



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

“EFICIENCIA DE LA TERMORREGULACIÓN
Y MODELACIÓN DEL NICHO ECOLÓGICO
DE DOS ESPECIES HERMANAS DE
Sceloporus CON DIFERENTE MODO
REPRODUCTOR.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

BIOL. RAFAEL ALEJANDRO LARA RESENDIZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTO R. MÉNDEZ DE LA CRUZ

MÉXICO, D. F.

Marzo 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primera instancia al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **UNAM**.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) por la beca otorgada (No. 189389) para realizar la maestría. Asimismo, agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (**PAPIIT-UNAM**) por el apoyo económico otorgado al proyecto No. IN213405.

A los miembros del comité tutorial: **Dr. Eduardo Morales Guillaumín** y **Dr. Enrique Martínez Meyer** por su interés, ayuda y observaciones tan pertinentes que fueron de gran importancia para el trabajo.

Al **Dr. Gustavo Casas Andrew** y al **Dr. Adrián Nieto Montes de Oca** por sus valiosas aportaciones al escrito como parte del jurado.

AGRADECIMIENTOS

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** y al **Instituto de Biología**.

Al **Dr. Fausto Méndez de la Cruz** por su apoyo, sugerencias y opiniones acerca del trabajo, pero sobre todo por su amistad y por tener la confianza en mí para la realización de este trabajo.

A **Claudia Ballesteros** y a **Gabriela Monroy** por su apoyo con los modelos y mapas.
A **Rodolfo Collazo** por sus comentarios sobre el trabajo.

A todos mis amigos y compañeros: a **Aníbal** por tu amistad y apoyo durante este posgrado, a **Víctor** por su apoyo en tantos momentos. A los de siempre: **Abraham, Alejandrina, Ambar G., Chavela, Claudia “Mariana”, Cris, Diego, Edna, Eric, Ericka, Gaby, Gaby “Güera”, Gerardo, Gissel, Gustavo, Juan Carlos, Karina, Montserrat, Patty, Sandra y Tania**, a todos ustedes por animarme y demostrarme su amistad desde siempre.

A los compañeros del laboratorio de herpetología: **Ángela, Gastón, Jaime, Martha, Norberto y Rubi** por hacer más agradable la estancia en él.

A la familia **Serreto-Pérez** por su hospedaje en Houston, a la familia **Lara-Resendiz** por la beca “familiar” y a toda la familia **Robles-Núñez**.

A la **Colección de Herpetología** del Instituto de Biología de la UNAM, también al Museum Vertebrate of Zoology, Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley California Academy of Science, por facilitar las bases de datos.

Al **Vivario** de la **FES-Iztacala** por el alimento para las lagartijas.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a toda mi familia por el gran, gran apoyo que ha tenido conmigo, en especial a mis papás: **Samadar Resendiz Zúñiga** y **Rafael Lara García** nuevamente por su apoyo incondicional, por ser parte fundamental en mi vida. Los quiero y siempre valoraré su esfuerzo. A mis hermanas **Karina L. R.** y **Estefanía L. R.** son las niñas más importantes en mi vida, siempre están en mi corazón. También a **Ambar Gissel R. N.** con quien he compartido momentos inolvidables, gracias por tu apoyo y por el cariño que me has demostrado. A **Salvador** y **Eliuth** por permitirme vivir con ustedes, su apoyo fue muy importante. A las personas que han tenido influencia en mí, para seguir este camino.

También quiero dedicar a todas aquellas personas que nunca me dejaron solo y que estuvieron conmigo física y moralmente.

ÍNDICE

ÍNDICE	1
1. RESUMEN	2
ABSTRACT	3
2. INTRODUCCIÓN	4
3. ANTECEDENTES	6
3.1. TERMORREGULACIÓN	6
3.2. EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD	7
3.3. <i>SCELOPORUS AENEUS</i> Y <i>S. BICANTHALIS</i>	8
3.4. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS	9
4. OBJETIVOS	10
4.1. GENERAL	11
4.2. ESPECÍFICOS.....	11
5. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO	12
5.1. <i>SCELOPORUS AENEUS</i>	12
5.2. <i>SCELOPORUS BICANTHALIS</i>	12
6. DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO	14
7. MATERIAL Y MÉTODOS	16
7.1. TRABAJO DE CAMPO	16
7.2. TRABAJO DE LABORATORIO	17
7.3. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS	18
8. RESULTADOS	20
8.1. SELECCIÓN DE TEMPERATURAS CORPORALES DE CAMPO Y LABORATORIO	20
8.1.1. <i>Temperaturas de campo</i>	20
8.1.2. <i>Temperaturas preferidas</i>	23
8.1.3. <i>Temperaturas operativas</i>	24
8.2. ÍNDICES DE EFICIENCIA DE LA TERMORREGULACIÓN	25
8.2.1. <i>Precisión de la termorregulación</i>	25
8.2.2. <i>Calidad térmica del hábitat</i>	26
8.2.3. <i>Eficiencia de la termorregulación</i>	27
8.3. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS	29
9. DISCUSIÓN	34
9.1. SELECCIÓN DE TEMPERATURAS CORPORALES DE CAMPO Y LABORATORIO	34
9.1.1. <i>Temperaturas de campo</i>	34
9.1.2. <i>Temperatura preferida</i>	36
9.2. TERMORREGULACIÓN	38
9.3. EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD	44
9.4. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS	46
10. CONCLUSIONES	49
11. LITERATURA CITADA	51
ANEXOS	56

1. RESUMEN

Los reptiles son organismos ectotérmicos que obtienen su calor corporal por medio del ambiente. En altas elevaciones el comportamiento termorregulador es fundamental para compensar las extremas y fluctuantes temperaturas ambientales. La viviparidad, de acuerdo con la hipótesis del clima frío, surge en altas elevaciones y sugiere beneficios térmicos a las hembras gestantes vivíparas. El presente trabajo comparó los requerimientos térmicos y evaluó la eficiencia de la termorregulación de las especies hermanas *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* con diferente modo reproductor al límite de su distribución altitudinal en el estado de México y se analizó el nicho ecológico y la distribución potencial de ambas especies. Las lagartijas resultaron ser eficientes termorreguladoras en altas elevaciones compensando por medio del comportamiento termorregulador la baja calidad térmica de las fluctuantes y adversas temperaturas ambientales; los requerimientos térmicos de ambas especies fueron similares, sugiriendo que la distribución de la especie ovípara está limitada en su elevación debido a los requerimientos de los huevos en los nidos no al de los adultos. Además las distribuciones geográficas de las especies mantuvieron características similares, pero *S. bicanthalis* ocupa áreas de mayores elevaciones debido al eficiente comportamiento termorregulador. Es pertinente mencionar que las hembras vivíparas gestantes también tuvieron una alta eficiencia termorreguladora, lo que seguramente proporcionó beneficios térmicos al desarrollo embrionario, a diferencia de la especie ovípara que deposita los huevos en sitios expuestos a temperaturas fluctuantes exponiendo térmicamente a la nidada.

ABSTRACT

Reptiles obtain their body heat from the environment. Thermal behavior is a fundamental strategy used to compensate for fluctuating and adverse environmental temperatures in areas with high elevation. The evolution of viviparous lizards has been explained through the cold-climate hypothesis. According to this model, viviparity evolved at high altitudes and latitudes, where viviparous pregnant females may provide optimal temperatures to their embryos by thermoregulatory behavior. This study compared the thermal requirements and evaluated the thermal efficiency of the sibling species *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* with different reproductive mode in high elevation environments in Mexico State and I analyzed the ecological niche and potential distribution of both species. Lizards are efficient thermoregulators in high elevations in spite of the low thermal quality offered by the habitat by mean thermal behavior, thermal requirements are similar between both species, suggesting than the oviparous species is limited in its elevational distribution due to the thermal requirements of nesting eggs compared with the adults. Moreover, geographical distributions are conserved between both species, but the viviparous species invades higher elevations due to efficient thermoregulatory of pregnant females providing thermal benefits for its embryos compare with the oviparous species *S. aeneus* than oviposite in risk sites with fluctuating temperatures.

2. INTRODUCCIÓN

La regulación de la temperatura es de suma importancia en la mayoría de los aspectos de ecología y comportamiento de los reptiles, debido a su condición de ectotermos, los cuales obtienen su calor corporal por medio del ambiente, principalmente de radiación solar (Avery, 1979; Huey, 1982). Muchos reptiles regulan efectivamente su temperatura corporal (T_b) por medio del comportamiento termorregulador que permite mantener una T_b relativamente constante y diferente a la que les provee el ambiente, compensando las altas o bajas temperaturas (Vitt, 1974; Avery, 1982; Huey, 1982). En el caso de los ambientes extremos, este comportamiento es fundamental para compensar las fluctuantes temperaturas ambientales y mantener una T_b constante y óptima para los procesos fisiológicos (Tinkle y Gibbons, 1977).

Las principales estrategias para la obtención de calor por parte de los reptiles son por conducción y convección, seleccionando diferentes microhábitats y sustratos, la orientación con respecto al sol, la postura y movimientos del cuerpo y la duración del periodo de actividad son algunas estrategias del comportamiento termorregulador que permiten aprovechar y manipular el flujo térmico para poder realizar todos sus procesos biológicos, como la alimentación, crecimiento, supervivencia y, muy importante, para la reproducción (Avery 1982; Bartholomew, 1982).

Los reptiles habitan en la mayoría de ambientes, excepto en las regiones polares. El número de especies decrece cuando aumenta la latitud y la elevación, siempre relacionado con la dependencia térmica, sin embargo pueden sobrevivir en condiciones de temperaturas adversas por medio de adaptaciones morfofisiológicas y de conducta, por lo tanto, es importante estudiar la regulación de la temperatura de los reptiles en ambientes fríos, como los de alta montaña, para analizar la asociación que tiene la termorregulación con su distribución, invasión y colonización de ambientes fríos.

Hasta la fecha, la hipótesis más aceptada sobre el origen y evolución de la viviparidad en reptiles Squamata es el modelo de clima frío (Packard *et al.*, 1977; Tinkle y Gibbons, 1977; Shine, 1985). De acuerdo con este modelo, la viviparidad evolucionó en altas elevaciones y

altas latitudes proporcionando beneficios térmicos al retener los huevos durante un periodo mayor. La viviparidad propiciaría que las hembras gestantes en climas fríos pudieran termorregular para mantener a los embriones a temperaturas óptimas en comparación con las temperaturas que tendrían los huevos en el nido, también sería ventajoso en hábitats muy húmedos o secos (Mathies y Andrews, 1995). Las hembras de varias especies de lagartijas cuando están gestantes, muestran variantes T_b s y seleccionadas en laboratorio (T_{sel}), aparentemente por que la T_b de actividad perjudica a los embriones, por lo tanto, la T_b con frecuencia varía estacionalmente en función del estado reproductor de las hembras seleccionando altas o bajas temperaturas corporales dependiendo de las relaciones filogenéticas y del tipo de hábitats que ocupan (Mathies y Andrews, 1997; Andrews *et al.*, 1997).

Las evidencias usadas para apoyar la hipótesis del clima frío son: que existe gran proporción de especies vivíparas habitando en altas latitudes y elevaciones, siendo la viviparidad el modo reproductor más común en climas fríos. Además, que los recientes orígenes de la viviparidad están asociados con recientes invasiones a mayores latitudes y altitudes caracterizadas por bajas temperaturas (Guillette, 1982; Shine, 1985; Mathies y Andrews, 1995; Hodges, 2004).

En el orden Squamata (lagartijas y serpientes) aproximadamente el 20% de las especies son vivíparas. La viviparidad se ha desarrollado 100 o más veces independientemente en este taxón (Shine, 1985). El género *Sceloporus* incluye cerca de 80 especies, de las cuales aproximadamente el 60% son ovíparas (Sites *et al.*, 1992; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998). La viviparidad surge aparentemente en cuatro ocasiones, una en el clado *megalepidurus*, *grammicus*, *torquatus*, otra en el grupo *formosus*, y dos veces en el grupo *scalaris* que contiene especies ovíparas y vivíparas, sugiriendo que la viviparidad en este grupo es reciente (Benabib *et al.*, 1997; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998).

Dentro del grupo *scalaris*, parece ser que la viviparidad se desarrolló dos veces: una en *Sceloporus goldmani*, dentro del clado norteño formado por *S. scalaris*, *S. chaneyi* y *S. goldmani*, y la otra en *S. bicanthalis*, incluido dentro del grupo sureño formado por *S. aeneus* y *S. bicanthalis* (Benabib *et al.*, 1997). En éste último, la especie vivípara *S. bicanthalis* tiene

mayor intervalo altitudinal y reemplaza a su especie hermana ovípara *S. aeneus* en elevaciones mayores de 3000 m en la parte central del Eje Neovolcánico Transversal de México (Camarillo, 1990); donde es posible encontrar a ambas especies de *Sceloporus*; la distribución altitudinal de *S. aeneus* se encuentra restringida hasta los 3000m, mientras que *S. bicanthalis* alcanza incluso más de 4000 m (Benabib *et al.*, 1997; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998; Andrews *et al.*, 1999).

Además de la variación en el modo reproductor, también se ha registrado que la mayor actividad fisiológica del ciclo reproductor de las especies ovíparas en *Sceloporus* es en primavera-verano, mientras que en las especies vivíparas está asociada a la estación de invierno. En el caso particular las hembras de *S. aeneus* (ovípara) el ciclo reproductor muestra dicho patrón estacional por que tienen que ovipositar en condiciones favorables, mientras que las hembras *S. bicanthalis* difiere del patrón típico exhibido por la mayoría de especies vivíparas, dado que presenta actividad reproductora continua por que pueden mantener los huevos en el útero (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998; Hernández-Gallegos *et al.*, 2002). La evolución de la viviparidad, el cambio en la fenología de la reproducción y la invasión a mayores altitudes pueden estar relacionados con los requerimientos térmicos, la regulación de la temperatura y con el nicho ecológico.

3. ANTECEDENTES

3.1. TERMORREGULACIÓN

Los estudios de ecología térmica y los análisis de termorregulación han sido importantes para el entendimiento de diversos temas relacionados con ecología, fisiología, comportamiento y evolución de los organismos ectotérmicos (Avery, 1979; Hertz *et al.*, 1993). Los primeros trabajos relacionados con el ajuste de la T_b en reptiles se han realizado desde la década de los 40's, describiendo aspectos de termorregulación en lacertilios del género *Sceloporus* durante su periodo de actividad y resaltando la influencia de la temperatura ambiental y del comportamiento termorregulador. Además, se mencionó que la T_b oscila entre los 34 y 36 °C como característica conservadora entre los diferentes taxones de lagartijas (Cowles y Bogert, 1944; Bogert, 1949).

Se han empleado diversos métodos para evaluar la regulación de la temperatura y una de las más utilizadas ha sido el análisis de regresión de T_b y temperatura del aire (T_a) o temperatura del sustrato (T_s), en donde una pendiente de cero o cercana sugiere termorregulación activa, mientras que una pendiente cercana a uno sugiere termoconformidad. La principal desventaja de este método es que la T_a y la T_s son sólo algunos de muchos factores biofísicos que actúan sobre la T_b de los ectotermos y no incorpora otros factores que potencialmente influyen en la T_b como la posición con respecto al sol, el tipo de microclima, el horario, la estación del año, etc. (Avery, 1979; Hertz *et al.*, 1993). La evaluación de varias especies de lacertilios de zonas templadas y tropicales se estudio con este método para conocer su ecología térmica, mediante las interacciones de T_b con T_a y T_s , catalogando a las especies como termoconformistas cuando mantienen las temperaturas de su hábitat como las del género *Xenosaurus* y las especies con un comportamiento totalmente termorregulador como el género *Sceloporus* (Avery, 1982; Bartholomew, 1982; Huey, 1982; Lemos-Espinal *et al.*, 2002).

En trabajos recientes se ha evaluado la precisión y la efectividad de la regulación de las T_b s de diferentes especies de lagartijas, serpientes y anfisbénidos, a través de la T_b de campo, la temperatura seleccionada en gradiente térmico de laboratorio (T_{sel}) y las temperaturas

ambientales u operativas (T_e) disponibles para los organismos mediante el empleo de modelos de cobre que se aproximan en forma y tamaño al animal analizando la oferta térmica de su ambiente (Hertz *et al.*, 1993; Seebacher y Shine, 2004; Blouin-Demers y Nadeau, 2005). Un ambiente térmicamente heterogéneo como lo predice el modelo de termorregulación en lacertilios (Huey y Slatkin, 1976) permite a las lagartijas tener un control más preciso en la selección de T_b adecuada para el desempeño de sus diferentes procesos fisiológicos.

3.2. EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD

Se han propuesto diversas teorías para explicar el origen de la viviparidad en reptiles, evaluando los costos y beneficios de la oviparidad y viviparidad, pero sobre todo, enfocándose en las ventajas de la viviparidad en términos de supervivencia de los huevos retenidos en el oviducto contra los que se depositan en el nido. La viviparidad puede ser ventajosa en lugares fríos e impredecibles (Tinkle y Gibbons, 1977), en grandes elevaciones asociadas a climas fríos o extremos (Guillette *et al.*, 1980), en zonas con suelos muy húmedos o en zonas áridas (Packard, 1966), siempre asociado a la desecación de los huevos, infestación por microorganismos o a la malformación de los embriones debido a las altas o bajas temperaturas (Packard *et al.*, 1977; Guillette, 1981a; Shine, 1985).

La hipótesis más aceptada acerca del origen de la viviparidad es el modelo del clima frío, la cual propone que la termorregulación conductual permite que la T_b de las hembras gestantes sea la óptima, además, la retención de los huevos en el útero aportaría un beneficio térmico para el desarrollo de los embriones a diferencia de los nidos, tal capacidad podría llevar eventualmente a la viviparidad (Guillette *et al.*, 1980; Qualls *et al.*, 1997; Packard *et al.*, 1977; Shine, 1985; Tinkle y Gibbons, 1977). *Sceloporus aeneus* normalmente oviposita en los estadios 28-31, pero tiene la facultad de extender la retención de los huevos en el útero hasta el estadio 36 (Andrews y Mathies, 2000; Meza, 2004), lo que indica que el incremento en la retención de huevos está asociado con la viviparidad (Blackburn, 1995). Tinkle y Gibbons (1977), sugirieron que los ambientes extremos han favorecido selectivamente a las hembras que pueden prolongar la

retención de los huevos, ya que tienen la capacidad de “elegir” el tiempo adecuado de oviposición.

3.3. *SCELOPORUS AENEUS* Y *S. BICANTHALIS*

Hasta la fecha existen una gran cantidad de estudios relacionados con las especies hermanas *S. aeneus* y *S. bicantalis* que representan un buen modelo para explicar el origen de la viviparidad, debido a las diferencias en el modo reproductor que presentan, al corto tiempo de divergencia, la capacidad de *S. aeneus* de retener los huevos (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998), a las características morfológicas que conservan, a los patrones altitudinales de distribución y las características del hábitat que apoyan la hipótesis del clima frío (Guillette, 1981a, 1981b, 1982; Guillette y Jones, 1985; Guillette y Smith, 1985; Benabib *et al.*, 1997).

