



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA**

**EFFECTO DE LA EXPOSICIÓN A DIFERENTES TEMPERATURAS SOBRE ATRIBUTOS  
FISIOLÓGICOS Y REPRODUCTORES DE LA LAGARTIJA *Sceloporus aeneus***

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**ARE PHYSIOLOGICAL AND REPRODUCTIVE ATTRIBUTES IN *Sceloporus aeneus***

**(REPTILIA: SQUAMATA) INFLUENCED BY DIFFERENT TEMPERATURES?**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**ROSA ISELA QUINTERO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ  
CÁTEDRAS CONACYT-UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA**

**TUTORA INVITADA: DRA. EDITH AREANAS RÍOS  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UAM**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., MAYO, 2021**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA**

**EFFECTO DE LA EXPOSICIÓN A DIFERENTES TEMPERATURAS SOBRE ATRIBUTOS  
FISIOLÓGICOS Y REPRODUCTORES DE LA LAGARTIJA *Sceloporus aeneus***

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**ARE PHYSIOLOGICAL AND REPRODUCTIVE ATTRIBUTES IN *Sceloporus aeneus***

**(REPTILIA: SQUAMATA) INFLUENCED BY DIFFERENT TEMPERATURES?**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**ROSA ISELA QUINTERO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ  
CÁTEDRAS CONACYT-UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA**

**TUTORA INVITADA: DRA. EDITH AREANAS RÍOS  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UAM**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. 2021**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
OFICIO CPCB/366/2021  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 8 de febrero del 2021, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **QUINTERO PÉREZ ROSA ISELA** con número de cuenta **308226964** por la modalidad de graduación de tesis por artículo científico titulado: **"Are physiological and reproductive attributes in *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Squamata) influenced by different temperatures?"**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **"Efecto de la exposición a diferentes temperaturas sobre atributos fisiológicos y reproductores de la lagartija *Sceloporus aeneus*"**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**  
Vocal: **DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ**  
Vocal: **DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ**  
Vocal: **M. EN C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ**  
Secretario: **DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA**

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 28 de abril de 2021

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos Institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por bríndame la oportunidad de ingresar y formarme en esta institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt), por la beca otorgada durante estos cuatro semestres de Maestría.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT; IN 212119), por el financiamiento para la realización del trabajo en campo y laboratorio.

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, por recibirme en su laboratorio y guiarme en este proyecto.

A los miembros de mi Comité Tutor, el Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera, el Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega y la Dra. Edith Arenas Ríos tutora invitada, gracias por sus aportaciones para mejorar el trabajo y sus valiosos comentarios.

## **Agradecimientos Personales**

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, tutor principal. Gracias por el apoyo brindado durante este tiempo, por sus consejos, enseñanzas y aportaciones valiosas para el trabajo.

A los miembros de mi Comité Tutor, el Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera y Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega, por sus sugerencias para mejorar el trabajo.

A la Dra. Edith Arenas Ríos, por ser tutora invitada, sin su apoyo este proyecto no hubiera sido posible. Gracias por sus consejos tan asertivos, su paciencia y reconfortarme en los momentos más difíciles de este proceso. Mi apareció y admiración por siempre.

A los miembros de mi jurado, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega, el Dr. José Juan Flores Martínez, el Dr. Diego de Jesús Chaparro Herrera, el Dr. Omar Hernández Ordoñez y el M. en C. Héctor Salvador Espinosa Pérez, gracias a cada uno por sus comentarios, disposición y apoyo.

A la M. en C. Lisette Chávez, P. Biol. Misael Garrido, Ph. Dra. Mirna Vera, Ph. Dra. Cynthia Flores e Isaac Aguilar, por su ayuda en la recolecta de ejemplares en campo.

A Isaac Aguilar, por el apoyo en alimentar y cuidar a las lagartijas durante todos los experimentos.

A la M. en B.R.A. Yolanda López, por la ayuda en el laboratorio, sus consejos, su paciencia y por sus enseñanzas en el mundo de la fisiología del espermatozoide.

Al Ph. Dr. Diego Arenas, por apoyarme en los análisis de datos, darme consejos y siempre tener tiempo para resolver dudas.

A la Ph. Dra. Mirna Vera, por sus enseñanzas de ecofisiología en reptiles y valiosos consejos para mejorar el trabajo.

A la M. en C. Aranza Quintana, por la traducción del artículo, sugerencias de estilo y el tiempo invertido en la revisión del artículo. Gracias, sin ti esto no podría haberse concluido.

Al M. en C. Hugo Salinas, por la ayuda en análisis estadísticos en el lenguaje R, sus grandes consejos y disposición para ayudarme siempre.

A la Ph. Dra. Mirna Vera, Ph. Dr. Aldo Fuentes, M. en C. Enrique Sosa, Dra. Natalia Fierro, M. en C. Fabiola Gandarilla, Ph. Dr. Saúl Domínguez y M. en C. Ana Pérez, por el apoyo en las aclimataciones de las lagartijas.

Al laboratorio de Morfofisiología y Bioquímica del Espermatozoide de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), a cargo de la Dra. Edith Arenas. Gracias por recibirme y apoyarme.

A la Ph. Dra. Lorena Ruiz y P. Biol. Jessica Hernández, por la ayuda en laboratorio y el procesamiento de las muestras.

Al laboratorio de Biología de la Reproducción de la Facultad de Ciencias (UNAM), por permitirme trabajar las muestras histológicas.

Al Dr. Sigfrido Sierra, por siempre brindarme un espacio para trabajar en su laboratorio.



## **A mi familia**

A mi inspiración en la vida mi mamá Rosa Imelda Pérez Hernández y a mi maestro de vida mi papá Juan Quintero Mejía. Gracias por siempre apoyarme en todos mis sueños e impulsarme a que se cumplan. Los amo con todo mi corazón.

A mi abuelita Esperanza Hernández que amo infinitamente. Donde quiera que estés espero que estés orgullosa de mí.

A la nueva familia que forme con mi compañera de vida Lisette Chávez. La razón de mi felicidad y quien me impulsa a dar lo mejor de mi tanto en lo profesional como en lo personal. Gracias amor, por siempre apoyarme en todo momento y darme tanto amor. ¡Te amo!

A mi hermana Valeria Quintero, por todos los momentos bonitos compartidos a lo largo de mi vida y los que están por venir. Te amo Chilita.

A mi Tía Millo, por su apoyo desde que era un bebé, te quiero tía.

A mi abuelita Guadalupe Mejía, por siempre sacarme una sonrisa.

A mis tías Norma, Mapy y a mi tío Cucho, por siempre estar ahí y apoyarme.

A mi sobrina Natalia Flores, que adoro con todo mi corazón, Gracias por recordarme lo que es ser niño de nuevo. Te amo bebélin, siempre estaré a tú lado.

A Cecilia Chávez, por su cariño y apoyo durante estos últimos años. Eres un ejemplo de vida para mí, gracias por todo, te quiero mucho Chailon's.

## A mis amigos

A mi mejor amiga Lisette Chávez, gracias por ser mi pareja y amiga al mismo tiempo, te amo muchísimo. Soltarte de una mano para tomar las dos.

A mi mejor amigo Misael Garrido, gracias por siempre estar para mí, cuidarme y amarme como lo haces. Te amo "Michita".

A mi amigo y hermano Benjamín Benítez, por formar parte de mi vida desde hace varios años, por todos tus consejos y regaños gracias. Te amo hermano.

A mi amiga de toda la vida Aranza Quintana, gracias por siempre estar ahí cuando más lo necesito, eres una increíble persona que admiro y quiero.

A mi amiga Adriana González "Adris", gracias por siempre apoyarme en todo, eres una de las personas que más apareció y respeto. De grande quiero ser como tú, la mejor.

A mi amiga Mirna Vera, por todo su cariño, consejos y risas que hemos compartido. Te quiero y admiro Mirnostina.

A mi amigo Diego Arenas, por brindarme su sincera amistad. Gracias por todos los momentos compartidos de risas y alcohol. Te quiero.

A mi amigo Aarón Gutiérrez "Mi amor". Te quiero mucho, gracias por siempre estar ahí y cuidar de Lis y de mí.

A mi amigo Víctor Sosa "La Víctor", por todas sus ocurrencias y siempre sacarme una sonrisa. Te quiero.

A mi amigo Aldo Fuentes "Bulma", gracias por confiar en mí y apoyarme cuando más lo necesite. Eres una gran persona, te quiero.

A mi amiga Cynthia Flores, por las aventuras que hemos pasado, pero sobre todo en: ¿Qué paso ayer? versión mexicana.

A mis amigos y carnales de la prepa 8, Itzel "Xell", Oscar "Cremas", Gabriela "Curis", Gabriela "Mamá-Gaby", Melissa "Meli", Dinorah "Dino", Gustavo "Gus", Karen "Chuy", Viridiana "Pancha" y Adriana "Chinos". Gracias por todos los momentos vividos, todas las aventuras inigualables que pasamos juntos en la prepa, los amo amigos.

A mis amigos y compañeros de laboratorio de Hepetología (UNAM), Misael "Micho", Diego, Mirna "Mirnostina", Aldo "Bulma", Alberto "Beto", Natalia "Joy", Cynthia, Enrique "Tortu", Francisco "Frank", Fabiola "Faby", Saúl, Enrique "Robot" y Ana. Gracias por los momentos divertidos con cada uno de ustedes, los quiero.

A mis amigos herpetólogos de toda la vida, Dulce, Misael "Micho", Alberto "Fauno", Hugo y Corina, los adoro. ¡Gracias por su amistad!

A mis amigos de la materia de Conservación del Posgrado en Ciencias Biológicas, Anaid, Tania, Lisette, Dallas, Anahí, Ela, Massiel y Daniel. En tan poco tiempo nos hicimos grandes amigos. Los quiero amigos.

## **Dedicatorias**

A mi compañera de aventuras y de vida Lisette Chávez García. Gracias por motivarme a hacer lo que me gusta y apasiona. Hoy agradezco sigas conmigo, no fue fácil el camino, sé que hablo por las dos... Eres la respuesta a cada día, eres mi coraje, mi alegría, dejar de quererte yo no podría, nunca cambiaría el sentimiento que me inspira. ¡Te amo!

A mis padres Rosa Imelda Pérez Hernández y Juan Quintero Mejía, por el amor infinito que me han brindado. Gracias a ustedes soy lo que soy, hoy en día. No me alcanzará la vida para agradecerles lo mucho que me han dado. ¡Los amo!

A mi abuela Esperanza Hernández Hernández. Aunque no estés físicamente conmigo, siempre te llevo en mi corazón. Gracias por todos los momentos que pasamos juntas y por tus consejos que llevo presentes. ¡Te amo por siempre abuelita!

*“No es biólogo aquel que  
ostenta un título, es biólogo  
aquel que ama a la vida.”*

Juan Luis Cifuentes Lemus



## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS .....	5
HIPOTESIS .....	6
ARTÍCULO SOMETIDO .....	7
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES .....	51
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58

## RESUMEN

La temperatura es un factor que influye en aspectos fisiológicos de los organismos ectotermos. Este tipo de organismos regulan su temperatura corporal dentro de un determinado intervalo, para llevar a cabo sus actividades biológicas de manera eficiente. La capacidad de los organismos ectotermos, como las lagartijas, para mantener su temperatura corporal dentro de este intervalo y el tiempo que puedan mantenerlo, influye en aspectos como las tasas de crecimiento, rasgos fisiológicos como velocidad y patrones reproductivos, entre otros. En el presente estudio evaluamos el desempeño locomotor y los parámetros espermáticos de la Lagartija Espinoza Llanera (*Sceloporus aeneus*). Mis resultados sugieren que la temperatura seleccionada favorece el desempeño locomotor, sin embargo, disminuye la capacidad reproductora de las lagartijas. Los resultados muestran que *S. aeneus* debe estar expuesta a temperaturas inferiores (22 °C y 24 ° C), que a la temperatura seleccionada (32 C °), para maximizar su capacidad espermática.

Palabras clave: aclimatación, desempeño locomotor, ectotermos, parámetros espermáticos.

## ABSTRACT

Temperature is a key factor that influences several physiological aspects, particularly, on ectotherms. These organisms regulate their body temperature, within a range of preferred temperatures, to efficiently function. The capacity of ectotherms, such as lizards, to maintain their body temperature within this interval and the time they can maintain it, influences aspects such as growth rates, physiological traits such as speed, and reproductive patterns, among others. Here, we evaluate the locomotor performance and different spermatoc parameters in the lizard *Sceloporus aeneus*. Whereas locomotor performance is enhanced within the selected temperature range, exposure to these temperatures diminishes the reproductive capacity of this species. In conclusion, we confirmed the fact that selected temperatures favor the locomotor performance, however, they attenuate lizards' reproductive aspects, which may cause infertility, endangering these species populations. Our results show that *S. aeneus* needs to be exposed to temperatures lower than the selected temperature to maximize its spermatoc capacity.

Keywords: acclimation, ectotherms, locomotor performance, sperm parameters.



## INTRODUCCIÓN

La temperatura influye de manera considerable en una escala espacio-temporal sobre la calidad ambiental necesaria para la termorregulación de organismos ectotermos, como los reptiles (Huey, 1991; Angilletta, 2009). Es importante mencionar que los seres vivos y particularmente los reptiles son sensibles a los cambios ambientales (Valenzuela, 2004), debido a su dependencia térmica, ya que este factor influye en sus actividades biológicas (Kearney et al., 2009).

El Cambio Climático Global está afectando a los organismos en todos los biomas y ecosistemas, se proyectan extinciones locales, de hasta el 20 % para el año 2080 y cambios en la distribución de especies de lagartijas (Sinervo et al., 2010). Esto debido a que, con el aumento de las temperaturas ambientales, las lagartijas pueden presentar horas de restricción en sus actividades biológicas (Huey et al., 2009; Sinervo et al., 2010). Sin embargo, algunos de estos organismos pueden responder ante estos cambios al escapar a lugares con entornos térmicos más favorables, alterando su rango de distribución, o adaptarse a los cambios en las temperaturas existentes (Pereira et al., 2010).

Una posible respuesta ante los efectos del Cambio Climático es la termorregulación conductual, ya que la mayoría de las lagartijas, regulan su temperatura corporal dentro de un intervalo estrecho cuando están activas (Bowker, 1984; Cossins y Bowler, 1987; Domínguez-Guerrero et al., 2019). Este intervalo se conoce como intervalo de temperatura de actividad o intervalo normal de actividad (Pough y Gans, 1982). La capacidad de las lagartijas de mantener su temperatura corporal dentro de este intervalo, y el tiempo que puedan mantenerlo, puede influir en muchos aspectos. Dentro de estos, se incluyen: las tasas de crecimiento (Sinervo y Adolph, 1994; Autumn y DeNardo, 1995; Sinervo y Dunlap, 1995), rasgos fisiológicos como velocidad, resistencia (Angilletta et al., 2002) y patrones reproductivos (Licht, 1966; 1967; 1973). Además, en respuesta a los cambios ambientales, las lagartijas pueden producir respuestas de aclimatación a corto y a largo plazo; debido a que esto mejora su desempeño fisiológico en las condiciones térmicas locales (Pintor et al., 2016). Sin embargo, la mayoría de las investigaciones sobre las curvas de desempeño fisiológico se han centrado principalmente en aspectos como temperatura y precipitación (Clusella-Trullas et al. 2011), sin incluir aspectos reproductivos. También existen temperaturas que van a estar involucradas en varios aspectos

fisiológicos de los organismos, como lo son las temperaturas preferidas o seleccionadas ( $T_{sel}$ ), que son aquellas temperaturas que los organismos seleccionan en condiciones de laboratorio, es decir, en ausencia de limitantes ambientales (Dawson, 1975) y las temperaturas críticas mínimas ( $CT_{min}$ ), las temperaturas críticas máximas ( $CT_{max}$ ), que se refiere a las temperaturas inferiores y superiores que provoca la imposibilidad de la locomoción de los organismos (Beitinger et al., 2000).

Por otra parte, existen estudios relacionados con el efecto de la temperatura en aspectos reproductivos en grupos de organismos como los mamíferos. Se ha registrado que temperaturas altas causan deterioro de las funciones testiculares, además de afectar las funciones endocrinas y exocrinas (Lue et al., 2000; Lue et al., 2006; Wang et al., 2007). El aumento de la temperatura a niveles superiores a las fisiológicas en la región donde se ubica testículo y epidídimo, se le conoce como hipertermia, induce daños a las células de Leydig, a corto plazo (Kanter y Aktas, 2009). También a altas temperaturas, la espermatogénesis se interrumpe y se facilita la generación de células gigantes multinucleadas (Paul et al., 2008). Se puede bloquear la acción de las gonadotropinas en los túbulos seminíferos, provocando así, la disminución de la síntesis de testosterona (El-Hefnawy et al., 2000), alterando así los ciclos epiteliales además de dañar directamente las células germinales (Clegg, 1963; Schulz y Miura, 2002; Dutta et al., 2013). En organismos ectotermos, y particularmente en reptiles (Gist et al., 2000), el efecto de la temperatura en los parámetros de los espermatozoides ha sido poco estudiado (Johnson y Yund, 2004; Iguchi et al., 2007; Touermente et al., 2011).

No hay estudios sobre el efecto de las altas temperaturas en el epidídimo, siendo este órgano fundamental para la adquisición de la capacidad fertilizante de los espermatozoides (Gist et al. 2000; Tourmente et al., 2011). Ya que es en este órgano donde los espermatozoides adquieren la capacidad para moverse, para reconocer y fertilizar al ovocito, proceso conocido como maduración espermática epididimaria (Arenas-Ríos et al., 2017). Proceso que, además, es dependiente de andrógenos y es posible que sea afectado por el aumento de la temperatura (Robaire et al., 2006).

Se ha determinado que el desempeño más eficiente de los reptiles en distintas actividades es cercano a las temperaturas preferidas. Sin embargo, Méndez de la Cruz et al. (2014) proponen que, desde el punto de vista reproductor, los machos de las lagartijas requieren temperaturas por debajo de las temperaturas preferidas para lograr una maduración espermática eficiente.

## OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto que tienen distintas aclimataciones de temperatura en organismos machos adultos de *Sceloporus aeneus*, en relación con su desempeño locomotor, morfología del epidídimo y parámetros espermáticos.

### OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar la temperatura seleccionada, temperatura crítica mínima y máxima de *S. aeneus* en la temporada reproductiva.
- Determinar el desempeño fisiológico (velocidad) de distintos tratamientos de temperatura en la lagartija *S. aeneus*.
- Determinar el efecto de tratamientos de temperatura en la morfología y parámetros espermáticos del epidídimo de *S. aeneus*.

## HIPOTESIS

La temperatura repercute en la fisiología de los reptiles; las aclimataciones de individuos de *Sceloporus aeneus* a temperaturas cercanas a la seleccionada, beneficia su desempeño locomotor al igual que sus parámetros espermáticos. Por lo tanto, los individuos que se encuentren aclimatados a temperaturas por debajo de las seleccionadas serán afectados negativamente en el desempeño locomotor y sus parámetros espermáticos.

## **Are physiological and reproductive attributes in *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Squamata) influenced by different temperatures?**

Rosa Isela Quintero-Pérez<sup>a,b,\*</sup>, Fausto Roberto Méndez-de la Cruz<sup>a</sup>, Yolanda López-Ramírez<sup>c</sup>, Diego Miguel Arenas-Moreno<sup>ab</sup>, Edith Arenas-Ríos<sup>c</sup>.

<sup>a</sup>*Laboratorio de Herpetología 2, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; 3er Circuito Exterior s/n, C.P. 04510, Coyoacán, CDMX, México*

<sup>b</sup>*Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; 3er Circuito Exterior s/n, C.P. 04510, Coyoacán, CDMX, México*

<sup>c</sup>*Laboratorio de Morfofisiología y Bioquímica del Espermatozoide. Departamento de Biología de la Reproducción. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa (UAM-I), Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, C. P. 09340 Iztapalapa, CDMX, México*

Correspondence author: Laboratorio de Herpetología 2, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; *3er Circuito Exterior s/n, C.P. 04510, Coyoacán, CDMX, México*

E-mail: [quintero@ciencias.unam.mx](mailto:quintero@ciencias.unam.mx) (R.I. Quintero-Pérez).

### **Abstract**

Temperature is a key factor that influences several physiological aspects, particularly, on ectotherms. These organisms regulate their body temperature, within a range of preferred temperatures, to efficiently function. The capacity of ectotherms, such as lizards, to maintain their body temperature within this interval and the time they can maintain it, influences aspects such as growth rates, physiological traits such as speed, and reproductive patterns, among others. Here, we evaluate the locomotor performance and different spermatic parameters in the lizard *Sceloporus aeneus*. Whereas locomotor performance is enhanced within the selected temperature range, exposure to these temperatures diminishes the reproductive capacity of this species. In conclusion, we confirmed the fact that selected temperatures favor the locomotor performance, however, they attenuate lizards' reproductive aspects, which may cause

infertility, endangering these species populations. Our results show that *S. aeneus* needs to be exposed to temperatures lower than the selected temperature to maximize its spermatogenic capacity.

**Keywords:** acclimation, ectotherms, locomotor performance, sperm parameters.

**Highlights:**

- Selected temperature directly influences locomotor performance but decreases sperm parameters of the lizard *Sceloporus aeneus*
- Locomotor performance is maximized when the temperature approaches the species's selected temperature
- Exposure to temperatures (24 ° C and 28 ° C), below the selected temperature (32.7 ° C), enhances sperm parameters.

**1. Introduction**

Temperature highly influences, on a temporal and spatial scale, the environmental conditions needed for thermoregulation, particularly in ectotherms like reptiles (Huey, 1991; Angilletta, 2009). Given their temperature dependency, reptiles are sensitive to environmental changes, which impacts the whole organisms' biology (Valenzuela, 2004; Kearney et al., 2009).

Global Climate change affects organisms in every biome and ecosystem. For lizards', local extinctions of ~20% are projected to the year 2080, and distribution changes are expected (Sinervo et al., 2010). This, because of the increasing environmental temperatures, could potentially modify the lizards' activities by presenting restriction hours (Huey et al., 2009; Sinervo et al., 2010). However, some organisms can favorably respond to changes, moving to places with higher thermal quality, when possible. Therefore, either the species distributions are altered or they adapt by behavioral changes (Pereira et al., 2010). Behavioral thermoregulation is done in a narrow body temperature range when lizards are active (Bowker, 1984; Cossins and Bowler, 1987; Domínguez-Guerrero et al., 2019). This temperature range, known as the normal activity range (Pough and Gans, 1982), can influence growth rates (Sinervo and Adolph, 1994; Autumn and DeNardo, 1995; Sinervo and Dunlap, 1995), speed, and endurance (Angilletta et al., 2002) and reproductive patterns (Licht, 1966; 1967; 1973).

In response to environmental changes, lizards can have acclimation responses to both long and short term to improve their physiological performance under the local conditions (Pintor et al., 2016). However, current research primarily focuses on thermal performance curves that correlate temperature, and hydration (Clusella-Trullas et al., 2011), taking aside the reproductive demands. In mammals, it has been shown that high temperatures affect testicular, endocrine, and exocrine functions (Lue et al., 2000; Lue et al., 2006; Wang et al., 2007). High temperatures interrupt spermatogenesis, which can generate multinucleated giant cells (Paul et al., 2008); block gonadotropins action in the seminiferous tubules, which decreases testosterone synthesis (El-Hefnawy et al., 2000); alter the epithelial cycles and cause direct damage to germ cells (Clegg, 1963; Schulz and Miura, 2002; Dutta et al., 2013). Nowadays, the effect of temperature on sperm parameters in ectotherms, particularly in reptiles, it's still poorly understood (Gist et al., 2000, Johnson and Yund, 2004; Iguchi et al., 2007; Touermente et al., 2011). Another neglected aspect is the influence of high temperatures on the epididymis, an essential organ to the sperm fertilizing capacity (Gist et al., 2000; Tourmente et al., 2011). In the epididymis, the sperms acquire the ability to move, recognize, and fertilize the oocyte, a process known as epididymal sperm maturation (Arenas-Ríos et al., 2017). This process, being androgen-dependent (Robaire et al., 2006), could be affected by rising environmental temperatures. It has been determined that reptiles' most efficient performance, in different activities, is found close to the preferred temperatures. However, Méndez de la Cruz et al. (2014) propose that male lizards require lower temperatures to achieve efficient sperm maturation.

In this work, we determined the effect of different temperature acclimation treatments on locomotor performance, epididymis morphology, and sperm parameters using adult male individuals of the *Sceloporus aeneus* species.

## **2. Materials and methods**

### *2.1. Study species and site*

*Sceloporus aeneus* is a slender small lizard with a maximum snout-vent-length (SVL) of 78mm. It has terrestrial diurnal habits, feeds on small invertebrates, and reproduces during the summer. Females have a stational reproductive spring pattern and nest on cleared areas or farmlands (Manríquez-Morán et al., 2013). This species

is endemic to Mexico and occurs in the central Mexico area (Bryson et al., 2012) where it is usually found in temperate forests and other open areas with altitudes of 2 300 m and 3 400 m (Uribe-Peña et al., 1999; Kölher and Heimes, 2002).

The study site was the Coatzontle volcano in San Miguel Ajusco, south to Mexico City (19°14' 22" N, 99° 12' 38" W, 2 900 m elev.). The average temperature oscillates between 5 – 12 ° C and 6.5 – 22 ° C on the hottest month. The site has a summer rain regimen (May to October) with annual precipitation of 1 340 mm (Schmitter, 1953; Rzedowski, 1954).

## 2.2 Field-work

We collected adult specimens during the reproductive season (March to May 2019) in the lizards' activity period (0900 – 1700 h, GMT-6). Based on the natural history of *Sceloporus aeneus*, our sampling effort was centered on rocks, maguey plants, and shrublands. Males were sexed by eversion of hemipenes and captured by noose or hand (Harlow, 1996). We recorded the body (cloacal) temperature ( $T_b$ ), within the next 10 s after the capture, using a digital thermometer Fluke® 54-II ( $\pm 0.1$  ° C) (Woolrich-Piña et al., 2006; Lara-Reséndiz et al., 2013). Also, we recorded the operative environmental temperatures ( $T_e$ ) in the activity and inactivity periods, through five models similar to those used by Domínguez et al. (2019) and connected to data loggers (Thermochron iButton®; DS1921G). These models were calibrated before the measurements of  $T_e$  ( $r^2 = 0.88$ ). We placed the models in potential microhabitats, located during collection, and registered the  $T_e$  each hour for 90 days.

## 2.3. Laboratory work

The captured individuals were transported and maintained in separated terrariums (34.5 x 21 x 12.5 cm) with peat moss, controlled 8 h photoperiods, and a 30–40 % humidity. We fed them with 2–3 *Acheta domesticus* per individual, supplemented with calcium (Andrews et al., 1997), and provided them with water *ad libitum*. We measured the SVL of the individuals using a digital caliper. The minimum SVL recorded was 40 mm. It is worth noting that the average size, after reaching sexual maturity, is ~39 mm (Rodríguez-Romero, 2014).

## 2.4. Selected temperature and locomotor performance



We recorded the selected temperatures ( $T_{sel}$ ) of 20 individuals, that were habituated 1 h prior to the experiments.  $T_{sel}$  measurement was done in a thermic gradient box (100 x 100 x 30 cm) with proper 0.5 cm substrate (*peat moss*), during the activity period. We used on a side of the gradient 100 W light bulbs suspended ~30 cm above the box and ice bags on the other side. We recorded the  $T_{sel}$  of each individual every hour within the lizards' activity period. To avoid dehydration, we sprinkled water on the thermal gradient (Lara-Reséndiz et al., 2013; Arenas-Moreno et al., 2018). The  $T_{sel}$  was considered as the average body temperature in the thermal gradient, and we calculated the interquartile range ( $T_{set}$  25 - 75 %). The result of this was used to determine the  $T_{sel}$  range.

The critical minimum ( $CT_{min}$ ) and maximum ( $CT_{max}$ ) temperatures refer to the inferior and superior temperatures that prevent proper locomotion (Beitinger et al., 2000). We determined the critical temperatures based on the methods proposed by Bruschi et al. (2016), in particular, we used the loss of righting response criteria. For the  $CT_{min}$  the specimens were placed in a pierced box, partially cover with ice, and monitored every 3 min. While or the estimation of the  $CT_{max}$  the specimens were placed in terrariums and followed with a 100 W light bulb heat source. When loss of righting and heat response was observed, the body temperature was registered (Huey and Stevenson, 1979; Bennett, 1980; Brown, 1996; Arenas-Moreno et al., 2018; Romero-Báez et al., 2020). It is worth noting that we used different individuals for the recorded of  $CT_{min}$  and  $CT_{max}$ .

We used 28 male adults for the evaluation of locomotor performance, exposing them to previous acclimation treatments. We implemented two treatments: 1) A15, 15 days of acclimation, and 2) A30, 30 days of acclimation. Both treatments were applied during the activity period (0900 – 1700 h) at 22 °C, 24 °C, 28 °C, 32 °C and 36 °C, whereas nocturnal temperatures were set at 15 °C. We estimated the sprint speed (cm/s) using a horizontal trackway of wood (100 x 20 x 20 cm) that allowed traction while running. Each individual ran three times, and we calculated the sprint speed in a 15 cm distance. We took the videos with a Canon® EOS Rebel T5 camera. All experiments were conducted following the standards of ARRIVE (Animal Research: Reporting of In Vivo Experiments) (Kilkenny et al., 2010), and permits of Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (Approval: 01629 and 005406/18).

## 2.5. Histology and sperm parameters

We use the epididymis of specimens exposed to the A7, (7 days of acclimation at 24 ° C, 28 ° C, and 32 ° C), and A30 (30 days of acclimation treatments at 28 ° C, 32 ° C and 36 ° C, for the histological analysis. All treatments took place during the activity period (0900-1700 h) at a 15 ° C nocturnal temperature, similar to the natural environmental temperature. The epididymides were kept two days in 10 % neutral stabilized formalin and gradually dehydrated with ascendant ethanol concentrations (40 %, 50 %, 60 %, 70 %, 80 %, 90 %, 96 % y 100 %). Finally, we added xylol to clear the tissue and after the paraffin inclusion, we cut longitudinal 5 µm slices, using a rotational microtome (Reichert HistoSTAT 820). We stained the tissue using hematoxylin and eosin (Sigma H-9627, E-4009). We took micrographs of the *caput* (proximal segment), *corpus* (middle segment), and *cauda* (distal segment) regions, using an optical microscope. We used these micrographs to estimate the epithelial and spermatid areas (Fig 1.)

To determinate the sperm parameters we used each region (*caput*, *corpus*, and *cauda*) from the left epididymis of the lizards exposed to A7 and A30 treatments. We added 100 µl of Ringer's solution to each region and the tissue was macerated and centrifuged. The harvested button was resuspended in Ringer's solution and use to determine the basic sperm parameters. We determined such parameters using the World Health Organization (2010) guidelines for the evaluation of human semen with the following modifications. We calculate the sperm concentration of 5 µl of 1:20 and 1:50 diluted samples, according to the observed sperm density at 400x magnification, in a Neubauer chamber. We calculated the sperm concentration using the formula  $N/n \times (1/20)$  where  $x$ = dilution factor,  $N$ = total number of the sperm count in the chambers, and  $n$ = counted lines. To estimate the sperm viability, we used a smear test using 5 µl sperm mixed with 2 µl EspermaVit and proceeded with the sperm count of 100 cells at 1000x magnification. In the same manner, we estimated the sperm morphology, after mixing sperm and EsermaVit. We registered normal and abnormal sperms. Abnormal sperms were identified under the coiled and stump tail criteria, curved head, and in some cases, the presence of cytoplasmic droplets. To analyze the sperm mobility, we mixed 5 µl sperm and 10 µl Tyrode and identified the mobile and still sperms at a 400x magnification in each region of the epididymis.

## 2.6. Data analysis

To calculate the values of the locomotor performance we used Avidemux 2.6.9 (Neowin). We analyzed the data using generalized additive mixed models (GAMM) through the software R v 3.6.1 (R Development Core Team, 2009) with the package mgvc 1.8–22 (Wood et al., 2016) and mapinguari 0.4.1 (Caetano and Sinervo, 2017) and evaluated the SVL in the locomotor performance. We used the mapinguari R package (Caetano and Sinervo, 2017) to select the best GAMM through the weights of the Akaike Information Criterion (AIC) and of the Bayesian Information Criterion BIC, all calculated with functions calculated in R. We plotted the best models with the function visgam in mgvc (Wood et al., 2016). We calculated the Max-Speed value per treatment; the optimal temperature ( $T_o$ ) for the sprint speed 80 and the  $B_{80}$ , a value calculated when 80 % of the maximum performance is reached (Huey and Stevenson, 1979; Romero-Báez et al., 2020). The histology results and the sperm parameters were analyzed using Kruskal-Wallis and Tukey and Dunn's test,  $\alpha = 0.05$ . Statistical analyses were performed in SigmaPlot v 11.0 (Systat Software, 2011).

## 3. Results

After the acclimation process, we used each specimen to carry out the speed race (SR) in the A15 and A30 treatments. We elaborated performance curves, considering the individual size, the max speed, and the acclimation temperature. Fig. 2 shows the enhancement of the SR when approaching the  $T_{sel}$  (28 ° C, 32 ° C, and 36 ° C). On the contrary, the SR decreases at lower temperatures (22 ° C and 24 ° C). This is observed for both A15 and A30 treatments (Fig. 2 and 3).

Our analysis showed a wide thermal dependence as the performance decreases with temperature (Fig. 2 and 3, Table 2). The obtained values for the A15 treatment presented a  $B_{80}$  of 28 – 36 ° C, a Max-Speed of 104.81 cm/s and a  $T_o$  of 32 ° C. While for the A30 treatment, we obtained a  $B_{80}$  between 28 and 32 ° C, a Max-Speed higher (110.13 cm/s) than A15 treatment. Nevertheless,  $T_o$  decreases to 28 ° C, regarding the A15 treatment. These values clearly show that the acclimation treatments and the exposure time to them directly impact the parameters evaluated.

We divided the histologic samples in *caput*, *corpus* and *cauda* and stained them with hematoxylin and eosin. This allowed us to differentiate the nucleus and other extra-cytoplasmic elements, like collagen (Fig. 4). The quantitative morphometric analysis of the three epididymis regions shows significant statistical differences in the A7 treatment. The *caput* region ( $H = 8.926$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.012$ ), shows an increased thickening of the epithelium at 28 ° C ( $23\ 809.24\ \mu\text{m}^2$ ), the *corpus* region ( $H = 29.713$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ), shows a bigger epithelial area ( $31\ 569.44\ \mu\text{m}^2$ ) at 24 ° C and the *cauda* region ( $H = 15.206$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ), a bigger area ( $33\ 516.66\ \mu\text{m}^2$ ) at 32 ° C (Fig. 5). The A30 treatment, that has longer acclimation time, only presented significant statistical differences in in the *caput* region ( $H = 22.897$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) with a thickening of the epithelium ( $29\ 488.97\ \mu\text{m}^2$ ) at 32 ° C, and in the *cauda* region ( $H = 20.541$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) with  $29\ 201.63\ \mu\text{m}^2$  at 28 ° C (Fig. 5). At this temperature, we found no significant differences in the *corpus* ( $H = 2.533$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.282$ ) region, and the bigger epithelium thickening area resulted in  $27\ 487.13\ \mu\text{m}^2$  (Fig. 5).

