



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**ECOLOGÍA TÉRMICA DE LACERTILIOS MEXICANOS: IMPLICACIONES DE SU  
DISTRIBUCIÓN Y MODO REPRODUCTOR**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**M. EN C. RAFAEL ALEJANDRO LARA RESENDIZ**

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

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
**DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**  
FACULTAD DE CIENCIAS

**TUTORA INVITADA: DRA. TERESA PATRICIA FERIA ARROYO**  
UNIVERSITY OF TEXAS PAN-AMERICAN

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2013.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**ECOLOGÍA TÉRMICA DE LACERTILIOS MEXICANOS: IMPLICACIONES DE SU  
DISTRIBUCIÓN Y MODO REPRODUCTOR**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**M. EN C. RAFAEL ALEJANDRO LARA RESENDIZ**

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

**COMITÉ TUTOR: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
**DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA**  
FACULTAD DE CIENCIAS

**TUTORA INVITADA: DRA. TERESA PATRICIA FERIA ARROYO**  
UNIVERSITY OF TEXAS PAN-AMERICAN

**MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2013.**



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

*Presente*

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno LARA RESENDIZ RAFAEL ALEJANDRO con número de cuenta 400074094 con la tesis titulada: "Ecología térmica de lacertilios mexicanos: implicaciones de su distribución y modo reproductor", realizada bajo la dirección del DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ:

Presidente:	DR. JOSÉ MARTÍN GARCÍA VARELA
Vocal:	DR. MANUEL FERIA ORTÍZ
Secretario:	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Suplente:	DR. GUILLERMO ALFONSO WOOLRICH PIÑA
Suplente	DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 26 de julio de 2013.

  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada No. 165066. Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) por el financiamiento otorgado para los proyectos IN224208 e IN215011. Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECyT) por el apoyo económico otorgado.

A los miembros del comité tutor: Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz, Dra. Teresa Patricia Feria Arroyo, Dr. Andrés García Aguayo y Dr. José Jaime Zúñiga Vega por su interés, ayuda y observaciones que fueron de gran importancia para el trabajo.

## **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, además por su amistad y confianza.

A los Doctores Barry Sinervo, Donald Miles y Nora Ibargüengoytia por las sugerencias y apoyo académico.

A los Doctores Oscar Flores Villela, Héctor Gadsden Esparza, Eduardo Morales Guillaumin, Martín García Varela, Manuel Feria Ortiz, Guillermo Woolrich Piña, Enrique Martínez Meyer, Elizabeth Bastiaans, Tereza Jezkova y Christopher Blair por sus valiosas aportaciones al trabajo.

A Bárbara Larraín Barrios por tu compañía, apoyo y tantos momentos inolvidables.

A los compañeros del Laboratorio de Herpetología del IBUNAM.

A todas las personas que me ayudaron en el trabajo de campo en la colecta de lagartijas: Aníbal Díaz de la Vega, Víctor Jiménez, Eric Centenero, Luis Rivera, Javier Verdugo, Marcos Pareja, Diego Arenas, Bárbara Larraín, Leonardo López, Gamaliel Castañeda, Héctor Gadsden, Rodolfo Huitrón, Tlacaclé Rivera, Fernando Maytorena e Isaí Valle.

A la familia Verdugo-Molina por su amabilidad y hospedaje en Hermosillo, Sonora. A la familia Solís-Ramírez por su hospedaje y ayuda en campo en Altamirano, Janos, Chihuahua. A la familia Larraín-Barrios por su apoyo y hospedaje en Chile. A Marlin Medina, Jimena Fernández, Erica Kubisch y Facundo Cabezas por su apoyo y hospedaje en Argentina. A Nancy de León por su apoyo en Texas.

A la estación biológica de la UNAM y a la Reserva “El Uno” en Janos, Chihuahua.

A Elizabeth Beltrán y alumnos de la Universidad del Estado de Guerrero.

A Salvador González-Guzmán de la UABC por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo y laboratorio en Ensenada, Baja California.

Al Güero Arce Smith e Isabel por su apoyo en Bahía de los Ángeles, Baja California y a Alejandro Resendiz por el hospedaje en Archelon.

A don Francisco por su apoyo en la estación del Golfo de Santa Clara, Sonora.

A la Colección Nacional de Herpetología del Instituto de Biología, UNAM, Global Biodiversity Information Facility y Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad por el acceso a las bases de datos.

A las siguientes áreas naturales protegidas: El Pinacate y Gran Desierto de Altar, Golfo de Santa Clara y Delta del Río Colorado, Valle de los Cirios, Vizcaino, Janos, La Reserva el UNO, Islas del Golfo de California, Tehuacán-Cuicatlán, Grutas de Cacahuamilpa y Chamela-Cuixmala.