Hasta antes de 1980, ambas lagartijas eran consideradas poblaciones de la misma especie debido a la similitud morfológica (Smith *et al.*, 1993a). Sin embargo, los estudios de Guillette (1981a; 1981b; 1982), Guillette y Jones (1985) y Guillette y Smith (1985) confirmaron la existencia de dos especies con diferente modo reproductor; además, estos autores redefinieron a las especies basándose en la coloración, número de escamas caudales y morfología del sistema reproductor.

Además, diversas poblaciones fueron estudiadas en términos de reproducción (Hernández, 1995; Manríquez, 1995; Hernández-Gallegos *et al.*, 2002 Rodríguez-Romero *et al.*, 2004; Meza, 2004; Rodríguez-Romero *et al.*, 2002), demografía (Rodríguez, 2004) y aspectos de ecología térmica (Andrews *et al.*, 1999; Lemos-Espinal *et al.*, 2002) enfocándose en los requerimientos térmicos en el campo y de laboratorio principalmente.

3.4. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

El nicho es un concepto central en biogeografía, sistemática y ecología desde hace algunos años, por lo menos desde Grinnell (1916). Aunque se han propuesto muchas definiciones de nicho, la definición integral introducida por Hutchinson (1957) es particularmente extensa y útil: el nicho es el sistema de las condiciones bióticas y abióticas en las cuales una especie puede persistir y mantener tamaños estables de la población, visto este lugar como un espacio multidimensional o

de hipervolumen en el cual cada punto está definido por algún valor de las variables ecológicas. Asimismo propuso el nicho fundamental y el realizado, el primero describe las condiciones abióticas (hipervolumen) en las cuales una especie puede persistir, mientras que el nicho realizado describe las condiciones en las cuales una especie persiste dado la presencia de otras especies (por ejemplo, competencia y depredación) las cuales permiten a las especies y sus poblaciones vivir sin necesidad de migración (Wiens y Graham, 2005). Las especies pueden ser afectadas por múltiples factores, tales como la temperatura, que puede ser considerada como el factor limitante más importante de la distribución de las especies.

Estudios recientes han probado la efectividad del Modelado de nichos ecológicos con el programa GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Prediction; Stockwell y Peters, 1999), que es una herramienta computacional que permite predecir la extensión y ubicación de áreas que potencialmente pueden ser utilizadas por las especies (Hutchinson, 1981; Sánchez-Cordero *et al.*, 2003). Es importante mencionar que al incluir a los factores bióticos y abióticos, el concepto de distribución se modifica hacia un concepto más propio y correcto del nicho ecológico. Al emplear modelos cuantitativos que incluyan ambos tipos de factores en el Modelado del área de distribución de una especie, lo que realmente se modela es el nicho fundamental de la especie (Soberón y Peterson, 2005).

Basándose en los puntos anteriores, el presente trabajo se enfocó en conocer diversas variables y aspectos relacionados con la termorregulación de lagartijas de altas elevaciones, comparando una población ovípara (*S. aeneus*) al límite de distribución altitudinal (3200m) con una población de la especie hermana vivípara (*S. bicantalis*) de mayor elevación (4150m). Dichas especies comparten características morfológicas, ecológicas, conductuales y de ocupación de hábitat, debido al corto tiempo de divergencia, sugiriendo un buen modelo para determinar si los requerimientos térmicos específicos de la especie ovípara pudieran imposibilitar la ocupación de mayores elevaciones. Asimismo, responder 1) ¿cómo estas lagartijas pueden mantener altas y constantes temperaturas corporales en ambientes extremadamente fríos? 2) ¿existe un efecto del sexo y de la presencia o ausencia de embriones en oviducto sobre la

termorregulación? Para esto se propone emplear los parámetros de calidad, precisión y eficiencia de la regulación de la temperatura (Hertz *et al.*, 1993). Los ambientes con temperaturas extremosas, como los de alta montaña, podrían obligar a las lagartijas a incrementar los mecanismos de termorregulación, para que la viviparidad pueda representar una ventaja en grandes elevaciones en términos de termorregulación.

Por otro lado, ya que los modelos de nichos ecológicos pueden ser interpretados en un espacio geográfico, representado la distribución potencial de las especies, se empleará esta herramienta para abordar las similitudes en las áreas e intervalos de distribución espacial de ambas especies, para contrastarlas y analizarlas con respecto al modo reproductor y al periodo de reproducción, modelando el nicho ecológico anual y durante estaciones del año específicas para interpretar los patrones reproductores en altas elevaciones.

4. OBJETIVOS

4.1. GENERAL

Determinar los requerimientos térmicos y la eficiencia de la termorregulación de *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* en el límite de su distribución altitudinal en el Volcán Nevado de Toluca y determinar el nicho ecológico de ambas especies.

4.2. ESPECÍFICOS

Comparar los requerimientos térmicos de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* entre sexos y durante las estaciones del año.

Determinar la calidad térmica del hábitat, la precisión y la eficiencia de la termorregulación de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* en el volcán Nevado de Toluca.

Determinar si las hembras gestantes tienen mayor eficiencia en la termorregulación que hembras no gestantes y machos.

Modelar el nicho ecológico anual y estacional de *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*.

5. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

5.1. *SCELOPORUS AENEUS*.

Sceloporus aeneus (Figura 1) presenta un tamaño máximo de 78 mm de longitud hocico-cloaca (LHC), coloración dorsal de fondo pardo con dos pares de bandas de color amarillo claro (un par en los costados que se extienden desde las escamas supralabiales hasta el inicio de la cola, otro par que se extiende desde la región parietal y continúa a lo largo del cuerpo hasta la cola) y manchas oscuras en la región dorsal. La región ventral es de color claro en ambos sexos, aunque en los machos la región gular es de color negro o azul y nunca forma patrones en forma de barras y se presentan coloraciones vistosas en los costados que pueden ser azules, naranjas o amarillas; a diferencia de las hembras, en las que el vientre es immaculado (Smith *et al.*, 1993b).

Lagartijas de actividad diurna y habitan en lugares con vegetación de tipo zacatonal alpino con pinos y con pastos amacollados de los géneros *Festuca*, *Calamagrostis* y *Eryngium*. Se caracterizan por ser ovípara, su mayor actividad reproductora es en primavera y verano, la nidada es de 8 a 9 huevos y la anidación se da sobre montículos de tierra suelta que sacan algunos mamíferos cavadores. Se trata de una especie endémica del centro de México y el intervalo altitudinal va desde los 2250 hasta los 3100 msnm (Benabib *et al.*, 1997).

5.2. *SCELOPORUS BICANTHALIS*.

Sceloporus bicantalis (Figura 2) es una lagartija vivípara con un patrón reproductor continuo. Su tamaño es de aproximadamente 70 mm de LHC máxima, de color pardo en la parte dorsal, con dos pares de líneas longitudinales de color claro que van desde la cabeza hasta la cola (un par en la región dorsolateral y otro en la región lateral) y manchas de color negro en el dorso, vientre y región gular, en esta última forma patrones barrados (a diferencia de *S. aeneus*). Sus hábitos son diurnos; la vegetación predominante donde habita está compuesta por pinos y varios tipos de pastos de los géneros *Festuca*, *Calamagrostis* y *Muhlenbergia*. Su distribución se restringe al Eje Neovolcánico de México y altitudinalmente va desde los 1850 hasta los 4250 msnm (Benabib *et al.*, 1997; Andrews *et al.*, 1999).



Figura 1. *Sceloporus aeneus*



Figura 2. *Sceloporus bicanthalis*

6. DESCRIPCIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

Se determinaron dos áreas de estudio para realizar el trabajo de campo, ubicadas en el Estado de México. Las localidades establecidas fueron: (i) “El Mapa” en las cercanías del volcán Nevado de Toluca y (ii) en la cima del Volcán, en donde es posible encontrar a *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, respectivamente, a una distancia de 14 km entre sitios.

El área de estudio para *S. aeneus* (denominada “El Mapa”) se localiza al suroeste de Toluca, en las coordenadas 19° 11' 49.6'' de latitud norte y 99° 50' 46.3'' de longitud oeste, a 4 kilómetros del poblado Buena Vista, sobre la carretera Federal Toluca-Temascaltepec. Se encuentra a una altitud de 3200 msnm presenta un clima semifrío subhúmedo con lluvias en verano (INEGI, 2004), la temperatura media anual es de 12 a 16 °C, la precipitación total anual oscila entre los 1000 mm. El tipo de vegetación (Figura 3) corresponde a bosque templado, en el que predominan los pinos *Pinus hartwegii* y *P. montezumae*, el resto de la vegetación son pastizales de los géneros *Festuca* y *Calamagrostis* (Rzedowski, 1981).

La cima del Volcán Nevado de Toluca se localiza en las coordenadas 19° 07' 9.6'' de latitud norte y 99° 44' 50.3'' de longitud oeste. Se encuentra a una altitud de 4150 msnm y presenta un clima de tipo Frío o Glacial con una temperatura media anual de 3.9 y temperaturas mínimas y máximas de 2.4 y 5.2 °C respectivamente, la precipitación total anual es de 1229 mm (INEGI, 2004). El tipo de vegetación (Figura 4) corresponde a pastizal dominado por las especies *Festuca tolucensis*, *Calamagrostis tolucensis* y *Eryngium protiflorum* (Rzedowski, 1981).

Ambas zonas corresponden a la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico caracterizado por el predominio de rocas volcánicas cenozoicas. El volcán Nevado de Toluca está formado por rocas andesíticas, conos cineríticos y derrames de lavas. El tipo de suelo corresponde a Andosol húmico y Litosol y perfil de textura media. Pertenecen a la región hidrológica “Lerma-Santiago” (INEGI, 2004).



Figura 3. Panorámica de la vegetación característica de la localidad "El Mapa" a 3200 msnm.



Figura 4. Panorámica de la vegetación característica en la cima del Volcán Nevado de Toluca a 4150 msnm.

7. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1. TRABAJO DE CAMPO

Se efectuaron salidas mensuales a las áreas de estudio a partir del mes de enero de 2005 hasta febrero de 2006 y se destinaron 3 días efectivos de trabajo a cada localidad. Para el muestreo se delimitó un cuadrante de media hectárea (50 x 100m), delimitado en la periferia con marcas en árboles y rocas y se capturó el mayor número posible de *Sceloporus* de cada especie para su estudio revisando cuidadosamente entre la vegetación y las rocas que puedan ser utilizadas por las lagartijas, se atraparon con caña de pescar o manualmente, y se marcaron permanentemente por el método de corte de falanges, siguiendo la clave de Medica *et al.*, (1971), citado en Ferner (1979). Los muestreos se realizaron de las 09:30 a 19:00 horas.

A cada lagartija capturada se le tomaron los siguientes datos: hora de captura para analizar los periodos de actividad; tipo de sustrato donde fue encontrada, longitud hocico cloaca (± 0.1 mm) utilizando una regla de plástico transparente; peso corporal (± 0.1 gr) con una pesola de 5.0 o 10.0gr, el sexo y la condición reproductora de las hembras determinada por palpación de la región abdominal para detectar folículos o embriones. Adicionalmente se le tomó la temperatura corporal (T_b) con un termómetro de lectura rápida Miller-Weber (precisión 0.1 °C) considerando que las lagartijas que requirieron un esfuerzo mayor a 45 segundos para su captura, fueron excluidas del análisis de temperatura (Mathies y Andrews, 1995; Andrews *et al.*, 1999). Después de tomar los datos, todas las lagartijas colectadas fueron llevadas al laboratorio para obtener las temperaturas preferidas y los índices de eficiencia térmica. Dichas lagartijas fueron separadas por localidades y por sexos; se mantuvieron en el Bioterio del Instituto de Biología de la UNAM en encierros de 60 x 40 cm con arena de acuario, troncos y pastos, a una temperatura de 28 °C aproximadamente, la alimentación fue a base de insectos (tenebrios y gusanos de cera) y se hidrataron con un aspersor diariamente.

Para obtener las temperaturas operativas (T_e ; Hertz, *et al.*, 1993) se colocaron 20 modelos de cobre del tamaño del organismo en cada localidad. Los tipos de sustratos en la cima del volcán fueron: (i) roca (rocas aisladas con diámetro ≥ 25 cm); (ii) dentro del pasto amacollado

(*Festuca toluensis*); (iii) en el borde de los pastos (transición pasto-tierra) y (iv) parches de suelo. En la localidad de El Mapa se distingue la vegetación típica con igual número de sustratos: (i) dentro del pasto amacollado (*Festuca toluensis*); (ii) en el borde del pasto amacollado; (iii) sobre pasto corto y (iv) bajo el pasto. Se tomó la temperatura de todos los modelos en intervalos de 60 minutos de 10:30 a 18:30. En cada muestreo se registró la hora, el microhábitat donde se posicionaron los cobres y la temperatura del modelo. Las medidas de T_e fueron subdivididas por estación (primavera = marzo-junio, verano = junio-septiembre, otoño = septiembre-diciembre e invierno = diciembre-marzo).

7.2. TRABAJO DE LABORATORIO

Posteriormente se obtuvo el intervalo de temperaturas preferidas o seleccionadas en el laboratorio (Set-Point = T_{set}). Se utilizaron dos cajas de madera de 150 x 50 x 15cm (largo, ancho y alto), divididas a lo largo en cinco carriles de 10 centímetros cada uno. Para lograr el gradiente de temperatura se colocaron tres focos de 150 watts a 50 centímetros por encima e inicio de la caja; a la mitad se colocaron dos focos de 150 watts a 100 centímetros de altura, y al final de los cajones (el punto más frío) fue igual a la temperatura del aire del cuarto (18 a 20 °C), para tener un gradiente de 50 a 20 °C.

Para que las lagartijas usaran de manera eficiente el gradiente térmico, se aclimataron durante dos horas previo a la toma de datos (Mathies y Andrews, 1995); el T_{set} de las lagartijas se registró con un termómetro Miller-Weber durante su horario de actividad (10:30 hasta las 18:30) a cada hora. Con las temperaturas de laboratorio se obtuvieron los intervalos de temperaturas seleccionadas en laboratorio (T_{set}) de acuerdo con el método de Hertz *et al.*, 1993, utilizando las temperaturas del 50% de los datos centrales de cada individuo se obtuvieron los límites inferior (25%) y superior (75%) para cada especie.

Con los datos obtenidos de la T_b , T_{set} y T_e se obtuvieron los d_b y d_e de manera individual. La d_b (precisión en la termorregulación) es la diferencia en el número absoluto entre la T_b y el T_{set} . Para el cálculo del índice d_b , se comparó específicamente la T_b con el límite inferior o superior del T_{set} . Cuando el valor fuera menor al intervalo, se sacó la diferencia con el límite inferior y

cuando el valor de T_b estuvo por encima se contrastó con el valor superior del T_{set} . Esto es, si la $T_b < T_{set}$, se calcula de la siguiente forma $d_b = T_b - T_{set}$ (límite inferior) y similarmente, si la $T_b > T_{set}$ es $d_b = T_b - T_{set}$ (límite superior).

Cuando los valores de T_b estuvieron dentro del intervalo se consideró d_b igual a cero, valores altos de d_b implican una falta de la regulación de la temperatura, mientras que valores bajos (cerca de cero) implican alta precisión por parte del organismo. Análogamente, d_e (calidad térmica del hábitat) es la desviación en número absoluto entre la T_e y el T_{set} , resulta un indicador cuantitativo del promedio térmico de un hábitat desde la perspectiva del organismo. Se tomó en cuenta el tipo de sustrato donde fueron encontrados los organismos; valores altos indican baja calidad térmica y un hábitat con un d_e igual o cercano a cero son térmicamente ideales. Esto se realizó por sexo, condición fisiológica de las hembras y estación del año.

Posteriormente, con los promedios de d_b y d_e (\bar{d}_b y \bar{d}_e) se calculó la eficiencia de la termorregulación (E), con la siguiente ecuación: $E = 1 - (\bar{d}_b / \bar{d}_e)$, en donde, una E igual o cercana a cero, se refiere a organismos que no están termorregulando, y que se están comportando como termoconformistas. En cambio una E cercana a uno se refiere a organismos que son activamente termorreguladores (Hertz *et al.*, 1993).

Cuando los datos analizados cumplieron los requerimientos para el uso de pruebas paramétricas (normalidad y homogeneidad de varianzas) se utilizaron Análisis de Varianza (ANOVA) de una y dos vías y pruebas de t para realizar comparaciones. En caso contrario, los datos se sometieron a la prueba de Kruskal-Wallis para comparación de varianzas o pruebas de Mann-Whitney para datos no paramétricos. Para analizar los patrones de actividad se compararon con una prueba estadística de X^2 . La significancia fue de $P < 0.05$ (Sokal y Rohlf, 2000).

7.3. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

El primer paso para modelar los nichos ecológicos, fue realizar una investigación en reportes de literatura, ejemplares y bases de datos de colecciones nacionales e internacionales y observaciones directas realizadas en campo con Sistema de Posicionamiento Global (GPS) para

generar un inventario de localidades de las especies. Se construyó una base de datos estandarizada con la siguiente información: Especie, Estado, Municipio y Localidad con sus respectivas referencias geográficas (latitud y longitud) en grados decimales que se obtuvieron mediante un mapa topográfico del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI, 2004). Los registros de las especies se redujeron a combinaciones únicas de latitud y longitud para ser procesadas.

Se utilizó el algoritmo de inteligencia artificial Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) para la elaboración de los modelos de nicho multidimensional. Este paquete es un sistema diseñado para producir una serie de reglas que definen las condiciones ecológicas en las que una especie se encuentra (su nicho ecológico; Hutchinson, 1981), utilizando como información base los lugares de colecta de las especies y mapas digitales de 23 variables ambientales, 19 climáticas o medioambientales y cuatro topográficas (Anexo 1) que caracterizan la condiciones ecológicas locales de los punto georreferenciados para cada una de las especies, a cada especie le corresponde un conjunto de valores de nicho que lo describen. Los datos topográficos y climáticos fueron trabajados a una resolución espacial de 1 Km². GARP selecciona aleatoriamente un método de modelado entre una serie de opciones, genera reglas de predicción y las evalúa estadísticamente; si el modelo es satisfactorio, la regla ambiental se retiene. Este proceso se repite hasta que los modelos no mejoran más allá de un valor crítico. Finalmente, el modelo generado en espacio ecológico es proyectado a un escenario geográfico y se produce un mapa que muestra los sitios en donde es probable encontrar a las especies por similitudes ecológicas (Stockwell y Noble, 1992; Stockwell y Peters, 1999).

La optimización de la calidad del modelo consistió en desarrollar 1000 repeticiones para cada entidad y se seleccionaron los mejores 10 modelos basándose en: (i) la calidad del modelo; (ii) la variación entre modelos, esto implica una relación inversa entre los errores de omisión (fuera de área de distribución verdadera) y los errores de la comisión (incluyendo las áreas no realmente habitadas); y (iii) los mejores modelos (según el error estándar). De tal manera que

estos modelos, fueron combinados en Arc View para obtener un mapa final del consenso de los modelos probados estadísticamente con X^2 .

Fueron preparados para el análisis dos modelos de nicho ecológico: (i) Anual (distribución potencial de ambas especies); usando valores promedio anual de variables climáticas; y (ii) Estacional: (Ver Martínez-Meyer *et al.*, 2004) usando los valores promedio de las variables climáticas de las estaciones reproductoras de *S. aeneus* (durante primavera y verano de abril a septiembre) y *S. bicanthalis* (reproducción continua; Méndez de la Cruz *et al.*, 1998; Hernández-Gallegos *et al.*, 2002).

