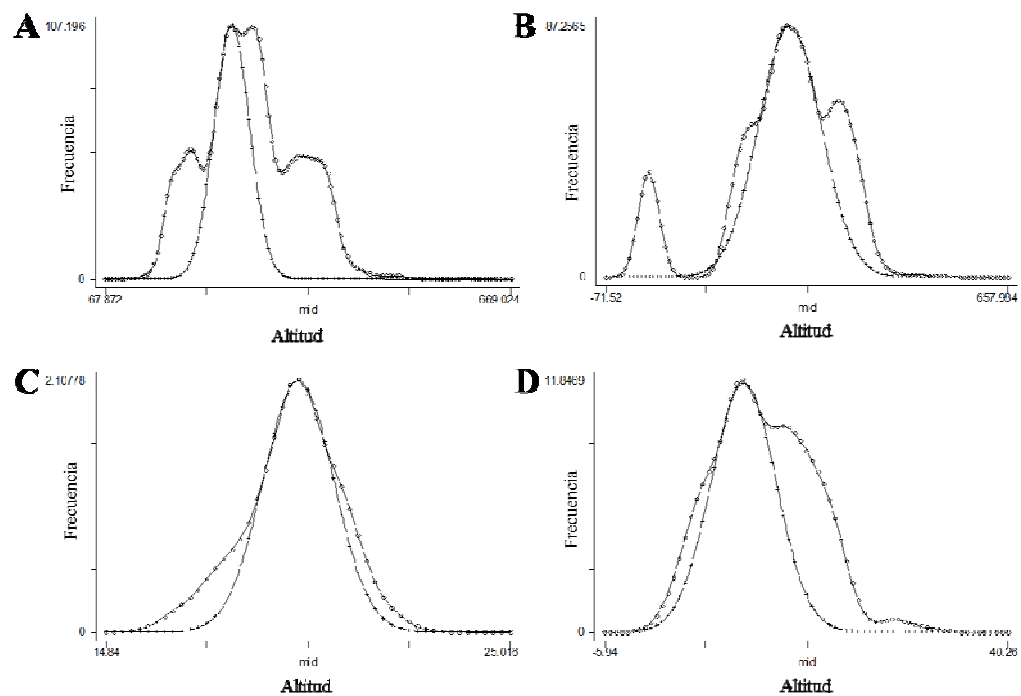


Fig. 33. Gráfico que muestra los componentes gaussianos dominantes estimados para la altitud obtenidos con GARP del grupo climático B de *Aspidoscelis calidipes*, para cuatro ventanas de tiempo: A) Actual, B) 2020, C) 2050, D) 2080. La línea con círculos representa la frecuencia observada y la línea con puntos corresponde al componente gaussiano dominante.

Cuadro 26. Prueba de comparación múltiple de Z, para los datos de altitud obtenidos con el Modelo de Nicho Ecológico: GARP, para los tres grupos climáticos de *Aspidoscelis calidipes*. Los números en rojo indican aquellos periodos de tiempo que difieren en altitud.

Grupo Climático		Actual	2020	2050	2080
A	Actual		24.561	39.671	22.242
			0.000	0.000	0.000
	2020	24.561		12.124	8.429
		0.000		0.000	0.000
	2050	39.671	12.124		1.053
	0.000	0.000		1.000	
	2080	22.242	8.429	1.053	
		0.000	0.000	1.000	
B	Actual		4.616	7.571	19.485
			0.000	0.000	0.000
	2020	4.616		8.396	21.620
		0.000		0.000	0.000
	2050	7.571	8.396		0.434
	0.000	0.000		1.000	
	2080	19.485	21.620	0.434	
		0.000	0.000	1.000	

## 6. DISCUSIÓN

Este es el primer estudio en México que aborda los posibles efectos del calentamiento global en la distribución geográfica de los teidos. Los resultados de este estudio mostraron que el área de distribución potencial de los tres GC de *A. c. costata* y los dos GC de *A. calidipes* podría tener una reducción considerable en el 2080, aunque en ciertos casos podría permanecer un área significativa. Sin embargo, predecir el impacto ecológico del actual incremento en la temperatura ambiental es un gran reto para la ciencia porque la respuesta de los organismos está mediada a través de una compleja interacción entre las variables climáticas, la geografía y la vegetación, así como la morfología, comportamiento y fisiología de los organismos (Mitchell *et al.*, 2008).

El área de distribución de *A. c. costata* podría reducirse de acuerdo con los resultados de ambos modelos de nicho ecológico. Para el GC-A y el GC-B podría perderse entre el 16% y el 26% de su distribución potencial actual. El GC-B se encuentra situado en la parte más baja del intervalo altitudinal de esta especie. En esa región se espera que el aumento de la temperatura ambiental tenga efectos severos en los organismos debido a su tolerancia térmica. Los animales que habitan altitudes bajas viven actualmente cerca de su temperatura óptima, por tanto, un pequeño aumento podría traer consecuencias fatales (Addo-Bediako *et al.*, 2000; Ghalambor *et al.*, 2006; Deutsch *et al.*, 2008).

Aunque el GC-B y el GC-A habitan una región dominada por el bosque tropical caducifolio, que según Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez (2004) podría ampliar su distribución hacia áreas de mayor altitud, este tipo de vegetación es uno de los ecosistemas en donde más se ha acentuado el efecto negativo de las actividades antropogénicas. Por consiguiente, la combinación de los efectos potenciales del calentamiento global y la destrucción del hábitat es un riesgo de gran magnitud para la persistencia de estos dos GC.

Por otro lado, el pronóstico para el GC-C es el más sombrío de todos, debido a que este GC habita un remanente de bosque de pino, vegetación que no tolera aumentos en la temperatura del ambiente, por lo que, es un ecosistema sensible a desaparecer debido al calentamiento global (Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez, 2004). Es por ello, que los resultados obtenidos por el modelado de MaxExt predijeron una pérdida del 50% de su área de distribución potencial actual para el 2080.



Para el caso de *A. calidipes*, los modelos obtenidos con MaxEnt y GARP difieren notablemente. Los resultados obtenidos con MaxEnt predijeron que el GC-A podría expandir más del 100% de su área actual para el 2080, mientras que para el GC-B el pronóstico es aún más favorable ya que el área de este GC podría incrementarse 12 veces más su área de distribución potencial actual. Sin embargo, el panorama que se observó con los modelos generados por GARP es más desalentador para ambos GC. Para el 2080, este modelo predijo que ambos GC podrían perder el total de su área de distribución potencial actual y ganar tan solo el 3.5% (261 km) en el caso del GC-A y el 6.3% (262 km) en el caso del GC-B.

Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez (2004) realizaron una evaluación de la vulnerabilidad que tendrán los ecosistemas forestales de México, como consecuencia de la aplicación de tres modelos de cambio climático (CCC, GFDL-R30 y de sensibilidad: +2 °C de temperatura y -10% en precipitación). Se observó que, dependiendo del modelo, las comunidades vegetales se verán afectadas diferencialmente. De acuerdo con el escenario que plantea el modelo GFDL-R30, se observó un incremento en la presencia de climas más cálidos, tanto húmedos, como subhúmedos (del 27 a 37% de la superficie total del país). Esto beneficiaría a los bosques tropicales, los cuales podrían ampliar su distribución hacia zonas más al norte del país que las ocupadas actualmente. Los climas áridos templados y semicálidos prácticamente desaparecerían, dando pie a que los pastizales y los matorrales xerófilos sean desplazados por matorrales con afinidades a mayor humedad y temperatura, o incluso por bosques espinosos. De esta manera, la región que habita actualmente el GC-A de *A. calidipes* dominada por matorral xerófilo podría verse amenazada.

A manera de conclusión, el trabajo de Villers-Ruiz y Trejo-Vázquez (2004), mostró que las comunidades vegetales más sensibles son las que se establecen en lugares con climas templados, tales como los bosques de coníferas y encinos (bosques templados), bosques mesófilos, pastizales y matorrales xerófitos. Siendo que entre el 65 y el 70% de la superficie total de los bosques templados resultaría afectado; los bosques mesófilos estarían expuestos a cambiar entre el 46 y el 58% de su extensión. Los pastizales, así como aquellos matorrales xerófilos con afinidades templadas, hasta 93% de su superficie total podría ser afectada por el cambio climático actual.

Como se mencionó anteriormente, predecir adecuadamente los efectos del calentamiento global resulta ser un tanto difícil; sin embargo, es fundamental con la finalidad de proponer estrategias de conservación para mitigar los impactos en la biodiversidad. No obstante, lo que usualmente se pasa por alto en estos esfuerzos, es evaluar la respuesta de una especie sin hacer diferencia entre los diferentes GC que la componen (Araújo *et al.*, 2006). De esta manera, nuestros resultados ponen especial atención en la importancia de modelar la respuesta por grupos climáticos o poblaciones en lugar de todo el espacio geográfico de una especie.

*Aspidoscelis costata* pertenece al grupo sexlineata, el cual es el clado más diverso dentro del género *Aspidoscelis* (Reeder *et al.*, 2002). Esta especie está compuesta por ocho subespecies: *A. c. barrancorum*, *A. c. costata*, *A. c. zweifeli*, *A. c. huico*, *A. c. occidentalis*, *A. c. griseocephalus*, *A. c. mazatlanensis* y *A. c. nigrigularis*. Actualmente, su taxonomía y sus relaciones filogenéticas con otras especies sigue sin ser resuelta. Elizalde-Rocha *et al.* (2008) realizaron un estudio preliminar acerca de la relación genealógica entre diferentes poblaciones de *A. c. costata*. El trabajo realizado por Elizalde-Rocha *et al.* (2008) incluyó análisis morfológicos abarcando características cualitativas y de escutelación. Los resultados que obtuvieron indicaron la presencia de más de un grupo morfológico dentro de *A. c. costata*.

De acuerdo con los métodos desarrollados en este trabajo, se ha podido diferenciar a tres GC con distintas preferencias climáticas y respuestas ante el calentamiento global. Por lo que, estos métodos pueden ser sumamente relevantes para ayudar a generar hipótesis que luego pueden ser probadas mediante rigurosos análisis ecológicos y de genética de poblaciones. Conforme a los resultados de esta investigación y a los antecedentes descritos anteriormente, surge la propuesta de que los GC analizados sean considerados para análisis posteriores de genética de poblaciones para verificar o rechazar si dentro de *A. c. costata* hay grupos que pueden ser considerados como especies diferentes.

Las especies son las unidades fundamentales de los estudios en sistemática, biodiversidad y ecología, pero su delimitación ha sido descuidada metodológicamente. Una estrategia conservadora que es llevada a cabo por muchos investigadores ha sido tomar en cuenta una gran diversidad de evidencia para respaldar el reconocimiento de especies (por ejemplo, diferencias fijas o sin solapamientos en caracteres morfológicos, conductuales,

o ecológicos, umbrales moleculares de divergencia, aislamiento geográfico, entre otros, con la finalidad de cubrir los requerimientos de diversos criterios para delimitar a las especies (De Queiroz, 2007). Por lo que, la investigación precisa para la delimitación de las especies se ha vuelto sumamente importante por la creciente preocupación sobre la amenaza a la biodiversidad y por ende el deseo de describir rápida y eficazmente tantas especies como sea posible antes de que desaparezcan (Wiens y Servedio, 2000; Wiens, 2007).

Por este motivo, actualmente se han desarrollado nuevos métodos para la delimitación de las especies (Templeton, 2001; Wiens y Penkrot, 2002; Morando *et al.*, 2003; Pons *et al.*, 2006). Entre ellos, se ha demostrado que los análisis moleculares en conjunto con la modelación del nicho ecológico son herramientas útiles para la identificación y diagnóstico de las especies (Raxworthy *et al.*, 2003; Graham *et al.*, 2004; Raxworthy *et al.*, 2007; Rissler y Apodaca, 2007; Ruiz-Sánchez y Sosa, 2010). Esto se debe a que la integración de hipótesis filogenéticas con información geográfica y ecológica ha originado una nueva percepción de los factores que influyen en la evolución y distribución de las especies. La modelación del nicho es capaz de proporcionar evidencia de aislamiento geográfico entre poblaciones (ya sea por nichos ecológicos conservados o divergentes) y toma a las especies como linajes evolutivos separados cuando el flujo génico es improbable debido a la separación geográfica (Wiens y Graham, 2005).

Dos manuscritos han sido pioneros en el uso de información ecológica para la delimitación de las especies (Raxworthy *et al.*, 2007; Rissler y Apodaca, 2007). Específicamente, estos autores describieron como los análisis basados en datos climáticos mediante un sistema de información geográfica pueden ser usados en combinación con datos moleculares y morfológicos para la delimitación de las especies. Cada especie tiene una distribución geográfica particular y los procesos ecológicos y evolutivos que delimitan ese espacio geográfico pueden ser cruciales para determinarla (Wiens y Graham, 2005). Aunque anteriormente se consideraba la distribución geográfica de hábitats adecuados y las diferencias entre éstos cuando se tomaban decisiones para describir una nueva especie, los métodos propuestos por Raxworthy *et al.* (2007) y Rissler y Apodaca (2007) proporcionan una nueva manera de probar e incorporar dichas hipótesis mediante análisis estadísticos rigurosos.

El proceso de aceptación de una nueva especie consiste en tres fases: La primera, se refiere al reconocimiento de una unidad evolutiva como candidata a ser una nueva especie. Segundo, alude a una descripción formal resaltando los caracteres que la diferencian de las demás especies. Tercero, trata de la asignación de un nombre formal de acuerdo a las normas contenidas en el código de nomenclatura (Martínez-Gordillo *et al.*, 2010). Por lo que, los resultados de este trabajo y los métodos desarrollados en éste, tienen que ver con la primera fase del proceso de delimitación de especies (reconocimiento de una unidad evolutiva potencial).

Uno de los motivos de haber seleccionado a *A. c. costata* y *A. calidipes* es que sus GC presentan una distribución alopátrica en algunos casos ocupando así diferentes hábitats, por lo que, están expuestas a condiciones climáticas y factores de estrés diferentes. Por ejemplo, el GC-A de *A. calidipes*, habita una región que es dominada por matorral xerófilo (Duellman, 1960), mientras que el GC-B se encuentra en una vegetación de bosque tropical caducifolio, además de que estos GC se encuentran separados por una barrera geográfica como la del río Balsas. Los resultados obtenidos por las distancias de Mahalanobis, que en conjunto con los valores bajos del OI indicaron una separación climática significativa lo que deriva quizás en una probable separación ecológica.

Por otro lado, para *A. c. costata* los resultados obtenidos de las distancias de Mahalanobis y el índice de sobrelapamiento (OI) sugirieron lo siguiente: la separación entre el GC-A y el GC-B presentó el valor más bajo en las distancias de Mahalanobis (5.927), de ahí siguieron la relación entre el GC-A y el GC-C (41.739) y por último el GC-B y el GC-C (43.460). Esto quiere decir que el GC-C difiere climáticamente en mayor grado del GC-B y después del GC-A, mientras que los GC-A y GC-B son climáticamente más similares.

Aunado a lo anterior, los resultados del índice de sobrelapamiento tanto para los modelos generados por MaxEnt como por GARP indicaron que el GC-A y el GC-B comparten el mayor porcentaje de su nicho ecológico coincidiendo con los resultados obtenidos de las distancias de Mahalanobis (MaxEnt, 24.6%; GARP, 22.7%). Mientras que el GC-A y el GC-C comparten un menor porcentaje (MaxEnt, 9.3%; GARP, 1.5%) y la comparación entre el GC-B y el GC-C presentó el menor valor de similitud en sus nichos (MaxEnt, 0.08%; GARP, 0.6%). Esto sugiere una divergencia climática y quizás genética

que puede derivar en respuestas diferentes cuando se enfrentan a un incremento en la temperatura ambiental.

Por otro lado, la información generada hasta ahora indica que las especies tienden a modificar sus intervalos altitudinales y latitudinales conforme a la dirección que ha tomado el aumento de la temperatura en insectos (Parmesan *et al.*, 1999; Deutsch *et al.*, 2008), aves (Thomas y Lennon, 1999), mamíferos (Hersteinsson y MacDonald, 1992) y plantas (Hansen *et al.*, 2001). En el presente estudio, se implementó un método nuevo para evaluar la distribución de datos, con el cual se observaron probables cambios en la altitud de las condiciones ambientales del nicho ecológico de los tres GC de *A. c. costata* y en el caso de un GC de *A. calidipes* hacia zonas más altas con ambos modelos predictivos.

Estas modificaciones pueden provocar un incremento en la fragmentación del hábitat y en la extinción de las poblaciones promoviendo así alteraciones en las comunidades (Davis *et al.*, 1998; Peterson *et al.*, 2002). Por ejemplo, la distribución de las especies de altas elevaciones está siendo comprometida por el calentamiento global pero aunado a esto, las especies de bajas elevaciones que anteriormente estaban limitadas fisiológicamente están expandiendo su distribución a estos ambientes que históricamente eran fríos pero que ahora se han vuelto más cálidos, promoviendo de esta manera tasas de extinción elevadas para las especies de climas fríos (Sinervo *et al.*, 2010).