We found significant statistical differences in the spermatic area, regardless of the treatment. The A7 treatment in the *caput* region ( $H = 52.785$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) showed a bigger area at 24 ° C ( $15\ 320.09\ \mu\text{m}^2$ ), the *corpus* region ( $H = 47.458$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) at 28 ° C, ( $35\ 071.96\ \mu\text{m}^2$ ) and the *cauda* ( $H = 30.618$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) at 24 ° C ( $16\ 2470.53\ \mu\text{m}^2$ ) (Fig. 6). While in the A30 treatment the bigger areas were found in the *caput* region ( $H = 101.556$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) at 28 ° C ( $18\ 129.23\ \mu\text{m}^2$ ), in the *corpus* region ( $H = 90.967$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) at 24 ° C ( $42\ 206.76\ \mu\text{m}^2$ ), and in the *cauda* region ( $H = 55.084$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.001$ ) at 24 ° C ( $76\ 052.14\ \mu\text{m}^2$ ) (Fig. 6). Temperatures below the  $T_{sel}$  favors the spermatic area, however, temperatures over 36 ° C drastically decrease it, as evidenced by both A7 and A30 treatments. At 32 ° C and 36 ° C the spermatic area decreases while the luminal area increases, completely opposite to what is observed at 24 and 28 ° C (Fig. 4).

We obtained the spermatic count per epididymal region. The concentration found in the A7 treatment dropped in the *corpus* region ( $\chi^2 = 0.050$ ;  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ). In *caput* ( $\chi^2 = 0.050$ ;  $0.339$ ;  $p = 0.091$ ), and *cauda* regions ( $\chi^2 = 0.050$ ;  $0.462$ ;  $p =$

0.057), no statistical differences were observed. The A30 treatment showed significant statistical differences in the three analyzed regions. The *caput* ( $H = 7.200$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.091$ ), *corpus* ( $\chi = 0.050$ :  $0.892$ ;  $p = 0.001$ ) and *cauda* regions ( $\chi = 0.050$ :  $0.909$ ;  $p = 0.057$ ) showed decreased spermatic concentration at  $32^\circ\text{C}$  and  $36^\circ\text{C}$  (Fig. 7).

The spermatic viability percentage significantly dropped in the A7 treatment, at  $24^\circ\text{C}$ , in every analyzed region, *caput* (80.33 %,  $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ), *corpus* (72 %,  $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ) and *cauda* (85.33 %,  $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ) (Fig. 8). For the A30 treatment significant differences were only found in *caput* region ( $\chi = 0.050$ :  $0.999$ ;  $p = 0.001$ ) and *cauda* ( $\chi = 0.050$ :  $0.732$ ;  $p = 0.020$ ), and the *corpus* region ( $\chi = 0.050$ :  $0.386$ ;  $p = 0.076$ ) (Fig. 8). At  $36^\circ\text{C}$  we found no statistical differences, regarding sperm viability (*caput* 7 %, *corpus* 6.33 %, and *cauda* 8.33 %).

We found significant statistical differences in all of the analyzed epididymal regions, regarding sperm normality (Fig. 9). The  $T_{sel}$  at  $32^\circ\text{C}$  showed a lower morphologic normality percentage in the *caput* ( $\chi = 0.050$ :  $0.973$ ;  $p = 0.004$ ), *corpus* ( $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ), and *cauda* ( $\chi = 0.050$ :  $0.930$ ;  $p = 0.006$ ), 7.66 %, 2.33 % and 4.66 %, respectively. In the A30 treatment, significant lower normality percentage was observed at  $32^\circ\text{C}$  and  $36^\circ\text{C}$ . In the *caput* ( $\chi = 0.050$ :  $0.991$ ;  $p = 0.002$ ), *corpus* ( $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;  $p = 0.001$ ), and *cauda* ( $\chi = 0.050$ :  $0.987$ ;  $p = 0.003$ ), the obtained values were 8.33 %, 7.33 %, and 5 %, respectively. The data shows that a week of exposure to preferred temperatures and higher ( $32^\circ\text{C}$  and  $36^\circ\text{C}$ ) decreases sperm normality.

The sperm mobility analysis shows significant differences (Fig. 10). The A7 treatments in the *caput* ( $\chi = 0.050$ :  $0.521$ ;  $p = 0.046$ ), *corpus* ( $H = 6.006$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.025$ ) and *cauda* ( $H = 7.200$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.004$ ) regions, at  $24^\circ\text{C}$ , showed percentages of 48 % and at  $28^\circ\text{C}$  for 47 % and 61 %. The A30 showed decrease sperm mobility at  $36^\circ\text{C}$  in the three epididymal regions, *caput* ( $\chi = 0.050$ :  $0.798$ ;  $p = 0.015$ ) 5 %, *corpus* ( $H = 7.200$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.004$ ) 4 %, and *cauda* ( $\chi = 0.050$ :  $1.000$ ;

$p = 0.001$ ) 3.33 %). Both treatments evidence that temperatures below preferred temperatures ( $24^{\circ}\text{C}$  y  $28^{\circ}\text{C}$ ) favor sperm mobility.

#### 4. Discussion

Ectotherms are endangered as a result of their niche alteration due to climate change (Deutsch et al., 2008, Huey et al., 2009). Previous studies have shown that some lizards' populations, particularly in Mexican species of the genus *Sceloporus*, *have disappeared because of the rising environmental temperatures* (Sinervo et al., 2010, Méndez de la Cruz et al., 2014). This has caused the extinction of several lizard species, being temperature-sensitive organisms. It has been shown before that exposure to temperatures over  $T_b$  and  $T_{sel}$  restrict the lizards' activities time (Huey et., 2010). In consequence, the reproductive season is altered and endangers the existence of the organisms (Sinervo et al., 2010).

The average  $T_{sel}$  for the study population is close to their body temperature, which strongly suggests active thermoregulation of the organisms at the Coatzontle volcano location. In consequence, the organisms regulate their behavior to keep a  $T_b$  within the  $T_{sel}$  range. Several studies in phynosomatids lizards have reported  $T_{sel}$  values similar to the present study (Lemos-Espinal and Ballinger et al., 1995; Sinervo et al., 2011; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Ávila-Bocanegra et al., 2012; Lara-Reséndiz and García-Vázquez, 2013; Lara-Reséndiz et al., 2014), which may suggest that the  $T_{sel}$  range is phylogenetically conserved, as proposed previously (Adolph, 1990; Andrews, 1998).

The  $CT_{min}$  and  $CT_{max}$  determine the limits where the locomotor activity is null, which could tamper the organisms' ability to move, feed, escape, and other essential biological activities, which could result in the animal's death (Beitinger et al., 2000). Thermal ecology is of great aid to understanding the organism's physiology and a clear example of this is the performance curves, which allow us to estimate the direct effect of temperature on organisms' fitness (Deutsch, 2008). The performance data we obtained shows that, in both treatments, the maximum speed race correlates to the temperature where locomotor capacity is limited. At lower temperatures, the SR is decreased and at higher temperatures, locomotion is favored (Elphick and Shine,

1997). Locomotor performance can directly affect the organisms' basic biologic activities (Garland and Losos, 1994; Clobert et al., 2000; Irschick and Garland, 2001).

Lizard species are common models in behavioral ecology (Huey et al., 1983; Vitt and Pianka, 1994) and locomotive biology (Losos and Sinervo, 1989; Garland and Losos, 1994; Zani, 2000). Interspecific comparisons show that locomotor performance relates to morphologic traits (Bonine and Garland, 1999) and activity patterns in their habitat (Garland, 1999). In both treatments,  $T_{sel}$ , or close temperatures, allows for the maximum speed to be reached.  $T_o$  coincides with  $T_{sel}$ , only in the A15 treatment, which may be because prolonged exposure times to the acclimation process reduces  $T_o$  values.

Warm temperatures (close to preferred temperatures), as our results indicate, promote efficient locomotor performance. However, those can also cause heat stress that, potentially have physiological repercussions (Pacak et al., 1998). Glucocorticoids are secreted in response to stress (Sapolsky et al., 2000) and this can lead to glycemia which could alter the energy availability. It is important to point out that rising glucocorticoid levels always precedes testosterone decreased, in males (Dhanabalan et al., 2011; García-Díaz et al., 2015).

Hyperthermia can induce damage to Leydig cells, in a short term. Which are responsible for androgens synthesis and secretion, essential to reproductive functions. Halting testosterone production, by environmental factors, can cause infertility or sterility (Papadopoulos, 2007). Previous works show that higher temperatures can alter spermatogenesis, and promotes multinucleated germ cell generation, block gonadotropin's action in the seminiferous tubules, alter epithelial cycles, and cause damage to germ cells (Clegg, 1963; Schulz and Miura, 2002; Dutta et al., 2013). There has been shown in rodents and apes that hyperthermia can reduce sperm concentration due to spermatogenesis suppression by apoptosis (Yin et al., 1997; Lue et al., 1999; 2000; 2006; Zhang et al., 2012).

The effects of tolerated and required temperatures have been long debated but it is well known that in scrotal mammals, higher temperatures can cause infertility

in males (Waites and Moule, 1961; Ivell, 2007; Papadopoulos 2007; Paul et al., 2008). Cowles and Burleson in 1945, determined testicular damage in the males of the *Xantusia vigilis* lizards when they were exposed at  $T_o$  for locomotor performance during a week (Kaufmann and Bennett, 1989). Also, most sperms and primary spermatocytes agglomerated, and nuclear material disintegrated, which increased macrophage activity, and seminiferous tubules have degenerated and almost complete atrophy was observed (Cowles and Burleson, 1945). In this study, we noticed that both the  $T_o$  and  $T_{sel}$  affect significantly the sperm parameters.

Our histologic analysis confirms our observations. In the acclimation treatments, at  $T_{sel}$  and higher temperatures, the seminiferous tubules lumen was decreased in the area. In consequence, the sperm concentration, viability, mobility, and morphology were affected which potentially alters the fertilization capacity. Contrastingly, temperatures under the  $T_{sel}$  and  $T_o$  decrease the seminiferous tubules' lumen and increases the spermatid area which represents favorable conditions for sperm.

Androgens receptors are found along the epididymis in different species (Goyal et al., 1997) primarily in the main cells, although they can also be found at basal and apical cells (Zhou et al., 2002; Zhu et al., 2000). Because main cells synthesize proteins required for sperm maturation in the epididymis, heat stress can induce lower testosterone levels, affecting epididymal epithelium cells (Arenas-Ríos et al., 2017). Hence, this damage may explain the results we obtained in the sperm parameters in the *caput* and *corpus* regions. Therefore, sperm maturation may be affected as a consequence of rising temperatures.

Temperature works as an environmental signal of vital importance to the reproductive cycle in males (Angeline and Picariello, 1975; Kumar, et al., 2011). In mammals, short-term exposure to high temperatures damages the seminiferous epithelium due to apoptosis and autophagia, in germ cells, and abolish spermatogenesis (Yin et al., 1997, Lue et al., 2000; 2006). However, this phenomenon is not well understood (Rockett et al., 2001). It is likely that the observed drastic effects, in the present work, are caused by temperature-induced



cell death. Besides the mentioned effects, heat stress can damage DNA (Sailer et al. 1997, Banks et al. 2005; Paul et al., 2008) and alter oxygen levels, ion, and water transport, protein synthesis, and cell structure (Djakiew and Cardullo 1986; Seiler et al., 2000). Our results are congruent with previous reports, that preferred temperatures, and above, sperm concentration decreases drastically and spermatid cells are severely damaged.

According to Gist et al. (2000), lower temperatures boost sperm mobility and speed. This has been observed in some turtles with winter copulas. Gametes may be more active at lower temperatures which can improve fertilization success. This matches with our results, which show that temperatures under the  $T_{sel}$ , enhance sperm parameters. In contrast, lower temperatures decrease locomotor performance.

The increasing environmental temperatures, due to global warming, can affect the reproductive physiology of ectotherms, including lizards. High temperatures limit the activity periods and distribution of ectotherms (Sinervo et al., 2010). Since global warming has direct effects on precipitation, temperature variations, reproduction seasons, and alter the reproduction physiology, particularly on pregnant females (Sinervo et al., 2010; Clusella-Trulla et al., 2011), it may be a direct cause of species extinction (Méndez de la Cruz et al., 2014). Therefore, we highlight the importance of studies focusing on thermal physiology, including sperm physiology.

In conclusion, we confirmed the fact that  $T_{sel}$  favors the locomotor performance, however, they attenuate lizards' reproductive aspects which may cause infertility, endangering these species populations. *Sceloporus aeneus* must be exposed to lower  $T_{sel}$  temperatures to efficiently complete its spermatid capacity.

## **Acknowledgments**

We gratefully acknowledge the Posgrado in Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México. Funding for this research was provided by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica

(PAPIIT; IN 212119). RIQP, YLR and DMAM were funded by CONACYT postgraduate scholarships (CVU 923587, 620409 and 412744 respectively). This work is part of the requisites for obtaining the master's degree of the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM), as a first author. We are grateful to Lisette Chávez, Misael Garrido, Mirna Vera, Isaac Aguilar and Cynthia Flores for their valuable assistance in the field work. We also thank Hugo Salinas for his help in the data analysis and to Aranza Quintana-Armas for proofreading the manuscript. We thank to Francisco Muñoz for their comments and suggestion to improve the manuscript. All organisms were collected under the permission SGPA/DGVS/02523/19 issued to Fausto R. Méndez de la Cruz by the Secretaría de Gestión para la Protección Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

### **Conflicts of interest**

The authors report no conflict of interest.

### **References**

- Adolph, S.C., 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Selaporus* lizards. *Ecology*. 71, 315–327. <https://doi.org/10.2307/1940271>.
- Andrews, R.M., 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 23, 329–334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7).
- Andrews, R.M., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M., 1997. Body Temperatures of Female *Sceloporus grammicus*: Thermal Stress or Impaired Mobility? *Copeia*. 1, 108–115. <https://www.jstor.org/stable/1447845>.
- Angelini, F., Picariello, O., 1975. The course of spermatogenesis in reptilia. *Accademia de Scienze Fisiche e Matematiche*, series 3a, 9, 62–107.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094).

- Angilletta, M.J.Jr., 2009. Thermal Adaptation: A theoretical and empirical synthesis. New York, NY, Oxford University Press.
- Arenas-Moreno, D.M., Santos-Bibiano, R., Muñoz-Nolasco, F.J., Charruau, P., Méndez-de la Cruz, F.R., 2018. Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: xantusiidae: *Lepidophyma*) from Mexico. J. Therm. Biol. 75, 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.06.001>.
- Arenas-Ríos, E., Rodríguez-Tobón, A., León-Galván, M.A., 2017. Frontiers in Reproductive Science, in: Arenas-Ríos, E. (Eds.), Epididymal Sperm Maturation in Bats, pp. 74–102.
- Autumn, K., DeNardo, D.F., 1995. Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. J. Herpetol. 29, 157–162. <https://doi.org/10.2307/1564552/jstor.org/stable/1564552>
- Ávila-Bocanegra, L.E., Smith, G.R., Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., 2012. Body temperatures of *Sceloporus anahuacus* from a montane zone of northeastern Estado de México, México. Herpetol. Bull. 121, 27–29.
- Banks, S., King, S.A., Irvine, D.S., Saunders, P.T., 2005. Impact of a mild scrotal heat stress on DNA integrity in murine spermatozoa. Reproduction. 129, 505–514. <https://doi.org/10.1530/rep.1.00531>.
- Beitinger, T., Bennett, W.A., McCauley, R.W., 2000. Temperature tolerances of North American freshwater exposed to dynamic changes in temperature. Environ. Biol. Fish. 58, 237-275. <https://doi.org/10.1023/A:1007676325825>.
- Bennett, A.F., 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. Anim. Behav. 28, 752–762. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80135-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80135-7).
- Bowker, R.G., 1984. Precision of thermoregulation of some African lizards. Physiol. Zool. 57, 401–412. <https://doi.org/10.1086/physzool.57.4.30163342>.

- Brown, R.P., 1996. Thermal biology of the gecko *Tarentola boettgeri*: comparisons among populations from different elevations within Gran Canaria. *Herpetologica*. 52, 396–405. <https://www.jstor.org/stable/3892659>.
- Brusch, G.A., Taylor, E.N., Whitfield, S.M., 2016. Turn up the heat: thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia*. 180, 325–334. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3467-3>.
- Bryson-Jr, R.W., García-Vázquez, U.O., Riddle, B.R., 2012. Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico. *Mol. Phylogenet. Evol.* 62, 447–457. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.014>.
- Caetano, G., Santos, J., Sinervo, B., 2017. Mappinguari R package version 0.4.1. <https://github.com/gabirelhoc/Mappinguari>.
- Clegg, E.J., 1963. Studies on artificial cryptorchidism: Degenerative and regenerative changes in the germinal epithelium of the rat testis. *J. Endocrinol.* 27, 241–251. <https://doi.org/10.1677/0.0270241>.
- Clobert, J., Oppliger, A., Sorci, G., Ernande, B., Swallow, J.G., Garland, T.Jr., 2000. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation, and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Funct. Ecol.* 14, 675–684. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00477.x>.
- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M., Chown, S.L., 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am. Nat.* 177, 738–751. <https://doi.org/10.1086/660021>.
- Cossins, A.R., Bowler, K., 1987. Temperature biology of animals. Chapman and Hall., New York.

