



---

---

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA**

**Patrones geográficos de la diversidad del  
género *Phrynosoma* (Wiegmann, 1828)  
(Reptilia: Phrynosomatidae) en México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO  
DE:  
BIOLOGO**

**P R E S E N T A:**

**HERNÁNDEZ QUINTERO CÉSAR AUGUSTO**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**

**ASESOR DE TESIS:  
M. EN C. GENARO MONTAÑO ARIAS**



**CIUDAD DE MÉXICO, 2016**



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.

“Todos los hombres sueñan, pero no por igual. Los que sueñan de noche en los polvorientos recovecos de su mente, despiertan en el día para encontrar que era vanidad, pero los que sueñan de día son hombres peligrosos, porque pueden actuar sobre sus sueños con los ojos abiertos para hacerlos realidad.”

Thomas E. Lawrence

## **Agradecimientos**

A la beca de MANUTENCION (antes PRONABES) por el apoyo a lo largo de la carrera.

Al programa BECAS PARA TITULACIÓN EXALUMNOS DE ALTO RENDIMIENTO CICLO ESCOLAR 2015-2016, UNAM, por el apoyo para que esta tesis fuera realidad.

A mi alma máter, la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por brindarme la posibilidad de pertenecer a ella, así como haberme permitido formarme como biólogo y hacerme sentir en todo momento orgullosamente parte de la UNAM.

A mi director de tesis, amigo y maestro Dr. David Nahúm Espinosa Organista, por la oportunidad de realizar esta tesis bajo su tutela, por la orientación académica y por todos los consejos, por su paciencia y sobre todo por haberme enseñado tantas cosas.

A mi asesor el M. en C. Genaro Montaña Arias por haberme brindado su amistad, sus consejos y su paciencia, y por guiarme desde el primer día que comencé a trabajar con él, gracias porque con su apoyo he aprendido mucho.

Quedo muy profundamente agradecido con mi comité tutorial, el Dr. Manuel Feria Ortiz, el M. en C. Uri Omar García Vázquez y al Biól. Roberto Cristóbal Guzmán por sus comentarios y observaciones que fortalecieron el presente escrito y por la oportunidad de aprender de ellos.

A todas aquellas personas que conocí a lo largo de la carrera y que tuve la fortuna de llamar amigos los cuales formaron parte de mi crecimiento académico y personal, gracias por brindarme recuerdos que apreciaré por el resto de mi vida.

## **DEDICATORIA**

Este trabajo lo dedico con todo mi amor a toda mi familia, pues sin ella no hubiera llegado a ningún lado, son mi inspiración y mi fortaleza. En especial a mis padres: Eva Quintero Valdez y Cesareo Hernández Pérez. Quienes 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 llegar tan lejos.

A todos mis amigos gracias por estar siempre conmigo en las buenas y en las malas, por no dejarme caer en los peores momentos, porque sin ustedes nunca hubiera podido salir adelante y esta etapa de mi vida hubiera sido menos divertida.

A todos los excelentes profesores que me brindaron su apoyo a lo largo de la carrera ya que gracias a ellos me encuentro en este punto de mi vida.

A mis maestros que también considero mis amigos, Genaro Montaña y David Espinosa, gracias por brindarme sus conocimientos y de la misma manera su amistad, por enseñarme también de la vida, gracias por todo.

## Tabla de contenido

RESUMEN .....	1
INTRODUCCIÓN .....	2
MARCO TEÓRICO .....	3
Reptiles en México .....	3
Descripción del género <i>Phrynosoma</i> .....	4
Diversidad .....	7
Análisis espacial.....	7
JUSTIFICACIÓN .....	10
OBJETIVO GENERAL .....	10
Objetivos particulares.....	10
MÉTODO.....	10
Obtención y validación de la información .....	10
Depuración de datos .....	11
Modelación espacial de diversidad .....	12
Modelos de distribución espacial .....	12
Comparación de filogenia y distribución .....	14
RESULTADOS .....	16
Depuración de base de datos .....	16
Diversidad del género <i>Phrynosoma</i> .....	18
Modelación de distribución potencial.....	22
Comparación de filogenia y distribución .....	41
ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS .....	43
Depuración de base de datos .....	43
Diversidad del género <i>Phrynosoma</i> .....	43
Modelación de distribución potencial.....	47
Distribución potencial de <i>Phrynosoma asio</i> .....	47
Distribución potencial de <i>Phrynosoma blainvillii</i> .....	47
Distribución potencial de <i>Phrynosoma braconnieri</i> .....	48
Distribución potencial de <i>Phrynosoma cerroense</i> .....	48
Distribución potencial de <i>Phrynosoma cornutum</i> .....	49
Distribución potencial de <i>Phrynosoma coronatum</i> .....	49
Distribución potencial de <i>Phrynosoma ditmarsii</i> .....	50
Distribución potencial de <i>Phrynosoma douglasii</i> .....	50

Distribución potencial de <i>Phrynosoma hernandesi</i> .....	50
Distribución potencial de <i>Phrynosoma mcallii</i> .....	51
Distribución potencial de <i>Phrynosoma modestum</i> .....	51
Distribución potencial de <i>Phrynosoma orbiculare</i> .....	52
Distribución potencial de <i>Phrynosoma platyrhinos</i> .....	52
Distribución potencial de <i>Phrynosoma solare</i> .....	53
Distribución potencial de <i>Phrynosoma taurus</i> .....	53
Distribución potencial de <i>Phrynosoma wigginsi</i> .....	53
Comparación de filogenia y distribución .....	55
CONCLUSIONES .....	58
LITERATURA CITADA .....	59
ANEXOS .....	66
Anexo I .....	66
Anexo II .....	75
Anexo III .....	83

## Índice de cuadros y figuras

### Cuadros

Cuadro 1. Especies utilizadas	11
Cuadro 2. Variables bioclimáticas	13
Cuadro 3. Número de registros para cada una de las bases de datos de las especies del género <i>Phrynosoma</i>	16
Cuadro 4. Variables utilizadas para los modelos ajustados de cada una de las especies.	22
Cuadro 5. Clasificación de los modelos de distribución espacial tomando en cuenta el valor del AUC de entrenamiento.	39
Cuadro 6. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) de las 19 variables de las especie <i>P. ditmarsii</i> y <i>P. hernandesii</i> .	40
Cuadro 7. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) comparando las distribuciones de las 19 variables de las especies <i>P. cerroense</i> y <i>P. wigginsi</i> .	41
Cuadro 8. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) comparando las distribuciones de las 19 variables de las especies <i>P. braconnieri</i> y <i>P. Taurus</i> .	42

### Figuras

Figura 1. Filogenia de máxima verosimilitud inferida de los datos combinados de morfología y secuencias de bases en DNA	15
Figura 2. Mapa de la distribución geográfica conocida	17
Figura 3. Mapa de la riqueza de especies del género <i>Phrynosoma</i>	18
Figura 4. Mapa de diversidad beta de las especies del género <i>Phrynosoma</i>	18
Figura 5. Mapa de posible endemismo ecológico de las especies del género <i>Phrynosoma</i> .	19
Figura 6. Cluster de disimilitud	19
Figura 7. Mapas de áreas de similitud	20
Figura 8. Curvas de acumulación de especies basadas en estimadores de incidencia.	20
Figura 9. Curvas de acumulación de especies basadas en estimadores de abundancia	21
Figura 10. Grafica del incide Chao 2	21
Figura 11. Modelo de distribución espacial <i>P. asio</i>	23
Figura 12. Corte del modelo de distribución <i>P. asio</i>	23
Figura 13. Modelo de distribución <i>P. blainvillii</i>	24

Figura 14. Corte del modelo de distribución <i>P. blainvillii</i>	24
Figura 15. Modelo de distribución <i>P. braconnieri</i>	25
Figura 16. Corte del modelo de distribución <i>P. braconnieri</i>	25
Figura 17. Modelo de distribución <i>P. cerroense</i>	26
Figura 18. Corte del modelo de distribución <i>P. cerroense</i>	26
Figura 19. Modelo de distribución <i>P. cornutum</i>	27
Figura 20. Corte del modelo de distribución <i>P. cornutum</i>	27
Figura 21. Modelo de distribución <i>P. coronatum</i>	28
Figura 22. Corte del modelo de distribución <i>P. coronatum</i>	28
Figura 23. Modelo de distribución <i>P. ditmarsii</i>	29
Figura 24. Corte del modelo de distribución <i>P. ditmarsii</i>	29
Figura 25. Modelo de distribución <i>P. douglasii</i>	30
Figura 26. Corte del modelo de distribución <i>P. douglasii</i>	30
Figura 27. Modelo de distribución <i>P. hernandesi</i>	31
Figura 28. Corte del modelo de distribución <i>P. hernandesi</i>	31
Figura 29. Modelo de distribución <i>P. mcallii</i>	32
Figura 30. Corte del modelo de distribución <i>P. mcallii</i>	32
Figura 31. Modelo de distribución <i>P. modestum</i>	33
Figura 32. Corte del modelo de distribución <i>P. modestum</i>	33
Figura 33. Modelo de distribución <i>P. orbiculare</i>	34
Figura 34. Corte del modelo de distribución <i>P. orbiculare</i>	34
Figura 35. Modelo de distribución <i>P. platyrhinos</i>	35
Figura 36. Corte del modelo de distribución <i>P. platyrhinos</i>	35
Figura 37. Modelo de distribución <i>P. solare</i>	36
Figura 38. Corte del modelo de distribución <i>P. solare</i>	36
Figura 39. Modelo de distribución <i>P. taurus</i>	37
Figura 40. Corte del modelo de distribución <i>P. taurus</i>	37
Figura 41. Modelo de distribución <i>P. wigginsi</i>	38
Figura 42. Corte del modelo de distribución <i>P. wigginsi</i>	38
Figura 43. Comparación <i>P. ditmarsii</i> y <i>P. hernandesi</i>	56
Figura 44. Comparacion <i>P. wigginsi</i> y <i>P. cerroense</i>	57
Figura 45. Comparacion <i>P. braconnieri</i> y <i>P. taurus</i>	57

## RESUMEN

La fauna de reptiles en México es una de las más diversas del mundo e incluye además una alta proporción de especies endémicas. Esta diversidad rebasa las 804 especies, por lo que México ocupa el segundo lugar en riqueza de especies de este grupo a nivel mundial. Los lagartos cornudos, o falsos camaleones, pertenecen al género *Phrynosoma* (Phrynosomatidae: Squamata). En el país, este género tiene 35% de endemismos de las 17 especies existentes en todo el mundo. El objetivo de este trabajo fue evaluar la diversidad taxonómica del género *Phrynosoma* en México y modelar su distribución geográfica potencial. Para ello se hizo una consulta a la base de datos de GBIF para obtener información acerca de los registros con los que cuenta cada una de las especies del género. Posteriormente con la ayuda de diversas herramientas como *Biodiverse* y *Estimates*, se evaluó la riqueza, el recambio de especies y las posibles zonas de endemismo, Maxent para generar modelos de predicción de distribución de especies y Stata 11, para realizar pruebas de Kolmogórov-Smirnov de las especies cercanamente emparentadas en la filogenia propuesta por Léache (2006). Además de las variables bioclimáticas obtenidas de WorldClim.

Los resultados indican que los estados con mayor diversidad son Sonora y Chihuahua, mientras que el estado con mayor tasa de recambio es Sonora. Se obtuvieron 16 modelos de distribución espacial (MDE) con sus respectivos cortes de presencia-ausencia. Los modelos fueron evaluados para determinar su capacidad de predicción mediante las curvas ROC y se pudieron clasificar en cinco categorías: 0.50-0.60 = insuficiente; 0.60-0.70 = pobre; 0.70-0.80 = promedio; 0.80-0.90 = bueno; 0.90-1 = excelente. El ajuste de estos modelos tuvo un comportamiento de pobre a excelente. La comparación entre las distribuciones de especies cercanamente emparentadas mostró que todas ellas tienen distribuciones espacial y geográficamente excluyentes (alotopía y alopatria, respectivamente). Sólo dos especies, *P. cerroense* y *P. cornutum*, tuvieron modelos con ajuste muy pobre, debido a falta de información, la alteración de sus hábitats o debido a la resolución de las coberturas, lo que hizo difícil la predicción adecuada de la distribución de estas especies. No obstante, con base en lo anterior, se pueden proponer áreas prioritarias para concentrar mayor atención en el conocimiento sobre la distribución de las especies de este género y proyectar el impacto que algunas variables climáticas actuales pueden sufrir al modificar su hábitat.

## INTRODUCCIÓN

Los llamados países megadiversos son aquellos que por combinación de su diversidad biológica suman la máxima biodiversidad acumulada posible, tanto en número de ecosistemas (terrestres y acuáticos), como de especies y riqueza genética. A nivel mundial se reconocen 12 países megadiversos, que en conjunto albergan casi el 70% de las especies del planeta, en ellos se encuentran: Australia, Brasil, Costa Rica, Colombia, China, Ecuador, Nueva Guinea, México, Indonesia, Kenia, Papúa y Perú (CONABIO, 2006; Sarukhán *et al.*, 2009). México es uno de los cinco países megadiversos del mundo ya que concentra entre 10 y 15% de las especies terrestres en sólo 1.3% de la superficie ambiental. Con la precaución que implica la constante generación de información nueva, se puede decir que México ocupa el primer lugar mundial en cuanto al número de especies de reptiles (717), el cuarto lugar en anfibios (295), el segundo lugar en mamíferos (500), el undécimo en aves (1 150) y posiblemente el cuarto lugar en angiospermas, ya que se calcula que tiene 25 000 especies (Plascencia *et al.*, 2011)

La asombrosa biodiversidad de México se debe tanto a su posición biogeográfica —gran parte de su territorio se encuentra dentro de la zona tropical—, como a que en su territorio se traslapan las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical. Otros factores que incrementan su biodiversidad son su intrincado relieve, la variedad climática y su compleja historia geológica (Ramamoorthy *et al.*, 1998; Sarukhán *et al.*, 2009).

La biodiversidad es la mayor riqueza de nuestro planeta, ya que ha asegurado el mantenimiento de la vida a lo largo de los diferentes eventos geológicos que han acontecido en la Tierra. Las actividades que realiza el ser humano en los ecosistemas está poniendo en peligro la biodiversidad, provocando la extinción de numerosas especies a un ritmo muy alto, con graves consecuencias en la biosfera, por lo cual es importante realizar estudios para la conservación de los organismos.

# MARCO TEÓRICO

## Reptiles en México

Los reptiles mexicanos se han estudiado por lo menos desde tiempos de la colonia (Flores-Villela, 1993). Pero es hasta después de que México se independizó de España que se inició el estudio formal de este grupo. No obstante, en el *Systema Naturae* de Linneo, publicado en 1753, ya se habían registrado varias especies de reptiles mexicanos. De ellas, 13 siguen siendo válidas actualmente.

Con una superficie territorial 3.5 veces mayor que la de México, Australia posee 880 especies de reptiles, mientras que en nuestro territorio se han descrito 864 especies (Flores-Villela y García-Vázquez, 2013), por lo que México ocupa el segundo lugar en el número de especies de este grupo.

Los primeros vertebrados perfectamente adaptados a vivir en ambientes de tierra emergida fueron los reptiles, que aparecieron a mediados del periodo Carbonífero, presentando dos grandes modificaciones con respecto a los anfibios: presencia de piel seca y queratinizada, para evitar la pérdida de agua, y la independencia reproductiva del agua, debido a la presencia de un huevo que puede ser depositado fuera de ésta, gracias a que posee una cáscara impermeable y al surgimiento del amnios, el cual cumple la función del medio líquido (Fernández-Álamo, 2007).

Los reptiles se han reconocido como grupo desde 1768. Sin embargo, en las últimas dos décadas se tiene conciencia de que éstos no forman un grupo natural. Los cocodrilos comparten sinapomorfías con las aves y no con otros reptiles. No obstante, se han definido a los reptiles vivientes como amniotas; con carencia de glándulas en el tegumento y poca vascularización; con escamas o placas epidérmicas; en algunas especies con osteodermos; con garras en los dedos, generalmente pentadáctilos; con cuatro extremidades, aunque algunos grupos presentan reducción o pérdida de las mismas (e.g., algunas familias de lagartijas, la gran mayoría de las anfisbenias y las serpientes); sin paladar secundario, excepto en cocodrilos; con un cóndilo occipital; con atlas y axis; presencia de caja torácica, puede estar modificada en tortugas; con fecundación interna, órganos copuladores, excepto en tuataras; con corazón tri-cavitario, excepto en cocodrilos (Vitt & Caldwell, 2009).

Debido a que existe mucho desacuerdo en cómo clasificar a los grupos mayores de reptiles, se ha propuesto no asignarles categoría linneana. Los grupos que se reconocen son Testudines o Chelonia (tortugas), Lepidosauria o Squamata (tuataras, anfisbenias, lagartijas y serpientes), Archosauria (cocodrilos, aves y

otros grupos fósiles) (Pough *et al.*, 2004). Existen actualmente 9,547 especies de reptiles en el mundo (Uetz, 2013).

Los reptiles son de gran importancia biológica, ya que en la cadena trófica se alimentan de roedores, insectos y son un gran control de plagas. Por desgracia su población ha ido decreciendo, ya sea por la destrucción de sus hábitats naturales o incluso porque a veces se consideran equivocadamente como "plagas".

Las lagartijas ocupan varios hábitats: terrestres, fosoviales, arborícolas, semiacuáticas, latebrícolas y trogloditas. La mayoría de ellas son diurnas, pero hay muchas especies crepusculares y nocturnas (Halliday y Adler, 2002).

Muchas especies de lagartijas son insectívoras, o carnívoras (e.g. Varanidae), hay algunas especies herbívoras y que comen algas marinas (*Amblyrhynchus cristatus*). Las especies de lagartijas van desde unos cuantos milímetros de longitud (*Brookesia micra*) a 150 cm como el dragón de Komodo (Halliday & Adler, 2002).

Las lagartijas son cosmopolitas en su distribución; están en todas las masas terrestres menos en Groenlandia, Islandia y Antártida; una especie llega al círculo polar Ártico (*Lacerta vivipara*) y están mejor distribuidas en islas que otros Squamata (Porter, 1972).

Se reconocen aproximadamente unas 5 851 especies de lagartijas (modificado de Uetz, 2013). Desde la publicación de la filogenia morfológica de Estes *et al.* (1988) se ha descubierto que las lagartijas no son un grupo natural, ya que dentro de ellas están anidadas las serpientes y las anfisbenias. A este respecto se han publicado una gran cantidad de filogenias tratando de investigar las relaciones filogenéticas entre las diferentes familias de lagartijas, algunas de las más recientes son Mulcahy y colaboradores (2012) y Pyron y colaboradores (2013).

## **Descripción del género *Phrynosoma***

La familia Phrynosomatidae contiene a las lagartijas morfológica y ecológicamente más diversas. Tienen una gran variedad de hábitos, hay lagartijas terrestres, arborícolas y saxícolas. Se distribuyen desde el sur de Canadá hasta Panamá. Contiene nueve géneros con más de 136 especies (Canseco-Marquez & Gutiérrez-Mayen, 2010).

Los 'lagartos cornudos', 'llora sangre' o 'falsos camaleones' son un género de saurópsidos escamosos de la familia Phrynosomatidae. El género *Phrynosoma* cuenta con 18 especies según The Reptile Database (Uetz, 2014):

- *Phrynosoma asio* Cope, 1864
- *Phrynosoma blainvillii* Gray, 1839
- *Phrynosoma braconnieri* Duméril & Bocourt, 1870
- *Phrynosoma cerroense* Stejneger, 1893
- *Phrynosoma cornutum* (Harlan, 1824)
- *Phrynosoma coronatum* (Blainville, 1835)
- *Phrynosoma ditmarsii* Stejneger, 1906
- *Phrynosoma douglasii* (Bell, 1828)
- *Phrynosoma goodei* Stejneger, 1893
- *Phrynosoma hernandesi* Girard, 1858
- *Phrynosoma mcallii* (Hallowell, 1852)
- *Phrynosoma modestum* Girard, 1852
- *Phrynosoma orbiculare* (Linnaeus, 1758)
- *Phrynosoma platyrhinos* Girard, 1852
- *Phrynosoma sherbrookei* Nieto-Montes de Oca, Arenas-Moreno, Beltrán-Sánchez & Leaché, 2014
- *Phrynosoma solare* Gray, 1845
- *Phrynosoma taurus* Dugès, 1873
- *Phrynosoma wigginsi* Montanucci, 2004

(*Phrynosoma goodei* y *Phrynosoma sherbrookei* no estuvieron incluidas en los registros de la base de datos consultada en GBIF).

Los lagartos cornudos (género *Phrynosoma*) se encuentran entre los reptiles más distintivos de Norteamérica y de Mesoamérica debido a su inusual morfología y su historia de vida (Leaché & McGuire, 2006).

Las especies de *Phrynosoma* se caracterizan por tener el cuerpo aplanado en forma oval con una hilera de espinas rodeando los costados y una especie de cuernos en la cabeza. La forma y número de los cuernos en la cabeza varía según la especie.

La presencia de prominentes cuernos craneales es una de las características anatómicas más conspicuas de *Phrynosoma* (Sherbrooke, 2003), y estos cuernos, se presume, que funcionan como una defensa contra los depredadores (Young, 2004). Sus especies se distribuyen en América, desde el sur de Canadá hasta Guatemala.

Con la excepción de *P. ditmarsii* y *P. sherbrookei* descrita en 1906, todas estas especies se describieron en el siglo XIX o, en el caso de *P. orbiculare*, incluso antes. Sin embargo, sólo 12 de ellos fueron reconocidas antes de 1997. Desde entonces, el número de especies dentro de *Phrynosoma* ha aumentado a 18, principalmente debido a las reevaluaciones de los límites dentro de los grupos de especies polítipicas, y la elevación de las subespecies (Bryson *et al.*, 2012).

Estas lagartijas dependen de energías externas de calor para realizar sus funciones vitales, y son principalmente activas por las mañanas y las tardes. Cuando se torna ardiente el sol, éstas buscan lugares con sombra para descansar y regular su temperatura; por las noches regresan a su refugio que puede encontrarse en ramas, hoyos en la tierra o bajo piedras. Habitan una gran variedad de hábitats.

Los falsos camaleones se caracterizan por sus escamas modificadas en espinas defensivas en todo su cuerpo tanto en machos como en hembras, con escasa diferenciación sexual a simple vista. Los machos sólo se distinguen por presentar la cola un poco más grande y más ancha al principio de la cloaca donde resguardan sus órganos copuladores (hemipenes) y la presencia de un par de escamas poscloacales, un poco más grandes que las demás escamas. El color de estas lagartijas varía de tonos cafés, rojizos, blanquecinos y amarillos y de claros a oscuros, dependiendo del ambiente, lo cual no es un rasgo necesario para la distinción entre sexos ni especies (Raya García, 2013).

La reproducción de estas lagartijas es de tipo sexual y en cuanto a la alimentación de estos animales es una de sus características más sobresalientes: por lo general las hormigas son el principal alimento, aunque no todas las especies de hormigas son aceptadas. Sin embargo, escarabajos y chapulines también son consumidos y bajo ciertas circunstancias pueden llegar a constituir el principal volumen de su dieta. Lemos-Espinal y colaboradores (2004) reportaron la dieta de especímenes de Samalayuca, Chihuahua. Por lo general, buscan a sus presas en áreas abiertas, moviéndose en silencio, o simplemente las esperan, aunque también se les ha visto cerca de los hormigueros. Cuando divisan a su presa, los lagartos cornudos la atrapan rápidamente con su lengua pegajosa para luego tragarla. Sin embargo, este depredador de hormigas puede convertirse a su vez en presa fácil, pues cuando está a la caza se expone a sus depredadores más comunes: coyotes, serpientes, ardillas, perros, gatos y aves rapaces y de rapiña, como halcones y zopilotes (Raya García, 2013).

La lagartija cornuda pone en práctica algunas tácticas de supervivencia, siendo la más común la de pasar inadvertida ante su depredador. Para ello se inmoviliza y se pierde en su entorno (crípsis). Si no lo consigue así, lo que realiza a continuación es inflarse o aplanarse como un disco, exponiendo sus espinas de

modo defensivo al depredador. En caso de que no funcione esta estrategia, el gran lagarto cornudo ataca con su arma química oculta: lanza un chorro de sangre, como es el caso de *Phrynosoma orbiculare* y *Phrynosoma cornutum* (de ahí que se le llame lora sangre) sobre la nariz, boca y ojos, es decir, las partes sensibles del depredador, provocando su huida. Y mientras el lagarto cornudo encuentra escondite o simplemente escapa, el depredador aprenderá a no volver a molestarlo. Ningún otro ser vivo tiene la capacidad de actuar como lo hacen los lagartos cornudos (Raya-García, 2013).

## **Diversidad**

La diversidad puede ser definida simple y operativamente como el número de especies presentes en una comunidad (Pielou, 1975), es decir, la riqueza. En 1921, Arrhenius formuló un modelo que relaciona el número de especies con el tamaño del área, de acuerdo con una relación potencial que se convierte a una lineal si el modelo es transformado a su forma logarítmica. Otros autores relacionan la riqueza de las especies con parámetros ambientales y algunos proponen que la distribución de las especies está frecuentemente relacionada con ellos (Davis *et al.*, 1990; Ceballos & Brown, 1995; Shvarts *et al.*, 1995).

Cuando hablamos de biodiversidad no podemos referirnos exclusivamente al número de especies que habitan un área determinada (riqueza de especies). Se trata de un concepto más amplio que engloba otras características como la abundancia relativa de cada una de ellas. En general, las especies se distribuyen según proporciones geométricas o logarítmicas de abundancia, desde muy abundantes hasta raras. Cuanto mayor es el grado de dominancia de unas y rareza de otras, menor es la biodiversidad de la comunidad. La biodiversidad también depende del grado de relaciones que se establecen entre todas las especies y de éstas con el biotopo. La biodiversidad se muestra como una expresión de heterogeneidad a otros niveles: genético (variabilidad genética de cada una de las especies), geográfico (variabilidad de ecosistemas que existen en una determinada área) y dentro de cada ecosistema (variabilidad espacial y temporal de la riqueza) (Mateo, 2008).

En general, los estimadores de la riqueza de especies caen dentro de cuatro categorías: (1) número de especies observadas ( $S_{obs}$ ), (2) extrapolaciones de curvas de especies-área, (3) integración de la distribución log-normal y (4) estimadores no paramétricos (Palmer 1990).

## **Análisis espacial**

La biogeografía es la ciencia que describe la distribución de los organismos en el espacio y el tiempo y estudia los factores de los que depende. Uno de los objetivos de esta disciplina es el estudio de las áreas potenciales para el

desarrollo de especies. De acuerdo con Nelson (1985), la biogeografía estudia los patrones espaciales y espacio-temporales de la biodiversidad. Esta disciplina llenó un hueco entre la biología y la geología y su objetivo principal es la descripción y análisis de la distribución de los seres vivos tanto en el momento actual como en un pasado (Espinosa *et al.*, 2002). Es una herramienta indispensable a la hora explicar la distribución espacial de la biodiversidad. Esta disciplina aborda el estudio de cómo las especies han respondido a los diferentes cambios en las condiciones ambientales a lo largo de la historia geológica del planeta (estado de no-equilibrio). Una de estas respuestas es la adaptación espacial (Lobo, 2000), que consiste en el desplazamiento hacia lugares donde las condiciones ambientales son más favorables.

El análisis espacial de la diversidad biológica es fundamental para la biogeografía y ecología. El aumento de la disponibilidad de los datos georreferenciados, junto con los árboles filogenéticos y los datos de relación basada en matrices, implica que ahora es posible para los investigadores analizar los patrones espaciales de una amplia gama de índices de biodiversidad. Algunos ejemplos son la riqueza de especies, restricción taxonómica gama y endemismo (Crisp *et al.*, 2001; Laffan & Crisp, 2003), la diversidad genética (Bickford *et al.*, 2004), la diversidad filogenética (Faith, 1992), endemismo filogenético (Rosauer *et al.*, 2009), y recambio de especies (Whittaker, 1960), así como las correlaciones de estos patrones con condiciones relacionadas ambientales y de otro tipo (Bickford & Laffan 2006; Ferrier *et al.*, 2007).

Los modelos predictivos sobre el nicho ecológico de las especies se basan en el análisis de las condiciones ambientales de los sitios con presencias conocidas (Peterson *et al.*, 1999). El objetivo de estos métodos de modelación es predecir la idoneidad del medio ambiental para las especies, en función de su nicho ecológico (Phillips *et al.*, 2006).

Los modelos de distribución espacial (MDE) son modelos empíricos que relacionan puntos de presencia o abundancias conocidos con variables climáticas, mediante algoritmos matemáticos que extrapolan la información de los registros de campo, a donde no se cuenta con datos de presencia (Guisan & Zimmermann, 2000). Estas relaciones pueden ser visualizadas y manipuladas en un sistema de información geográfica (SIG), toda vez que las respuestas de salida son, entre otras, mapas que predicen la localización de hábitats adecuados para que determinada especie se encuentre en ellos (Raxworthy *et al.*, 2003; Guisan & Thuiller, 2005; Sánchez-Cordero *et al.*, 2005).

Los MDE están basados en el concepto de nicho ecológico, toda vez que surgen del establecimiento de relaciones entre la distribución conocida de una especie (indicador de las condiciones que le permiten mantener a una población

viable en el tiempo) y un grupo de variables independientes o ambientales (Peterson, 2001; Milesi & López, 2005).

A la fecha se han desarrollado varios algoritmos o modelos estadísticos que son utilizados para hacer este tipo de predicciones. Sin embargo, entre éstos son dos los que resaltan por el grado de eficacia al momento de construir los modelos: Genetic Algorithm for Rule-set Prediction, GARP (Stockwell & Peters, 1999) y Maximum Entropy, MAXENT (Phillips *et al.*, 2006). Ambos se distinguen entre otros algoritmos debido a que tienen un mejor ajuste entre la información conocida y la predicción, al momento de generar modelos a partir de datos sólo de presencia (Elith *et al.*, 2006). Al evaluar ambos algoritmos, se ha encontrado que la tendencia de GARP es a sobre-predecir la distribución, mientras que MAXENT, tiende a sobre ajustar la misma (Hernández *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006).

MAXENT es un método de inteligencia artificial que construye los MDE utilizando la distribución de la máxima entropía para encontrar las condiciones más similares en donde se ha registrado una especie. Este método toma como referencia la información ambiental (coberturas climáticas) de dichos registros y el resultado que se obtiene es un mapa de pixeles donde se define la probabilidad de la distribución: pixeles con valores altos de esta probabilidad se traducen como el conjunto de características ambientales (o del tipo que se utilizaron para construir el modelo) ideales para que la especie pueda estar presente (Phillips *et al.*, 2006).

La elección apropiada de las variables ambientales para el modelado de nicho, afecta también el grado en el cual el modelo se pueda generalizar a otras regiones fuera del área de estudio o a otros periodos de tiempo (Phillips *et al.*, 2006).

A la fecha se ha utilizado el algoritmo de MAXENT para generar distribuciones potenciales en diversos grupos y para distintos objetivos, por ejemplo en coleópteros (Escalante *et al.*, 2009), lepidópteros (Hernández *et al.*, 2006), fitoplancton (Ibarra-Montoya *et al.*, 2010) plantas (Elith *et al.*, 2006), aves (Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006; Ortega-Huerta & Peterson, 2008; McCormack *et al.*, 2009; Bravo-Cadena, 2011), mamíferos (Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Papes & Gaubert, 2007; Bolívar-Cimé, 2009; Herrera-Muñoz, 2011), anfibios (Hernández *et al.*, 2006) y reptiles (Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Gadsden *et al.*, 2012).

La construcción de modelos de distribución espacial como una herramienta para aproximarse a conocer la biodiversidad, resulta bastante útil, cuando se tienen pocos registros que den una idea de la distribución de las especies involucradas (Pineda y Lobo, 2009).

## JUSTIFICACIÓN

En la actualidad existen diversas herramientas para el análisis de los patrones espaciales e índices de biodiversidad los cuales facilitan la tarea de los investigadores. La posibilidad de reunir grandes bases de datos, junto con las herramientas computacionales requeridas para analizarlas, actualmente está incrementando el valor de las colecciones, los museos y el trabajo de los taxónomos en el mundo. Entender la relación entre las especies y su hábitat es de gran importancia ya que con esto se pueden realizar modelos de la distribución potencial de estos organismos para poder establecer áreas prioritarias de importancia para el conocimiento y estudio de la herpetofauna.

## OBJETIVO GENERAL

Evaluar la diversidad taxonómica y modelar la distribución potencial del género *Phrynosoma* en México.

### Objetivos particulares

- Evaluar la riqueza y diversidad espacial del género *Phrynosoma*
- Realizar un análisis espacial de la diversidad del género *Phrynosoma*
- Comparar la distribución de seis especies del género con la filogenia tomada de Leaché (2006).

## MÉTODO

### Obtención y validación de la información

Se realizó una consulta en la página Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<http://www.gbif.org>), la cual proporciona de forma libre y abierta información de biodiversidad. La consulta y obtención de datos se enfocó al género *Phrynosoma*. Se realizó una validación de la información en cuanto a nomenclatura taxonómica, como en geografía. La taxonomía y los nombres fueron corroborados mediante una consulta a Reptile DataBase (<http://www.reptile-database.org>), mientras que la validación geográfica se realizó con ayuda de Google Earth.

---

Cuadro 1. Lista de las especies utilizadas en este trabajo

---

- *Phrynosoma asio* Cope, 1864
  - *Phrynosoma blainvillii* Gray, 1839
  - *Phrynosoma braconnieri* Duméril & Bocourt, 1870
  - *Phrynosoma cerroense* Stejneger, 1893
  - *Phrynosoma cornutum* (Harlan, 1824)
  - *Phrynosoma coronatum* (Blainville, 1835)
  - *Phrynosoma ditmarsii* Stejneger, 1906
  - *Phrynosoma douglasii* (Bell, 1828)
  - *Phrynosoma hernandesi* Girard, 1858
  - *Phrynosoma mcallii* (Hallowell, 1852)
  - *Phrynosoma modestum* Girard, 1852
  - *Phrynosoma orbiculare* (Linnaeus, 1758)
  - *Phrynosoma platyrhinos* Girard, 1852
  - *Phrynosoma solare* Gray, 1845
  - *Phrynosoma taurus* Dugès, 1873
  - *Phrynosoma wigginsi* Montanucci, 2004
- 

### **Depuración de datos**

La depuración geográfica de los datos se realizó de acuerdo al siguiente protocolo: A) se conservaron los registros que contaban con sus coordenadas geográficas (longitud y latitud; los cuales deben estar en decimales), B) se verificaron las coordenadas de las localidades, llevando a cabo así una validación de la distribución de cada una de las especies, y c) se eliminaron los datos redundantes (duplicados y atípicos).

La base de datos validada y depurada en el programa Microsoft® Excel (2013) quedó conformada con los siguientes campos: especie, longitud y latitud.

La eliminación de la autocorrelación espacial se llevó a cabo mediante el programa ArcGIS 10.1 la cual se realizó a una resolución de un kilómetro, obteniendo una base de datos por cada una de las especies.

## **Modelación espacial de diversidad**

Para conocer el patrón espacial de riqueza de especies que presenta el género, se utilizó el programa *Biodiverse* con una rejilla de 0.5 (Laffan *et al.* 2010), utilizando los datos de todas las especies. *Biodiverse* implementa medidas de uso común de diversidad, endemismo y disimilitud, así como nuevas medidas, como endemismo filogenético (Rosauer *et al.*, 2009). También proporciona una plataforma simple para la exploración de datos, tales como la visualización de la distribución de especies y patrones de recambio de especies. Este programa se utilizó para generar mapas de riqueza del género, la diversidad beta (las zonas de recambio de especies), las zonas de endemismo, además de un fenograma y un mapa que muestran las regiones inferidas por disimilitud de especies.

Las estimaciones no paramétricas son importantes, ya que permiten evaluar la riqueza y diversidad que se encuentra en una zona, por medio de estimadores que tienen un fundamento matemático (Moreno, 2001). Para esto se utilizó el programa ArcView, junto con una gradilla de medio grado latitud por medio grado de longitud (0.5X0.5), dentro de los límites de México y herramientas de geoprocésamiento. Así se obtuvo una tabla con los datos de presencia para cada cuadro de la gradilla. Con esta información se realizaron las estimaciones de riqueza y abundancia Chao<sub>1</sub>, Chao<sub>2</sub>, ICE y ACE utilizando el programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2006). Para las estimaciones de incidencia se utilizaron los valores medios (mean values) de los estimadores Uniques, Duplicates, ICE, Chao<sub>2</sub> y Jack<sub>2</sub>; mientras que para abundancia: Singletons, Doubletons, ACE, Chao<sub>1</sub>, Jack<sub>1</sub> y Bootstrap. Posteriormente se construyeron las correspondientes curvas de acumulación.