Hay dos razones por las cuales actualmente las especies de *Aspidoscelis* no han alcanzado a invadir zonas más altas. La primera es que estas lagartijas tienen una de las temperaturas corporales más alta entre todos los reptiles -40 °C- (Vitt y Pianka, 2004); esta temperatura elevada y constante es parte de su linaje y de sus hábitos alimentarios, por lo que el lograr y mantener una temperatura alta en zonas elevadas es una de las razones que explica la baja diversidad de estos saurios en estas regiones (Vitt y Pianka, 2004). La segunda, es que las hembras mantienen a los huevos al interior de los oviductos por cortos periodos de tiempo que oscilan entre los 7 y los 20 días (McCoy y Hoddenbach, 1966; Christiansen, 1971). Este es un mecanismo para evadir los efectos negativos de las altas temperaturas corporales durante la gestación. En cambio, esto promueve que la mayor parte del desarrollo embrionario se lleve a cabo en los sitios de anidación, haciéndolos especialmente vulnerables a variaciones climáticas.

De acuerdo con los resultados de este trabajo, la distribución de los requerimientos ambientales del nicho ecológico de *A. c. costata* y *A. calidipes* se expandirán a zonas de mayor elevación debido al calentamiento global, lo cual significa que estas lagartijas no tendrán problemas para alcanzar tales altitudes, ya que los requerimientos ambientales que necesitan para sobrevivir hoy en día, estarán en un futuro en zonas de mayor altitud.

Finalmente, aún existen diferentes problemáticas a abordar por aquellos interesados en el estudio del efecto del calentamiento global sobre los organismos. Los registros de recolecta deben de ser suficientes para tener una estimación de las dimensiones del nicho de una especie en particular ya que muchas especies están pobremente representadas en las colecciones de museos. Además, las variables climáticas que comúnmente se utilizan en estos estudios no son todas aquellas variables ambientales que componen el nicho de una especie, ya que para tener una visión integral de los factores que afectan la distribución de las especies falta agregar los efectos provocados por las interacciones bióticas, la capacidad de dispersión y fisiología de los organismos y las barreras geográficas, entre otros.

## 7. LITERATURA CITADA

- Addo-Bediako, A., S. L. Chown and K. J. Gaston. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Science* 267:739-745.
- Alvarado, M. A., R. Foroughbakhch, E. Jurado y A. Rocha. El cambio climático y la fenología de las plantas. *Ciencia UANL* 5:493-500.
- Anderson, R. A. 1993. Analysis of foraging in a lizard, *Cnemidophorus tigris*: salient features and environmental effects. Pp. 83-116. In: Wright, J. W. and L. J. Vitt (Eds.). *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. The Oklahoma Museum of Natural History, Norma, Oklahoma.
- Anderson, R. P. and E. Martinez-Meyer. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (Heteromys) of Ecuador. *Biological Conservation* 116:167-179.
- Andrews, R. M. 1979. The lizard *Corytophanes cristatus*: an extreme "site-and-wait" predator. *Biotropica* 11:136-139.
- Araújo, M. B. and P. H. Williams. 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation* 96:331-345.
- Araújo, M. B., W. Thuiller and R. G. Pearson. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712-1728.
- Asplund, K. K. 1970. Metabolic scope and body temperatures of whiptail lizards (*Cnemidophorus*). *Herpetologica* 26:403-411.
- Bauwens, D., A. M. Castilla, R. Van Damme and R. F. Verheyen. 1990. Field body temperatures and thermoregulatory behavior of the high altitude lizard, *Lacerta bedriagae*. *Journal of Herpetology* 24:88-91.
- Beaumont, L. J., L. Hughes and M. Poulsen. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in Bioclim and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling* 186:250-269.
- Beebee, T. J. C. 1995. Amphibian breeding and climate change. *Nature* 374:219-220.
- Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend. 1996. *Ecology*. 3 Edition. Blackwell Science.

- Berry, J. K. 1993. Beyond Mapping: concepts, algorithms and issues in GIS. Fort Collins, Co.: GIS World Books 246P.
- Bhattacharya, C. G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23:115-135.
- Blaustein, A. R., L. K. Belden, D. H. Olson, D. M. Green, T. L. Root and J. M. Kiesecker. 2001. Amphibian breeding and climate change. *Conservation Biology* 15:1804-1809.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3:195-211.
- Bond, J. E. and A. K. Stockman. 2008. An integrative method for delimiting cohesion species: finding the population-species interface in a group of Californian trapdoor spiders with extreme genetic divergence and geographic structuring. *Systematic Biology* 57:628-646.
- Bostic, D. L. 1966. Food and feeding behavior of the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. *Herpetologica* 22:23-31.
- Bradshaw, W. E. and C. M. Holzapfel. 2008. Genetic response to rapid climate change: it's seasonal timing that matters. *Molecular Ecology* 17:157-166.
- Breiman, L., F. Friedman, R. Olshen and C. Stone. 1984. Classification and regression trees. Wadsworth and Brooks, Pacific Grve, CA.
- Bull, C. M. and D. Burzacott. 2002. Changes in climate and in the timing of pairing of the Australian lizard, *Tiliqua rugosa*: a 15-year study. *Journal of Zoology of London* 256:383-387.
- Burgman, M. A., D. B. Lindenmayer and J. Elith. 2005. Managing landscapes for conservation under uncertainty. *Ecology* 86:2007-2017.
- Burkholder, G. L. and J. M. Walker. 1973. Habitat and reproduction of the desert whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris* Baird and Girard in southwestern Idaho at the northern part of its range. *Herpetologica* 29:76-83.
- Busby, J. R. 1991. Bioclim: A bioclimate analysis and prediction system. Pp 64-68. In Margules, C. R. and M. P. Austin (Eds.). Nature Conservation: Cost Effective Biological Surveys and Data Analysis. CSIRO, Melbourne.



- Carpenter, G., A. N. Gillison and J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity Conservation* 2:667-680.
- Carrascal, L. M., D. Palomino y J. M. Lobo. 2002. Patrones de preferencias de hábitat y de distribución y abundancia invernal de aves en el centro de España. Análisis y predicción del efecto de factores ecológicos. *Animal Biodiversity and Conservation* 25.1:7-40.
- Casas-Andreu, G. and M. A. Gurrola-Hidalgo. 1993. Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in coastal Jalisco, México. Pp 133-150. In Wright, J. W. and L. J. Vitt (Eds.). *Biology of whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. The Oklahoma Museum of Natural History, Norma, Oklahoma.
- Cassie, R. M., 1954. Some Uses of Probability Paper for the Graphical Analysis of Polymodal Frequency Distributions. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 5: 513-522.
- Castillo-Rivera, M., A. Kobelkowsky and A. M. Chávez. 2000. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of México. *Journal of Applied Ichthyology* 16:73-78.
- Chamaillé-Jammes, S., M. Massot, P. Aragón and J. Clobert. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* 12:392-402.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack and S. Diaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Chefaoui, R. M., J. Hortal and J. M. Lobo. 2005. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status assessment using GIS tools: a case study of Iberian Copris species. *Biological Conservation* 122:327-338.
- Christiansen, J. L. 1971. Reproduction of *Cnemidophorus inornatus* and *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria, Teiidae) in Northern New México. *American Museum Novitates* 2442:1-48.
- Colli, G. R., J. P. Caldwell, G. C. Costa, A. M. Gainsbury, A. A. Garda, D. O. Mesquita, A. C. M. M. R. Filho, A. H. B. Soares, V. N. Silvia, P. H. Valdujo, G. H. C. Vieira, L. J. Vitt, F. P. Werneck, H. C. Wiederhecker and M. G. Zatz. 2003. A new species of

- Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in Central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 14:1-14.
- Congdon, J. D., L. J. Vitt and W. W. King. 1974. Geckos: Adaptive significance and energetics of tail autotomy. *Science* 184:1379-1380.
- Cooper, W. E. Jr. and A. C. Alberts. 1990. Responses to chemical food stimuli by an herbivorous actively foraging lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Herpetologica* 46:259-266.
- Cope, E. 1877. Tenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of American Philosophy Society* 17:85-98.
- Cox, B. 2000. Plate tectonic, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memoria de Insituto Oswaldo Cruz*. 95:509-516.
- Crick, H. Q. P., C. Dudley, D. E. Glue, and D. L. Thomson. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388:526.
- Cumming, G. S. 2000. Using between-model comparisons to fine-tune linear models of species ranges. *Journal of Biogeography* 27:441-455.
- Davis, A. J., L. S. Jenkinson, J. H. Lawton, B. Shorrocks and S. Wood. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391:783-786.
- De Queiroz, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56:879-886.
- Degenhardt, D., T. H. Painter and A. Price. 1996. Amphibians and Reptiles of New Mexico. UNAM Press, Albuquerque, New Mexico.
- Denton, R. K. Jr. and R. C. O'Neill. 1995. *Prototeius stageri*, gen. et. sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:235-253.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak and P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.

- Dias, R. E. J. and C. F. D. Rocha. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38:586-588.
- Duellman, W. E. 1960. Variation, distribution and ecology of the Mexican teiid lizard *Cnemidophorus calidipes*. *Copeia* 1960:97-101.
- Duellman, W. E. and R. G. Zweifel. 1962. A synopsis of the lizards of the *sexlineatus* group (Genus *Cnemidophorus*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 123:159-210.
- Dunham, A. E., B. Grant and K. Overall. 1989. Interfaces between biophysical and physiological ecology and the population biology of terrestrial vertebrate ectotherms. *Physiological Zoology* 62:335-355.
- Eifler, D. A. and M. A. Eifler. 1998. Foraging behaviour and spacing patterns of the lizard *Cnemidophorus uniparens*. *Journal of Herpetology* 32:24-33.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M.C.C. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz and N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- Elizalde-Rocha, S. P., O. Hernández-Gallegos y A. Montes-De Oca. 2008. Reevaluación del status taxonómico de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae): Evidencia morfológica. Memorias del VIII Congreso Latinoamericano de Herpetología, Varadero, Matanzas, Cuba.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- Enciclopedia de los municipios, Tlaxcala, 2005.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. ArcView GIS, V. 3.2. ESRI Inc., Redlands, California.
- Estes, R. 1964. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation Eastern Wyoming. *University of California Publications in Geological Sciences* 49:1-180.

- Estes, R., K. De Queiroz and J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119-281 In: Estes, R. and G. Pregill, (Eds.). Phylogenetic relationships of the lizard families. Stanford: Stanford University Press.
- Ferrier, S. and A. Guisan. 2006. Spatial modeling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43:393-404.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer, H. A. Nix, J. L. Stein and J. A. Stein. 2001. Climate and animal distribution: a climatic analysis of the Australian marsupial *Trichosurus caninus*. *Journal of Biogeography* 28:293-304.
- Fitzinger, L. 1843. *Systema reptilium*. Vienna: Vindobonae.
- Flato, G. M., G. J. Boer, W. G. Lee, N. A. McFarlane, D. Ramsden, M. C. Reader and A. J. Weaver. 2000. The Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis Global Coupled Model and its Climate. *Climate Dynamics* 16:451-467.
- Foden, W., G. F. Midgley, G. Hughes, W. J. Bond, W. Thuiller, M. T. Hoffman, P. Kaleme, L. G. Underhill, A. Rebelo and L. Hannah. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity Distributions* 13:645-653.
- Gerritsen, J. and J. R., Strickler. 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:73-82.
- Ghalambor, C., R. B. Huey, P. R. Martin, J. J. Tewksbury and G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46:5-17.
- Gian-Reto, W. B., B. Sasche and A. Conradin. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16:541-548.
- Gibbons, J. W., D. E. Scout, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy and C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience* 50:653-666.
- Gienger, C. M., D. D. Beck, N. C. Sabari and D. L. Stumbaugh. 2002. Dry season habitat use by lizards in a Tropical Deciduous Forest of Western Mexico. *Journal of Herpetology* 36:487-490.

- Giugliano, L. G., R. G. Collevatti and G. R. Colli. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45:168-179.
- Glen, F. and N. Mrosovsky. 2004. Antigua revisited: the impact of climate change on sand and nest temperatures at a hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) nesting beach. *Global Change Biology* 10:2036-2045.
- Gorman, J. C. 1970. Chromosome and the systematics of the family Teiidae. *Copeia* 1970:230-245.
- Grabherr, G., M. Gottfried and H. Pauli. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369:448-448.
- Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider and C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115-128.
- Groom, M. J., G. K. Meffe and C. R. Carroll. 2006. Principles of Conservation Biology. 3th Edition sinaver Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Güizado-Rodríguez, M. A. and G. Casas-Andreu. 2011. Facultative specialization in the diet of the twelve-lined whiptail lizard *Aspidoscelis lineatissima*. *Journal of Herpetology* 45:287-290.
- Güizado-Rodríguez, Martha Anahí y Gustavo Casas-Andreu. 2007. Ecología térmica de *Aspidoscelis lineatissima* (Reptilia: Teiidae) en Chamela, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 15:31-39.
- Guisan, A. and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hansen, A. J., R. P. Neilson, V. H. Dale, C. H. Flather, L. R. Iverson, D. J. Currie, S. Shafer, R. Cook and P. J. Bartlein. 2001. Global change in forest: responses of species, communities, and biomes. *BioScience* 51:765-779.
- Harris, J. B. C., C. H. Sekercioglu, N. S. Sodhi, D. A. Fordham, D. C. Paton and B. W. Brook. 2011. The tropical frontier in avian climate impact research. *Ibis* 153: 877-882.

- Hasselblad, V. 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics* 8:431-444.
- Hastie, T. and R. Tibshirani. 1986. Generalized additive models. *Statistical Sciences* 1:297-318.
- Hawkins, B. A. and E. E. Porter. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography* 12:475-481.
- Hersteinsson, P. and D. W. McDonald. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos* 64:505-515.
- Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill, R. Fox and C. D. Thomas. 2006. The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology* 12:450-455.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hillis, D. M. 1985. Evolutionary genetics of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Gymnophthalmidae): phylogeny, biogeography, and a comparison of tree construction techniques. *Systematic Zoology* 34:109-126.
- Hintze, J. L. and R. D. Nelson. 1998. Violin plots: A box plot-density trace synergism. *The American Statistician* 52:181-184.
- Holbrook, S. J., R. J. Schmitt and J. S. J. Stephens. 1997. Changes in an assemblage of temperate reef fishes associated with a climatic shift. *Ecological Applications* 7:1299-1310.
- Holt, R. D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 5:311-315.
- Hower, L. M. and S. B. Hedges. 2003. Molecular phylogeny and biogeography of West Indian teiid lizard of the genus *Ameiva*. *Caribbean Journal of Science* 39:298-306.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist Supplement* 137:90-115.

- Huey, R. B. and E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology and Evolution* 15:56-61.
- Hutchinson, M. F. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. Synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Pachauri, R. K. and A. Reisinger (Eds.). Geneva, Switzerland.
- James, C. D. 1991. Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia* 85:553-561.
- James, M. C., J. Davenport and G. C. Hays. 2006. Expanded thermal niche for a diving vertebrate: A leatherback turtle diving into near-freezing water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335:221-226.
- Janzen, F. J. 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:7487-7490.
- Jones, P. G. and A. Gladkov. 1999. FloraMap: A computer tool for predicting the distribution of plants and other organisms in the wild. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Kanevski, M. and M. Marignan. 2004. Analysis and modeling of spatial environmental data. Lausanne, Switzerland 288P.
- Kemp, T. S. 2005. The origin and evolution of Mammals. Oxford University Press, Nueva York.
- Kennedy, A. D. 1995. Antarctic terrestrial ecosystem response to global environmental change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 683-704.
- Kizirian, D. A. 1995. A new species of *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Andean Cordillera Oriental of Northeastern Ecuador. *Journal of Herpetology* 29:66-72.
- Konvicka, M., M. Maradova, J. Benes, Z. Fric and P. Kepka. 2003. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and biogeography* 12:403-410.

- Kozak, K. H. and J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation: a case study in North American salamanders. *Evolution* 60:2604-2621.
- Krause, L. 1985. Fossil record of the family Teiidae. Notes on paleobiogeography, current distribution, and habits of the macroteiids. (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 20:175-188.
- Krebs, C. J. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 5<sup>th</sup> Edition. Benjamin Cummings, Menlo Park, California, 801 P.
- Lepetz, V., M. Massot, A. S. Chaine and J. Clobert. 2009. Climate warming and the evolution of morphotypes in a reptile. *Global Change Biology* 15:454-466.
- Lindenmayer, D. B., B. G. Mackey and H. A. Nix. 1996. The bioclimatic domains of four species of commercially important eucalypts from south-eastern Australia. *Australian Forestry* 59:74-89.
- Lindenmayer, D. B., H. A. Nix, J. P. Macmahon and M. T. Tanton. 1991. The conservation of Leadbeater's possum, *Gymnobelideus leadbeateri* (McCoy): a case study of the use of bioclimatic modeling. *Journal of Biogeography* 18:371-383.
- Liner, E. A. 2007. A checklist of the amphibians and reptiles of México. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University* 80:1-60.
- Manel, S., J. M. Dias and S. J. Ormerod. 1999. Comparing discriminant analysis, neural networks and logistic regression for predicting species distributions: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling* 120:337-347.
- Martínez-Gordillo, D., O. Rojas-Soto and A. Espinosa-De los Monteros. 2010. Ecological niche modelling as an exploratory tool for identifying species limits: an example base on Mexican muroid rodents. *Journal of Evolutionary Biology* 23:259-270.
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2:42-55.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson and W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305-314.
- Maslin, T. P. and J. M. Walker. 1965. *Cnemidophorus alpinus*: a new species of teiid lizard from Puebla, México. *University of Colorado Series. Series in Biology* No. 19.