- Cowles, R.B., Burleson, G.L., 1945. The sterilizing effect of high temperature on the male germ-plasm of the yuca night lizard *Xantusia vigilis*. *Am. Nat.* 79, 417–435. <https://www.jstor.org/stable/2457708>.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.R., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>.
- Dhanabalan, S., Jubendradass, R., Latha, P., Mathur, P.P., 2011. Effect of restraint stress on 2,3,7,8 tetrachloro dibenzo-p-dioxin induced testicular and epididymal toxicity in rats. *Hum. Exp. Toxicol.* 30, 567–78. <https://doi.org/10.1177/09603271110376548>.
- Djakiew, D., Cardullo, R., 1986. Lower temperature of the cauda epididymis facilitates the storage of sperm by enhancing oxygen availability. *Gamete Res.* 15, 237–245. <https://doi.org/10.1002/mrd.1120150305>.
- Domínguez-Guerrero, S.F., Muñoz, M.M., Pasten-Téllez, D.J., Arenas-Moreno, D.M., Rodríguez-Miranda, L.A., Manríquez-Morán, N.L., Méndez-de la Cruz, F.R., 2019. Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *J. Therm. Biol.* 79, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.12.001>.
- Dutta, S., Joshi, K.R., Sengupta, P., Bhattacharya, K., 2013. Unilateral and bilateral cryptorchidism and its effect on the testicular morphology, histology, accessory sex organs, and sperm count in laboratory mice. *J. Hum. Reprod. Sci.* 62, 106–110. <https://doi.org/10.4103/0974-1208.117172>.
- El-Hefnawy, T., Manna, P.R., Luconi, M., Baldi, E., Slotte, J.P., Huhtaniemi, I., 2000. Progesterone action in a murine Leydig tumor cell line (mLTC-1), possibly through a nonclassical receptor type. *J. Endocrinology.* 141, 247–255. <https://doi.org/10.1210/endo.141.1.7253>.
- Elphick, M.J., Shine, R., 1997. Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana*

- duperreyi*, Scincidae). Biol. J. Lin. Soc. 63, 429–447.  
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb01527.x>.
- García-Díaz, E.C., Gómez-Quiroz, L.E., Arenas-Ríos, E., Aragón-Martínez, A., Ibarra-Arias, J.A., Retana-Márquez, M.S.I., 2015 Oxidative status in testis and epididymal sperm parameters after acute and chronic stress by cold-water immersion in the adult rat. Syst. Biol. Reprod. Medicine. 613, 150–160.  
<https://doi.org/10.3109/19396368.2015.1008071>.
- Garland, T., Losos, J.B., 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles, in: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (Eds.), Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology. Chicago., University of Chicago Press, pp. 240–302.
- Garland, T.Jr., 1999. Laboratory endurance capacity predicts variation in field locomotor behaviour among lizard species. Anim. Behav. 58, 77–83.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1132>.
- Gist, D.H., Turner, T.W., Congdon, J.D., 2000. Chemical and thermal effects on the viability and motility of spermatozoa from the turtle epididymis. J. Reprod. Fertil. 119, 271–277. <https://doi.org/10.1530/reprod/119.2.271>.
- Güizado-Rodríguez, M.A., García-Vázquez, U.O., Solano-Zavaleta, I., 2011. Thermoregulation by a population of *Sceloporus palaciosi* from sierra del Ajusco, Distrito Federal, Mexico. South-west Nat. 56,120–124.  
<https://www.jstor.org/stable/23028124>.
- Harlow, P.S., 1996. A harmless technique for sexing hatchling lizards. Herpetol. Rev. 27, 71–72.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Álvarez Pérez, H.J., Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. Proc. R. Soc. Lond. B. 276, 1939–1948.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>.

- Huey, R.B., Losos, J.B., Moritz, C., 2010. Are lizards toast? *Science*. 328, 832–833. <https://doi:10.1126/science.1190374>.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1979. Integrating thermal physiology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 19, 357–366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>.
- Huey, R.B., 1983. Natural variation in body temperature and physiological performance in a lizard (*Anolis cristatellus*), in: Rhodin, A.G.J., Miyata, K. (Eds.), *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Cambridge, Massachusetts., Museum of Comparative Zoology, pp. 484–490.
- Huey, R.B., 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am. Nat.* 137, 91–115. <https://doi.org/10.1086/285141>.
- Iguchi, K., Mayu, K., Yamamoto, S., 2007. Streamside assessment of sperm performance for wild charr. *Ichthyol. Res.* 54, 85–88. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0378-7>.
- Irschick, D.J., Garland, T.Jr., 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32, 367–396. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114048>.
- Ivell, R., 2007. Lifestyle effect and the biology of the human scrotum. *Reprod. Biol. Endocrinol.* 5, 15. <https://doi.org/10.1186/1477-7827-5-15>.
- Johnson, S.L., Yound, P.O., 2004. Remarkable longevity of dilute sperm in a free-spawning colonial ascidian. *Biol. Bull.* 206, 144–151. <https://doi.org/10.2307/1543639>.
- Kaufmann, J.S., Bennett, A.F., 1989. The effect of temperature and thermal acclimation on locomotor performance in *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. *Physiol. Zool.* 62, 1047–1058. <http://dx.doi.org/10.2307/30156195>.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming.

Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 106, 3835–3840.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>.

Kilkenny, C., Browne, W., Cuthill, I.C., Emerson, M., Altaman, D.G., 2010. Animal Research: Reporting *In Vivo* Experiments: The ARRIVE Guidelines. *J. Gene. Med.* 12, 561–563. <https://doi.org/10.1002/jgm.1473>.

Kölher, G., Heimes, P., 2002. Stachelleguane. *Lebensweise, Pflege, Zucht*, Herpeton, Offenbach, Germany. pp. 174.

Kumar, S., Bratati, R., Umesh, R., 2011. Hormonal regulation of testicular functions in reptiles, in: Norris, D.O., Lopez, K.M. (Eds.), *Hormones and Reproduction in Vertebrates*. Reptiles, vol. 3. Elsevier, Amsterdam, pp. 63–88.

Lara-Reséndiz, R.A., Arenas-Moreno, D.M., Méndez-de la Cruz, F.R., 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de Mexico. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86, 127–135. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2013000200002>.

Lara-Reséndiz, R.A., García-Vázquez, U.O., 2013. *Sceloporus anahuacus* (Anahuacan Graphic Lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review* 44, 682–683

Lara-Reséndiz, R.A., Larraín-Barrios, B.C., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Méndez-de la Cruz, F.R., 2014. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 85, 885-897. <https://doi.org/10.7550/rmb.42249>.

Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E., 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Can. J. Zool.* 73, 2184–2191. <https://doi.org/10.1139/z95-258>.



- Licht, P., 1966. Reproduction in lizards: influence of temperature on photoperiodism in testicular recrudescence. *Science*. 154, 1668–1670. <https://doi.org/10.1126/science.154.3757.1668>.
- Licht, P., 1967. Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. *J. Expt. Zool.* 165, 505–516. <https://doi.org/10.1002/jez.1401650317>.
- Licht, P., 1973. Environmental influences on the testis cycles of the lizards *Dipsosaurus dorsalis* and *Xantusia vigilis*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 45, 7–20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(73\)90003-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(73)90003-0).
- Losos, J.B., Sinervo, B., 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *J. Exp. Biol.* 145, 23–30.
- Lue, Y., Hikim, A.P., Wang, C., Im, M., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2000. Testicular heat exposure enhances the suppression of spermatogenesis by testosterone in rats: the “two-hit” approach to male contraceptive development. *Endocrinology*. 141, 1414–1424. <https://doi.org/10.1210/endo.141.4.7416>
- Lue, Y., Sinha-Hikim, A.P., Swerdloff, R.S., Im, P., Taing, K.S., Bui, T., Leung, A., Wang, C., 1999. Single exposure to heat induces stage-specific germ cell apoptosis in rats: role of intratesticular testosterone on stage specificity. *Endocrinology*. 140, 1709–1717. <https://doi.org/10.1210/endo.140.4.6629>.
- Lue, Y., Wang, C., Liu, Y.X., Hikim, A.P., Zhang, X.S, Ng, C.M., Hu, Z.Y., Li, Y.C., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2006. Transient testicular warming enhances the suppressive effect of testosterone on spermatogenesis in adult cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 91, 539–545. <https://doi.org/10.1210/jc.2005-1808>.
- Manríquez-Morán, N.L., Villagrán-Santa Cruz, M., Méndez-de la Cruz, F.R., 2013. Reproductive activity in females of the oviparous lizard *Sceloporus aenus*. *South-west Nat.* 583, 325–329. <http://dx.doi.org/10.1894/0038-4909-58.3.325>.

- Méndez-de la Cruz, F.R., Manríquez-Morán, N.L., Arenas-Ríos, E., Ibarguengoytía, N., 2014. Male Reproductive Cycles in Lizards, in: Rheubert, J.L, Siegel, D, Trauth, S.E. (Eds.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Florida, CRC, pp. 302–339.
- Neowin., 2015. Avidemux, Version 2.6.9.
- Pacak, K., Palkovits, M., Yadid, G., Kvetnansky, R., Kopin, I.J., Goldstein, D.S., 1998. Heterogeneous neurochemical responses to different stressors: a test of Selye's doctrine of nonspecificity. *Am. J. Physiol.* 275, 1247–1255. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1998.275.4.R1247>.
- Papadopoulos, V., 2007. Environmental factors that disrupt Leydig cell steroidogenesis, in: Payne, A.H, Hardy, M.P. (Eds.), *The Leydig cell in health and disease*. Humana Press Inc., Totowa, pp. 393–413.
- Paul, C., Murray, A.A., Spears, N., Saunders, P.T.K., 2008. A single, mild, transient scrotal heat stress causes DNA damage, subfertility and impairs formation of blastocysts in mice. *Reproduction.* 136, 73–84. <https://doi.org/10.1530/08-0036>.
- Pereira, H.M, Leadley, P.W, Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W, Fernandez-Manjarrés, J.F, Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D, Gilman, E.L, Guènette, S., Hurtt, G.C, Huntington, H.P., Mace, G.M, Oberdorff, T., Revenga C., Rodríguez, P., Scholes, R.J, Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21 st century. *Science.* 330, 1496–1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>.
- Pintor, A.F.V., Schwarzkopf, L., Krockenberger, A.K., 2016. Extensive acclimation in ectotherms conceals interspecific variation in thermal tolerance limits. *PLoS One.* 11, e0150408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150408>.
- Pough, G.H., Gans, C, 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation, in: Gans, C, Pough, F.H. (Eds.), *Biology of Reptilia*, Academic Press., London, pp. 17–23.

- R Core Team., 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Robaire, B., Hinton, B.T., Orgebin-Crist, M.C., 2006. The Epididymis, in: Neill, D.J, Wassarman, P. (Eds.), Knobil and Neill's Physiology of Reproduction., USA, Academic Press, pp. 1071–1148.
- Rockett, J.C., Mapp, F.L., Garges, J.B., Luft, J.C., Mori, C., Dix, D.J., 2001. Effects of Hyperthermia on Spermatogenesis, Apoptosis, Gene Expression, and Fertility in Adult Male Mice. *Biol. Reprod.* 65, 229–239. <https://doi.org/10.1095/biolreprod65.1.229>.
- Rodríguez-Romero., 2014. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del genero *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México., México, CDMX. pp. 1.
- Romero-Báez, O., Santos-Bibiano, R., Domínguez-Godoy, M.A., Miles, D.B., Muñoz-Nolasco, F.J., 2020. Thermal ecophysiology of a native and an invasive gecko species in a tropical dry forest of Mexico. *J. Therm. Biol.* 90, 102–607 <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102607>.
- Rzedowski, J., 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel. En: A. Rojo (Comp.) Reserva Ecológica “El Pedregal de San Ángel”, ecología, historia natural y manejo. UNAM, D.F. México, pp. 9–65 (Reimpreso de Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 1954. IPN. 8 (1-2) 59-129).
- Sailer, B.L., Sarkar, L.J., Bjordahl, J.A., Jost, L.K., Evenson, D.P., 1997. Effects of heat stress on mouse testicular cells and sperm chromatin structure. *J. Androl.* 18, 294–301. <https://doi.org/10.1002/j.1939-4640.1997.tb01922.x>.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr. Rev.* 21, 55–89. <https://doi.org/10.1210/edrv.21.1.0389>.

- Schmitter, E., 1953. Investigación petrológica en las lavas del pedregal de San Ángel. En: A. Rojo (Comp.) Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel", ecología, historia natural y manejo. UNAM, D.F. México, pp. 107–122 (Memorias del Congreso Científico Mexicano. 1953. III: 218–237).
- Schulz, R.W., Miura, T., 2002. Spermatogenesis and its endocrine regulation. *Fish Physiol. Biochem.* 26, 43–56. <https://doi.org/10.1023/A:1023303427191>.
- Seiler, P., Cooper, T.G., Nieschlag, E., 2000. Sperm number and condition affect the number of basal cells and their expression of macrophage antigen in the murine epididymis. *International J. Androl.* 23, 65–76. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2605.2000.00210.x>.
- Sinervo, B., Adolph, S.C., 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75, 776–790. <https://doi.org/10.2307/1941734>.
- Sinervo, B., Dunlap, K.D., 1995. Thyroxine affects behavioral thermoregulation but not growth rate among populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *J. Comp. Physiol. B.* 164, 509–517. <https://doi.org/10.1007/BF00261390>.
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarguengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>.
- Systat., 2011. SigmaPlot, Version 11.0.
- Tourmente, M., Giojalas, L.C., Chiaraviglio, M., 2011. Sperm parameters associated with reproductive ecology in two snake species. *Herpetologica*. 671, 58–70. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-10-00052.1>.

- Uribe-Peña, Z., Ramírez-Bautista, A., Casas, G., 1999. Anfibios y Reptiles de las Serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos 32. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 119.
- Valenzuela, N, 2004. Introduction, in: Valenzuela, N, Lance, V.A. (Eds.), Temperature-dependent sex determination in vertebrates, Smithsonian Books., Washington, DC, pp. 1–4.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., 1994. Lizard Ecology: Historical and experimental Perspectives. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Waites, G.M., Moule, G.R., 1961. Relation of vascular heat exchange to temperatura regulation in the testis of the ram. J. Reprod. Fertil. 2, 213–24.  
<https://doi.org/10.1530/jrf.0.0020213>.
- Wang, C., Cui, Y.G., Wang, X.H., Jia, Y., Hikim, A.S., Lue, Y.H., Tong, J.S., Qian, L.X., Sha, J.H., Zhou, Z.M., Hull, L., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2007. Transient Scrotal Hyperthermia and Levonorgestrel Enhance Testosterone-Induced Spermatogenesis Suppression in Men through Increased Germ Cell Apoptosis. J. Clin. Endocrinol. Metab. 928, 3292–3304.  
<https://doi.org/10.1210/jc.2007-0367>.
- Wood, S.N., Pya, N., Saefken, B., 2016. Smoothing parameter and model selection for general smooth models. J. Am. Stat. Assoc.111, 1548–1575  
<https://dx.doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986>.
- Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., Oliver-López, L., Calderón-Méndez, M.E., González-Espinoza, J.E., Correa-Sánchez, F., Montoya-Ayala, R., 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. Acta Zool. Mex. 22, 137–150.
- World Health Organization., WHO., 2010. Laboratory Manual for the Examination and Processing of Human Semen. World Health Organization, Geneva, Switzerland.

Yin, Y., Hawkins, K.L., Dewolf, W.C., Morgentaler, A., 1997. Heat stress causes testicular germ cell apoptosis in adult mice. *J. Androl.* 18, 159–165. <https://doi.org/10.1002/j.1939-4640.1997.tb01896.x>.

Zani, P.A., 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *J. Evol. Biol.* 13, 316–325. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.20000.00166.x>.

Zhang, M.Q., Jiang, M., Bi, Y., Zhu, H., Zhou, Z.M, Sha J.H., 2012. Autophagy and apoptosis act as partners to induce germ cell death after heat stress in mice. *PLoS One* 7. e41412. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041412>.

**Fig. 1.** A: Epididymis are: basal domain (DB) and apical domain (DA); (DB-DA). B: spermatic area.

**Fig. 2.** Male *S. aeneus* speed race. Critical minimum and maximum temperatures are included. A) A15 treatment and B) A30 treatment.

**Fig. 3.** Performance curves. Temperature - SVL (mm), regarding race speed (cm / s). A: A15 treatment B: A30 treatment.

**Fig. 4.** Micrographs of the epididymis regions (*caput*, *corpus* and *cauda*), after different exposure times (seven days, 24 ° C, 28 ° C and 32 ° C; 30 days 28 ° C, 32 ° C and 36 ° C). Hematoxylin-eosin staining. Scale bars 10 µm and 100x magnification.

**Fig. 5.** Epididymal epithelium area in the A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus*, and F. *Cauda* regions. Different letters represent significant statistical differences (A. p = 0.012, B. p = 0.001, C. p = 0.001, D. p = 0.001, E. p = 0.282 and F. p = 0.001). Kruskal-Wallis and Dunn's, n = 9 per treatment.

**Fig. 6.** Epididymal spermatic area in the A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus* and F. *Cauda* regions. Different letters represent significant statistical differences (p = 0.001). Kruskal-Wallis and Dunn's, n = 9 per treatment.

**Fig. 7.** Spermatic concentrations (millions /epididymis) per region (A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus* and F. *Cauda*). Different letters represent

significant statistical differences (A.  $p = 0.091$ , B.  $p = 0.001$ , C.  $p = 0.057$ , F.  $p = 0.004$ , E.  $p = 0.009$  and F.  $p = 0.008$ ), according to Kruskal-Wallis and Tukey.

**Fig. 8.** Spermatic viability percentage. A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus* and F. *Cauda*. Different letters represent significant statistical differences ( $p = 0.001$ ), according to Kruskal-Wallis and Tukey.

**Fig. 9.** Sperm morphology after acclimation treatments, per region (A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus* and F. *Cauda*). Different letters represent significant statistical differences (A.  $p = 0.004$ , B.  $p = 0.001$ , C.  $p = 0.006$ , D.  $p = 0.002$ , E.  $p = 0.001$  and F.  $p = 0.003$ ). Kruskal-Wallis and Tukey.

**Fig. 10.** Sperm mobility percentage per epididymal region after treatments (A. *Caput*, B. *Corpus*, C. *Cauda*, D. *Caput*, E. *Corpus* and F. *Cauda*). Different letters represent significant statistical differences (A.  $p = 0.046$ , B.  $p = 0.025$ , C.  $p = 0.004$ , D.  $p = 0.015$ , E.  $p = 0.004$  and F.  $p = 0.001$ ). Kruskal-Wallis and Tukey.

**Tabla 1.** *S. aeneus* thermal parameters. Body temperature ( $T_b$ ); selected temperature ( $T_{sel}$ ); interquartile range ( $T_{sel}$  25-75 %); critical thermal minimum ( $CT_{min}$ ); critical thermal maximum ( $CT_{max}$ ); thermal tolerance range (TTR;  $CT_{max} - CT_{min}$ ). Temperatures ( $^{\circ}C$ ) are shown as mean  $\pm$  SD.

**Table 2.** Speed race in male *Sceloporus aeneus* individuals. Acclimation treatments (A15 and A30) effect on Maximum speed (Max-Speed); optimal temperature range ( $B_{80}$ ) and optimal temperature ( $T_o$ ). Values are presented as mean  $\pm$  SD.