**Dedicatoria**

A mi familia por su gran apoyo. Especialmente a mis papás: **Samadar Resendiz Zúñiga** y **Rafael Lara García** por su apoyo incondicional y por ser fundamentales en mi vida; los quiero y siempre valoraré su esfuerzo. A mis hermanas **Karina L. R.** y **Estefanía L. R.** que siempre están conmigo. A mis sobrinos **Emiliano** y **Santiago**. A las personas que han tenido influencia en mí para seguir este camino.

También a todas las personas que estuvieron conmigo física y moralmente.

## Índice

Agradecimientos .....	i, ii
Dedicatoria .....	iii
Índice .....	1
Resumen .....	3
Abstract .....	5
Introducción general .....	7
Objetivos .....	9
Capítulo 1. Nicho térmico de lacertilios y cambio climático .....	11
1.1. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. <i>Science</i> 328:894-899 .....	11
1.2. Response to comment on “Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches”. <i>Science</i> 332:537a-b .....	19
Capítulo 2. Ecología térmica de lacertilios mexicanos.....	23
2.1. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija <i>Phyllodactylus bordai</i> (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. <i>Revista Chilena de Historia Natural</i> . 86: 127-135.....	23
2.2. Aspectos morfológicos y térmicos del nido de <i>Aspidoscelis costata</i> en Guerrero, México. <i>Revista Mexicana de Biodiversidad</i> . 84:701-704.....	35
2.3. Comunicaciones cortas de termorregulación: <i>Phrynosoma goodei</i> , <i>P. cornutum</i> , <i>Sceloporus clarkii</i> , <i>S. grammicus</i> y <i>Phyllodactylus tuberculatus</i> . <i>Herpetological Review</i> . 44(1) y 44(2) .....	41
2.4. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizard in the Chihuahuan desert and their local extinction risk.....	49
2.5. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: <i>Sceloporus poinsettii</i> y <i>Sceloporus lineolateralis</i> (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. <i>Revista Mexicana de Biodiversidad</i> . En prensa .....	75
Capítulo 3. Nicho ecológico de <i>Phrynosoma</i> .....	97
3.1. Nicho ecológico de <i>Phrynosoma</i> : implicaciones de su modo reproductor.....	97
Discusión general.....	115
Conclusión general.....	117
Bibliografía general.....	117





## Resumen

Los estudios de termorregulación de organismos ectotermos son una herramienta importante en diversos campos de investigación como la fisiología, ecología, conducta, evolución y recientemente para evaluar el efecto del cambio climático global. El nivel de afectación en los reptiles debido al incremento de la temperatura es diferencial, ya que presentan diversas estrategias de reproducción, amplia distribución y complejos patrones de termorregulación. Por ello resulta fundamental conocer y analizar los requerimientos térmicos de diversos grupos de lacertilios bajo el escenario de cambio climático. En el presente trabajo se tomó como modelo a las lagartijas mexicanas, enfocándolo principalmente en los géneros *Phrynosoma*, *Aspidoscelis*, *Sceloporus* y *Phyllodactylus*, los cuales habitan ambientes extremos y presentan diferentes modos de reproducción. Los principales objetivos fueron: 1) evaluar la eficiencia y precisión de la termorregulación de lacertilios mexicanos en ambientes contrastantes; 2) cuantificar la calidad térmica de hábitats extremos; 3) examinar las horas de restricción térmica y el riesgo de extinción local resultado de la alteración de su nicho térmico a lo largo de su distribución. Para ello, se utilizó un protocolo que permitió evaluar la termorregulación de las lagartijas y la calidad térmica del hábitat, así como un modelo fisiológico de extinción basado en sus requerimientos térmicos. Los resultados indican que las especies nocturnas pueden explotar exitosamente los hábitats disponibles durante la noche y los refugios durante el día; además las zonas áridas les proporcionan microclimas térmicamente óptimos y estables en el ciclo día-noche para mantener su temperatura corporal dentro del intervalo preferido con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio. Por otro lado, las especies diurnas de zonas áridas presentaron un típico patrón bimodal de termorregulación, evadiendo las temperaturas extremas a medio día, además las temperaturas ambientales acortan significativamente su periodo de actividad durante la época de reproducción. Además, las especies vivíparas presentaron el doble de probabilidad de extinguirse que las ovíparas (18 y 9%, respectivamente) debida su baja temperatura corporal (vivíparas =  $31.8 \pm 0.31$  y ovíparas =  $34.8 \pm 0.40$  °C). Finalmente, se prevé que la alteración en su nicho térmico provocará la extinción de especies y cambios distributivos en las

próximas décadas. El modelo fisiológico de extinción basado en phrynosomátidos de México, proyectó que en el mundo el 4 % de las poblaciones se han extinguido, para 2080 se estima que su extinción podría llegar a 39 % y la extinción general de especies podría llegar a 20%. Estas proyecciones fueron validadas con las extinciones locales de 1975 a 2009 en cuatro continentes. Los resultados de estas investigaciones sugieren un colapso en la diversidad de lagartijas debido al cambio climático y a la alteración de su nicho térmico.