Con los puntos de presencia, se limitaron los mapas de distribución a la región del país en donde se conoce la presencia de la especie. Se excluyeron los sitios del país donde es bien sabido que no están presentes *S. aeneus* y *S. bicanthalis*. La similitud del nicho fue estimada con el porcentaje de puntos de la entidad A que cayeron dentro del área de predicción del modelo de la entidad B, y viceversa. El área total de la distribución potencial de los modelos fue calculada y se comparó por medio de porcentajes del área que comparten ambas especies.

8. RESULTADOS

8.1. SELECCIÓN DE TEMPERATURAS CORPORALES DE CAMPO Y LABORATORIO

8.1.1. Temperaturas de campo

El promedio de la T_b de *S. aeneus* (Tabla 1) fue de 29.9 ± 0.35 °C ($n = 104$). Las hembras de *S. aeneus* se encontraron en estadio reproductor (vitelogénicas o grávidas) de marzo a julio de acuerdo con Méndez-de la Cruz *et al.*, (1998), durante el resto del año únicamente se registraron hembras no gestantes. Por otro lado, la población de *S. bicanthalis* de la cima del volcán presentó una T_b (Tabla 1) promedio de 27.8 ± 0.31 °C ($n = 157$). A lo largo del año se encontraron hembras preñadas y no preñadas de acuerdo con Hernández-Gallegos *et al.*, (2002).

El análisis de varianza de dos vías encontró que las T_b s de los machos, las hembras y las hembras gestantes no fueron estadísticamente diferentes, mantienen T_b s de campo muy similares ($F_{2, 255} = 0.723$, $P = 0.486$), pero la comparación de las T_b s entre especies fueron

estadísticamente diferentes ($F_{1, 255} = 16.623$, $P < 0.001$) y la interacción entre ambas variables fue sin diferencias significativas ($F_{2, 255} = 0.88$, $P = 0.414$).

Tabla 1. Temperatura corporal de campo (T_b , en °C) para hembras gestantes, hembras no gestantes y machos de *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Mostrando Media \pm 1 EE.

Especies	<i>n</i>	T_b
<i>S. aeneus</i>	104	29.9 \pm 0.35
Hembras gestantes	17	30.3 \pm 1.20
Hembras no gestantes	38	29.9 \pm 0.44
Machos	49	30.0 \pm 0.53
<i>S. bicanthalis</i>	157	27.8 \pm 0.31
Hembras gestantes	46	27.8 \pm 0.62
Hembras no gestantes	37	28.7 \pm 0.57
Machos	74	27.3 \pm 0.44

Con respecto a la comparación de T_b s de las diferentes estaciones entre ambas especies (Figura 5) resultaron con diferencias significativas utilizando la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($H = 67.69$, $gl = 7$, $P < 0.0001$). La prueba post-hoc de Dunn indicó la formación de cuatro grupos, registrándose en baja elevación las T_b más altas durante primavera-verano, mientras que en alta elevación el verano es la estación más fría del año, observándose una relación con la fenología de la reproducción.

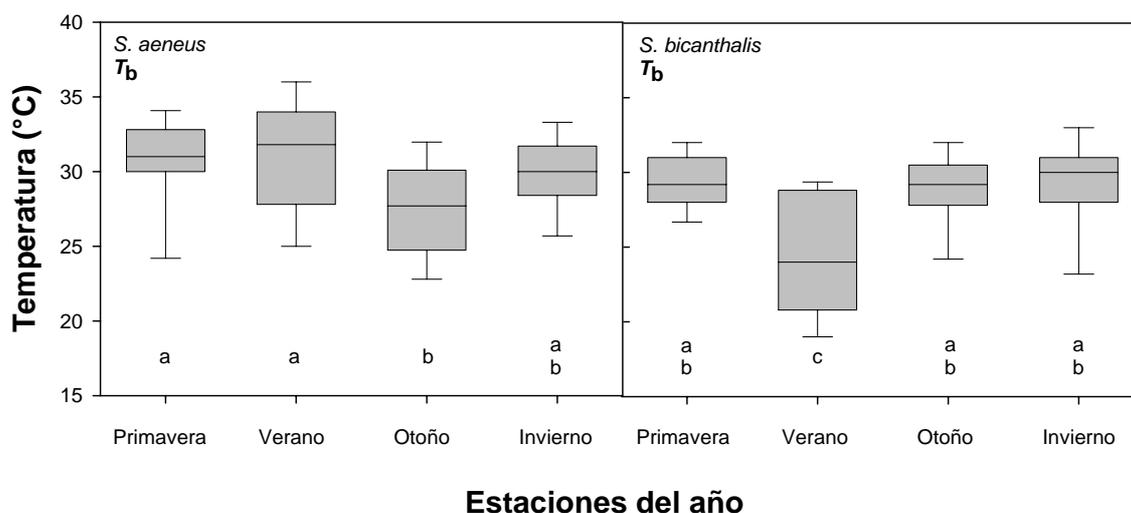


Figura 5. Temperatura corporal (T_b) de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* durante las estaciones del año. Presentando barras de error estándar, las cajas señaladas con la misma letra no son estadísticamente significativas.

Para *S. aeneus* y *S. bicanthalis* los ciclos diarios de actividad fueron con tendencia unimodal. Ambas especies presentaron patrones con un marcado pico de actividad alrededor del medio día (Figura 6), disminuyendo considerablemente por la tarde.

Al comparar los patrones diarios de actividad de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, se encontraron diferencias significativas ($X^2 = 18.66$, g.l. 8, $P = 0.016$) El periodo de actividad de *S. aeneus* empezó en general a las 10:30 de la mañana y finalizó a las 17:30 con un total de 7 horas de actividad, en cambio *S. bicanthalis* comenzó su actividad a las 09:30 y concluyó a las 17:00 siendo 7:30 hrs de actividad.

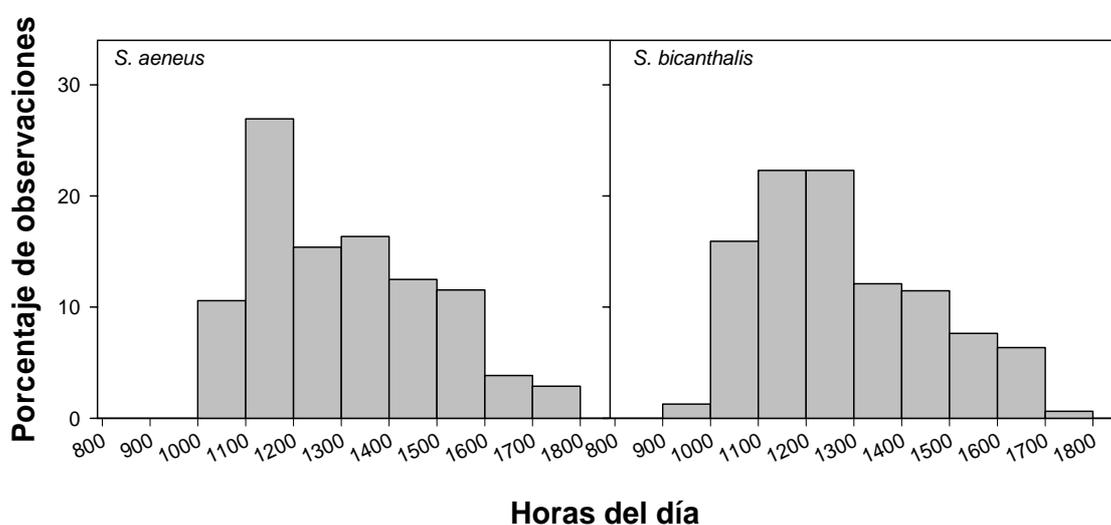


Figura 6. Patrón diario de actividad de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*.

El patrón de actividad estacional para *S. aeneus* se muestra en la figura 7. Durante la primavera-verano se registró un periodo de actividad de 10:30 a 17:40 con un periodo de 7 hrs. Mientras que en las estaciones de otoño e invierno de 10:50 a 16:00 con 5hrs de actividad con diferencias significativas ($X^2 = 28.50$, g.l. 7, $P < 0.0001$). Para *S. bicanthalis* (Figura 8) en primavera-verano comenzó su actividad a las 10:30 y finalizó a las 17:09 con un periodo de 7 hrs y durante el otoño-invierno fue de 09:30 a 15:00 con un periodo de 5:30 hrs, ambas estaciones presentaron diferencias significativas ($X^2 = 68.25$, g.l. 8, $P < 0.0001$)

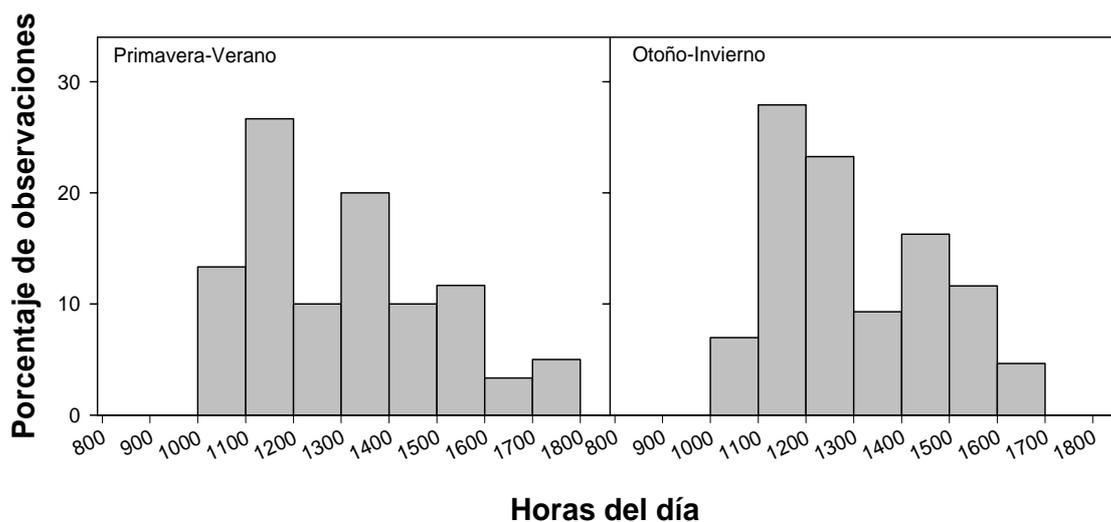


Figura 7. Patrones diarios de actividad de *S. aeneus* durante las estaciones de Primavera-Verano y Otoño-Invierno

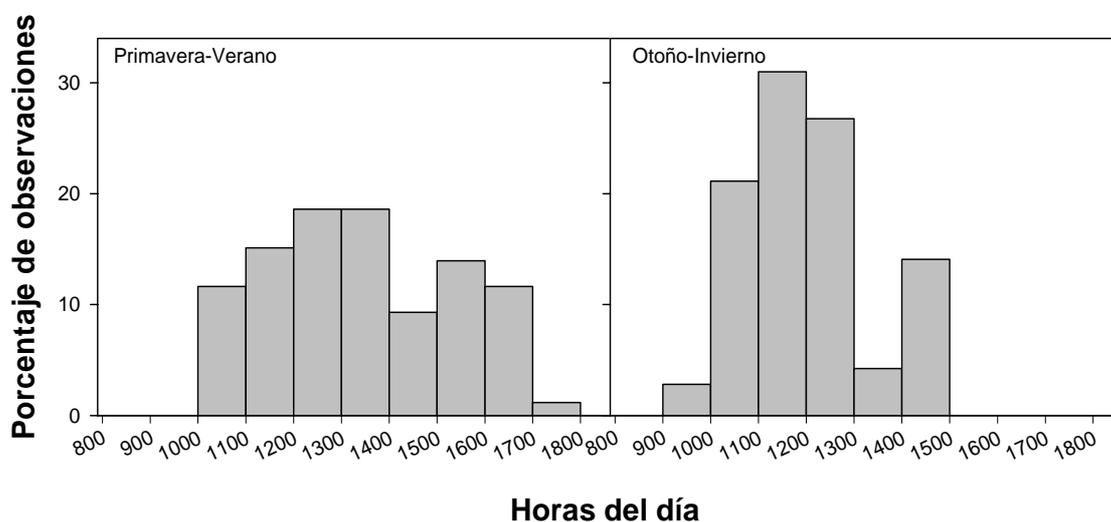


Figura 8. Patrones diarios de actividad de *S. bicanthalis* durante las estaciones de Primavera-Verano y Otoño-Invierno

8.1.2. Temperaturas preferidas

La temperatura preferida en laboratorio de la especie *S. aeneus* fue de 34.4 ± 0.12 °C ($n = 61$; Tabla 2). Asimismo, para la población de *S. bicanthalis* se registró un promedio de T_{sel} de 34.2 ± 0.13 °C ($n = 82$; Tabla 2); no se encontraron diferencias significativas mediante la prueba de análisis de varianza de dos vías entre la T_{sel} de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* ($F_{1, 137} = 0.617$, $P = 0.433$). De igual modo no se encontraron diferencias significativas en las temperaturas de laboratorio en función de los sexos y la condición fisiológica de las hembras en cualquiera de las dos especies ($F_{2, 137} = 0.177$, $P = 0.838$). La interacción entre especie y estado reproductor tampoco resultó ser significativa ($F_{2, 137} = 0.153$, $P = 0.858$). Los intervalos de T_{sel} se obtuvieron

mediante el 50% de las observaciones centrales de cada individuo y se promedió para tener la media y el error estándar del límite inferior y superior del intervalo (Tabla 2).

Tabla 2. Temperatura preferida (T_{sel}) en gradiente térmico de laboratorio e intervalo (T_{set}) en °C para hembras gestantes, hembras no gestantes y machos de *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Mostrando Media \pm 1 EE.

Especies	<i>n</i>	T_{sel}	Intervalos de T_{set}	
			Límite inferior Cuartil del 25%	Límite superior Cuartil del 75%
<i>S. aeneus</i>	61	34.4 \pm 0.12	33.8 \pm 0.16	35.3 \pm 0.13
Hembras preñadas	15	34.4 \pm 0.13	33.9 \pm 0.19	35.0 \pm 0.11
Hembras no gestantes	18	34.3 \pm 0.29	33.8 \pm 0.33	35.3 \pm 0.22
Machos	28	34.4 \pm 0.22	33.7 \pm 0.26	35.5 \pm 0.23
<i>S. bicanthalis</i>	82	34.2 \pm 0.13	33.5 \pm 0.17	35.3 \pm 0.13
Hembras preñadas	25	34.4 \pm 0.24	33.8 \pm 0.3	35.1 \pm 0.22
Hembras no gestantes	27	34.1 \pm 0.20	33.5 \pm 0.2	35.5 \pm 0.25
Machos	30	34.3 \pm 0.26	33.4 \pm 0.35	35.2 \pm 0.20

8.1.3. Temperaturas operativas

Las T_e s que se registraron en la localidad de El Mapa (Tabla 3 y figura 9) fueron en promedio de 17.3 ± 0.20 °C ($n = 1260$), mientras que para la cima del Volcán fue de 16.0 ± 0.25 °C ($n = 1220$). Las T_e s de los modelos de cobre entre localidades resultaron ser estadísticamente diferentes mediante una prueba de análisis de varianza de dos vías ($F_{1,2472} = 13.467$, $P < 0.001$), entre estaciones fue estadísticamente diferente ($F_{3,2472} = 180.463$, $P < 0.001$), mientras que la interacción resultó sin diferencias ($F_{3,2472} = 2.318$, $P = 0.074$).

Con respecto a las T_e s de los sustratos, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar las temperaturas de los modelos de cobre colocados en los diferentes sustratos (ver material y métodos). En la localidad de El Mapa las diferencias entre los tipos de sustrato fueron estadísticamente significativos por medio de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($H = 55.45$, $gl = 3$, $P < 0.0001$). La prueba post-hoc indicó la formación de dos grupos: uno con mayores temperaturas, relacionado con el pasto bajo de zonas abiertas y otro grupo incluyendo los pastos amacollados (*Festuca toluensis*) con temperaturas más bajas.

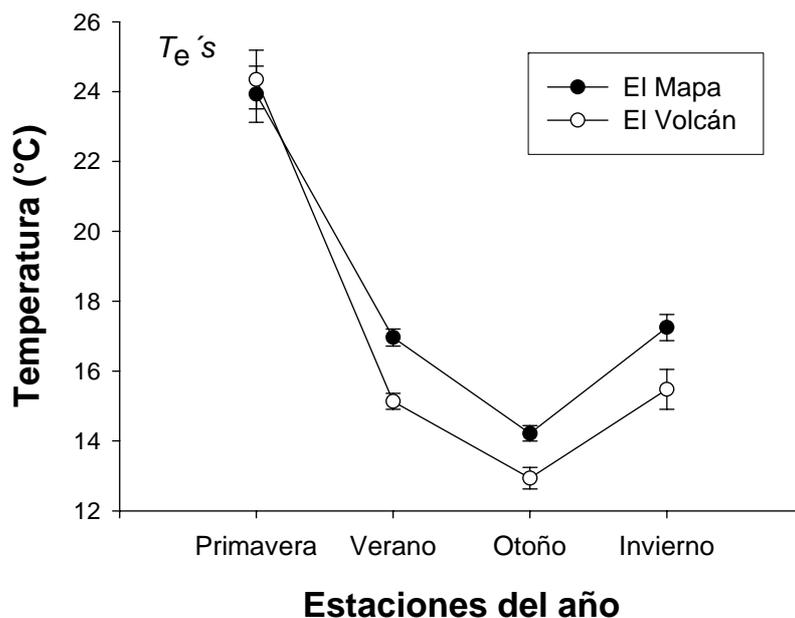


Figura 9. Temperaturas operativas (T_e 's) de las localidades de El Mapa y en la cima de El Volcán durante las estaciones del año. Mostrando Media \pm 1 EE.

Esto concuerda con los tipos de sustratos donde fueron encontradas las lagartijas en esta localidad; las zonas abiertas con pastos cortos fue el lugar más frecuente de observación con el 72% del total de las lagartijas observadas y únicamente el 28% se encontraron en pastos amacollados.

Para el caso de la localidad en la cima de El Volcán los tipos de sustrato no fueron estadísticamente significativos por medio de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($H = 4.31$, g.l. = 3, $P = 0.22$). Los sitios donde fueron encontrados los organismos fueron: en pastos amacollados 51%, mientras que en sitios abiertos (tierra y roca) registraron el 49 % lo que podría indicar que la temperatura de los microambientes es más homogénea en la cima del Volcán.

8.2. ÍNDICES DE EFICIENCIA DE LA TERMORREGULACIÓN

8.2.1. Precisión de la termorregulación

El índice de precisión de la termorregulación (\bar{d}_b) para *S. aeneus* fue de 4.0 ± 0.32 °C ($n = 104$) y para *S. bicanthalis* 5.8 ± 0.3 °C ($n = 157$; Tabla 3; figura 10). Se realizó una prueba análisis de varianza de dos vías de el índice d_b y se encontraron diferencias significativas entre especies (F

$_{1,253} = 13.217, P < 0.001$), entre estaciones ($F_{3,253} = 11.226, P < 0.001$) y entre la interacción de las variables ($F_{3,253} = 16.193, P < 0.001$).