## Vitae

**Rosa Isela Quintero-Pérez** was born in Mexico City on the 12th of November 1990 and is currently a master's student in the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). She got her bachelor's degree in 2016 at the Facultad de Ciencias, UNAM. Her interests reside in thermal ecology, reproductive biology, and Squamata toxicology. She has collaborated in different research projects from the Laboratorio de Herpetología 2 (IBUNAM) and has imparted several herpetofauna management courses. Her research focuses primarily on ecophysiology and the effect of global warming on reptiles.



**Fausto R. Méndez-de la Cruz** is a full professor at the Universidad Nacional Autónoma de México in Mexico City. He got his Ph.D. in 1989 at the Universidad Nacional Autónoma de México. He did a postdoctoral research fellowship at the University of Florida, USA, and a sabbatical at Virginia Polytechnic Institute and State University, Virginia, USA. His research focuses on the evolution of reproductive systems in reptiles, mainly in the evolution of viviparity and parthenogenesis, and more recently in the vulnerability of amphibians and reptiles to climate change. He has more than 100 scientific papers.



**Yolanda López-Ramírez** was born in Mexico City, Mexico. She got her bachelor's degree in biology and her master's degree in animal reproduction at the Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAM-I). She has collaborated in the Neurobiología Tisular (from 2010-2016) and the Morfofisiología y Bioquímica del Espermatozoide (since 2016) labs. Her main research interests reside in morphologic, physiological and biochemical processes involved in sperm formation, and fertilization, in addition to male vertebrates' reproductive system histology.





**Diego Miguel Arenas-Moreno** was born on the 1st of July 1985 in Mexico City and is a Ph.D. student in the Posgrado en Ciencias Biológicas at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). He has been working on thermal ecology of nocturnal lizards (Xantusiidae), and some species of horned lizards, geckos, spiny lizards and, anoles. His main research interests reside in the relationship between the thermal quality of the environment and the activity time of lizards, as well as the effects of climate change. He has published some scientific papers on the thermoregulation of geckos (genus *Phyllodactylus*) and recently described a new species of horned lizard (*Phrynosoma sherbookei*).



**Edith Arenas-Ríos** is a titular researcher and professor type “C” at the Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAM-I), in Mexico City. She got her bachelor’s degree in experimental biology in 2001, her master’s degree in 2004 and Ph.D. in 2009 at the UAM-I. She is responsible for the project “Procesos Morfológicos, Fisiológicos y Bioquímicos involucrados con los espermatozoides de vertebrados; desde su formación, hasta la fertilización, así como, su conservación” and has over 45 publications. She’s been involved in book edition, book chapters and as reviewer of submitted manuscripts, scientific divulgation, and has been advisor of more than 20 graduate students.