## Abstract

Thermoregulation studies on ectothermic organisms are important tools for research on physiology, ecology, evolution, behavior, and recently for evaluating the effect of global climate change. Effects on reptiles of increasing temperature can vary, since different species have various reproductive modes, wide range, and complex thermoregulatory patterns. For this reason, it is fundamental to quantify and analyze the thermal requirements of certain groups of lizards under a global warming scenario. In the present survey, the study models were Mexican lizards, with a focus on the genera *Phrynosoma*, *Aspidoscelis*, *Sceloporus*, and *Phyllodactylus*, which inhabit contrasting environments and exhibit different reproductive modes. The first objectives were: 1) to evaluate thermal efficiency and accuracy of thermoregulation in Mexican lizards in contrasting habitats; 2) to quantify the thermal quality of harsh habitats; 3) to examine hours of thermal restriction and local extinction risk across distribution resulting from an altered thermal niche. Therefore, this study used a protocol for evaluating temperature regulation in lizards and habitat thermal quality; it also used a physiological extinction model based on each species' thermal requirements. Results indicate that nocturnal species can successfully exploit available habitats during the night and refuge during the day; in addition, arid areas provide optimal and thermally stable microhabitats in the day-night cycle to maintain the lizards' body temperature within the preferred range with low thermoregulatory effort. Furthermore, diurnal species of arid sites present a typical bimodal pattern of thermoregulation, avoiding midday extreme temperatures, with environmental temperatures significantly shortening the activity period during breeding season. In addition, viviparous species are twice as likely to suffer extinction as oviparous species (18 and 9%, respectively) due to their relatively low preferred body temperature (viviparous =  $31.8 \pm 0.31$  and oviparous =  $34.8 \pm 0.40$  °C). Finally, it is predicted that altered thermal niches causes species extinction: based on Mexican phrynosomatids, it is projected that while 4% of populations have already gone extinct globally, by 2080 it is estimated that extinction can reach 39% and general extinction of species can reach 20%.

These projections were validated with local extinctions from 1975 to 2009 on four continents. This suggests a collapse of lizard diversity due to global warming and altered thermal niches.

## **Introducción general**

El cambio climático global y las alteraciones del hábitat, debido a las actividades humanas, ejercen presiones selectivas y efectos negativos sobre las poblaciones naturales en muchos grupos de vertebrados (Pereira et al., 2010; Chen et al., 2011; Cahill et al., 2013). Frente al cambio climático, dos respuestas naturales compensatorias son posibles. Por un lado, las especies pueden migrar en busca de ambientes térmicamente más favorables o pueden adaptarse a nuevos ambientes por plasticidad conductual o plasticidad fisiológica. Por otra parte, la falta de ajuste o adaptación terminará en un colapso demográfico y potencialmente en extinción local. Los reptiles, al igual que otros ectotermos, dependen directamente de la calidad térmica del hábitat y de la plasticidad conductual para mantener su temperatura corporal dentro de un nivel óptimo, pero en ambientes con altas temperaturas se incrementa el riesgo de sobrecalentamiento, se acorta el periodo de actividad y en consecuencia se eleva drásticamente el riesgo de extinción (Cowles y Bogert, 1944; Dunham, 1993; Huey et al., 2010).

Actualmente, los patrones distribucionales de especies ectotérmicas han sido afectados por el cambio climático (Gibbons et al., 2000; Deutsch et al., 2008; Chen et al., 2011) y existen evidencias de cambios distribucionales en reptiles mexicanos (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Barrows, 2011; Gadsden et al., 2012; Güizado-Rodríguez et al., 2012). También estudios previos han propuesto que los reptiles son más sensibles a temperaturas extremas durante la época de reproducción, debido a que su periodo de actividad se acorta cuando la temperatura es mayor a la temperatura óptima y la ganancia energética neta llega a ser insuficiente para las hembras en la época de reproducción (Dunham, 1993; Huey et al., 2010). Asimismo, se ha propuesto que las especies más afectadas por el cambio climático son las que se distribuyen en zonas de alta elevación o “islas”, donde el cambio climático ha sido más severo por la restricción geográfica (Sinervo et al., 2010).