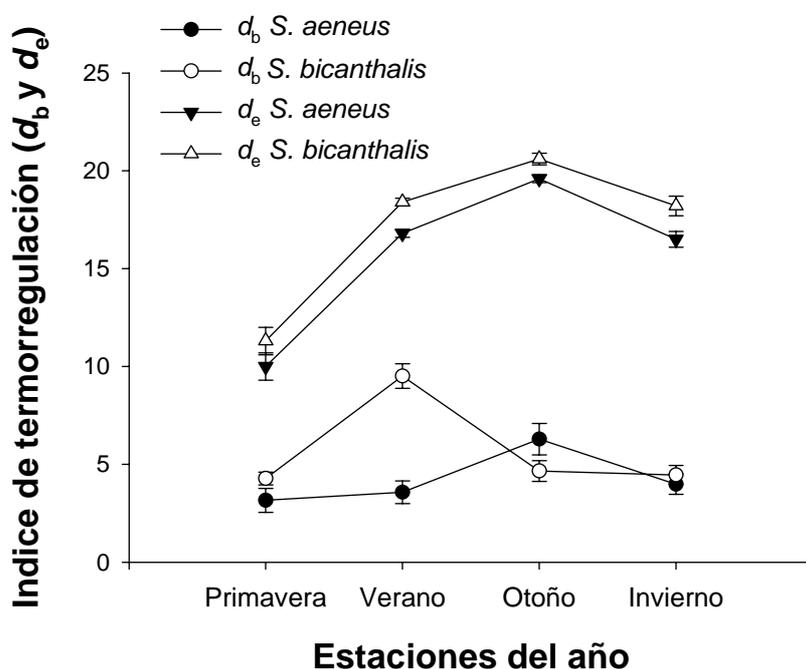


Figura 10. Índices de precisión en la termorregulación (\bar{d}_b) y calidad térmica (\bar{d}_e) de las localidades de *S. aeneus* y *S. bicantalis* durante las estaciones del año. Mostrando Media \pm 1 EE. Nota: valores cercanos a cero son de alta precisión o calidad térmica.

Los \bar{d}_b s para las hembras no gestantes, hembras gestantes y machos de *S. aeneus* fueron 3.9 ± 0.5 , 4.1 ± 0.8 y 4.1 ± 0.5 °C, respectivamente (Tabla 4) sin diferencias significativas ($H = 0.73$, $P = 0.695$), al igual que para *S. bicantalis* 4.9 ± 0.6 , 5.9 ± 0.6 y 6.1 ± 0.4 °C, respectivamente ($H = 6.60$, $P = 0.46$).

8.2.2. Calidad térmica del hábitat

El índice de calidad térmica del hábitat promedio (\bar{d}_e) que presentaron la localidad de El Mapa y la cima de El Volcán a lo largo del año fue de 16.8 ± 0.2 ($n = 1260$) y 17.9 ± 0.2 °C ($n = 1220$), respectivamente (Figura 10). Presentaron diferencias significativas entre especies ($F_{1,4292} = 17.625, P < 0.001$), entre estaciones ($F_{3,4292} = 149.582, P < 0.001$) y la interacción no presentó diferencias significativas ($F_{3,4292} = 0.371, P = 0.774$).

8.2.3. Eficiencia de la termorregulación

Las T_b s en ambas especies fueron considerablemente más altas que las T_e s (Figura 11), además, la distribución de las T_b s fue más reducida que la distribución de las T_e s (Figura 12), aunque mantuvieron su T_b muy cercana al T_{set} . De esta manera, *S. aeneus* de la localidad del El Mapa regula su T_b con una alta efectividad presentando una eficiencia en la termorregulación en promedio de 0.76 calculado de acuerdo a Hertz *et al.*, (1993). En cuanto a *S. bicanthalis* la distribución de sus T_b s estuvo ligeramente más distante al T_{set} , de esta manera, *S. bicanthalis* de la cima del Volcán regula su T_b con una alta efectividad en la termorregulación con 0.68.

Tabla 3. Temperatura corporal (T_b) y operativa (T_e), desviaciones de temperatura corporal (d_b) y operativa (d_e) de T_{set} y eficiencia térmica (E) de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*. Mostrando Media \pm 1 EE. n = Tamaño de muestra de lagartijas de campo. Los datos de T_e y d_e son la gran media de temperaturas de 20 modelos distribuidos en cuatro microambientes medidos cada hora durante el tiempo de actividad.

Especies	n	\bar{T}_b (°C)	\bar{T}_e (°C)	\bar{d}_b (°C)	\bar{d}_e (°C)	E
<i>S. aeneus</i>	104	30.0 \pm 0.3	17.3 \pm 0.2	4.0 \pm 0.3	16.8 \pm 0.2	0.76
Primavera	27	30.8 \pm 0.6	23.9 \pm 0.8	3.2 \pm 0.6	10.6 \pm 0.7	0.70
Verano	33	30.9 \pm 0.7	17.0 \pm 0.2	3.6 \pm 0.6	16.8 \pm 0.2	0.78
Otoño	18	27.5 \pm 0.8	14.1 \pm 0.2	6.3 \pm 0.8	19.6 \pm 0.2	0.68
Invierno	26	29.8 \pm 0.5	17.2 \pm 0.4	4.0 \pm 0.5	16.5 \pm 0.4	0.75
<i>S. bicanthalis</i>	157	27.8 \pm 0.31	16.0 \pm 0.2	5.8 \pm 0.3	17.9 \pm 0.2	0.68
Primavera	45	29.3 \pm 0.33	24.3 \pm 0.8	4.3 \pm 0.3	11.3 \pm 0.7	0.62
Verano	41	24.0 \pm 0.63	15.1 \pm 0.2	9.5 \pm 0.6	18.4 \pm 0.2	0.48
Otoño	30	28.8 \pm 0.53	12.9 \pm 0.3	4.7 \pm 0.5	20.6 \pm 0.3	0.77
Invierno	41	29.2 \pm 0.52	15.5 \pm 0.6	4.5 \pm 0.5	18.2 \pm 0.5	0.75

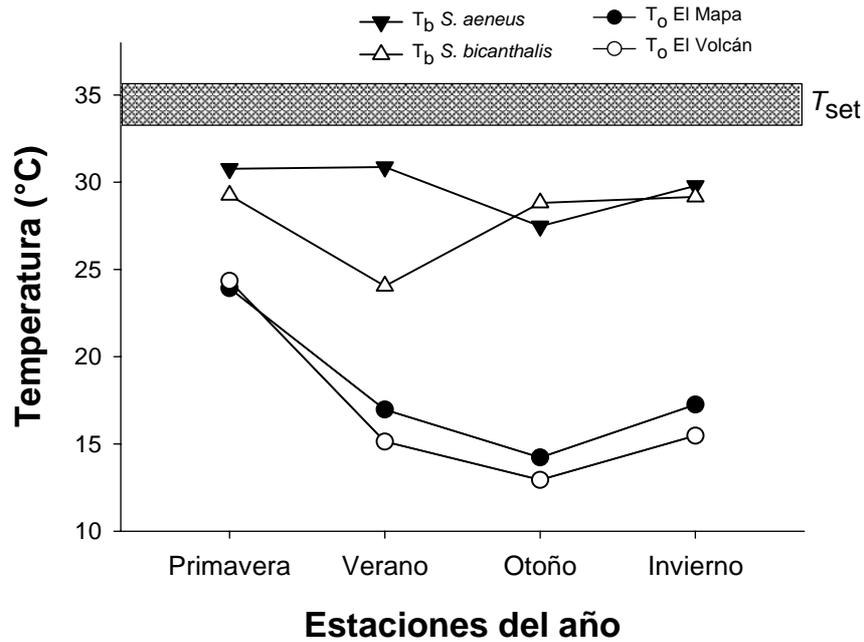


Figura 11. Promedio de las temperaturas operativas (T_e) en la cima del Volcán y del Mapa. Promedio de las temperaturas corporales (T_b) de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* en campo. El área sombreada es el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}).

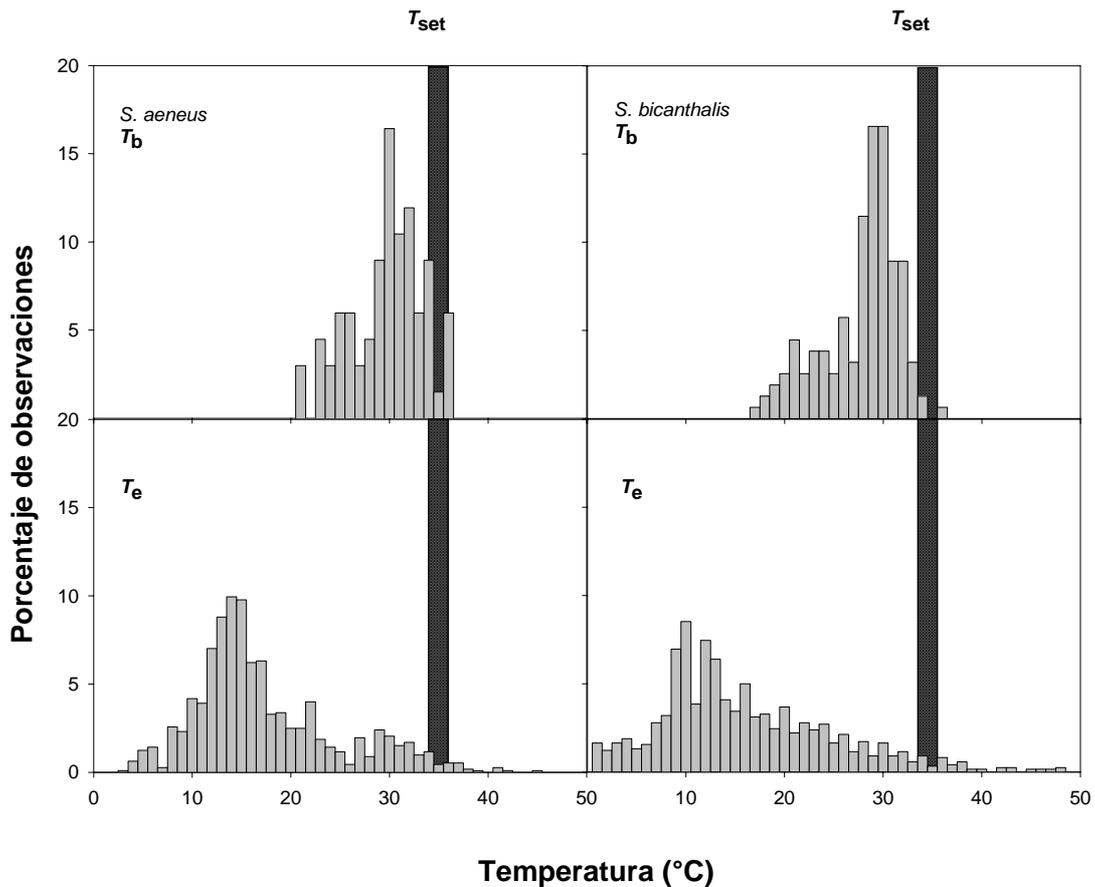


Figura 12. Distribución de las temperaturas corporales (T_b) de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* y temperaturas operativas (T_e) disponibles durante todo el año. El área sombreada es el intervalo de temperatura seleccionada (T_{set}) en gradiente térmico de laboratorio.

Tabla 4. Índices de calidad térmica (d_e), precisión (d_b) y eficiencia de la termorregulación (E) de hembras gestantes, no gestantes y machos de *S. aeneus* y *S. bicanthalis*. Mostrando Medias \pm 1 EE.

Especie	Índice	Hembras		Machos	Estadísticos
		No gestantes	Gestantes		
<i>S. aeneus</i>	\bar{d}_b	3.9 \pm 0.5	4.1 \pm 0.8	4.1 \pm 0.5	H = 0.73, g.l. 2, P = 0.695
	\bar{d}_e	16.8 \pm 0.19	16.9 \pm .19	16.7 \pm 0.19	H = 3.284, g.l. 2, P = 0.194
	E	0.77	0.76	0.75	
<i>S. bicanthalis</i>	\bar{d}_b	4.9 \pm 0.6	5.9 \pm 0.6	6.1 \pm 0.4	H = 1.55, g.l. 2, P = 0.460
	\bar{d}_e	17.9 \pm 0.23	18.0 \pm 0.23	17.9 \pm 0.23	H = 0.239, g.l. 2, P = 0.887
	E	0.73	0.67	0.66	

8.3. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

La base de datos para *S. aeneus* y *S. bicanthalis* se muestra en los Anexos 2 y 3. Las figuras 13 y 14 ilustran los sitios de colecta de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* en México y sus áreas de distribución potencial. En la mayoría de los casos los sitios de recolecta se ubicaron dentro del área potencial predicha. Las predicciones representaron adecuadamente la distribución conocida según distintas fuentes revisadas para ambas especies. Esto indica que las variables ecológicas ambientales utilizadas fueron apropiadas.

Los registros de colecta de *S. aeneus* indican que su distribución se encuentra en la parte oeste del centro de México, siendo desde Michoacán hasta Puebla. El modelo predice bien su distribución, pero se extiende desde el margen del estado de Jalisco hasta los límites de Puebla y Veracruz. Los registros de *S. bicanthalis* fueron ubicados al este del Eje Neovolcánico Transversal, ocupando porciones del Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla, Veracruz y centro de Oaxaca; encontrándose en varios de los volcanes más altos de México como Pico de Orizaba, Nevado de Toluca, Cofre de Perote y La Malinche. Para esta especie, el modelo predice que su área de distribución potencial se extiende a porciones de los estados de Michoacán, Querétaro, Guanajuato, Distrito Federal, Morelos y sur de Oaxaca. Las distribuciones potenciales de estas dos especies abarcan regiones que no han sido registradas hasta la fecha (Fig. 13 y 14). Además, dentro del grupo *scalaris*, al cual pertenecen *S. aeneus* y

S. bicanthalis, se encuentran otras tres especies: *S. scalaris*, *S. chaneyi* y *S. goldamani*. Por estar filogenéticamente relacionadas comparten características que los modelos de las especies estudiadas predicen su distribución, y el modelo sobreestima el área.

El área de distribución predicha para *S. aeneus* en su nicho ecológico fue de 31,225 Km² y únicamente de 24,280 Km² para *S. bicanthalis*, mientras que el área de coincidencia para los modelos de ambas especies fue de 14,677 Km². El porcentaje de localidades de *S. aeneus* que cayeron dentro del área de predicción del modelo de nicho ecológico de *S. bicanthalis* fue del 70.3 % y las localidades que cayeron fuera del modelo fue de 29.7 %. Análogamente, el porcentaje de localidades de *S. bicanthalis* dentro del área de distribución predicha de *S. aeneus* fue de 15.6 %, mientras que el 84.4 % estuvo fuera del modelo. De acuerdo con estos porcentajes, la presencia de la especie ovípara son similares con el área de distribución potencial de su especie hermana vivípara, es decir que donde habita *S. aeneus* puede encontrarse *S. bicanthalis*, pero los números indican que al contrario la especie ovípara difícilmente ocupa las áreas donde se predice a la vivípara.

El área de distribución potencial para el periodo de mayor reproducción (Figuras 15 y 16) de la especie ovípara fue de 40,464 Km² y para el modelo de la vivípara fue de 25,558 Km², esto denota que el área potencial de reproducción de *S. aeneus* es mayor que la de *S. bicanthalis*, pero en menores elevaciones a diferencia de *S. bicanthalis* la cual se distribuye según el modelo en lugares de mayor altitud. En dichos modelos, el porcentaje de similitud para las localidades de *S. aeneus* dentro del modelo de *S. bicanthalis* fue de 75.7 % y fuera el resto. Al contrario, las localidades de *S. bicanthalis* dentro del modelo de *S. aeneus* únicamente fue similar con el 28.1 % de las localidades dentro del modelo de predicción. Por lo tanto, es posible reconstruir con las localidades de *S. aeneus* el nicho ecológico de su especie hermana *S. bicanthalis*, pero no al contrario. Además, el área de distribución potencial que comparten según el modelo de predicción es consideradamente un mayor porcentaje del modelo de *S. bicanthalis* 60.4 %, mientras que es el porcentaje que representa el área de coincidencia es 47 % para el modelo de

S. aeneus. Denotando mayor coincidencia del modelo de *S. aeneus* con *S. bicanthalis*, pero no al contrario, tratándose del modelo de *S. bicanthalis* no existe mayor coincidencia.

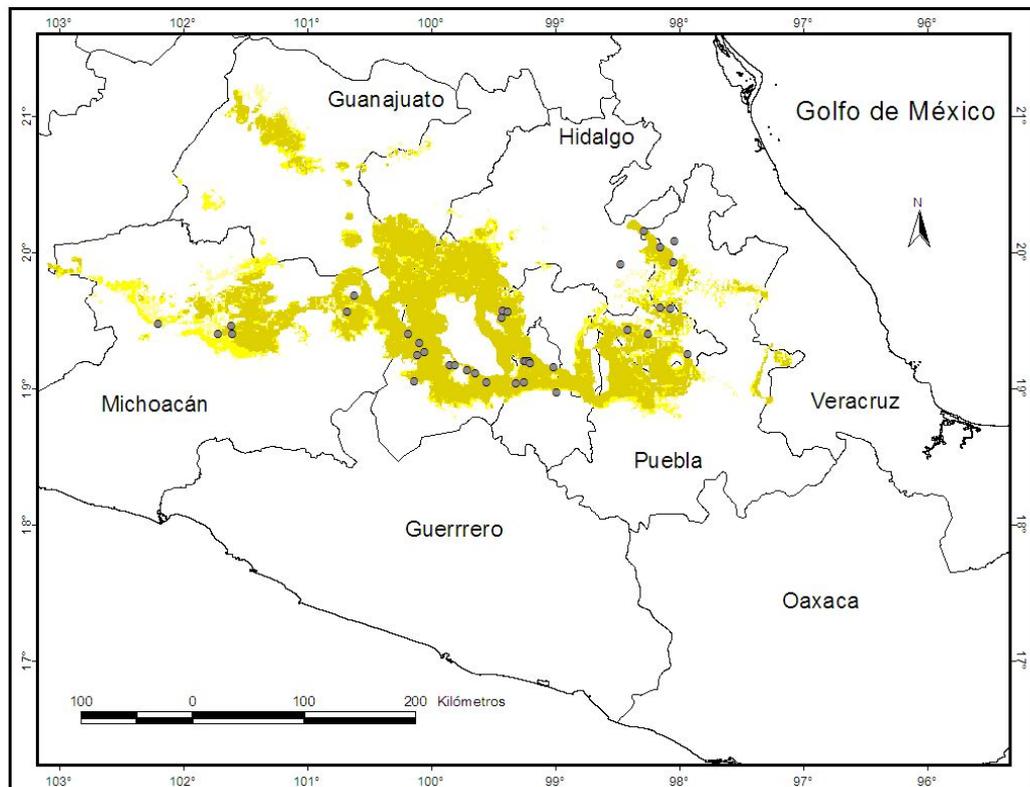


Figura 13. Distribución conocida (●) y potencial (■) de *S. aeneus* en México.