- McCarty, J. P. 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change. *Conservation Biology* 15:320-331.
- McCoy, C. J. and G. A. Hoddenbach. 1966. Geographic variation in ovarian cycles and clutch size in *Cnemidophorus tigris* (Teiidae). *Science* 154:1671-1672.
- McCullagh, P. and J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models. Chapman and Hall Editors, Londres, England.
- Meiri, S. 2008. Evolution and ecology of lizard *body sizes*. *Global Ecology and Biogeography* 17:724-734.
- Mesquita, O. D. and G. R. Colli. 2003. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 37:498-509.
- Mitchell, N. J., M. R. Kearney, N. J. Nelson and W. P. Porter. 2008. Predicting the fate of a living fossil: how will global warming affect sex determination and hatching phenology in tuatara? *Proceedings of The Royal Society Series B* 275:2185-2193.
- Morando, M. L., J. Ávila and J. W. Sites Jr. 2003. Sampling strategies for delimiting species: Genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology* 52:159-185.
- Nabout, J. C., T. N. Soares, J. A. F. Diniz-Filho, P. Jr. De Marco, M. P. C. Telles, R. V. Naves, L. J. Chaves. 2010. Combining multiple models to predict the geographical distribution of the Baru tree (*Dipteryx alata* Vogel) in the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Zoology* 70:911-919.
- Naoki, K., M. I. Gómez, R. P. López, R. I. Meneses and J. Vargas. 2006. Comparación de modelos de distribución de especies para predecir la distribución potencial de vida silvestre en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41:65-78.
- Nix, H. A. 1986. A Biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 4-15. *In*: R. Longmore (Eds.). Atlas of the Elapid snakes of Australia.
- Nix, H. and M. Switzer. 1991. Rainforest animals: Atlas of Vertebrates Endemic to Australia's Wet Tropics. Kowari 1. Australian Parks and Wildlife Service, Canberra.
- Oglesby, R. T. and C. R. Smith. 1995. Climate changes in the Northeast. Pp 390-391. *In*: LaRoe, E. T., G. S. Farris, C. E. Puckett, P. D. Doran and M. J. Mac (Eds.). Our living resources: a report to the nation on the distribution, abundance, and health of U. S.

- plants, animals, and ecosystems. U. S. Department of the Interior, National Biological Service, Washington, D. C.
- Ortega-Huerta, M. A. and A. T. Peterson. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:205-216.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37:637-669.
- Parmesan, C. and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Killberg, T. Tammaru, W. J. Tennet, J. A. Thomas and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579-583.
- Pearson, R. G., T. P. Dawson, P. M. Berry and P. A. Harrison. 2002. SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154:289-300.
- Pellegrino, K. C. M., M. T. Rodríguez, Y. Yonenaga-Yassuda and J. W. Sites Jr. 2001. A molecular perspective on the evolution of microteiid lizards (Squamata, Gymnophthalmidae), and new classification for the family. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:315-338.
- Peterson, A. T., M. Papes and M. Eaton. 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and MaxEnt. *Ecography* 30:550-560.
- Peterson, A. T., J. Soberón and V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeler and D. R. B. Stockwell. 2002. Futures projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626-628.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Pianka, E. R. 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51:703-720.

- Pianka, E. R. and L. J. Vitt. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. University of California Press, Berkeley, California.
- Pons J., T. G. Barraclough, J. Gomez-Zurita, A. Cardoso, D. P. Duran, S. Hazell, S. Kamoun, W. D. Sumlin and A. P. Vogler. 2006. Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55:595-609.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky and K. D. Wells. 2001. Herpetology. 2<sup>o</sup> Edition. Prentice Hall.
- Pounds, J. A., M. P. L. Fogden and J. H. Campbell. 1999. Biological responses to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Presch, W. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (family Teiidae, subfamily Teiinae). *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 73:23-32.
- Presch, W. 1983. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 77:189-197.
- Raxworthy, C. J., C. M. Ingram, N. Rabibisoa and R. G. Pearson. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: a review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56:907-923.
- Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta and A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426:837-841.
- Raxworthy, C. J., R. G. Pearson, N. Rabibisoa, A. M. Rakotondrazafy, J. B. Ramanamanjato, A. P. Raselimanana, S. Wu, R. A. Nussbaums and D. A. Stone. 2008. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology* 14:1703-1720.
- Reeder, T. W., C. J. Cole and H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1-61.
- Ringnér, M. 2008. What is principal component analysis?. *Nature Biotechnology* 26:303-304.

- Rissler, L. J. and J. J. Apodaca. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* 56:924–942.
- Rodríguez-Romero, F., O. Hernández-Gallegos and L. López-González. 2003. *Aspidoscelis costata costata*. Geographic Distribution. *Herpetological Review* 34:383.
- Rosenblatt, M. 1956. Remarks on some nonparametric estimates of a density function. *Ann. Math. Statist.* 27: 832-837.
- Ruiz-Sánchez, E. and V. Sosa. 2010. Delimiting species boundaries within the Neotropical bamboo Otatea using molecular, morphological and ecological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:344-356.
- Salgado-Ugarte, I. H. 1992. El análisis exploratorio de datos biológicos. Fundamentos y aplicaciones. ENEP Zaragoza UNAM y Marc Ediciones. México. 243 p.
- Salgado-Ugarte, I. H. 2002. Suavización no paramétrica para análisis de datos. FES Zaragoza-DGAPA UNAM (PAPIIT IN217596; PAPIME 192031): 139 p.
- Salgado-Ugarte, I. H., M. Shimizu and T. Taniuchi. 1994. sg23: Semigraphical determination of Gaussian components in mixed distributions. *Stata Technical Bulletin* 18:15-27.
- Salgado-Ugarte, I. H., M. Shimizu, and T. Taniuchi. 1993. Exploring the shape of univariate data using kernel density estimators. *Stata Technical Bulletin* 16:8-19.
- Salgado-Ugarte. (En prensa). Métodos estadísticos exploratorios y confirmatorios para análisis de datos. Un enfoque biométrico. F.E.S. Zaragoza U.N.A.M. 240 p
- Sánchez-Herrera, O. 1980. Diagnósis preliminar de la herpetofauna de Tlaxcala, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central America herpetofauna. *Copeia* 1966:719-766.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. The University of Chicago Press.
- Schall, J. J. 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 33:261-272.
- Shine, R., E. G. Barrott and M. J. Elphick. 2002. Some like it hot: Effects of forest clearing on nest temperatures on Montane reptiles. *Ecology* 83:2808-2815.

- Shoo, L. P. and Y. Williams. 2004. Altitudinal distribution and abundance of microhylid frogs (*Cophixalus* and *Austrochaperina*) of north-eastern Australia: baseline data for detecting biological responses to future climate change. *Australian Journal of Zoology* 52:667-676.
- Shoo, L. P., S. E. Williams and J. M. Hero. 2006. Detecting climate change induced range shifts: where and how should we be looking? *Australian Ecology* 31:22-29.
- Silverman, B. W. 1986. Density Estimation for Statistics and Data Analysis. London: Chapman & Hall.
- Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. Duarte-Rocha, N. Ibarzüengoytía, C. Aguilar-Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert, J. W. Sites Jr. 2010. Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches. *Science* 328:894-899.
- Sinsch, U. 1990. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology, Ecology and Evolution* 2:65-79.
- Soberón, J. and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Soberón, J. and M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *The Proceedings of the National Academy of Science USA*. 106:19644-19650.
- Soulé, M. 1963. Aspects of thermoregulation in nine species of lizards from Baja California. *Copeia* 1963:107-115.
- Sparks, T. H. and P. D. Carey. 1995. The responses of species to climate over two centuries: an analysis of the Marsham phenological record. *Journal of Ecology* 83:321-329.
- StataCorp. 2009. Stata Statistical Software; Release 11.0. College Station, TX; Stata Corporation.
- Statsoft. 2010. Statistica (The statistical software) version 9.

- Stebbins, R. C. 1966. A field guide to western reptiles and amphibians. Houghton Mifflin, Boston.
- Stevens, T. P. 1982. Body temperatures of montane *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia: Teiidae). *The Southwestern Naturalist* 27:232-234.
- Stockman, A. K. and J. E. Bond. 2007. Delimiting cohesion species: extreme population structuring and the role of ecological interchangeability. *Molecular Ecology* 16:3374–3392
- Stockwell, D. and D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:143-158.
- Stockwell, D. R. B and A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148:1-13.
- Sturm, M., C. Racine and K. Tape. 2001. Climate change — increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411:546–547.
- Swingland, I. 1983. Interspecific differences in movement. Pp. 102-115. In: Swingland, I. and P. Greenwood (Eds.), *The ecology of animal movement*. Oxford Univ. Press.
- Tanaka, S. 1962. A method of analyzing a polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of the porgy, *Taius tumifrons* (T. and S.). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 19:1143-1159.
- Tarter, M. E. and R. A. Kronmal 1976. An introduction to the implementation and theory of nonparametric density estimation. *The American Statistician* 30:105-112.
- Téllez-Valdés, O. and P. Dávila-Aranda. 2003. Protected Areas and Climate Change: a Case Study of the Cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere reserve, México. *Conservation Biology* 17:1-19.
- Templeton, A. R. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and boundaries. *Molecular Ecology* 10:779–791.
- Terribile, L. C., J. A. F. Diniz-Filho and P. Jr. De Marco. 2010. How many studies are necessary to compare niche-based models for geographic distributions? Inductive reasoning may fail at the end. *Brazilian Journal of Biology* 70:263-269.
- Thomas, C. D. and J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* 399:111-122.

- Thuiller, W., D. M. Richardson, P. Pyšek, G. F. Midgley, G. O. Hughes and M. Rouget. 2005b. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11:2234–2250.
- Thuiller, W., S. Lavorel and M. B. Araújo. 2005a. Niche properties and geographic extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography* 14:347-357.
- Tognelli, M. F., S. A. Roig-Juñet, A. E. Marvald, G. E. Flores and J. M. Lobo. 2009. An evaluation of methods for modeling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:347-360.
- Trauth, S. E. 1983. Nesting habitat and reproductive characteristics of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Lacertlia:Teiidae). *The American Midland Naturalist* 109:289-299.
- Tryjanowski, P., T. H. Sparks and P. Profuc. 2005. Uphill shifts in the distribution of the White Stork *Ciconia ciconia* in southern Poland: the importance of nest quality. *Diversity and Distributions* 11:219–223.
- Tsoar, A., O. Allouche, O. Steinitz, D. Rotem, and R. Kadmon. 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modeling species distribution. *Diversity and Distributions* 13:397-405.
- Van Damme, R., D. Bauwens and R. F. Verheyen. 1991. The thermal dependence of feeding behavior, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* jacquin. *Functional Ecology* 5:507-517.
- Vanzolini, P. E. and J. Valencia. 1965. The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). *Arquivos de Zoologia San Paulo* 13:7-46.
- Villers-Ruiz, L. and I. Trejo-Vázquez. 2004. Evaluación de la vulnerabilidad de los ecosistemas forestales, Pp. 239-254. In: Martínez, J. and A. Fernández-Bremauntz (Eds.). Cambio climático: Una visión desde México. Instituto Nacional de Ecología, México D. F.
- Vitt, L. J. and C. M. Carvahlo. 1992. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the lavrado area of Roraima, Brazil, with comments of the life histories of tropical teiid lizards. *Canadian Journal of Zoology* 70:1995-2006.

- Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *The Proceedings of the National Academy of Science USA* 102:7877–7881.
- Vitt, L. J. and E. R. Pianka. 2004. Historical patterns in ecology: what teiids can tell us about lacertids. Pp 139-157. In: Pérez-Mellado, V., N. Riera and A. Perera (Eds.). The biology of lacertid lizards. Evolutionary and ecological perspectives. Institut Menorquí d'Estudis. Recerca, 8.
- Vitt, L. J. and J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist* 112:595-608.
- Vitt, L. J., E. R. Pianka, W. E. Cooper Jr. and K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist* 162:44-60.
- Vitt, L. J., T. C. S. Avila-Pires, J. P. Caldwell, and V. R. L. Oliveira. 1998a. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology* 12:655-663.
- Vitt, L. J., P. A. Zani, T. C. S. Avila-Pires and M. C. Espósito. 1998b. Geographical ecology of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus eupleopus* in the Amazon rain forest. *Canadian Journal of Zoology* 76:1671-1680.
- Walker, J. M. 2003. *Cnemidophorus alpinus*. *Herpetological Review* 34:265.
- Walker, P. A. and K. D. Cocks. 1991. HABITAT: A procedure for modeling a disjoint environmental envelope for a plant or animal species. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1:108-118.
- Wang, X. Y., X. L. Huang, L. Y. Jiang and G. X. Qiao. 2010. Predicting potential distribution of chesnut phylloxerid (Hemiptera: Phylloxeridae) based on Garp and MaxEnt ecological niche models. *Journal of Applied Entomology* 134:45-54.
- Weinsheimer, F., A. A. Mengistu and D. Rödder. 2010. Potential distribution of threatened *Leptopelis* spp. (Anura, Arthroleptidae) in Etiopia derived from climate and land-cover data. *Endangered Species Research* 9:117-124.
- Weishampel, J. F., D. A. Bagley and L. M. Ehrhart. 2004. Earlier nesting by loggerhead sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology* 10:1424-1427.
- Wiens, J. J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56:875–878.



- Wiens, J. J. and C. H., Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519-539.
- Wiens, J. J. and M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences* 267:631–636.
- Wiens, J. J. and T. A. Penkrot. 2002. Delimiting Species Using DNA and Morphological Variation and Discordant Species Limits in Spiny Lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51:69–91.
- Wiens, J. J., C. H. Graham, D. S. Moen, S. A. Smith and T. W. Reeder. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168:579-596.
- Wright, J. W. and L. J. Vitt. 1993. Biology of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma.
- Xiang, S., F. Nie and C. Zhang. 2008. Learning a Mahalanobis distance metric for data clustering and classification. *Pattern Recognition* 41:3600-3612.
- Young, B., K. Lips, J. Reaser, R. Ibáñez, A. Salas, R. Cedeño, L. Coloma, S. Ron, E. LaMarca, J. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chavez and D. Romo. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15:1213–1223.
- Zonneveld, M. V., A. Jarvis, W. Dvorak, G. Lema and C. Leibing. 2009. Climate change impact predictions on *Pinus patula* and *Pinus tecunumanii* populations in México and Central America. *Forest Ecology and Management* 257:1566-1576.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. Sección de Ciencia y Tecnología. México D.F.

## 8. ANEXO I

Colecciones científicas nacionales e internacionales consultadas para modelar la distribución geográfica de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*.

<b>SIGLAS</b>	<b>NOMBRE DE LA COLECCIÓN</b>	<b>NÚMERO DE REGISTROS</b>
<b>CAS</b>	California Academy of Science Herpetology Collection Catalog	1193
<b>UIMNH</b>	Illinois Natural History Survey	178
<b>LACM</b>	Los Angeles County Museum of Natural History	466
<b>MSUM</b>	Michigan State University Museum	42
<b>LSU</b>	Museum of Natural Science	73
<b>MSB</b>	Museum of Southwestern Biology of the University of New Mexico	14
<b>USNM</b>	National Museum of Natural History Smithsonian Institution	112
<b>TCWC</b>	Texas Cooperative Wildlife Collection-Herpetology Collection	281
<b>KU</b>	University of Kansas Biodiversity Research Center Herpetology Collection	341
<b>UAZ</b>	University of Arizona Museum of Natural History	710
<b>BMNH</b>	British Museum of Natural History	61
<b>AMNH</b>	American Museum of Natural History	4
<b>ASU</b>	Arizona State University	133
<b>BYU</b>	Brigham Young University	24
<b>CM</b>	Carnegie Museum of Natural History	7
<b>UCM</b>	University of Colorado Museum	133
<b>FMNH</b>	Field Museum of Natural History	2
<b>MVZ</b>	Collection of Herpetology, University of California, Los Angeles	122
<b>UMMZ</b>	University of Michigan Museum of Zoology	70
<b>CNAR-</b>		
<b>IBH</b>	Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM	322
<b>MZFC</b>	Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM	63
<b>SNIB</b>	Sistema Nacional de Información Biológica-CONABIO	45
<b>ENCB-IP</b>	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional	169
<b>MCZ</b>	Harvard University Provider Herpetology Collection	1

## **CAPÍTULO II**

### **PATRONES ALIMENTARIOS DE *Aspidoscelis costata costata* Y *Aspidoscelis calidipes***

## 1. INTRODUCCIÓN

La alimentación es un aspecto importante en la historia de vida de los reptiles, debido a que proporciona la energía necesaria para crecer, sobrevivir y reproducirse (Ballinger, 1977; Dunham, 1978; Stamps y Tanaka, 1981; Censky, 1995). Además, los hábitos alimentarios son un reflejo de la conducta de un organismo (Scudday y Dixon, 1973) y de la disponibilidad de recursos en el ambiente (Janzen y Schoener, 1968). Por lo tanto, la alimentación es una clave fundamental para el entendimiento y comprensión de la distribución geográfica de los reptiles.

Las especies de *Aspidoscelis*, presentan hábitos alimentarios generalistas con una dieta basada principalmente en insectos (Vitt *et al.*, 1997). Aunque, existe una gran preferencia por el consumo de termitas (Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, 2011). Estudios relacionados con otros miembros de la familia Teiidae también muestran un alto consumo de este tipo de presa (Sampedro-Marín *et al.*, 1981; Vitt *et al.*, 1997; Mesquita y Colli, 2003; Menezes *et al.*, 2006). Todo esto ha originado que se consideren a las *Aspidoscelis* como consumidores especialistas, sugiriendo que las termitas presentan un papel ecológico en su distribución altitudinal (Bostic, 1966), latitudinal (Pianka, 1970) y en el uso del hábitat (Eifler y Eifler, 1998).