Con base en lo anterior, el nivel de afectación en los reptiles por el incremento de la temperatura global puede ser diferencial. En primer lugar, las estrategias reproductoras están

afectadas directamente por la temperatura ambiental (e.g., determinación sexual, desarrollo embrionario, éxito de eclosión, maduración sexual; Cowles y Burleson, 1944; Licht, 1965; Beuchat, 1988; Qualls y Andrews, 1999; Andrews et al., 2000; Lourdais et al., 2004). En este sentido, se ha planteado que la viviparidad surge como una adaptación a climas fríos (comúnmente llamada hipótesis del clima frío) (Guillette, 1982; Shine, 1983, 1985; Guillette, 1993; Qualls y Andrews, 1999; Shine, 2004). Las evidencias que apoyan este modelo son: 1) la gran proporción de especies vivíparas que habitan tanto en latitudes como elevaciones altas; 2) dicha distribución se caracteriza por presentar climas fríos; y 3) orígenes recientes de viviparidad están asociados con invasiones a mayores latitudes y altitudes (Guillette, 1982; Shine, 1985; Mathies y Andrews, 1995; Andrews, 2000). En segundo lugar, las estrategias termorreguladoras (e. g., euritermia, tigmotermia, actividad crepuscular, hipotermia voluntaria, patrones de actividad) son fundamentales para equilibrar la temperatura corporal. Por ejemplo, las hembras vivíparas proveen beneficios térmicos a los embriones por medio del comportamiento termorregulador pese a la baja calidad térmica en ambientes de alta montaña (Lara-Resendiz, 2008).

Para validar los modelos de extinción en lacertilios debidos al cambio climático es necesario implementar un modelo generalizado y multiestructural que incorpore variables térmicas ecofisiológicas, estrategias conductuales de termorregulación, modos de reproducción, potencial evolutivo ante cambios climáticos y patrones de distribución, ya que son características propias de las especies y poblaciones frente al cambio climático. Finalmente, los reptiles, especialmente las lagartijas son un buen modelo de estudio para evaluar y modelar la vulnerabilidad al cambio climático debido a su condición de ectotermos, a que presentan diversas estrategias de reproducción, se distribuyen en una amplia variedad de hábitats y tienen complejos patrones de termorregulación.

## **Objetivos**

### ***General***

Evaluar la termorregulación de diversos grupos de lacertilios mexicanos bajo el escenario de cambio climático y determinar las implicaciones de su distribución y modo reproductor.

### ***Particulares***

1. Determinar y comparar los requerimientos térmicos y los índices de termorregulación de las lagartijas con diferente modo reproductor y evaluar la calidad térmica del hábitat bajo un escenario de cambio climático.
2. Evaluar la eficiencia en la termorregulación y determinar las estrategias ecofisiológicas de lacertilios mexicanos que difieren en modo reproductor y que habitan en ambientes extremos.
3. Modelar y comparar el nicho ecológico de las lagartijas del género *Phrynosoma* en el contexto de la evolución de la viviparidad.





# Capítulo 1

---

---

## Nicho térmico de lacertilios y cambio climático

**1.1. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899**



## Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches

Barry Sinervo,<sup>1,15\*</sup> Fausto Méndez-de-la-Cruz,<sup>2</sup> Donald B. Miles,<sup>3,15</sup> Benoit Heulin,<sup>4</sup> Elizabeth Bastiaans,<sup>1</sup> Maricela Villagrán-Santa Cruz,<sup>5</sup> Rafael Lara-Resendiz,<sup>2</sup> Norberto Martínez-Méndez,<sup>2</sup> Martha Lucía Calderón-Espinosa,<sup>6</sup> Rubi Nelsi Meza-Lázaro,<sup>2</sup> Héctor Gadsden,<sup>7</sup> Luciano Javier Avila,<sup>8</sup> Mariana Morando,<sup>8</sup> Ignacio J. De la Riva,<sup>9</sup> Pedro Victoriano Sepulveda,<sup>10</sup> Carlos Frederico Duarte Rocha,<sup>11</sup> Nora Iburgüengoytia,<sup>12</sup> César Aguilar Puntriano,<sup>13</sup> Manuel Massot,<sup>14</sup> Virginie Lepetz,<sup>15</sup>† Tuula A. Oksanen,<sup>16</sup> David G. Chapple,<sup>17</sup> Aaron M. Bauer,<sup>18</sup> William R. Branch,<sup>19</sup> Jean Clobert,<sup>15</sup> Jack W. Sites Jr.<sup>20</sup>

It is predicted that climate change will cause species extinctions and distributional shifts in coming decades, but data to validate these predictions are relatively scarce. Here, we compare recent and historical surveys for 48 Mexican lizard species at 200 sites. Since 1975, 12% of local populations have gone extinct. We verified physiological models of extinction risk with observed local extinctions and extended projections worldwide. Since 1975, we estimate that 4% of local populations have gone extinct worldwide, but by 2080 local extinctions are projected to reach 39% worldwide, and species extinctions may reach 20%. Global extinction projections were validated with local extinctions observed from 1975 to 2009 for regional biotas on four other continents, suggesting that lizards have already crossed a threshold for extinctions caused by climate change.