## **Modelos de distribución espacial**

Los modelos de distribución potencial de las especies fueron generados con el programa MAXENT (versión 3.3.3e), el cual utiliza una serie de registros espaciales (latitud-longitud) combinadas con una serie de características ambientales (variables climáticas). El modelo estima la distribución potencial de las especies con base en la localización de la distribución de máxima entropía (la distribución más próxima a la uniforme) (Bolívar 2009; Phillips *et al.*, 2006).

Las coberturas bioclimáticas que se utilizaron, fueron aquellas propuestas por Hijmans y colaboradores (2005), mismas que están disponibles en línea en la página electrónica de WorldClim (Cuadro 1). Estas coberturas poseen una resolución de medio minuto de longitud (833 m) por medio minuto de latitud (833 m), y representan distintas medidas de temperatura y precipitación a nivel mundial y pueden ser visualizadas en algún programa que manipule datos espaciales,

programas informáticos o sistemas de información geográfica, ArcGis o ArcView por ejemplo (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006). Utilizando ArcGIS 10.1 se incorporó a cada base de datos de cada especie las 19 variables bioclimáticas para realizar un perfil bioclimático y se cortaron las respectivas regiones Ms (polígonos donde se conoce que cada especie ha quedado confinada) a partir de la cobertura Cuencas de Norteamérica.

MaxEnt trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía (cercana a la uniforme), sujeta a limitaciones impuestas por la información disponible en torno a la distribución observada de las especies y las condiciones ambientales del área de estudio.

Cuadro 1. Coberturas climáticas utilizadas para construir los modelos, bajo el algoritmo de MAXENT

Clave	Abreviatura	Descripcion
BIO 1	TPA	Temperatura promedio anual (°C)
BIO 2	ODT	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
BIO 3	ISO	Isotermalidad (°C) (cociente entre parámetros 2 y7)
BIO 4	EDT	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %)
BIO 5	TMPPC	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
BIO 6	TPPF	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
BIO 7	OAT	Oscilación anual de la temperatura (°C) (cociente entre los parámetros 5 y 6)
BIO 8	TPCLL	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
BIO 9	TPCS	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)
BIO 10	TPCC	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
BIO 11	TPCF	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
BIO 12	PA	Precipitación anual (mm)
BIO 13	PPLL	Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
BIO 14	PPS	Precipitación del periodo más seco (mm)
BIO 15	EP	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %)
BIO 16	PCLL	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
BIO 17	PCS	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
BIO 18	PCC	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
BIO 19	PCF	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)

Para las pruebas se utilizó el 20% de los datos para el caso de las especies que contaban con más de 10 registros para los modelos de entrenamiento y un 0% para las que contaban con menos de diez registros, ya que se utilizó el método de replicates para estas especies.

Se generaron 10 réplicas para cada modelo de las especies con menos de 10 registros y se utilizó como método de re-muestreo el de *bootstrap*, el cual indica

que el número de puntos de presencia en cada conjunto es igual al número total de puntos de presencia, por lo que los conjuntos de datos de entrenamiento tendrán registros duplicados (Phillips *et al.*, 2006).

MaxEnt genera una prueba de Jackknife, (Sokal & Rohlf, 1995; Phillips *et al.*, 2006) para calcular la contribución relativa de cada variable a los modelos. Los resultados de esta evaluación se expresan con una medida conocida como “ganancia”. Esta información es de suma importancia para evidenciar los requerimientos ecológicos de cada especie, y que probablemente determinen el área de distribución potencial propia de cada una de las especies.

La tabla de las estimaciones de las contribuciones relativas de las variables ambientales en el modelo y la prueba de Pearson (la cual es una prueba no paramétrica que se utiliza para probar la independencia de dos variables entre sí, mediante la presentación de los datos en tablas de contingencia (Plackett, 1983), sirven para poder seleccionar las variables de mayor importancia que se utilizarán para crear un segundo modelo para cada especie. Para el recorte final de este modelo se aplicó el criterio del décimo percentil.

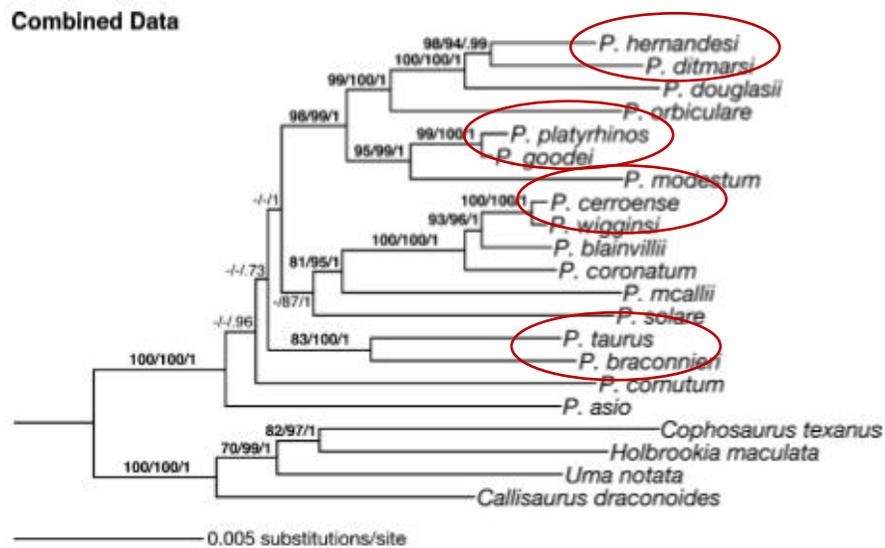
La curva ROC/AUC evalúa la habilidad predictiva de los modelos de distribución generados, por medio de un gráfico, indicando el área bajo la curva (AUC: area under the curve), la cual representa la relación entre el porcentaje de presencia correctamente predicha (sensibilidad) y 1 menos el porcentaje de ausencias correctamente predichas (especificidad). El AUC mide la capacidad del modelo para clasificar correctamente a una especie como presente o ausente (Hanley & McNeil, 1982). Los valores de AUC pueden ser interpretados como la probabilidad de que, cuando se seleccione al azar un punto de presencia y uno de ausencia, el punto de presencia tendrá un valor mayor de idoneidad o probabilidad sobre el modelo. De acuerdo con Araujo y Guisan (2006), una guía general para la clasificación de la precisión del modelo tomando en cuenta el AUC es: 0.50-0.60 = insuficiente; 0.60-0.70 = pobre; 0.70-0.80 = promedio; 0.80-0.90 = bueno; 0.90-1 = excelente.

## **Comparación de filogenia y distribución**

La relación filogenética entre las especies de *Phrynosoma* se basó en el árbol publicado por Leaché (2006), del cual se seleccionaron parejas de especies hermanas y lejanamente emparentadas (Figura 1) (*P. ditmarsii* y *P. hernandesii*; *P. wigginsi* y *P. cerroense*; *P. braconnieri* y *P. taurus*)

Para estas especies se generó un perfil bioclimático del modelo, con base en el área de mayor probabilidad de presencia, dentro de la cual se tomaron al azar 10000 puntos generados por MaxEnt. Con ayuda del programa *Stata 11*, se

realizó una comparación de las distribuciones de dos muestras tomadas para los modelos de diferente especie con la prueba de Kolmogorov- Smirnov.



**Figura 1.** Filogenia de máxima verosimilitud inferida de los datos combinados (ADN mitocondrial y datos nucleares) (Leaché, 2006).

Debido a que la base de datos no incluía registros para la especie *Phrynosoma goodei* la comparación no pudo ser efectuada con *Phrynosoma platyrhinos*.

Cabe señalar que hay otra filogenia de Leaché y Linkem (2015) más reciente y por motivo de tiempo no se pudo realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov utilizando esta filogenia. La filogenia de Leaché y Linkem cuenta con mayor sustento ya que utilizan un análisis basándose en 584 *loci* nucleares dando como resultado un cladograma distinto el cual será discutido en la sección correspondiente dentro de análisis y discusión de resultados.

## RESULTADOS

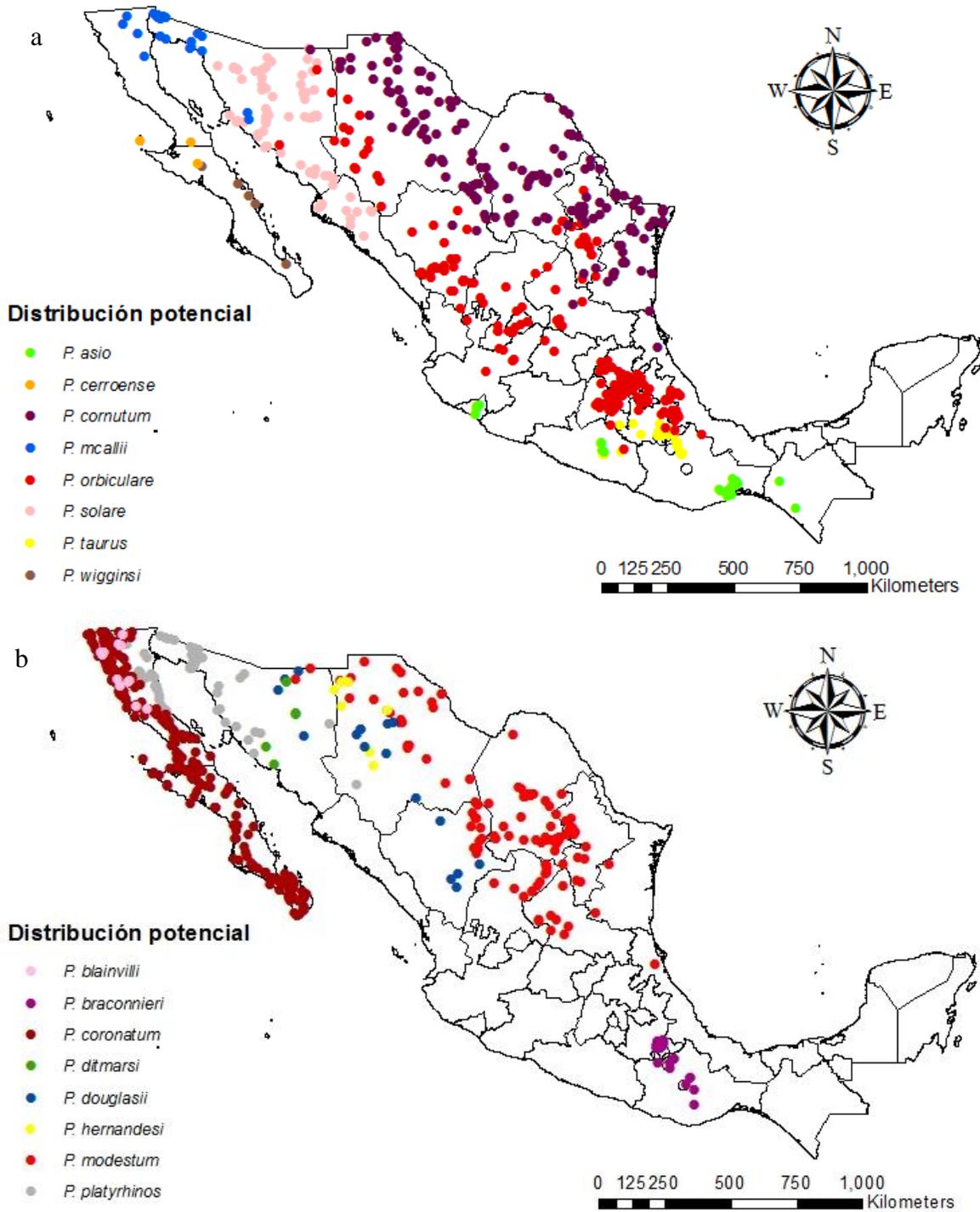
### Depuración de base de datos

Para cada una de las 16 especies se obtuvo una base de datos, a la que se le eliminaron sinonimias, datos duplicados y atípicos, así como la reducción de la auto-correlación espacial con una resolución de un kilómetro. Al final, cada una de las bases de datos contó con registros únicos, manteniendo solamente los campos de nombre científico, longitud y latitud. Luego se realizó un recuento final del número de registros de cada especie (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número de registros antes y después de la depuración y validación de los datos.

Especies	Antes	Después
<i>P. asio</i>	391	30
<i>P. blainvillii</i>	1489	14
<i>P. braconnieri</i>	99	22
<i>P. cerroense</i>	12	3
<i>P. cornutum</i>	8014	176
<i>P. coronatum</i>	3375	288
<i>P. ditmarsii</i>	102	6
<i>P. douglasii</i>	2407	16
<i>P. hernandesi</i>	4416	7
<i>P. mcalli</i>	1348	31
<i>P. modestum</i>	2795	136
<i>P. orbiculare</i>	1034	236
<i>P. platyrhinos</i>	4829	76
<i>P. solare</i>	1457	82
<i>P. taurus</i>	140	34
<i>P. wigginsi</i>	6	5

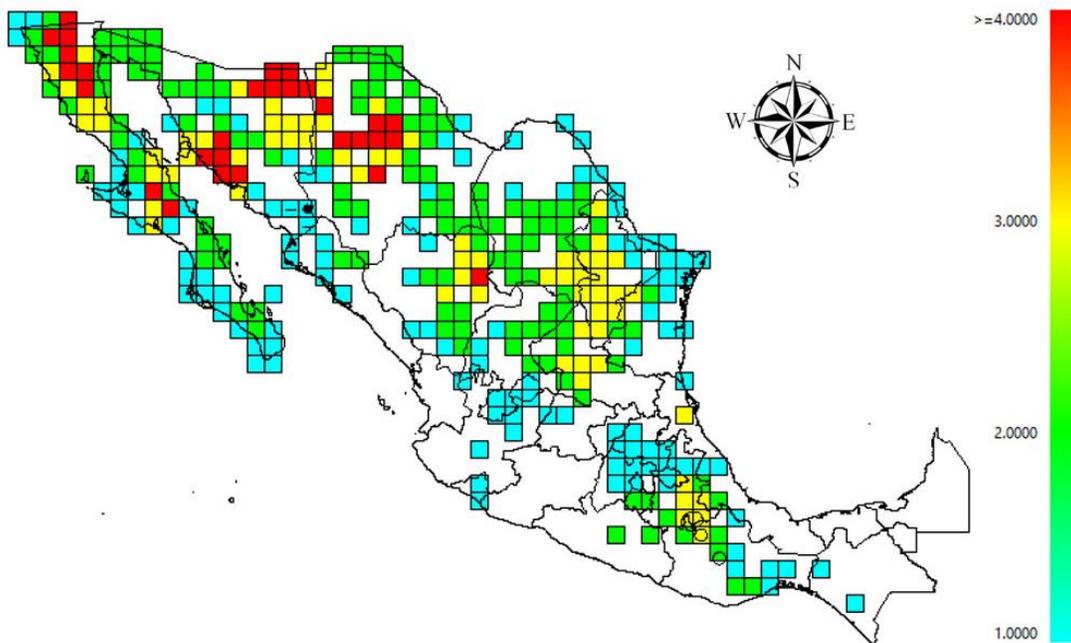
A partir de la base de datos depurada y estandarizada se obtuvo un mapa de la distribución conocida para el género *Phrynosoma* con ayuda de ArcMap 10.1 (Figura 2).



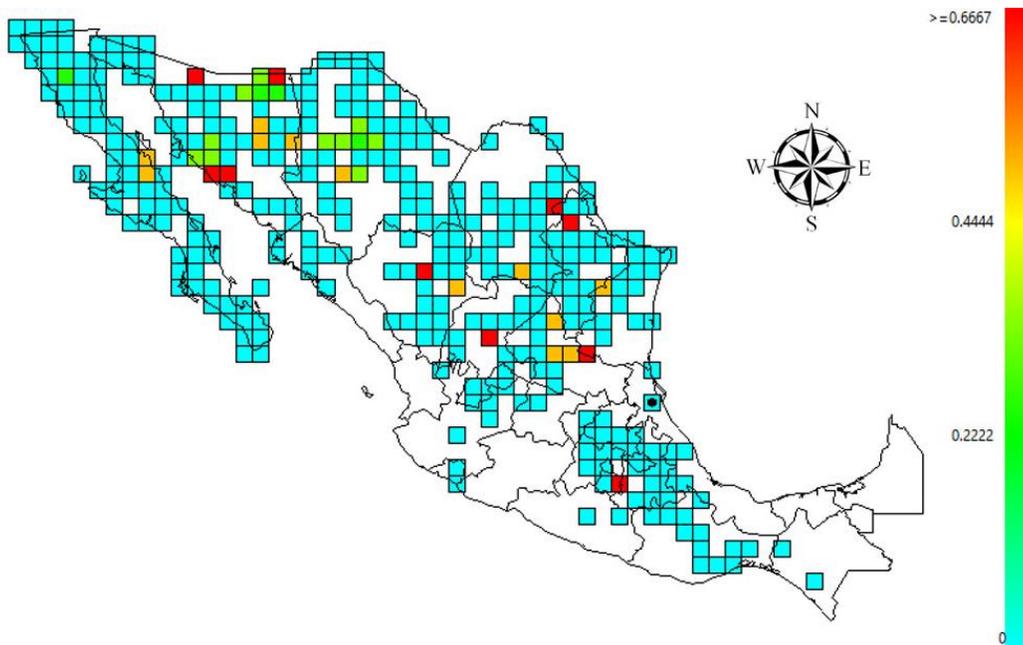
**Figura 2a y 2b.** Distribución conocida de las 16 especies del género *Phrynosoma* en México.

### Diversidad del género *Phrynosoma*

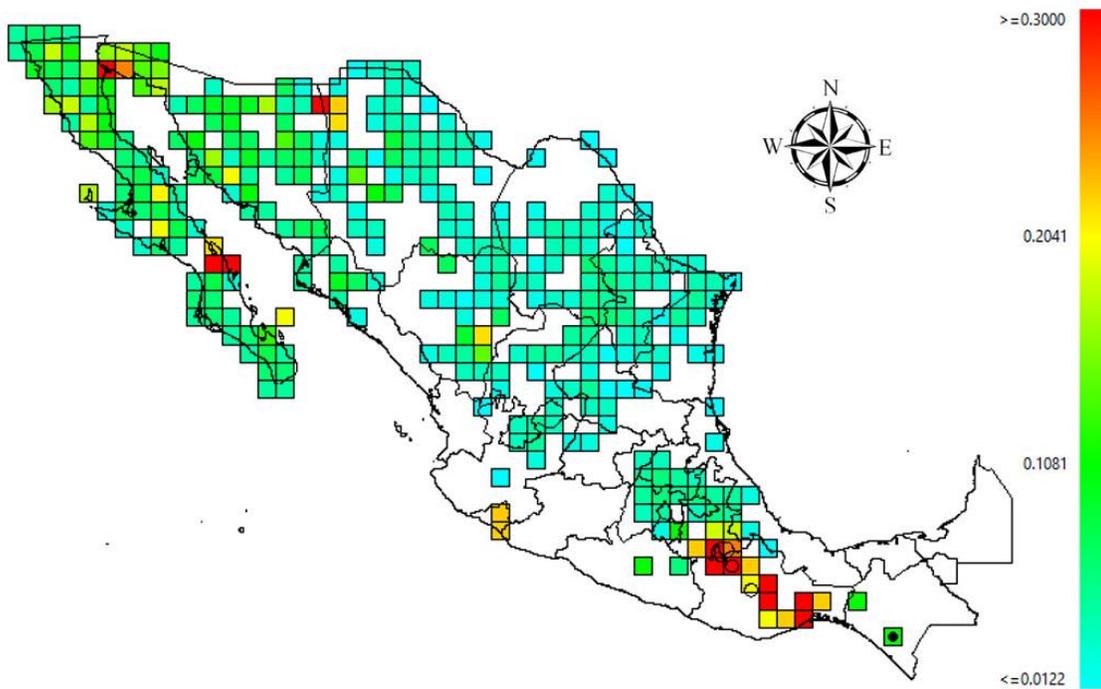
Por medio del programa *Biodiverse*, con los registros de cada una de las especies se realizaron los mapas de riqueza de especie (Figura 3), diversidad beta (Figura 4) y endemismo ecológico (Figura 5), además de un fenograma (Figura 6) y su expresión cartográfica (Figura 7) que muestra 6 regiones divididas por la similitud en la composición de especies entre las celdas, en el caso del fenograma se especifica las áreas por los colores y la forma en la se le denomino a cada una de las seis areas.



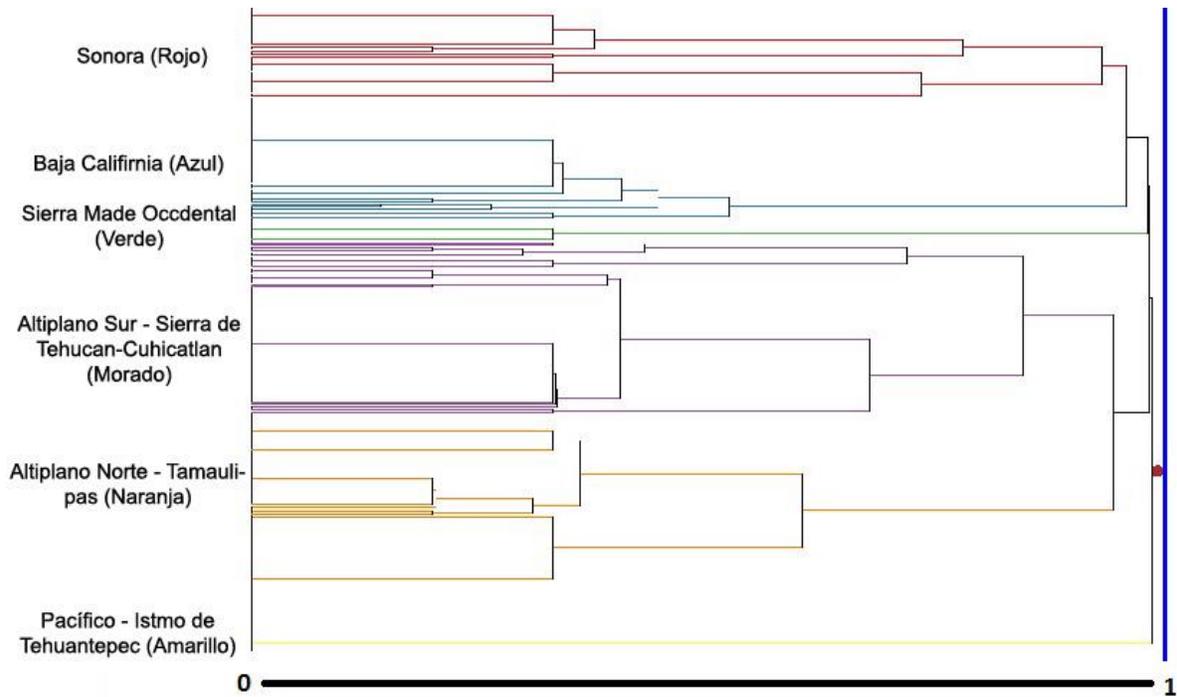
**Figura 3.** Riqueza de especies del género *Phrynosoma*. La escala indicada varía desde azul (1 especie) hasta rojo mayor número de especies (4 o más).



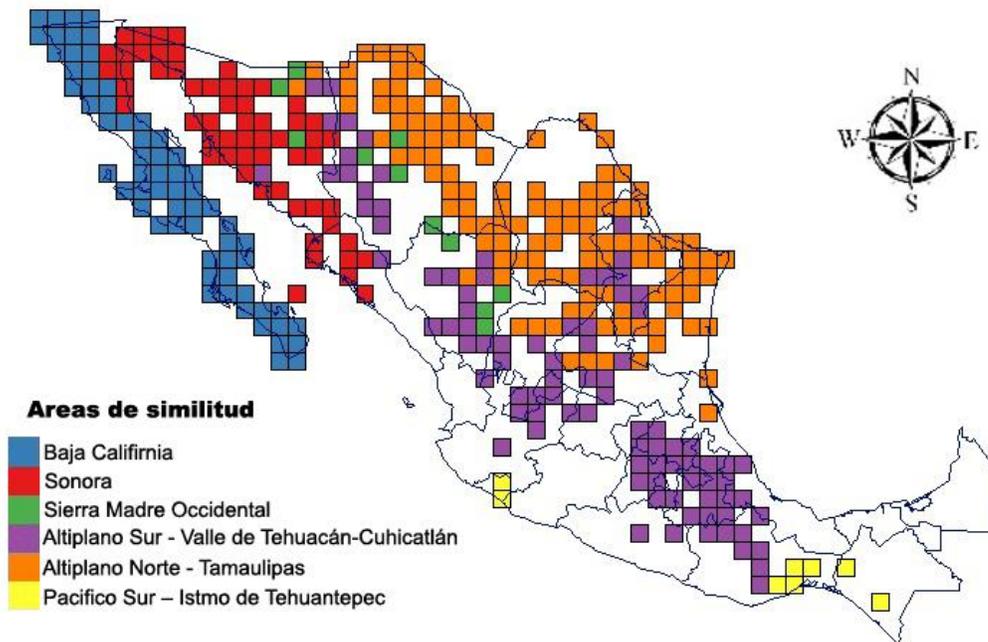
**Figura 4.** Diversidad beta de las especies del género *Phrynosoma*. La escala indica en azul cero especies diferentes al interior de la celda y sus celdas vecinas, hasta el rojo, 67% de especies diferentes (2 de 3).



**Figura 5.** Endemismo de las especies del género *Phrynosoma*. El endemismo es expresado como la sumatoria de los recíprocos del número de celdas que cada especie contenida en una celda ocupa.

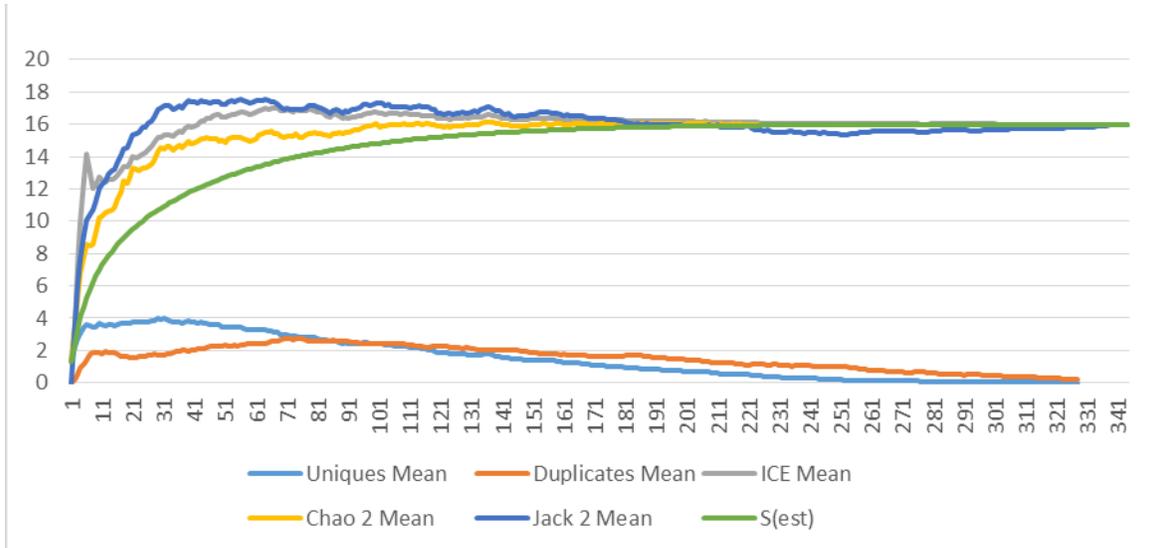


**Figura 6.** Fenograma que ilustra las regiones inferidas por disimilitud entre las celdas donde existen especies de *Phrynosoma* (6 regiones).

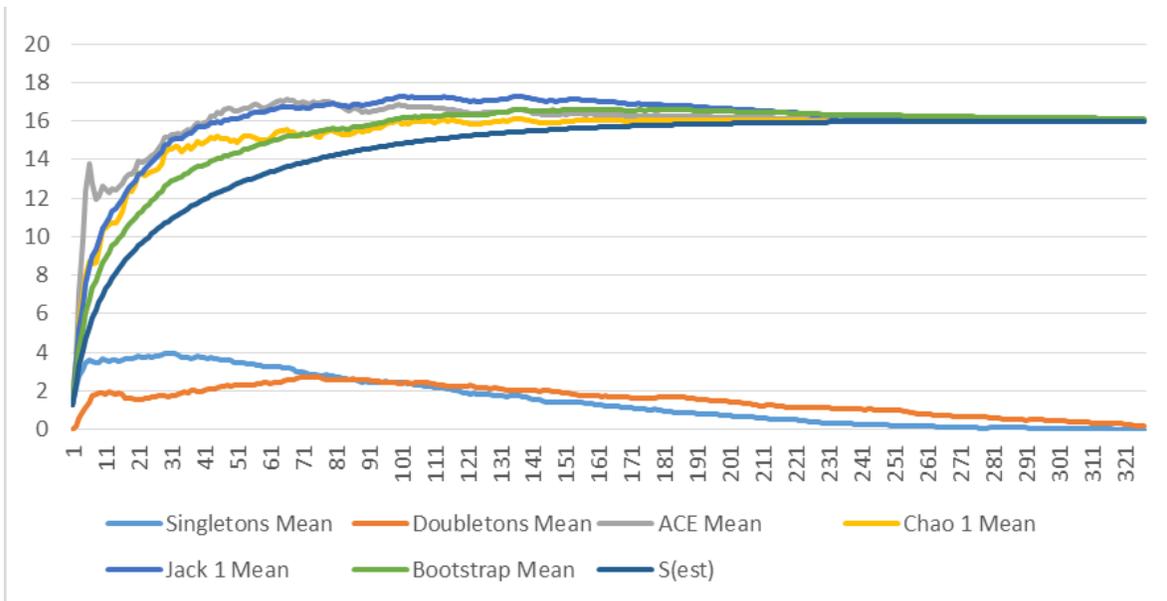


**Figura 7.** Mapa que muestra las áreas de similitud entre las celdas para las especies del genero *Phrynosoma* (6 áreas de similitud). Ver fenograma en la figura 6.

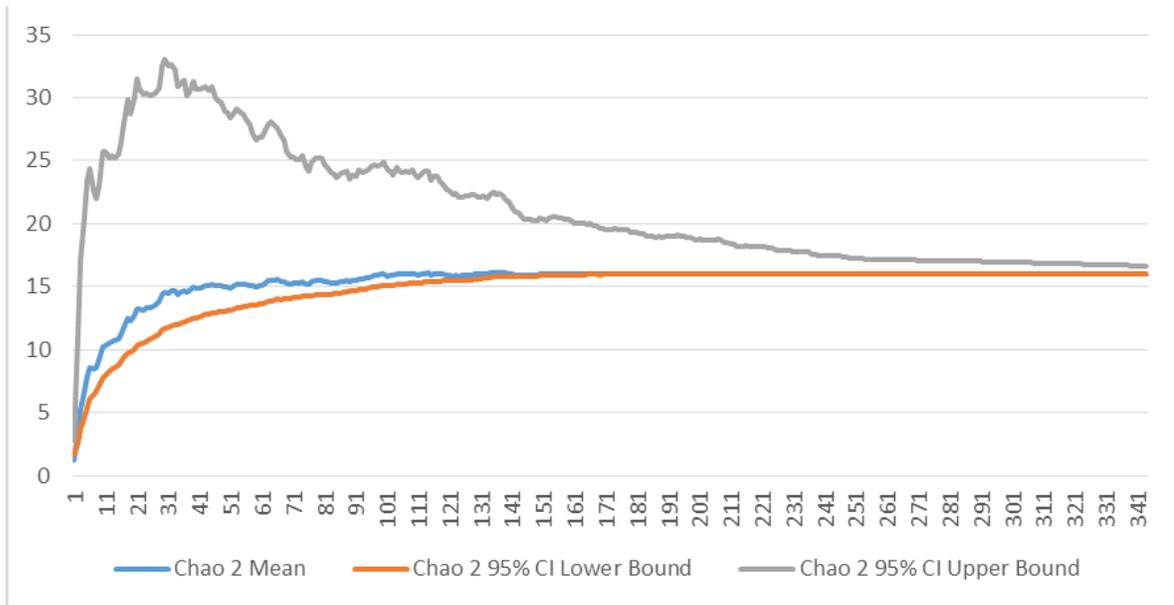
En cuanto a las estimaciones no paramétricas mediante EstimateS 9.1, se obtuvieron las curvas de acumulación de especies de los estimadores de incidencia (Figura 8), abundancia (Figura 10) y la situación en la que se encuentra el inventario de especies del género *Phrynosoma* (Figura 9):



**Figura 8.** Curvas de acumulación de especies basadas en estimadores de incidencia: ICE (incidence coverage estimator), Chao<sub>2</sub> y Jackknife<sub>2</sub>. Se incluyen las curvas de especies presentes en una celda (uniques) y en dos celdas (duplicates) con respecto al número de celdas acumuladas.



**Figura 9.** Curvas de acumulación de especies basadas en estimadores de abundancia (número de registros por celda): ACE (abundance coverage estimator), Chao<sub>1</sub>, Jackknife<sub>1</sub> y Bootstrap. Se incluyen las curvas de especies con un registro (singletons) y con dos registros (doubletons) con respecto al número de celdas acumuladas.



**Figura 10.** Curva de acumulación de especies estimada mediante el índice Chao<sub>2</sub>, la cual muestra un inventario casi completo del género *Phrynosoma*.

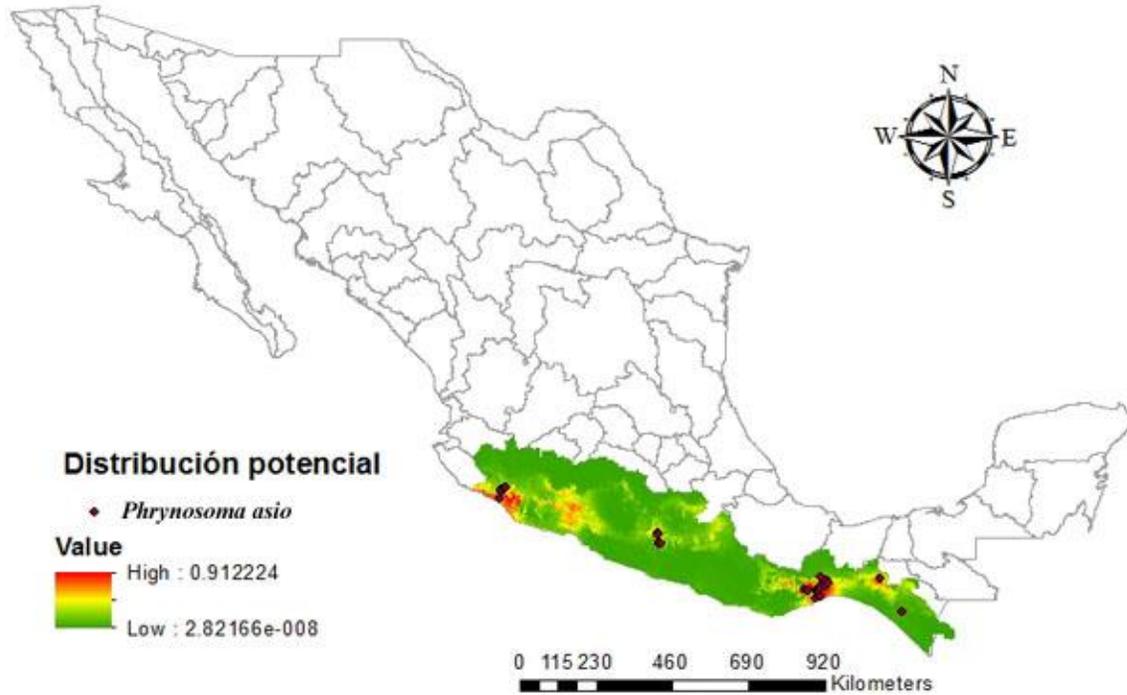
### Modelación de distribución potencial

A partir de los datos de los primeros modelos con las 19 variables y las gráficas de Jackknife obtenidas de MaxEnt (ver Anexo II), se obtuvo la ganancia que aportaba cada una de las variables a los modelos de las especies y por medio de una prueba de correlación de Pearson se obtuvieron las variables seleccionadas para crear los modelos ajustados (Cuadro 4).