Las termitas son insectos sociales, que conforman alrededor de 2600 especies en todo el mundo (Ahmed *et al.*, 2011). Son xilófagos (consumidores de madera), constituyendo la celulosa su alimento principal. Si bien, las termitas son consideradas en muchas ocasiones como insectos dañinos, ellos poseen una importante función en la naturaleza, principalmente como descomponedores, debido a su actividad detritívora (Borror *et al.*, 1989). Además, de que son una fuente de alimento para anfibios y reptiles (Vitt y Colli, 1994; Colli *et al.*, 2006) y en algunas regiones como el desierto Australiano y el Cerrado de Brasil, la diversidad de lagartijas está asociada a la diversidad de termitas (Morton y James, 1988; Pianka, 1989; Colli *et al.*, 2006).

Al igual que las especies de *Aspidoscelis*, la distribución geográfica de las termitas está íntimamente relacionada con la temperatura y la humedad (Smith y Rust, 1994; Sun *et al.*, 2007). Actualmente, se espera que el calentamiento global, promueva un incremento en la temperatura ambiental de aproximadamente 2 °C en los próximos 50 años. Lo que puede

originar una mayor tasa de evapotranspiración y una disminución en la precipitación afectando los patrones de actividad de las termitas (Ahmed *et al.*, 2011).

Por lo expuesto anteriormente, es posible que la distribución del género *Aspidoscelis* esté relacionada con la distribución de las especies de termitas que consumen. Por esa razón, el objetivo de este capítulo fue conocer y comparar los hábitos alimentarios de *A. c. costata* y *A. calidipes* a diferentes altitudes y determinar el género de termitas que consumen, además de valorar si es posible que exista una correlación entre la distribución de las dos especies de lagartijas y las termitas de las cuales se alimentan y de ser así, como podría ser afectada con el actual calentamiento global.

## **2. ANTECEDENTES**

### **2.1 Características de las termitas.**

El orden Isoptera se caracteriza por presentar un ciclo de vida con metamorfosis incompleta, caracterizado por poseer los estadios de huevo, ninfa y adulto. Su distribución está confinada a las regiones tropicales y subtropicales del mundo entre 45 y 50° al norte y al sur del Ecuador. Las termitas son de cuerpo blando y son ápteras, de tamaño pequeño (3 a 20 mm, mayoritariamente por debajo de 15 mm); las reinas pueden alcanzar hasta los 100 mm. Son insectos polimórficos, conformando cuatro castas distintas, cada una de las cuales ocupa un papel muy definido en su complicada estructura social: reproductores primarios (los reyes y las reinas), reproductores suplementarios, soldados y obreras. En cada casta existen individuos de ambos sexos (a pesar de que no poseen desarrollo sexual externo, exceptuando la casta reproductora). Aunque las termitas poseen por lo general colores claros, éstos pueden variar según el alimento que estén consumiendo, ya que su aparato digestivo suele traslucirse a través del cuerpo (Ramírez y Lanfranco, 2001; MacGavin, 2002).

El principal alimento de las termitas es la celulosa. Debido a que este compuesto no puede ser digerido y utilizado directamente por el insecto para su desarrollo, en su tubo digestivo presenta una simbiosis con protozoos, bacterias y hongos. Son estos simbiosiontes quienes se encargan de digerir la madera, y que se transfieren por trofalaxis por medio de una alimentación oral o anal (estomodeal y proctodeal, respectivamente). Las termitas además suelen practicar el canibalismo, la necrofagia y la oofagia. Aparte de servir como una fuente extra de alimento, estas modalidades de alimentación permiten mantener el nido limpio y sano (Ramírez y Lanfranco, 2001; MacGavin, 2002).

A pesar del hecho de que las termitas son un componente esencial de las cadenas tróficas y unos recicladores primarios de recursos y de que se les considera el equivalente funcional de las lombrices en las regiones templadas, el problema con las termitas es que muchas especies son plagas muy destructivas porque atacan estructuras de madera y cosechas. Como resultado de la fermentación bacteriana en su intestino, se producen enormes cantidades de metano. Esto añadido al metano producido por arrozales y vacas,

entre otros, supone una contribución importante al total de las emisiones de gases invernadero (MacGavin, 2002).

## 2.2 Termitofagia.

Entre las lagartijas, la termitofagia es muy común (Pianka and Vitt, 2003). Principalmente entre los forrajeros activos, ya que la naturaleza conglomerada de las colonias de insectos sociales como las termitas representan recursos concentrados de energía que son potencialmente gratificantes y económicamente factibles como fuentes de alimento (Huey y Pianka, 1981).

La importancia de las termitas en algunas características ecológicas de los reptiles ha sido estudiado por Morton y James (1988), James (1991) y Colli et al. (2006). Estos autores pusieron a prueba la hipótesis de que el tener en una comunidad de lagartijas una mayor riqueza de termitas se promueve la especialización y diversificación hacia diversos hábitats, lo que conduce a tener una alta diversidad de saurios. Sin embargo, a pesar de que los autores encontraron una asociación positiva entre las termitas y la riqueza de lagartijas, los resultados no soportan una relación de causalidad; aunque una fauna de termitas diversa y abundante puede moderar la tasa de extinción permitiendo a más especies coexistir.

Acorde con diversos estudios, las termitas han sido un componente significativo de la dieta de una gran variedad de lagartijas. Tal es el caso de las especies que componen al género *Sceloporus*, como *Sceloporus clarkii* y *S. nelsoni* (Brooks y Mitchell, 1989), *S. undulatus consobrinus* (Gadsden y Palacios-Orona, 1995), *S. gadovie* (Feria-Ortiz, Pérez-Malvárez, 2001), *S. horridus* y *S. jalapae* (Serrano-Cardozo et al., 2008), además de especies como *Uma paraphygas*, *Uta stansburiana* (Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1997), *Amphisbaena heterozonata* (Semhan et al., 2010), *Ctenotus pantherinus* y *Ctenotus ariadnae* (Gordon et al., 2010).

Generalmente, el grado de termitofagia es mayor en regiones semiáridas y áridas, debido a que durante la época de sequía muchos vertebrados insectívoros incurren en el consumo de termitas por representar un recurso concentrado de energía y de fácil acceso (Barbaut y Maury, 1981; Abensperg-Traun, 1994; Gadsde-Esparza y Palacios-Orona, 1997). Esto ha incrementado la evidencia de que las termitas juegan un papel ecológico

dentro de los ecosistemas, no sólo porque son el soporte de muchos vertebrados insectívoros (Abensperg-Traun, 1994), sino porque, son la base de una cadena alimenticia de depredadores invertebrados que a su vez soportan a otros vertebrados (Calaby, 1960; Redford, 1984; Holt, 1990).

De acuerdo con Serrano-Cardozo et al. (2008), la abundancia de termitas en diferentes microhabitats a lo largo del año, contribuye a la diversificación hacia diferentes hábitats en una comunidad de lagartijas en el Valle de Zapotitlán, México. Por otro lado, las termitas parecen regular la competencia intraespecífica en *Cordylus cataphractus* (Shuttleworth et al., 2008) y la reproducción en *Gymnodactylus geckoides amarali* (Colli et al., 2003). Además los termiteros son el microhábitat primario para *Gymnodactylus carvalhoi*. Estos refugios le ayudan a evitar las temperaturas extremas del exterior y a una gran variedad de depredadores, representando al mismo tiempo un recurso alimentario inmediato (Vitt et al., 2007).

Hoy en día, se han descrito aproximadamente 2600 especies de termitas en 280 géneros alrededor de las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Ahmed et al., 2011). Para México, se han reconocido 63 especies aunque su diversidad puede oscilar entre 110 y 150 especies. Sin embargo, no existen estudios detallados sobre sus patrones de distribución y su función ecológica dentro de los ecosistemas mexicanos (Canello y Myles, 2000).

### **2.3 Termitofagia en el género *Aspidoscelis*.**

Los teiidos incluyendo al género *Aspidoscelis*, tienen una dieta basada en insectos como coleópteros, ortópteros, himenopteros, lepidópteros, arácnidos etc. (Scudday y Dixon, 1973; Mitchell, 1979; Altamirano-Álvarez y Soriano-Sarabia, 2007). La ingestión de materia vegetal parece ser accidental (Bostic, 1966), aunque en algunas especies es un componente fundamental de su dieta (Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1997; Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 2000).

Las especies de *Aspidoscelis* han sido descritas como consumidores generalistas, aunque algunos autores consideran que estas lagartijas tienen una dieta especializada (Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1997). Esto se debe a que diversos estudios han



mostrado que las termitas abarcan alrededor del 97% de los tipos de presa consumidos por especies de este género (Echternacht, 1967; Mitchell, 1979; Vitt *et al.*, 1993; Gasden-Esparza y Palacios-Orona, 1997; Paulissen *et al.*, 2006). Aunado a que en trabajos relacionados con otros miembros de la familia Teiidae también se señala un elevado consumo de termitas de entre el 50% y el 80% del total de los tipos de presa (Sampedro-Marín *et al.*, 1981; Mesquita y Colli, 2003; Menezes *et al.*, 2006).

Esta información ha indicado que las especies de *Aspidoscelis* se especializan de cierto modo en el consumo de termitas cuando esto es posible. De acuerdo con Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, (2011), *Aspidoscelis lineatissima*, una lagartija endémica de México, es un consumidor facultativo de termitas durante la época de sequía debido a que se especializa en el consumo de esta presa preferentemente durante esta temporada del año.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivo general.

Conocer y comparar los hábitos alimentarios de *A. c. costata* y *A. calidipes* y determinar el género de termitas que consume en grupos climáticos ubicados a diferentes altitudes.

#### 3.2 Objetivos particulares.

- 1.- Conocer las categorías de presa que conforman la dieta de diferentes grupos climáticos de *A. c. costata* y *A. calidipes* a diferentes altitudes.
- 2.- Determinar el género de termitas que consume *A. c. costata* y *A. calidipes* a diferentes altitudes.
- 3.- Modelar la distribución geográfica potencial de los géneros de termitas que consumen *A. c. costata* y *A. calidipes* mediante el uso del modelo de nicho ecológico MaxEnt.
- 4.- Determinar y comparar si existe una correlación entre la distribución geográfica de *A. c. costata* y *A. calidipes* y la distribución del género de termitas que consumen.
- 5.- Evaluar los posibles efectos del calentamiento global en la relación de *A. c. costata* y *A. calidipes* y los géneros de termitas que consumen.

#### 3.3 Hipótesis.

Se plantea que la relación que *A. c. costata* y *A. calidipes* sostienen con las termitas es un factor que restringe su acceso a zonas de mayor altitud. Por lo que, se espera que el grupo climático de *A. c. costata* ubicado en la región más alta de su distribución no presente termitas en su dieta sino que sea una composición diferente a la que tienen los grupos climáticos de zonas bajas y *A. calidipes*. Por esa razón, se espera que la distribución altitudinal de *A. c. costata* y *A. calidipes* se encuentre relacionada con la distribución altitudinal del tipo de termitas que consumen, y que debido al calentamiento global tanto la

distribución de los géneros de termitas como la de las dos especies de lagartijas se dirija hacia altitudes más elevadas en busca de temperaturas menos extremas.

## 4. MATERIAL Y MÉTODOS

### 4.1 Análisis de los hábitos alimentarios.

Se realizaron cuatro salidas al campo del 24 de septiembre al 8 de octubre de 2007, del 14 al 22 de abril, del 18 al 30 de junio y del 21 al 29 de julio de 2008. El inicio del trabajo de campo fue a partir de las 11:00 hora local (hl) para dar tiempo a que las lagartijas se alimentarán, hasta las 15:00 hl (período de máxima actividad de las lagartijas). En cada muestreo se realizaron transectos al azar en hábitats semiperturbados, lugar en donde *A. c. costata* y *A. calidipes* son más abundantes.

Para definir los hábitos alimentarios de *A. c. costata* y *A. calidipes* a cada lagartija se le extrajo el estómago el cual fue preservado en alcohol al 70% para determinar posteriormente el tipo de presas que consume. Para cada estómago, se registró el peso (con y sin contenido estomacal) mediante una balanza analítica con precisión de  $\pm 0.0001$  g. El contenido de cada estómago se vertió en una caja de petri y se determinaron las presas ingeridas hasta el nivel de orden (Imms, 1972; Stehr, 1987; MacGavin, 2002). Subsecuentemente se contó el número de presas correspondientes a cada taxón y se calcularon los pesos para cada tipo de presa.

### 4.2 Análisis de datos.

De cada GC de *A. c. costata* y *A. calidipes* se determinó la importancia alimentaria de cada taxón que conformó la dieta de estas lagartijas. Se considera a la importancia alimentaria, como la cantidad (número) y peso o volumen que ocupa en la dieta (Hyslop, 1980). Los valores del índice de importancia relativa de las diferentes categorías de presa en la dieta proporcionan una visión del régimen alimentario de una especie (Beltzer, 1995). Hyslop (1980) describe algunos de los métodos que se han empleado de manera frecuente:

1. *Método de Frecuencia de Ocurrencia (%F)* = número de estómagos que contiene uno o más individuos de una categoría de alimento, expresado como porcentaje del total de

estómagos con contenido estomacal. Esta medida representa la amplitud de los hábitos alimentarios de una especie (Cortés, 1997).

2. *Método Numérico (%N)* = número total de individuos de cada categoría de alimento expresado como porcentaje del total de individuos en todas las categorías. Este método ha sido considerado como un indicador de la conducta alimentaria y de la competencia interespecífica (Cortés, 1997; Ibáñez *et al.*, 2004).

3. *Método Gravimétrico (%P o %V)* = peso o volumen de cada categoría de alimento expresado como porcentaje del peso total de todas las categorías. Esta medida proporciona información acerca del valor nutrimental de las presas (Cortés, 1997).

Una de las desventajas del Método de Frecuencia de Ocurrencia (%F) es que ignora la importancia relativa de las presas tanto en número como en peso, mientras que el Método Numérico (%N) da mayor valor de importancia al número de presas encontradas, pudiendo estas ser pequeñas y poco representativas (Hyslop, 1980; Labbé y Arana, 2001). Otra de las desventajas del Método Numérico es que no se aplica para todo tipo de categorías de presa, por ejemplo cuando la dieta se basa en el consumo de plantas, el conteo de los individuos es muy impreciso (Hyslop, 1980). No obstante una de las ventajas del Método de Frecuencia de Ocurrencia y del Numérico es que no dependen del grado de digestión de las presas como el Método Gravimétrico, aunque este problema se puede resolver teniendo en cuenta que para la cuantificación de los organismos en estado de digestión avanzado se consideran como individuos aquellos que conservan estructuras o piezas bucales claves para su identificación (cabeza, élitros, mandíbulas, etc.) (Beltzer, 1995).

Por otra parte, el Método Gravimétrico (%P o %V) puede sobrestimar la importancia de aquellas presas de gran peso o volumen, pero escasamente representadas o bien subestimar la importancia de las presas numerosas y de mayor frecuencia. Asimismo, en atención a que la tasa de digestión como se menciona anteriormente, no es igual para todas las presas, aquellas que toman un corto tiempo en ser digeridas, su importancia relativa puede ser subestimada (Hyslop, 1980; Labbé y Arana, 2001). Considerando que la descripción de diversos índices incorpora una o más de estas medidas, y con la finalidad de reducir las desventajas que cada metodología tiene además de realizar un análisis completo del contenido estomacal, se han propuesto los siguientes índices:

**Índice de Importancia Relativa:**  $IRI = (\%N + \%P \text{ o } \%V) * (\%F)$  (Pinkas *et al.*, 1971)

Este índice incorpora los tres métodos anteriores, al mismo tiempo de que permite comparaciones con otros autores, porque ha sido ampliamente utilizado (Rodríguez-Ruiz *et al.*, 2001), con organismos marinos (Labbé y Arana, 2001; Santamaría-Miranda *et al.*, 2005) y aves (Beltzer, 1995). La crítica a este índice es que utiliza el método gravimétrico y como se mencionó anteriormente su principal problema es el grado de digestión de las presas, además de que enfatiza en la incidencia de los diferentes tipos de presas en la dieta (Labbé y Arana, 2001; Ibáñez *et al.*, 2004).

Acosta (1982), utilizó los mismos criterios del Índice de Importancia Relativa propuesto por Pinkas *et al.* (1971), ya que ninguno de estos parámetros por si solos pueden decir cuál de los diferentes artículos alimentarios es el más importante para la alimentación de las especies, además de que no enfatiza en la frecuencia de ocurrencia sino que le da el mismo valor al número, peso o volumen y frecuencia de los organismos a diferencia del índice propuesto por Pinkas *et al.*, (1971).