Global climate change affects organisms in all biomes and ecosystems. Two natural compensatory responses are possible. Given enough time and dispersal, species may shift to more favorable thermal environments, or they may adjust to new environments by behavioral plasticity, physiological plasticity, or adaptation. Alternatively, failure to adjust or adapt culminates in demographic collapse and extinction. Despite accumulating evidence of contemporary climate change affecting species ranges and phenologies (1–3), evidence of extinctions at either local or global scales is lacking (4–6). Moreover, current forecasting models (7, 8) are not calibrated with actual extinctions, but are premised on hypothesized effects of thermal physiology on demography and extinction. Alternatively, models are based on range shifts or species-area relations in mobile species

(1), but not extinctions (9). Hence, there is still much uncertainty regarding the expected magnitude of extinctions resulting from climate change (10).

Empirical validation of global extinction forecasts requires three forms of evidence. First, actual extinctions should be linked to macroclimate and validated to biophysical thermal causes arising from microclimate (11). Second, the pace of climate change should compromise thermal adaptation (10), such that evolutionary rates lag behind global warming owing to constraints on thermal physiology (12, 13). Third, extinctions due to climate should be global in extent.

From 2006 to 2008, we resurveyed 48 *Sceloporus* lizard species at 200 sites in Mexico that were first sampled in 1975 to 1995, and 12% of sites were locally extinct by 2009 (table S1).

Although *Sceloporus* lizards are heliotherms that bask and require solar radiation to attain physiologically active body temperatures ( $T_b$ ) (14, 15), activity in hot weather may result in  $T_b$  exceeding  $CT_{max}$ , the critical thermal maximum, leading to death. Lizards retreat to cool refuges rather than risk death by overheating. However, hours of restriction ( $h_r$ ) in thermal refuges limit foraging, constraining costly metabolic functions like growth, maintenance, and reproduction, thereby undermining population growth rates and raising extinction risk. Lizards could evolve higher  $T_b$ , but this brings them closer to  $CT_{max}$ , which increases risk of overheating. Extinction risk may increase because of other thermal adaptations. For example, viviparity, which is posited to be a thermal adaptation to cold climates (16), may elevate extinction risk because high  $T_b$  can compromise embryonic development in utero (17).

We analyzed rate of change in maximum air temperature  $T_{max}$  at 99 Mexican weather stations and constructed climate surfaces (tables S2 and S3, 1973 to 2008; fig. S1). Rate of change in  $T_{max}$  was greatest for winter-spring (January to May; fig. S1 and table S3A) and increased faster in northern and central México and at high elevation, as evidenced by significant coefficients for fitted climate surfaces. We found a correlation between rate of change in  $T_{max}$  during winter-spring breeding periods and local extinctions of *Sceloporus* species (table S3).

Many viviparous species in México are confined to high-elevation “islands,” where climate change has been most rapid. Logistic regression and multiple regression with phylogenetic independent contrasts (18, 19) revealed that extinction risk was significantly related to low latitudinal and altitudinal range limits (Fig. 1, A and B), where thermal physiology and/or ecological interactions limit species (20, 21). Phylogenetic correlation analysis (18) showed that extinction

risk of viviparous lizards (18%) was twice that of oviparous lizards (9%,  $n=10000$  bootstrap replications  $P < 0.001$ ). Moreover, multiple regression based on phylogenetic independent contrasts (PICs; Fig. 1C and table S4) showed that extinction risk of viviparous taxa was significantly related to low  $\bar{T}_b$  ( $\bar{T}_{b,viviparous} = 31.8^\circ\text{C} \pm 0.31$  [SE],  $\bar{T}_{b,oviparous} = 34.8^\circ\text{C} \pm 0.40$ ,  $t = 5.92$ ,  $P < 0.0001$ ) and cool montane habitats ( $\bar{T}_{air,viviparous} = 22.4^\circ\text{C} \pm 1.79$ ,  $\bar{T}_{air,oviparous} = 28.39^\circ\text{C} \pm 1.38$ ,  $t = 2.89$ ,  $P < 0.006$ ), where climate has changed most rapidly in México.

To validate patterns of extinction risk and  $T_b$ , we deployed thermal models (22) that record operative temperatures ( $T_e$ ) at two extinct and two persistent Yucatán sites of *S. serrifer*. Hours of restriction in activity ( $h_r$ ) during reproduction was significantly higher at extinct versus persistent sites ( $t = 9.26$ ,  $P < 0.0001$ ). By April 2009,  $h_r$  at extinct Yucatán sites had become so severe that if *S. serrifer* were still present, it would have to retreat shortly after emergence (fig. S4A). Daily  $T_{max}$  was positively correlated with  $h_r$  assessed by  $T_e$  ( $P < 0.001$ , fig. S4B). The relation between  $h_r$  as a function of  $T_{max}$  relative to *S. serrifer*'s  $T_b$  [ $h_r = 6.12 + 0.74 \times (T_{max} - T_b)$ ,

eq. S2 (23)] is a general formula for predicting extinctions.