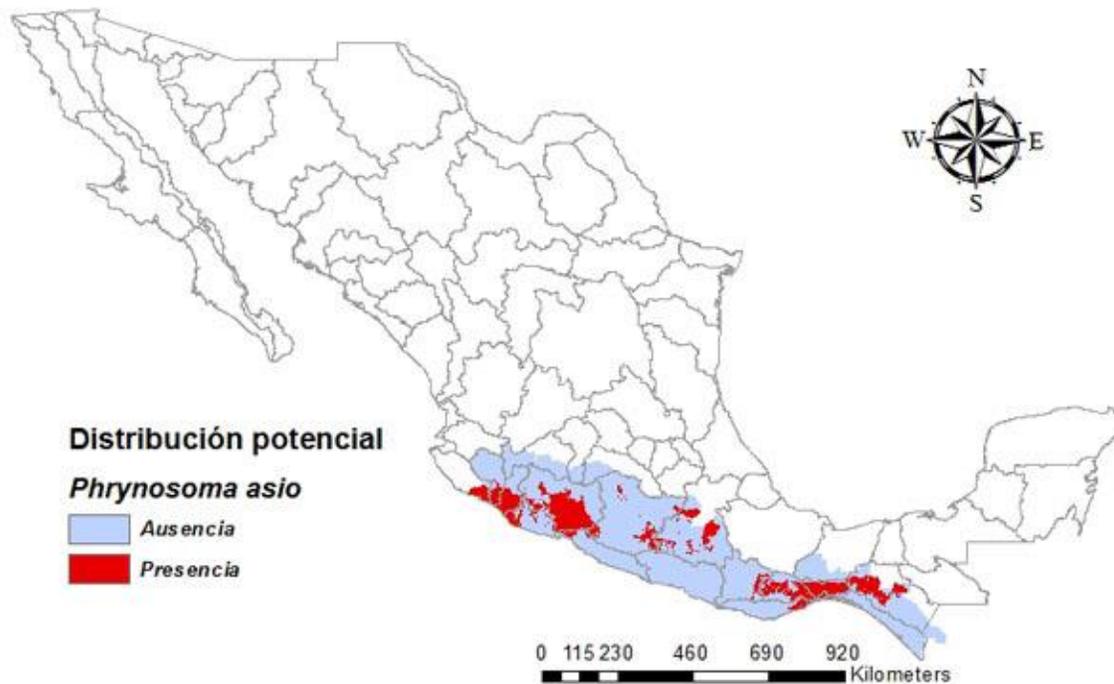
Cuadro 4. Tabla de variables utilizadas para los modelos ajustados de cada una de las especies.

	TPA	ODT	ISO	EDT	TMPPC	TPPF	OAT	TPCLL	TPCS	TPCC	TPCF	PA	PPLL	PPS	EP	PCLL	PCS	PCC	PCF
<i>P. asio</i>				X	X			X					X						
<i>P. blainvillii</i>		X			X												X		
<i>P. braconnieri</i>		X							X	X					X			X	
<i>P. cerroense</i>								X			X							X	X
<i>P. cornutum</i>			X																X
<i>P. coronatum</i>					X			X	X			X							
<i>P. ditmarsii</i>				X		X												X	
<i>P. douglasii</i>							X			X		X			X				
<i>P. hernandesii</i>		X									X								X
<i>P. mcallii</i>	X							X			X		X						
<i>P. modestum</i>					X	X												X	
<i>P. orbiculare</i>				X							X		X	X					
<i>P. platyrhinos</i>							X	X								X			
<i>P. solare</i>							X	X					X						
<i>P. taurus</i>		X							X				X				X		
<i>P. wigginsi</i>					X	X		X										X	X

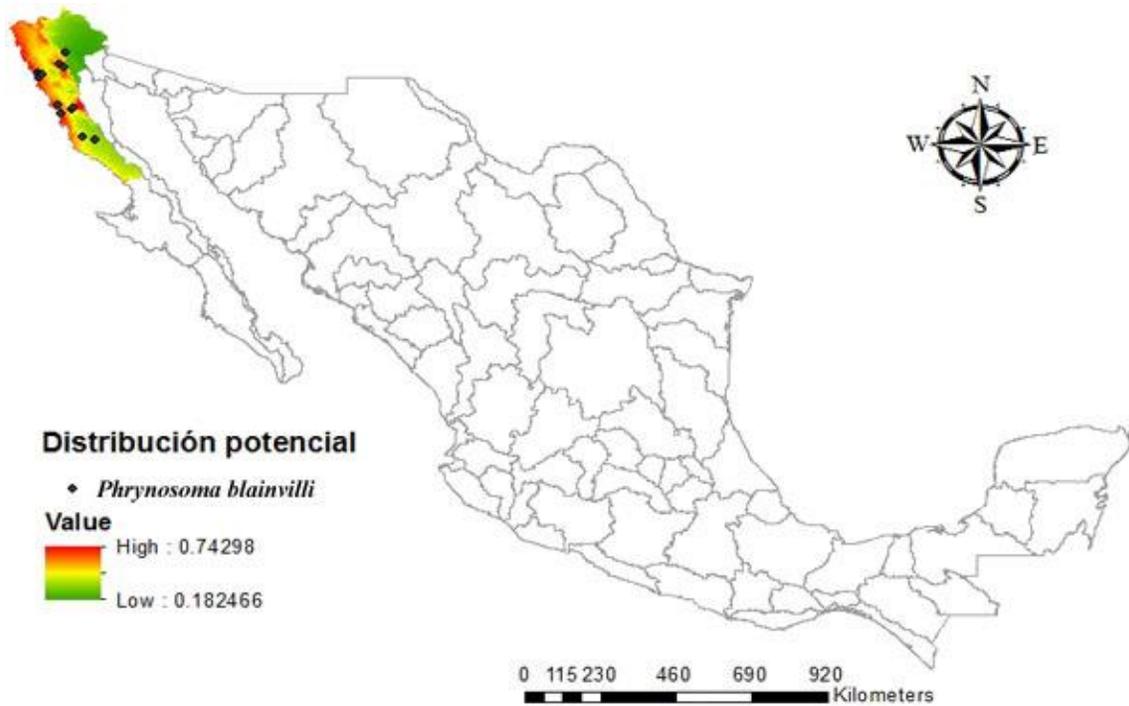
Tras la elección de variables se realizó una segunda modelación, la cual dio como resultado 16 modelos de distribución potencial ajustados expresados en una escala de probabilidad de ocurrencia y sus respectivos cortes denotando presencia y ausencia basadas en el criterio del valor del décimo percentil (Figuras 11 - 42).



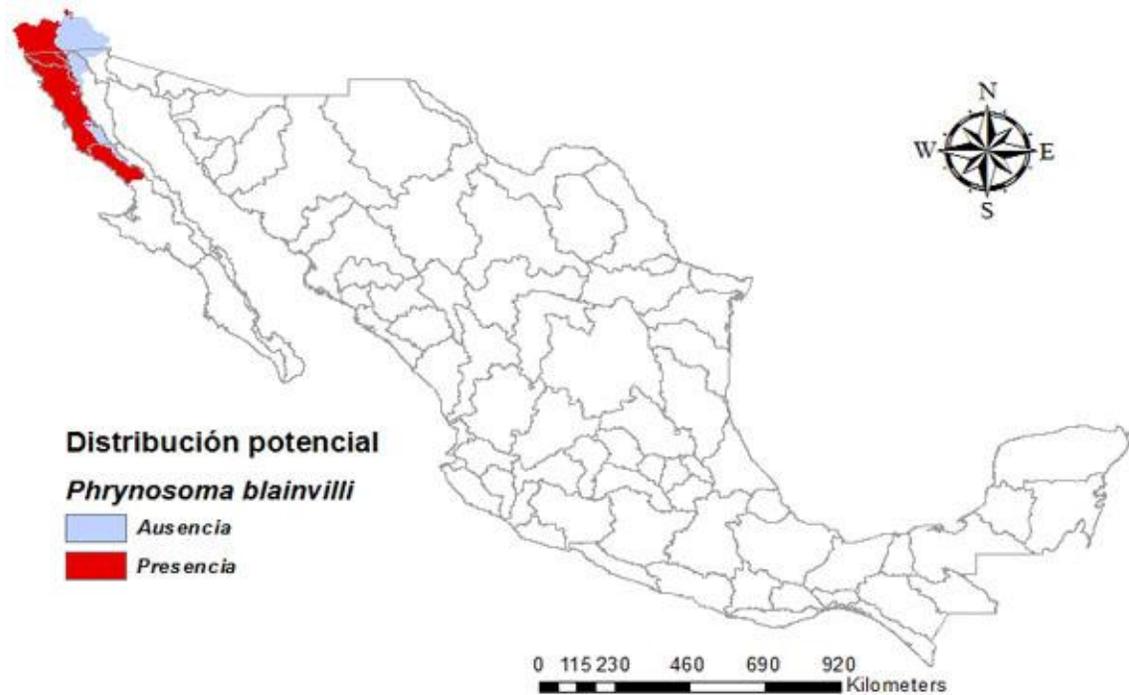
**Figura 11.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma asio*, donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



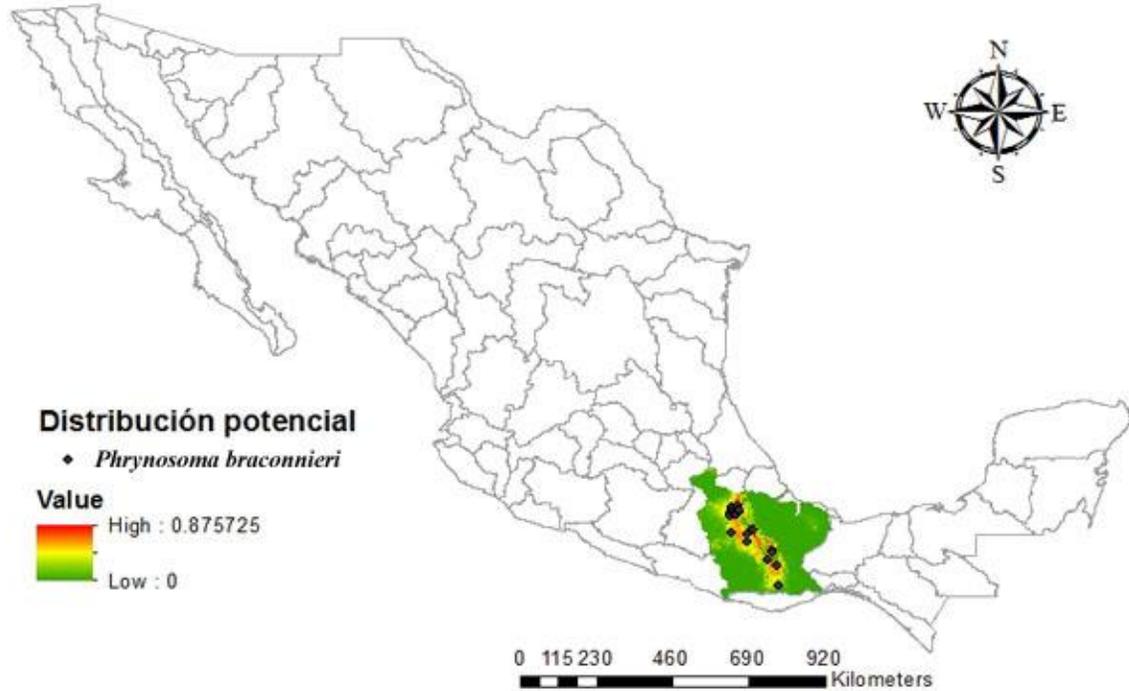
**Figura 12.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma asio*, donde el color rojo muestra presencia de la especie al décimo percentil, y el color azul una ausencia de la especie.



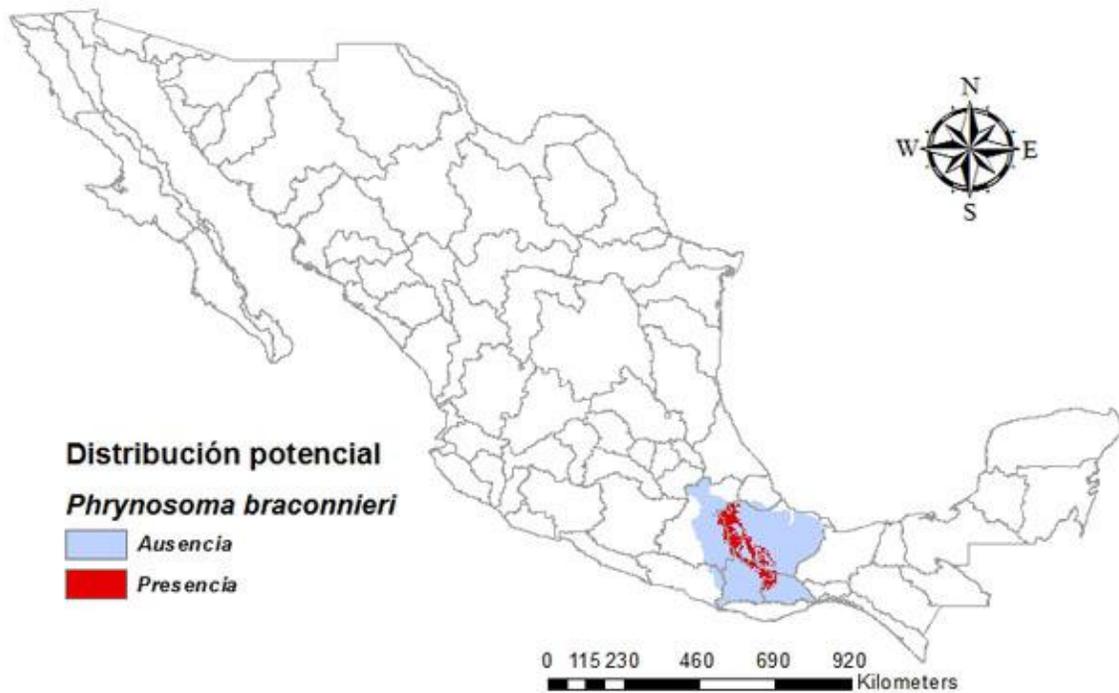
**Figura 13.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma blainvilli*, donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



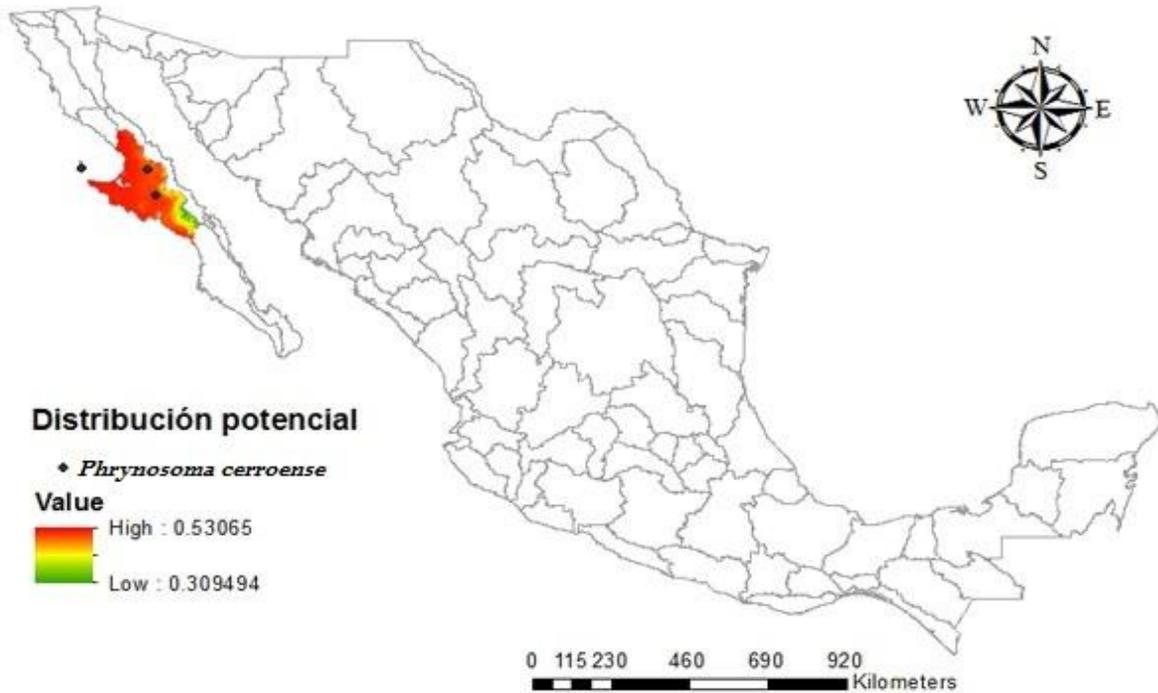
**Figura 14.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma blainvilli*, donde el color rojo muestra presencia de la especie al décimo percentil, y el color azul una ausencia de la especie.



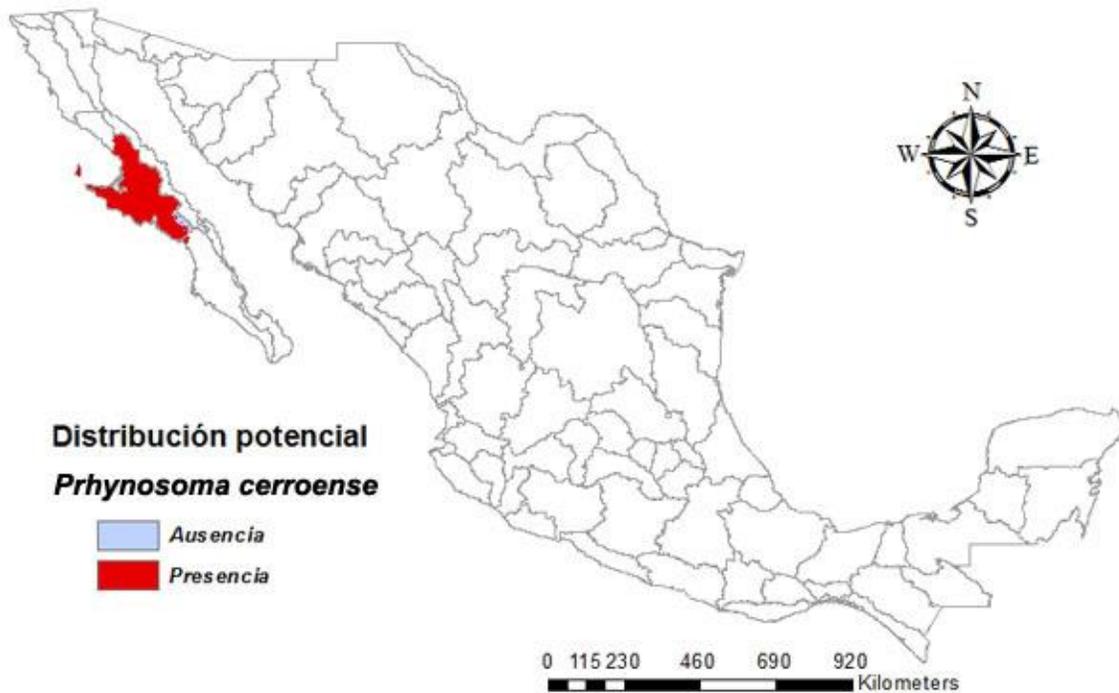
**Figura 15.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma braconnieri*, donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



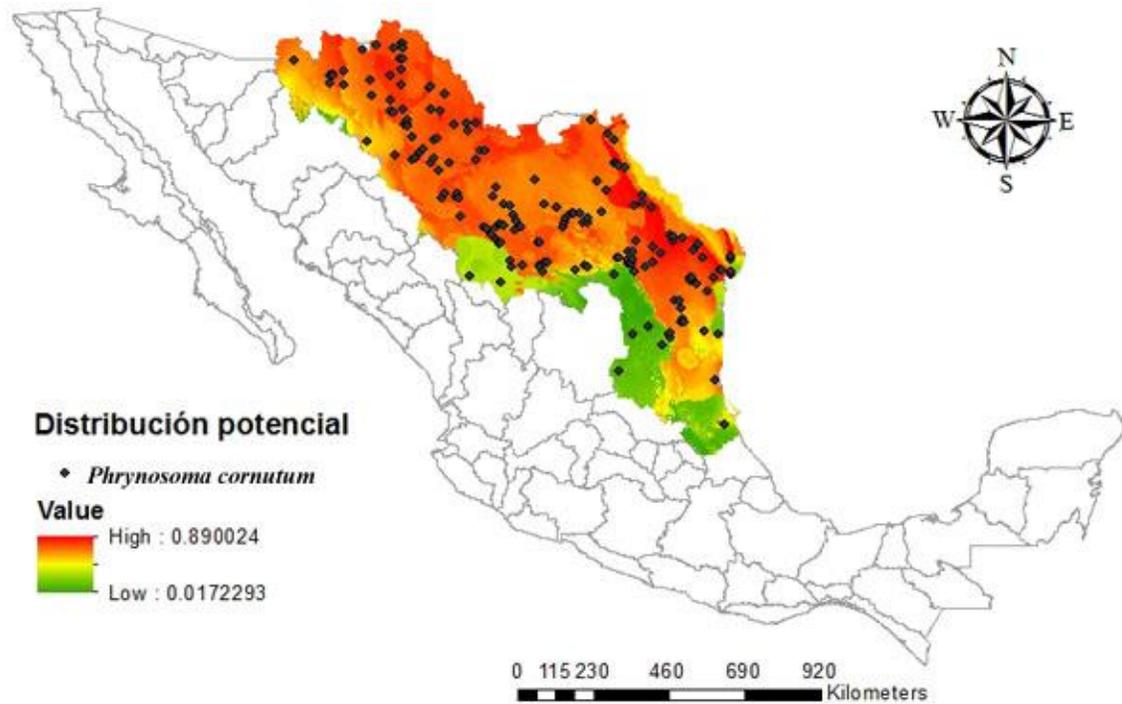
**Figura 16.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma braconnieri*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



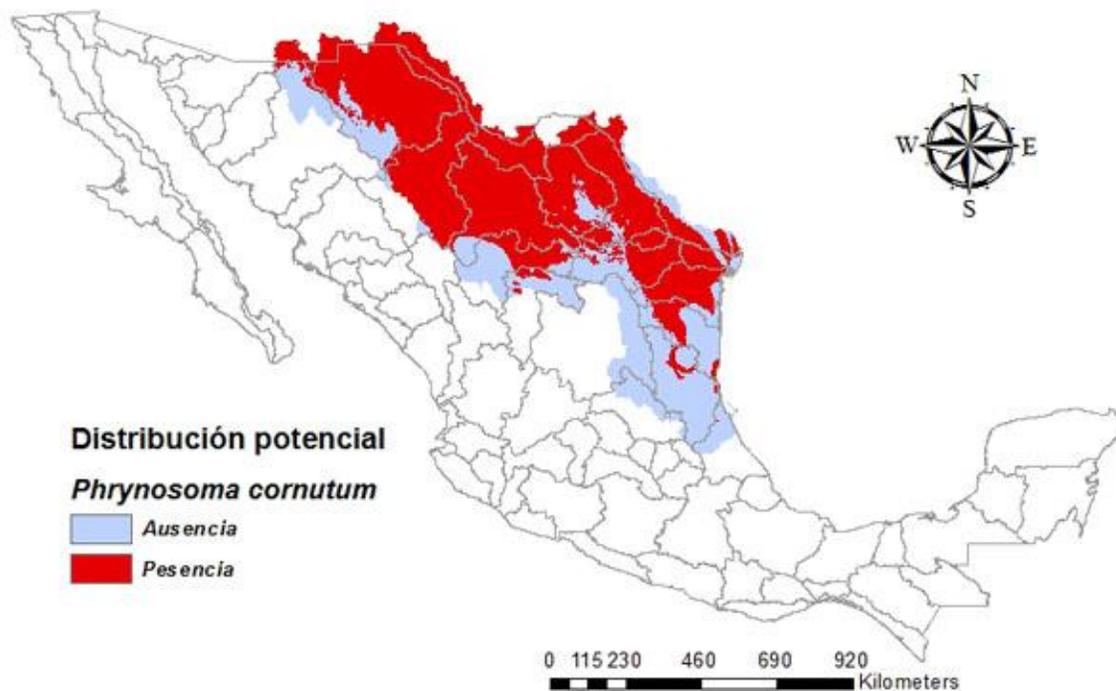
**Figura 17.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma cerroense* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



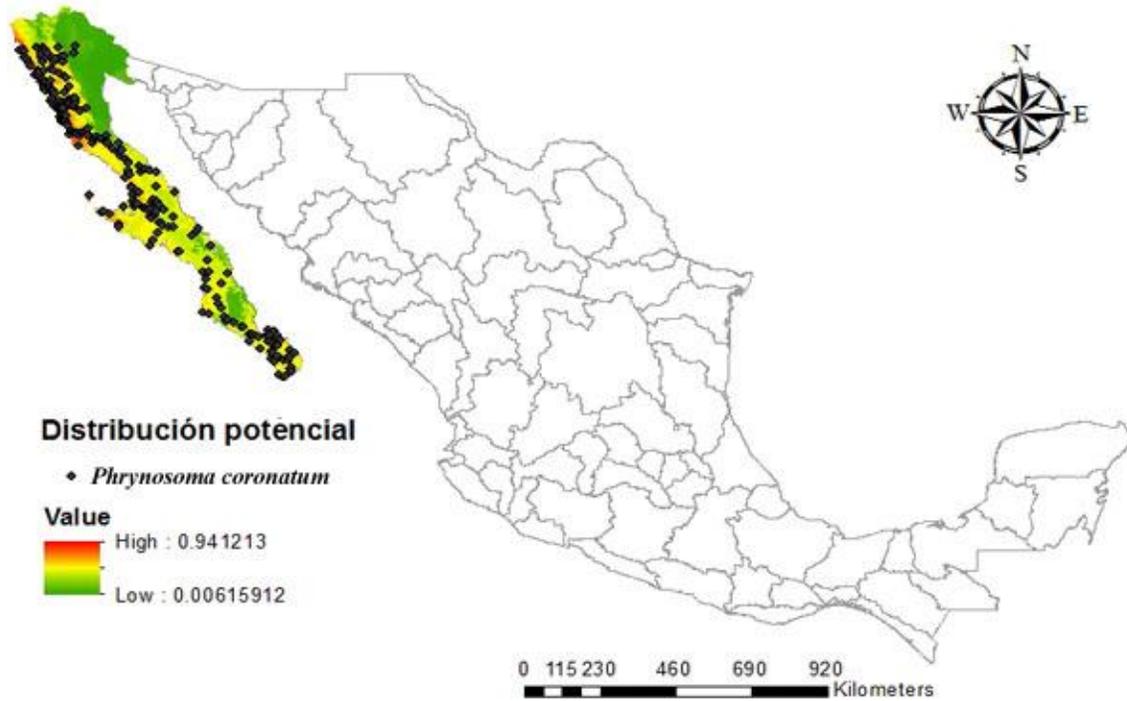
**Figura 18.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma cerroense*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



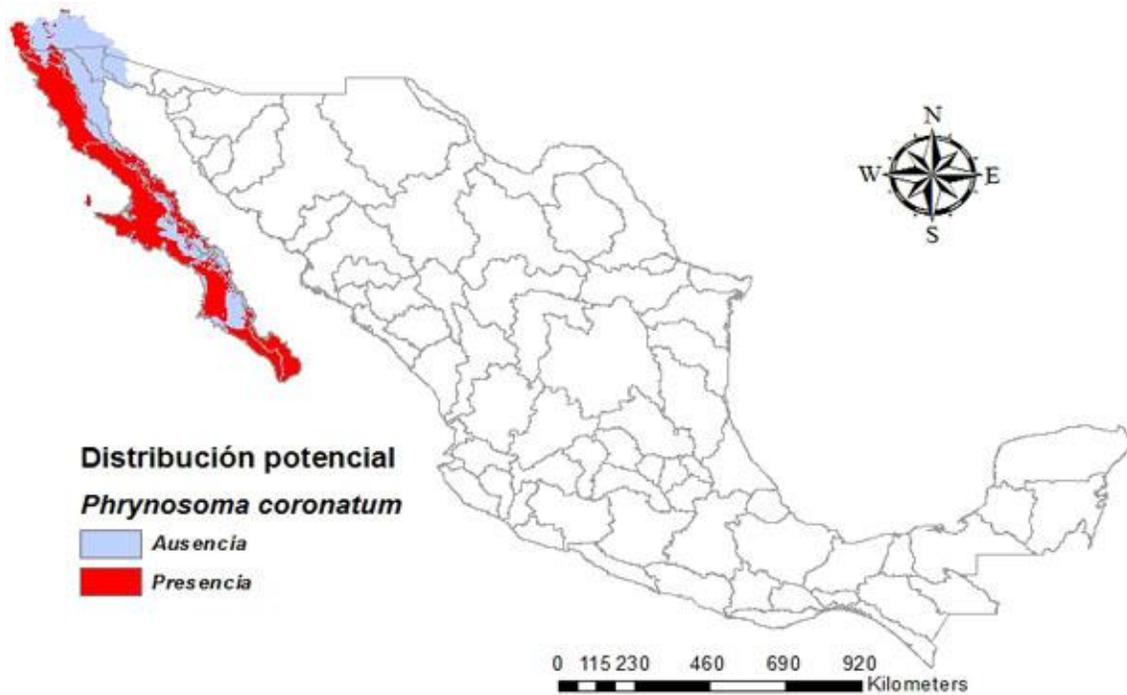
**Figura 19.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma cornutum* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



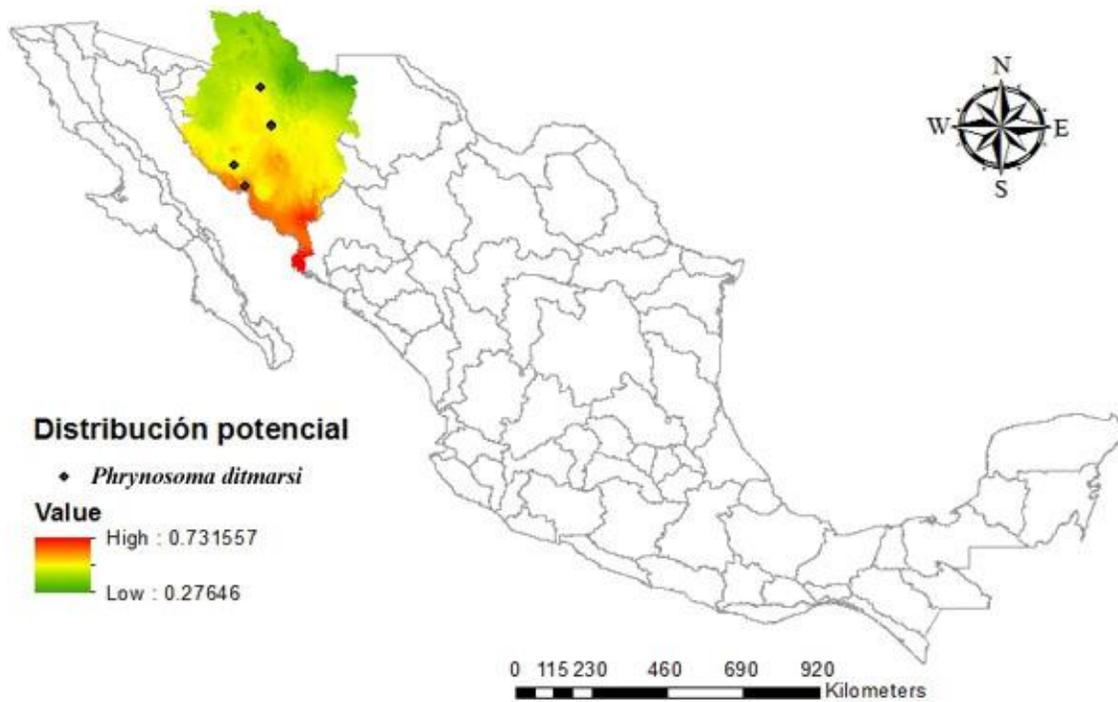
**Figura 20.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma cornutum*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



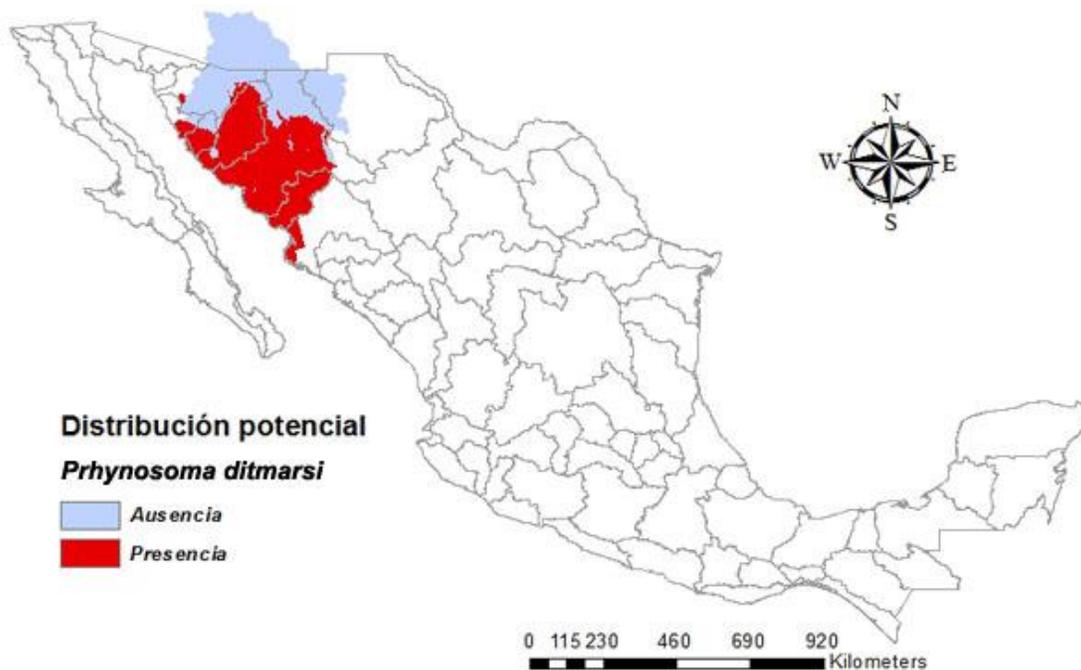
**Figura 21.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma coronatum* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



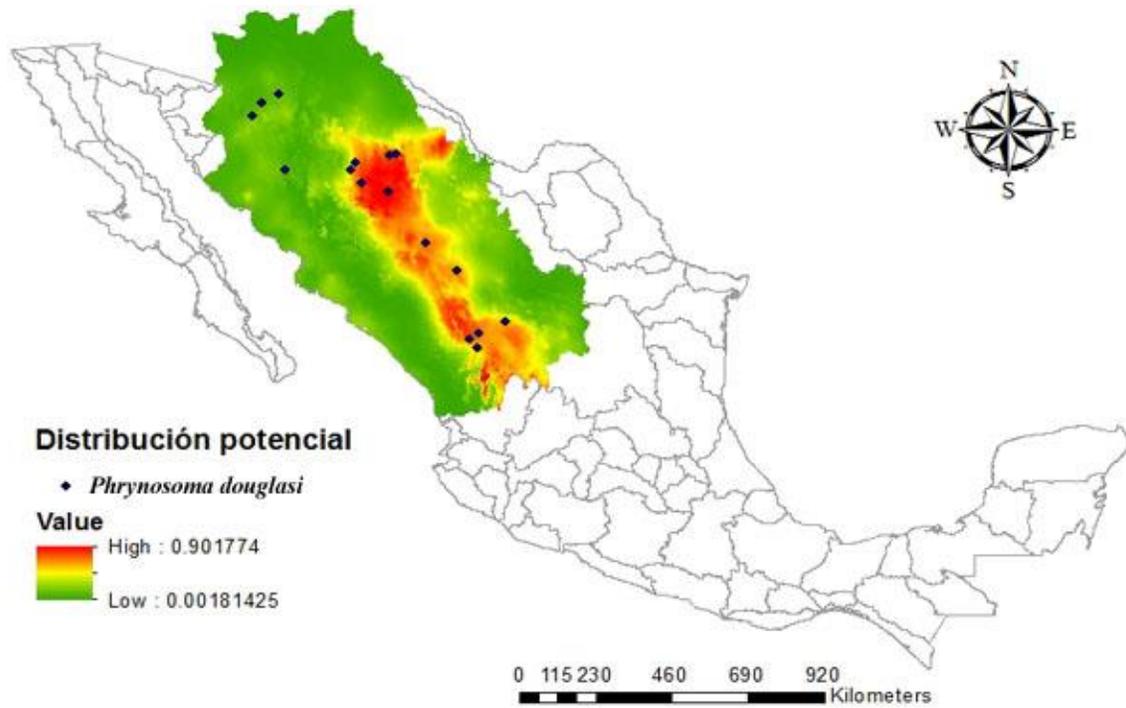
**Figura 22.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma coronatum*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