**Índice de Valor de Importancia Relativa:**  $VI_i = P'_i + A'_i + C'_i$

En donde:  $VI_i$  = valor de importancia de cada taxón  $i$ ,  $P'_i = P_i / \sum P_i$  ( $P_i$  = peso total del taxón  $i$ ;  $\sum P_i$  = peso total de todos los taxones),  $A'_i = A_i / \sum A_i$  ( $A_i$  = número de presas pertenecientes al taxón  $i$ ;  $\sum A_i$  = número total de presas) y  $C'_i = C_i / \sum C_i$  ( $C_i$  = número de estómagos que contuvieron al taxón  $i$ ;  $\sum C_i$  = número total de estómagos). Este índice propuesto por Acosta (1982) destaca en la descripción de las categorías de presa que consumen los saurios (Powell *et al.*, 1990; Palacios-Orona y Gadsden-Esparza, 1995; Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 1997; Gadsden-Esparza y Palacios-Orona, 2000), aunque la gran mayoría de los trabajos que abordan características de los hábitos alimentarios carecen de un análisis en donde converjan los tres parámetros más recomendables para la descripción de la dieta (Van Sluys, 1993; Feria-Ortiz y Pérez-Malvaéz, 2001). De esta forma, y con base en los antecedentes descritos, se utilizó el Índice

de Valor de Importancia Relativa propuesto por Acosta (1982) para estimar la influencia de las diferentes categorías de presa en la dieta de las dos especies en estudio.

También, se utilizó el índice de solapamiento de MacArthur y Levin propuesto por Pianka (1973) para comparar la dieta entre los distintos GC de *A. c. costata* y *A. calidipes* y entre especies (Krebs, 1989). Los valores del índice van de 0 (indicando no solapamiento) hasta 1 (total solapamiento) Se utilizó esta medida como un indicador de la similitud en el uso de presas entre los distintos GC y entre las especies:

$$O_{ij} = \sum p_{ij}p_{ik} / \sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}$$

Donde:

$p_{ij}$  = es la proporción de la categoría de presa  $i^{\text{th}}$  en la dieta del grupo de lagartijas  $j$ .

$p_{ik}$  = es la proporción de la categoría de presa  $i^{\text{th}}$  en la dieta del grupo de lagartijas  $k$ .

### **4.3 Identificación de los géneros de termitas.**

Posteriormente para la identificación taxonómica de las termitas se realizaron fotografías de las mandíbulas de los organismos obreros o soldados con la ayuda de un equipo Leica Z16 APO-A y el Programa Leica Application Suite. Para su identificación a nivel de género se usaron las claves correspondientes y artículos relacionados (Ahmad, 1950; Canello y Myles, 2000; Méndez-Montiel y Equihua-Martínez, 2001).

### **4.4 Modelado de la distribución geográfica de las termitas.**

#### **4.4.1 Datos primarios.**

Se creó una base de datos con los sitios de recolecta de los géneros de termitas, derivados de una búsqueda en colecciones científicas nacionales y del extranjero así como de trabajo de campo. Se revisaron 32 colecciones nacionales y extranjeras, de las cuales solamente The National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution tuvo

registros digitalizados de los sitios de recolecta de las especies de interés. Posteriormente, la base de datos se depuró de: 1) Localidades repetidas y 2) Localidades sin coordenadas geográficas. La georreferenciación se hizo utilizando la página de internet BioGeoMancer (<http://classic.biogeomancer.org>) y la página Global Gazetteer V2.2 (<http://www.fallingrain.com/world/index.html>).

#### **4.4.2 Selección de variables climáticas.**

Los modelos de nicho para los géneros de termitas que consumen *A. c. costata* y *A. calidipes* se generaron utilizando: 1) datos topográficos que incluyeron, orientación (dirección de las pendientes de una montaña), vertiente (grado de inclinación de una pendiente con respecto a la horizontal) e índice topográfico (capacidad de retención del agua del suelo) (U. S. Geological Survey; <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>); y 2) datos climáticos obtenidos de Worldclim (Hijmans *et al.*, 2005, <http://www.worldclim.org>) a una resolución espacial de 1 km<sup>2</sup>.

A continuación se utilizó la extensión de BIOCLIM en el SIG Arc View 3.2 (ESRI), para generar el perfil bioclimático de cada género de termitas, con el cual se pudo determinar las variables climáticas a utilizar en el modelado de su distribución geográfica. Esto se realizó mediante un análisis de componentes principales (PCA) sobre el perfil bioclimático usando el paquete estadístico Statistica 9 (StatSoft, 2010). Con esto se redujo la colinearidad entre las variables y la redundancia del modelo.

#### **4.5 Modelo de nicho ecológico.**

La distribución geográfica potencial actual de los géneros de termitas que consumen *A. c. costata* y *A. calidipes* se describió a través del Modelo de Distribución de Especies de Máxima Entropía (MaxEnt V 3.3.1, Phillips *et al.*, 2006). Siguiendo a Phillips *et al.* (2006) se usaron los parámetros de modelación con una salida logística. Hasta ahora no existe un procedimiento formal para asignar cierto porcentaje de puntos a los datos de entrenamiento y a los de prueba del modelo. De acuerdo con Stockwell y Peterson (2002) el desempeño de un modelo es mejor cuando hay por lo menos 20 registros. Por lo que, se decidió asignar el



75% a los datos de entrenamiento y el 25% a los de prueba para aquellos géneros de termitas con 25 puntos de colecta y el 100% para entrenamiento para aquellos que contaron con menos de 10 puntos. Los mapas binarios (presencia/ausencia) fueron creados de los mapas generados con MaxEnt usando el umbral de mínima presencia (LTP) (Stockman y Bond, 2007; Bond y Stockman, 2008). Todos los archivos se mapearon a una resolución de  $\sim 1 \text{ km}^2$  para producir archivos ARCINFO/ASCII/GRID los cuales fueron editados en el Sistema de Información ArcView 3.2 (ESRI).

#### **4.6 Distribución potencial frente a escenarios de cambio climático.**

Se utilizaron los mismos datos topográficos y climáticos que fueron elegidos para modelar la distribución potencial actual de los géneros de termitas para modelar la distribución potencial futura. Las predicciones se hicieron para los años 2020, 2050 y 2080 utilizando el escenario liberal A2 (CGCM2SRES A2) del Canadian Climate Centre ([http://www.ipcc-data.org/sres/gcm\\_data.html](http://www.ipcc-data.org/sres/gcm_data.html)) a una resolución espacial de  $\sim 1 \text{ km}^2$  (Flato *et al.*, 2000). El escenario A2 se describe como “un mundo heterogéneo” que tiene una alta tasa de crecimiento poblacional, y una menor conciencia para un rápido desarrollo económico. Este escenario predice un aumento en la temperatura ambiental para el año 2100 de 3.0 a 5.2 °C (IPCC, 2007).

Una vez que se obtuvieron tanto los mapas de distribución potencial actual y futura de los géneros de termitas se sobrelaparon con los modelos que se obtuvieron para *A. c. costata* y *A. calidipes*. Con esto se identificaron aquellas regiones en donde pudiera haber potencial simpatria entre el depredador y su presa, obteniendo el porcentaje de sobrelapamiento entre ambos modelos (Anderson *et al.*, 2002).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Análisis de los hábitos alimentarios.

Se extrajeron 69 estómagos, 45 de *A. c. costata* y 24 de *A. calidipes*, los cuales se dividieron para su análisis conforme a los GC de muestreo. Se identificaron un total de 14 categorías de presa y el número total de presas ingeridas fue de 1035. Los taxones más consumidos fueron los isópteros, himenópteros y arácnidos (Cuadro 27).

Cuadro 27. Contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. VI = Índice de Valor de Importancia Relativa (Acosta, 1982), N = Número de ítems. N = Nimpha, P = Pupa, L = Larva. El valor entre paréntesis indica el número de estómagos analizados por grupo climático.

	<i>Aspidoscelis costata costata</i>						<i>Aspidoscelis calidipes</i>			
	A (15)		B (17)		C (13)		A (19)		B (5)	
	N	VI	N	VI	N	VI	N	VI	N	VI
<b>Arácnida</b>	16	0.339	36	0.279	6	0.218	27	0.398		
<b>Blattodea</b>			1	0.033						
<b>Blattodea (N)</b>	4	0.036								
<b>Coleoptera</b>	11	0.200	24	0.323	8		13	0.196	4	0.616
<b>Coleoptera (L)</b>	33	0.285	12	0.170	31		4	0.094	3	0.811
<b>Gasteropoda</b>	1	0.021								
<b>Hemiptera</b>	2	0.026	13	0.095		0.849				
<b>Homoptera</b>	22	0.292	17	0.117	2	0.097	43	0.350		
<b>Homoptera (N)</b>	2	0.054	17	0.099			31	0.274		
<b>Hymenoptera</b>	32	0.374	3	0.046	1	0.113	3	0.070	2	0.389
<b>Isopoda</b>			5	0.039		0.385				
<b>Isoptera</b>	<b>129</b>	<b>0.529</b>	<b>129</b>	<b>0.605</b>			<b>214</b>	<b>1.053</b>		
<b>Myriapoda</b>	4	0.056	4	0.049						
<b>Orthoptera</b>	3	0.058	8	0.431	17	0.856			2	1.183
<b>Orthoptera (N)</b>	1	0.022	2	0.028	1	0.049	1	0.048		
<b>Lepidoptera (L)</b>	26	0.474	21	0.379	9	0.433	27	0.338		
<b>Lepidoptera (P)</b>	2	0.047	5	0.096						
<b>Pseudoscorpionidae</b>							1	0.023		
<b>Scorpionidae</b>	1	0.047								

---

<b>Total</b>	<b>289</b>	<b>297</b>	<b>75</b>	<b>364</b>	<b>11</b>
--------------	------------	------------	-----------	------------	-----------

---

En el Cuadro 28, puede observarse los resultados del índice de solapamiento entre los distintos GC de *A. c. costata* y *A. calidipes*. El GC-C de *A. c. costata* ubicado en Tlaxcala es el que presentó menor similitud en su dieta con respecto a los GC-A y GC-B. Mientras que para *A. calidipes*, los resultados mostraron que ambos GC difieren considerablemente en la composición de su dieta.

Cuadro 28. Índice de Solapamiento de MacArthur y Levin propuesto por Pianka (1973). Los números en negrita indican aquellos grupos climáticos que difieren en la composición de su dieta.

	<i>Aspidoscelis costata costata</i>			<i>Aspidoscelis calidipes</i>	
	Grupo Climático A	Grupo Climático B	Grupo Climático C	Grupo Climático A	Grupo Climático B
<i>Aspidoscelis costata costata</i>					
Grupo Climático A	-	0.942	<b>0.290</b>	0.941	0.259
Grupo Climático B	-	-	<b>0.213</b>	0.970	0.189
Grupo Climático C	-	-	-	0.084	0.739
<i>Aspidoscelis calidipes</i>					
Grupo Climático A	-	-	-	-	<b>0.054</b>
Grupo Climático B	-	-	-	-	-

## 5.2 Identificación de los géneros de termitas.

Se identificaron tres géneros de termitas (Cuadro 29) en los tres GC de *A. c. costata* y *A. calidipes*, exceptuando las lagartijas del GC-C de *A. c. costata* recolectadas en el estado de Tlaxcala que no consumen termitas.

Cuadro 29. Géneros de termitas identificados para los diversos grupos climáticos de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*.

Número de Campo	Género	Localidad	Grupo Climático	Fotografía
1488	<i>Gnathamitermes</i>	Mezcala, Guerrero	B ( <i>A. c. costata</i> )	2A,B
1496	<i>Gnathamitermes</i>	Mezcala, Guerrero	B ( <i>A. c. costata</i> )	2C, D
CDR 214	<i>Hoplotermes</i>	Mezcala, Guerrero	B ( <i>A. c. costata</i> )	2E
CDR217	<i>Hoplotermes</i>	Mezcala, Guerrero	B ( <i>A. c. costata</i> )	2F
1463	<i>Heterotermes</i>	Tlaucingo, Puebla	A ( <i>A. c. costata</i> )	3A, B
CDR 228	<i>Gnathamitermes</i>	Yautepec, Morelos	A ( <i>A. c. costata</i> )	3C, D
197	<i>Gnathamitermes</i>	Las Cañas, Michoacán	A ( <i>A. calidipes</i> )	3E, F
202	<i>Gnathamitermes</i>	Las Cañas, Michoacán	A ( <i>A. calidipes</i> )	4A
CDR 196	<i>Gnathamitermes</i>	Las Cañas, Michoacán	A ( <i>A. calidipes</i> )	4B
CDR 201	<i>Hoplotermes</i>	Las Cañas, Michoacán	A ( <i>A. calidipes</i> )	4C
199	<i>Gnathamitermes</i>	Las Cañas, Michoacán	A ( <i>A. calidipes</i> )	4D

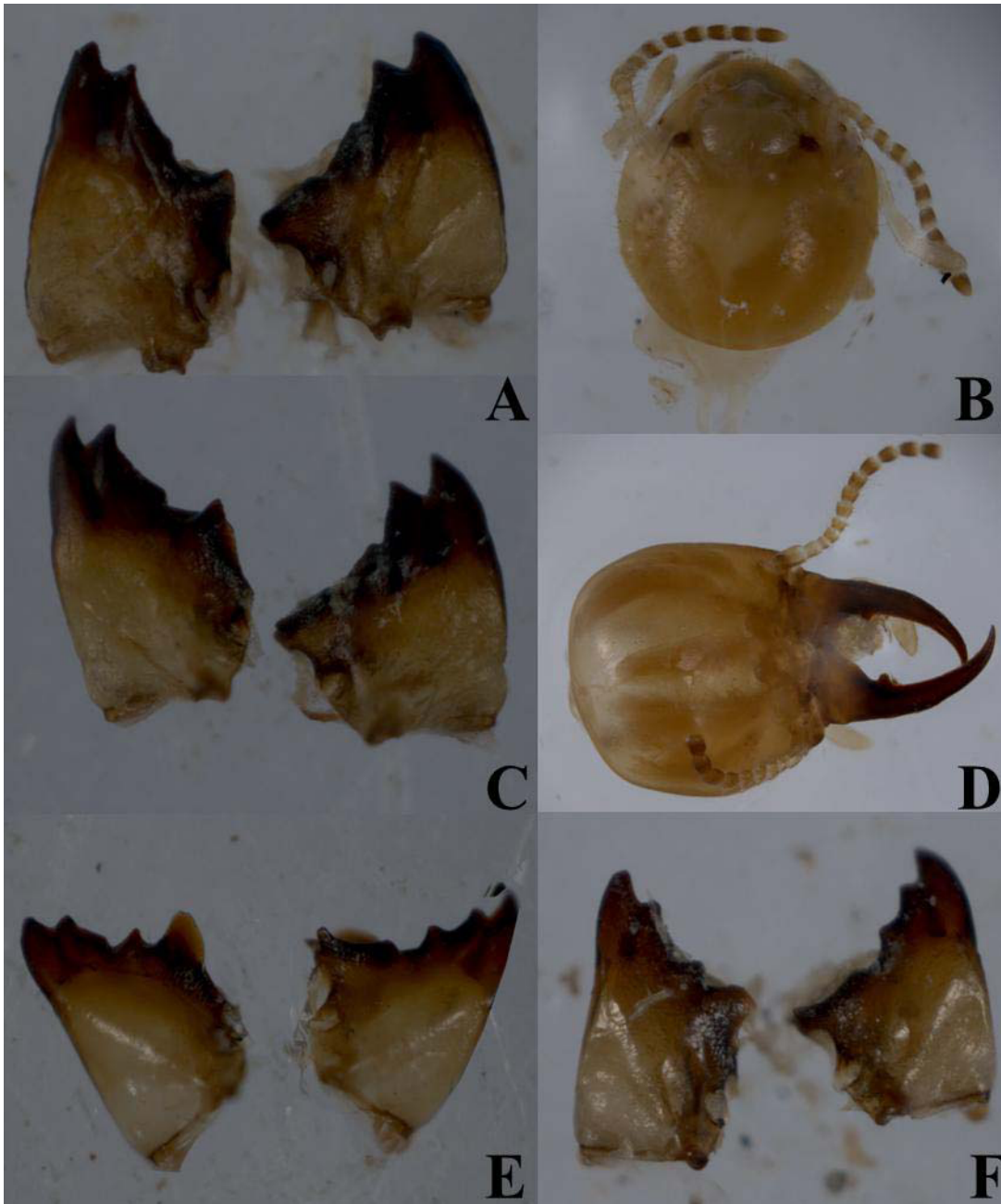


Foto 2. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A), B) y C) Mandíbula de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de Mezcala, Guerrero; D) Mandíbula de un soldado del género *Gnathamitermes* de Mezcala, Guerrero, E) y F) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Hoplotermes* de la localidad de Mezcala, Guerrero.