We modeled extinct/persistence status based on values for  $h_r$  at *Sceloporus* sites derived from eq. S2 (23). The Yucatán ground truth for *S. serrifer* suggests that extinction occurs when  $h_r$  exceeds 4. We calibrated this value with extinct/persistent *Sceloporus* sites. Goodness-of-fit tests of the model indicate that the best fit for observed and predicted extinctions at *Sceloporus* sites is  $h_r > 3.85$ . If a species with a given  $T_b$  at a given geo-referenced site, subjected to  $T_{max,i}$  experienced  $h_r > 3.85$  during the 2-month reproductive period (March to April), we assumed that it would go extinct by 2009. Association of predicted and observed extinctions from this physiological model was significant for oviparous ( $\chi^2 = 49.0$ ,  $P < 0.001$ ) and viviparous taxa ( $\chi^2 = 4.2$ ,  $P < 0.04$ ).

As demography of high-elevation taxa becomes compromised due to climate change, species at low elevation that were previously limited by physiology and competition should expand into historically cooler habitat that is now warmer (20, 24), perhaps accelerating extinction of high-elevation forms. For viviparous taxa, six erroneously assigned extinct sites involved six of the eight cases of range expansion by low-elevation taxa, which all invaded from low to high altitudes or latitudes (table S1; significant by sign test,  $P < 0.001$ ). Adding range shifts of competitors as a factor improved fit significantly between observed and predicted extinctions ( $\Delta\log$  likelihood = 45.37, 1 df,  $P < 0.0001$ , logistic regression). Therefore, competitive exclusion by invading low-elevation taxa appears to exacerbate climate-change extinctions of high-elevation taxa.

Lizards cannot evolve rapidly enough to track current climate change because of constraints arising from the genetic architecture of thermal preference (12, 13). A phylogenetic correlation between  $T_b$  and  $CT_{max}$  constrains adaptation. PIC regression of  $CT_{max}$  on  $T_b$  among Phrynosomatidae suggests that a shift in  $T_b$  by  $1^\circ\text{C}$  yields only a  $0.5^\circ\text{C}$  correlated response in  $CT_{max}$  (table S5 and fig. S7). Thus,  $CT_{max}$  may not evolve fast enough to keep up with evolved change in  $T_b$ . Furthermore, adaptive increase in  $T_b$  due to climate change is constrained by genetic correlations in which high  $T_b$  necessarily requires prolonged activity out of retreat sites (25), further increasing risk of overheating. Genetic trade-offs with energetically costly traits such as growth (25) also constrain adaptation.

The evolutionary response ( $R = h^2s$ ;  $s$  is the selection differential) necessary to keep pace with climate change is further constrained by low heritability for  $T_b$ , which we previously estimated at  $h^2 = 0.17$  for *Sceloporus occidentalis* in the laboratory (25). We used the physiological model to compute the sustained selection differential at each site  $j$ , such that  $T_{b,j} + \Delta_r T_{b,j}$  evolves to match  $T_{max,j} + \Delta_r T_{max,j}$ , yielding  $\Delta h_{r,j} = 0$  and thereby rescuing population  $j$  from extinction [ $\Delta_r$ , computed over 1975 to 2009 (historical), 2009 to

2050, and 2050 to 2080]. We assumed  $s_j = R_j/h^2 = \Delta_r T_{b,j}/h^2$ , and generation times of 1 year versus 2 years (i.e., lowland versus montane *Sceloporus*, table S1). We expressed these critical levels of adaptive response as surfaces for  $s_{sustained}$ , the sustained selection differential (Fig. 2B).

We compared the magnitude of selection allowing a species to adapt to climate change with maximum rates sustained under artificial or natural selection (26). Such comparisons are facilitated by dividing each sustained selection differential by the standard deviation ( $\sigma_{T_b} = 1.23$  for  $T_b$  of Mexican lizards) to obtain  $i$ , the standardized intensity of selection (26). Whereas  $i > 0.4$  can be sustained in laboratory artificial selection for nine generations (27), studies in nature (26) indicate that  $i > 0.4$  computed on an annual basis are rare (<5%). We also reference  $i$  to other anthropogenic causes of selection. Overfishing of Atlantic cod yielded  $i = 0.55$ , among the highest measured, but this selection regime caused demographic collapse of the fishery (28). In México, extinct sites sustained significantly higher  $i$  than persistent sites ( $i_{extinct} = 0.34 \pm 0.05$  versus  $i_{persistent} = 0.13 \pm 0.02$ ,  $t = 4.17$ ,  $P < 0.001$ ). The relation between intensity of selection and demographic collapse is simple. If sustained for decades, the mortality fraction necessary for selective shifts to new optima compromises population growth rate precipitating local extinction.