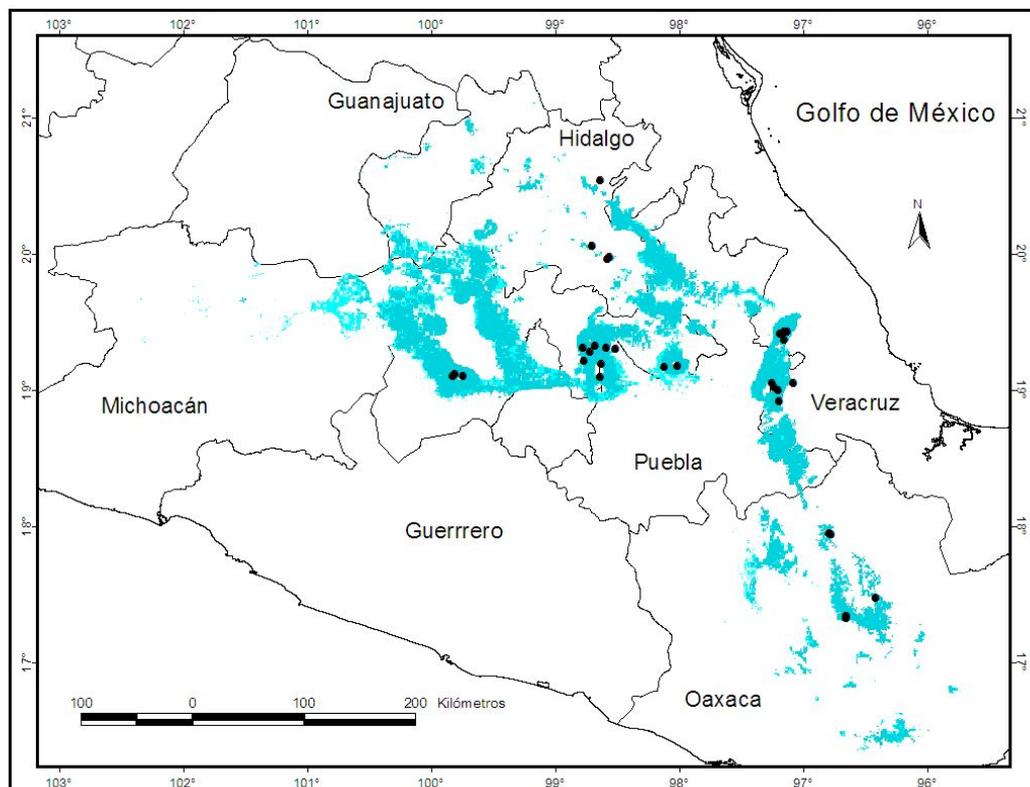


Figura 14. Distribución conocida (●) y potencial (■) de *S. aeneus* en México.

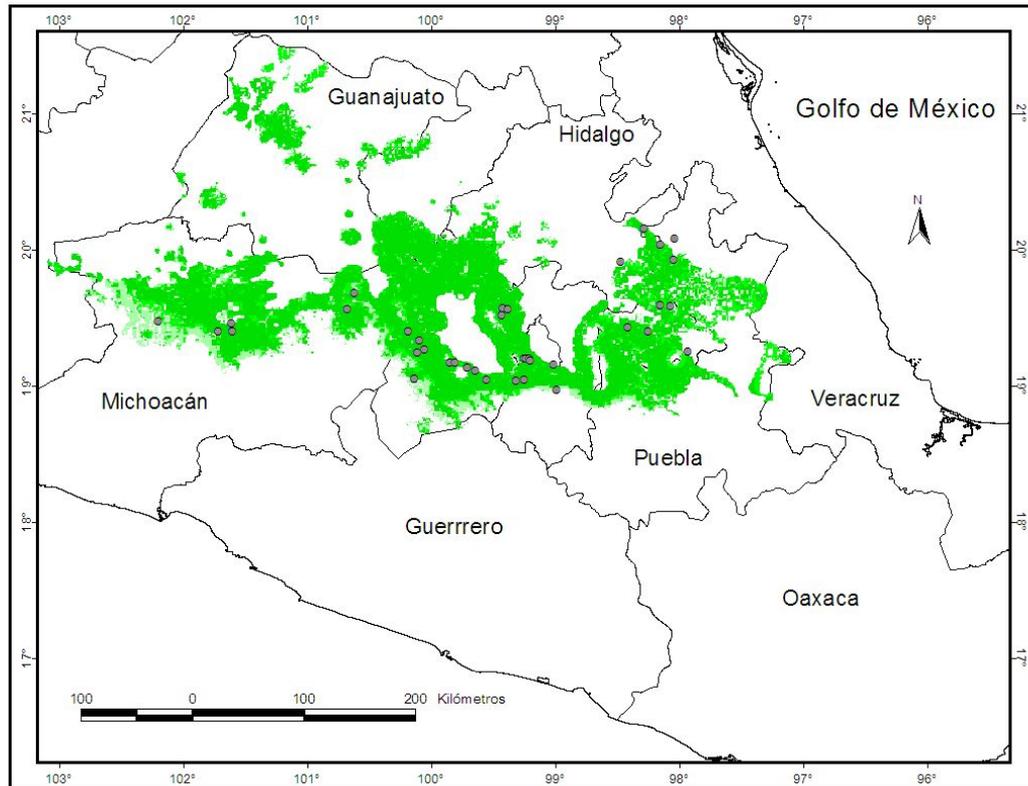


Figura 15. Distribución conocida (●) y potencial (■) de *S. aeneus* en México durante la estación reproductora (Abril-Septiembre).

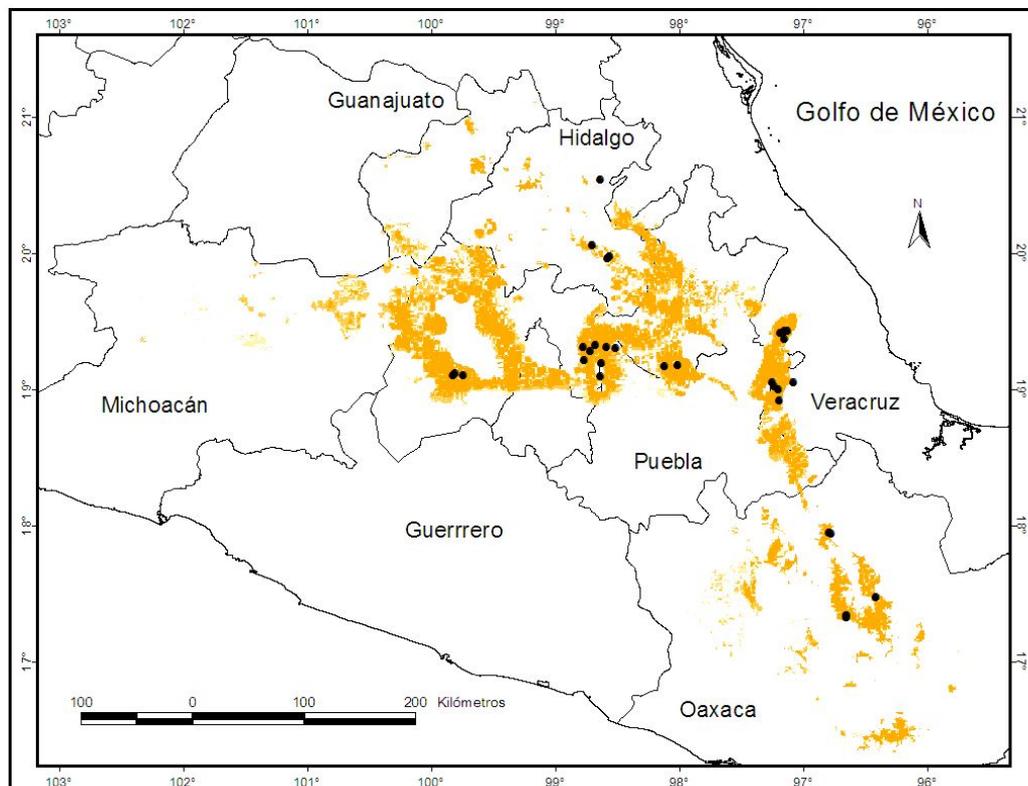


Figura 16. Distribución conocida (●) y potencial (■) de *S. bicanthalis* en México durante la estación reproductora (Anual).

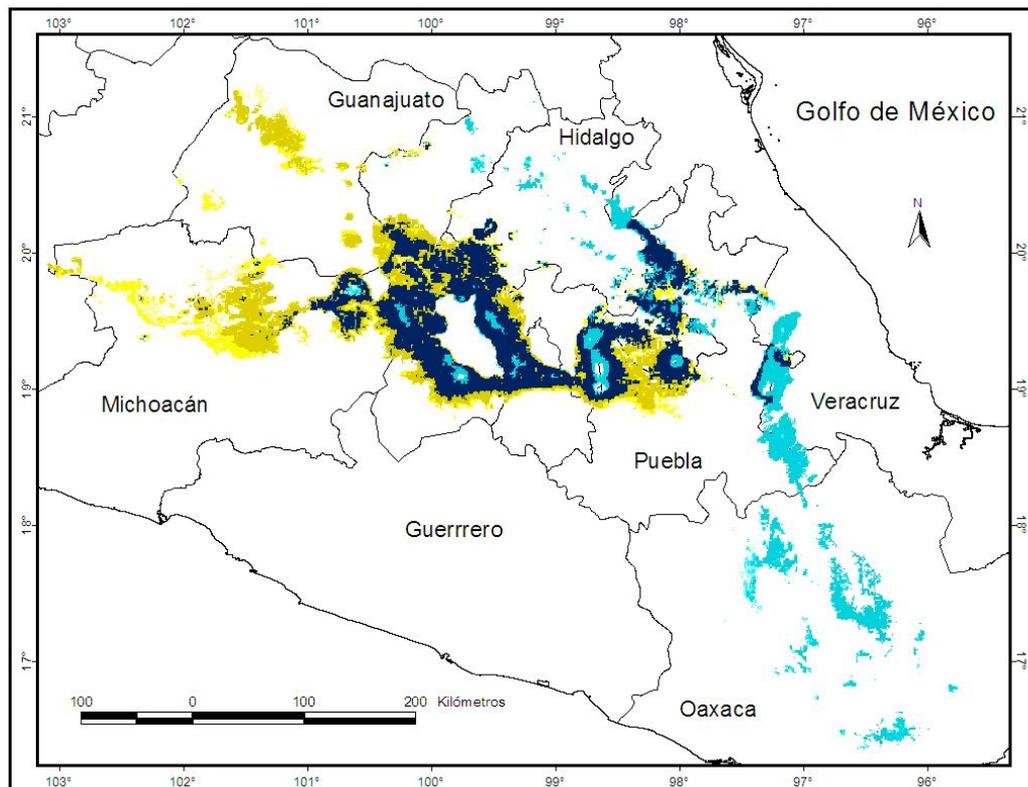


Figura 17. Distribución potencial de *S. aeneus* (■), *S. bicantalis* (■) y área compartida (■), según el modelo.

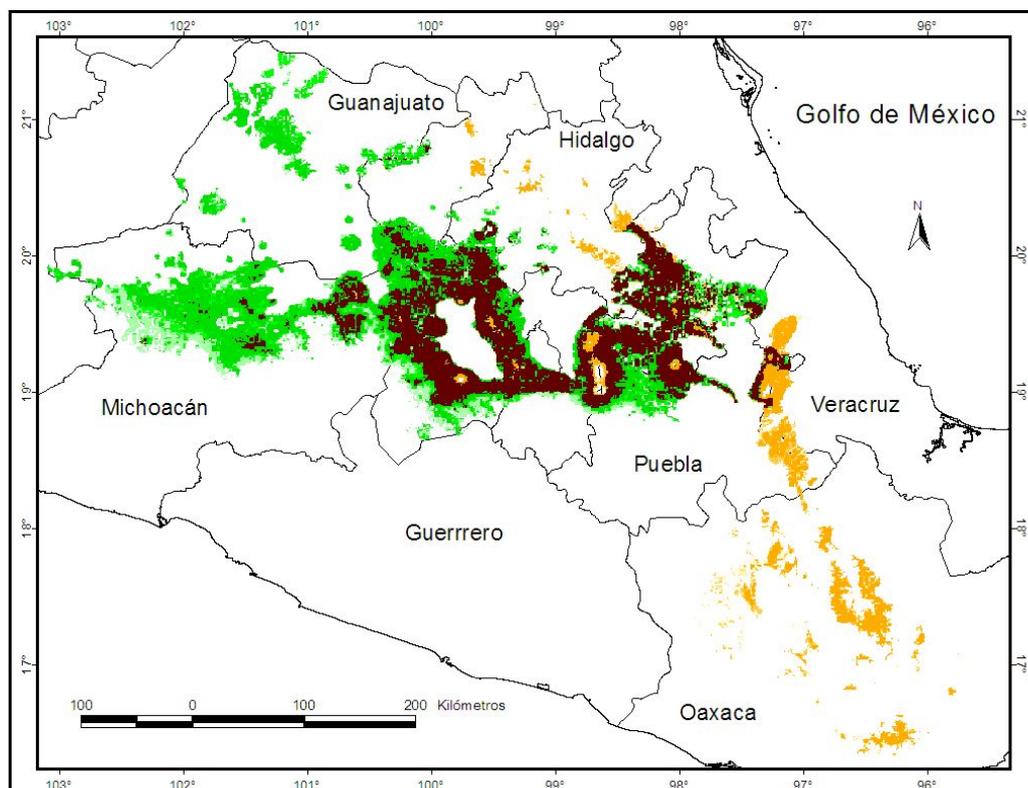


Figura 18. Distribución potencial de *S. aeneus* (■), *S. bicantalis* (■) y área compartida (■) durante la estación reproductora, según el modelo.

9. DISCUSIÓN

9.1. SELECCIÓN DE TEMPERATURAS CORPORALES DE CAMPO Y LABORATORIO

9.1.1. *Temperaturas de campo*

Las temperaturas corporales de campo (T_b) de reptiles de altas elevaciones son ligeramente más bajas que las de menores altitudes (Andrews, 1998; Mathies y Andrews, 1995), porque están expuestas a bajas temperaturas ambientales. Los resultados en este trabajo muestran esta tendencia. Las observaciones de *S. bicanthalis* indican con considerable precisión que los individuos son activos con T_b s relativamente bajas a lo largo del día, comparado con otras especies del género *Sceloporus* de bajas elevaciones, sugiriendo que el clima es un factor extrínseco que afecta la T_b debido a las características térmicas que provee el ambiente (Andrews, 1998). En este caso, *S. bicanthalis* de la localidad situada en la cima de El Volcán (4200m) definitivamente, está influenciado por las características térmicas impuestas por el ambiente. Estudios previos indican que *S. bicanthalis* de menores altitudes, como en Zoquiapan (3200m), registraron 32 °C de T_b y en lugares de mayores elevaciones registran temperaturas de 29 y 28 °C (Andrews *et al.*, 1999).

Sceloporus aeneus del Nevado de Toluca promedió una T_b de 29.9 °C, esta temperatura resultó ser más baja que los 34.5 °C de T_b registrada por Lemos-Espinal *et al.*, (2002) en muestreos durante las estaciones de verano, otoño e invierno en una localidad de Cahuacán en el Estado de México, a los 2600 m de altura aproximada. Andrews *et al.*, (1999) registraron para la misma especie en el Ajusco y Milpa Alta, alrededor de los 2800 m, una T_b promedio de 30.6 °C, muy parecida a la registrada en el presente estudio. Estas diferencias pueden deberse a los tipos de climas y a la diferencia en alturas de las localidades, en Cahuacán es clasificado como templado subhúmedo con lluvias en verano y las temperaturas promedio son mayores que las de la localidad del presente estudio, donde el clima es semifrío subhúmedo con lluvias en verano y las temperaturas son menores (INEGI, 2004).

Las diferencias de las características ambientales influyen en las T_b s de las poblaciones. En este contexto, la comparación de la biología térmica de lagartijas del género *Sceloporus* que habitan

en diferentes altitudes registran generalmente variación, Adolph (1990) encontró ligera diferencia en la T_b de *Sceloporus occidentalis* y *S. graciosus* en un gradiente altitudinal de 1300m, además Mathies y Andrews (1995) quienes compararon la T_b de dos poblaciones de *S. scalaris* de altas y bajas elevaciones (2850 y 1450m), registrando T_b s de 32.2 y 34 °C, respectivamente, donde suponen que la elevación y las temperaturas ambientales están asociadas con las T_b s de las lagartijas.

En general, la temperatura del aire decrece con el aumento de la altitud a una tasa de 0.6 °C/100 m. Cuando el aire se rarifica intercepta menos radiaciones; en consecuencia el suelo recibe más rayos solares y se calienta si está expuesto al sol. En menores elevaciones, en cambio, el aire es más denso, absorbe más radiaciones, es más caliente y el suelo recibe directamente menos calor (Bouverot, 1985). Por lo tanto, en la montaña el aire es frío, el suelo es caliente al sol y frío a la sombra con grandes diferencias de temperaturas.

En el presente trabajo ambas especies variaron estacionalmente su T_b , como se ha observado en otros reptiles (Christian *et al.*, 1983). Las T_b s para ambas especies se mantuvieron alrededor de los 29 °C a lo largo del año, pero *S. aeneus* tuvo T_b s más bajas durante el otoño y *S. bicanthalis* durante verano. Durante estas estaciones se registraron las T_e s más bajas en las respectivas localidades (alrededor de 15 °C). La T_b de *S. aeneus* en otoño se registró alrededor de los 27 °C, aún en las otras tres estaciones la T_b no se registró debajo de ese punto. Para *S. bicanthalis* la temperatura promedio durante el verano fue de 24 °C reflejado por las T_e s más bajas en esta localidad (14 °C).

Las características ambientales también pueden explicar diferencias en el periodo de actividad, las lagartijas de baja elevación con temperaturas benéficas (con mayor calidad térmica) pueden dedicar más tiempo a otras actividades además de termorregular (alimentación o interacción), a diferencia de las lagartijas de mayores elevaciones quienes a causa del clima frío deben dedicar más tiempo en estrategias de termorregulación. Lemos-Espinal y Ballinger (1995) registraron dicha tendencia en el Volcán Iztaccihuatl en poblaciones de 3700 y 4400 m en *S. grammicus*. Además, Mathies y Andrews (1995) encontraron que el periodo de actividad de *S. scalaris* de

2850 m es más corto aproximadamente por dos horas que el de la misma especie a los 1450m. En el presente trabajo, *S. bicanthalis* de zonas altas tuvo T_b s más bajas, además el periodo de actividad resultó ser más corto y más heterogéneo que el de *S. aeneus* de 3200m. Los tiempos de actividad en ambos sitios de estudio pueden ser explicados por la diferencia en las temperaturas ambientales, los horarios de actividad de *S. bicanthalis* a lo largo del año fueron muy variables en comparación con los de *S. aeneus*.

9.1.2. *Temperatura preferida*

En el presente estudio, se tomó en cuenta que las temperaturas seleccionadas en el laboratorio pueden verse alteradas por los procesos digestivos, o bien, por la deshidratación, provocando fluctuaciones de temperatura de los individuos debido a un incremento de la tasa metabólica durante la digestión y absorción del alimento (Robert y Thompson, 2000). Además, en términos de pérdida de agua, la deshidratación podría potencialmente afectar las temperaturas preferidas de los reptiles, seleccionando temperaturas corporales más bajas que organismos hidratados para mantener estable el balance hídrico (Crowley, 1987). Las lagartijas mantenidas en cautiverio se les privó del alimento previo un día antes a la toma de temperaturas y se mantuvieron con agua *ad libitum*. Únicamente se aclimataron dos horas previo al experimento, aunque otros autores mencionan que un mayor tiempo de aclimatación permite la utilización del gradiente de una manera más eficiente (Stapley, 2006).