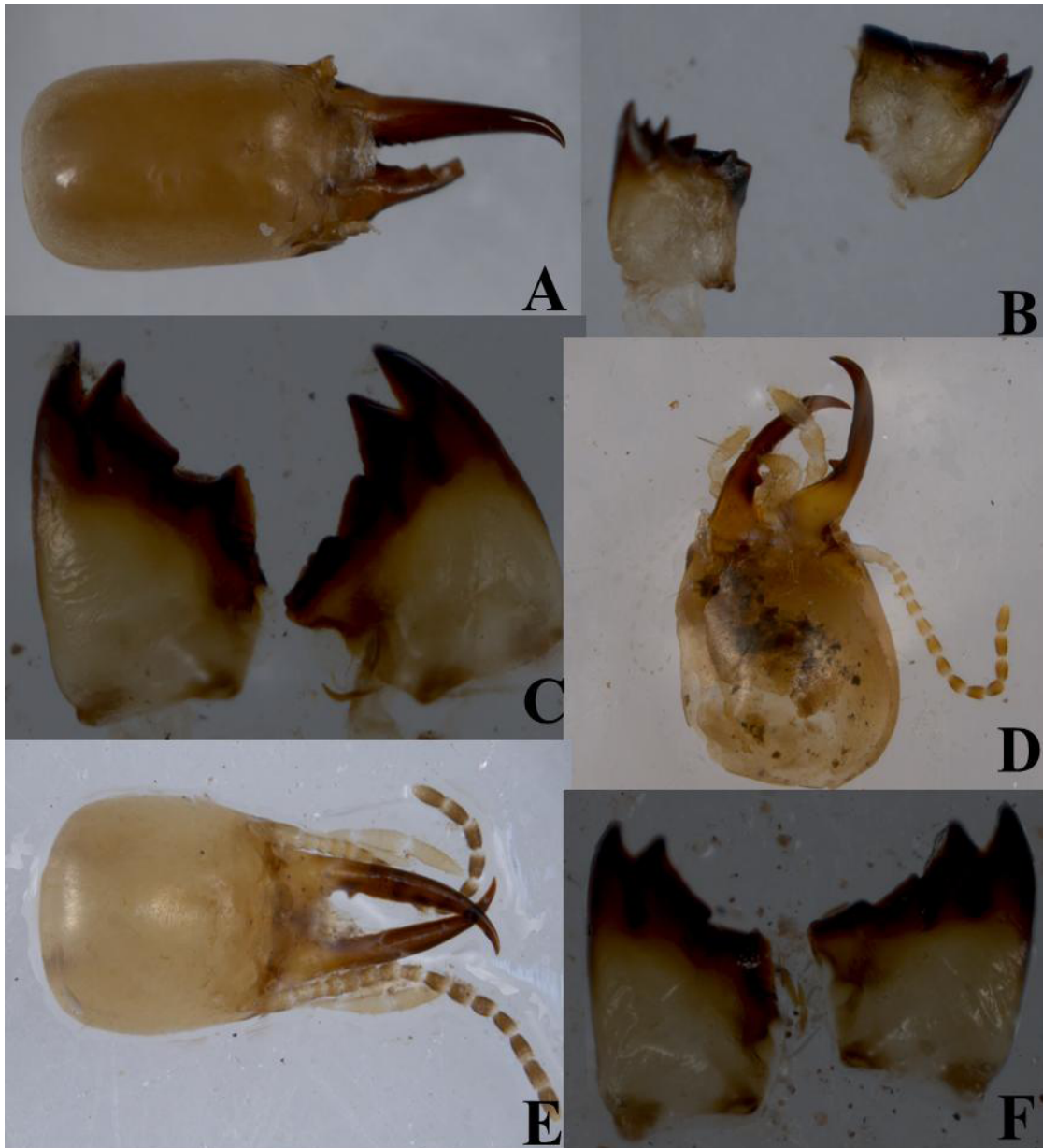


Foto 3. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A) Mandíbula de un soldado del género *Heterotermes* de Tlaxiaco, Puebla, B) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Heterotermes* de la localidad de Tlaxiaco, Puebla, C) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de Yautepec, Morelos, E) Mandíbula de un soldado del género *Gnathamitermes* de la localidad de Las Cañas, Michoacán, F) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de Las Cañas, Michoacán.

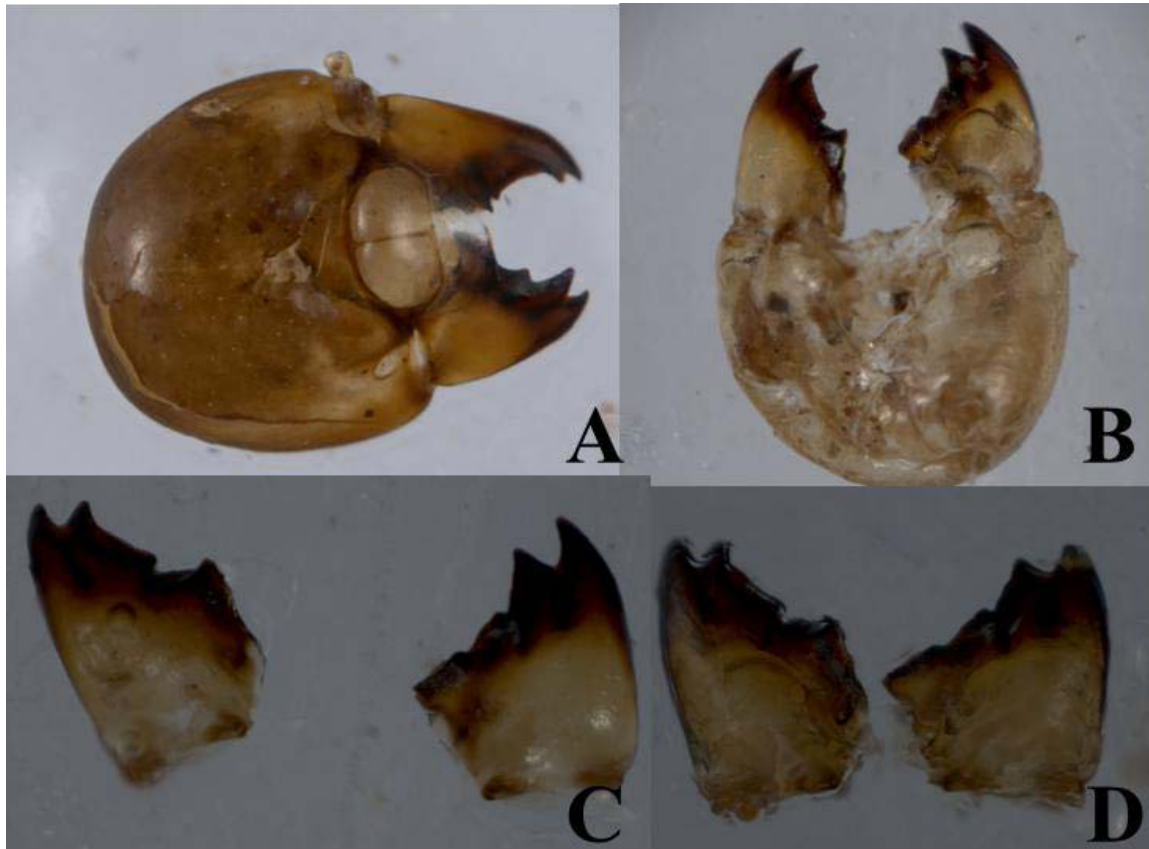


Foto 4. Mandíbulas de las termitas encontradas en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. A) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de Las Cañas, Michoacán, B) Mandíbula de un organismo de la casta obrera del género *Gnathamitermes* de la localidad de Las Cañas, Michoacán, C) Mandíbula de un obrero del género *Hoplotermes* de Las Cañas, Michoacán, D) Mandíbula de un obrero del género *Gnathamitermes* de la localidad de las Cañas, Michoacán.

### 5.3 Variables climáticas para modelar la distribución del género *Gnathamitermes*.

Para el género *Gnathamitermes*, los primeros cuatro componentes explicaron alrededor del 91 % de la variación dentro de los datos climáticos por lo que el número original de variables climáticas (19) y de los datos topográficos (4) (23 en total), se redujo a 16 variables (Cuadro 30).

Cuadro 30. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género *Gnathamitermes*.

	Eigen valores	% Varianza	% Acumulado	Variables Seleccionadas
PCA 1	7.803	33.926	33.926	3, 4, 16, 7
PCA 2	6.209	26.995	60.921	1, 6, 9, 11, 5
PCA 3	3.860	16.787	77.704	18, 13, 19, 12
PCA 4	3.077	13.379	91.082	15, 17, Índice Topográfico

[1] Temperatura promedio anual, [3] Isotermalidad, [4] Estacionalidad de la Temperatura, [5] Temperatura máxima del periodo más caliente, [6] Temperatura mínima del periodo más frío, [7] Oscilación anual de la temperatura, [9] Temperatura promedio del cuarto más seco, [11] Temperatura promedio del cuarto más frío, [12] Precipitación anual, [13] Precipitación del periodo más húmedo, [15] Estacionalidad de la Precipitación, [16] Precipitación del cuarto más húmedo, [17] Precipitación del cuarto más seco, [18] Precipitación del cuarto más caliente, Índice Topográfico.

### 5.4 Variables climáticas para modelar la distribución del género *Heterotermes*.

En cuanto al género *Heterotermes* los primeros cuatro componentes explicaron el 85% de la variación ambiental, reduciéndose el número de variables climáticas a 21 variables climáticas (Cuadro 31).

Cuadro 31. Análisis de Componentes Principales. PCA 1-4 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género de termitas *Heterotermes*.

	Eigen valores	% Varianza	% Acumulado	Variables Seleccionadas
PCA 1	9.394	40.842	40.842	11, 12, 13, 16, 18, 2, 6, 7, 9
PCA 2	4.874	21.193	62.035	10, 8, 1, 5, 17
PCA 3	3.728	16.207	78.242	3, 4, 15, 14
PCA 4	1.721	7.484	85.726	Índice Topográfico, Orientación, Vertiente

[1] Temperatura promedio anual, [2] Oscilación diurna de la temperatura, [3] Isotermalidad, [4] Estacionalidad de la Temperatura, [5] Temperatura máxima del periodo más caliente, [6] Temperatura mínima del periodo más frío, [7] Oscilación anual de la temperatura, [8] Temperatura promedio del cuarto más húmedo, [9] Temperatura promedio del cuarto más seco, [10] Temperatura promedio del cuarto más caliente, [11] Temperatura promedio del cuarto más frío, [12] Precipitación anual, [13] Precipitación del periodo más húmedo, [14] Precipitación del periodo más seco, [15] Estacionalidad de la Precipitación, [16]



Precipitación del cuarto más húmedo, [17] Precipitación del cuarto más seco, [18] Precipitación del cuarto más caliente, Índice Topográfico, Orientación, Vertiente.

### 5.5 Selección de variables climáticas para modelar la distribución del género *Hoplotermes*.

Para el caso del género *Hoplotermes*, los dos primeros componentes del PCA explicaron el 92% de la variación ambiental. Las variables que se seleccionaron para la modelación de la distribución fueron 19 (Cuadro 32):

Cuadro 32. Análisis de Componentes Principales. PCA 1y 2 se refiere a la contribución del primer, segundo, tercer y cuarto eje para explicar el porcentaje de variación de las variables climáticas que más influyen en la distribución del género de termita: *Hoplotermes*.

	Eigen valores	% Varianza	% Acumulado	Variables Seleccionadas
PCA 1	14.861	64.612	64.612	1, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 4, 6, 8, 9
PCA 2	6.424	27.929	92.541	18, 19, 2, 3, 5, Orientación, Vertiente

[1] Temperatura promedio anual, [2] Oscilación diurna de la temperatura, [3] Isotermalidad, [4] Estacionalidad de la Temperatura, [5] Temperatura máxima del periodo más caliente, [6] Temperatura mínima del periodo más frío, [8] Temperatura promedio del cuarto más húmedo, [9] Temperatura promedio del cuarto más seco, [10] Temperatura promedio del cuarto más caliente, [11] Temperatura promedio del cuarto más frío, [12] Precipitación anual, [13] Precipitación del periodo más húmedo, [15] Estacionalidad de la Precipitación, [16] Precipitación del cuarto más húmedo, [17] Precipitación del cuarto más seco, [18] Precipitación del cuarto más caliente, [19] Precipitación del cuarto más frío, Orientación y Vertiente.

### 5.6 Modelado de la distribución geográfica de los géneros de termitas.

Se obtuvieron 34 registros para los tres géneros de termitas que corresponden a ocho localidades distintas en el caso del género *Gnathamitermes*, 22 para el género *Heterotermes* y cuatro para el género *Hoplotermes* (Fig. 34). Los modelos generados por MaxEnt, mostraron que el área de distribución potencial de los tres géneros de termitas puede incrementar considerablemente para el año 2080. Por ejemplo, en el caso del género *Gnathamitermes* no se pronosticaron pérdidas en un área de distribución, en cambio si podría ganar un poco más del 100% de su área de distribución potencial actual. Para el género *Heterotermes* se predijo una pérdida del 16% de su área para el 2080, pero ésta podría subsanarse con una ganancia de hasta el 25% de su área de distribución potencial actual para el mismo año.

Finalmente, los resultados obtenidos por MaxEnt para el género *Hoplotermes* mostraron que la pérdida de área para el 2080 no es significativa ya que sólo se estimó el 1.3%. En cambio, si podría ganar hasta el 75% de su área de distribución potencial actual para dicho año (Cuadro 33 y Fig. s. 35, 36 y 37).

Cuadro 33. Área de distribución potencial actual y futura de los tres géneros de termitas que consumen *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes* generada por MaxEnt, para un escenario de cambio climático liberal propuesto por el Canadian Climate Centre CGCM2 SRES A2 en tres ventanas de tiempo 2020, 2050 y 2080. Se muestran las áreas mantenidas, perdidas y ganadas. Todos los valores están en km<sup>2</sup>.

Género	Distribución Potencial Actual	Año	Área mantenida	Área perdida	Área ganada
<i>Gnathamitermes</i>	697,392	2020	697,324	68	264,361
		2050	697,377	15	443,043
		2080	697,392	-	708,988
<i>Heterotermes</i>	1,116,038	2020	1,053,495	62,543	192,104
		2050	967,817	148,221	213,440
		2080	936,646	179,392	279,961
<i>Hoplotermes</i>	112,306	2020	108,318	3,988	13,629
		2050	110,356	1,950	40,928
		2080	110,812	1,494	84,589

Por otro lado, la información generada por el solapamiento de los modelos de distribución potencial actual y para los tres periodos de tiempo (2020, 2050 y 2080) de *A. c. costata* y *A. calidipes* con los géneros de termitas que consumen mostraron lo siguiente (Cuadro 34):

Cuadro 34. Solapamiento de los modelos de distribución potencial generados por MaxEnt para las dos especies de lagartijas: *A. c. costata* y *A. calidipes* con los modelos de nicho de los géneros de termitas que consumen. Lo números entre paréntesis indican el área de distribución potencial en km<sup>2</sup>, y el porcentaje de solapamiento.

		<i>Aspidoscelis costata costata</i>											
		Presente			2020			2050			2080		
<b>Grupo Climático A</b>	Actual (315,332)			2020 (298,014)			2050 (314,531)			2080 (331,800)			
	<i>Gnathamitermes</i> (697,392)	118,832 (37.6%)	273,725 (86.8%)	<i>Gnathamitermes</i> (961,833)	125,581 (42.1%)	264,189 (88.6%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,140,588)	158,053 (50.2%)	256,509 (881.5%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,406,596)	175,384 (52.8%)	273,577 (82.4%)	
	<i>Heterotermes</i> (1,116,038)			<i>Heterotermes</i> (1,245,766)			<i>Heterotermes</i> (1,181,424)			<i>Heterotermes</i> (1,216,776)			
<b>Grupo Climático B</b>	Actual (158,923)			2020 (129,171)			2050 (144,923)			2080 (134,030)			
	<i>Gnathamitermes</i> (697,392)	133,855 (84.22%)	74,449 (46.8%)	<i>Gnathamitermes</i> (961,833)	112,122 (86.8%)	60,492 (46.8%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,140,588)	127,054 (87.6%)	63,252 (43.6%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,406,596)	107475 (80.1%)	57586 (42.9%)	
	<i>Hoplotermes</i> (112,306)			<i>Hoplotermes</i> (122,075)			<i>Hoplotermes</i> (151,412)			<i>Hoplotermes</i> (195,529)			
		<i>Aspidoscelis calidipes</i>											
<b>Grupo Climático A</b>	Actual (7,263)			2020 (7,341)			2050 (16,374)			2080 (21,847)			
	<i>Gnathamitermes</i> (697,392)	7,263 (100%)	7,263 (100%)	<i>Gnathamitermes</i> (961,833)	7,341 (100%)	7,341 (100%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,140,588)	16374 (100%)	16368 (99.9%)	<i>Gnathamitermes</i> (1,406,596)	21847 (100%)	21841 (99.9%)	
	<i>Hoplotermes</i> (112,306)			<i>Hoplotermes</i> (122,075)			<i>Hoplotermes</i> (151,412)			<i>Hoplotermes</i> (195,529)			