If climate change  $\bar{T}_{max}$  continues unabated in México, 56% of viviparous sites will be extinct by 2050 and 66% by 2080 (Fig. 2B). For oviparous sites, 46% will be extinct by 2050 and 61% by 2080. Based on local extinction of all populations surveyed for species, we project 58% species extinction of Mexican *Sceloporus* by 2080. Species extinction (58% by 2080) mirrors local population extinction (61 to 66%) because high-elevation endemics will go completely extinct as widespread lowland taxa expand to high elevations.

We used the model to derive global extinction projections (Fig. 3) for 34 lizard families (Table 1) with 1216 geo-referenced  $T_b$  records (table S6). Our data include heliotherms that bask and thermoconformers that do not bask, but track ambient air and surface temperature.  $T_{max}$  was obtained from the WorldClim database (29) at 10-arc min resolution (1975, 2020, 2050, and 2080). We used distributional limits of heliothermic lizards of the world in 1975 to calibrate  $h_r$  by family, which if exceeded at a given site would precipitate extinction. The extinction model is easily adapted to thermoconformers that maintain  $T_b$  close to  $T_{air}$  or retreat when  $T_{air} > T_{preferred}$ . Assuming a sine wave for  $T_{air}$  between  $T_{min}$  and  $T_{max}$  (24-hour period), if the cumulative hours that  $T_{air} > T_b$  for a thermoconformer at a given geo-referenced site (table S6) exceeded the  $h_r$  of a given lizard family, we assumed it would go extinct. Given  $T_{max} - T_b$  at each geo-referenced site, we computed the  $h_r$  each species sustained in 1975, and for each family we used

<sup>1</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, CA, 95064, USA. <sup>2</sup>Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., 04510, México. <sup>3</sup>Department of Biology, Ohio University, 131 Life Sciences Building, Athens, OH 45701, USA. <sup>4</sup>CNRS UMR 6553, Station Biologique, 35380 Paimpont, France. <sup>5</sup>Laboratorio de Biología de la Reproducción Animal, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., 04510, México. <sup>6</sup>Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Colombia. <sup>7</sup>Instituto de Ecología, A.C., Miguel de Cervantes No. 120 (Cubículo 30C), Complejo Industrial, C.P. 31109, Chihuahua, México. <sup>8</sup>Centro Nacional Patagónico, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Blvd. Brown 2915, U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. <sup>9</sup>Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, C/ José Gutiérrez, Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. <sup>10</sup>Universidad de Concepción, Dpto. Zoología, Casilla 160-C, Concepción, Chile. <sup>11</sup>Department of Ecology, Institute of Biology, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rua São Francisco Xavier 524, Maracanã 20550-019, Rio de Janeiro, Brazil. <sup>12</sup>Instituto de Investigación en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, San Carlos de Bariloche, Río Negro 8400, Argentina. <sup>13</sup>Departamento de Herpetología, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María Apdo 14-0434, Lima 14, Perú. <sup>14</sup>Laboratoire Ecologie-Evolution, Université UPMC, CNRS UMR 7625, 7 quai Saint Bernard, 75005 Paris, France. <sup>15</sup>Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS a Moulis USR 2936, Moulis, 09200 Saint-Girons France. <sup>16</sup>Centre of Excellence in Evolutionary Research, Department of Biological and Environmental Science, Post Office Box 35, FI-40014, University of Jyväskylä, Finland. <sup>17</sup>School of Biological Sciences, Monash University, Victoria 3800, Australia. <sup>18</sup>Department of Biology, Villanova University, 800 Lancaster Avenue, Villanova, PA 19085, USA. <sup>19</sup>Bayworld, Post Office Box i13147, Humewood 6013, South Africa. <sup>20</sup>Department of Biology and Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo, UT 84602, USA.