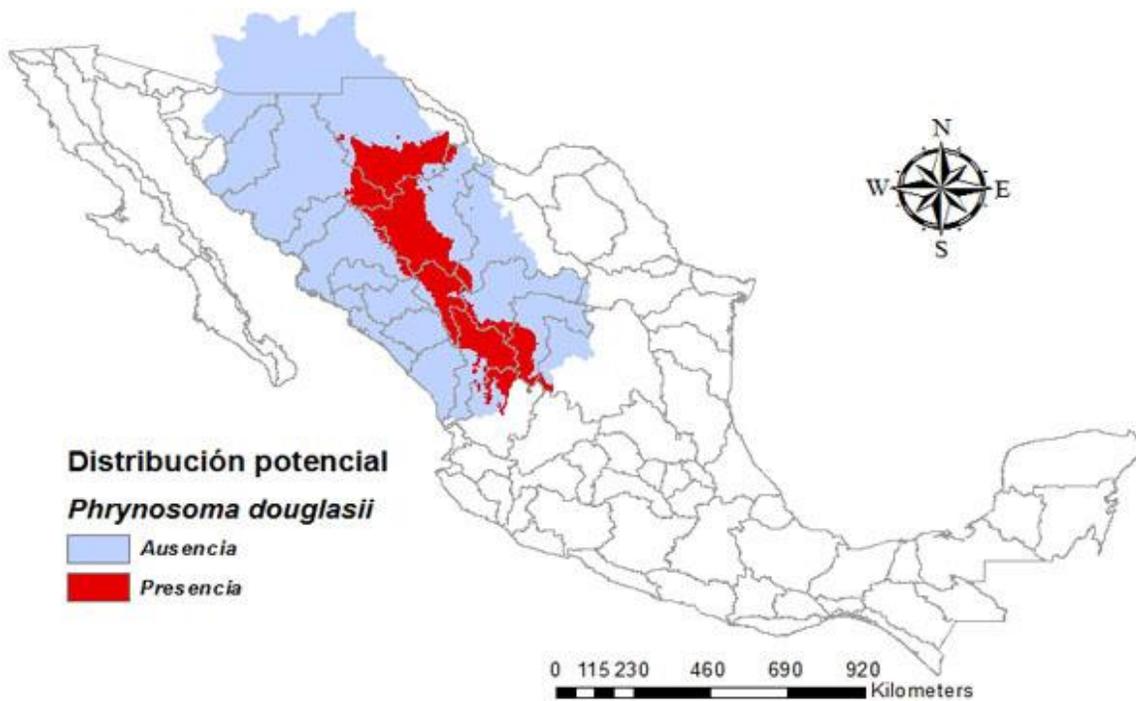
**Figura 23.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma ditmarsii* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



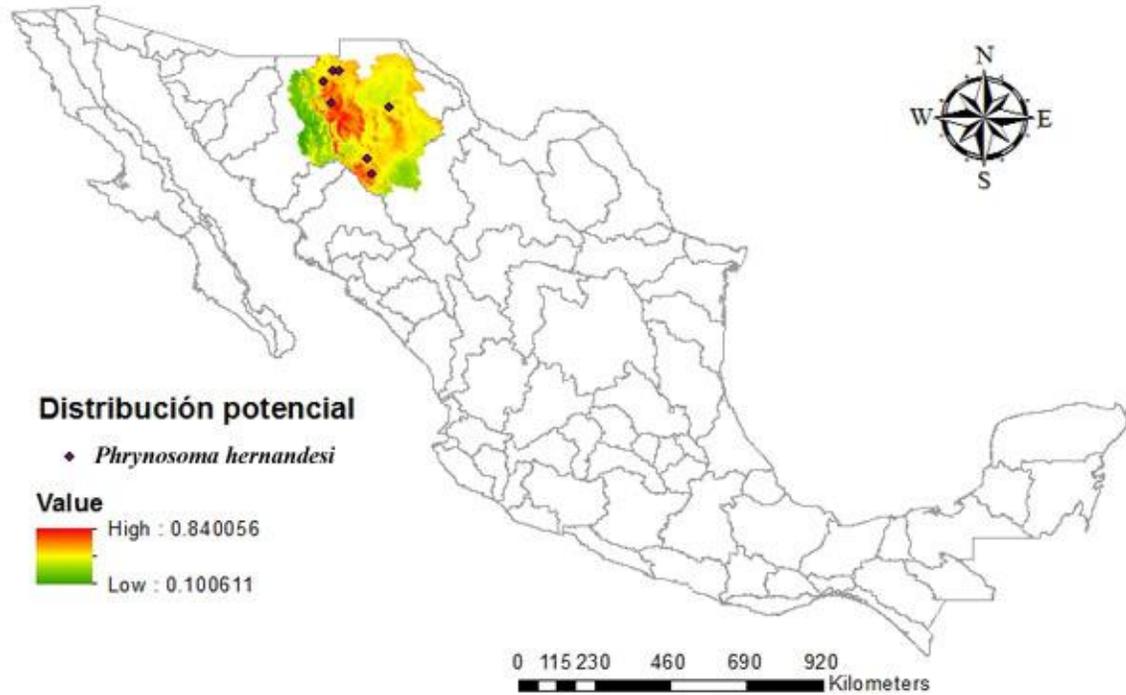
**Figura 24.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma ditmarsii*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



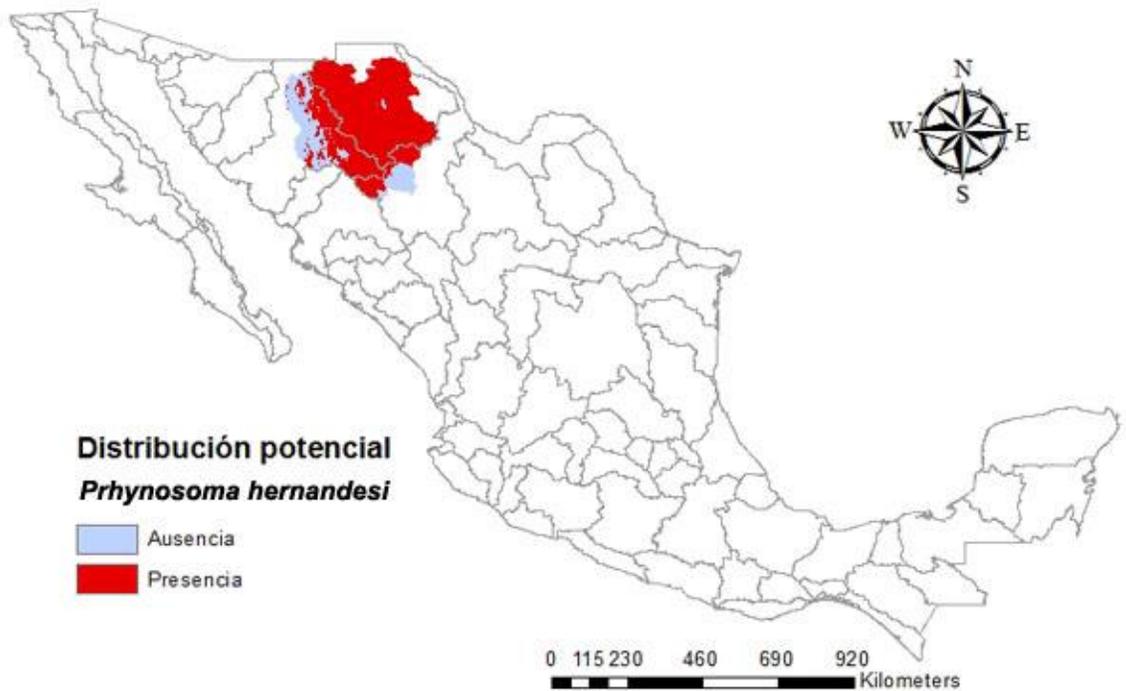
**Figura 25.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma douglasii* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



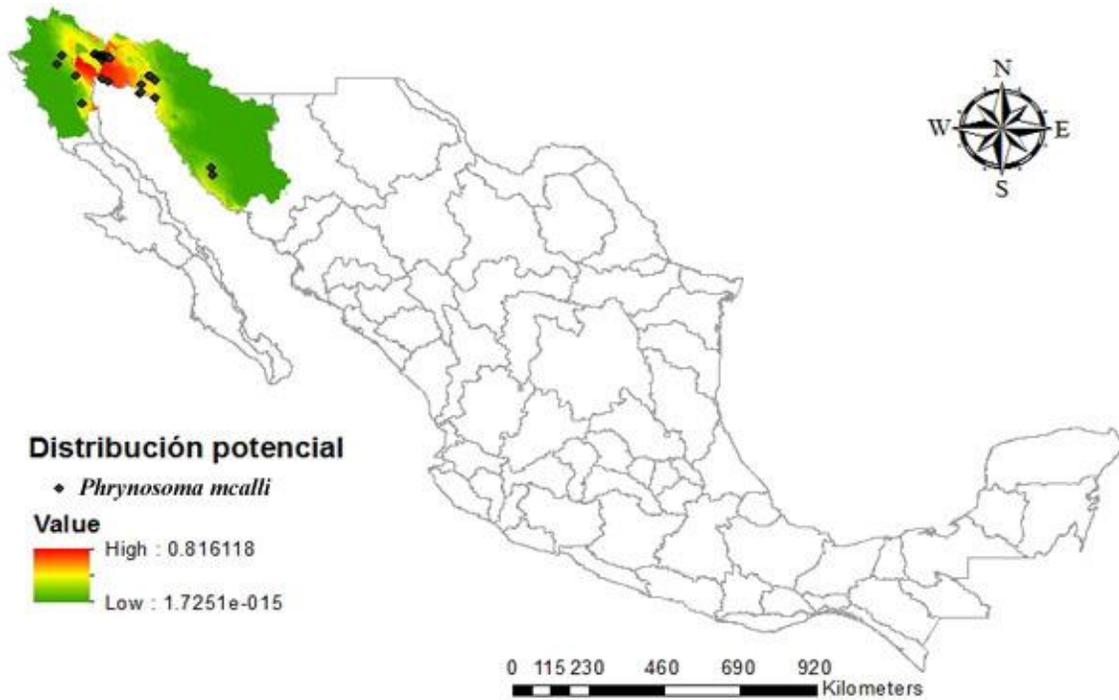
**Figura 26.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma douglasii*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



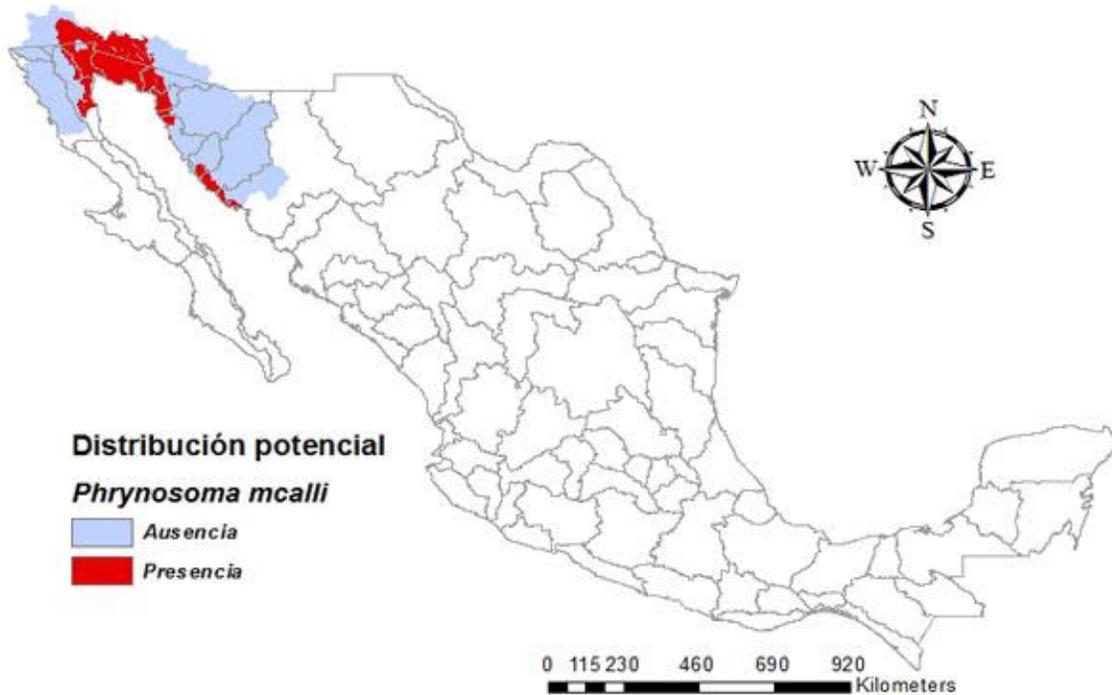
**Figura 27.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma hernandesi* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



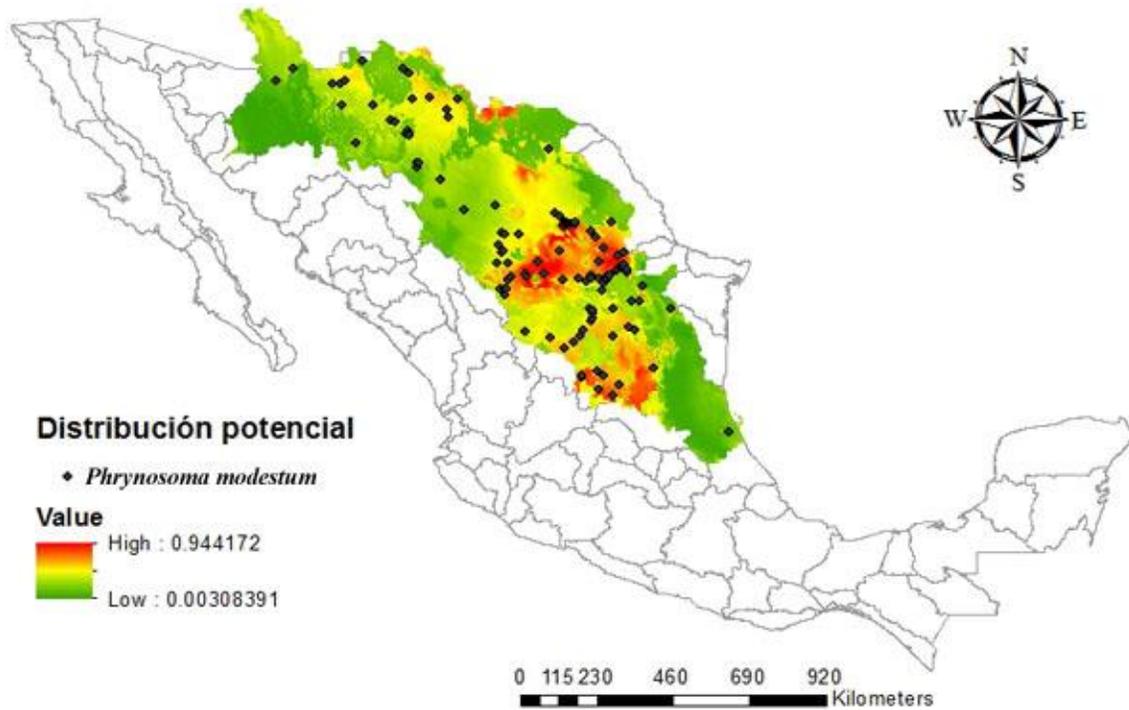
**Figura 28.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma hernandesi*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



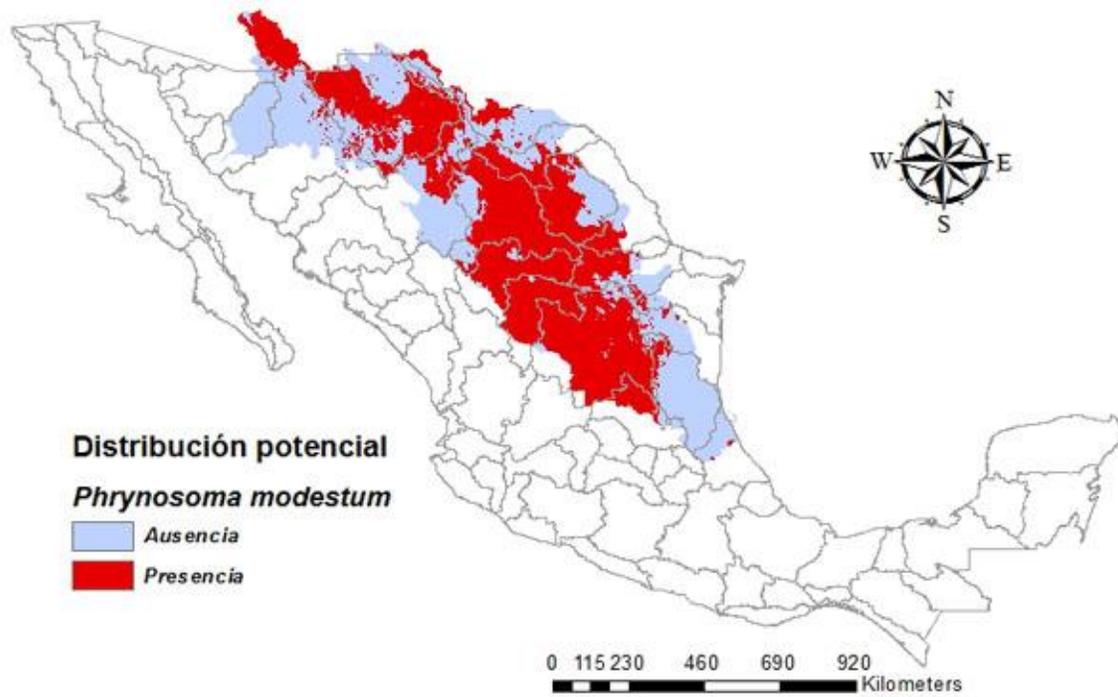
**Figura 29.** Modelo de Distribución Espacial Potencial de la especie *Phrynosoma mcalli* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



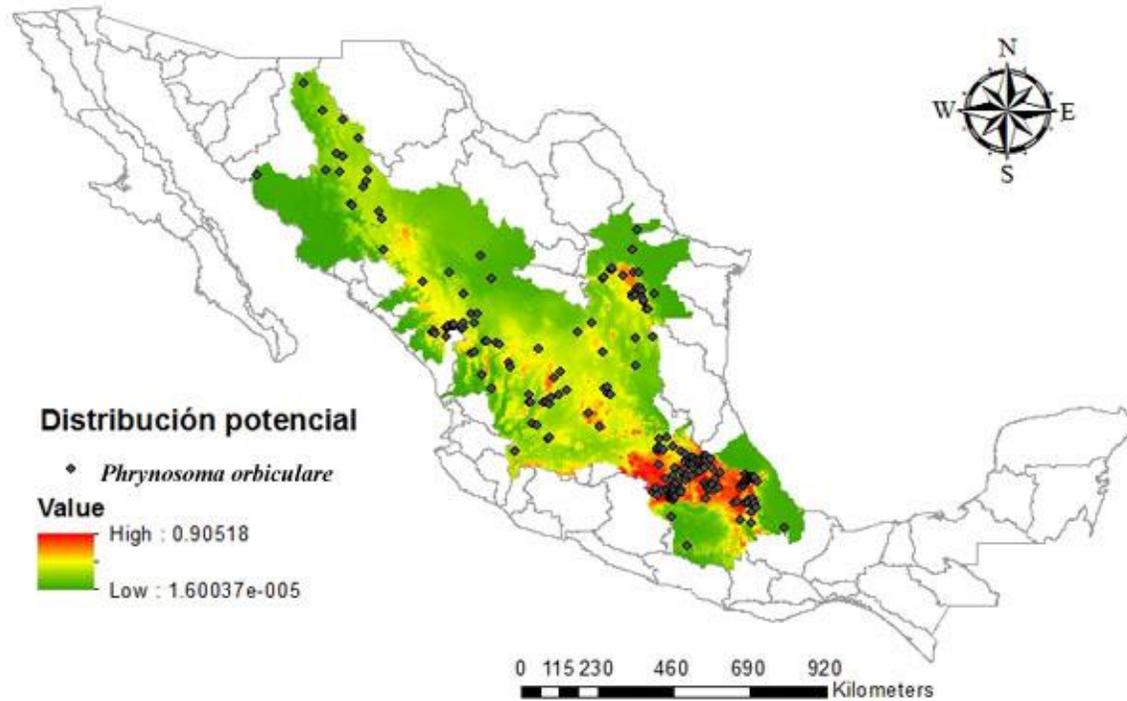
**Figura 30.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma mcalli*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



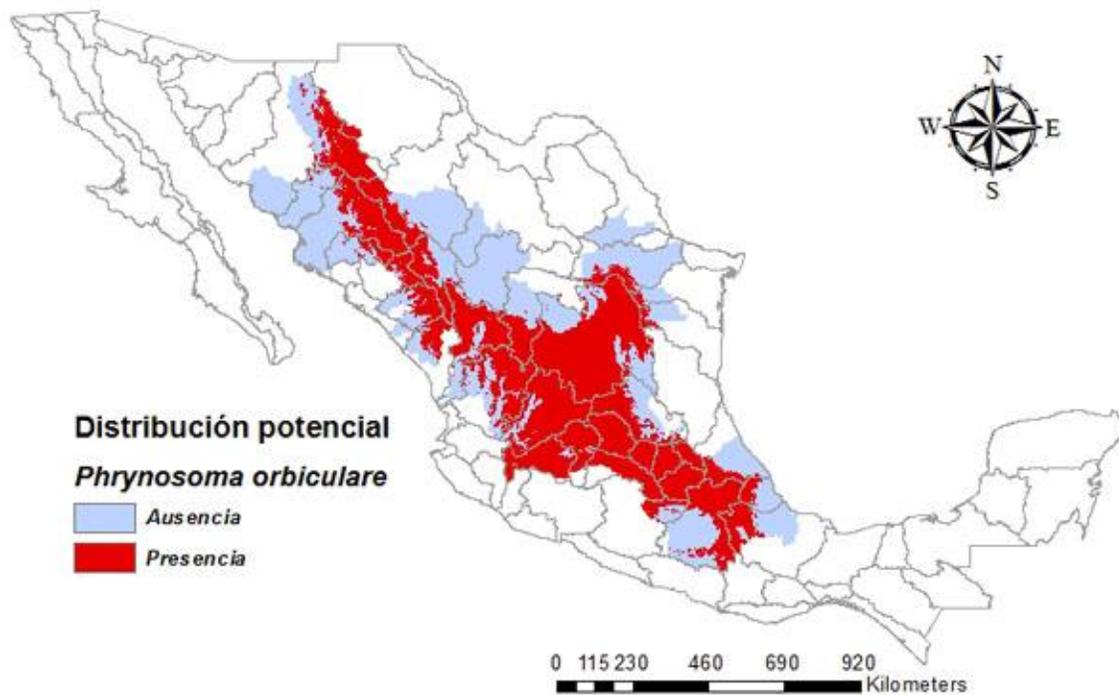
**Figura 31.** Modelo de Distribución Espacial Potencial de la especie *Phrynosoma modestum* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



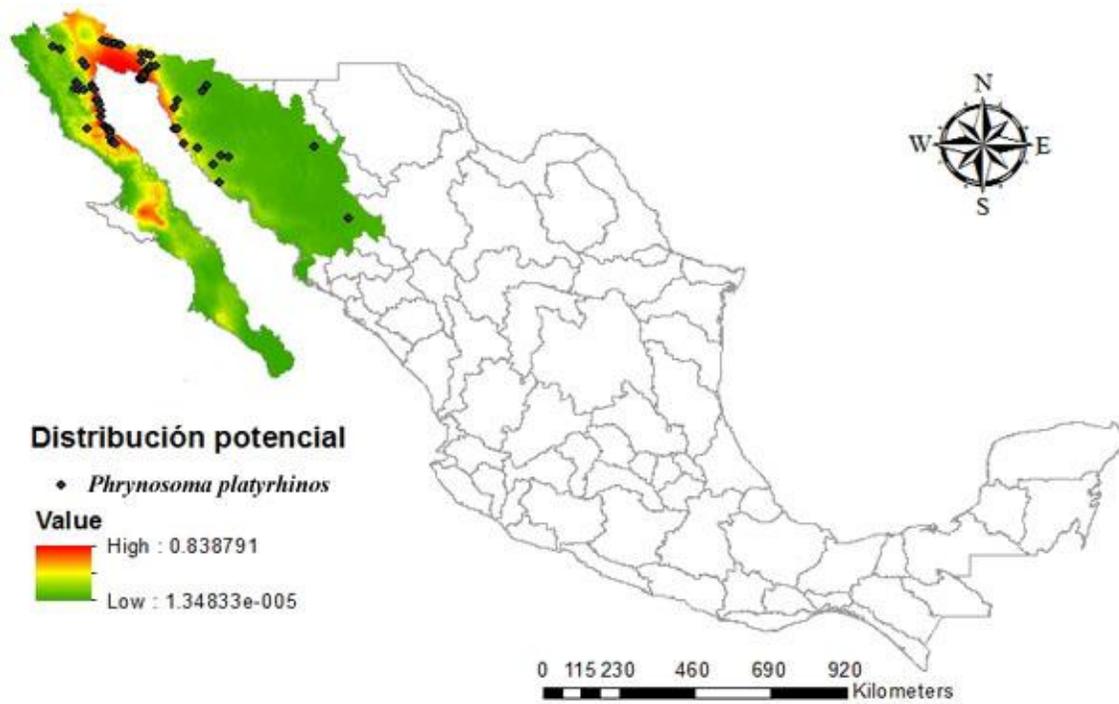
**Figura 32.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma modestum*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



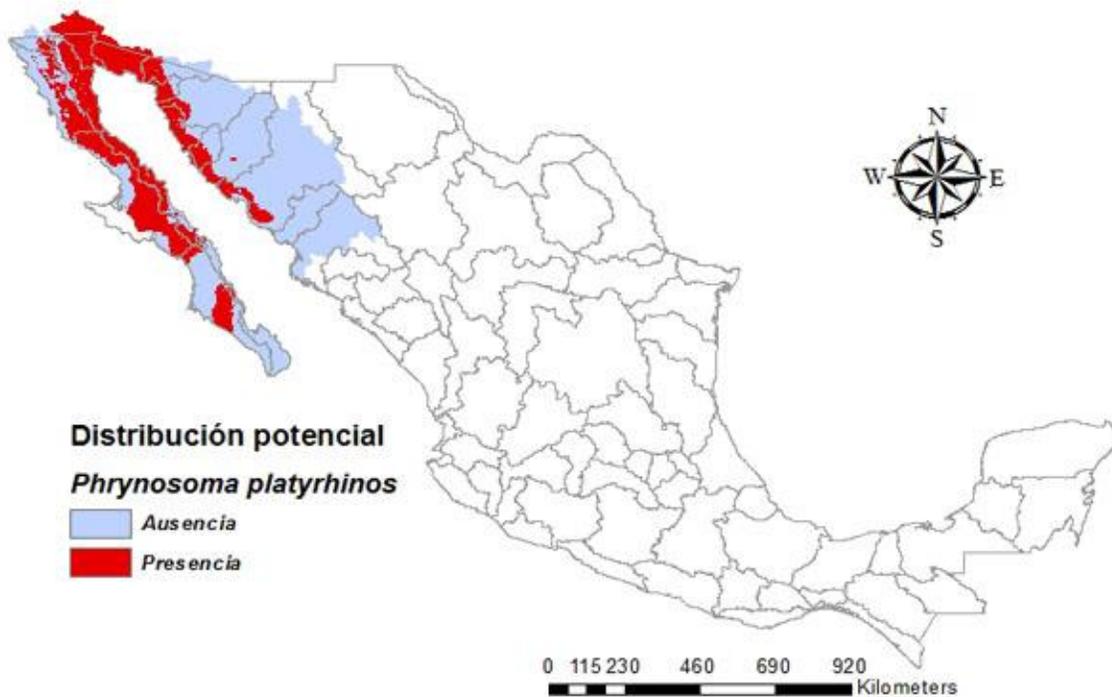
**Figura 33.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma orbiculare* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



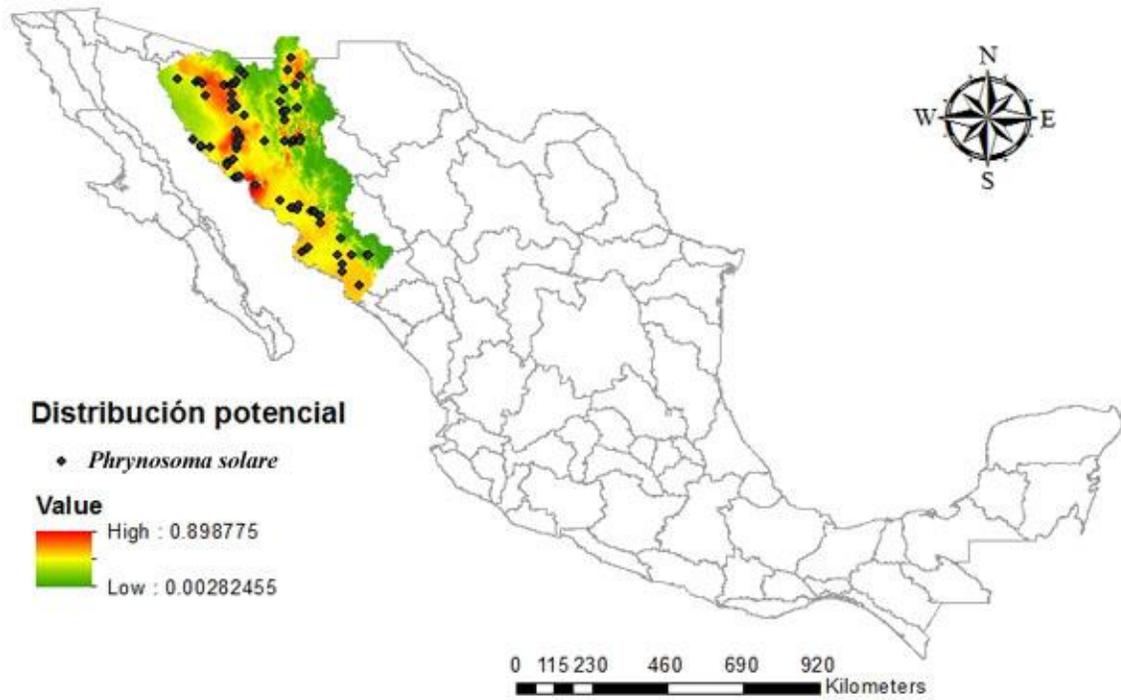
**Figura 34.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma orbiculare*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



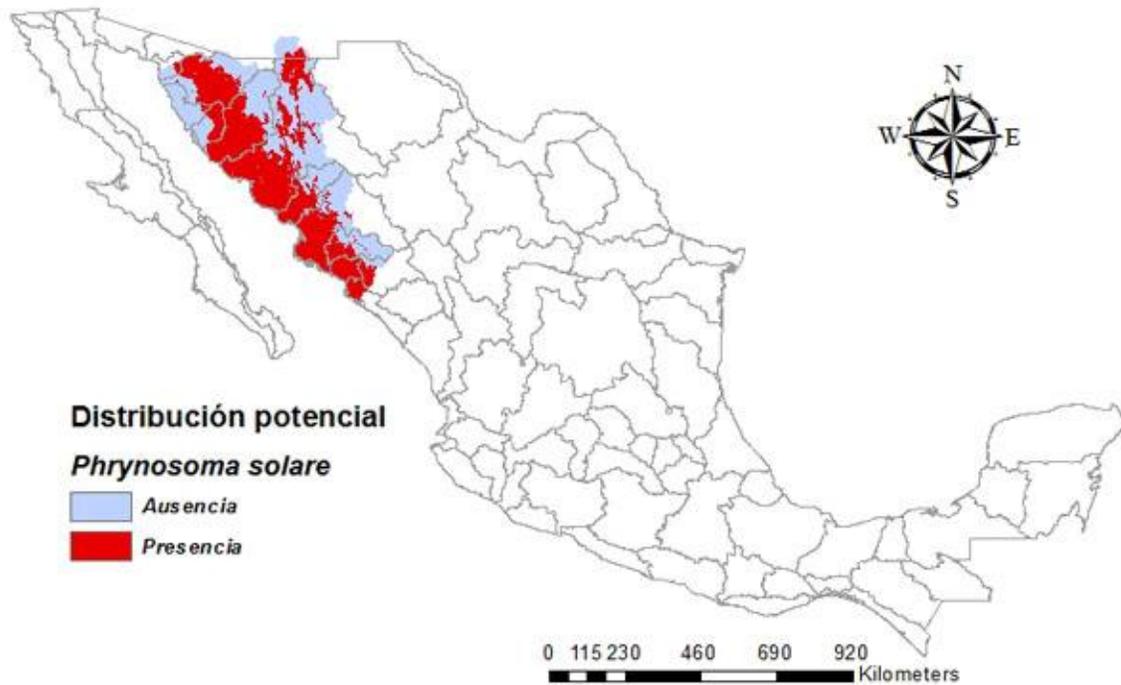
**Figura 35.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma platyrhinos* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



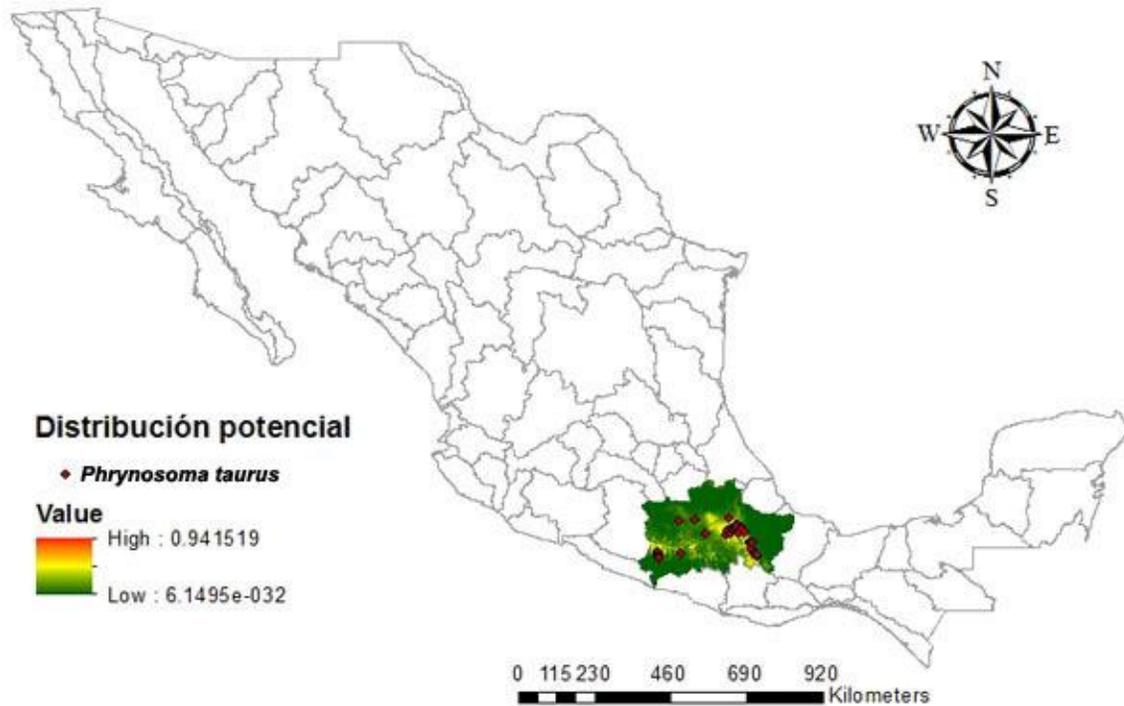
**Figura 36.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma platyrhinos*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



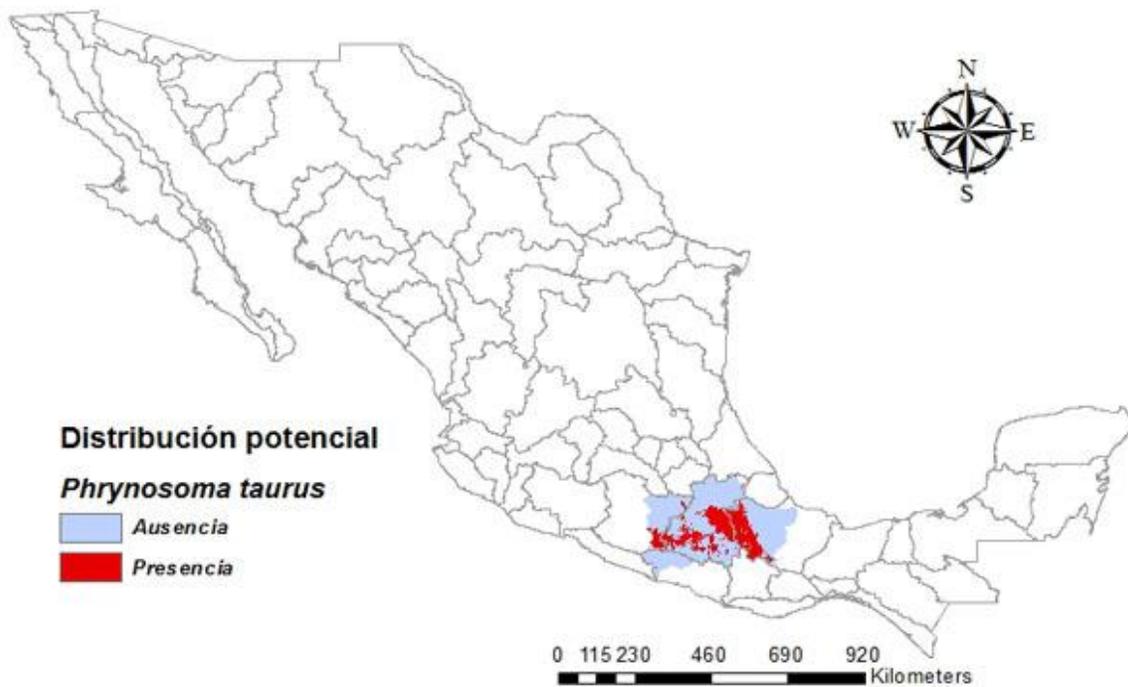
**Figura 37.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma solare* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



**Figura 38.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma solare*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



**Figura 39.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma taurus* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



**Figura 40.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma taurus*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.