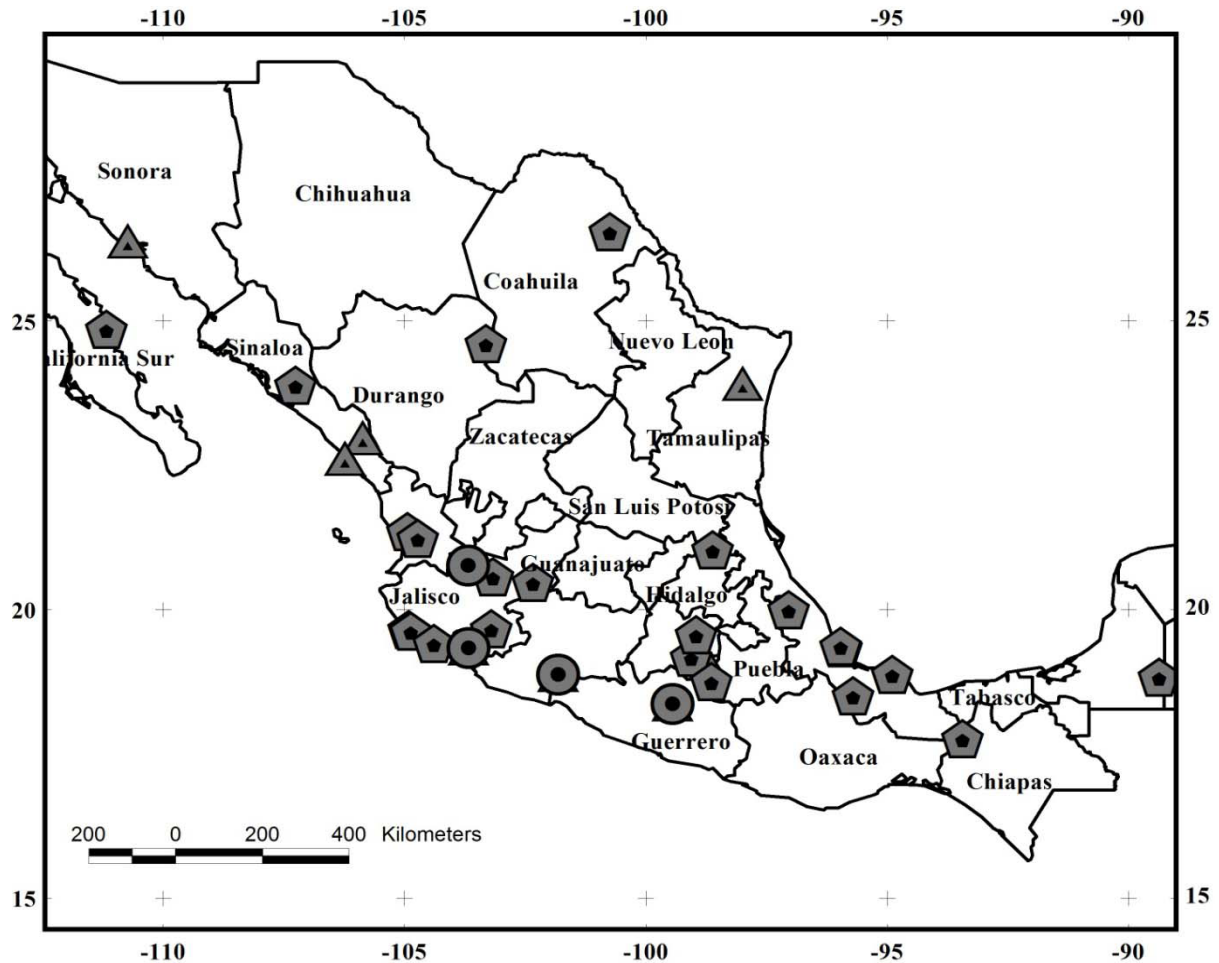


Fig. 34. Registros de recolecta de los tres géneros de termitas que se identificaron en el contenido estomacal de *Aspidoscelis costata costata* y *Aspidoscelis calidipes*. Los registros se obtuvieron de recolectas de campo y The National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. Los círculos representan al género *Hoplotermes*, los triángulos al género *Gnathamitermes*, mientras que los pentágonos al género *Heterotermes*.

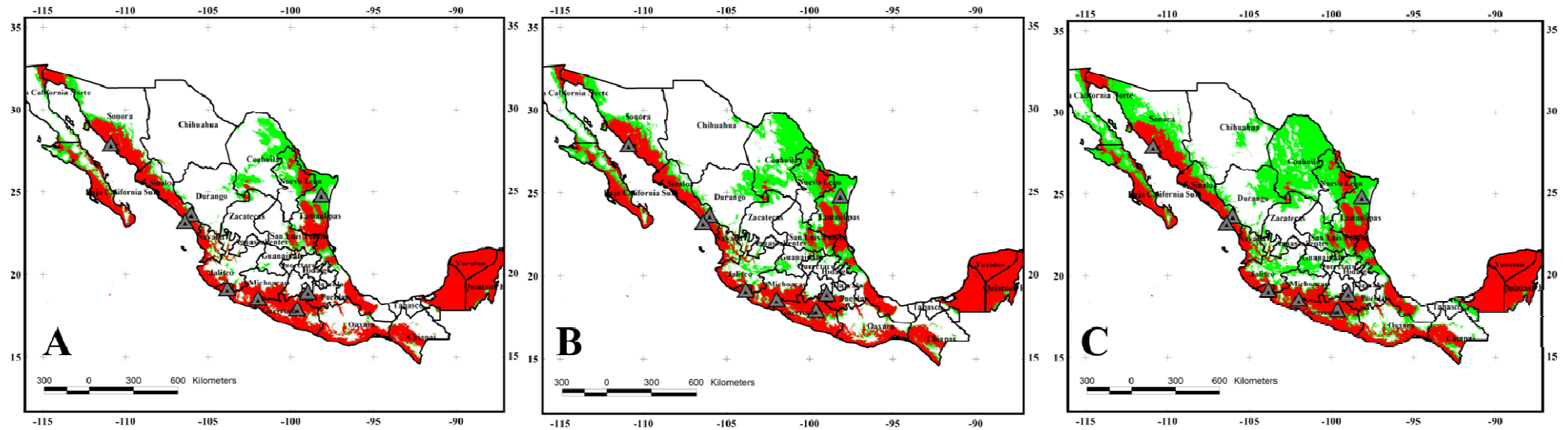


Fig. 35. Distribución potencial actual y a futuro del género *Gnathamitermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2). El mapa se generó con el modelo de nicho ecológico MaxEnt para los años: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (triángulos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, mientras que el color verde señala el área ganada.

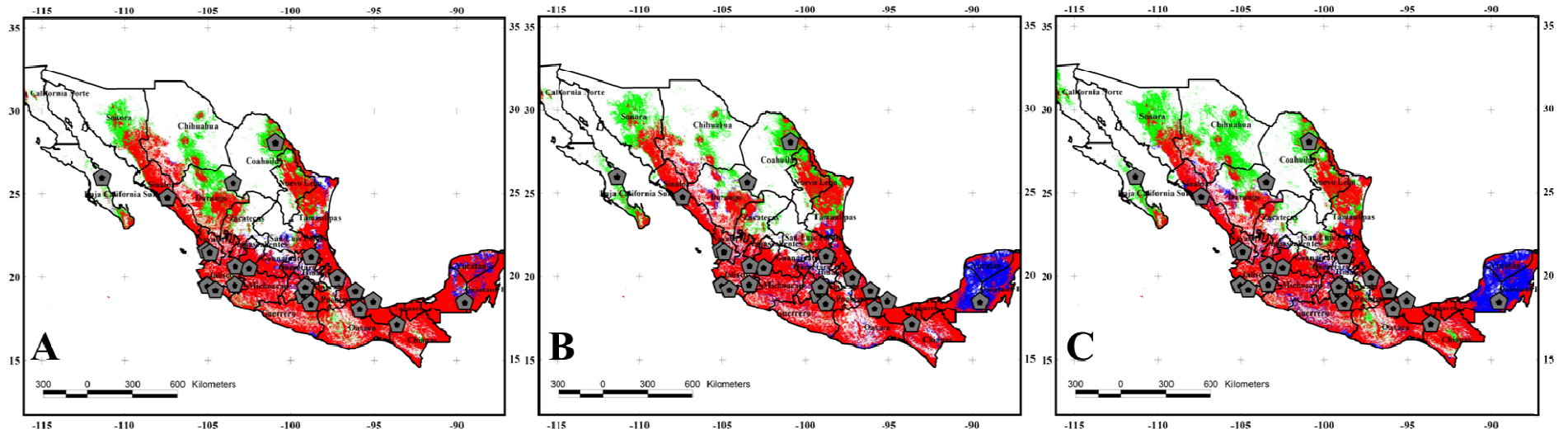


Fig. 36. Distribución potencial del género de termitas *Heterotermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2) generados por MaxEnt para las siguientes ventanas de tiempo: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (pentágonos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, el color azul indica el área que se pierde y el color verde señala el área ganada.

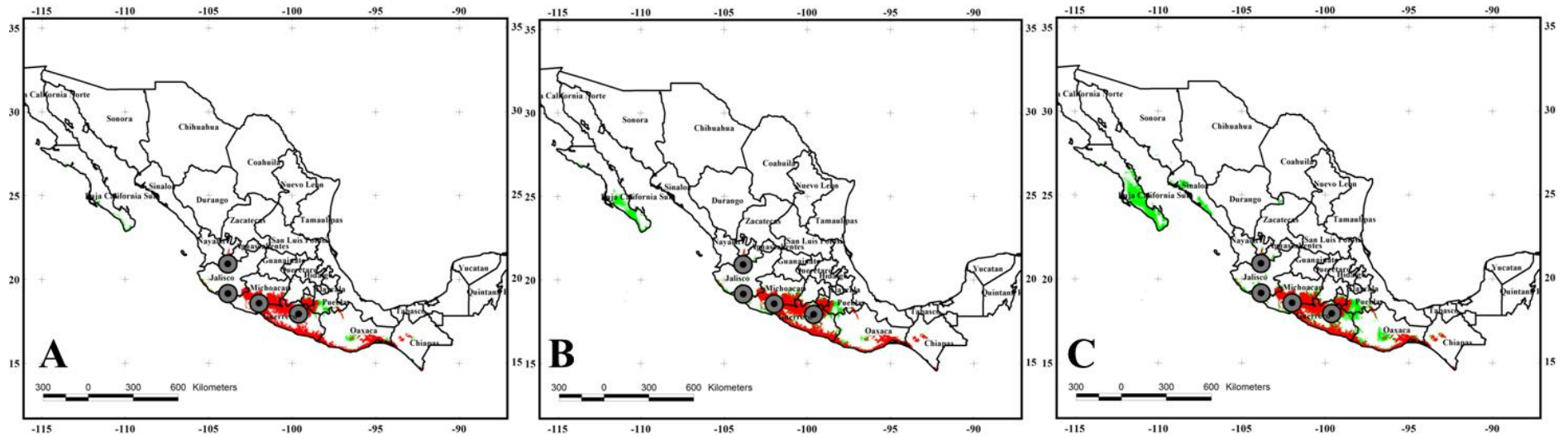


Fig. 37. Distribución potencial del género *Hoplotermes* frente a un escenario de cambio liberal (SRES A2), generado con el modelo de nicho ecológico MaxEnt para las siguientes ventanas de tiempo: (A) 2020, (B) 2050 y (C) 2080. Los registros (círculos) se obtuvieron de recolectas de campo y del National Museum of Natural History of the Smithsonian Institution. El color rojo muestra el área que se mantiene en el futuro, mientras que el color verde señala el área ganada.

## 6. DISCUSIÓN

Un modelo es una representación parcial de la realidad que refleja algunas de sus propiedades. Los modelos son, por tanto, simplificaciones, debidas tanto a la necesidad de reducir la complejidad del objeto real como a nuestro desconocimiento de muchas de sus propiedades (Mateo *et al.*, 2011). Por ejemplo, algunos elementos que determinan la distribución de las especies no están tomados en cuenta en el proceso de modelación (Ej. interacciones biológicas, barreras geográficas, capacidad de dispersión, migración etc.) como resultado, los modelos de distribución de especies son representaciones geográficas del nicho fundamental de una especie, o bien, mapas de su distribución potencial (Soberón y Peterson, 2005).

De acuerdo a los antecedentes, las especies de *Aspidoscelis* tienen un consumo preferente por las termitas (Güizado-Rodríguez y Casas-Andreu, 2011). Del mismo modo que sucede en estas lagartijas, la temperatura y precipitación juegan un papel importante en su biología, restringiendo su distribución altitudinal a los 3000 msnm (Canello y Myles, 2000). Conforme a esto, se planteó la hipótesis de que la relación depredador-presa que *A. c. costata* y *A. calidipes* sostienen con las termitas que consumen podría ser un factor que restringe su acceso a zonas de mayor altitud. Por lo que, se propuso que el GC de *A. c. costata* que ha llegado a establecerse en zonas altas debía tener una composición de su dieta diferente a los GC de baja altitud.

Los resultados de este estudio conducen en este sentido. El GC-C de *A. c. costata* ubicado actualmente entre los 1100 y los 3000 msnm presentó una composición de la dieta diferente. Su dieta básicamente la constituyeron organismos de los ordenes Hemiptera y Orthoptera. A diferencia de los GC-A y GC-B cuya dieta estuvo dominada por las termitas, lo que puede estar señalando diferencias ecológicas con respecto a los hábitos alimentarios entre los tres GC de *A. c. costata*. Estos resultados respaldan los generados en el capítulo anterior de esta tesis, en donde se demostró que los valores de las distancias de Mahalanobis señalaron que el GC-C difiere climáticamente de los GC-A y GC-B, mientras que estos dos últimos son más similares, información sustentada también por los resultados del índice sobrelapamiento. En conjunto, esta información apunta a que quizás haya una divergencia climática y/o genética entre los tres GC de *A. c. costata*.



En cuanto a *A. calidipes*, también se obtuvo una diferencia en la composición de la dieta de los dos GC estudiados. El GC-A que en la actualidad presenta un intervalo altitudinal que va de los 40 a los 700 msnm presentó un consumo preferente por las termitas a diferencia del GC-B en donde no se registró este tipo de presa. Sin embargo, los resultados de *A. calidipes* pueden ser consecuencia de un número de muestreo bajo, por lo que hay que tomarlos con precaución.

Los modelos de distribución de especies están en pleno desarrollo y expansión con nuevos métodos y estrategias para el tratamiento e interpretación. Como consecuencia, se han acumulado numerosos artículos con contribuciones metodológicas y teóricas significativas para la modelación de la distribución de especies. Sin embargo, la naturaleza es compleja y heterogénea y no es razonable esperar que los modelos nos reflejen con precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies (Mateo *et al.*, 2011). Las limitaciones asociadas a estos modelos van desde la falta de precisión o fiabilidad de los datos de entrada –ya sea geográfica o taxonómica–, así como la precisión en su localización (Menke *et al.*, 2009); la incertidumbre de las capas y envolturas bioclimáticas utilizadas (errores arrastrados desde la toma de datos y el tipo de escala), la incertidumbre asociada a los algoritmos y el no poder modelar las distintas interacciones bióticas de las especies o su capacidad de dispersión (Martínez-Meyer, 2005).

El objetivo de este capítulo fue determinar si había una relación entre la distribución de *A. c. costata* y *A. calidipes* con los géneros de termitas que consumen y como podría afectarse esta relación con el actual incremento en la temperatura ambiental. Aunque los resultados en este sentido no son concluyentes, el solapamiento de los modelos de distribución potencial generados por MaxEnt para las dos especies de lagartijas con los tipos de termitas que consumen, señalaron que comparten un gran porcentaje de su nicho, manifestando así que tienen requerimientos ecológicos muy similares, lo que podría traducirse en respuestas similares ante el calentamiento global. Sin embargo, los modelos generados para predecir la distribución potencial a futuro de los géneros de termitas consumidos por ambas especies de *Aspidoscelis*, mostraron que el incremento en la temperatura puede promover una expansión de su área de distribución favoreciendo de

alguna manera la subsistencia de las dos especies de *Aspidoscelis* ante el calentamiento global.

Al representar una fuente de alimento tan abundante, no sorprende en absoluto que las termitas tengan muchos depredadores vertebrados especializados por el mundo (Calaby, 1955; Shuttleworth *et al.*, 2008). Muchas especies de aves comen termitas, pero también muchos mamíferos, tales como el oricteropo (cerdo hormiguero), el lobo de tierra (*Proteles cristatus*), pangolines, armadillos, osos hormigueros (Myrmecophagidae), el oso perezoso (*Melursus ursinus*) y los equidnas (MacGavin, 2002), además de ranas (Biavati *et al.*, 204) y algunas especies de lagartijas, las cuales son altamente especialistas en termitas principalmente en zonas áridas (Abensperg-Traun, y Steven, 1997).

Por último, cabe remarcar que la distribución de las especies responde a procesos complejos donde las relaciones bióticas tienen una gran influencia. Este es sin duda un campo que se desarrollará en el futuro inmediato con la finalidad de integrar información biológica en forma multivariada, ya que se ha alcanzado una suficiente madurez en las técnicas para abordar tareas más complejas, como estas.

## 7. LITERATURA CITADA

- Abensperg-Traun, M. 1994. The influence of climate on patterns of termite Ealing in Australian mammals and lizards. *Australian Journal of Ecology* 19:65-71.
- Abensperg-Traun, M. and D. E. Steven. 1997. Ant- and termite-eating in Australian mammals and lizards: a comparison. *Australian Journal of Ecology* 22:9-17.
- Acosta, M. 1982. Índice para el estudio del nicho trófico. Ciencias Biológicas. *Academia de Ciencias de Cuba* 7:125-127.
- Ahmad, M. 1950. The phylogeny of termite genera base don Imago-Worker mandibles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 95:37-86.
- Ahmed, B. M., P. O. Y. Nkunika, G. W. Sileshi, J. R. J. French, P. Nyeko and S. Jain. 2011. Potential impact of climate change on termite distribution in Africa. *British Journal of Environment and Climate Change* 1:172-189.
- Altamirano-Álvarez, T. A. and M. Soriano-Sarabia. 2007. Espectro alimentario de *Aspidoscelis guttata* (Reptilia: Teiidae). *Revista de Zoología* 18:19-26.
- Anderson, R. P., A. T. Peterson and M. Gómez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3-16.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: Food availability as a source of proximal of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58:628-635.
- Barbault, R. and M. E. Maury. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan desert lizard community. *Oecologia* 51:335-342.
- Beltzer, A. H. 1995. Biología alimentaria del pirincho *Guira guira* (Aves: Cuculidae) en el valle aluvial del Río Paraná Medio, Argentina. *Revista de Ecología Latinoamericana* 2:13-18.
- Biavati, G. M., H. C. Wiederhecker and G. R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a neotropical savanna. *Journal of Herpetology* 38:510-518.
- Borror, D., C. Triplehorn and N. Johnson. 1989. An introduction to the study of insects. United States. 6<sup>nd</sup>. Sarenders College Publishing.