Las lagartijas del género *Sceloporus* han sido consideradas térmicamente conservativas. Por ejemplo, temperaturas corporales de campo medidas durante el periodo de actividad normalmente promedian de 31 a 35 °C, dependiendo de la latitud y elevación en donde habitan las lagartijas, como se mencionó anteriormente. Varias especies del género *Sceloporus* a las que se les midió la T_{sel} en gradiente térmico generalmente presentan alrededor de 35 °C (Andrews, 1998), suponiendo que estas temperaturas de laboratorio no varían estacionalmente (McGinnis, 1966; Mathies y Andrews, 1995).

El promedio registrado aquí, para *S. aeneus* y *S. bicanthalis* (34.4 y 34.2 °C, respectivamente), está de acuerdo con lo registrado para ambas especies y con el intervalo de temperaturas que las

lagartijas de género *Sceloporus* pueden mantener en laboratorio (Andrews, 1998). Andrews *et al.*, (1999) registraron un promedio de temperaturas preferidas de 35.5 para *S. aeneus* y 34.9 °C para *S. bicanthalis*, además organismos jóvenes de *S. scalaris*, perteneciente al mismo grupo, presentaron alrededor de 35.6 °C (Mathies y Andrews, 1995). El intervalo altitudinal de las poblaciones estudiadas varió de 3400 a 4150 msnm y mostraron T_{sel} comparables al resto de los *Sceloporus* de bajas elevaciones (35-36 °C) sin modificar sus preferencias térmicas de acuerdo con el conservadurismo de las temperaturas óptimas que presenta el grupo (Wiens y Graham, 2005).

Los requerimientos térmicos de laboratorio son similares para ambas especies, esto puede tener relación con el poco tiempo de divergencia, lo cual manifiesta que las temperaturas preferidas aún se mantienen en las dos especies, en otras palabras, los adultos de ambas especies conservan los mismos requerimientos térmicos para llevar a cabo todos sus procesos fisiológicos. Por lo tanto, el comportamiento termorregulador y las estrategias para calentarse o perder calor son fundamentales para satisfacer dichos requerimientos relativamente altos en ambientes con baja calidad térmica.

Para algunas especies de *Sceloporus*, así como algunos otros Squamata, se ha registrado una variación en la T_b s en campo y en laboratorio en función de la condición reproductora de las hembras, aparentemente porque las temperaturas normales de actividad perjudican a los embriones (Mathies y Andrews, 1997). Las T_b s de hembras preñadas de *Sceloporus cyanogenys* (Garrick, 1974) y *S. virgatus* (Andrews y Rose, 1994) tienen bajas T_b s cuando están en condición reproductora. Particularmente las hembras preñadas *S. jarrovi* promediaron 32 °C, mientras que T_b s de hembras no preñadas se registraron alrededor de 35 °C (Beuchat, 1986). Por otro lado, hembras de *Chalcides ocellatus* (Daut y Andrews, 1993) y *Hoplodactylus maculatus* (Werner y Whitaker, 1978) tuvieron altas T_b s cuando se encontraban gestantes a diferencia de las que no. En ninguna de las especies estudiadas se presentó esta característica; las T_b s de campo y laboratorio (Tabla 1 y 2) de las hembras gestantes, hembras no gestantes y machos no difirieron entre sí, lo cual sugiere que los requerimientos térmicos de las hembras en ambas

especies no son afectados por la estación del año como efecto de la condición reproductora de las hembras (Andrews *et al.*, 1999).

Las altas T_{set} s de laboratorio de ambas especies contra los bajos valores de T_b podrían reflejar la incapacidad de las lagartijas para lograr o llegar al T_{set} en el campo, debido a las características térmicas de los sitios donde fueron estudiadas, que fueron en el límite de su distribución altitudinal, es posible que, en poblaciones de menor elevación, al aumentar la temperatura sea posible alcanzar las T_{set} con mayor facilidad y menor gasto energético. La diferencia entre la temperatura de laboratorio (34.4 °C) y la de campo (29.9 °C) en *S. aeneus* fue 4.5 °C, mientras que la diferencia en la población de *S. bicanthalis* fue de 6.5 °C, esto refleja que tan precisas son ambas especies para termorregular; dicha diferencia entre temperaturas disminuye a medida que decrece la altitud, dado que, como se discutió anteriormente, las condiciones ambientales son el principal factor que influye en la T_b de campo. En otras palabras, en lugares térmicamente menos rigurosos, las lagartijas lograrían sus temperaturas preferidas con menor esfuerzo. Debido a que ambas especies están en el límite de su distribución altitudinal, el costo para termorregular a los niveles preferidos es mayor, en comparación con localidades con mayor calidad térmica.

9.2. TERMORREGULACIÓN

Los componentes del índice de termorregulación proveen una buena indicación de la efectividad de la termorregulación entre sexos y hembras en distinta condición reproductora. El método propuesto por Hertz *et al.* (1993) provee estimaciones cuantitativas de la efectividad de la termorregulación de los organismos comparando regímenes de T_b con distribución de T_{es} determinadas dentro del ambiente estudiado, a través de los modelos físicos que responden rápidamente a las fluctuaciones de temperatura, radiación solar, etc. Se supuso que el modelo de cobre proveyó un preciso muestreo de T_{es} en los sitios estudiados. Previo al estudio, se probaron distintos modelos de cobre que diferían en color, forma y textura, sin encontrar diferencias significativas. Los modelos se posicionaron en los micrositos disponibles donde pudieran

perchar las lagartijas y obtener todo el espectro térmico del microhábitat. Esta metodología ha sido ampliamente utilizada (Seebacher y Shine, 2004) y facilita la comparación entre especies, distribuciones geográficas y climas.

Son pocos los trabajos donde se han utilizado los índices de termorregulación para evaluar la diferencia del esfuerzo termorregulador asociado con la reproducción (López, 2005; Rock *et al.*, 2002; Charland, 1995). En el presente trabajo se evaluó la calidad térmica de los diferentes micrositios que ocupan las especies hermanas *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, ovípara y vivípara, respectivamente, al límite de su distribución altitudinal, así también como las preferencias térmicas y la eficiencia de termorregulación para investigar los requerimientos térmicos de *S. aeneus* como una posible causa que impide la invasión de elevaciones mayores que 3200m, donde las temperaturas ambientales son muy bajas, de acuerdo con la hipótesis del clima frío.

La calidad térmica del hábitat (d_e) es definida como la cantidad de sitios adecuados que un organismo ectotermo puede encontrar en su ambiente para conseguir su temperatura corporal preferida. El índice propuesto por Hertz *et al.*, (1993) permite evaluar la heterogeneidad ambiental siempre desde la perspectiva de los organismos, ya que las variables utilizadas son las T_{es} y el intervalo de la T_{set} del organismo. Un hábitat con d_e igual a 0 es térmicamente ideal, porque un animal puede encontrar siempre sitios adecuados disponibles para mantener su T_b óptima de actividad. Por otro lado, cuando este índice térmico presenta un valor alto, los sitios apropiados ofrecidos para que los animales alcancen su T_b preferida son escasos (Hertz *et al.*, 1993), por lo tanto, los organismos tienen que valerse de diversas estrategias para termorregular a niveles óptimos a pesar de la baja calidad térmica.

Los resultados de este trabajo indican que las calidades térmicas registradas durante las estaciones del año en las dos altitudes difieren entre localidades alrededor de 1.5 °C, teniendo la mejor calidad la localidad de *S. aeneus* en las cuatro estaciones. El patrón de fluctuaciones de la calidad térmica fue similar en ambas localidades. En el caso de la localidad de 4200 m, el ambiente resultó tener una calidad térmica de 17.9 °C, consideradamente baja. El ambiente de 3200 m resultó ser ligeramente mejor, con 16.8 °C, aunque de igual forma fue

considerablemente baja desde la perspectiva de las lagartijas. En diferentes trabajos donde se calculó el índice d_e en diferentes climas (Ver anexo 4), dicho índice no fue mayor que 10 °C, por lo cual, la calidad térmica en ambas localidades estudiadas fue muy baja comparada con otros ambientes templados estudiados previamente.

La calidad térmica para las lagartijas ovíparas durante su mayor actividad de reproducción (primavera-verano) fue de 13.2 °C, siendo mejor que en las estaciones no reproductoras en las que fue de 18 °C. Esto indica que durante el otoño e invierno en la localidad de 3200 m es más difícil encontrar altas temperaturas para asolearse y elevar su T_b . Para la localidad más elevada, la primavera fue la estación con mayor y mejor calidad térmica (11.3 °C), mientras que el verano, otoño e invierno registraron las calidades más bajas de todo el estudio (18.4, 20.6 y 18.2 °C), indicando que la estación de verano es relativamente caliente en bajas elevaciones, pero en altas altitudes la calidad térmica es muy baja, siendo este el caso. En la especie ovípara, el desarrollo de los huevos en el nido puede ser la causa de limitación para invadir mayores elevaciones, no el caso para los adultos.

El comportamiento termorregulador es resultado de constantes movimientos a lugares soleados, ambas especies resultaron ser eficientes termorreguladores, dado que son capaces de compensar por medio del comportamiento las bajas temperaturas durante su periodo de actividad a pesar de la disminución de las oportunidades térmicas por el incremento de la elevación, imposibilitando termorregular a los niveles preferidos. Por ejemplo, la T_b de *S. bicanthalis* fue 2.2 °C más baja que la de *S. aeneus*, lo cual refleja su alta eficiencia al tener T_b s mucho más elevadas que las T_e s provistas por el ambiente. En el caso de *S. aeneus* la T_b fue 12.7 °C más alta que la T_e mientras y que la temperatura de *S. bicanthalis* estuvo 11.8 °C por encima de la temperatura operativa, ambas en sus respectivas elevaciones. Mantener altas T_b en climas fríos claramente tiene un alto costo. Un individuo debe invertir una considerable proporción de su actividad total en termorregular y destinar menos tiempo para otras actividades.

Los resultados indican que *S. aeneus* es ligeramente más eficiente termorregulando que *S. bicanthalis*, la causa puede ser muy variable. El comportamiento termorregulador es un

importante mecanismo de respuesta a los factores ambientales y requerimiento fisiológicos. Los desplazamientos de las lagartijas entre lugares soleados y sombríos representan un costo en locomoción, además de un incremento en la exposición a depredadores (Huey y Slatkin, 1976). Las lagartijas de El Mapa habitan en un bosque de pino con considerable sombra que constantemente está cambiando a través del día, por lo tanto, tienen menores oportunidades de termorregular e incrementar este comportamiento durante determinados horarios, además invierten menos energía en el comportamiento de evasión de depredadores (Díaz de la Vega, 2006). Esto representaría que *S. aeneus* que se encuentra al límite de su distribución altitudinal durante su periodo de actividad se ve obligada a incrementar la actividad de termorregular en micrositios más sombríos. Los organismos fueron encontrados predominantemente en zonas abiertas, donde las temperaturas fueron mayores y donde las lagartijas pueden absorber directamente la radiación solar por medio de diversas posturas de termorregulación con respecto al sol para cambiar la T_b y seleccionando los pastos amacollados como refugio (Díaz de la Vega, 2006).

La exposición a la radiación solar directa fue la mejor estrategia de ambas lagartijas, en la cual la vegetación resultó ser determinante. La ecología térmica de *S. bicanthalis* en el Volcán Nevado de Toluca es influenciado por muchos factores que acompañan cambios asociados con el gradiente altitudinal. Especialmente, uno muy importante es la ocupación de hábitats abiertos, la disminución del número de depredadores y competidores en altas elevaciones puede influir en los tiempos de actividad, lagartijas de sitios de alta elevación tienen una menor cantidad de tiempo disponible para termorregular, cuando el cielo está despejado incrementa la incidencia solar en estas zonas abiertas permitiendo que la termorregulación en términos de costos sea más fácil, aunque estos periodos sean menores y demasiado variantes, a diferencia con *S. aeneus* que tiene una intensa termorregulación. Esto está relacionado con el número de posibles depredadores, dado que, en la cima del volcán es significativamente mayor la depredación por parte de las aves que en El Mapa (Díaz de la Vega, 2006), incrementando el riesgo de depredación en el Volcán requeriría incrementar el estado de alerta y no el de termorregular. En

la cima del volcán la temperatura del aire es más baja, pero los sustratos se mantienen más calientes en contraste con la localidad de baja elevación donde el aire es más caliente, pero los sustratos permanecen más fríos, debido a que los rayos solares son absorbidos por la columna de aire y llega en menor proporción la radiación al sustrato. En la cima del volcán se observó un intervalo mayor de temperaturas operativas (T_e) en los microambientes, mostrando intervalos más amplios que en la localidad de el Mapa, también una mayor variación de la temperatura a lo largo del día.

En la localidad de el Volcán los modelos de cobre alcanzaron las mayores temperaturas, lo que demuestra que aunque las temperaturas ambientales en esta altitud fueron bajas, las lagartijas pueden explotar de manera diferente estas zonas debido a que la radiación solar incrementa con la altitud y el cambio del tipo de vegetación de las localidades puede brindarles ventajas con mayor incidencia solar.

La pendiente en la cima del volcán está inclinada hacia el lado Este, por esta característica, la incidencia de rayos solares es mayor durante las mañanas, lo cual sitúa a estas lagartijas en una posición térmicamente ventajosa. En pendientes con inclinación contraria, el número de organismos es bajo ya que puede ser térmicamente desfavorable (Méndez F. comunicación personal). La localidad de 3200 m presenta una pendiente hacia el lado Oeste y además la vegetación es más alta, lo cual como ya se mencionó, las lagartijas tienen que buscar sitios con temperaturas óptimas para termorregular debido a la pendiente y a la sombra de los pinos, lo que contribuye a que *S. aeneus* tengan un comportamiento relativamente más activo ($E = 0.76$). Estas características indican que solo una pequeña fracción de los micrositos disponibles en la localidad de El Mapa ofrece condiciones térmicas ideales a estas lagartijas. Los resultados confirman observaciones previas de la regulación de la temperatura de *S. aeneus* y *S. bicanthalis* (Andrews *et al* 1999; Lemos-Espinal, *et al.*, 2002). Además, con los registrados para otras especies de lagartijas, reafirman o apoyan la idea de que las lagartijas de altas elevaciones son ectotermos altamente eficientes que pueden ser exitosas en ambientes donde aparentemente es poco probable sobrevivir.

Pearson y Bradford (1976), realizaron un cuidadoso análisis relacionado con el tiempo que destina una lagartija a sus diversas actividades. Casi el 80% del tiempo permanecieron inactivas en el escondite, cerca del 16% (3.5 horas) a termorregular, sólo 0.3% (menos de 5 minutos) dedicaron a alimentación y 3.7% a socializar y trasladarse. Pearson y Bradford concluyeron que *Liolaemus multiformis* no posee modificaciones anatómicas que faciliten su existencia en el clima extremo de los Andes, esta especie es capaz de sobrevivir porque tiene un activo comportamiento termorregulador ante las vicisitudes del clima. Mantener una alta T_b por parte de las lagartijas en climas fríos claramente significa un costo, por lo tanto los individuos designan una proporción considerable del total de su actividad al comportamiento termorregulador.

Los costos de termorregulación son inversiones de energía y tiempo, porque los períodos de termorregulación pueden requerir recorridos y pueden ser mutuamente excluyentes con otras actividades importantes, tales como forrajeo o socializar (Huey, 1982). El principio estratégico de asignación de los recursos y el costo de termorregulación depende en gran parte de la calidad térmica del hábitat, el grado en el cual las temperaturas ambientales operativas (T_e) difieren de la T_{set} de los animales. Cuando la calidad térmica disminuye, se necesitan más energía y tiempo para una termorregulación eficaz y llega a ser más costosa. Mientras que el modelo del costo-beneficio se utiliza extensamente (Hertz et al. 1993, Blouin-Demers y Nadeau, 2005), algunos reptiles son activamente termorreguladores a pesar de los costos muy altos (Christian, 1998; Blouin-Demers y Nadeau, 2005). Las lagartijas estudiadas emergen de su escondite un par de horas después de la salida del sol, la T_a a esta hora está cerca de la congelación e incluso puede haber nieve en los pastos y en la tierra, la condición más importante para que las lagartijas aumenten su T_b es la radiación solar directa, ya que asoleándose un par de horas su T_b se eleva considerablemente de los 18 - 20 °C, cuando inician su periodo de actividad a los 35 - 36 °C que representan la temperatura óptima.

9.3. EVOLUCION DE LA VIVIPARIDAD

Los resultados no mostraron evidencia del efecto de la condición fisiológica de las hembras sobre la precisión de la termorregulación. En ambas poblaciones, las hembras gestantes no mostraron mayor eficiencia térmica que las hembras no gestantes o que los machos, a pesar de la mala calidad térmica del ambiente. La similitud encontrada en los índices puede asociarse con la tendencia de las hembras preñadas a mantener el comportamiento de termorregulación seleccionando lugares con temperaturas más cercanas a las preferidas, pero que son un mejor sitio de refugio para evitar a los depredadores, puede ser debido a su condición de gestantes, a diferencia de los machos y las hembras no gestantes, quienes pueden dedicar más tiempo en otras actividades además de termorregular (Díaz de la Vega, 2006). Las hembras gestantes tienen que realizar un mayor esfuerzo termorregulador para mantener las T_b s óptimas para la embriogénesis; además, la masa corporal aumenta considerablemente y se ve modificada su locomoción para el escape de depredadores. Al desarrollarse los embriones en el cuerpo materno, gozan de condiciones de temperatura ventajosa gracias a los traslados de la madre cuyo cuerpo se calienta rápidamente al estar en contacto con la radiación solar y el sustrato.

En la especie vivípara se ha observado que su peso aumenta mucho más en comparación con hembras ovíparas (Rodríguez-Romero *et al.*, 2002) lo que podría repercutir en los lugares seleccionados para termorregular, ya que deben esconderse en este periodo debido a su vulnerabilidad hacia los depredadores debido a su limitante movilidad por su condición de gestante.

En contraste con lo encontrado en este trabajo, Charland (1995), comparó la precisión de la termorregulación por medio de telemetría entre hembras gestantes y no gestantes de las especies *Thamnophis sirtalis* y *T. elegans*. Las hembras gestantes tuvieron los más altos promedios de T_b s y fueron más precisas en la termorregulación que las hembras no gestantes, estas diferencias encontradas persistieron durante la gestación y desaparecieron rápidamente después del parto. Definitivamente en ambas especies de *Thamnophis*, los beneficios de la termorregulación

maternal son una respuesta a los climas fríos, aunque es mayor el costo energético para lograr temperaturas óptimas para el desarrollo de los embriones.