**Figura 41.** Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma wigginsi* donde la escala de colores muestra la probabilidad de encontrar la especie.



**Figura 42.** Corte del Modelo de Distribución Potencial ajustado de la especie *Phrynosoma wigginsi*, donde el color rojo muestra presencia de la especie y el color azul una ausencia de la especie.

Cada uno de los 16 modelos se generó junto con su Curva ROC correspondiente, esta evalúa la habilidad predictiva de los modelos de distribución generados por medio de un gráfico (Anexo III), indicando el valor del área bajo la curva (AUC) y su desviación estándar, con los cuales se generó un cuadro indicando la clasificación en la que se encuentra el modelo según Araújo y Guisan (2006) (Cuadro 5).

<b>Cuadro 5. Clasificación de los modelos de distribución espacial tomando en cuenta el valor del AUC de entrenamiento.</b>			
<b>ESPECIE</b>	<b>AUC entrenamiento</b>	<b>AUC desviación estándar</b>	<b>Clasificación</b>
<i>P. asio</i>	0.932	0.0139	Excelente
<i>P. blainvillii</i>	0.715	0.0016	Promedio
<i>P. braconnieri</i>	0.969	0.0192	Excelente
<i>P. cerroense</i>	0.68	0.23	Pobre
<i>P. cornutum</i>	0.678	0.0497	Pobre
<i>P. coronatum</i>	0.762	0.0258	Promedio
<i>P. ditmarsii</i>	0.728	0.091	Promedio
<i>P. douglasii</i>	0.878	0.0421	Bueno
<i>P. hernandesi</i>	0.797	0.063	Promedio
<i>P. mcalli</i>	0.922	0.0621	Excelente
<i>P. modestum</i>	0.802	0.039	Bueno
<i>P. orbiculare</i>	0.803	0.0276	Bueno
<i>P. platyrhinos</i>	0.879	0.0474	Bueno
<i>P. solare</i>	0.75	0.0521	Promedio
<i>P. taurus</i>	0.935	0.0481	Excelente
<i>P. wigginsi</i>	0.913	0.057	Excelente

## Comparación de filogenia y distribución

De acuerdo con la filogenia propuesta por (Leaché, 2006) (Figura 1) se obtuvieron 3 pares de especies las cuales se compararon entre sí con una comparación de dos distribuciones de dos muestras diferentes por medio de una prueba de Kolmogorov- Smirnov.

Cuadro 5. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) de las 9 variables de las especies *P. ditmarsii* y *P. hernandesi*.

Variable	D	P-value
TPA	0.8178	0.0000
ODT	0.2218	0.0000
ISO	0.4393	0.0000
EDT	0.4214	0.0000
TMPPC	0.6564	0.0000
TPPF	0.8848	0.0000
OAT	0.5749	0.0000
TPCLL	0.7243	0.0000
TPCS	0.7808	0.0000
TPCC	0.6801	0.0000
TPCF	0.8770	0.0000
PA	0.2538	0.0000
PPLL	0.3248	0.0000
PPS	0.0000	1.0000
EP	0.2349	0.0000
PCLL	0.1772	0.0000
PCS	0.0624	0.0000
PCC	0.2735	0.0000
PCF	0.4632	0.0000

Cuadro 6. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) de las 19 variables de las especies *P. cerroense* y *P. wigginsi*.

Variable	D	P-value
TPA	0.7718	0.0000
ODT	0.0715	0.0000
ISO	0.1244	0.0000
EDT	0.3389	0.0000
TMPPC	0.4180	0.0000
TPPF	0.4200	0.0000
OAT	1.000	0.0000
TPCLL	0.7865	0.0000
TPCS	0.7312	0.0000
TPCC	0.7688	0.0000
TPCF	0.6005	0.0000
PA	0.4024	0.0000
PPLL	0.5759	0.0000
PPS	0.0000	1.0000
EP	0.7362	0.0000
PCLL	0.5441	0.0000
PCS	0.0000	1.0000
PCC	0.6055	0.0000
PCF	0.4265	0.0000

Cuadro 7. Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (valores combined K-S) de las 19 variables de las especies *P. braconnieri* y *P. Taurus*.

Variable	D	P-value
TPA	0.3383	0.0000
ODT	0.2017	0.0000
ISO	0.1495	0.0000
EDT	0.2395	0.0000
TMPPC	0.3525	0.0000
TPPF	0.3195	0.0000
OAT	0.2090	0.0000
TPCLL	0.3399	0.0000
TPCS	0.3305	0.0000
TPCC	0.3435	0.0000
TPCF	0.3390	0.0000
PA	0.1216	0.0000
PPLL	0.0869	0.0000
PPS	0.0000	1.0000
EP	0.3086	0.0000
PCLL	0.0802	0.0000
PCS	0.2049	0.0000
PCC	0.2130	0.0000
PCF	0.1557	0.0000

## ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS

### Depuración de base de datos

La base de datos descargada de GBIF del género *Phrynosoma* contenía 31,914 registros a los cuales se les realizó una depuración, dejando como resultado sólo 1162 en total para las 16 especies del género. Esta depuración fue necesaria debido a que había registros que no contenían información útil para el análisis planteado. Una vez depurada la base de datos los factores que redujeron más el número de registros fueron la eliminación de datos duplicados y la reducción de la autocorrelación espacial

Las especies que superaron los 100 registros fueron *Phrynosoma cornutum* (176), *Phrynosoma coronatum* (288), *Phrynosoma modestum* (136), *Phrynosoma orbiculare* (236), inclusive sin auto-correlación espacial, lo cual denota un gran esfuerzo de muestreo, la distribución y la abundancia natural de estas especies. Mientras que las especies con menos registros fueron *Phrynosoma cerroense* (3), *Phrynosoma ditmarsii* (6), *Phrynosoma hernandesi* (7), *Phrynosoma wigginsi*, con menos de 10 registros, lo que indica su distribución restringida. Por ejemplo, *Phrynosoma cerroense* sólo se encuentra en la Isla de Cedros (Ramírez *et al*, 2004) o *Phrynosoma hernandesi* que su distribución conocida va desde el sur de Durango, México, al sur de Alberta, Canadá (Mathies & Martin, 2008).

La distribución conocida de las especies de este género (Figura 2) muestra una tendencia a habitar principalmente las tierras áridas y templadas del norte y centro del país, a excepción de *Phrynosoma asio* la cual se distribuye en el sureste de México (Oaxaca, Guerrero, Michoacán, Colima, Chiapas, Morelos, Jalisco, Puebla), pero en la parte más árida del trópico mexicano (Ramírez-Bautista y Hernández-Ibarra, 2004). La distribución de las especies por estado está poco estudiada, pues muchas de las herpetofaunas estatales se publicaron en el siglo pasado (Flores-Villela & Pérez-Mendoza, 2006).

### Diversidad del género *Phrynosoma*

La distribución geográfica de la riqueza de especies de *Phrynosoma* (Figura 3) obtenida por el programa *Biodiverse* muestra valores máximos en los ecosistemas áridos de la Península de Baja California, Sonora, Chihuahua y Durango, teniendo hasta seis especies que convergen en una celda de ½ grado, de las 16 utilizadas en este trabajo. Los estados con más especies son Sonora y Chihuahua. Mientras que el estado con mayor número especies es Sonora que tiene siete de las 16 especies de este trabajo y con 11 celdas con cuatro o más especies.

La mayor diversidad beta (Figura 4) mostró valores máximos de  $\geq 0.6667$  (67%), en Sonora (con cuatro celdas, en la parte norte de la cuenca de Sonora Sur, entre las cuencas de los ríos Sonoyta, Bacoachi y Puerto Libertad); en Durango con una celda (en los límites de las cuencas Río Nazas, Río Ramos y del Oro y la cuenca de Mapimi); en los límites entre Morelos y Puebla una celda (en la intercesión de las cuencas Alto y Medio Balsas); Zacatecas una celda (en los límites de las cuencas El Salado y Río Aguanaval), en los límites entre San Luis Potosí y Tamaulipas una celda (en la convergencia de las cuencas El Salado y Alto Río Panuco); en Nuevo León una celda (en las cuencas del río Bravo Medio y San Juan) y en los límites de la parte norte de Nuevo León y Coahuila una celda (en las zona de intersección de las cuencas Bravo Conchos y Río Bravo Medio). Sonora muestra la mayor tasa de recambio de especies (2 de 3).

En cuanto a endemismo tenemos que de las 16 especies que habitan en México sólo seis de ellas son endémicas: la lagartija cornuda mexicana (*Phrynosoma taurus*), la lagartija cornuda de roca (*Phrynosoma ditmarsii*), la lagartija cornuda de montaña (*Phrynosoma orbiculare*), la lagartija cornuda de la costa del golfo (*Phrynosoma wigginsi*), la lagartija cornuda de la isla de Cedros (*Phrynosoma cerroense*) y la lagartija cornuda de cola corta (*Phrynosoma braconnieri*). Esto nos indica que en el país se tiene 35% de endemismos de las 18 especies existentes en todo el mundo (Raya García, 2013). El mapa de endemismo (Figura 5) muestra las posibles zonas de endemismo en las cuales se puede observar que en el estado de Oaxaca existen más zonas de posible endemismo (tasa  $\geq 0.3000$ ) teniendo como mayores zonas de probabilidad el área de convergencia las cuencas del Alto Balsas y el Río Papaloapan, la zona centro de Oaxaca con los límites de las cuencas Río Verde y Río Papaloapan, y la zona de convergencia de las cuencas Río Tehuantepec y la región del resto del Istmo de Tehuantepec. Seguido del estado de Baja California Sur con posibles áreas de endemismo en las cuencas de Baja California Sur-Oeste y Sur-Este. En los límites de los estados de Baja California y Sonora en la cuenca del Río Colorado. Y en los límites norte de Sonora y Chihuahua en la intersección de la cuenca de Sonora Sur y la cuenca Central del Norte.

El fenograma generado por *Biodiverse* nos muestra la relación de similitud que tienen las especies de acuerdo con su área de distribución (Figura 6) el cual se ve representado en el mapa que muestra las áreas de similitud entre las celdas para las especies (Figura 7), teniendo así 6 áreas de similitud para las 16 especies, a estas 6 áreas se le asignó un nombre y un color respectivamente:

1. Sonora (Rojo): La cual abarca gran parte del estado de Sonora una pequeña parte del noreste de Baja California y el norte de Sinaloa.
2. Baja California (Azul): Esta área se encuentra distribuida a lo largo de todo el estado de Baja California Y Baja California Sur.
3. Sierra Madre Occidental (Verde): Esta área se encuentra de manera discontinua por los estados de Sinaloa, Chihuahua y Durango. A lo largo de la Sierra Madre
4. Altiplano Sur - Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Morado): Esta área se encuentra a lo largo de los estados de Puebla, Oaxaca, Veracruz, Tlaxcala, Hidalgo, Querétaro, Morelos y partes del Estado de México y en algunas zonas del norte del país como Durango, Chihuahua, Nuevo León y San Luis Potosí.
5. Altiplano Norte - Tamaulipas (Naranja): El cual tiene presencia en los estados de Chihuahua, Coahuila, Tamaulipas, además de tener una escasa presencia en San Luis Potosí, Zacatecas y Sonora.
6. Pacífico Sur – Istmo de Tehuantepec (Amarillo): Esta área solo tiene presencia en pequeñas partes de los estados de Oaxaca y Chiapas, abarcando gran parte del territorio del estado de Colima y una fracción de la parte noroeste del estado de Michoacán.

Cabe aclarar que el programa *Biodiverse* conforme se aumentan las subdivisiones el criterio se vuelve más estricto dejando así áreas con una sola celda. Por esta razón se eligieron las 6 divisiones que denotan mayor homogeneidad en cuanto a la similitud en su distribución.

Los gráficos muestran las curvas de acumulación generadas por medio de los estimadores no paramétricos en el programa *Estimates* 9.1 (Colwell, 2006). El gráfico correspondiente a las curvas de acumulación basadas en estimadores de incidencia (Figura 8) muestra que los valores observados (S), a partir de las 16 especies y el número de muestra 211 – 221 (aproximadamente) tiende a un comportamiento asintótico. En cuanto al estimador que más refleja el valor observado (S) es CHAO 2, el cual estima el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies únicas (que solo aparecen en una muestra) y el número de especies duplicadas (que aparecen compartidas en dos muestras) (Villarreal *et al.*, 2004), mientras que las especies únicas comienzan a disminuir las especies duplicadas comienzan a incrementar, no obstante conforme aumentan el número de muestras ambos comienzan a disminuir.

En cuanto al gráfico correspondiente a las curvas de acumulación basadas en estimadores de abundancia (Figura 9), muestra que los valores observados (S)

en este caso tienen un comportamiento asintótico a partir de las muestras 231-241 (aproximadamente). Para este caso los estimadores que muestran mejor el comportamiento del valor observado (S) son CHAO 1, el cual funciona con base en la proporción de 'singletons' y 'doubletons' (especies representadas por uno o dos individuos, respectivamente) (Magurran, 2004). Entre más aumenta la presencia de 'singletons', la estimación de la riqueza aumenta también, por lo que en la población de reptiles este estimador refleja más al valor de la riqueza observada; y Bootstrap, que estima la riqueza de especies a partir de la proporción de muestras que contienen a cada especie. En el caso de los 'doubletons' y 'singletons', éstos se comportan de la misma manera que los 'duplicates' y 'uniques' de las curvas de incidencia, mientras que los 'singletons' comienzan a descender los 'doubletons' comienzan a incrementarse, para ambos (incidencia y abundancia) a partir de la muestra 71 (aproximadamente) comienzan a tener un comportamiento similar. No obstante, conforme aumentan el número de muestras ambos comienzan a disminuir.

Para mostrar la situación en la que se encuentra el inventario del género *Phrynosoma* se utilizó el índice de CHAO 2 (Figura 10). Este estimador muestra que la gráfica de CHAO 2 Upper bound al principio, en los primeros muestreos, tiene un crecimiento exponencial marcando como número máximo de especies que se pueden encontrar 32, ósea, 16 especies más por encontrar ya que al ser los primeros muestreos influyen las especies raras y únicas, conforme el esfuerzo de muestreos aumenta CHAO 2 Upper bound disminuye debido a que al encontrar especies repetidas la probabilidad de encontrar nuevas disminuye, tendiendo así a un comportamiento casi asintótico mostrando que el número de especies posibles, en la actualidad, por encontrar son entre una y dos especies más.

No hay un estimador que sea "el mejor" en todas las situaciones, o que resulte especialmente indicado para un grupo concreto de organismos (Walther & Moore, 2005). Por ello, autores diferentes, que han aplicado diversos criterios de evaluación y por tanto han reportado distintos comportamientos de los estimadores.

Adicionalmente, sabemos que existen varias especies nuevas para México que están por describirse, entre algunos de los ejemplos están los géneros de lagartijas, *Sceloporus*, *Gerrhonotus*, *Abronia*, *Phrynosoma*, *Lepidophyma*, *Xenosaurus*, *Aspidoscelis*, *Anolis* y *Scincella*. El estudio de muchos lugares del país promete nuevos descubrimientos, algunos de los estados que todavía podrían arrojar hallazgos interesantes son: Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Puebla, Coahuila y Guerrero. Pero también hay muchos otros que están pobremente estudiados, tales como: Zacatecas, Durango, Sinaloa, Nayarit, Guanajuato, Tlaxcala y Tabasco. Seguramente hay muchas sierras y cuencas que no han sido

recolectadas dentro de los estados mencionados y otros, mismas que es importante que se puedan estudiar antes de que se modifique su estructura vegetal original (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014).

## **Modelación de distribución potencial**

### **Distribución potencial de *Phrynosoma asio***

El modelo de distribución potencial ajustado de *Phrynosoma asio* se construyó con las variables que más contribuyeron al modelo del entrenamiento, con mayor sensibilidad con correlación nula entre sí: EDT, TMPPC, TPCLL y PPLL (Figura 11 y 12). El modelo de distribución espacial (MDE) encontró que existen condiciones favorables para esta especie en algunas partes de Jalisco y a lo largo de las cuencas occidental y oriental del Balsas, en los estados de Morelos, la parte sur de Puebla, el norte de Guerrero y noroeste de Oaxaca. Pero la probabilidad más alta de encontrar a la especie se encuentra en las costas de Colima y Michoacán, en la parte sureste de la región de la Costa de Jalisco, en las partes sur de las cuencas del Armería y Coahuayana, y en la parte oeste de la región de la Costa de Michoacán; en el estado de Michoacán y Guerrero dentro de la cuenca Tepalcatepec en la parte sur y centro, en la parte centro de Guerrero en la parte sur de la cuenca Balsas medio y alto; dentro del estado de Oaxaca en la parte en la que se unen las cuencas Costa de Oaxaca, Río Tehuantepec y del resto de la región del Istmo de Tehuantepec; y en la depresión central de Chiapas, en la cuenca del Alto Grijalva. La distribución reconocida para esta especie se extiende desde Colima, a lo largo de la costa del Pacífico de México hasta Chiapas (Luna-Reyes *et al.*, 2013).

El modelo de *P. asio* muestra un área bajo la curva AUC=0.932 para la muestra de entrenamiento, con una desviación estándar de su AUC=0.0139. De acuerdo con Araujo y Guisan (2006), este modelo se clasifica como excelente.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma blainvillii***

Por medio del modelo ajustado con sus variables seleccionadas, ODT, TMPPC y PCS, para la especie *Phrynosoma blainvillii* (Figura 13 y 14), la probabilidad de distribución de *P. blainvillii* se encuentra a lo largo de la costa de Baja California en la cuenca del río Tijuana, hasta Ensenada, tanto en la parte de la costa como en su parte este, con partes en la cuenca noreste así como en la parte este de la cuenca del Colorado, y en la parte norte de la cuenca de Baja California (centro-oeste). *P. blainvillii* se distribuye desde el norte de Baja California a través del norte de California (Leaché *et al.*, 2009)

Este modelo de distribución potencial tiene para la muestra de entrenamiento un AUC=0.715 y una desviación estándar de su AUC=0.0016. Este modelo se clasifica como promedio, de acuerdo con Araujo y Guisan (2006).

### **Distribución potencial de *Phrynosoma braconnieri***

A partir del MDE de entrenamiento y tomando en cuenta las variables bioclimáticas seleccionadas para *Phrynosoma braconnieri*, ODT, TPCS, TPCC, EP, precipitación del cuatrimestre más cálido (PCC) (Figura 15 y 16), el estado con menor probabilidad de albergar la especie es Tlaxcala. Mientras que los estados con probabilidad de distribución de la especie son Oaxaca y Puebla, en las partes en las que se unen las cuencas Alto Balsas, Rio Papaloapan, Rio Verde y Rio Tehuantepec. Básicamente esta especie se distribuye a lo largo del Valle Tehuacán-Cuicatlán. Esta especie habita en elevaciones intermedias y altas de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur de los estados de Oaxaca y Puebla, en un intervalo altitudinal de 1600-2500 m (Zamudio y Parra-Olea, 2000).

El MDE de *Phrynosoma braconnieri* muestra un área bajo la curva en la muestra de entrenamiento de AUC=0.969 y una desviación estándar de su AUC=0.0192. Con esto tenemos que el MDE para *P. braconnieri* se encuentra clasificado como excelente.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma cerroense***

Para el MDE de esta especie y el corte (Figura 17 y 18) se utilizó la rutina 'replicates' en MaxEnt debido a que sólo se contaban con tres registros de esta especie, las variables seleccionadas fueron TPCLL, TPCF, PCC y PCC. Al momento de realizar el perfil bioclimático no existieron coberturas de cuencas y variables bioclimáticas para las Islas de San Benito y la Isla de Natividad, por lo que los registros de esas zonas no tenían los datos para poder trabajar con ellos. La localidad típica de *Phrynosoma cerroense* es la Isla de Cedros, en la costa del Pacífico de Baja California (Leaché *et al.*, 2009).

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un AUC=0.680 y una desviación estándar de su AUC=0.230. Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de pobre. Esto debido a su área de distribución tan restringida y a la falta de datos referentes a las coberturas climáticas en islas.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma cornutum***

A partir del modelo de distribución potencial de *Phrynosoma cornutum*, ajustado con las variables seleccionadas, ISO y PCF, se encontró que existen condiciones favorables para esta especie en la parte norte de la región Sonora Sur, a lo largo de toda la cuenca central del Noroeste, río Conchos, Presa Amistad Ojinaga, Mapimí y Bravo-Conchos, Bravo medio, Álamo, Bravo bajo, San Juan, San Fernando y Nazas, en los estados de Chihuahua, Sonora, Coahuila, norte de Tamaulipas y Nuevo León, también se encontraron condiciones en la parte sur de Tamaulipas, norte de Veracruz y centro de San Luis Potosí. Esta especie se distribuye en México desde el noreste de Sonora, Chihuahua y Durango al este de la Sierra Madre Occidental, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí y Zacatecas (Price, 1990).

El MDE de *Phrynosoma cornutum* muestra un área bajo la curva en la muestra de entrenamiento de  $AUC=0.678$  y una desviación estándar de su  $AUC=0.0497$ . Con esto tenemos que el MDE para *P. cornutum* se encuentra clasificado como pobre. Para el caso de esta especie pudiera ser que las variables climáticas no expresaran de forma adecuada el comportamiento de esta especie ya que al realizar la selección de las variables solo dos de ellas no resultaron correlacionadas.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma coronatum***

*Phrynosoma coronatum*, como se puede observar en el MDE y tomando en cuenta las variables bioclimáticas seleccionadas, TMPPC, TPCLL, TPCS y PA (Figura 21 y 22), la probabilidad de encontrar esta especie es en la parte oeste de la cuenca de Ensenada, río Tijuana, así como en las partes centro y sur, en las cuencas B. C. centro-este, B. C. centro-oeste, B. C. sureste y B. C. suroeste. Otra cosa que se puede observar es que esta especie no se encuentra distribuida, como ya se mencionó, en la parte noreste de Baja California, en cuencas como Baja California Noroeste y Rio Colorado, las cuales están separadas de la cuenca de Ensenada por las sierras de Juárez y San Pedro Mártir. *Phrynosoma coronatum* aparece a través del centro y sur de California, llegando a la región del Cabo de Baja California del Sur (Montanucci, 2004).

El modelo de *P. coronatum* muestra un área bajo la curva  $AUC=0.762$  para la muestra de entrenamiento y en cuanto a la desviación estándar  $AUC=0.0258$ . De acuerdo a Araujo y Guisan (2006) este modelo se clasifica como promedio.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma ditmarsii***

Para el MDE de *Phrynosoma ditmarsii* y el corte (Figura 23 y 24) se utilizó la opción 'replicates' en MaxEnt, debido a que sólo se contaba con seis registros de esta especie, las variables seleccionadas fueron EDT, TPPF y PCC. La mayor probabilidad de encontrar esta especie es en la parte sur de la cuenca Sonora Sur, en la parte centro y sur de la cuenca río mayo, y en la parte norte de la cuenca del río Fuerte. Esta especie es endémica del estado de Sonora (en una pequeña área de la Sierra Madre Occidental) (Enderson *et al.*, 2009).

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un AUC=0.728 y una desviación estándar de su AUC=0.091. Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de promedio, a pesar de la falta de datos y que sólo se distribuye en algunas zonas de la parte sur de Sonora.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma douglasii***

Por medio del modelo ajustado de *P. douglasii* (Figura 25 y 26), se seleccionaron las variables OAT, TPCF, PA y EP. Este modelo muestra que la probabilidad de encontrar a esta especie es en los estados de Chihuahua, Durango y Zacatecas, en la parte oeste de la cuenca río Conchos, en la parte sureste de la cuenca Sonora Sur, en la parte sur de la cuenca central del Norte, en la cuenca del río Ramos y del Oro, San Pedro y Aguanaval, en el sur la cuenca río Nazas y en la parte norte de la cuenca baja del río Grande de Santiago. *P. douglasii* es la especie más extendida de lagarto cornudo a lo largo de Norteamérica. La distribución de *P. douglasii* va desde el sur de Alberta, Canadá, hacia el sur en toda la región de las Montañas Rocosas hasta la frontera mexicana en Arizona y Nuevo México, y abajo del eje de la Sierra Madre Occidental al sur de Durango (Degenhardt *et al.*, 2005).

El MDE de *Phrynosma douglasii* muestra un área bajo la curva en la muestra de entrenamiento de AUC=0.878 y una desviación estándar de su AUC=0.0421. Con esto, el MDE para *P. douglasii* se clasifica como bueno.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma hernandesi***

Para el MDE de esta especie y el corte (Figura 27 y 28) se utilizó la opción 'replicates' en MaxEnt, debido a que sólo se contó con siete registros. Las variables seleccionadas fueron ODT, TPCF, PCF. Con el MDE podemos observar que la probabilidad de encontrar esta especie en México es en el estado de Chihuahua y Sonora en la parte oeste, en la intersección de las cuencas Sonora sur, las Cuencas Centrales del Norte y del río Conchos. Su distribución conocida

va desde el sur de Durango, México, al sur de Alberta, Canadá. Es una de las cuatro especies de lagartos que habitan en América del Norte en latitudes superiores a 50 ° Norte (Mathies & Martin, 2008).

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un AUC=0.797 y una desviación estándar de su AUC=0.063. Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de promedio, principalmente debido a la falta de datos en cuanto a registros en México.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma mcallii***

Observando el MDE de esta especie (Figuras 29 y 30) y tomando en cuenta las variables bioclimáticas seleccionadas, temperatura promedio anual (TPA), temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (TPCLL), temperatura promedio del cuatrimestre más frío (TPCF), precipitación del periodo más lluvioso (PPLL), se observó que la probabilidad de encontrar esta especie distribuida en las cuencas del río Colorado y el Desierto del Altar, ya que esta especie se encuentra típicamente en llanos, valles y colinas arenosas de vegetación esparcida en zonas áridas (Morril, 2000). *Phrynosoma mcallii* es una lagartija que se distribuye en el suroeste de USA y norte de México. Se distribuye al norte del Golfo de California, en ambos lados del Río Colorado. En nuestro país, existen poblaciones al NE de Baja California Norte y en el NE de Sonora (Funk, 1981).

El MDE de *Phrynosoma mcallii* muestra un área bajo la curva en la muestra de entrenamiento de AUC=0.922 y una desviación estándar de su AUC=0.0621. Con esto tenemos que el MDE para *P. mcallii* se encuentra clasificado como excelente.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma modestum***

A partir de los modelo de distribución potencial ajustado de *P. modestum* (Figura 31 y 32), con las variables seleccionadas, TMPPC, TPPF, PPS, se observó que la probabilidad de encontrar esta especie es en la parte donde se juntan las cuencas de los ríos Bravo medio, Mapimí, Bravo-Conchos, Nazas, San Juan y Aguanaval, en los estados de Coahuila, Nuevo León y Durango; mientras que para el estado de San Luis Potosí, ésta se encuentra en la unión de las cuencas de El Salado y el alto Panuco. La gama se extiende desde el sureste de Arizona, Nuevo México (Degenhardt *et al.*, 1996), el sureste de Colorado (Rondeau 2002), y en el norte de Texas (Dixon, 2000) hasta el sur de San Luis Potosí, México (Stebbins 2003).

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un AUC=0.802 y una desviación estándar de su AUC=0.039. Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de bueno.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma orbiculare***

Como se puede observar en el MDE de *P. orbiculare* (Figura 33 y 34) y tomando en cuenta las variables bioclimáticas seleccionadas EDT, TPCF, PPLL y PPS. La probabilidad de distribución de esta especie se encuentra en el centro del país, en las cuencas de los ríos San Juan Querétaro, Tula, Alto Lerma y Valle de México, también en las cuencas de Veracruz Norte, Tulancingo, Actopan, Papaloapan y Balsas medio y oriental. Además, se pueden observar diversas áreas discontinuas de probabilidad en la parte sur de las cuencas de los ríos Conchos y Fuerte, en el estado de Chihuahua. Así también, en los estados de Coahuila y Nuevo León, en la parte donde se unen las cuencas de los ríos San Juan, San Fernando y la parte norte de El Salado; varias áreas en la cuenca del río Grande de Santiago (alto y bajo), en los estados de Durango, Zacatecas, Nayarit, Jalisco y Aguascalientes; en la parte, en la que colindan los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Jalisco y Guanajuato, en las cuencas de los ríos Alto Grande de Santiago, Alto Panuco, la parte sur de El Salado, Medio Lerma y La Laja; y en San Luis Potosí en la parte centro de la cuenca El Salado. *P. orbiculare* es endémica de México, y ampliamente asociado con bosques mixtos de pino-encino de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, y la faja volcánica transversal y matorral semiárido en la meseta central mexicana (Sherbrooke, 2003).

El modelo de *P. orbiculare* muestra un área bajo la curva AUC=0.803 para la muestra de entrenamiento y una desviación estándar de su AUC=0.0276. De acuerdo con Araujo y Guisan (2006), este modelo se clasifica como bueno.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma platyrhinos***

A partir de los modelo de distribución potencial ajustado con las variables no correlacionadas (OAT, TPCLL y PCLL) (Figura 35 y 36) se pudo observar que la probabilidad de encontrar la especie es en las cuencas del Desierto del Altar, Rio Sonoyta, Rio Concepción y Puerto Libertad en el estado de Sonora; mientras que para en estado de Baja California las cuencas del Rio Colorado, Baja California Noreste y la parte norte de la cuenca Baja California Centro Este y Oeste. Además, se encontró que existía probabilidad de encontrar esta especie distribuida en la cuenca Baja California Centro Oeste en la parte correspondiente al estado de Baja California Sur. Esta especie se encuentra ampliamente en el oeste de los Estados Unidos, que se extiende en el noroeste de México. La gama

se extiende desde el sureste de Oregon, en el suroeste de Idaho, Utah y el norte hacia el sur por el este y el sur de California, Nevada, Arizona y el oeste hasta el noreste de Baja California y el noroeste de Sonora (Stebbins, 2003).

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un  $AUC=0.879$  y una desviación estándar de su  $AUC=0.0474$ . Esto nos indica que el modelo de encuentra clasificado en la categoría de bueno.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma solare***

Como se puede observar en el MDE de *P. solare* (Figura 37 y 38) y tomando en cuenta las variables bioclimáticas seleccionadas, OAT, TPCLL y PPLL, la de encontrar la especie es a lo largo del estado de Sonora en las cuencas de los ríos Concepción y Sonora Sur, en el estado de Sinaloa y sur de Sonora, en las cuencas del Mayo, Fuerte, Sinaloa, Planicie de Sinaloa y Mocorito. *Phrynosoma solare* se restringe al desierto de Sonora en el sur-centro de Arizona, este al extremo suroeste de Nuevo México, al sur a través de la mayor parte de Sonora (incluyendo la isla Tiburón) y en el norte de Sinaloa, México (Hodges, 1999).

El MDE de *P. solare* muestra un área bajo la curva  $AUC=0.750$  para la muestra de entrenamiento y una desviación estándar de su  $AUC=0.0521$ . Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de promedio.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma taurus***

Como se observa en el modelo generado para esta especie (Figura 39 y 40), junto con sus variables ODT, TPCS, PPLL y PCS, la probabilidad de encontrar la especie en la parte oeste de la cuenca del Papaloapan, entre los estados de Puebla y Oaxaca, correspondiente al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y en la parte más árida de la cuenca alta del Balsas, en el estado de Oaxaca. *Phrynosoma taurus* es una especie endémica de México (Flores-Villela & Gerez, 1994), y tiene una distribución restringida para la Sierra Madre del Sur en el estado de Guerrero y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán entre Puebla y Oaxaca.

Este MDE tiene para la muestra de entrenamiento un  $AUC=0.935$  y una desviación estándar de su  $AUC=0.0481$ . Esto nos indica que el modelo de encuentra clasificado en la categoría de excelente.

### **Distribución potencial de *Phrynosoma wigginsi***

A partir del modelo de distribución potencial ajustado (Figura 40 y 41), con las variables no correlacionadas, TMPPC, TPPF, TPCLL, PCC y PCF, se obtuvo que

la probabilidad de encontrar distribuida esta especie es en el estado de Baja California Sur, en la parte sur de la cuenca Baja California Centro Este y a lo largo de la cuenca Baja California Sureste, en la parte sur de la Sierra La Laguna, entre las cuencas Baja California Sureste y Suroeste, en la parte de San José del Cabo y Cabo San Lucas, evitando totalmente esta sierra; también se muestran en el MDE condiciones favorables de encontrar la especie en la parte oeste de Baja California Sur en la parte sur de la cuenca Baja California Centro Oeste y en la cuenca de Baja California Suroeste. Su área de distribución está restringida a la región alrededor de Mulegé y Loreto en el lado de la costa del golfo de Baja California Sur, específicamente en el lado oriental de la Sierra de la Giganta (Luxbacher & Knouft, 2009).

El MDE de *P. wigginsi* muestra un área bajo la curva AUC=0.913 para la muestra de entrenamiento y una desviación estándar de su AUC=0.057. Esto nos indica que el modelo se encuentra clasificado en la categoría de excelente, a pesar de que sólo se contaban con siete registros de esta especie. Por lo tanto, se utilizó el método de 'replicates' en MaxEnt, el cual se utiliza cuando una especie tiene pocos puntos y con 'replicates' se puede evaluar sin disminuir la muestra para someterla a prueba. Esto se puede deber a correcta delimitación taxonómica y a la similitud de los valores de cada uno de los puntos con respecto a las variables.

En general los modelos de distribución se encontraron dentro del intervalo de clasificación de pobre a excelente, utilizando la clasificación propuesta por Araújo y Guisan (2006). En cuanto a las especie clasificadas como pobres, *P. cerroense* sólo se tienen tres registros los cuales tiene una distribución restringida siendo así endémica de la isla de Cedros y con solo un par de registros en la zona colindante de la costa del Pacífico de Baja California, además las coberturas bioclimáticas no son representativas por que la escala no es la adecuada para las islas. Mientras que para *P. cornutum* se tiene una cantidad de 176 registros, pero en este caso las causas de que la clasificación del modelo sea pobre se debe a que las variables pueden no ser las adecuadas para el análisis y a la parte taxonómica ya que esta especie posee una gran variabilidad genética y por tanto varias subespecies, cada una de estas adaptada a diversos hábitats, lo cual en los modelos (Figura 19 y 20) se expresa como un área considerablemente amplia, caso contrario a *P. orbiculare* cuyo modelo se encuentra clasificado como bueno teniendo 236 registros pero esta especie es de las mejor conocidas del género *Phrynosoma* como se puede ver en el trabajo de Bryson y colaboradores (2012) el cual hace referencia a como se diversificó esta especie conforme cambiaba su habitat.

En cuanto a los cortes realizados para la elaboración de los modelos binarios se puede observar que la mayoría poseen un comportamiento continuo a excepción de *Phrynosoma asio* (Figura 12) la cual muestra nubes de presencia a lo largo de la cuenca del Balsas, esto se puede deber a una falta de muestreo de manera continua. Mateo y colaboradores (2012) mencionan que la selección del umbral de corte para generar mapas binarios a partir de modelos continuos representa otra etapa clave de la modelización porque los resultados pueden ser muy diferentes en función del método utilizado. Para este trabajo se utilizó el valor del décimo percentil, a pesar de que en ocasiones dejaba puntos de registros fuera, debido a que al utilizar el valor mínimo de una presencia las áreas de presencia aumentaban considerablemente, a lo cual Varela y colaboradores (2014) denotan que las predicciones calibradas con datos sesgados y basadas en modelos complejos, como MaxEnt, son proclives a sobreestimar el área potencialmente habitable por las especies cuando se usa el umbral de corte mp (valor mínimo de una presencia).

Como menciona Mateo (2011) 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. Muchas de estas limitaciones son inherentes al proceso y difícilmente salvables, mientras que otras están siendo el objeto de investigaciones (Pearson & Dawson, 2004). Muchos taxones pueden desempeñarse y evolucionar de manera independiente con respecto a las características y estructura del micro hábitat, variaciones ambientales e interacciones bióticas y abióticas (Pérez-Almazán *et al.*, 2014).