Figure 1

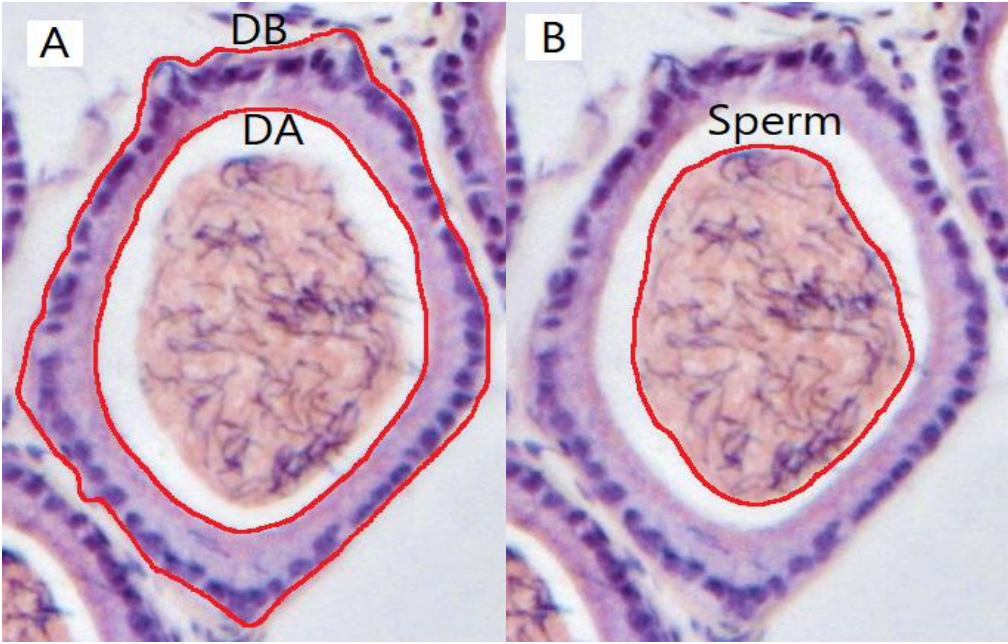


Figure 2

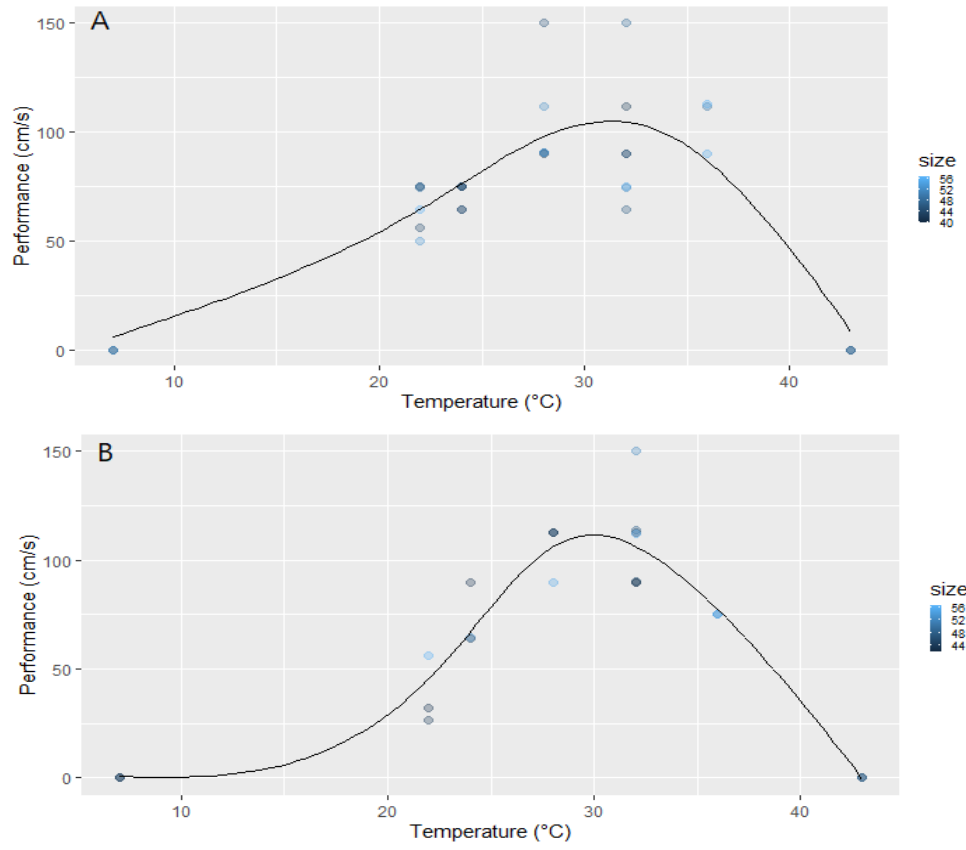


Figure 3

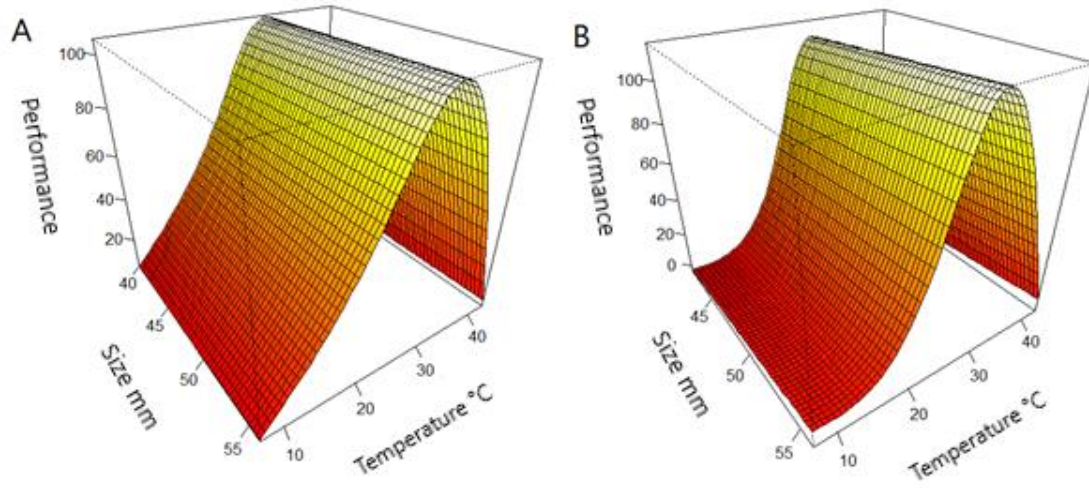


Figure 4

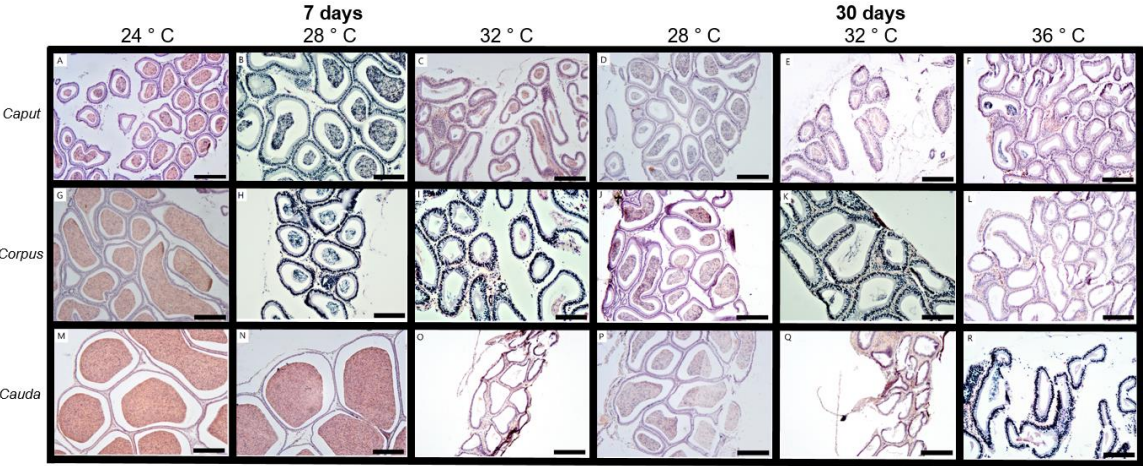


Figure 5

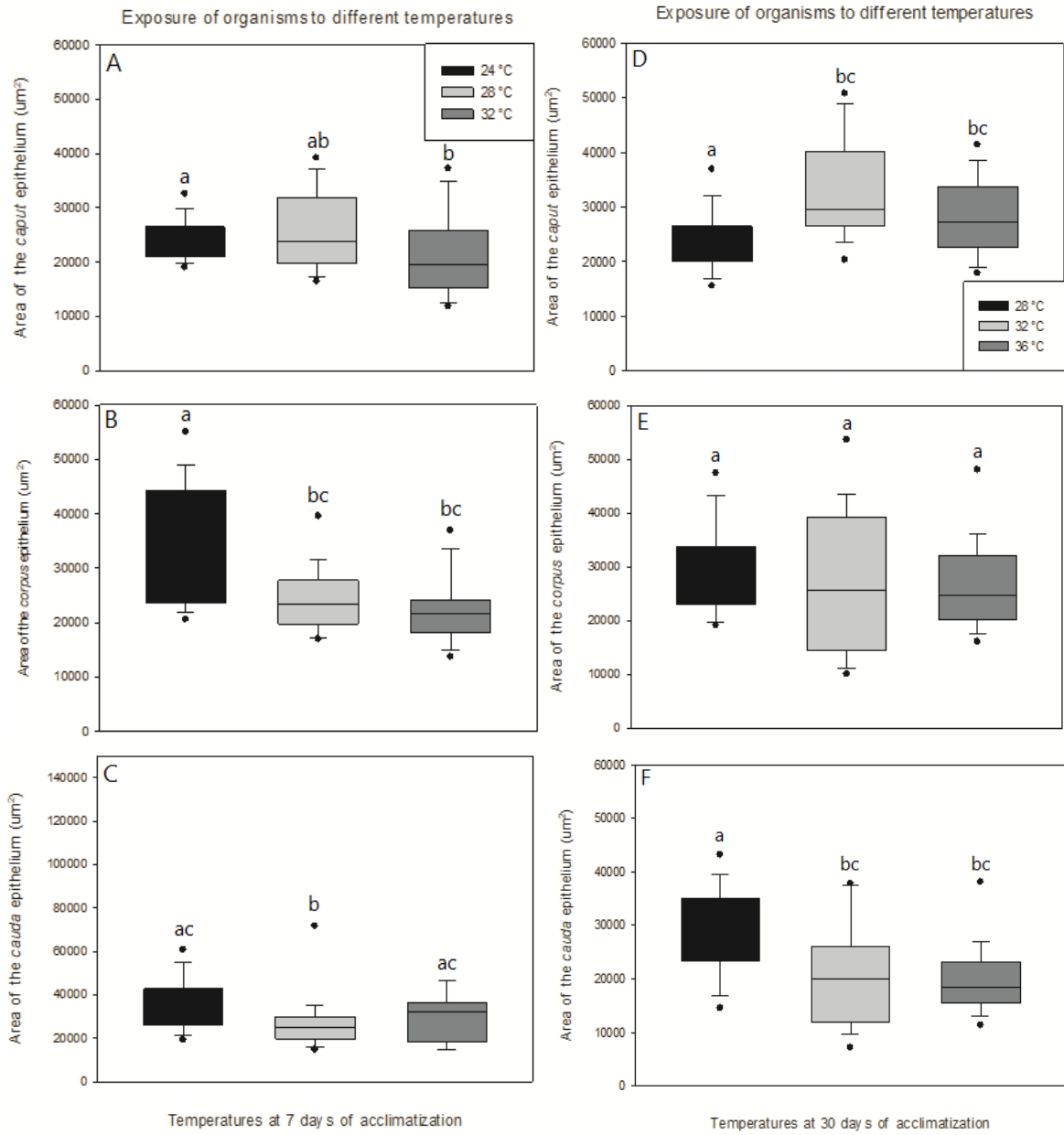


Figure 6

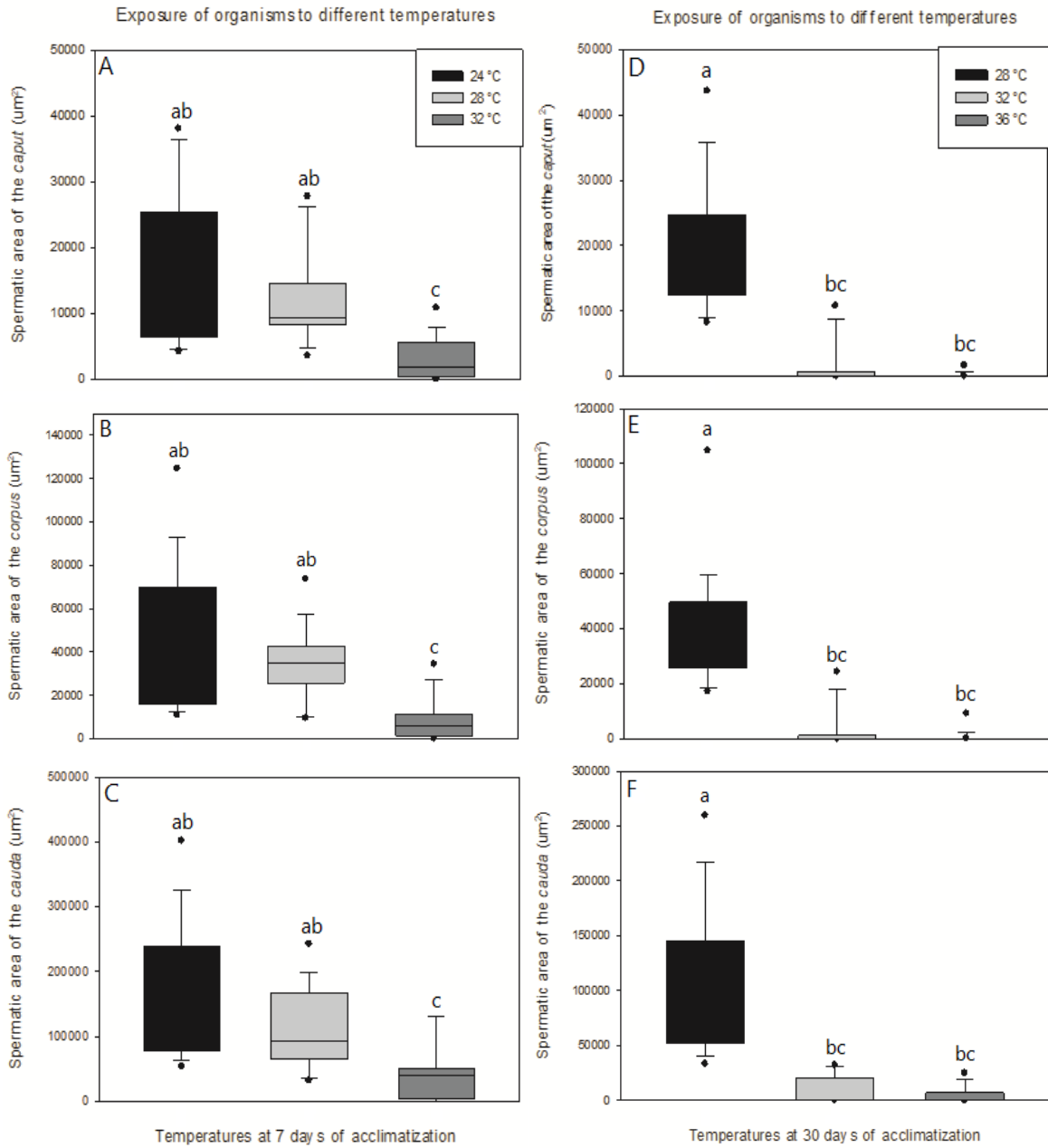




Figure 7

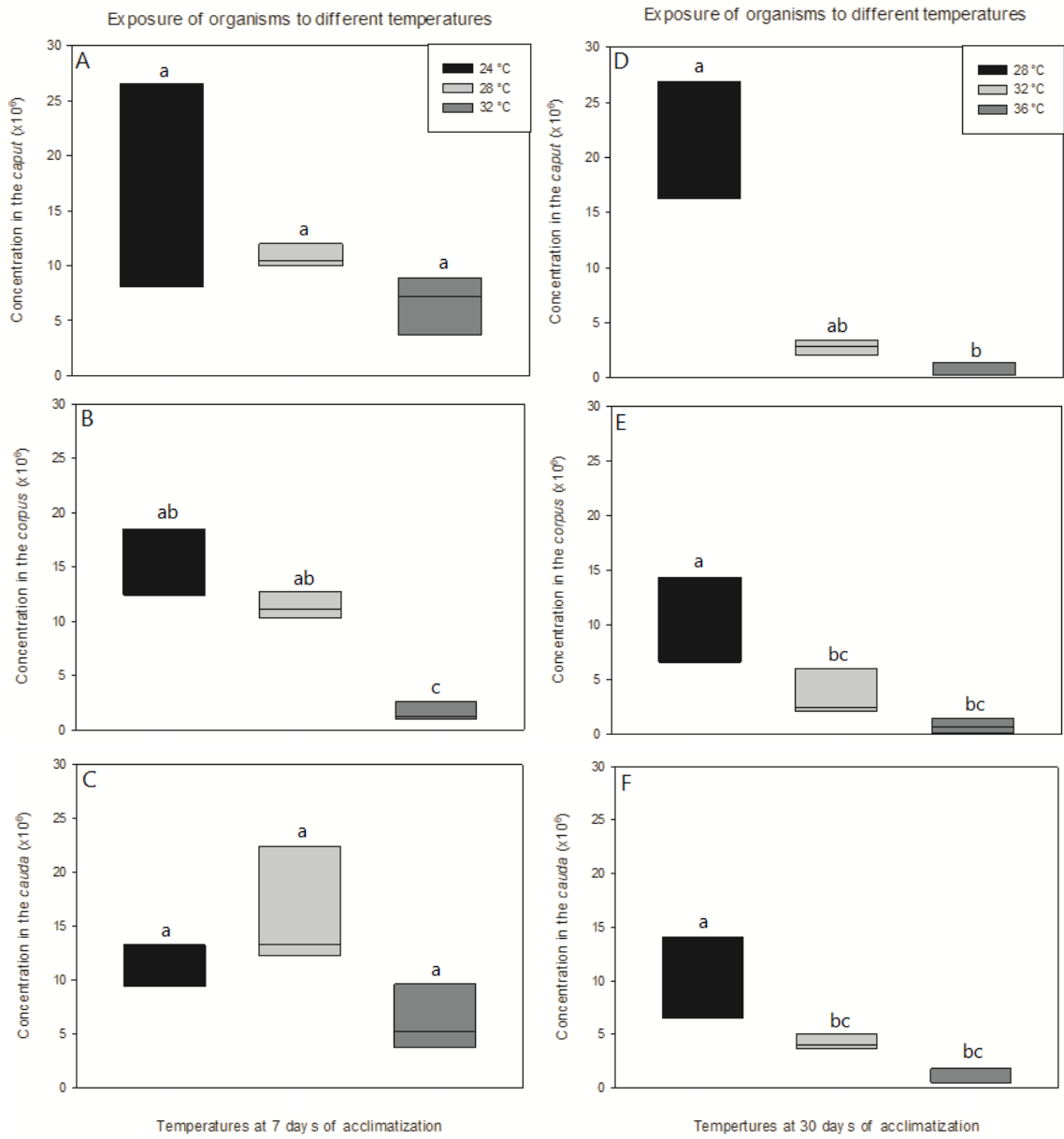


Figure 8

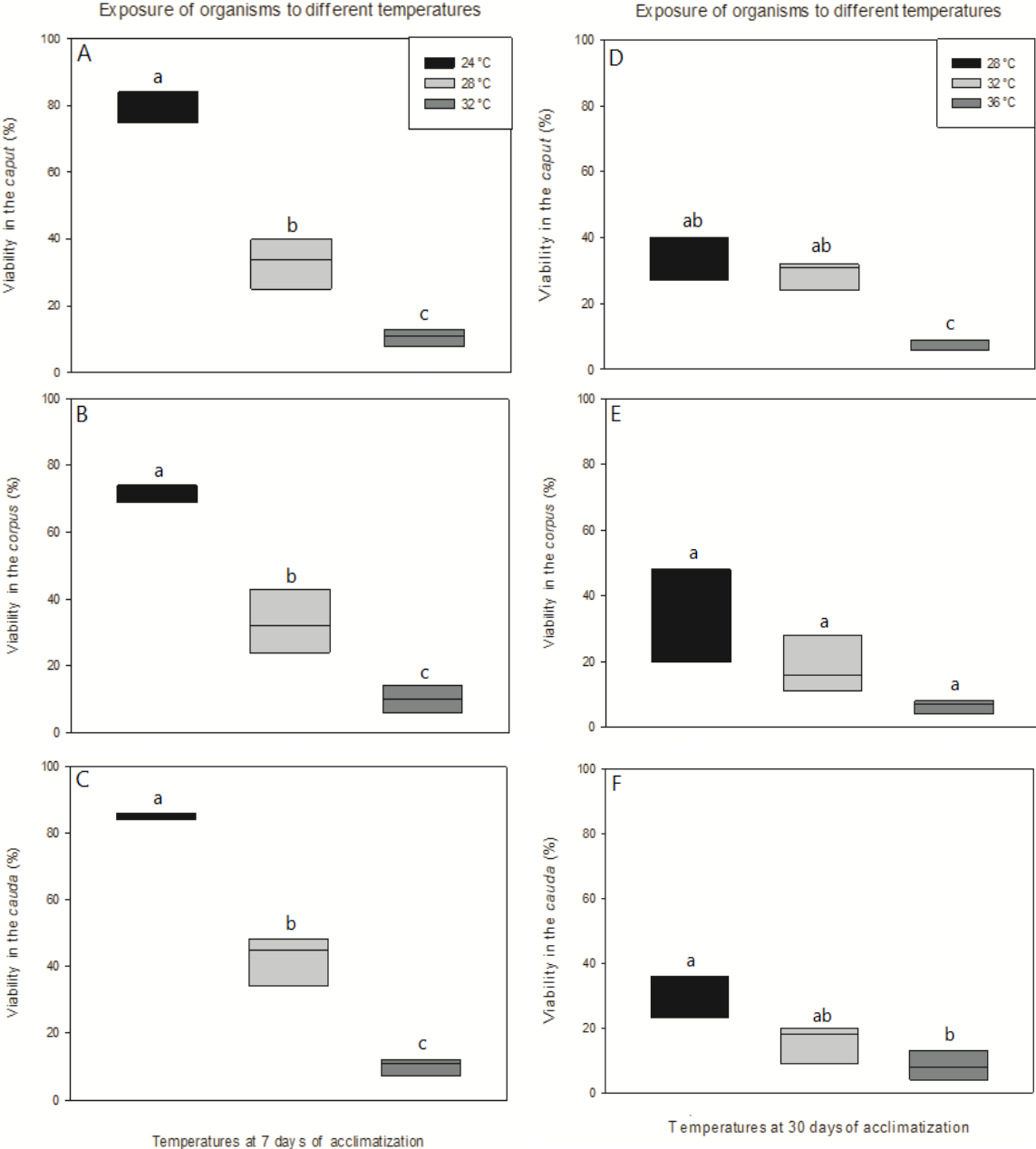


Figure 9

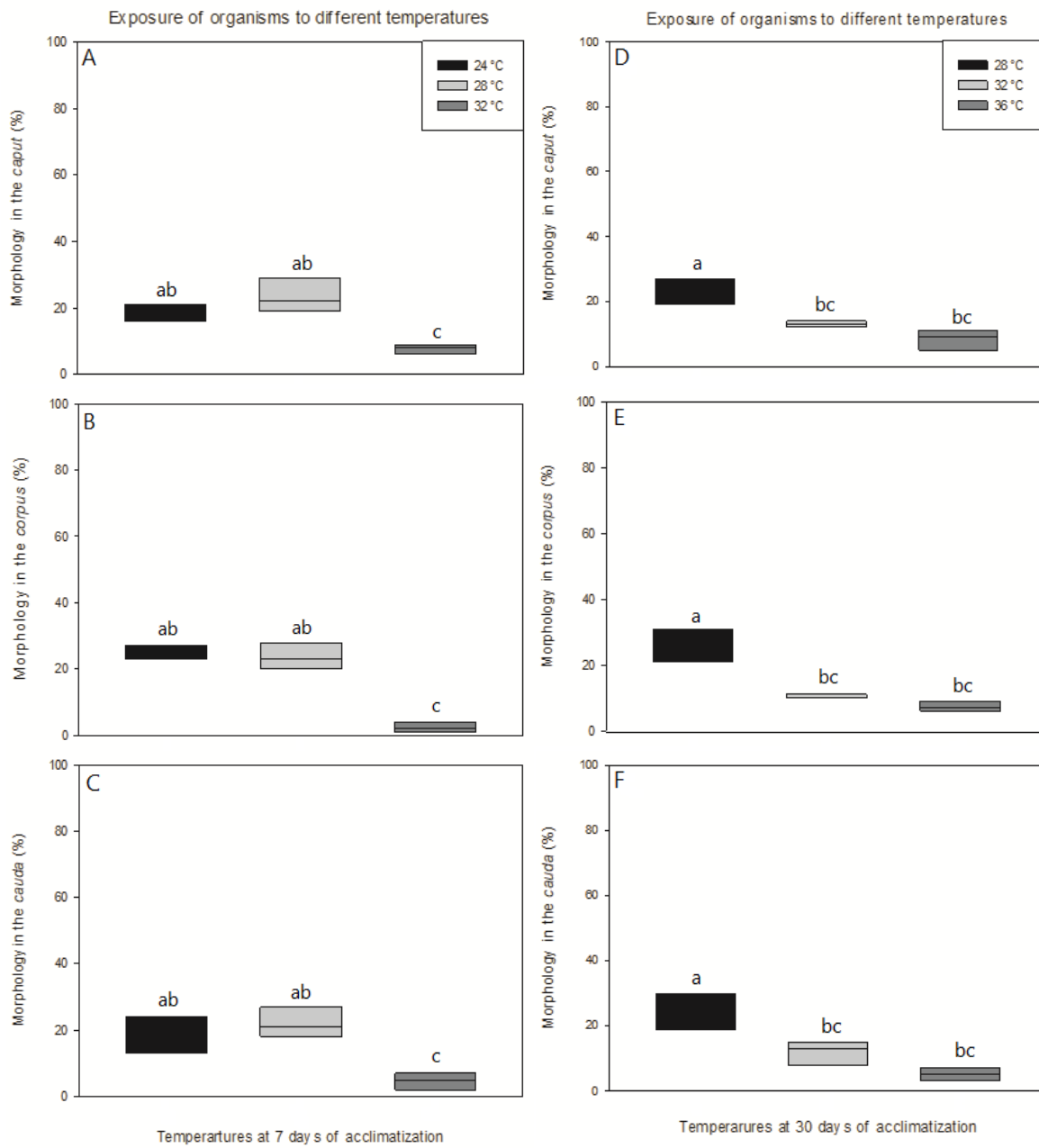


Fig. 9

Figure 10

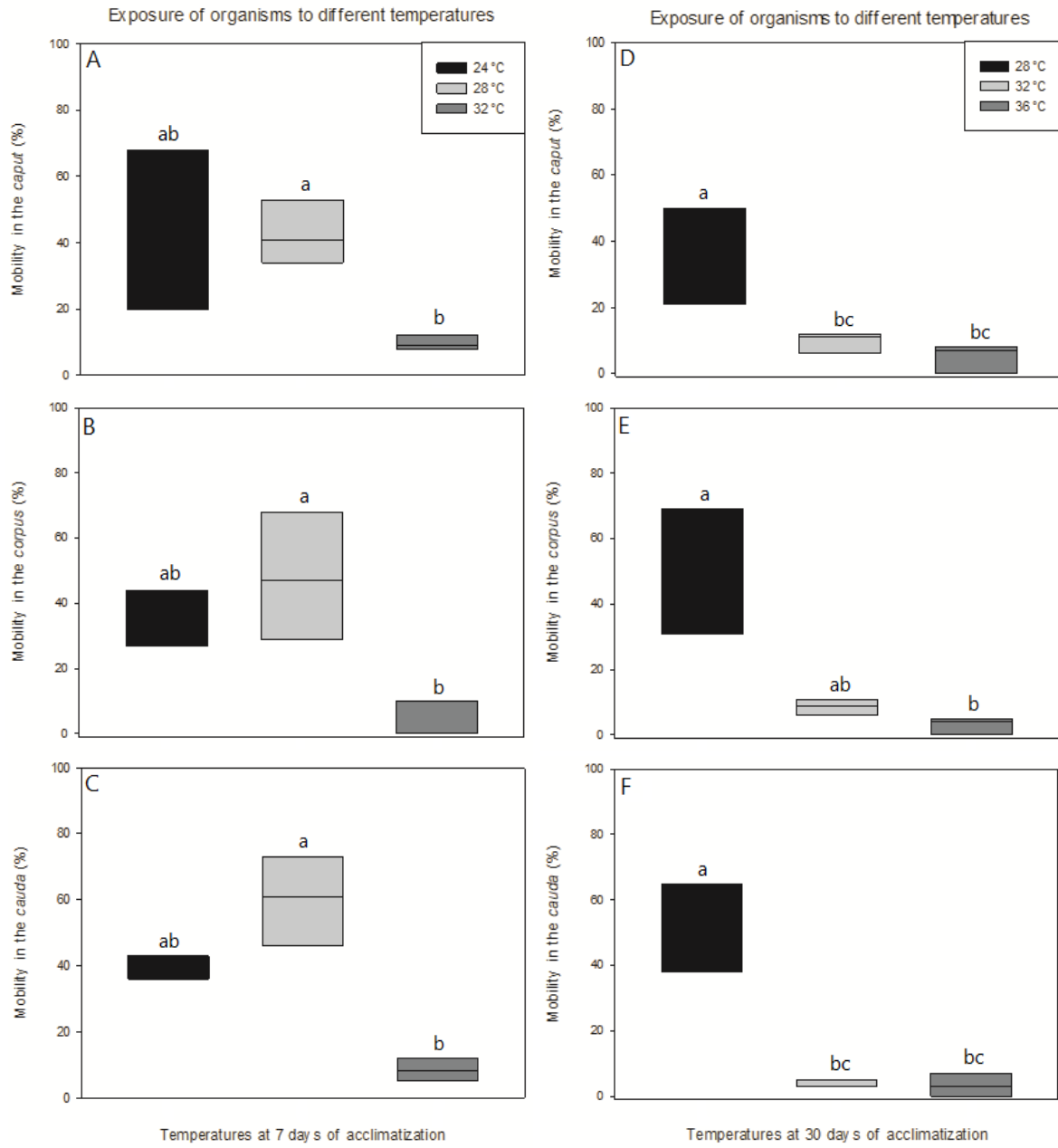


Table 1. *Sceloporus aeneus* thermal parameters. Body temperature ( $T_b$ ); selected temperature ( $T_{sel}$ ); interquartile range ( $T_{sel}$  25-75 %); critical thermal minimum ( $CT_{min}$ ); critical thermal maximum ( $CT_{max}$ ); thermal tolerance range (TTR;  $CT_{max}-CT_{min}$ ). Temperatures ( $^{\circ}C$ ) are shown as mean  $\pm$  SD.

Field thermal parameters		Laboratory thermal parameters			
$T_b$	$T_{sel}$	$T_{sel}$ 25%-75%	$CT_{min}$	$CT_{max}$	TTR
33.84 $\pm$ 3.68 22.2-40.4 n = 179	32.71 $\pm$ 5.45 21.2-38.3 n = 37	28.3- 36.95	6.70 $\pm$ 1.22 5.2-9.2 n = 10	42.98 $\pm$ 1.54 40.4-45.6 n = 9	36.28

**Table 2.** Speed race in male *Sceloporus aeneus* individuals. Acclimation treatments (ANS and ANM) effect on Maximum speed (Max-Speed); optimal temperature range ( $B_{80}$ ) and optimal temperature ( $T_o$ ). Values are presented as mean  $\pm$  SD.

A15								A30							
22 °C	24 °C	28 °C	32 °C	36 °C	Max-Speed	$B_{80}$	$T_o$	22 °C	24 °C	28 °C	32 °C	36 °C	Max-Speed	$B_{80}$	$T_o$
65.81 $\pm$ 10.88 n = 6	71.41 $\pm$ 5.55 n = 6	103.80 $\pm$ 24.24 n = 6	93.65 $\pm$ 29.17 n = 7	104.84 $\pm$ 13.02 n = 3	104.81	28-36	32	38.25 $\pm$ 15.78 n = 3	72.76 $\pm$ 14.76 n = 3	107.04 $\pm$ 11.48 n = 4	108.33 $\pm$ 21.62 n = 7	75 $\pm$ 0 n = 3	110.13	28-32	28

## Journal of Thermal Biology

### Are physiological and reproductive attributes in *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Squamata) influenced by different temperatures?