Otras especies en las que se ha visto que la viviparidad está relacionada con la elevación y los climas fríos son, por ejemplo, *Phrynocephalus sp.* que habita en las montañas asiáticas y se ha encontrado que estas lagartijas son ovíparas en bajas elevaciones y vivíparas a los 4500 m en el Himalaya, camaleones en África son vivíparos a los 4000 m en el volcán Kilomangaro, lagartijas vivíparas del género *Liolaemus* a 5000 m en Los Andes observadas hasta a una temperatura de 1.5 °C, la especie *Lacerta vivípara* a más de 3000 m en Los Alpes es vivípara, también en varias serpientes, como la víbora Áspid en los 3000 m de Los Alpes italianos, *Crotalus triseriatus* en el Eje Neovolcánico Transversal hasta los 4000 (Gaussen, 1964). Todas las especies vivíparas mencionadas que se distribuyen en altas elevaciones mantienen un comportamiento termorregulador muy eficiente para poder habitar en esos ambientes extremos.

La temperatura es uno de los factores limitantes más importantes de la distribución de las especies de reptiles en el planeta. Ambas localidades del Nevado de Toluca mostraron grandes fluctuaciones diarias y estacionales de temperatura, de forma más notable en la cima del volcán. La temperatura puede actuar a cualquier etapa del ciclo vital y limitar la distribución de una especie a través de sus efectos en la supervivencia, reproducción, desarrollo y sus interacciones biológicas en límites de tolerancia (competencia, depredación, parasitismo, enfermedades). ¿Qué aspecto de la temperatura es el relevante: las temperaturas máximas, mínimas, promedio? En este caso se asume que la amplia variabilidad de las temperaturas es la causa principal, debido a que los organismos hacen frente a las condiciones térmicas de su hábitat por medio del comportamiento termorregulador, dado que la termopasividad no sería ventajosa en dichos hábitats.

Debido al eficiente comportamiento termorregulador de los adultos en ambas especies y que tienen similares requerimientos térmicos, es probable que la fase del ciclo vital que es más sensible a la temperatura sea la etapa de huevo; fuera del área de distribución de la especie ovípara los huevos estarían expuestos a mayores fluctuaciones térmicas en el nido en mayores

elevaciones que resultarían mortales, de esta forma, una etapa del ciclo de vida puede determinar la distribución.

Los organismos han desarrollado un conjunto de adaptaciones evolutivas para superar las limitaciones impuestas por las temperaturas altas o bajas. Algunas de estas adaptaciones permitirían que una especie amplíe su área geográfica; la ampliación de la distribución geográfica de *S. bicanthalis* y colonización de mayores elevaciones de 3200 m podrían contener las características ecológicas que dieron origen a la viviparidad de acuerdo con la hipótesis del clima frío, en las cuales la retención de los huevos es fundamental.

Se ha considerado a la especie *S. aeneus* como intermedia entre la oviparidad y la viviparidad debido a la facultad de retener los huevos hasta estadios avanzados de desarrollo. El origen de la viviparidad en *S. bicanthalis* está asociado con un incremento en la longitud de la retención de los huevos y finalmente la viviparidad. En este caso la retención de los huevos es fundamental para colonizar mayores elevaciones desde el punto de vista gradual y fueron invadiendo climas cada vez más fríos.

En cuanto a la fenología de la reproducción, para la especie ovípara, que su mayor actividad de reproducción es durante las estaciones de primavera y verano, mostraron temperaturas corporales relativamente altas (31 °C) comparadas con las obtenidas en el otoño e invierno y con su especie hermana. Asimismo, las temperaturas operativas de la estación de primavera registradas para su localidad fueron más altas así como la calidad térmica. Para la especie vivípara, las temperaturas logradas en el campo fueron más constantes a lo largo del año (28 °C), a pesar de las bajas temperaturas operativas, la viviparidad y la reproducción de tipo anual en *S. bicanthalis* requiere de un mayor esfuerzo para alcanzar los requerimientos térmicos a lo largo del año, para contrarrestar las bajas temperaturas ambientales.

9.4. MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS

No es posible determinar cuanto sobreestima el modelo las áreas de distribución potencial; solamente con trabajo de campo se podrá determinar qué tanto el sistema extiende más allá de

sus límites la distribución de cada especie. No obstante, los resultados sugieren que el método empleado (GARP) predice de manera satisfactoria la distribución potencial de la especie. Por lo tanto, los mapas obtenidos pueden servir de guía para dirigir el trabajo de campo hacia sitios específicos.

Debido a que los modelos en general tienden a sobreestimar la distribución potencial de la especie, algunos autores mencionan la importancia de contar con más de 50 localidades de distribución conocida (Villaseñor y Téllez-Valdés, 2004), aunque específicamente para GARP se proponen como mínimo 20 registros de ocurrencias con sus coordenadas geográficas correctamente determinadas para realizar un análisis de modelado de nicho ecológico eficiente (Ballesteros C. comunicación personal); en este trabajo se utilizaron 37 y 32 localidades (Anexo 2 y 3). Para evitar imprecisiones en el modelado, las localidades de las lagartijas fueron revisadas minuciosamente la distribución geográfica, características morfológicas y modos de paridad en la revisión de los especímenes. Para el análisis se omitieron las localidades dudosas o que carecieran de información detallada de la especie, del lugar de colecta o por la confusión en la determinación, desafortunadamente, dado que ambas especies pertenecen al mismo grupo, la similitud entre la morfología de las especies es enorme, debido a su corto tiempo de divergencia y por lo tanto, pueden ser fácilmente confundidas. Smith *et al.*, (1993b) han sugerido la diferenciación entre *S. aeneus* y *S. bicanthalis*, únicamente por el número de escamas cantales, la coloración ventral y el modo reproductor.

El conservadurismo del nicho es la tendencia de las especies a conservar características ecológicas ancestrales (Wiens y Graham, 2005). Dos especies filogenéticamente cercanas muy rara vez ocupan nichos distintos en corto tiempo, más bien se desplazan de tal manera que cada una toma posesión de algunas características peculiares del hábitat y modos de vida en los que tiene ventaja sobre sus especies hermanas.

La condición de especies hermanas, se vio reflejada en los modelos de distribución, ya que la similitud ecológica de *S. aeneus* con respecto a *S. bicanthalis* fue clara. Varios autores explican que mediante el nicho ecológico de un taxón se pueden explicar sus patrones de distribución y

la relación con taxones cercanamente relacionados y de la habilidad potencial que tienen para colonizar las especies estudiadas (Peterson *et al.*, 1999; Wiens y Graham. 2005). El conservadurismo del nicho puede ser generalmente importante en la especiación alopátrica por las condiciones ecológicas presentes en una barrera geográfica, en algunos casos, esta barrera se puede asociar a diversas preferencias del microhábitat, por ejemplo, un río que separa hábitats terrestres, pero en otros casos, puede ser asociada a diferencias en el régimen climático, como puede ser la elevación y las consecuencias en su temperatura. La alopatría es generalmente causada por las condiciones ambientales subóptimas para la especie en cuestión. La viviparidad podría ser ese factor para invadir y colonizar mayores elevaciones, como se observa en el presente trabajo. La similitud en las características térmicas y ecológicas para las dos especies refuerza que los adultos de ambas especies podrían habitar simpátricamente a lo largo de su distribución, siendo la limitante los nidos de las especies ovíparas por diferentes factores como el oxígeno, la radiación solar, la temperatura, la depredación, etc. Se apoya la hipótesis del clima frío para explicar el origen de la viviparidad en lacertilios, debido que la especie vivípara puede habitar en un mayor intervalo altitudinal compensando conductualmente las temperaturas fluctuantes a lo largo de la elevación, mientras que la especie ovípara es más restringida altitudinalmente.

De acuerdo con los porcentajes de presencia obtenidos dentro de los modelos se puede confirmar que los puntos de presencia de *S. aeneus* que cayeron dentro del modelo predicho de *S. bicanthalis* fue alta, pero no al contrario, debido al bajo porcentaje de similitud de *S. bicanthalis* que ocurren dentro del modelo de su especie hermana. Por lo tanto, la especie ovípara puede reconstruir el nicho ecológico de la vivípara, pero al contrario el nicho ecológico no se conserva, dado que existen limitaciones térmicas en alguna etapa del ciclo de vida de la especie ovípara para habitar en mayores elevaciones. El intervalo altitudinal de *S. aeneus* fue 1760m, a pesar de que tiene mayor área de distribución potencial y el de *S. bicanthalis* fue de 2400 m con menor área de distribución potencial, así la distribución de la especie ovípara es más amplia en área pero está limitada a las zonas de moderada elevación, pero el área de

distribución de la especie vivípara el menor pero en un mayor intervalo altitudinal, por lo tanto, *S. aeneus* reconstruye a *S. bicanthalis*, pero *S. bicanthalis* no puede reconstruir a *S. aeneus* por las diferencias en elevación y las características ambientales que trae consigo la diferencia en elevaciones. En otras palabras, en el área de distribución de la especie ovípara puede existir la especie vivípara, pero la especie ovípara no puede habitar las zonas más elevadas donde se encuentra *S. bicanthalis* como en las cimas de los volcanes Pico de Orizaba, Nevado de Toluca, Cofre de Perote, La Malinche o mayores a 3200 metros de elevación.

En conclusión, la viviparidad puede ser una de las condiciones que posibilita la colonización de mayores elevaciones e invadir nuevos nichos ecológicos, en el presente estudio las especies hermanas con diferente modo reproductor tuvieron requerimientos térmicos similares, indicando que los adultos de la especie ovípara en su límite de distribución altitudinal no están limitados térmicamente para invadir mayores elevaciones debido al eficiente comportamiento termorregulador. La especie vivípara ocupa el mismo nicho ecológico de la ovípara pero puede invadir nuevos nichos con temperaturas adversas por los beneficios térmicos que les otorga la viviparidad de acuerdo con la hipótesis del clima frío. Además, la temperatura puede ser uno de los principales factores en el cambio del modo reproductor y en la fenología de la reproducción en lagartijas de altas elevaciones.

10. CONCLUSIONES

- Las lagartijas *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis* tienen requerimientos térmicos similares en laboratorio y debido a la variación en la calidad térmica de cada localidad mantienen diferentes temperaturas corporales de actividad en campo.
- Ambas lagartijas mostraron ser altamente eficientes en la termorregulación en sus respectivos ambientes, a pesar de la baja calidad térmica.
- La distribución altitudinal limitada de la especie ovípara no es debida a los requerimientos o a la termorregulación de los adultos.
- La variación estacional de la temperatura significa mayores demandas en la termorregulación en altas elevaciones.
- Los requerimientos térmicos y la eficiencia de la termorregulación de ambas especies no difirieron entre los sexos ni entre hembras con distinta condición reproductora.
- El nicho ecológico de *S. aeneus* reconstruye al de *S. bicanthalis*, pero no al contrario.
- Se apoya la hipótesis del clima frío, debido a que la especie vivípara *S. bicanthalis* es capaz de colonizar nichos ecológicos de altas elevaciones compensando las deficiencias térmicas con el comportamiento termorregulador.

ANEXOS

Anexo 1. Parámetros utilizados para modelar la distribución potencial de la especies de *Sceloporus* con el programa GARP.

-
1. Temperatura promedio anual (°C)
 2. Oscilación diurna de la temperatura (°C)
 3. Isotermalidad (°C)
 4. Estacionalidad de la temperatura (coeficiente entre parámetros 2 y 7)
 5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
 6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
 7. Oscilación anual de la temperatura (°C) (coeficiente entre parámetros 5 y 6)
 8. Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
 9. Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C)
 10. Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
 11. Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
 12. Precipitación anual (mm)
 13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
 14. Precipitación del periodo más seco (mm)
 15. Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %)
 16. Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
 17. Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
 18. Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
 19. Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)
 20. Orientación de la pendiente
 21. Inclinación de la pendiente
 22. Elevación msnm
 23. Depresiones
-

Anexo 2. Localidades de *Sceloporus aeneus*, coordenadas, elevación y referencia.

GPS: observaciones de campo con Sistema de Posicionamiento Global; Catálogos consultados: MVZ: Museum Vertebrate of Zoology; CAS: California Academy of Science; MVZ: Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley; IBH: Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<i>S. aeneus</i>				
Ubicación / localidad	Latitud	Longitud	Elevación (msnm)	Fuente
Michoacán				
8.5 Km al S de Pátzcuaro sobre la carretera 120	19.4500	-101.6000	2250	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Puerto Lengua de Vaca	19.4508	-100.1866	2930	MVZ.
5 Km al O de Pátzcuaro, paraje "Los Tanques"	19.5200	-101.6100	2330	IBH.
Angahuan al N del volcán Paricutín	19.5333	-102.2000	2370	IBH; CAS.
8 Km al S del pueblo "La Venta", lado ENE de la Presa Pucuató	19.6330	-100.6802	2760	IBH.
12.8 Km al NO de Ciudad Hidalgo	19.7647	-100.6202	2680	MVZ.
Lado NE del Lago Zirahuén	19.4535	-101.7146	2260	IBH.
Estado de México				
Tenango del Valle, Tepexoxuca	19.0567	-99.5556	2900	IBH.
2.8 Km al SSO de Zaragoza	19.1302	-99.6440	2400	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Calimaya	19.1586	-99.7105	3230	Trujillo, 2001.
El Mapa, Km 23 de la carretera Toluca-Temascaltepec	19.1971	-99.8461	3240	Benabib <i>et al.</i> , 1997; GPS.
Raíces	19.1961	-99.8047	3200	MVZ.
15 Km al N de Valle de Bravo	19.2796	-100.1101	2490	GPS.
55 Km al NO de Toluca por la carretera 15 a Villa Vitoria	19.3050	-100.0580	2580	GPS.
San Cayetano	19.3750	-100.0991	2500	Rodríguez, 2004.
3 Km al SO de Cahuacán, Pueblo Miranda	19.5833	-99.4333	2790	IBH.
3.5 Km al NE de Cahuacán	19.6333	-99.3833	2600	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Cahuacán	19.6372	-99.4243	2630	Lemos-Espinal <i>et al.</i> , 2002; IBH; GPS.
Hidalgo				
Autódromo Bosques El Ángel, carretera 132 México-Tulancingo	20.0186	-98.4687	2660	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Presas Omiltepec	20.1550	-98.1485	2170	GPS.
Palo Gacho, 2 Km al NE de la Cruz sobre la carretera Metepec-Tenango de Doria	20.2862	-98.2818	2300	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Distrito Federal				
3.5 Km al O del Capulín, El Ajusco Milpalta	19.0626	-100.1370	3100	Guillette, 1981; IBH.
	19.1833	-99.0166	2500	Manríquez, 1995; Hernández, 1995; Andrews <i>et al.</i> , 1999; Trujillo, 2001.
El Ajusco	19.2166	-99.2000	2870	Andrews <i>et al.</i> , 1999.
Llano de la Cantimplora, El Ajusco	19.2323	-99.2131	3120	IBH.
San Nicolás Contreras, lado N de El Ajusco	19.2333	-99.2500	3070	IBH.
Entre el Km 18 y 20 de la carretera El Ajusco	19.2284	-99.2347	2900	Benabib <i>et al.</i> , 1997.

Morelos				
2 Km al N de Tlayacapan	18.9776	-98.9916	1820	IBH.
Tres Marías	19.0600	-99.2500	2820	GPS.
Lagunas de Zempoala	19.0515	-99.3173	2870	IBH.
Tlaxcala				
3 Km al SSO de Huamantla	19.2833	-97.9333	2600	IBH.
1 Km del entronque a San Lucas Tecopilco	19.4500	-98.2500	2540	IBH.
Intersección de la carretera 136 con el camino a Españita	19.4876	-98.4150	2620	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
5.9 Km al NNE de Tlaxco	19.6568	-98.0666	3000	IBH.
1 Km. NNW de Acopinalco del Peñón, Tlaxco	19.6666	-98.1500	2780	IBH.
Puebla				
Piedras Encimadas, Zacatlán	20.0359	-98.0450	2500	IBH.
Campestre las truchas (Río Topolapo), carretera 130 Puebla-Hidalgo	20.2070	-98.0367	1480	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Ubicación / localidad	Latitud	Longitud	Elevación (msnm)	Fuente

Anexo 3. Localidades de *Sceloporus bicanthalis*, coordenadas, elevación y referencia.

GPS: observaciones de campo con Sistema de Posicionamiento Global; Catálogos consultados: MVZ: Museum Vertebrate of Zoology; CAS: California Academy of Science; MVZ: Museum of Vertebrate Zoology at Berkeley; IBH: Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

<i>S. bicanthalis</i>				
Ubicación / localidad	Latitud	Longitud	Elevación (msnm)	Fuente
Estado de México				
Paso de Cortés	19.1166	-98.6333	3710	Benabib <i>et al.</i> , 1997; Andrews <i>et al.</i> , 1999.
Nevado de Toluca, Llano de la Loba sobre la carretera a Sultepec	19.1190	-99.8216	3500	GPS.
Volcán Nevado de Toluca	19.1190	-99.7458	4200	Benabib <i>et al.</i> , 1997; Andrews <i>et al.</i> , 1999; Rodríguez, 2004; GPS.
Nevado de Toluca, El Río sobre la carretera a Sultepec	19.1415	-99.8058	3490	GPS.
Parque Nacional Zoquiapan	19.2194	-98.6275	3200	Hernández, 1995; Manríquez, 1995; Andrews <i>et al.</i> , 1999; Guillette, 1981; IBH.
15 Km al SO de Río Frío	19.2423	-98.7655	2740	IBH.
Km 3 del camino de Llano Grande a Zoquiapan	19.3230	-98.7166	3250	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
17.3 Km al E de Río Frío	19.3455	-98.5151	2450	MVZ.
9.6 Km al E de Río Frío	19.3495	-98.5886	2630	MVZ.
Río Frío.	19.3561	-98.7772	2870	MVZ.
2.1 Km al N de Río Frío	19.3701	-98.6807	3258	MVZ.

Hidalgo				
Nopalillo	20.0733	-98.5747	2890	Trujillo, 2001; GPS.
2 Km al NE de Nopalillo	20.0873	-98.5648	3000	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Parque Nacional El Chico	20.1813	-98.7000	3000	IBH.
0.5 Km al NE de la intersección a Tianguistengo	20.7166	-98.6333	1860	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Puebla				
5 Km al SE de Francisco I. Madero, Cañada Los Berros al N del Volcán Pico de Orizaba	19.0666	-97.2500	3460	IBH.
Veracruz				
Al SE del Volcán Pico de Orizaba	18.9175	-97.1969	2550	MVZ.
Al SE de Citlaltepetl	19.0067	-97.2033	2760	CAS.
Al E de Orizaba	19.0342	-97.2326	3940	CAS.
Km 125 de la carretera 140, 2 Km al E de Las Vigas de Ramírez	19.0695	-97.0807	2450	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
El Negro a 6 Km al SE de Las Vigas de Ramírez	19.4166	-97.1500	2750	IBH.
Cofre de Perote, 4 Km al O de Las Vigas de Ramírez	19.4666	-97.1813	2650	IBH; MVZ.
Volcán Cofre de Perote	19.4833	-97.1500	3880	IBH.
Camino a la cima de Cofre de Perote, 2 Km antes de llegar a El Conejo	19.4833	-97.1313	3310	IBH.
Tlaxcala				
Parque La Malinche, paraje El Capulín	19.2000	-98.1166	2700	IBH.
Volcán La Malinche	19.2013	-98.0093	3200	Benabib <i>et al.</i> , 1997.
Oaxaca				
San Andrés Huayapán, Cerro Corral de Piedra, 11 Km al O de La Cumbre	17.1585	-96.6506	3000	IBH.
San Andrés Huayapán, Cerro Corral de Piedra, 12.2 Km al O de La Cumbre	17.1687	-96.6541	3200	IBH.
Cerro Corral de Piedra, La Cumbre	17.1726	-96.6495	3040	GPS.
San Juan Atepec, Llano de Flores	17.3166	-96.4166	2550	IBH.
Intersección de Peña Verde, Cuicatlán	17.8440	-96.7942	2910	Benabib <i>et al.</i> , 1997; GPS.
Cuicatlán	17.8341	-96.7791	2780	Trujillo, 2001.
Ubicación / localidad	Latitud	Longitud	Elevación (msnm)	Fuente

Anexo 4. Tabla cuantitativa de termorregulación de diversas especies. Modificada de Blouin-Demers y Nadeau, 2005.