## **Comparación de filogenia y distribución**

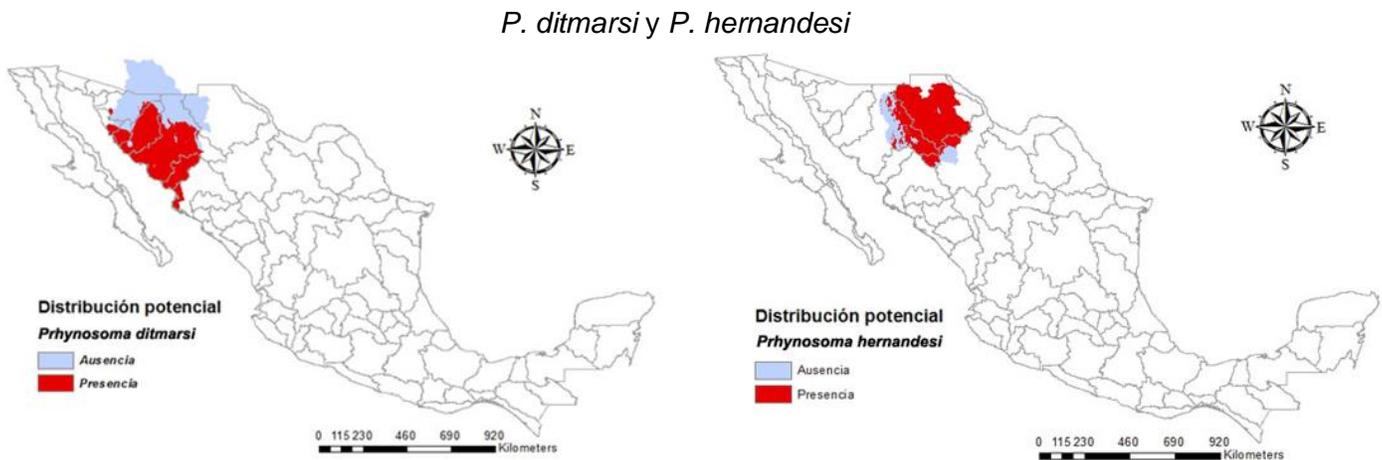
De acuerdo con la filogenia propuesta por Leaché (2006) (Figura 1) se obtuvieron tres pares de especies las cuales se compararon entre sí con una comparación de dos distribuciones de dos muestras diferentes por medio de una prueba de Kolmogorov- Smirnov para las 19 variables contenidas en el perfil bioclimático de cada especie (*P. ditmarsii* y *P. hernandesi* (Cuadro 5); *P. wigginsi* y *P. cerroense* (Cuadro 6); *P. braconnieri* y *P. taurus* (Cuadro 7)) con ayuda del programa Stata 11.

Como se hizo mención en el método existe otra filogenia más reciente y con mayor sustento, ya que ahí utilizaron un análisis basándose en 584 loci nucleares, dando como resultado un cladograma distinto (Leaché & Linkem, 2015). En él se muestra que las parejas de especies hermanas son: *P. mcalli* y *P. solare*; *P. cerroense* y *P. blainvillii*; *P. taurus* y *P. sherbrookei*; *P. platyrhinos* y *P. goodei*; *P. douglasii* y *P. hernandesi*. Esto explica por qué, al realizar la comparación de

nichos fundamentales con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, en sus resultados, ninguna variable denotó similitud entre los nichos de cada especie.

A pesar de esto con la superposición de los modelos de distribución mostraron un patrón de simpatría (Espinosa *et al.*, 2002). Papavero y colaboradores (1994) distingue tres tipos de distribución simpátrica: endopatría (anidamiento de un área en otra), homopatría (superposición total), y alelopatría (superposición marginal).

Para el caso de las especies utilizadas *P. ditmarsii* y *P. hernandesii* (Figura 43), *P. cerroense* y *P. wigginsii* (Figura 44) y *P. braconnieri* y *P. taurus* (Figura 45) muestran una distribución simpátrica de tipo alelopatrida debido a que las áreas son diferentes pero mostrando una intersección ente ambas. Al comparar los modelos de las especies, por medio de la prueba de Kolmogorov-Smirnov, se concluyó que las distribuciones de frecuencias entre variables climáticas de ambas especies no tuvieron relación entre sí, denotando así no sólo exclusión geográfica (alopatría), sino también exclusión ambiental (alotopía) a pesar de que el arreglo y la relación filogenética sean distintas. Para *P. braconnieri* y *P. taurus* (Figura 45) la superposición de los cortes la unión entre dos distribuciones en lo que se podría considerar como un nodo panbiogeográfico (Morrone 2004).



**Figura 43.** Comparación de las distribuciones de *P. ditmarsii* y *P. hernandesii*

*P. wigginsi* y *P. cerroense*

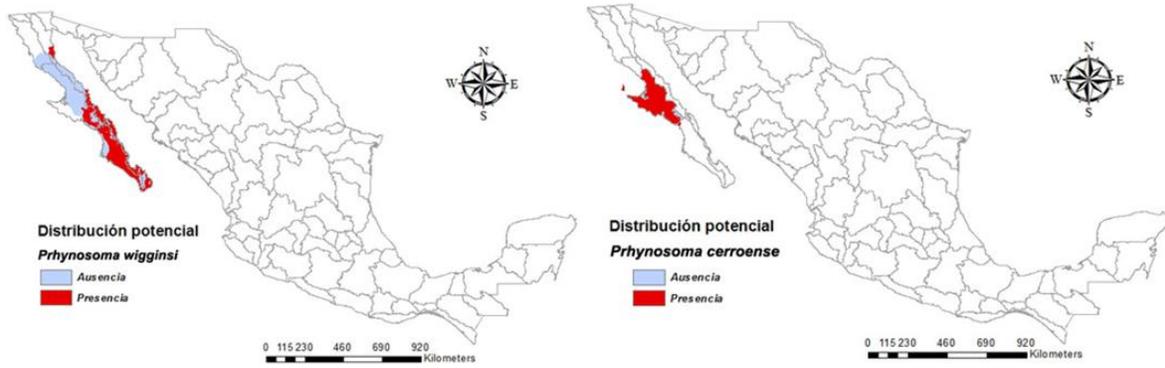


Figura 44. Comparación de las distribuciones de *P. wigginsi* y *P. cerroense*

*P. taurus* y *P. braconnieri*

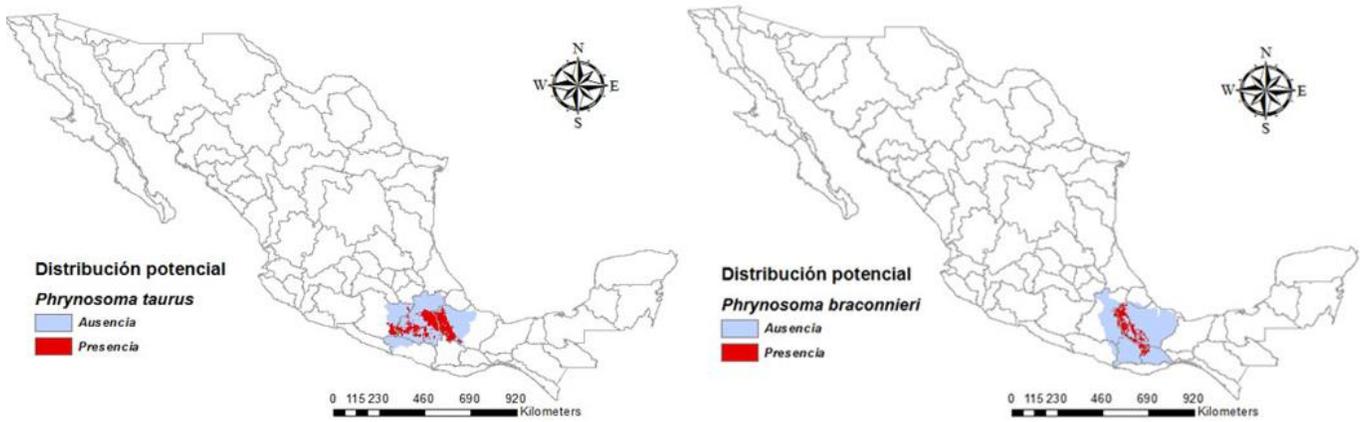


Figura 45. Comparación de las distribuciones de *P. braconnieri* y *P. taurus*

## CONCLUSIONES

La mayor riqueza del género *Phrynosoma* en México se encuentra en la parte norte del país principalmente en los estados de Baja California, Sonora, Chihuahua y Durango.

La mayor diversidad beta de las especies de este género se encuentran en Sonora, Durango, Morelos, Puebla, Zacatecas, San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila. Siendo Sonora el estado con mayor tasa de reemplazo de especies.

En México existen seis especies endémicas de este género, lo que representa alrededor del 35% del género *Phrynosoma*. Se tienen así las posibles zonas de endemismo, en México, en los estados de Oaxaca, Baja California y Sonora.

En cuanto a la modelación espacial se obtuvieron 16 MDE, de los cuales se encuentran 14 clasificados en la categoría de promedio a excelente y dos de ellos (*P. cerroense* y *P. cornutum*) clasificados como pobres debido a la falta de información, a la resolución de las coberturas para las islas y delimitación taxonómica precisa, inclusive sumarle a las 19 variables climáticas utilizadas otra variable o comparar sus distribuciones y hábitats con alguna otra especie.

La prueba de Kolmogorov-Smirnov para comparar las distribuciones ambientales (climáticas) de las seis especies (*P. ditmarsii* y *P. hernandesii*; *P. wigginsi* y *P. cerroense*; *P. braconnieri* y *P. taurus*) resultó que ninguno de los pares de especies cercanamente emparentadas en la filogenia de Leaché (2006) tuvo superposición de sus nichos fundamentales, con base en las 19 variables climáticas, mostrando en todos los casos una distribución geográfica excluyente, tanto en lo geográfico, como en lo ambiental, al menos de alelopatría. A pesar de que existe una filogenia más actualizada y robusta (Leaché & Linkem, 2015) con un arreglo y relación filogenética diferentes, las especies se mantienen cercanamente emparentadas y por ello la alopatria y la alotopía se mantienen.

Ya que constantemente se encuentra en actualización las base de datos de GBIF al momento de realizar este trabajo no se contaron con registros de *P. goodei* y *P. sherbrookei* los cuales sería importante someter (junto con las otras 16 especies) de nuevo a un análisis de modelación espacial así como a las correspondientes medidas de diversidad, pruebas y estimaciones no paramétricas.

## LITERATURA CITADA

- Araújo M.B. & Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9: 95-99.
- Bickford, S.A. & Laffan, S.W. 2006. Multi-extent analysis of the relationship between Pteridophyte species richness and climate. *Global Ecol. Biogeogr.* 15: 588–601.
- Bickford, S.A. *et al.* 2004. Spatial analysis of taxonomic and genetic patterns and their potential for understanding evolutionary histories. *J. Biogeogr.* 31: 1715–1733.
- Bolívar-Cimé, B.S. 2009. Análisis del hábitat óptimo y modelado de nicho ecológico para la conservación del venado cola blanca en el centro de Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Bryson, R.W., Jr., U.O. García-Vázquez, & B.R. Riddle. 2012. Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62:87–96.
- Canseco Márquez, L. & M. G. Gutiérrez Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacan-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A.C., Benemérita universidad Autónoma de Puebla. México, D. F.
- Ceballos, G. & J.H. Brown. 1995. Global patterns of Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conserv. Biol.* 9(3): 559-568.
- Colwell, R.K. 2006 'EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from simple; Version 8 User's Guide and Application', <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CONABIO (Comisión Nacional Para El Conocimiento Y Uso De La Biodiversidad). La diversidad biológica de México: estudio de país. México: Autor, 2006.
- Crisp, M. D. *et al.* 2001. Endemism in the Australian flora. *J. Biogeogr.* 28: 183–198.
- Davis, F. W., D. M. Stoms, J. E. Estes, J. Scepan & J. M. Scott. 1990. An information systems approach to the preservation of biological diversity. *Int. J. Geog. Infor. Syst.* 4(1):55-78.
- Degenhardt, W. G., Painter, C. W., & Price, A. H. (2005). *Amphibians and reptiles of New Mexico*. UNM Press.
- Degenhardt, W.G., Painter, C.W. & Price, A.H. 1996. *Amphibians and Reptiles of New Mexico*. University of New Mexico Press, Albuquerque, New Mexico. Xix + 431 pp.
- Dixon, J.R. 2000. *Amphibians and Reptiles of Texas*. With Keys, Taxonomic Synopses, Bibliography, and Distribution Maps. Second edition. Texas A & M University Press, College Station, College Station, Texas.
- 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. McC.

- Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129 – 151.
- Enderson, E. F., Quijada-Mascareñas, A., Turner, D. S., Bezy, R. L., & Rosen, P. C. 2009. Una sinopsis de la herpetofauna con comentarios sobre las prioridades en investigación y conservación.
  - Escalante, T., M. Linaje, P. Illoldi-Rangel, M. Rivas, P. Estrada, F. Neira y J. J. Morrone. 2009. Ecological niche models and patterns of richness and endemism of the southern Andean genus *Eurymetopum* (Coleoptera: Cleridae). *Revista Brasileira de Entomología*, 53: 379 – 385.
  - Espinosa, D., Morrone, J.J., Llorente J., Flores, O. 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
  - Estes, R., K. de Queiroz & J. Gauthier. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In *Phylogenetic relationships of the lizard families*, R. Estes y G. Pregill (eds.). Stanford University Press, Stanford. p. 119-281.
  - Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61: 1–10.
  - Fernández Álamo, M. & Rivas G. 2007. Niveles de organización en animales. las prensas de ciencias. UNAM Facultad de ciencias. 358 pp.
  - Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions*, 13(3), 252-264.
  - Flores-Villela, O. & H.A. Pérez-Mendoza. 2006. Herpetofaunas estatales de México. In *Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad*, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez & F. Mendoza Quijano (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana. p. 327-346.
  - Flores-Villela, O. & P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. CONABIO, UNAM. México, D. F.
  - Flores-Villela, O. & U. García-Vázquez. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad. Supl.* 85: S467-S475.
  - Flores-Villela, O. 1993. Breve historia de la herpetología en México. *Elementos*, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla 18:11-21.
  - Flores-Villela, O., & L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 20: 115-144.
  - Funk, R. S. 1981. *Phrynosoma mcallii*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 281:1-2
  - Gadsden, H., C. Ballesteros-Barrera, O. Hinojosa de la Garza, G. Castañeda, C. García-De la Peña & J. A. Lemos-Espinal. 2012. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 83: 1 – 9.

- GBIF.org (25 octubre 2015) GBIF Occurrence descarga <http://doi.org/10.15468/dl.0iw11r>
- Guisan, A. & N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution model in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147 – 186.
- Halliday, T. & K. Adler. 2002. *Firefly Encyclopedia of Reptiles and Amphibians*. Firefly Books, New York. 156 p.
- Hanley J.A. & McNeil B.J. 1982. The meaning and use of the área under receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143:29-36.
- Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master & D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773 – 785.
- Herrera-Muñoz, G. 2011. Variación espacial de la riqueza de quirópteros utilizando modelos de distribución potencial en el estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), 1965-1978.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25(15), 1965-1978.
- Hodges, W. 1999. "*Phrynosoma solare*" (On-line). Accessed November 15, 1999 at [http://www.utcc.utexas.edu/~iffp475/phrynos\\_html/solare.html](http://www.utcc.utexas.edu/~iffp475/phrynos_html/solare.html).
- Ibarra-Montoya, J. L., G. Rangel-Peraza, F. A. González-Farías, J. De Anda, M. E. Zamudio-Reséndiz, E. Martínez-Meyer, & H. Macías-Cuellar. 2010. Modelo de nicho ecológico para predecir la distribución potencial de fitoplancton en la Presa Hidroeléctrica Aguamilpa, Nayarit, México. *Revista Ambiente y Agua – An interdisciplinary Journal of Applied science*, 5: 60 – 75.
- Laffan, S. W. & Crisp, M. D. 2003. Assessing endemism at multiple spatial scales, with an example from the Australian vascular flora. *J. Biogeogr.* 30: 511–520.
- Laffan, S.W., Lubarsky, E. & Rosauer, D.F. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*. Vol 33, 643-647 (Version 1.0).
- Leaché A. D. & Jimmy A. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39. 628–644
- Leaché, A. D., & Linkem, C. W. 2015. Phylogenomics of horned lizards (Genus: *Phrynosoma*) using targeted sequence capture data. *Copeia*, 103(3), 586-594.
- Leaché, A.D., M.S. Koo, C.L. Spencer, T.J. Papenfuss, R.N. Fisher, & J.A. McGuire. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the Coast Horned Lizard species complex

- (*Phrynosoma*). Proceedings of the National Academy of Sciences 106:12418–12423.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Ballinger, R. E. 2004. Diets of four species of horned lizards (genus *Phrynosoma*) from Mexico. *Herpetological Review*, 35(2), 131-134.
  - Lobo, J.M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? *PrIBES 2000*, Zaragoza, España.
  - Luna-Reyes, R., L. Canseco-Márquez & E. Hernández-García. 2013. Los Reptiles (Capítulo 8 Diversidad de Especies). Pp 319-328 + apéndice. En: *La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado (Volumen II)*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Gobierno del Estado de Chiapas. México. ISBN Vol II: 978-607-7607-76-2.
  - Luxbacher, A. M., & Knouft, J. H. 2009. Assessing concurrent patterns of environmental niche and morphological evolution among species of horned lizards (*Phrynosoma*). *Journal of Evolutionary Biology*, 22(8), 1669-1678.
  - Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford 235 p.
  - Mateo, R. G. 2008. Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico (Doctoral dissertation, PhD thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, ES).
  - Mateo, R. G.; Felicísimo, A. M. & Muñoz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*.
  - Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., Pottier, J., Guisan, A. & Muñoz, J. 2012. Do stacked species distribution models reflect altitudinal diversity patterns? *PLoS ONE* 7: e32586.
  - Mathies, T., & Martin, D. J. 2008. Overwintering site selection by short-horned lizards (*Phrynosoma hernandesi*) in Northeastern Colorado. *Journal of Herpetology*, 42(1), 163-171.
  - Milesi, F. A. & C. J. López. 2005. El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología Austral*, 15: 131 – 148.
  - Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&M-Manuales y Tesis SEA, México, 149-160
  - Morrill, B. M. 2000. Chronology of Events from 1990-2000 to Preclude Listing of the Flat-Tailed Lizard (*Phrynosoma mcalli*) on the Barry M. Goldwater Range of the Department of Defense US Marine Corps Managed Land in Southwestern Arizona. USA.
  - Mulcahy, D. G., B. P. Noonan, T. Moss, T. M. Townsend, T. W. Reeder, J. W. Sites & J. J. Wiens. 2012. Estimating divergence times and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65:974-991.
  - Nelson, G. 1985. A decade of challenge the future of biogeography. *Earth Sciences History*, 4(2), 187-196.

- Nieto-Montes de Oca, A., Diego Arenas-Moreno, Elizabeth Beltrán-Sánchez, & Adam D. Leaché 2014. New Species of Horned Lizard (Genus *Phrynosoma*) from Guerrero, México, with an Updated Multilocus Phylogeny. *Herpetologica*: June 2014, Vol. 70, No. 2, pp. 241-257. doi: <http://dx.doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-00077>
- Palmer, M. W., 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71(3): 1195-1198.
- Papavero, N., J. Lorente-Bousquets & J.M. Abe. 1994. Formal definition of some new biological and geological terms for use in biogeography. *Biogeographica* 70 (4): 193-203.
- Papes, M., & P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niche from low numbers of occurrence: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia: Carnivora) across two continents. *Diversity and Distribution*, 13: 890 – 902.
- Pearson R.G. & T.P. Dawson 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide - response to Hampe. *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-476.
- Pearson, G. R., C. J. Raxworthy, M. Nakamura, & A. T. Peterson. 2007. Predicting species distribution from small number of occurrence records: a test using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34: 102 – 117.
- Pérez-Almazán, C., Balderas-Plata, M., Manríquez-Morán, N., Madrigal-Uribe, D., & Antonio-Némiga, X. 2014. Distribución potencial del complejo *Aspidoscelis gularis* (squamata: teiidae) en México. *CienciaUAT*, 9(1), 15-22. Recuperado de <http://www.revistaciencia.uat.edu.mx/index.php/CienciaUAT/article/view/616>
- Perrill, R.H. 1983. *Phrynosoma ditmarsii* (Rock horned lizard). *Distribution*. *Herpetological Review* 14: 123.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distribution based on ecological niche modeling. *Condor*, 103: 599 – 605.
- Peterson, A. T.; Soberon, J.; Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservation of ecological niches in evolutionary time. *Science*, n. 285, p. 1265-1267.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological modelling*, 190: 231 – 259.
- Pielou, E. C., 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Pineda, E., & J. M. Lobo. 2009. Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78: 182 – 190.
- Plackett, R.L. 1983. Karl Pearson and the Chi-Squared Test». *International Statistical Review (International Statistical Institute (ISI))* 51 (1): 59–72.
- Porter, K. R. 1992. *Herpetology*. Saunders, Philadelphia. 524 p.
- Pough, F. H., R. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzki & K. D. Wells. 2004. *Herpetology*. Third Ed., Prentice Hall, New Jersey. 726 pp.

- Pyron, A., F. T. Brubrick & J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4 161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13:1-93.
- Ramamoorthy, T. P. 1998. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. In Simposio sobre la diversidad biológica de México (1988: Mexico (No. Sirsi) i9789683665881).
- Raya García, E. 2013. Los camaleones de México para el mundo. *CONABIO. Biodiversitas*, 107:1-6
- Rondeau, R. 2002. Geographic distribution: *Phrynosoma modestum*. *Herpetological Review* 33: 226.
- Rosauer, D. F. *et al.* 2009. Phylogenetic endemism: a new approach to identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Mol. Ecol.* 18: 4061–4072.
- Sánchez-Cordero, V., V. Cirelli, M. Munguía, & S. Sarkar. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species' ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics*, 2: 11 – 23.
- Sarukhán, J., & Dirzo, R. 2001. Biodiversity-rich countries, en S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of biodiversity*, vol. 1. Academic Press, San Diego, pp. 419-436.
- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J, Dirzo, R., Llorente Bousquets, J., Halffter, G., González, R., March, I., Mohar, A., Anta, A., de la Maza, J. 2009. *Capital Natural de México: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de Sustentabilidad. Síntesis*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 100 pp.
- Sherbrooke W.C. 2003. *Introduction to Horned Lizards of North America* (Univ of California Press, Berkeley).
- Shvarts, E. A., S. V. Pushkaryov, V. G. Krever & M. A. Ostrovsky. 1995. Geography of mammal diversity and searching for ways to predict global changes in biodiversity. *J. Biogeog.* 22: 907-914.
- Sokal, R.; Rohlf, J. *Biometry*. 1995. *The principles and practice of statistics in biological research*. New York: State University of New York at Stony Brook. 887 p. ISBN (0-7167-2411-1).
- Stebbins, R.C. 2003. *A Field Guide to Western Reptiles and Amphibians*. Third Edition. Houghton Mifflin Company, Boston, Massachusetts.
- Stockwell, D. & D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13: 143 – 158.
- Uetz, P. & Jirí Hošek (ed.). «*Phrynosoma*». *Reptile Database*. Reptarium.
- Uetz, P., Freed, P. & Jirí Hošek (eds.), *The Reptile Database*, <http://www.reptile-database.org>, accessed 04-09-2015.
- Varela, S., Mateo, R.G., García-Valdés, R., Fernández-González, F. 2014. Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas* 23(1):46-53. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1-07
- Villarreal H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina & A. M. Umaña. 2004. *Manual de métodos para el*

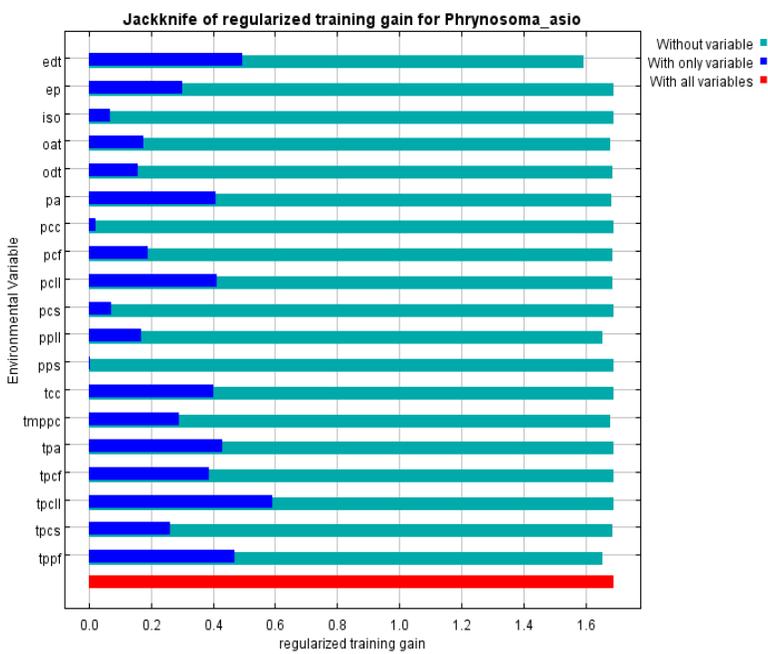
desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Humboldt. Bogotá, Colombia. 236p.

- Vitt, L. J. & J. P. Caldwell. 2009. Herpetología, una introducción a la biología de los anfibios y reptiles. Tercera Ed. Academic Press, Amsterdam. 270 p.
- Walther, B. A. & Moore, J. L., 2005. The concepts of bias, precision, and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, 28: 1–15.
- Werner, J.K., Maxell, B.A., Hendricks, P. & Flath, D.L. 2004. Amphibians and reptiles of Montana. Mountain Press Publishing Company, Missoula, Montana. xii + 262 pp.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279–338.
- Young KV, Brodie ED, Jr, Brodie ED, III. 2004. How the horned lizard got its horns. *Science* 304: 65.
- Zamudio, K.R., Parra-Olea, G., 2000. Reproductive mode and female reproductive cycles of two endemic Mexican horned lizards (*Phrynosoma taurus* and *Phrynosoma braconneri*). *Copeia* 2000, 222–229.

# ANEXOS

## Anexo I

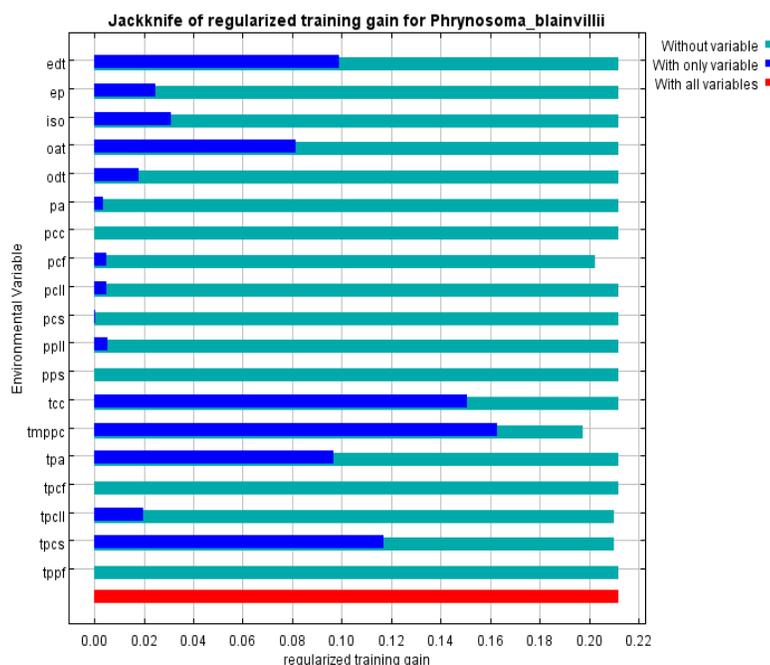
En esta sección se muestra la gráfica de resultados de la prueba de variables de Jackknife, junto con la tabla las contribuciones relativas de las variables ambientales en el modelo de Maxent para cada especie.



Variable	Percent contribution	Permutation importance
tpcill	25.2	0
edt	15.3	21.8
oat	12.6	1.8
pa	10.7	2.4
pcil	8.7	0
tppf	8	55.6
tmppc	5.3	0.8
ppil	4.7	14.8
ep	4.6	0
pcs	2.2	1.4
odt	1.9	0.6
tpcs	0.3	0.4
pcf	0.2	0.2
pcc	0.1	0
tpcf	0	0.2
pps	0	0.1
tpa	0	0
iso	0	0
tcc	0	0

Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma asio*.

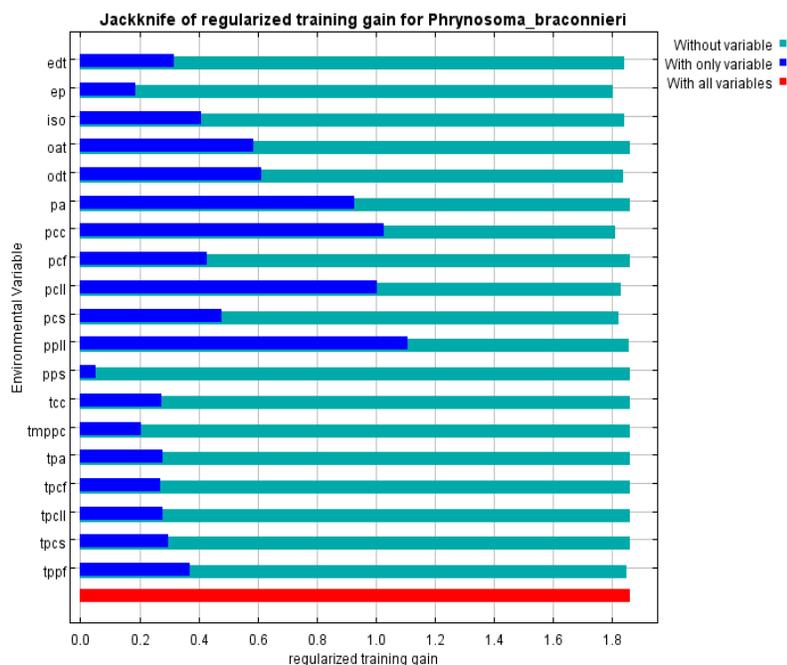
Tabla de Ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma asio*.



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma blainvillii*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
tmppc	53.7	93.7
tcc	24.7	0
tpcs	10.8	0
pcf	9.1	6
odt	1	0.4
tpcll	0.7	0
pcll	0	0
pcc	0	0
pa	0	0
tppf	0	0
tpcf	0	0
tpa	0	0
pps	0	0
ppll	0	0
pcs	0	0
oat	0	0
iso	0	0
ep	0	0
edt	0	0

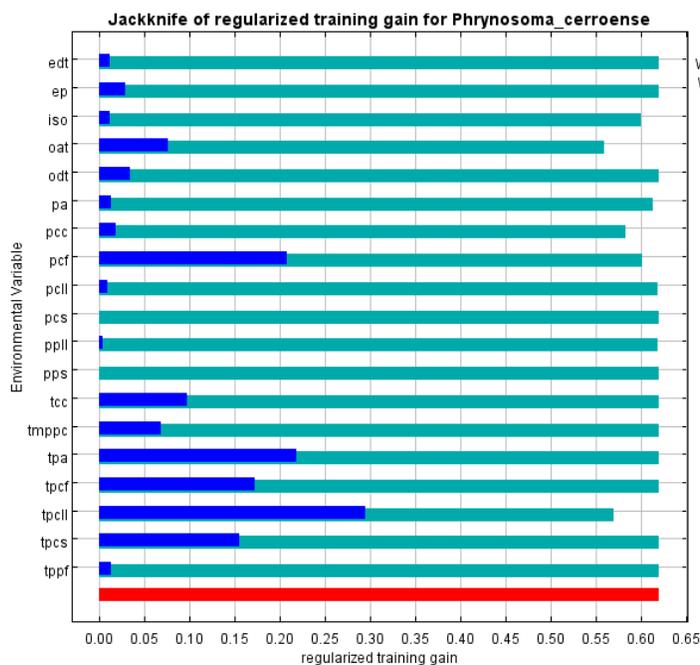
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma blainvillii*



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma braconieri*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pcll	52	1
odt	10.9	2.6
pcs	10.1	54.8
ep	7.9	3.8
edt	7.5	0
pcf	4.4	0
pcc	3.1	24.2
ppll	1	4.7
iso	1	7.7
tcc	0.9	0
tppf	0.8	1
tmppc	0.3	0.2
tpcll	0	0
pa	0	0
tpcs	0	0
oat	0	0
tpcf	0	0
pps	0	0
tpa	0	0

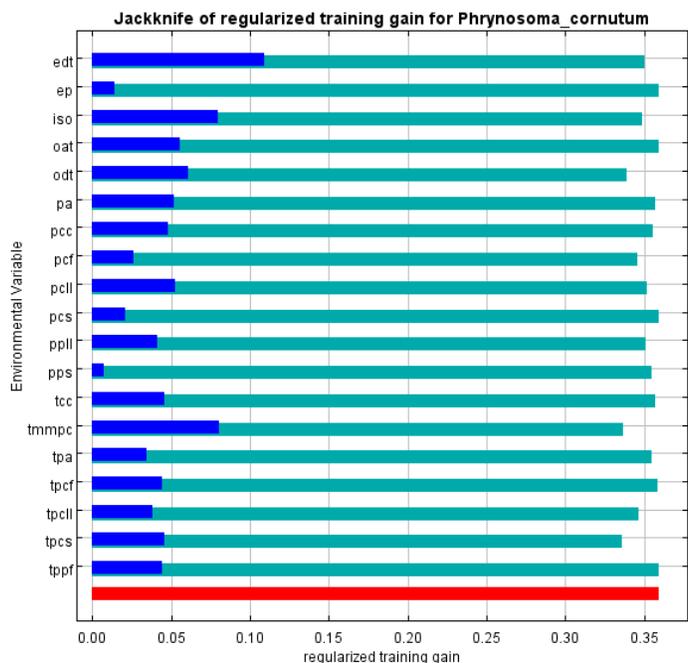
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma braconieri*



Variable	Percent contribution	Permutation importance
pcc	25.1	9.2
tpcll	18.5	17.7
oat	17.3	22
pcf	15.3	19.3
iso	8.2	5.1
tpcf	4.2	23.7
ep	3.8	0
tpa	2.8	0
pcll	2.3	0
odt	1.6	0
tmppc	0.6	0
pa	0.2	1.9
ppll	0	1.1
tcc	0	0
tppf	0	0
tpcs	0	0
pps	0	0
pcs	0	0
edt	0	0

Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma cerroense*.

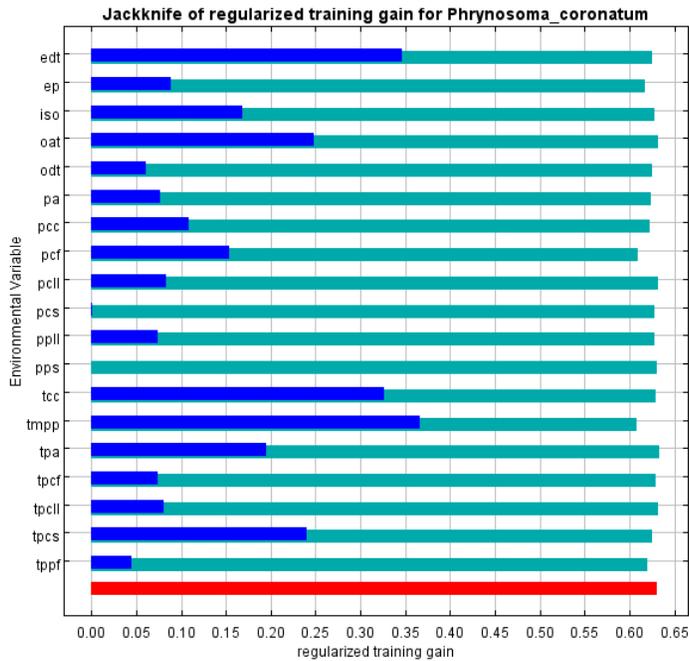
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma cerroense*



Variable	Percent contribution	Permutation importance
edt	29.5	3.3
odt	14.3	2.8
tpcs	8.8	13
tmmpc	8.1	1.6
iso	7.5	21.3
tpcf	6.3	6.2
pcf	5.1	11.9
ppll	4.5	5.5
pcll	4.4	4
pa	2.2	0.9
tpa	2	3.4
tpcll	1.9	11.5
ep	1.7	1.9
pcs	1.2	3.9
pcc	1.1	4.9
oat	0.8	2.6
pps	0.4	1
tppf	0.3	0.3
tcc	0	0

Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma cornutum*.