--Manuscript Draft--

<b>Manuscript Number:</b>	
<b>Article Type:</b>	Full Length Article
<b>Keywords:</b>	acclimation; ectotherms; locomotor performance; sperm parameters
<b>Corresponding Author:</b>	Rosa Isela Quintero, M.S. UNAM Cuidad de México, Cuidad de México MEXICO
<b>First Author:</b>	Rosa Isela Quintero-Pérez, M.S.
<b>Order of Authors:</b>	Rosa Isela Quintero-Pérez, M.S. Fausto Roberto Méndez-de la Cruz, Ph.D. Yolanda López-Ramírez, M.S. Diego Miguel Arenas-Moreno, Ph.D. Edith Arenas-Ríos, Ph.D.
<b>Abstract:</b>	Temperature is a key factor that influences on several physiological aspects, particularly, on ectotherms. These organisms regulate their body temperature, within a range of preferred temperatures, in order to efficiently function. The capacity of ectotherms, such as lizards, to maintain their body temperature within this interval and the time they can maintain it, influences aspects such as growth rates, physiological traits such as speed and reproductive patterns, among others. Here, we evaluate the locomotor performance and different spermatoc parameters in the lizard <i>Sceloporus aeneus</i> . Whereas locomotor performance is enhanced within the selected temperatures range, exposure to these temperatures diminishes the reproductive capacity of this particular species. In conclusion, we confirmed the fact that selected temperatures favors the locomotor performance, however, they attenuate lizards' reproductive aspects, which may cause infertility, endangering these species populations
<b>Suggested Reviewers:</b>	Lee Fitzgerald, Ph.D. Researcher, Texas A&M University lfitzgerald@tamu.edu His work deals with the interaction of landscape ecology and physiological ecology.  Kevin Gribbins, Ph.D. Associate Professor of Biology, University of Indianapolis kevingribbins@gmail.com He has experience in reproduction, histology and spermatogenesis in reptiles.  Jorgelina Mariela Boretto, Ph.D. Researcher, Universidad Nacional del Comahue, Argentina jboretto@crub.uncoma.edu.ar Her main research line focus on reproductive ecophysiology on lizards.  Robin Andrews, Ph.D. Professor Emerita of Biological Sciences, University of Kansas randrews@vt.edu She has a great experience in physiological ecology and reproduction in reptiles.
<b>Opposed Reviewers:</b>	



DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA



H.-O. Pörtner

Editor of Journal of Thermal Biology

Marine Biology, Ecological and Evolutionary Physiology,  
Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research,  
Am Handelshafen 12; Postfach 120161, D-27570,  
Bremerhaven, Germany

Dear Dr. Pörtner

I attach the manuscript “Are physiological and reproductive attributes in *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Squamata) influenced by different temperatures?”, written by Rosa Isela Quintero-Pérez, Fausto Roberto Méndez-de la Cruz, Yolanda López-Ramírez, Diego Miguel Arenas-Moreno and Edith Arenas-Ríos. The purpose is to submit this manuscript and to be published it in Journal of Thermal Biology, if it meets the quality standards of the journal.

Thank you for your time in reviewing this.

Best regards.

Sincerely.

---

Rosa Isela Quintero Pérez



## DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Las especies ectotermicas están amenazadas por el Calentamiento Global debido a la alteración de su nicho térmico (Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009). Investigaciones previas han mostrado que algunas poblaciones de lagartijas mexicanas del género *Sceloporus*, han desaparecido como resultado del aumento de las temperaturas ambientales (Sinervo et al., 2010), lo que ha provocado la extinción de especies de lagartijas, debido a que son especialmente sensibles al aumento de temperatura (Méndez de la Cruz et al., 2014). Se ha visto que cuando son expuestas a temperaturas que exceden sus temperaturas corporales ( $T_b$ ) y temperaturas seleccionadas ( $T_{sel}$ ), se restringe el tiempo de actividad (Huey et., 2010). Por lo tanto, el aumento de las temperaturas en la temporada de reproducción debido al Cambio Climático pone en peligro la persistencia de estas especies (Sinervo et al., 2010).

Para la población de estudio, el promedio de la  $T_{sel}$  fue un valor cercano a la  $T_b$ . Esto sugiere que los organismos presentan termorregulación en el volcán Coatzontle. En consecuencia, modifican su comportamiento para mantener una  $T_b$  dentro del intervalo de  $T_{sel}$ . Se han realizado diversos estudios de  $T_{sel}$  en varias especies de Phynosomatidos (Lemos-Espinal y Ballinger et al., 1995; Woolrich-Piña et al., 2006; Sinervo et al., 2011; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Ávila-Bocanegra et al., 2012; Lara-Reséndiz y García-Vázquez, 2013; Lara-Reséndiz et al., 2014) y su  $T_{sel}$  es similar a la observada en nuestra población. Se ha propuesto que el intervalo de  $T_{sel}$  tiende a ser filogenéticamente conservado (Adolph, 1990; Andrews, 1998). Esto se observa en nuestros resultados, coincidiendo con otras especies del mismo género de *Sceloporus*.

Las temperaturas  $CT_{min}$  y  $CT_{max}$  son la media de los puntos térmicos en el que la actividad locomotora se inhabilita y los organismos pierden la capacidad de desplazarse, alimentarse, escaparse y esto podría provocar la muerte del animal (Beitinger et al., 2000). Conocer aspectos complementarios, como su ecología térmica, nos ayuda a entender la fisiología de los organismos. Un ejemplo de esto,

son las curvas de desempeño que ofrecen un marco fisiológico, que permite estimar el efecto directo de la temperatura en la aptitud de los organismos (Deutsch, 2008).

Con los datos obtenidos de desempeño, en *S. aeneus*, se observa que en ambos tratamientos de temperaturas (ANS y ANM) la velocidad máxima de carrera se encuentra donde la capacidad locomotora está limitada. En este trabajo se observó que, a temperaturas bajas, la VC de los organismos se ve disminuida. Asimismo, a temperaturas mayores la locomoción es favorecida (Elphick y Shine, 1997). El desempeño locomotor, puede afectar directamente las capacidades de alimentación, evitación de depredadores y éxito reproductivo (Garland y Losos, 1994; Clobert et al., 2000; Irschick y Garland, 2001). Especies como las lagartijas son modelos comunes tanto en la ecología del comportamiento, (Huey et al., 1983; Vitt y Pianka, 1994) como en la biología locomotora (Losos y Sinervo, 1989; Garland y Losos, 1994; Zani, 2000). Las comparaciones interespecíficas muestran que el desempeño locomotor está relacionado con los rasgos morfológicos (Bonine y Garland, 1999), y con los patrones de actividad en el campo, que presentan los organismos (Garland, 1999). Mostramos que, en la  $T_{sel}$ , o en una temperatura cercana a ésta, en ambos tratamientos (ANS y ANM), se alcanza la velocidad máxima. La  $T_o$  para el desempeño en el tratamiento ANS coincide con la  $T_{sel}$  para *S. aeneus*. En contraste al segundo tratamiento, ANM, donde la  $T_o$  difiere a la  $T_{sel}$ . Esto podría ser explicado por el tiempo de aclimatación de los individuos, debido a que a mayor tiempo de exposición a los tratamientos los valores de  $T_o$  disminuyen.

Como muestran nuestros resultados, las temperaturas cálidas son importantes, ya que en organismos como reptiles obtienen un desempeño locomotor más eficiente. Sin embargo, lo anterior puede representar también un estrés por el aumento de la temperatura, se ha registrado que el estrés físico, puede provocar modificaciones fisiológicas, lo cual también dependerá de la duración del estresor (Pacak et al., 1998). La secreción de glucocorticoides es la respuesta hormonal al estrés (Sapolsky et al., 2000), aumentando la glucemia, y así, la disponibilidad energética que podría favorecer el desempeño locomotor. No obstante, el aumento de glucocorticoides siempre precede a la disminución de la testosterona en los machos (Dhanabalan et al., 2011; García-Díaz et al., 2015).

El aumento de la temperatura a niveles superiores a las fisiológicas en la región donde se ubica testículo y epidídimo, se le conoce como hipertermia, induce daños a las células de Leydig, a corto plazo (Kanter y Aktas, 2009). Estas células son las responsables de la biosíntesis y secreción de andrógenos, fundamentales para la función reproductiva. La interrupción de la biosíntesis de testosterona, por factores ambientales, puede causar infertilidad o esterilidad (Papadopoulos, 2007). Como se ha registrado anteriormente en algunos estudios, a temperaturas más altas, la espermatogénesis se altera o se interrumpe por completo y facilita la generación de células germinales multinucleadas, puede bloquear la acción de las gonadotropinas en los túbulos seminíferos y alterar los ciclos epiteliales, además de dañar directamente las células germinales (Clegg, 1963; Schulz y Miura, 2002; Dutta et al., 2013). En algunos estudios, se han encontrado disminuciones significativas en la concentración de espermatozoides después de la hipertermia en roedores y mono. Esto indica que la apoptosis es una determinante importante de la supresión de la espermatogénesis inducida por la temperatura (Yin et al., 1997; Lue et al., 1999; 2000; 2006; Zhang et al., 2012).

Desde hace varios años hay un conflicto científico, entre las temperaturas que pueden ser toleradas o incluso requeridas, frente a las que pueden ser perjudiciales para las células (Hansen, 2009; Tourmente et al., 2011). Es bien sabido que, en animales escrotales, incluso las temperaturas corporales son lo suficientemente altas, causando daños en la reproducción de los machos y podrían provocar infertilidad (Waites y Moule, 1961; Ivell, 2007; Papadopoulos 2007; Paul et al., 2008). Esto significa que, si existieran condiciones paralelas en cualquiera de los animales ectotermos, las  $T_o$  resultarían en su infertilidad.

Uno de los primeros trabajos que aborda este tema en reptiles, es el realizado por los pioneros Cowles y Burlison (1945). Diseñaron experimentos con la lagartija nocturna *Xantusia vigilis* (Xantusidae), con el fin de determinar si las altas temperaturas podrían impedir la producción de espermatozoides viables o causar un daño a los órganos. Sus resultados muestran que los testículos presentan un daño importante al final de la primera semana de exposición a la  $T_o$  para el

desempeño locomotor (Kaufmann y Bennett, 1989). Además, la mayoría de los espermatozoides y los espermatoцитos primarios, presentaron aglomeración o desintegración del material lúcido y la actividad de los macrófagos fue notable; en los túbulos seminíferos se observó una degeneración y atrofia casi completa (Cowles y Burlison, 1945). En el presente trabajo, observamos que a la  $T_o$  y a la  $T_{sel}$ , los parámetros espermáticos también se muestran afectados significativamente.

El estudio histológico también confirma que existe una correspondencia con lo observado en los parámetros espermáticos. Para los tratamientos de aclimatación (ANS y ANM), a la  $T_{sel}$  y por arriba de esta, la luz en el túbulo seminífero se va haciendo más grande porque el área espermática disminuye. Por lo tanto, los espermatozoides que fueron sometidos a altas temperaturas fueron afectados negativamente en su concentración, viabilidad, morfología y movilidad. Esto disminuye las probabilidades de poder realizar la fecundación del ovocito. Sin embargo, a temperaturas por debajo de  $T_{sel}$  y  $T_o$ , la luz en el túbulo seminífero es reducida y el área espermática es mayor que la de los individuos sometidos a temperaturas más bajas de la  $T_{sel}$ , incrementó la probabilidad de que los espermatozoides estén en condiciones más favorables.

Se han registrado receptores de andrógenos a lo largo de todo el epidídimo en diferentes especies (Goyal et al., 1997). Los receptores se localizan principalmente en las células principales, aunque también se localizan en las células basales y apicales (Zhou et al., 2002; Zhu et al., 2000). Dado que las células principales sintetizan las proteínas para la maduración de los espermatozoides, el estrés por el aumento de la temperatura podría estar provocando disminución de la testosterona, afectar a las células del epitelio del epidídimo y esto también podría explicar algunas de los efectos obtenidos en los parámetros espermáticos. Lo que observamos en el presente trabajo es que los parámetros espermáticos se ven afectados desde la región del *caput* y *corpus* del epidídimo, lo que podría estar afectando el proceso de maduración espermática epididimaria (Arenas et al., 2017) producto del aumento de la temperatura.

La temperatura es una señal ambiental importante en los ciclos reproductivos de los machos (Angelini y Picariello, 1975; Kumar, et al., 2011). En mamíferos, se ha mostrado que una sola exposición a temperaturas elevadas, en el testículo, resulta en daño selectivo del epitelio seminífero a través del aumento de la autofagia y apoptosis de las células germinales, después de los tres y siete días de exposición al calor (Lue et al., 2000; 2006), y estos dos mecanismos puede actuar como socios para inducir la muerte celular y conducir a la abolición de la espermatogénesis (Yin et al., 1997). Los mecanismos precisos por los cuales las células germinales mueren en respuesta al estrés por calor aún no se comprenden completamente (Rockett et al., 2001). En concordancia con nuestro trabajo, donde a temperaturas más altas se presentan efectos más drásticos, provocando la disminución de las células espermáticas, esto probablemente, porque la temperatura induce a muerte celular.

Se han utilizado varios modelos, particularmente en mamíferos, para estudiar el impacto del estrés por calor (Yin et al., 1997; Wang et al., 2007; Zhang et al., 2012). El calentamiento se asocia, además de lo ya mencionado, a daños en el ADN de los espermatozoides y la reducción del recuento de espermatozoides a pocas horas de exposición. Los espermatozoides del epidídimo son susceptibles al daño del ADN inducido por el calor a pesar de que el ADN está hiper compactado (Sailer et al. 1997, Banks et al. 2005; Paul et al., 2008). Sin embargo, las temperaturas  $T_{sel}$  y  $T_o$  afectan de manera negativa, aspectos reproductores de lagartijas machos. De igual forma, se ha registrado que el aumento de temperatura ocasiona, cambios en los niveles de oxígeno, los mecanismos de transporte de iones y agua, la síntesis de proteínas y la estructura celular (Djakiew y Cardullo 1986; Seiler et al., 2000). Nuestros resultados son congruentes con trabajos previos, un ejemplo de esto, es el estudio realizado por Tourmente et al. (2011), donde analizaron el efecto de las temperaturas en los espermatozoides de serpientes, encontrando que el aumento de la temperatura tiene un impacto negativo en la motilidad y velocidad de los espermatozoides. Observamos en nuestros resultados que de espermatozoides disminuyen drásticamente a las temperaturas preferidas y más elevadas, lo que ocasiona un daño severo a las células espermáticas.

De acuerdo con Gist et al. (2000), los espermatozoides aumentan su movilidad y velocidad, cuando son mantenidos a bajas temperaturas. Además, de que algunas especies de tortugas en invierno muestran un aumento en el porcentaje de movilidad y velocidad espermática, cuando se incuban a bajas temperaturas, y la cópula comienza en un momento de temperaturas reducidas o decrecientes. La mayor actividad de los espermatozoides a temperaturas deprimidas, esto muestra que los apareamientos de invierno pueden resultar en gametos más activos. Las evidencias indican que esto facilita el movimiento de espermatozoides, en la medida que ese aumento de la movilidad es favorable en función de su mayor actividad a temperaturas reducidas. Una mayor proporción de espermatozoides móviles mejora el éxito de la fertilización, además, si los espermatozoides presentan una mayor velocidad de natación aumenta la probabilidad de alcanzar el óvulo y fertilizarlo (Parker, 1998). Nuestros resultados muestran que las temperaturas por debajo de la  $T_{sel}$ , estaría favoreciendo los parámetros espermáticos de la lagartija.

Es importante denotar que se requiere de temperaturas más bajas que las temperaturas preferidas, para que los espermatozoides puedan sobrevivir y realizar la fecundación del ovocito. La comparación del desempeño locomotor y los parámetros espermáticos en esta población de lagartija muestra curvas disociadas. Es decir, si los organismos se encuentran en las  $T_{sel}$  y  $T_o$ , los parámetros espermáticos se ven afectados de forma negativa. Contrario a esto, sí están sometidos a temperaturas menores el desempeño disminuye y los parámetros espermáticos son favorecidos. Desde un punto de vista ecológico, las altas temperaturas podrían limitar el periodo de actividad, la distribución de organismos ectotermos (Sinervo et al., 2010) y sus aspectos reproductivos. Finalmente, es necesario aumentar el número de estudios relacionados con los espermatozoides de reptiles, enfocados en su fisiología térmica. Debido a que permitirían el mejor entendimiento de la biología reproductiva y el efecto del Cambio Climático sobre estos organismos. Con base en lo anterior, es indispensable considerar que para el correcto funcionamiento de los organismos deben incluirse en futuros estudios las temperaturas de reposo por debajo de la  $T_{sel}$  y  $T_o$ .

El aumento de la temperatura ambiental, ocasionado por el Calentamiento Global, pudiera haber afectado la fisiología reproductiva de las lagartijas y ser la causa directa de la extinción de muchas especies (Méndez de la Cruz et al., 2014). Además, los pronósticos de los efectos del Cambio Climático en los reptiles toman en cuenta los cambios en la precipitación, la variación de temperatura, la temporada de reproducción y la fisiología térmica de las hembras gestantes (Sinervo et al., 2010; Clusella-Trullas et al. 2011). Sin embargo, este estudio muestra que se debe incorporar la fisiología espermática, siendo que este es un factor muy importante para la fecundidad.