* Especies diurnas; ** nocturnas; **LHC**: longitud hocico-cloaca; T_{set} : intervalo de temperaturas seleccionadas en laboratorio; T_b : temperatura corporal de campo; T_e : temperatura operativa; d_b : precisión de la temperatura corporal; d_e : calidad térmica del hábitat; E : eficiencia en la regulación de la temperatura.

Espece	Suborden	LHC (mm)	Hábitat	Clima	Intervalo de T_{set} °C	\bar{T}_b	\bar{T}_e	\bar{d}_b	\bar{d}_e	E	Referencia
<i>Anolis cooki</i>	Lagartija*	65	Desierto	Caribe	29.6-31.6	30.8	30	1.05	2.25	0.53	Hertz <i>et al.</i> , 1993.
<i>Anolis cristatellus</i>	Lagartija*	70	Desierto y semidesértico	Caribe	28.6-30.9	27.3	30	2.48	4.13	0.35	Hertz <i>et al.</i> , 1993.
<i>Anolis gundlachi</i>	Lagartija*	70	Semidesértico	Caribe	24.3-26.1	19.4	19	3.55	4.05	0.15	Hertz <i>et al.</i> , 1993.
<i>Hypsilurus spinipes</i>	Lagartija*	110	Selva tropical	Tropical				2.59	2.81	0.08	Rummery <i>et al.</i> , 1994.
<i>Chlamydosaurus kingii</i>	Lagartija*	200	Sabana arbolada	Monzón	34.1-36.6	34.3	37	1.43	3.96	0.64	Christian y Bedford, 1995.
<i>Podarcis hispanica</i>	Lagartija*	65	Matorral	Mediterráneo	31.9-36.8	33.9	30	0.3	6.3	0.95	Bauwens <i>et al.</i> , 1996.
<i>Varanus scalaris</i>	Lagartija*	170	Sabana arbolada	Monzón	36.7-39.5	35.4	36	1.79	3.15	0.42	Christian y Bedford, 1996.
<i>Varanus gouldii</i>	Lagartija*	550	Sabana arbolada	Monzón	34.0-36.3	35.9		0.85	6.51	0.87	Christian y Weavers, 1996.
<i>Varanus mertensi</i>	Lagartija*	550	Pantano	Monzón	33.1-35.5	34		1.66	6.51	0.64	Christian y Weavers, 1996.
<i>Varanus panoptes</i>	Lagartija*	550	Sabana arbolada y praderas inundadas	Monzón	35.8-37.6	35.2		2.28	6.55	0.65	Christian y Weavers, 1996.
<i>Psammodromus algirus</i>	Lagartija*	75	Matorral arbolado	Templado	32.4-37.4		36	0.82	8.2	0.91	Diaz, 1997.
<i>Phrynosoma douglasi</i>	Lagartija*	75	Desierto		33.0/36.0	35.5	33	0.25	1.69	0.85	Christian, 1998.
<i>Hoplocephalus bungaroides</i>	Serpiente**	640	Bosque	Templado	28.1-31.1	25.6	27	3.7	3.4	0.09	Webb y Shine, 1998.
<i>Pogona barbata</i>	Lagartija*	400	Bosque	Subtropical	29.2/33.1	34.6	40	3.25	5.3	0.33	Schäuble y Grigg, 1998.

<i>Lophognathus temporalis</i>	Lagartija*	130	Sabana arbolada	Monzón	33.7-35.8	34	37	3.48	5.1	0.46	Christian <i>et al.</i> , 1999.
<i>Nerodia sipedon</i>	Serpiente*	900	Pantano	Templado	25.0/30.0	24	22	2.35	4.04	0.42	Brown y Weatherhead, 2000.
<i>Christinus marmoratus</i>	Lagartija**	50	Bosque	Templado	23.6-26.0	19	17	3.5	7.4	0.54	Kearney y Predavec, 2000.
<i>Podarcis muralis</i>	Lagartija*	60	Pradera	Mediterráneo	31.9-36.5	30.4	22	2	10.4	0.81	Grbac y Bauwens, 2001.
<i>Zootoca vivipara</i>	Lagartija*	65	Pradera	Templado	29.1-33.8	31.1	34	1.18	4.93	0.58	Gvodík, 2002.
<i>Elaphe obsoleta</i>	Serpiente*	1300	Bosque caducifolio	Templado	26.5-29.8			4.79	8.09	0.41	Blouin–Demers y Weatherhead, 2001.
<i>Sceloporus arenicolus</i>	Lagartija*	65	Arbustos xéricos	Templado	33.9-37.2	34.1	36	1.6	7.66	0.79	Sartorius <i>et al.</i> , 2002.
<i>Uta stansburiana</i>	Lagartija*	50	Arbustos xéricos	Templado	32.9/38.3	36.5	35	0.41	6.98	0.94	Sartorius <i>et al.</i> , 2002.
<i>Lacerta oxycephala</i>	Lagartija*	60	Paredes	Mediterráneo	31.1/34.4	31.6	31	0.84	3.78	0.77	Scheers y Van Damme, 2002.
<i>Podarcis melisellensis</i>	Lagartija*	60	Paredes	Mediterráneo	32.9-35.2	34.1	33	1.04	6.27	0.83	Scheers y Van Damme, 2002.
<i>Trogonophis wiegmanni</i>	Anfisbénido*	142	Arbustos xéricos	Mediterráneo	21.7-23.4	22	22	1.5	3.5	0.57	López <i>et al.</i> , 2002.
<i>Hoplodactylus maculatus</i>	Lagartija**	75	Pastizal	Templado	26.0-28.0	22		4.32	6.75	0.25	Rock <i>et al.</i> , 2002.
<i>Hoplocephalus stephensii</i>	Serpiente**	800	Bosque	Templado	27.8-29.3	24	22	8.05	9.21	0.1	Fitzgerald <i>et al.</i> , 2003.
<i>Sceloporus aeneus</i>	Lagartija*	78	Bosque de pino	Semifrío	33.8-35.3	30.0	17.3	4	16.8	0.76	Presente estudio
<i>Sceloporus bicanthalis</i>	Lagartija*	70	Pastizal alpino	Frío	33.5-35.3	27.8	16	5.8	17.9	0.68	Presente estudio
Especie	Suborden	SVL (mm)	Hábitat	Clima	T_{set} °C	T_b	T_e	d_b	d_e	E	Referencia

11. LITERATURA CITADA

- Adolph, S. C. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71:315-327.
- Andrews, R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 263(6):329-334.
- Andrews, R. M. y B. R. Rose. 1994. Evolution of viviparity: constraints on eggs retention. *Physiol. Zool.* 67: 1006-1024.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez de la Cruz y M. Villagrán-Santa Cruz. 1997. Body temperatures of Females *Sceloporus grammicus*: thermal stress or impaired mobility? *Copeia* 1:108-115.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y F. Rodríguez-Romero. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 34(1):93-100.
- Andrews, R. M. y T. Mathies. 2000. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *Bioscience* 50(3):227-238.
- Avery, R. A. 1979. *Lizards – A Study in Thermoregulation*. Baltimore: University Park Press.
- Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. Pages 93-166 in C. Gans y F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Academic press, New York.
- Bartholomew, G. A. 1982. Physiological control of temperature. Pages 167-211 in C. Gans y F. H. Pough, eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Academic press, New York.
- Bauwens, D., P. E. Hertz y A. M. Castilla. 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77:1818-1830.
- Benabib, M., K. M. Kjer y J. W. Jr. Sites. 1997. Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and the evolution of viviparity in the *Sceloporus scalaris* group (Reptilia, Squamata). *Evolution* 51:1262-1275.
- Beuchat, C. A. 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia* 1986:971-979.
- Blackburn, D. G. 1995. Saltationist and punctuated equilibrium models for the evolution of viviparity and placentation. *Journal Theoretical Biology* 174:199-216.
- Blouin-Demers, G., P. Nadeau. 2005. The cost benefit of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86 (3):560-566.
- Blouin-Demers, G. y P. J. Weatherhead. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82:3025-3043.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation and ecritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *An. Inst. Biol. Méx.* 20:415-426.
- Bouverot, P., 1985. High altitude. In: Bouverot, P. (Ed.), *Adaptation to Altitude-hypoxia in Vertebrates*. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 6.
- Brown, G. P. y P. J. Weatherhead. 2000. Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Ecological Monographs* 70:311-330.
- Camarillo R. J. L. 1990. Relationship between reproductive modality and elevational distribution of *Sceloporus aeneus* Complex. (Sauria: Iguanidae) in the state of Mexico, Mexico. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 26(2): 39-54.
- Charland, M. B. 1995. Thermal consequences of reptilian viviparity: Thermoregulation in gravid and nongravid Garter snakes (*Thamnophis*). *Journal of Herpetology* 29(3): 383-390.

- Christian, K. A. 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *Journal of Thermal Biology* 23:395-399.
- Christian, K. A., y G. S. Bedford. 1995. Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus Kingii*, in tropical Australia. *Ecology* 76:124-132.
- Christian, K. A. y G. Bedford. 1996. Thermoregulation by the spotted tree monitor, *Varanus scalaris*, in the seasonal tropics of Australia. *Journal of Thermal Biology* 21:67-73.
- Christian, K. A., G. Bedford, B. Green, A. Griffiths, K. Newgrain y T. Schultz. 1999. Physiological ecology of a tropical dragon, *Lophognathus temporalis*. *Australian Journal of Ecology* 24:171-181.
- Christian, K. A., C. R. Tracy y W. O. Porter. 1983. Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*) *Ecology* 64: 463-468.
- Christian K. A. y B. W. Weavers. 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs* 66:139-157.
- Cowles R. B. y C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83: 261-269.
- Crowley, S. R. 1987. The effect of desiccation upon the preferred body temperature and activity level of the lizard *S. undulates*. *Copeia* 25-32.
- Daut, E. F., y R. M. Andrews. 1993. The effect of pregnancy on selected body temperatures of the viviparous lizard *Chalcides ocellatus*. *J. Herpetol.* 27:6-13.
- Diaz, J. A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11:79-89.
- Díaz de la Vega, A. H. 2006. Estrategias de antidepredación y desempeño locomotor de dos especies hermanas con diferente modo reproductor. Tesis de maestría. UNAM. México. D. F. 73.
- Ferner, J. W. 1979. A review of marching techniques for amphibians and reptiles. *Herp. Circ.* No. 9. SSAR. 41p.
- Fitzgerald, M., R. Shine y F. Lemckert F. 2003. A reluctant heliotherm: thermal ecology of the arboreal snake *Hoplocephalus stephensii* (Elapidae) in dense forest. *Journal of Thermal Biology* 28:515-524.
- Garrick, L. D. 1974. Reproductive influences on behavioral thermoregulation in the lizard, *Sceloporus cyanogenys*. *Physiol. Behav.* 12:85-91.
- Gaussen, E. M. 1964. Flora y Fauna de la montaña. Editorial Juventud, 2da edición España. 9-20.
- Grbac, I. y D. Bauwens. 2001. Constraints on temperature regulation in two sympatric *Podarcis* lizards during autumn. *Copeia* 2001:178-186.
- Grinnell, J. 1916. Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist* 51:115-128.
- Guillette, L. J. Jr. 1981a. Reproductive strategies and evolution of viviparity in two allopatric populations of Mexican lizard, *Sceloporus aeneus*. Ph D. Dissertation University of Colorado, USA.
- Guillette, L. J. Jr. 1981b. On the occurrence of viviparous and viviparous forms of the lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94-103.
- Guillette, L. J. Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94-103.
- Guillette, L. J. Jr. y H. M. Smith. 1985. Cryptic species in the Mexican lizard complex, *Sceloporus aeneus*. *Bulletin of the Maryland herpetological Society* 21(1):1-5.

- Guillette L. J. Jr. y R. E. Jones, 1985. Ovarian, oviductal and placental morphology of the reproductively bimodal lizard species, *Sceloporus aeneus*. J. Morphol. 184:85-98.
- Guillette, L. J. Jr., R.E. Jones, K. T. Fitzgerald, y H. M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. Herpetologica 36: 201-215.
- Gvodík, L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. Canadian Journal of Zoology 80:479-492.
- Hernández G. O. 1995. Estudio comparativo del patrón reproductor de los machos de dos especies de lagartijas emparentadas con distinto modo reproductor: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 89p.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 2002. Continuous spermatogenesis in the lizard *Sceloporus bicanthalis* (Sauria: phrynosomatidae) from high elevation habitat of central Mexico. Herpetologica. 58(4):415-421.
- Hertz, P. E., B. R. Huey y R. D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. The American Naturalist 142:796-818.
- Hodges, W. L. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (Phrynosoma): testing the cold-climate hypothesis. J. Evol. Biol 17:1230-1237.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427.
- Hutchinson, G. E. 1981. Introducción a la ecología de poblaciones. Edit. Blume. España. 492 p.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. Pages 25-91 in C. Gans y F. H. Pough, eds. Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiology C. Physiological ecology. Academic press, New York.
- Huey, R. B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. Q. Rev. Biol. 51:363-384.
- INEGI. Anuario Estadístico del Estado de México; Tomo I. México. 2004.
- Kearney, M. y M. Predavec. 2000. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. Ecology 81:2984-2996.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 2002. Body temperature and sexual dimorphism of *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus palaciosi* from Mexico. Amphibia-Reptilia 23:114-119.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. Can. J. Zoo. 73:2184-2191.
- López, A. S. 2005. Biología térmica y desempeño locomotor en tres especies de lacertilios vivíparos del grupo *Sceloporus torquatus*. Tesis de maestría. UNAM. México. D. F.60.
- López, P., E. Civantos y J. Martín. 2002. Body temperature regulation in the amphisbaenian *Trogonophis wiegmanni*. Canadian Journal of Zoology 80:42-47.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (Aves: Cardinalidae). Proc. R. Soc. B 271:1151-1157.
- Manríquez, M. N. L. 1995. Estudio comparativo del patrón reproductor de las hembras de dos especies de lagartijas emparentadas con distinto modo reproductor: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 102p.

- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1995. Thermal and reproductive ecology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implication for the elevation of viviparity. *Oecologia* 104:101-111.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology* 11: 498-507.
- McGinnis, S. M. 1966. *Sceloporus occidentalis*: preferred body temperatures of the western fence lizard. *Science* 152: 1090-1091.
- Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54(4):521-532.
- Meza, L. R. N. 2004. Reconstrucción de la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus*: evaluación de los estadios a la oviposición y del grosor del cascarón. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 70p.
- Packard, G. C. 1966. The influence of ambient temperature aridity on modes of reproduction and exception of amniote vertebrates.
- Packard, G. C., C. R. Tracy y J. J. Roth. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Review* 52:71-105.
- Qualls, C. P., R. M. Andrews y T. Mathies. 1997. The evolution of viviparity and placentation revisited. *Journal of Theoretical Biology* 185:129-135.
- Robert, K. A., M. B. Thompson. 2000. Influence of feeding on the metabolic rate of the lizard, *Eulamprus tympanum*. *Copeia*, 851–855.
- Rock, J., A. Cree y R. M. Andrews. 2002. The effect of reproductive condition on thermoregulation in a viviparous gecko from a cool climate. *Journal of Thermal Biology* 27:17-27.
- Rodríguez, F. R. 2004. Demografía comparada de dos especies de lacertilios emparentados del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. Tesis Doctoral. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 151.
- Rodríguez-Romero, F., F. R. Méndez-de la Cruz, R. García-Collazo y M. Villagrán-Santa Cruz 2002. Comparación del esfuerzo reproductor en dos especies hermanas del género *Sceloporus* (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor. *Acta Zoológica Mexicana* 85:181-188.
- Rodríguez-Romero, F., G. R. Smith, O. Cuellar, y F. R. Méndez-de la Cruz. 2004. Reproductive traits of a high elevation viviparous lizard *Sceloporus bicanthalis* (Lacertilia: Phrynosomatidae) from Mexico. *Journal Herpetology*. Vol 38 no 3 pp 438 443.
- Rummery, C., R. Shine, D. L. Houston y M. B. Thompson. 1994. Thermal biology of the Australian forest dragon, *Hypsilurus spinipes* (Agamidae). *Copeia* 1994:818–827.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson y P. Escalante-Pliego. 2003. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. En *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM, México, Pp. 359-379.
- Sartorius, S. S., J. P. S. do Amaral, R. D. Durtsche, C. M. Deen y W. I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80:1966–1976.
- Schäuble, C. S. y G. C. Grigg. 1998. Thermal ecology of the Australian agamid *Pogona barbata*. *Oecologia* 114:461–470.

- Scheers, H. y R. Van Damme. 2002. Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecologia* 132:323–331.
- Seebacher y Shine, 2004. Evaluation thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(4):688-695
- Sites, J. W. Jr., J. W. Archi, C. J. Cole y O. Flores-Villela. 1992. A review of phylogenetic hypothesis for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213:1-110.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In Gans C. Billett F. (eds) *Biology of the Reptilia* Vol. 15 Weley. N. Y. 605-694.
- Smith, G. R., R.E. Ballinger, y J. D. Congdon. 1993a. Thermal ecology of the high-altitude bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*. *Can. J. Zool.* 71: 2152-2155.
- Smith, H. M., J. L. Camarillo y D. Chiszar. 1993b. The status of the members of the *Sceloporus aeneus* complex (Reptilia: Sauria) of Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 29(3):130-139.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distribution areas. *Biodiversity informatics* 2:1-10.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 2000. *Biometry*. W. H. Freeman and Company. 859p.
- Stapley, J. 2006. Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology* 31: 362–369
- Stockwell, D. R. B. y I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of analysis. *Math. Comp. Simul* 33:385-390.
- Stockwell, D. R. B. y D. P. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geogr. Inform. Syst* 13:143-158.
- Tinkle, D. y J. W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Misc Publ. Univ. Mich.* 154:1-55.
- Trujillo, F. C. 2001. El ambiente térmico y la efectividad de la termorregulación en relación con la evolución del tipo de paridad de las lagartijas *Sceloporus bicanthalis* y *Sceloporus aeneus*. Tesis de Licenciatura, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 192p.
- Villaseñor, J. L. y O. Téllez-Valdés. 2004. Distribución de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75(2): 205-220.
- Vitt, L. J. 1974. Body temperatures of high latitude reptiles. *Copeia* 255-256.
- Webb, J. K. y R. Shine. 1998. Thermoregulation by a nocturnal elapid snake (*Hoplocephalus bungaroides*) in southeastern Australia. *Physiological Zoology* 71:680–692.
- Werner, Y. L. y A. H. Whitaker. 1978. Observations and comments on the body temperatures of New Zealand reptiles. *NZ. J. Zool.* 5:375-393.
- Wiens, J. J. y C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36:519-39.