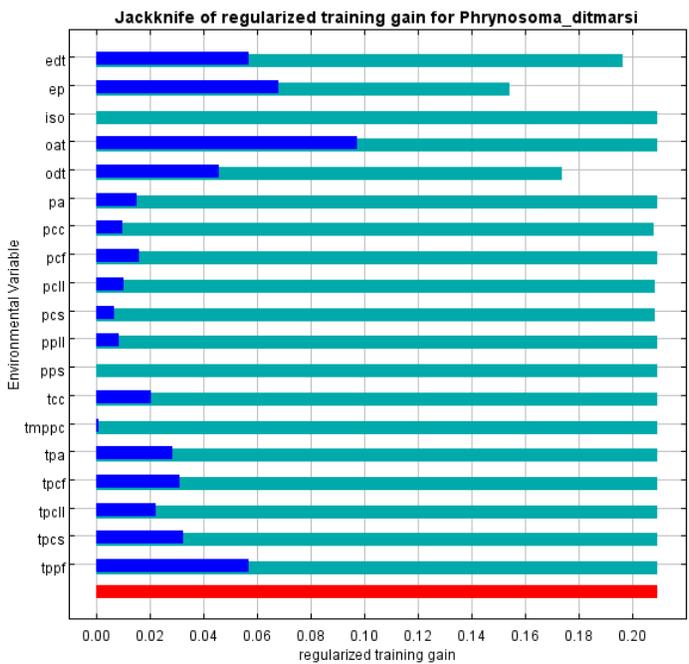
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma cornutum*



Grafica de Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma coronatum*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
tmpp	35.9	12.9
edt	18.7	3.7
tcc	12.2	0.8
pcf	5.7	15.3
iso	4.7	4.9
tpa	4.2	0.4
ep	4	16.1
tpcli	3.6	12.9
tppf	2.8	5.5
odt	1.9	4
pa	1.8	3.4
tpcf	1.1	0.1
ppll	1.1	0.6
oat	0.7	2.6
tpcs	0.6	5.2
pcc	0.6	9.3
pcs	0.2	0
pcli	0.1	2.4
pps	0	0

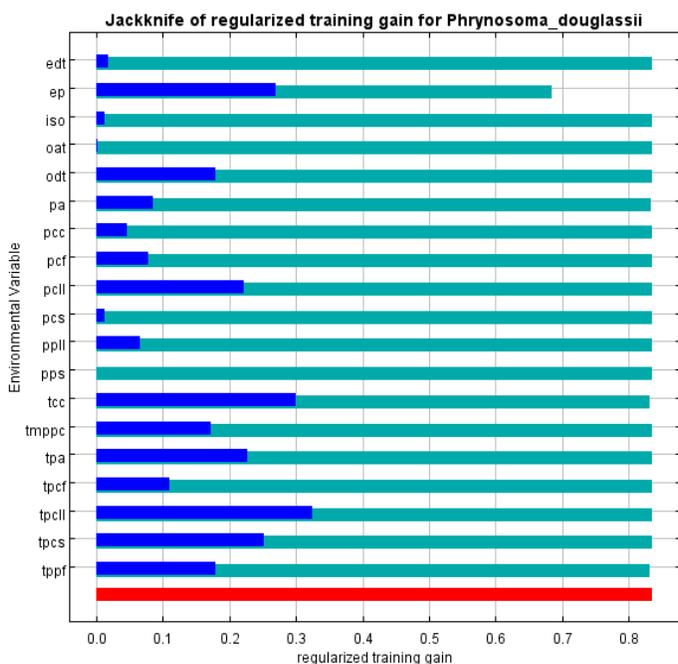
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma coronatum*



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma ditmarsii*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
edt	32.5	44
ep	23.8	18.9
odt	21.8	28.1
oat	11.7	0
pcs	2.8	2.1
tpcs	2.6	0
pcc	1.5	6.9
pa	1.2	0
tppf	1.1	0
pcli	0.6	0
ppll	0.4	0
iso	0	0
tmppc	0	0
tcc	0	0
pps	0	0
pcf	0	0
tpcf	0	0
tpcli	0	0
tpa	0	0

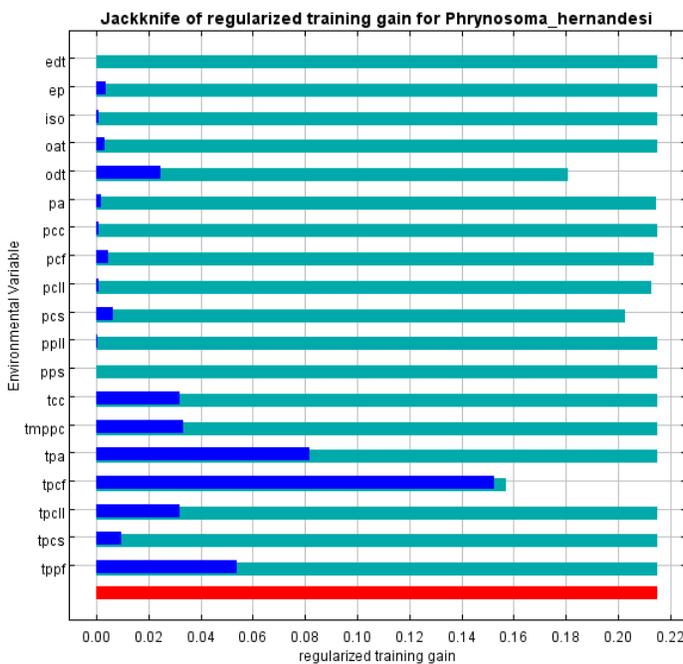
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma ditmarsii*



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma douglasii*

Variable	Percent contribution	Permutation importance
ep	42.1	33.8
tpcli	41.5	0
pa	7.6	10.5
tpcf	3.2	0
pcf	2.6	0
tcc	1.4	55.7
odt	1.4	0
tppf	0.1	0
pcli	0	0
tpcs	0	0
tpa	0	0
tmppc	0	0
pps	0	0
ppil	0	0
pcs	0	0
pcc	0	0
oat	0	0
iso	0	0
edt	0	0

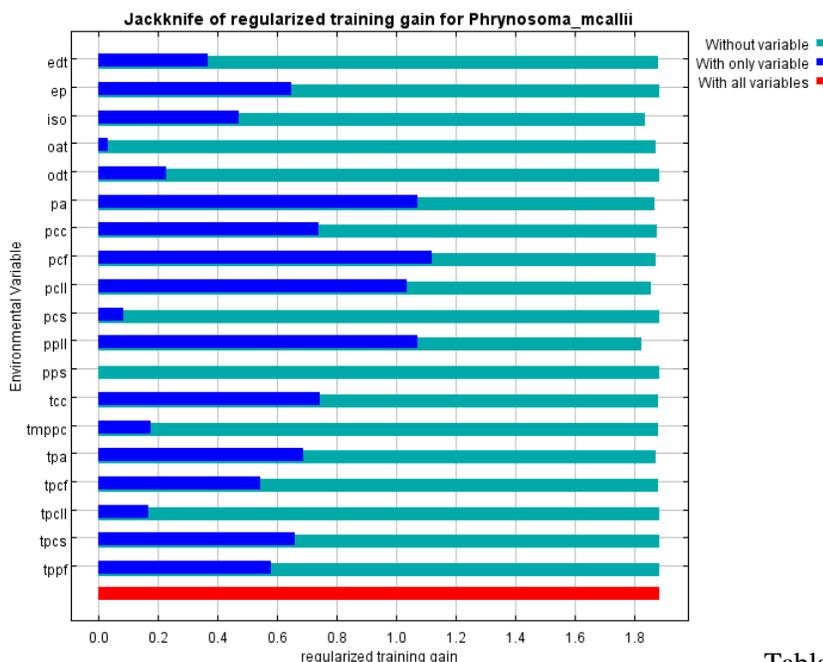
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma douglasii*



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma hernandesi*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
tpcf	78.2	63.2
odt	14.2	27.6
pcs	4.3	4.1
pcli	1.6	4.9
pcf	0.9	0
ep	0.3	0
pa	0.3	0.2
ppil	0	0
pcc	0	0
oat	0	0
iso	0	0
tppf	0	0
tpcs	0	0
tpcli	0	0
tpa	0	0
tmppc	0	0
tcc	0	0
pps	0	0
edt	0	0

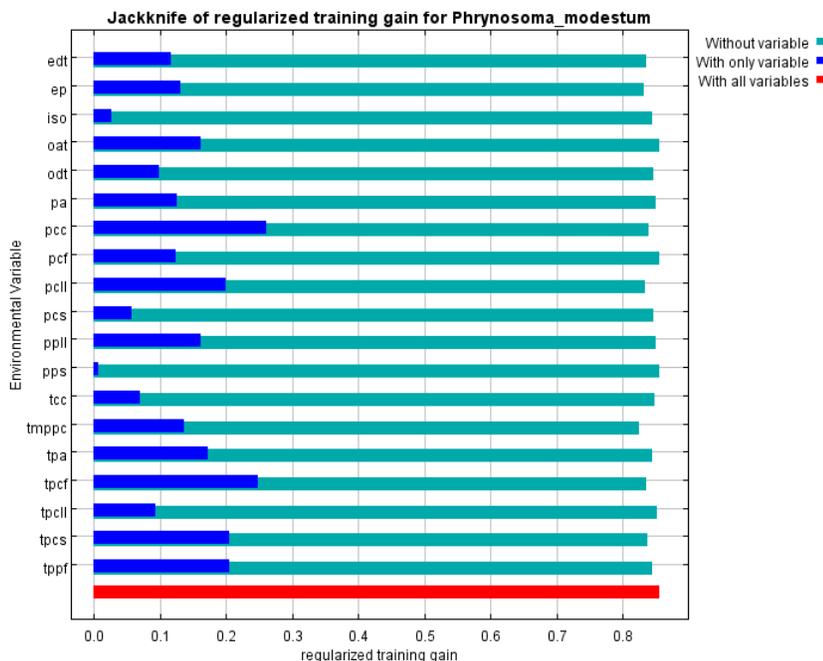
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma hernandesi*



Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma mcallii*

Variable	Percent contribution	Permutation importance
ppll	28.5	49.9
pa	26.1	2.8
pcil	16	3.1
pcf	6.5	3.3
oat	6	4.1
tpcil	6	0
iso	3.6	5.5
tpa	2.1	16.7
tpcs	2.1	0.1
edt	1.6	1.5
pcc	0.7	2
tcc	0.2	0.3
tmppc	0.2	0.5
pcs	0.2	5.8
tpcf	0.1	4.2
ep	0	0
tppf	0	0.3
odt	0	0
pps	0	0

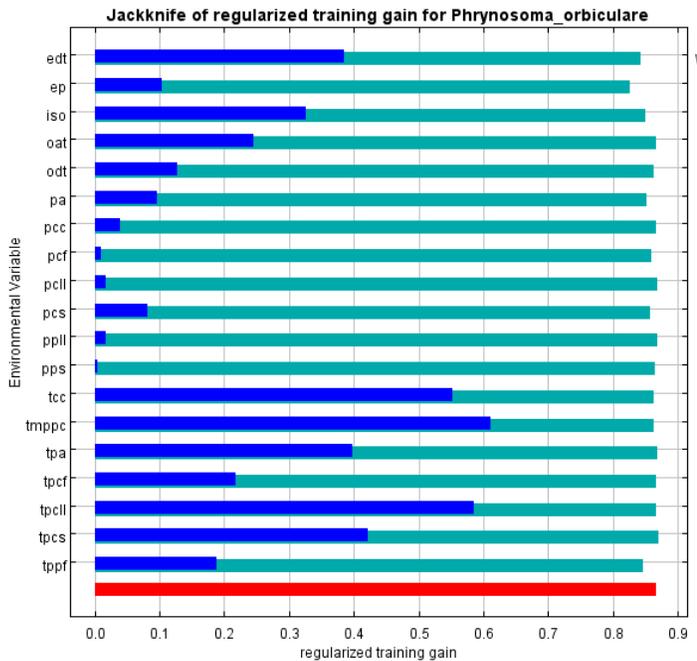
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma mcallii*



Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma modestum*

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pcil	19.1	8.9
tmppc	12.5	5.7
tppf	11.4	8.1
tpcf	10.5	8
pcc	7.8	26.5
ep	7.8	6.7
odt	6.5	2.5
pa	3.9	0.6
tpcs	3.9	4
tpa	2.9	2.1
edt	2.6	5.5
tcc	2.5	3.1
oat	2.5	0.4
iso	1.9	5.2
pcf	1.3	3.7
pcs	1.3	7.4
tpcil	1.1	0.5
ppll	0.2	1
pps	0.1	0

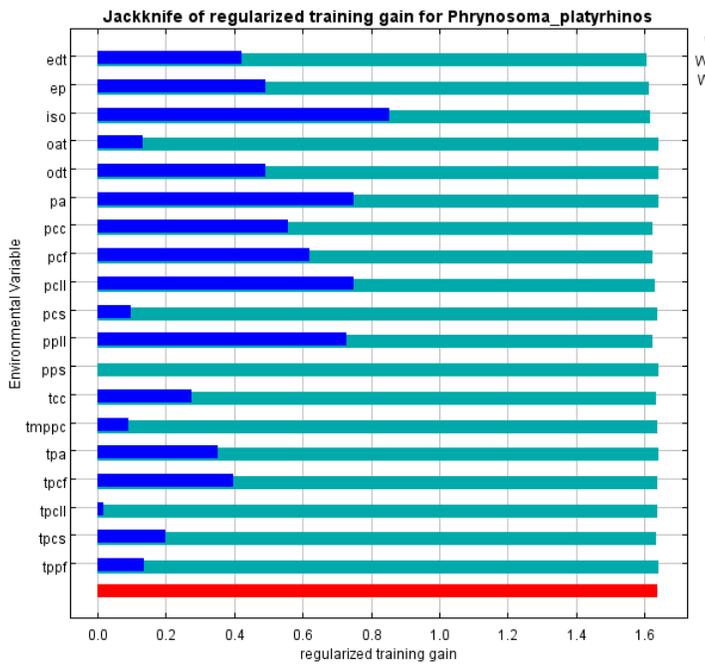
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma modestum*



Grafica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma orbiculare*

Variable	Percent contribution	Permutation importance
tmppc	45	5.6
edt	13.6	0.7
tcc	9.4	4.3
iso	8.6	2
ep	5.2	21.5
tppf	3.3	13.7
tpcs	3.1	1.1
tpcll	2.9	0.1
odt	2.3	4
pa	2	24.4
pcf	1.2	1.3
pcc	1.2	0.2
pccl	0.5	2.6
ppil	0.5	2.5
tpcf	0.4	0
pcs	0.3	10.6
oat	0.2	3.6
pps	0.2	1.8
tpa	0	0

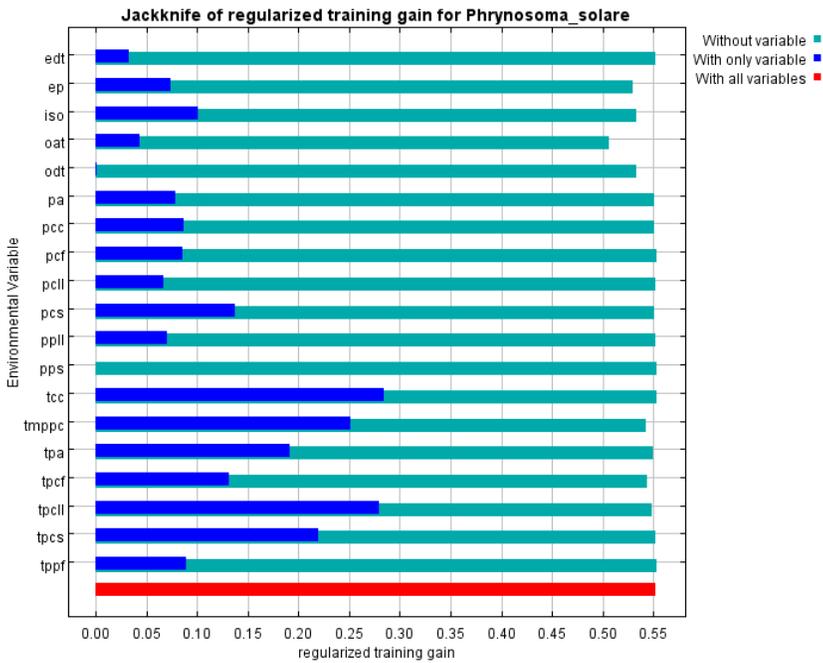
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma orbiculare*



Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma platyrhinos*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pccl	40.1	38.8
iso	33.9	25.5
edt	7	14.8
tcc	5.3	1.8
tpcs	5	0.8
pa	2.4	0.6
pcf	1.9	5.6
pcc	1.3	3.2
ppil	1	2.4
ep	0.9	2.8
tmppc	0.4	0.7
tpcll	0.3	1.1
pcs	0.3	1.6
tpcf	0	0.3
odt	0	0
oat	0	0
pps	0	0
tpa	0	0
tppf	0	0

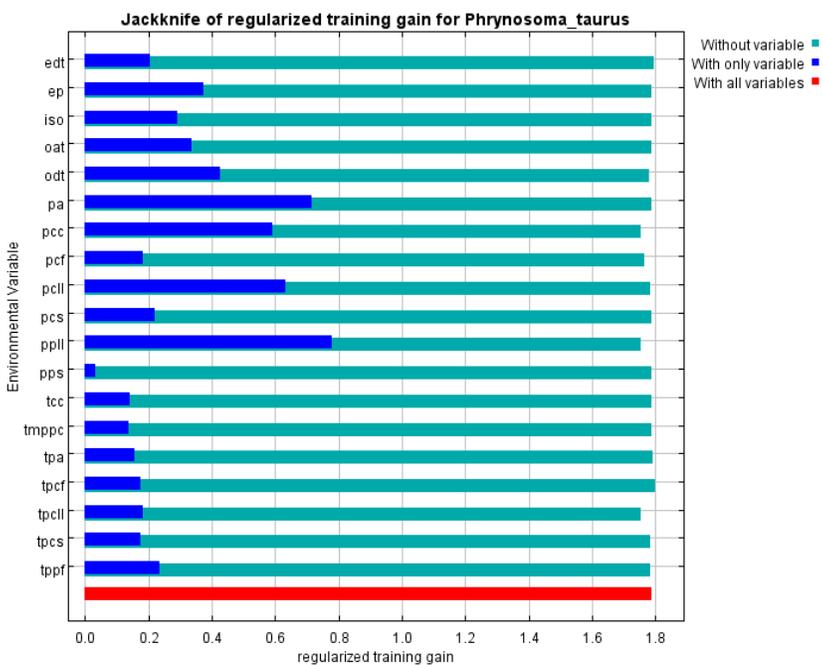
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma platyrhinos*



Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma solare*.

Variable	Percent contribution	Permutation importance
tpcs	22.6	0
tpcli	18.2	0
tcc	14.2	0
oat	11.4	22.6
tmppc	8.5	26.3
ep	6.5	9
iso	6	9.2
tpcf	3.4	2.7
odt	3.3	15.4
tppf	2.5	0
pcs	1.7	1.5
tpa	1.1	11.9
pcc	0.2	0.4
edt	0.1	0
ppil	0.1	0.8
pcf	0	0
pps	0	0
pcli	0	0
pa	0	0

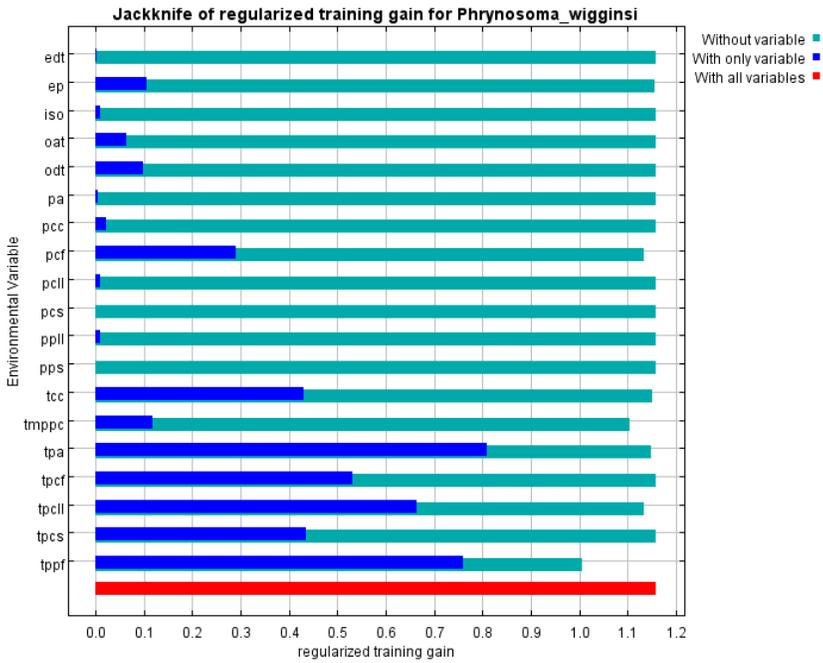
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma solare*



Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma taurus*

Variable	Percent contribution	Permutation importance
pa	36.9	0.5
tppf	14.1	0
odt	11.7	10.5
ppil	11.2	58.1
edt	5.9	0.1
pcf	4.7	1.2
tpcli	4.2	20.2
iso	3.7	2.6
ep	2.7	0
pcc	1.8	0.6
pcs	1	3
oat	0.6	0
pcli	0.5	0
pps	0.4	0
tmppc	0.4	0.7
tcc	0.2	2.4
tpcs	0	0
tpcf	0	0
tpa	0	0

Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma taurus*



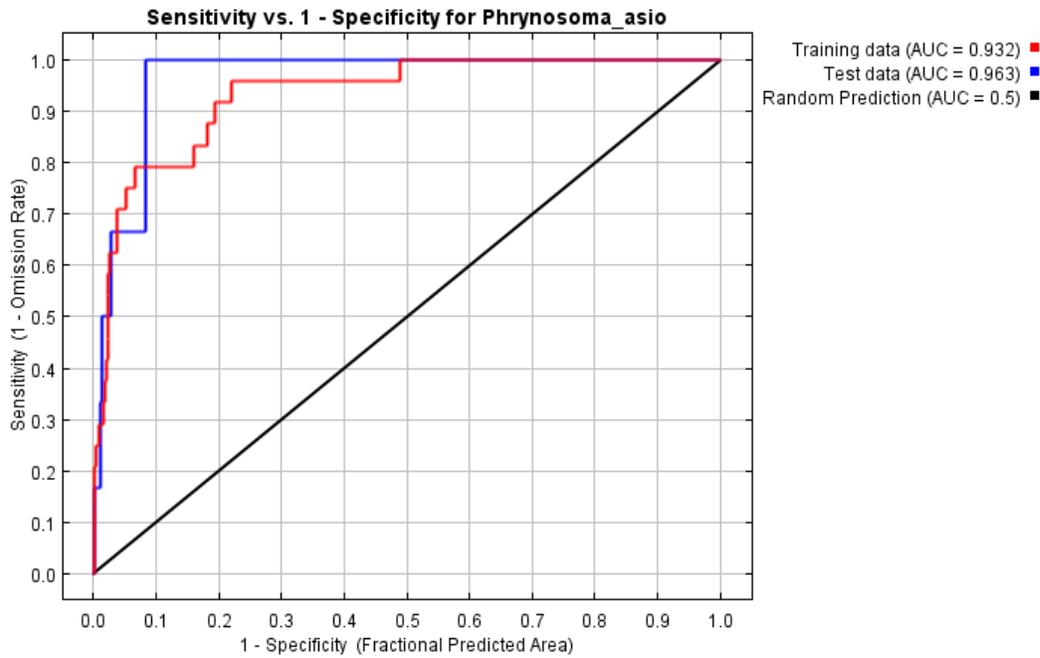
Variable	Percent contribution	Permutation importance
tpcll	47.9	7.2
tppf	30.3	67.5
tpa	9	7.8
tmppc	5.4	8.8
pcf	4.3	6.9
odt	1.7	0
tcc	0.9	0.8
ep	0.5	0.5
tpcs	0	0.6
tpcf	0	0
pps	0	0
ppll	0	0
pcs	0	0
pcll	0	0
pcc	0	0
pa	0	0
oat	0	0
iso	0	0
edt	0	0

Gráfica Jackknife de la contribución relativa de las variables para *Phrynosoma wigginsi*

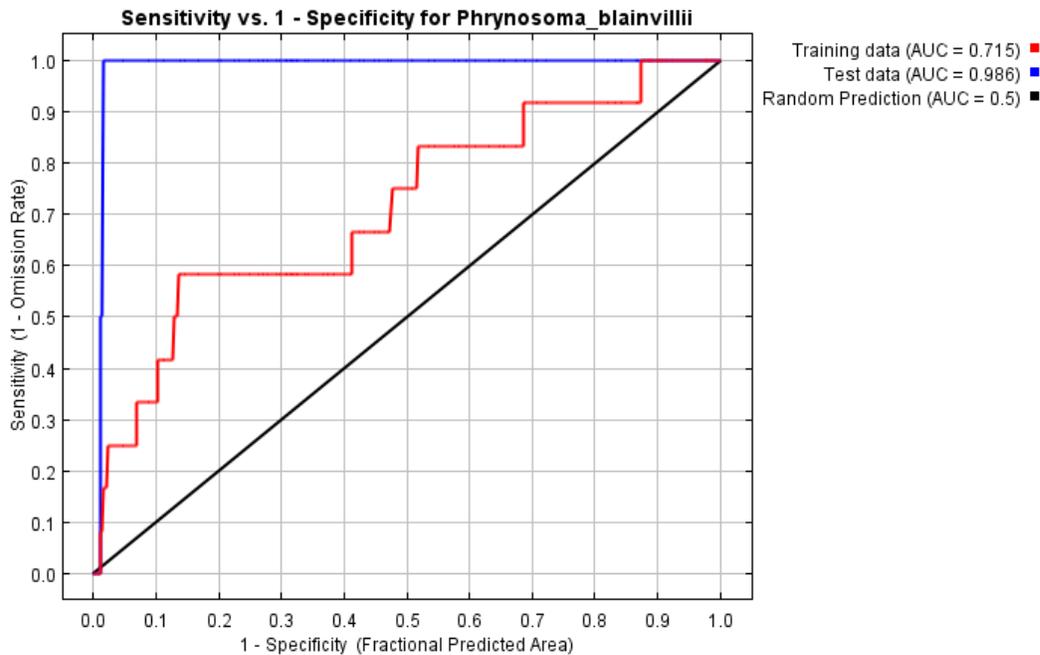
Tabla de ganancias aportadas por cada una de las variables para el modelo de distribución potencial de *Phrynosoma wigginsi*

## Anexo II

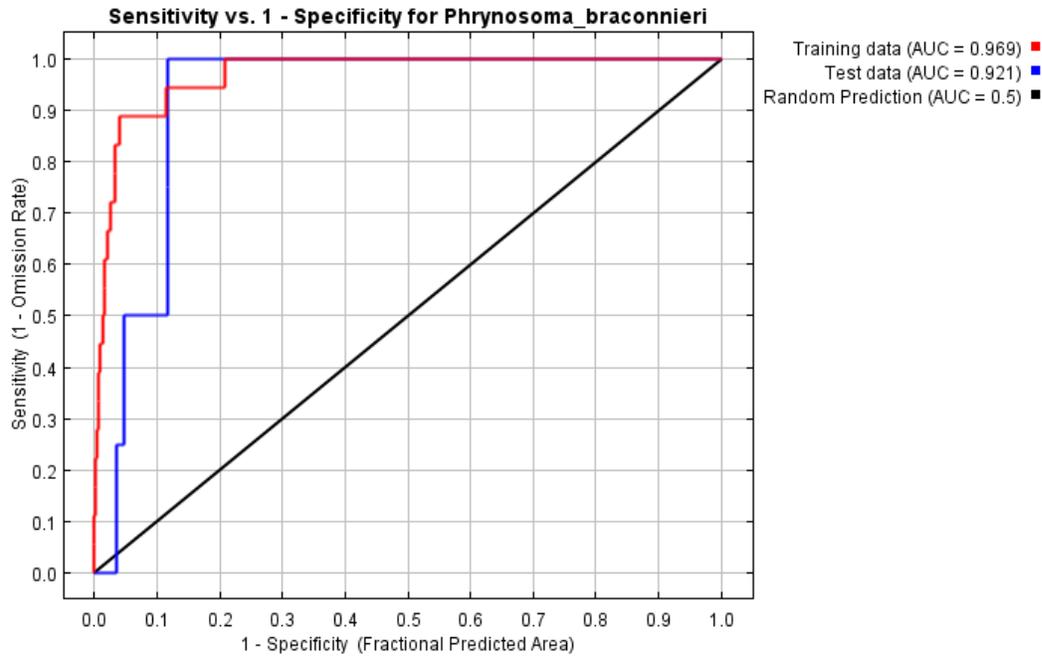
Graficas de curva ROC las cuales evalúan la habilidad predictiva de los modelos de distribución generados, indicando el área bajo la curva (AUC), la cual representa la relación sensibilidad-especificidad de los modelos ajustados.



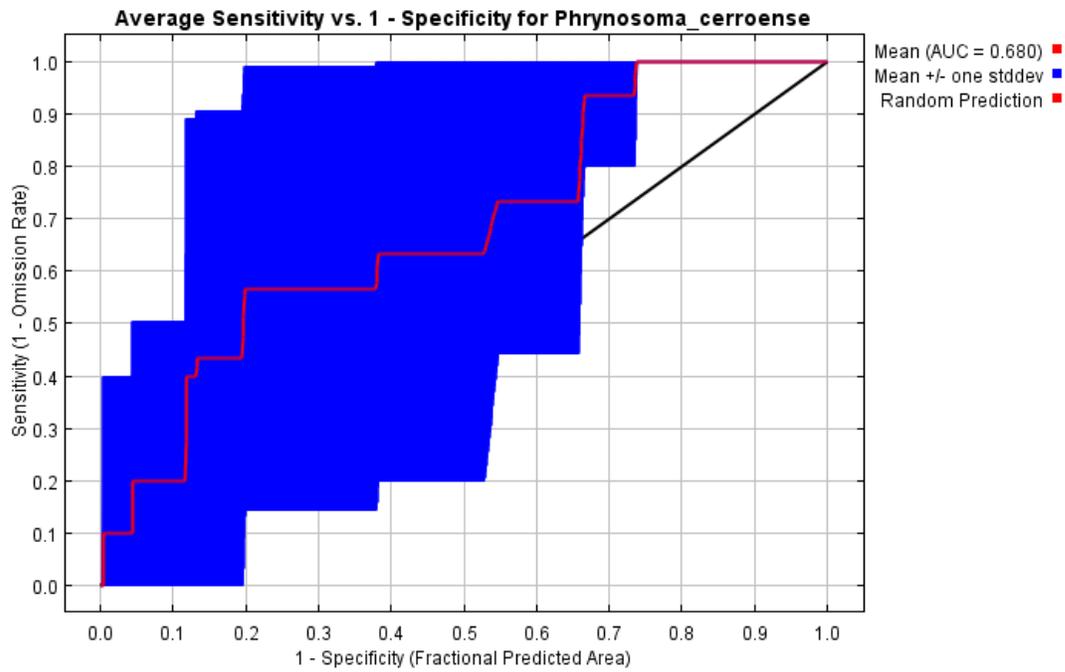
Curva ROC de la especie *Phrynosoma asio*, con un valor del AUC de 0.932.



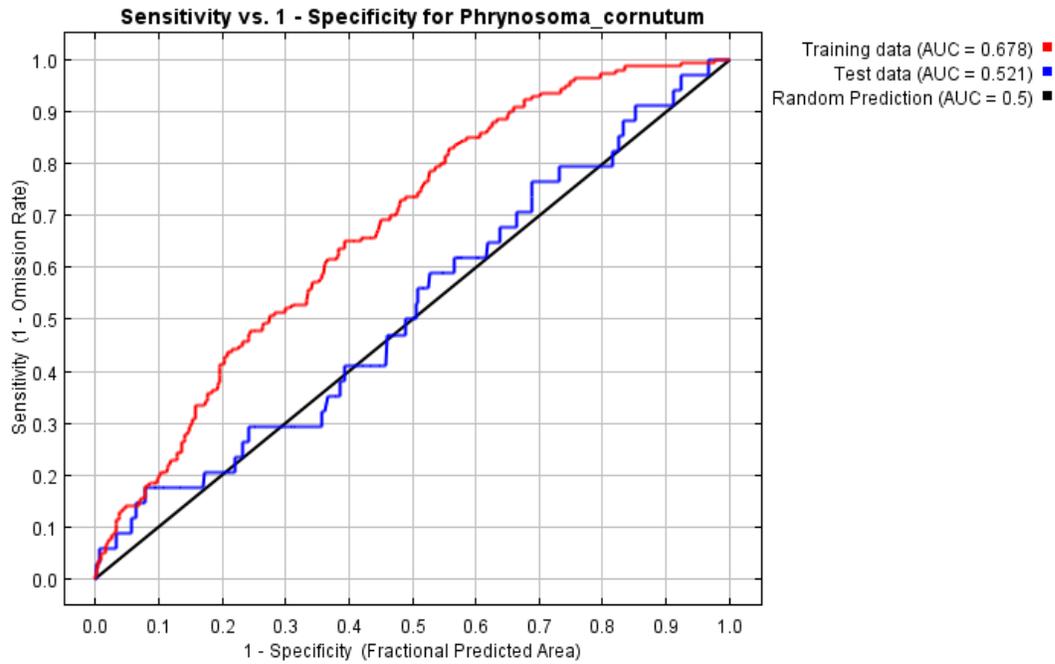
Curva ROC de la especie *Phrynosoma blainvillii*, con un valor del AUC de 0.715.



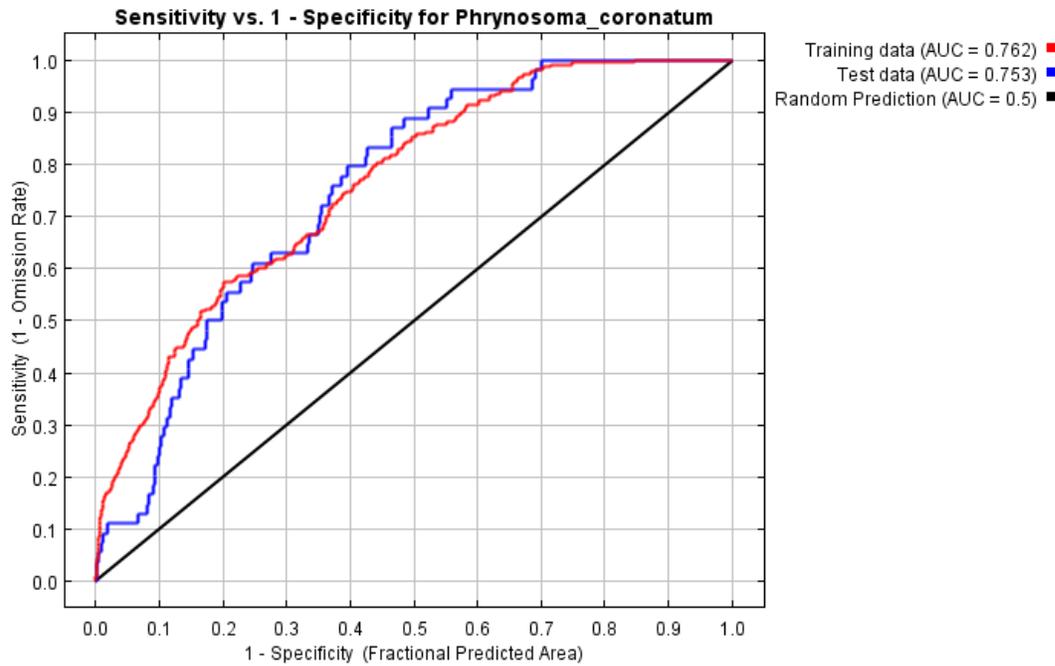
Curva ROC de la especie *Phrynosoma braconieri*, con un valor del AUC de 0.969.