En conclusión en nuestro estudio la temperatura seleccionada ( $T_{sel}$ ) para la población de esta lagartija es de 32.7 °C. En el presente trabajo apoyamos que la  $T_{sel}$  (32 °C) favorece el desempeño locomotor de *Sceloporus aeneus*, y las temperaturas por debajo de la  $T_{sel}$  (22 °C y 24 °C) disminuyen su desempeño. Sin embargo, la  $T_{sel}$  y las temperaturas por arriba (36 °C), atenúan aspectos reproductivos de las lagartijas y esto provocaría infertilidad de los organismos, por lo tanto, si las temperaturas siguen en aumento debido al Cambio Climático pone en peligro sus poblaciones. Estos organismos deben estar expuestos a temperaturas inferiores a la  $T_{sel}$  (22 °C y 24 °C), para que la concentración, viabilidad, morfología y movilidad espermática sea favorable y así poder completar eficientemente la capacidad espermática.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adolph, S.C., 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*. 71, 315–327. <https://doi.org/10.2307/1940271>.
- Andrews, R.M., 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 23, 329–334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7).
- Angelini, F., Picariello, O., 1975. The course of spermatogenesis in reptilia. *Accademia de Scienze Fisiche e Matematiche*, series 3a, 9, 62–107.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094).
- Angilletta, M.J.Jr., 2009. *Thermal Adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. New York, NY, Oxford University Press.
- Arenas-Ríos, E., Rodríguez-Tobón, A., León-Galván, M.A., 2017. Frontiers in Reproductive Science, in: Arenas-Ríos, E. (Eds.), *Epididymal Sperm Maturation in Bats*, pp. 74–102.
- Autumn, K., DeNardo, D.F., 1995. Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *J. Herpetol.* 29, 157–162. <https://doi.org/10.2307/1564552/jstor.org/stable/1564552>
- Ávila-Bocanegra, L.E., Smith, G.R., Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., 2012. Body temperatures of *Sceloporus anahuacus* from a montane zone of northeastern Estado de México, México. *Herpetol. Bull.* 121, 27–29.
- Banks, S., King, S.A., Irvine, D.S., Saunders, P.T., 2005. Impact of a mild scrotal heat stress on DNA integrity in murine spermatozoa. *Reproduction*. 129, 505–514. <https://doi.org/10.1530/rep.1.00531>.
- Beitinger, T., Bennett, W.A., McCauley, R.W., 2000. Temperature tolerances of North American freshwater exposed to dynamic changes in temperature. *Environ. Biol. Fish.* 58, 237–275. <https://doi.org/10.1023/A:1007676325825>.



- Bonine, K.E., Garland, T.Jr., 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *J. Zool.* 248, 255–265. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01201.x>.
- Bowker, R.G., 1984. Precision of thermoregulation of some African lizards. *Physiol. Zool.* 57, 401–412. <https://doi.org/10.1086/physzool.57.4.30163342>.
- Clegg, E.J., 1963. Studies on artificial cryptorchidism: Degenerative and regenerative changes in the germinal epithelium of the rat testis. *J. Endocrinol.* 27, 241–251. <https://doi.org/10.1677/0.0270241>.
- Clobert, J., Oppliger, A., Sorci, G., Ernande, B., Swallow, J.G., Garland, T.Jr., 2000. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation, and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Funct. Ecol.* 14, 675–684. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00477.x>.
- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M., Chown, S.L., 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am. Nat.* 177, 738–751. <https://doi.org/10.1086/660021>.
- Cossins, A.R., Bowler, K., 1987. *Temperature biology of animals*. Chapman and Hall., New York.
- Cowles, R.B., Burleson, G.L., 1945. The sterilizing effect of high temperature on the male germ-plasm of the yuca night lizard *Xantusia vigilis*. *Am. Nat.* 79, 417–435. <https://www.jstor.org/stable/2457708>.
- Dawson, W.R., 1975. On the physiological significance of the preferred body temperature of reptiles, in: Gates, D.M., Schneri, R.B. (Eds.), *Perspectives of biophysical ecology, ecological studies*. Springer-Verlag, New York, pp.443–473.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.R., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>.

- Dhanabalan, S., Jubendradass, R., Latha, P., Mathur, P.P., 2011. Effect of restraint stress on 2,3,7,8 tetrachloro dibenzo-p-dioxin induced testicular and epididymal toxicity in rats. *Hum. Exp. Toxicol.* 30, 567–78. <https://doi.org/10.1177/09603271110376548>.
- Djakiew, D., Cardullo, R., 1986. Lower temperature of the cauda epididymis facilitates the storage of sperm by enhancing oxygen availability. *Gamete Res.* 15, 237–245. <https://doi.org/10.1002/mrd.1120150305>.
- Domínguez-Guerrero, S.F., Muñoz, M.M., Pasten-Téllez, D.J., Arenas-Moreno, D.M., Rodríguez-Miranda, L.A., Manríquez-Morán, N.L., Méndez-de la Cruz, F.R., 2019. Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *J. Therm. Biol.* 79, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.12.001>.
- Dutta, S., Joshi, K.R., Sengupta, P., Bhattacharya, K., 2013. Unilateral and bilateral cryptorchidism and its effect on the testicular morphology, histology, accessory sex organs, and sperm count in laboratory mice. *J. Hum. Reprod. Sci.* 62, 106–110. <https://doi.org/10.4103/0974-1208.117172>.
- El-Hefnawy, T., Manna, P.R., Luconi, M., Baldi, E., Slotte, J.P., Huhtaniemi, I., 2000. Progesterone action in a murine Leydig tumor cell line (mLTC-1), possibly through a nonclassical receptor type. *J. Endocrinology.* 141, 247–255. <https://doi.org/10.1210/endo.141.1.7253>.
- Elphick, M.J., Shine, R., 1997. Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biol. J. Lin. Soc.* 63, 429–447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb01527.x>.
- García-Díaz, E.C., Gómez-Quiroz, L.E., Arenas-Ríos, E., Aragón-Martínez, A., Ibarra-Arias, J.A., Retana-Márquez, M.S.I., 2015 Oxidative status in testis and epididymal sperm parameters after acute and chronic stress by cold-water immersion in the adult rat. *Syst. Biol. Reprod. Medicine.* 613, 150–160. <https://doi.org/10.3109/19396368.2015.1008071>.

- Garland, T., Losos, J.B., 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles, in: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (Eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. Chicago., University of Chicago Press, pp. 240–302.
- Garland, T.Jr., 1999. Laboratory endurance capacity predicts variation in field locomotor behaviour among lizard species. *Anim. Behav.* 58, 77–83. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1132>.
- Gist, D.H., Turner., T.W., Congdon., J.D., 2000. Chemical and thermal effects on the viability and motility of spermatozoa from the turtle epididymis. *J. Reprod. Fertil.* 119, 271–277. <https://doi.org/10.1530/reprod/119.2.271>.
- Goyal, H.O., Bartol, F.F., Wiley, A.A., Khalil, M.K., Chiu, J., Vig, M.M., 1997. Immunolocalization of androgen receptor and estrogen receptor in the developing testis and excurrent ducts of goats. *Anat. Rec.* 249, 54–62. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0185\(199709\)249:1<54::AID-AR7>3.0.CO;2-F](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0185(199709)249:1<54::AID-AR7>3.0.CO;2-F).
- Güizado-Rodríguez, M.A., García-Vázquez, U.O., Solano-Zavaleta, I., 2011. Thermoregulation by a population of *Sceloporus palaciosi* from sierra del Ajusco, Distrito Federal, Mexico. *South-west Nat.* 56,120–124. <https://www.jstor.org/stable/23028124>.
- Hansen, P.J., 2009. Effects of heat stress on mammalian reproduction. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 364, 3341–3350. <https://doi:10.1098/rstb.2009.0131>
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Álvarez Pérez, H.J, Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 276, 1939–1948. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>.
- Huey, R.B., Losos, J.B., Moritz, C., 2010. Are lizards toast? *Science.* 328, 832–833. <https://doi:10.1126/science.1190374>.
- Huey, RB., 1983. Natural variation in body temperature and physiological performance in a lizard (*Anolis cristatellus*), in: Rhodin, A.G.J., Miyata, K.

- (Eds.), *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Cambridge, Massachusetts., Museum of Comparative Zoology, pp. 484–490.
- Huey, R.B., 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am. Nat.* 137, 91–115. <https://doi.org/10.1086/285141>.
- Iguchi., K., Mayu., K., Yamamoto, S., 2007. Streamside assessment of sperm performance for wild charr. *Ichthyol. Res.* 54, 85–88. <https://doi.org/10.1007/s10228-006-0378-7>.
- Irschick, D.J., Garland, T.Jr., 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32, 367–396. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114048>.
- Ivell, R., 2007. Lifestyle effect and the biology of the human scrotum. *Reprod. Biol. Endocrinol.* 5, 15. <https://doi.org/10.1186/1477-7827-5-15>.
- Johnson, S.L., Yound., P.O., 2004. Remarkable longevity of dilute sperm in a free-spawning colonial ascidian. *Biol. Bull.* 206, 144–151. <https://doi.org/10.2307/1543639>.
- Kanter, M., Aktas, C., 2009. Effects of scrotal hyperthermia on Leydig cells in long-term: a histological, immunohistochemical and ultrastructural study in rats. *J. Mol. Hist.* 40, 123–130. <https://doi.org/10.1007/s10735-009-9222-5>.
- Kaufmann, J.S., Bennett, A.F., 1989. The effect of temperature and thermal acclimation on locomotor performance in *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. *Physiol. Zool.* 62, 1047–1058. <http://dx.doi.org/10.2307/30156195>.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106, 3835–3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>.
- Kumar, S., Bratati, R., Umesh, R., 2011. Hormonal regulation of testicular functions in reptiles, in: Norris, D.O., Lopez, K.M. (Eds.), *Hormones and Reproduction in Vertebrates*. Reptiles, vol. 3. Elsevier, Amsterdam, pp. 63–88.

- Lara-Reséndiz, R.A., García-Vázquez, U.O., 2013. *Sceloporus anahuacus* (Anahuacan Graphic Lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review* 44, 682–683
- Lara-Reséndiz, R.A., Larraín-Barrios, B.C., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Méndez-de la Cruz, F.R., 2014. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85, 885-897. <https://doi.org/10.7550/rmb.42249>.
- Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E., 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Can. J. Zool.* 73, 2184–2191. <https://doi.org/10.1139/z95-258>.
- Licht, P., 1966. Reproduction in lizards: influence of temperature on photoperiodism in testicular recrudescence. *Science*. 154, 1668–1670. <https://doi.org/10.1126/science.154.3757.1668>.
- Licht, P., 1967. Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. *J. Expt. Zool.* 165, 505–516. <https://doi.org/10.1002/jez.1401650317>.
- Licht, P., 1973. Environmental influences on the testis cycles of the lizards *Dipsosaurus dorsalis* and *Xantusia vigilis*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 45, 7–20. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(73\)90003-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(73)90003-0).
- Losos, J.B., Sinervo, B., 1989. The effects of morphology and perch diameter on sprint performance of *Anolis* lizards. *J. Exp. Biol.* 145, 23–30.
- Lue, Y., Hikim, A.P., Wang, C., Im, M., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2000. Testicular heat exposure enhances the suppression of spermatogenesis by testosterone in rats: the “two-hit” approach to male contraceptive development. *Endocrinology*. 141, 1414–1424. <https://doi.org/10.1210/endo.141.4.7416>
- Lue, Y., Sinha-Hikim, A.P., Swerdloff, R.S., Im, P., Taing, K.S., Bui, T., Leung, A., Wang, C., 1999. Single exposure to heat induces stage-specific germ cell

- apoptosis in rats: role of intratesticular testosterone on stage specificity. *Endocrinology*. 140, 1709–1717. <https://doi.org/10.1210/endo.140.4.6629>.
- Lue, Y., Wang, C., Liu, Y.X., Hikim, A.P., Zhang, X.S, Ng, C.M., Hu, Z.Y., Li, Y.C., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2006. Transient testicular warming enhances the suppressive effect of testosterone on spermatogenesis in adult cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 91, 539–545. <https://doi.org/10.1210/jc.2005-1808>.
- Méndez-de la Cruz, F.R., Manríquez-Morán, N.L., Arenas-Ríos, E., Ibarguengoytía, N., 2014. Male Reproductive Cycles in Lizards, in: Rheubert, J.L, Siegel, D, Trauth, S.E. (Eds.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Lizards and Tuatara*. Florida, CRC, pp. 302–339.
- Pacak, K., Palkovits, M., Yadid, G., Kvetnansky, R., Kopin, I.J., Goldstein, D.S., 1998. Heterogeneous neurochemical responses to different stressors: a test of Selye's doctrine of nonspecificity. *Am. J. Physiol.* 275, 1247–1255. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1998.275.4.R1247>.
- Papadopoulos, V., 2007. Environmental factors that disrupt Leydig cell steroidogenesis, in: Payne, A.H, Hardy, M.P. (Eds.), *The Leydig cell in health and disease*. Humana Press Inc., Totowa, pp. 393–413.
- Parker, G.A., 1998. Sperm competition and the evolution of ejaculates: Towards a theory base, in: Birkhead, T.R, Møller, A.P. (Eds.), *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 7–47.
- Paul, C., Murray, A.A., Spears, N., Saunders, P.T.K., 2008. A single, mild, transient scrotal heat stress causes DNA damage, subfertility and impairs formation of blastocysts in mice. *Reproduction*. 136, 73–84. <https://doi.org/10.1530/08-0036>.
- Pereira, H.M, Leadley, P.W, Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W, Fernandez-Manjarrés, J.F, Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D, Gilman, E.L, Guènette, S., Hurtt, G.C, Huntington, H.P., Mace, G.M, Oberdorff, T., Revenga C., Rodríguez, P.,

- Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21<sup>st</sup> century. *Science*. 330, 1496–1501. <https://doi.org/10.1126/science.1196624>.
- Pintor, A.F.V., Schwarzkopf, L., Krockenberger, A.K., 2016. Extensive acclimation in ectotherms conceals interspecific variation in thermal tolerance limits. *PLoS One*. 11, e0150408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150408>.
- Pough, G.H., Gans, C., 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation, in: Gans, C, Pough, F.H. (Eds.), *Biology of Reptilia*, Academic Press., London, pp. 17–23.
- Robaire, B., Hinton, B.T., Orgebin-Crist, M.C., 2006. The Epididymis, in: Neill, D.J, Wassarman, P. (Eds.), *Knobil and Neill's Physiology of Reproduction.*, USA, Academic Press, pp. 1071–1148.
- Rockett, J.C., Mapp, F.L., Garges, J.B., Luft, J.C., Mori, C., Dix, D.J., 2001. Effects of Hyperthermia on Spermatogenesis, Apoptosis, Gene Expression, and Fertility in Adult Male Mice. *Biol. Reprod.* 65, 229–239. <https://doi.org/10.1095/biolreprod65.1.229>.
- Sailer, B.L., Sarkar, L.J., Bjordahl, J.A., Jost, L.K., Evenson, D.P., 1997. Effects of heat stress on mouse testicular cells and sperm chromatin structure. *J. Androl.* 18, 294–301. <https://doi.org/10.1002/j.1939-4640.1997.tb01922.x>.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr. Rev.* 21, 55–89. <https://doi.org/10.1210/edrv.21.1.0389>.
- Schulz, R.W., Miura, T., 2002. Spermatogenesis and its endocrine regulation. *Fish Physiol. Biochem.* 26, 43–56. <https://doi.org/10.1023/A:1023303427191>.
- Seiler, P., Cooper, T.G., Nieschlag, E., 2000. Sperm number and condition affect the number of basal cells and their expression of macrophage antigen in the murine epididymis. *International J. Androl.* 23, 65–76. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2605.2000.00210.x>.

- Sinervo, B., Adolph, S.C., 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in *Sceloporus* lizards. *Ecology* 75, 776–790. <https://doi.org/10.2307/1941734>.
- Sinervo, B., Dunlap, K.D., 1995. Thyroxine affects behavioral thermoregulation but not growth rate among populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *J. Comp. Physiol. B.* 164, 509–517. <https://doi.org/10.1007/BF00261390>.
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarguengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>.
- Sinervo, B., Miles, D.B., Martínez-Méndez, H., Lara-Reséndiz, R., Méndez-de la Cruz, F.R., 2011. Response to comment on “Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches”. *Science*. 332–537. <https://doi:10.1126/science.1195348>.
- Tourmente, M., Giojalas, L.C., Chiaraviglio, M., 2011. Sperm parameters associated with reproductive ecology in two snake species. *Herpetologica*. 671, 58–70. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-10-00052.1>.
- Valenzuela, N, 2004. Introduction, in: Valenzuela, N, Lance, V.A. (Eds.), *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*, Smithsonian Books., Washington, DC, pp. 1–4.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., 1994. *Lizard Ecology: Historical and experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Waites, G.M., Moule, G.R., 1961. Relation of vascular heat exchange to temperature regulation in the testis of the ram. *J. Reprod. Fertil.* 2, 213–24. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0020213>.
- Wang, C., Cui, Y.G., Wang, X.H., Jia, Y., Hikim, A.S., Lue, Y.H., Tong, J.S., Qian, L.X., Sha, J.H., Zhou, Z.M., Hull, L., Leung, A., Swerdloff, R.S., 2007.



- Transient Scrotal Hyperthermia and Levonorgestrel Enhance Testosterone-Induced Spermatogenesis Suppression in Men through Increased Germ Cell Apoptosis. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 928, 3292–3304. <https://doi.org/10.1210/jc.2007-0367>.
- Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., Oliver-López, L., Calderón-Méndez, M.E., González-Espinoza, J.E., Correa-Sánchez, F., Montoya-Ayala, R., 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zool. Mex.* 22, 137–150.
- Yin, Y., Hawkins, K.L., Dewolf, W.C., Morgentaler, A., 1997. Heat stress causes testicular germ cell apoptosis in adult mice. *J. Androl.* 18, 159–165. <https://doi.org/10.1002/j.1939-4640.1997.tb01896.x>.
- Zani, P.A., 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *J. Evol. Biol.* 13, 316–325. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00166.x>.
- Zhang, M.Q., Jiang, M., Bi, Y., Zhu, H., Zhou, Z.M, Sha J.H., 2012. Autophagy and apoptosis act as partners to induce germ cell death after heat stress in mice. *PLoS One* 7. e41412. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041412>.
- Zhou, Q., Nie, R., Prins, G.S., Saunders, P.T., Katzenellenbogen, B.S., Hess, R.A., 2002. Localization of androgen and estrogen receptors in adult male mouse reproductive tract. *J. Androl.* 23, 870–881. <https://doi.org/10.1002/j.1939-4640.2002.tb02345.x>.
- Zhu, L.J., Hardy, M.P., Inigo, I.V., Huhtaniemi, I., Bardin, C.W., Moo-Young, A.J., 2000. Effects of Androgen on Androgen Receptor Expression in Rat Testicular and Epididymal Cells: A Quantitative Immunohistochemical Study. *Biol. Reprod.* 63, 368–376. <https://doi.org/10.1095/biolreprod63.2.368>.