- Bostic, D. L. 1966. Food and feeding behavior of the teiid lizard, *Cnemidophorus hyperythrus beldingi*. *Herpetologica* 22:23-31.
- Brooks, G. R. and J. C. Mitchell. 1989. Predator-prey size relations in three species of lizards from Sonora, México. *The Southwestern Naturalist* 34:541-546.
- Calaby, J. H. 1955. The food habits of the frog, *Myobatrachus gouldii* (Gray). *Western Australian Naturalist* 5:93-6.
- Calaby, J. H. 1960. A note on the food of Australian desert frogs. *Western Australian Naturalist* 7:79-80.
- Canello, E. and T. G. Myles. 2000. Isóptera. Pp. 295-315. In: Llorente J., B. E. González S. y N. Papayero (Eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II.
- Censky, E. J. 1995. Reproduction in two lesser antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *Journal of Herpetology* 29:553-560.
- Colli, G. R., R. Constantino and G. C. Costa. 2006. Lizards and termites revisited. *Austral Ecology* 31:417-424.
- Colli, G. R., J. P. Caldwell, G. C. Costa, A. M. Gainsbury, A. A. Garda, D. O. Mesquita A, C. M. M. R. Filho, A. H. B. Soares, V. N. Silva, P. H. Valdujo, G. H. C. Vieira, L. J. Vitt, F. P. Werneck, H. C. Wiederhecker and M. G. Zatz. 2003. A new species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) from the Cerrado biome in Central Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History* 14:1-14.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54:726-738.
- Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Echternacht, A. C. 1967. Ecological relationships of two species of the lizard genus *Cnemidophorus* in the Santa Rita Mountains of Arizona. *The American Midland Naturalist* 78:448-459.
- Eifler, D. A. and M. A. Eifler. 1998. Foraging behaviour and spacing patterns of the lizard *Cnemidophorus uniparens*. *Journal of Herpetology* 32:24-33.

- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 1999. ArcView GIS, V. 3.2. ESRI Inc., Redlands, California.
- Feria-Ortiz, M y C. P. Malváez. 2001. Composición de la dieta de la lagartija ovípara *Sceloporus gadoviae* (Phrynosomatidae) en el suroeste del estado de Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 9:45-50.
- Flato, G. M., G. J. Boer, W. G. Lee, N. A. Mcfarlane, D. Ramsden, M. C. Reader and A. J. Weaver. 2000. The Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis Global Coupled Model and its Climate. *Climate Dynamics* 16:451-467.
- Gadsden, E. H. y L. Palacios-Orona. 1995. Variación de la alimentación de *Sceloporus undulatus* (Reptilia: Phrynosomatidae) en el Bolsón de Mapimí, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana* 6:32-39.
- Gadsden-Esparza, H. y L. Palacios-Orona. 1997. Patrones alimentarios de un gremio de lagartijas en Dunas del Bolsón de Mapimí, México. *Vida Silvestre Neotropical* 6:37-47.
- Gadsden-Esparza, H. y L. Palacios-Orona. 2000. Composición de dieta de *Cnemidophorus tigris marmoratus* (Sauria: Teiidae) en dunas del centro del Desierto Chihuahuense. *Acta Zoológica Mexicana* 79:61-76.
- Gordon, C. E., C. R. Dickman and M. B. Thompson. 2010. What factors allow opportunistic nocturnal activity in a primarily diurnal desert lizard (*Ctenotus pantherinus*)?. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 156:255-261.
- Guisan, A. and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8:993-1009.
- Güizado-Rodríguez, M. A. and G. Casas-Andreu. 2011. Facultative specialization in the diet of the Twelve-lined whiptail, *Aspidoscelis lineatissima*. *Journal of Herpetology* 45:287-290.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Holt, J. A. 1990. Observations on the relationships between meat ants and termites in tropical Australia. *Journal of Tropical Ecology* 6:379-382.
- Huey, R. B. and E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- Ibañez, C. M., C. González y L. Cubillos. 2004. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. *Invest. Mar. Valparaíso* 32:113-120.
- Imms, A. D. 1970. A general textbook of entomology. 9° Edition. London: Methuen and CO LTD, New York: E. P. Dutton and CO Inc.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. Synthesis Report. Contribution of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Pachauri, R. K. and A. Reisinger (Eds.). Geneva, Switzerland.
- James, C. D. 1991. Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia* 85:553-561.
- Janzen, D. H. and T. W. Schoener. 1968. Differences in insect abundance and diversity between water and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49:96-110.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological Methodology. 1° Edition. Harper Collins Publishers. EUA.
- Labbé, F. J. y P. M. Arana. 2001. Alimentación de orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae), en el archipiélago de Juan Fernández, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 36:75-82.
- MacGavin, G. C. 2002. Entomología esencial. Ariel Ciencia. España.
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics* 2:42-55.
- Mateo, R. G., A. M. Felicísimo and J. Muñoz. 2011. Species distributions models: A synthetic revision. *Revista Chilena de Historia Natural* 84:217-240.
- Méndez-Montiel, J. T. y A. Equihua-Martínez. 2001. Diversidad y manejo de los termes de México (Hexapoda, Isoptera). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) Número especial 1:173-187.
- Menezes, V. A., V. C. Amaral, M. V. Sluys and C. F. Dias-Rocha. 2006. Diet and foraging of the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Squamata, Teiidae) in the Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Brazilian Journal of Biology* 66:803-807.

- Menke, S. B., D. A. Holway, R. N. Fisher and W. Jetz. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography* 18:50-63.
- Mesquita, O. D. and G. R. Colli. 2003. The ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 37:498-509.
- Mitchell, J. C. 1979. Ecology of southeastern Arizona whiptail lizards (*Cnemidophorus*: Teiidae): population densities, resource partitioning, and niche overlap. *Canadian Journal of Zoology* 57:1487-1499.
- Morton, S. R. and C. D. James. 1988. The diversity and abundance of lizard in arid Australia: a new hypothesis. *The American Naturalist* 132:237-256.
- Nix, H. A. 1986. A Biogeographic analysis of Australian elapid snakes. Pp. 4-15. In: R. Longmore (Eds.). Atlas of the Elapid snakes of Australia. .
- Palacios-Orona, L. E. y H. Gadsden-Esparza. 1995. Patrones alimentarios de *Uta stansburiana stejnegeri* (Sauria: Iguanidae) en dunas del Bolsón de Mapimí en Chihuahua, México. *Ecología Austral* 5:1-9.
- Paulissen, M. A., J. M. Walker and H. L. Taylor. 2006. Diet of sympatric pattern classes C and E of the parthenogenetic whiptail lizard *Aspidoscelis tessellata* at Sumner Lake, DeBaca County, New Mexico. *The Southwestern Naturalist* 51:555-560.
- Pianka, E. R. 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51:703-720.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- Pianka, E. R. 1989. Desert lizard diversity: additional comments and some data. *American Naturalist* 134:344-364.
- Pianka, E. R. and L. J. Vitt. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. University of California Press, Berkeley, California.
- Pinkas, L., M. Oliphant and I. L. K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *California Fish Game* 152:1-105.
- Powell, R., J. S. Parmerlee Jr., M. A. Rice and D. D. Smith. 1990. Ecological observations of *Hemidactylus brooki haitianus* Meerwarth (Sauria: Gekkonidae) from Hispaniola. *Caribbean Journal of Science* 26:67-70.

- Ramírez, J. C. y D. Lanfranco. 2001. Descripción de la biología, daño y control de las termitas: especies existentes en Chile. *Bosque* 22:77-84.
- Redford, K. H. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica* 16:112-119.
- Rodríguez-Ruíz, S., J. L. Sánchez-Lizaso y A. A. Ramos-Esplá. 2001. Cambios estacionales en la dieta de *Diplodus annularis* (L., 1758) en el sudeste ibérico. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 17:87-95.
- Sampedro-Marín, A., V. B. Álvarez y O. T. Fundora. 1981. Morfometría, alimentación y actividad de *Ameiva aubert* (Reptilia: Teiidae) en el sur de la región oriental de Cuba. *Ciencias Biológicas* 7:105-111.
- SantaMaría-Miranda, A., M. Saucedo-Lozano, M. N. Herrera-Moreno y J. P. Apún-Molina. 2005. Hábitos alimenticios del pargo amarillo *Lutjanus argentiventris* y del pargo rojo *Lutjanus colorado* (Pisces: Lutjanidae) en el norte de Sinaloa, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40:33-44.
- Scudday, J. F. and J. R. Dixon. 1973. Diet and feeding behavior of teiid lizards from Trans-Pecos, Texas. *The Southwestern Naturalist* 18:279-289.
- Semhan, R. V., M. Halloy and R. Montero. 2010. Chemical prey discrimination of termites in *Amphisbaena heterozonata* (Reptilia: Squamata): A learned trait?. *Journal of Herpetology* 44:489-492.
- Serrano-Cardozo, V. H., J. Lemos-Espinal and G. R. Smith. 2008. Comparative diet of three sympatric *Sceloporus* in the semiarid Zapotitlán Valley, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:427-434.
- Shuttleworth, C., P. L. N. Mouton and J. H. Van Wyk. 2008. Group size and termite consumption in the armadillo lizard, *Cordylus cataphractus*. *Amphibia-Reptilia* 29:171-176.
- Smith, J. L. and M. K. Rust. 1994. Temperature preferences of the western subterranean termite, *Reticulitermes hesperus* Banks. *Journal of Arid Environments* 28:313-323.
- Soberón, J. and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Statsoft. 2010. Statistica (The statistical software) version 9.
- Stehr, F. W. 1987. Immature insects. Vol. 2. Kendall-Hunt, Publishing Company.



- Stamps, J. and S. Tanaka. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62:33-40.
- Sun, J. Z., M. E. Lockwood, J. L. Etheridge, J. Carroll, C. Z. Hollomon, C. E. H. Coker and P. R. Knight. 2007. Distribution of Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in Mississippi. *Journal of Economic Entomology* 100:1400-1408.
- Van Sluys, M. 1993. Food habits of the lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in Southwestern Brazil. *Journal of Herpetology* 27:347-351.
- Vitt, L. J. and G. R. Colli. 1994. Geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 72:1986–2008.
- Vitt, L. J., P. A. Zani, J. P. Caldwell and R. D. Durische. 1993. Ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus deppii* on a tropical beach. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2391-2400.
- Vitt, L. J., P. A. Zani, J. P. Caldwell, M. Carmozina De Araújo and W. E. Magnusson. 1997. Ecology of whiptail lizards (*Cnemidophorus*) in the Amazon region of Brazil. *Copeia* 1997:745-757.
- Vitt, L. J., D. B. Shepard, J. P. Caldwell, G. H. C. Vieira, F. G. R. Franc and G. R. Colli. 2007. Living with your food: geckos in termitaria of Cantão. *Journal of Zoology* 272:321-328.

## DISCUSIÓN GENERAL

No cabe duda que la investigación en la ecología básica es necesaria para poder entre otras cosas, determinar la distribución actual de las especies, estimar las asociaciones hábitat-especie a diferentes escalas y para analizar y evaluar los cambios globales que se desarrollan en el planeta (Chamberlain *et al.*, 2012). En este sentido, los modelos de nicho ecológico nos permiten analizar objetivamente los patrones espaciales de ocurrencia de los organismos. Estos modelos se basan en procedimientos estadísticos y cartográficos que partiendo de datos reales de presencia permiten inferir zonas potencialmente idóneas en función de sus características ambientales (Elith *et al.*, 2006; Mateo *et al.*, 2011).

Sin embargo, la naturaleza es tan diversa que no es posible esperar que los modelos nos reflejen con precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies (Mateo *et al.*, 2011). Debido a que los modelos sólo son una representación que sintetiza la relación entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios. La modelación del nicho ecológico, es una técnica que actualmente esta evolución donde aún queda mucho trabajo por hacer principalmente desde el punto de vista metodológico, dado que la capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, los cuáles regularmente son insuficientes (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). Los resultados de este trabajo, mostraron diferencias con respecto a las predicciones generadas por MaxEnt y GARP lo que sugiere que un método en concreto no es lo mejor para todas las situaciones; por lo que, siempre que sea posible se deben realizar trabajos aplicando diferentes técnicas de modelación (Hirzel y Lay, 2008).

Por otro lado, debido a que existe la necesidad de comprender mejor los mecanismos demográficos que subyacen en la distribución de las especies, hay temas que deben abordarse si se quiere detectar una fuerte evidencia de si los cambios en la distribución de las especies son inducidos por el clima (directa o indirectamente), o por otros factores de confusión, para poder hacer entre otras cosas predicciones acerca de cómo responderán frente a escenarios de cambio climáticos (Chamberlain *et al.*, 2012).

En este sentido, los resultados de este estudio indicaron cambios en la altitud promedio de los requerimientos ambientales del nicho ecológico para las dos especies de *Aspidoscelis* como respuesta al escenario de cambio climático liberal CGCM2SRES A2. Este tipo de estudios a lo largo de un gradiente altitudinal son vitales para el estudio de la distribución de especies, dado que a escalas menores -cientos de metros o menos-, es probable que la distribución responda a factores como la distribución de recursos y variaciones microtopográficas en las condiciones ambientales, reduciendo así las influencias macroecológicas (Shoo *et al.*, 2006).

Generalmente, los cambios altitudinales son demasiado localizados, por lo que, es fácil entender por qué hay relativamente pocas pruebas de la variación altitudinal en la distribución de las especies. Normalmente, los datos de la más alta calidad correspondientes a la distribución histórica y reciente de las especies pueden revelar desplazamientos de altitud (Parmesan, 1996). En este sentido, una de las aportaciones fundamentales de este trabajo fue el desarrollo de una nueva técnica para la estimación de posibles cambios en la distribución altitudinal de las especies. El uso de los Sistemas de Información Geográfica y los Modelos de Nicho Ecológico en conjunto con pruebas estadísticas sofisticadas como los estimadores de densidad por kernel (EDK) y la determinación de los componentes Gaussianos dominantes en un conjunto de datos son una herramienta útil para predecir si es posible o no que haya variación altitudinal de las condiciones ambientales necesarias para una especie y de esta manera inferir probables cambios en su distribución geográfica.

No obstante, a pesar de que se ha detectado en éste y en otros trabajos que los cambios en la distribución altitudinal de las especies es una respuesta potencial ante el calentamiento global, aún quedan por evaluar diversos mecanismos y procesos que podrían darnos una visión más completa de los factores que determinan la distribución de las especies. Ya que algunos de los componentes del medio abiótico que influyen en la distribución de los organismos como la radiación UV, la presión atmosférica y los niveles de oxígeno varían por factores relacionados a la altitud *per se*, en lugar de ser debido a influencias climáticas o antropogénicas (Martin, 2001). Por esta razón, analizar ciertos parámetros de historia de vida tales como la tasa de supervivencia, la estructura de edades, la abundancia y el éxito reproductor podrían proporcionarnos evidencia más contundente de los posibles efectos del calentamiento global en las especies (Van Horne, 1983).

Asociado a lo anterior, el estudio sobre los suelos es importante para muchas especies, debido a que el suelo logra un nivel trófico clave en las cadenas ecológicas de alimentación y son fundamentales para la estructura y función de los ecosistemas (Edwards *et al.*, 2007). Por ejemplo, la respuesta de los suelos al cambio climático es trascendental para el desarrollo de la vegetación y la disponibilidad de invertebrados terrestres, además de que puede ser crucial para la capacidad de algunas especies para hacer cambios altitudinales en su distribución y no debe asumirse que las condiciones del suelo varían conjuntamente con el clima ya que éste puede ser un proceso a más largo plazo (von dem Bussche *et al.*, 2008). Por este motivo, la topografía también es un factor importante a considerar en estudios sobre los efectos del calentamiento global (Freppaz *et al.*, 2010).

Para las especies de *Aspidoscelis* el tipo de suelo es de suma importancia para la localización de los sitios de anidación y el desarrollo embrionario (Trauth, 1983). Las hembras generalmente mantienen los huevos al interior de los oviductos por cortos periodos de tiempo que oscilan entre los 7 y los 20 días (McCoy y Hoddenbach, 1966; Christiansen, 1971), siendo éste un mecanismo para evadir los efectos negativos de las altas temperaturas corporales durante la gestación. En cambio, esto promueve que la mayor parte del desarrollo embrionario se lleve a cabo en los sitios de anidación, haciéndolos especialmente vulnerables a variaciones climáticas como el calentamiento global. Por esta razón debe de considerarse el estudio de los requerimientos de anidación de las especies de *Aspidoscelis* en estudios posteriores con la finalidad de integrar aquellas variables que son determinantes en su distribución geográfica.

Como se mencionó anteriormente, la modelación del nicho ecológico ha demostrado ser una herramienta de gran utilidad para predecir la distribución de las especies, aunque aún existen ciertas limitaciones que es necesario tomar en cuenta al momento de interpretar los resultados. Y aunque muchas de estas limitaciones son inherentes al proceso y difícilmente salvables, otras están siendo objeto de investigaciones en la actualidad. Por ejemplo, las relaciones bióticas juegan un papel fundamental en la distribución de las especies. Pero debido al desconocimiento sobre su dinámica a nivel de especies individuales se ha originado que sencillamente se ignoren a la hora de generar los modelos en la gran mayoría de trabajos (Mateo *et al.*, 2011).