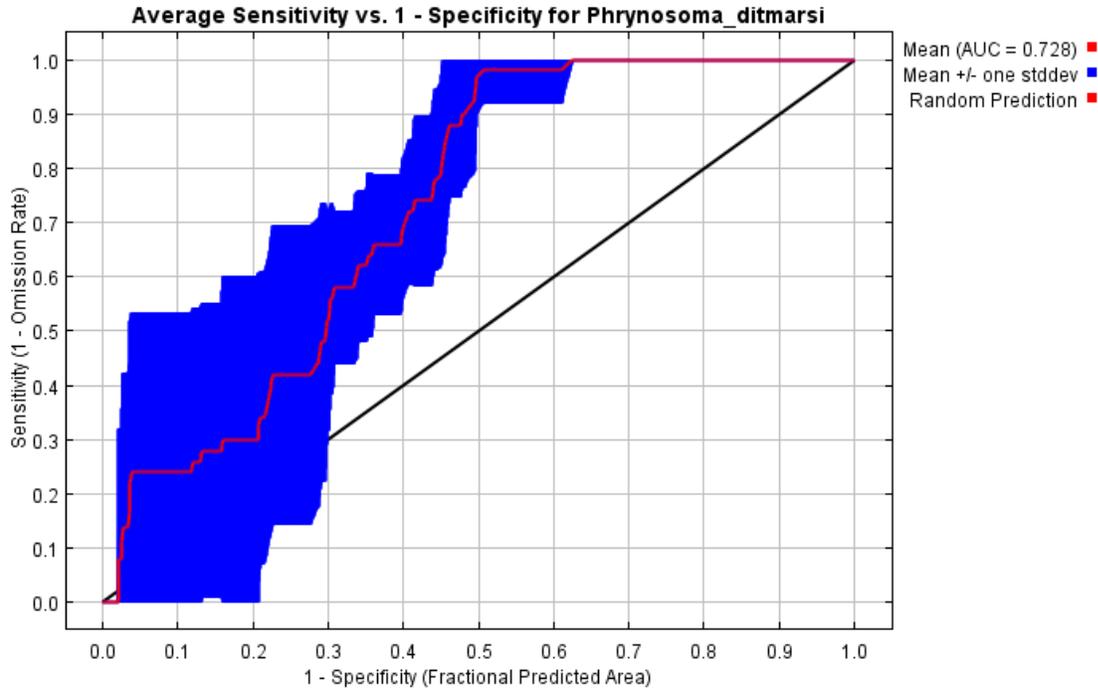
Curva ROC de la especie *Phrynosoma cerroense*, con un valor del AUC de 0.680.



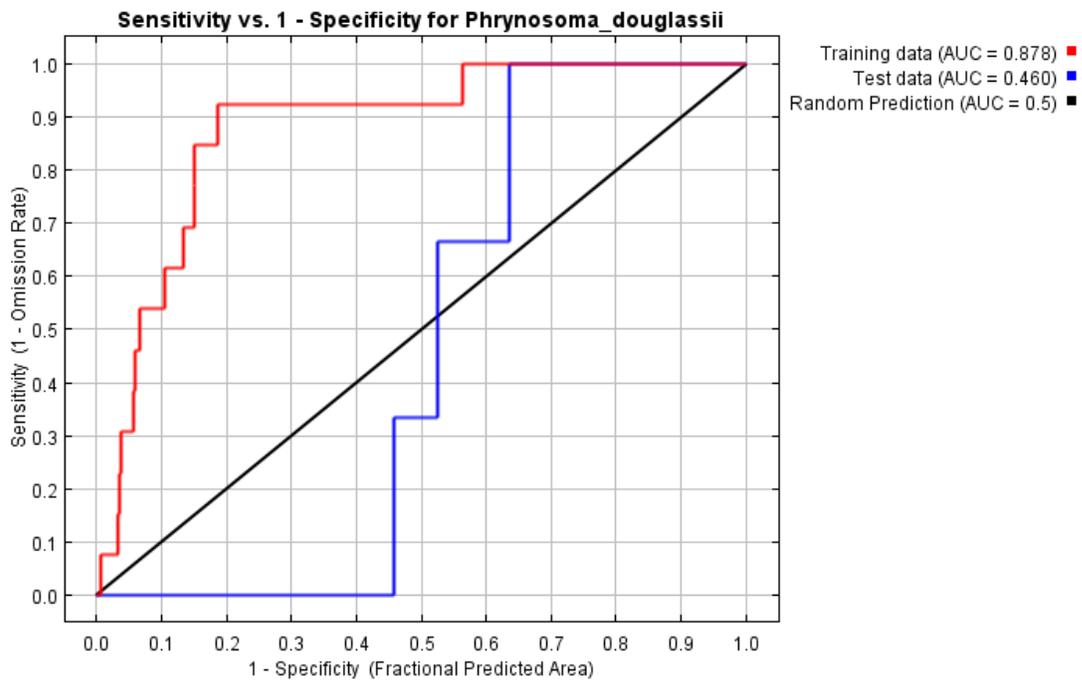
Curva ROC de la especie *Phrynosoma cornutum*, con un valor del AUC de 0.678.



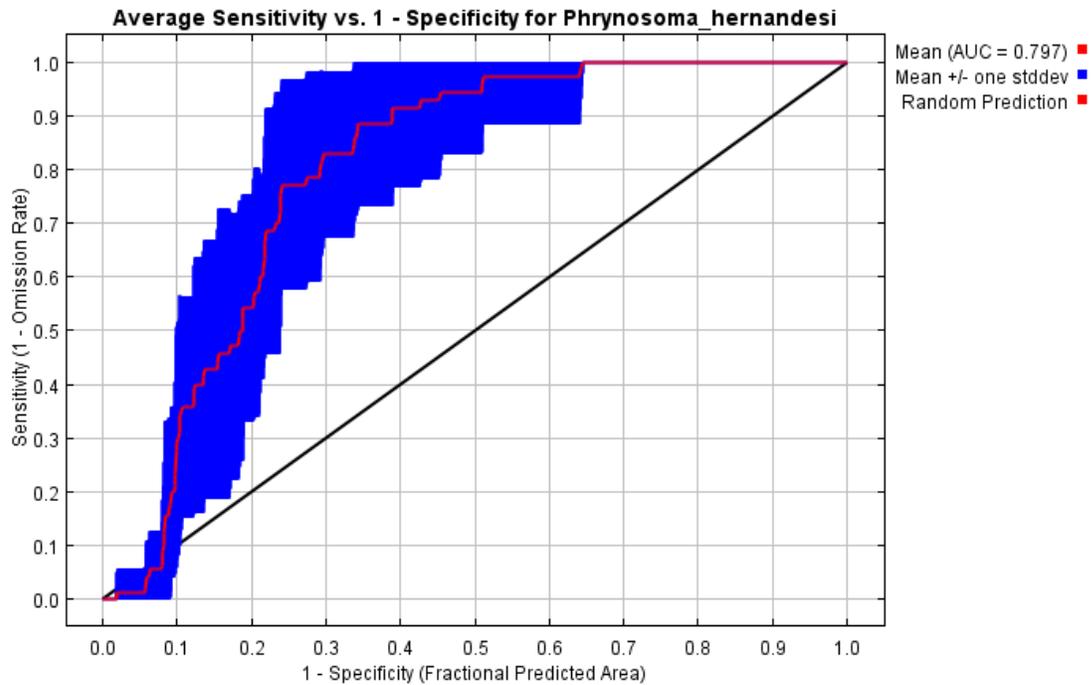
Curva ROC de la especie *Phrynosoma coronatum*, con un valor del AUC de 0.762.



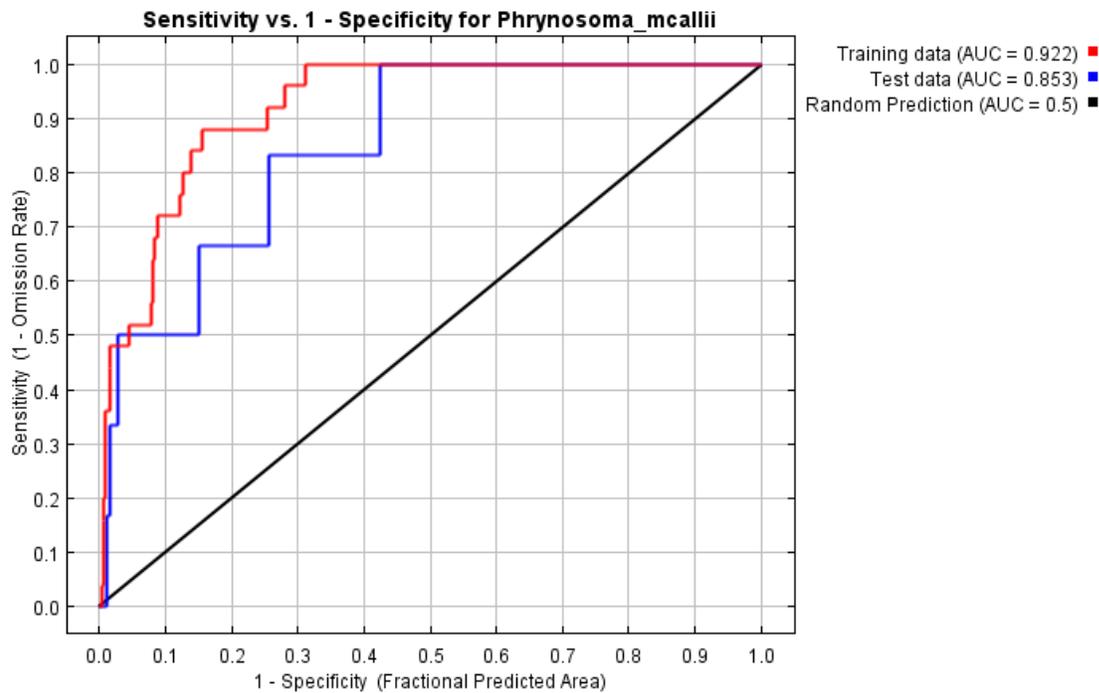
Curva ROC de la especie *Phrynosoma ditmarsii*, con un valor del AUC de 0.728.



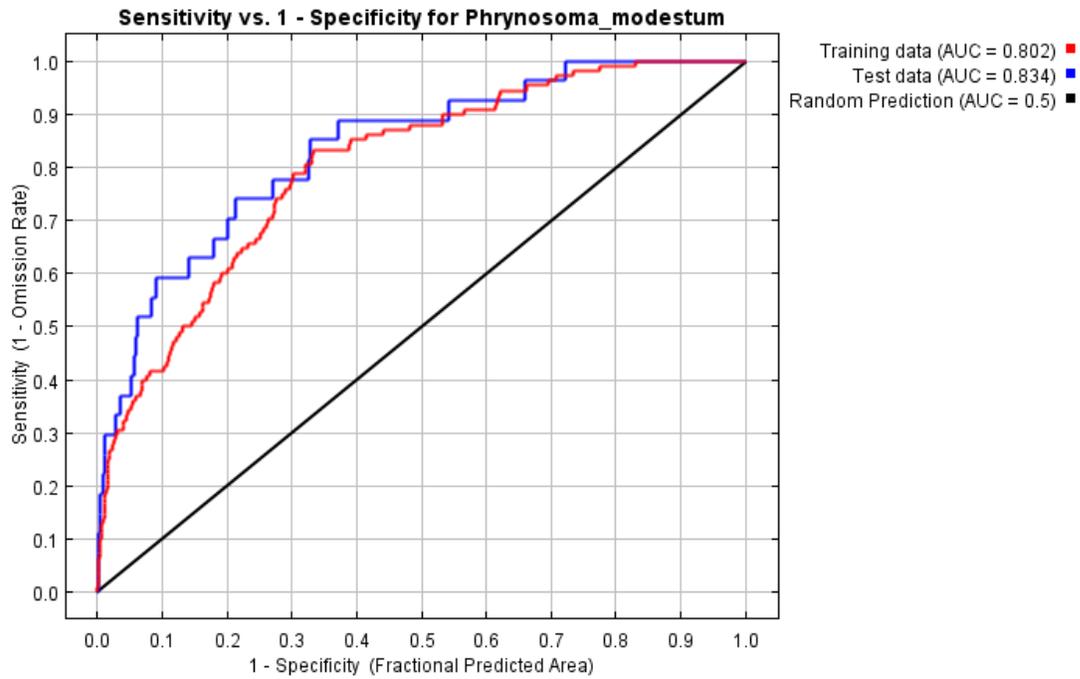
Curva ROC de la especie *Phrynosoma douglassii*, con un valor del AUC de 0.878.



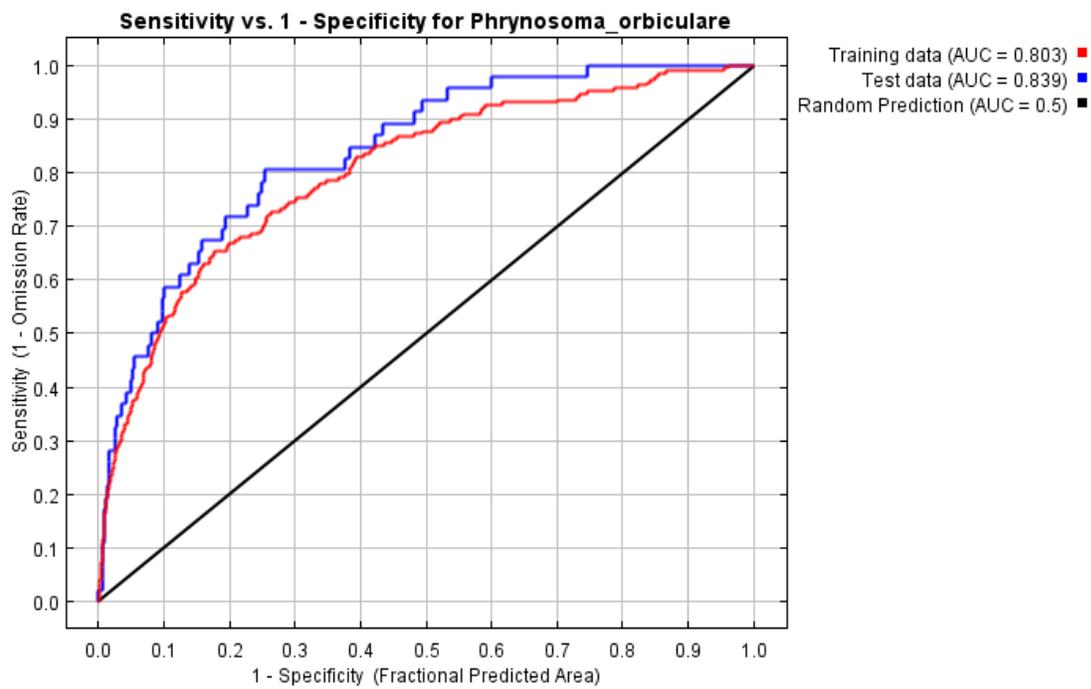
Curva ROC de la especie *Phrynosoma hernandesi*, con un valor del AUC de 0.797.



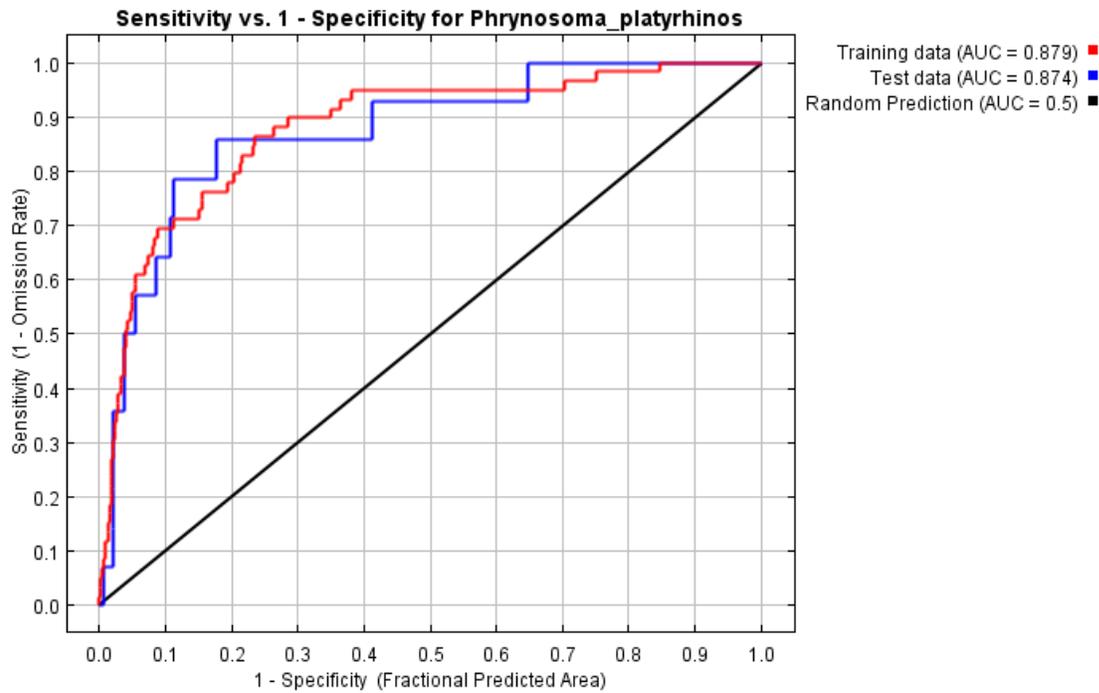
Curva ROC de la especie *Phrynosoma mcallii*, con un valor del AUC de 0.922.



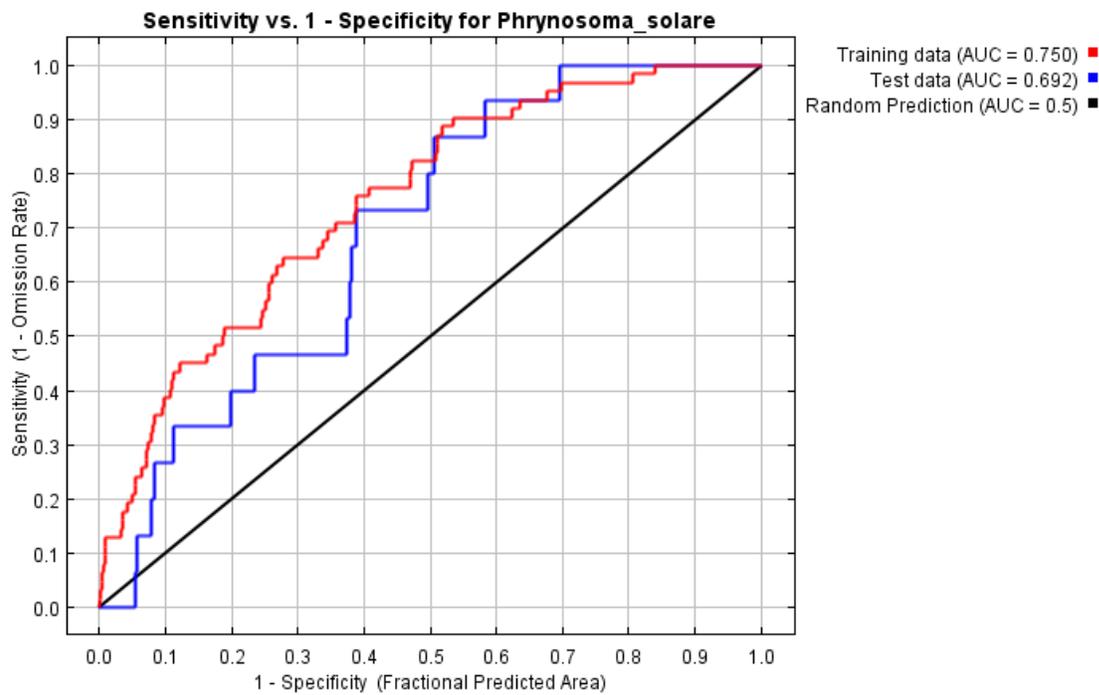
Curva ROC de la especie *Phrynosoma modestum*, con un valor del AUC de 0.802.



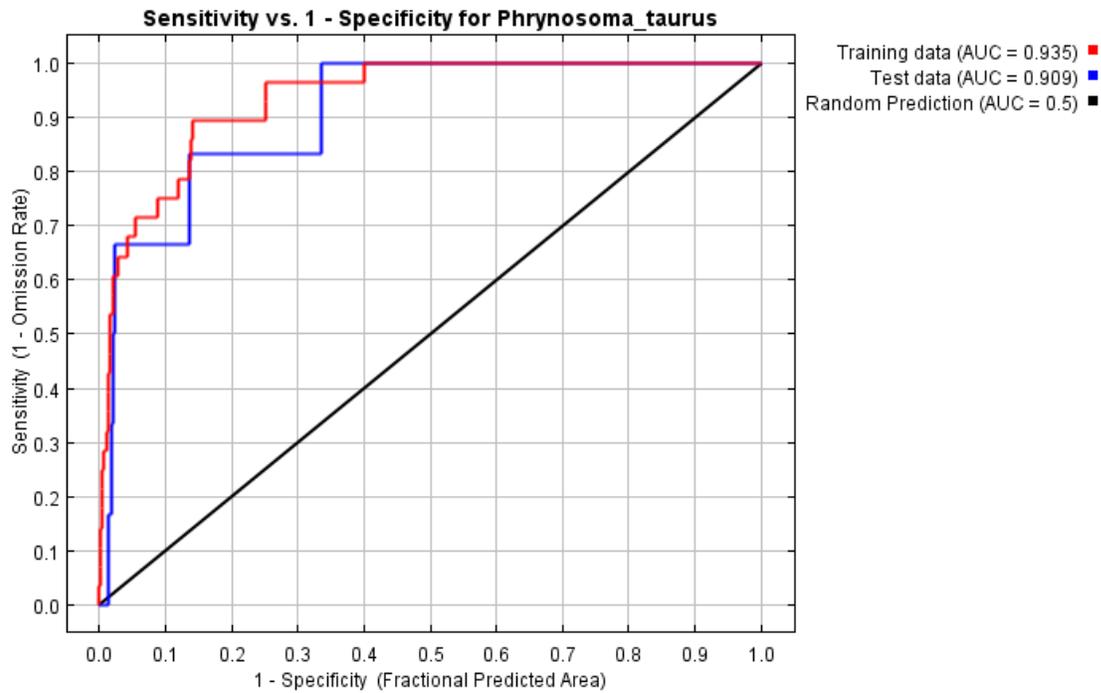
Curva ROC de la especie *Phrynosoma orbiculare*, con un valor del AUC de 0.803.



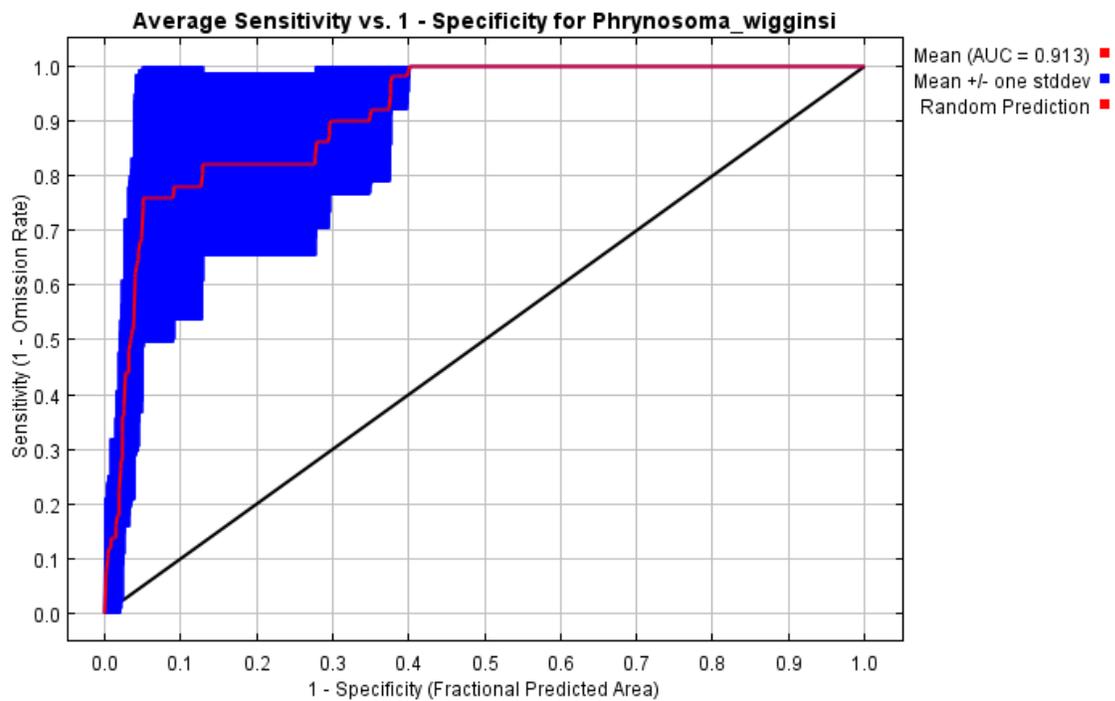
Curva ROC de la especie *Phrynosoma platyrhinos*, con un valor del AUC de 0.879.



Curva ROC de la especie *Phrynosoma solare*, con un valor del AUC de 0.750.



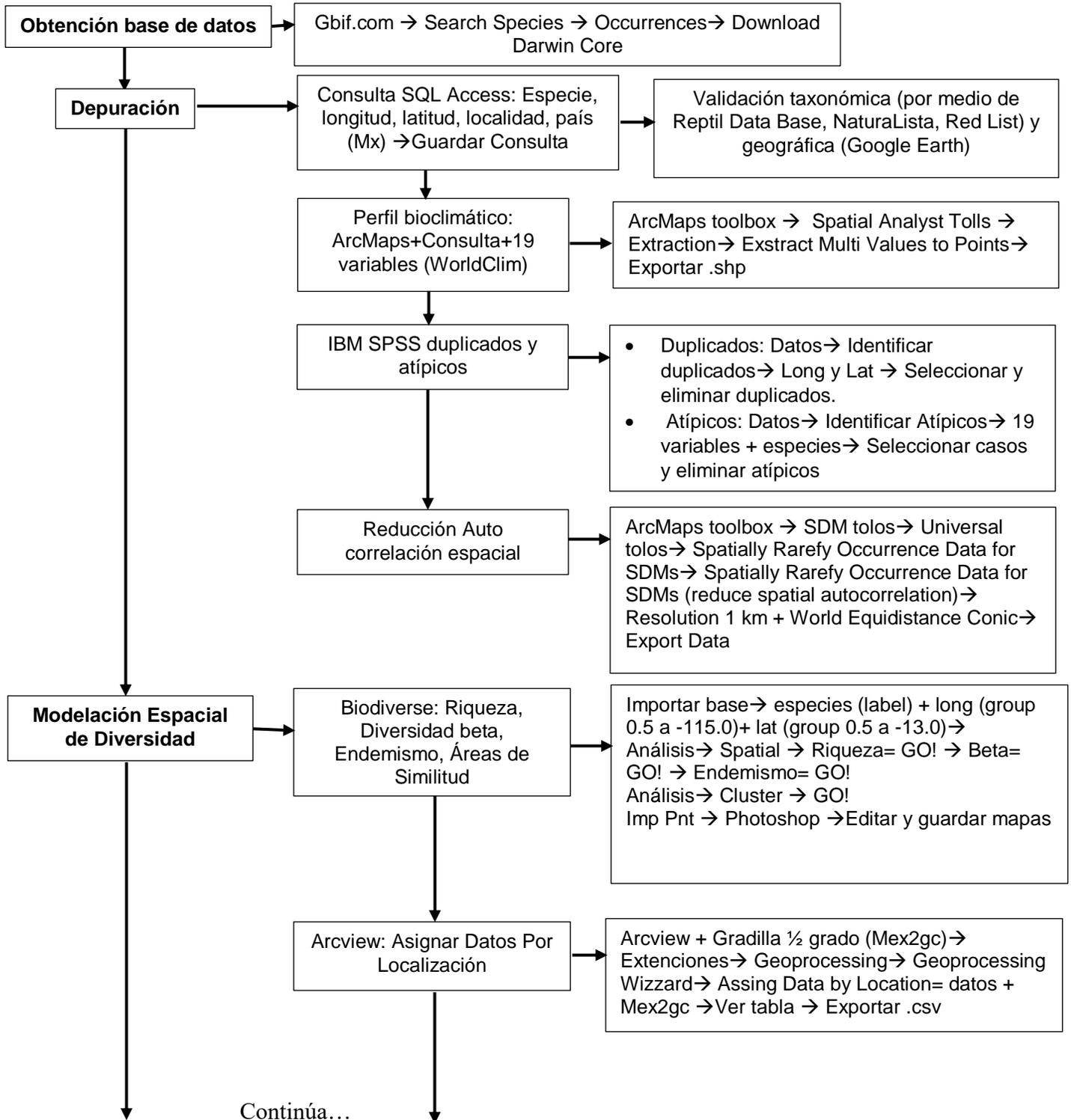
Curva ROC de la especie *Phrynosoma taurus*, con un valor del AUC de 0.935.

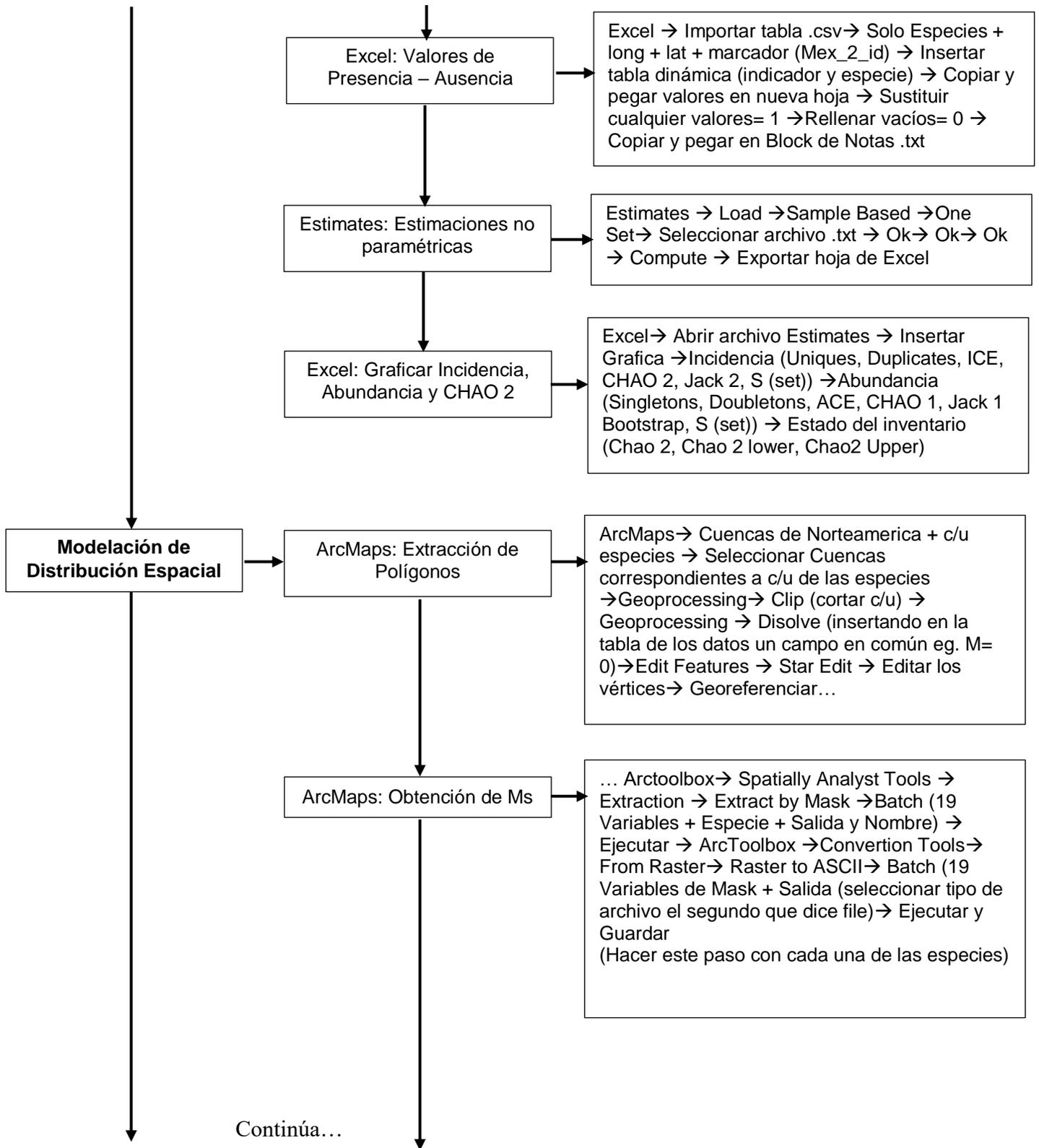


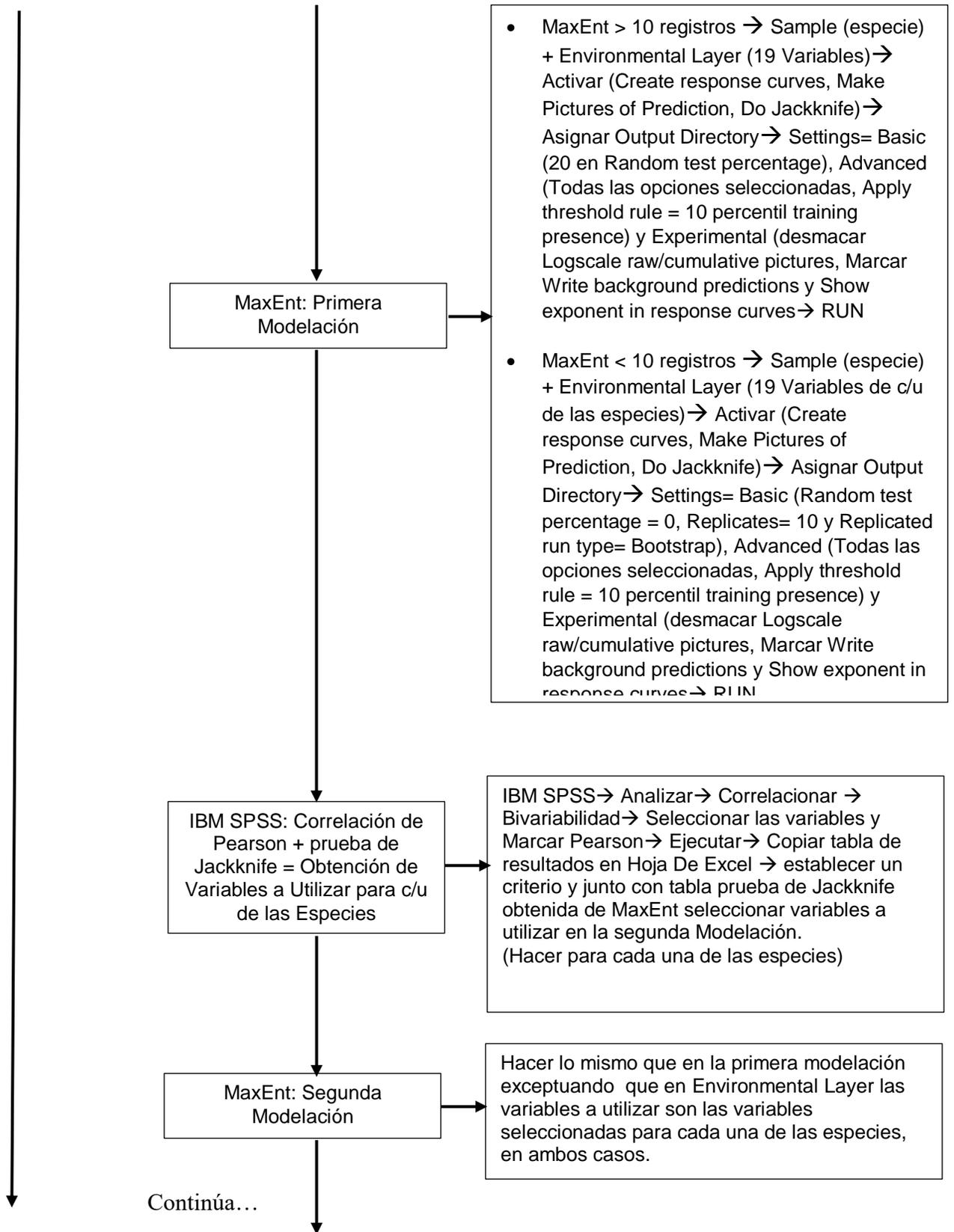
Curva ROC de la especie *Phrynosoma wigginsii*, con un valor del AUC de 0.913.

### Anexo III

Método: Diagrama de flujo







- MaxEnt > 10 registros → Sample (especie) + Environmental Layer (19 Variables) → Activar (Create response curves, Make Pictures of Prediction, Do Jackknife) → Asignar Output Directory → Settings= Basic (20 en Random test percentage), Advanced (Todas las opciones seleccionadas, Apply threshold rule = 10 percentil training presence) y Experimental (desmarcar Logscale raw/cumulative pictures, Marcar Write background predictions y Show exponent in response curves → RUN
- MaxEnt < 10 registros → Sample (especie) + Environmental Layer (19 Variables de c/u de las especies) → Activar (Create response curves, Make Pictures of Prediction, Do Jackknife) → Asignar Output Directory → Settings= Basic (Random test percentage = 0, Replicates= 10 y Replicated run type= Bootstrap), Advanced (Todas las opciones seleccionadas, Apply threshold rule = 10 percentil training presence) y Experimental (desmarcar Logscale raw/cumulative pictures, Marcar Write background predictions y Show exponent in response curves → RUN

IBM SPSS → Analizar → Correlacionar → Bivariabilidad → Seleccionar las variables y Marcar Pearson → Ejecutar → Copiar tabla de resultados en Hoja De Excel → establecer un criterio y junto con tabla prueba de Jackknife obtenida de MaxEnt seleccionar variables a utilizar en la segunda Modelación. (Hacer para cada una de las especies)

Hacer lo mismo que en la primera modelación exceptuando que en Environmental Layer las variables a utilizar son las variables seleccionadas para cada una de las especies, en ambos casos.