\*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lizardrps@gmail.com

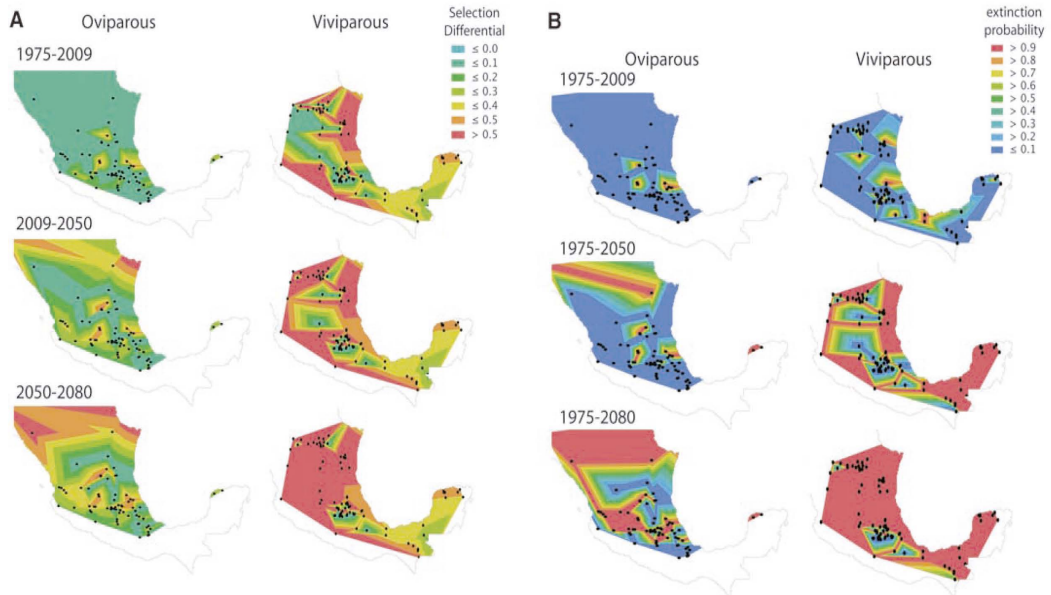
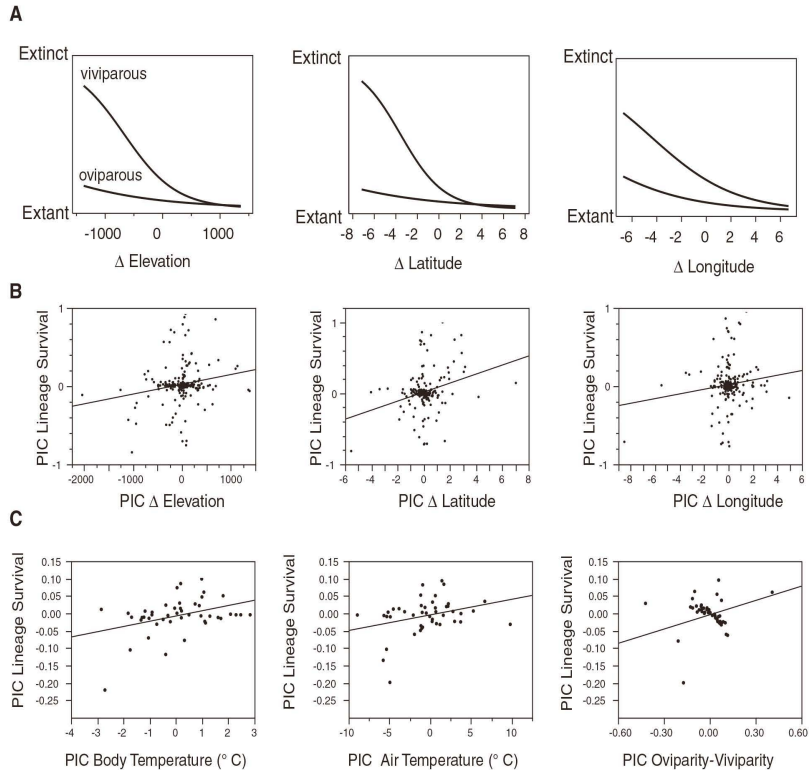
†Present address: Laboratoire d'Etude Environnementales des Systèmes Anthropisés (LEESA), UFR Sciences, 2 Bd Lavoisier, 49045 Angers cedex 01, France.

the upper 95% confidence level of  $h_r$  (Table 1) as the extinction threshold (iteratively estimated, given global climate surfaces). Calibration with

these 1975 distributional limits for *Sceloporus* yields  $h_r = 3.9$ , which was cross-validated by  $h_r = 3.85$  computed from observed extinctions

in México (1975 to 2009), and  $h_r = 4$ , which was estimated directly from  $T_c$  at persistent *S. serrifer* sites on the verge of extinction.

**Fig. 1.** (A) Logistic regression of extinction probability (0 = extant, 1 = extinct) of *Sceloporus* lizards and reproductive mode:  $\chi^2 = 7.41$ ,  $P = 0.025$ ,  $\Delta$ elevation ( $\chi^2 = 8.53$ ,  $P = 0.014$ ),  $\Delta$ latitude ( $\chi^2 = 7.14$ ,  $P = 0.004$ ), and  $\Delta$ longitude (not significant), where  $\Delta$  refers to deviations from species range midpoints. (B) Phylogenetic independent contrasts (PICs) of lineage survival (survival probability of local populations) and  $\Delta$ elevation ( $t = 2.15$ ,  $P = 0.03$ ),  $\Delta$ latitude ( $t = 3.94$ ,  $P = 0.0001$ ), and  $\Delta$ longitude ( $t = 2.66$ ,  $P = 0.009$ ). (C) PICs of lineage survival,  $T_b$  ( $t = 2.32$ ,  $P = 0.02$ ),  $T_{air}$  ( $t = 2.31$ ,  $P = 0.02$ ), and reproductive mode ( $t = -2.92$ ,  $P = 0.005$ ).



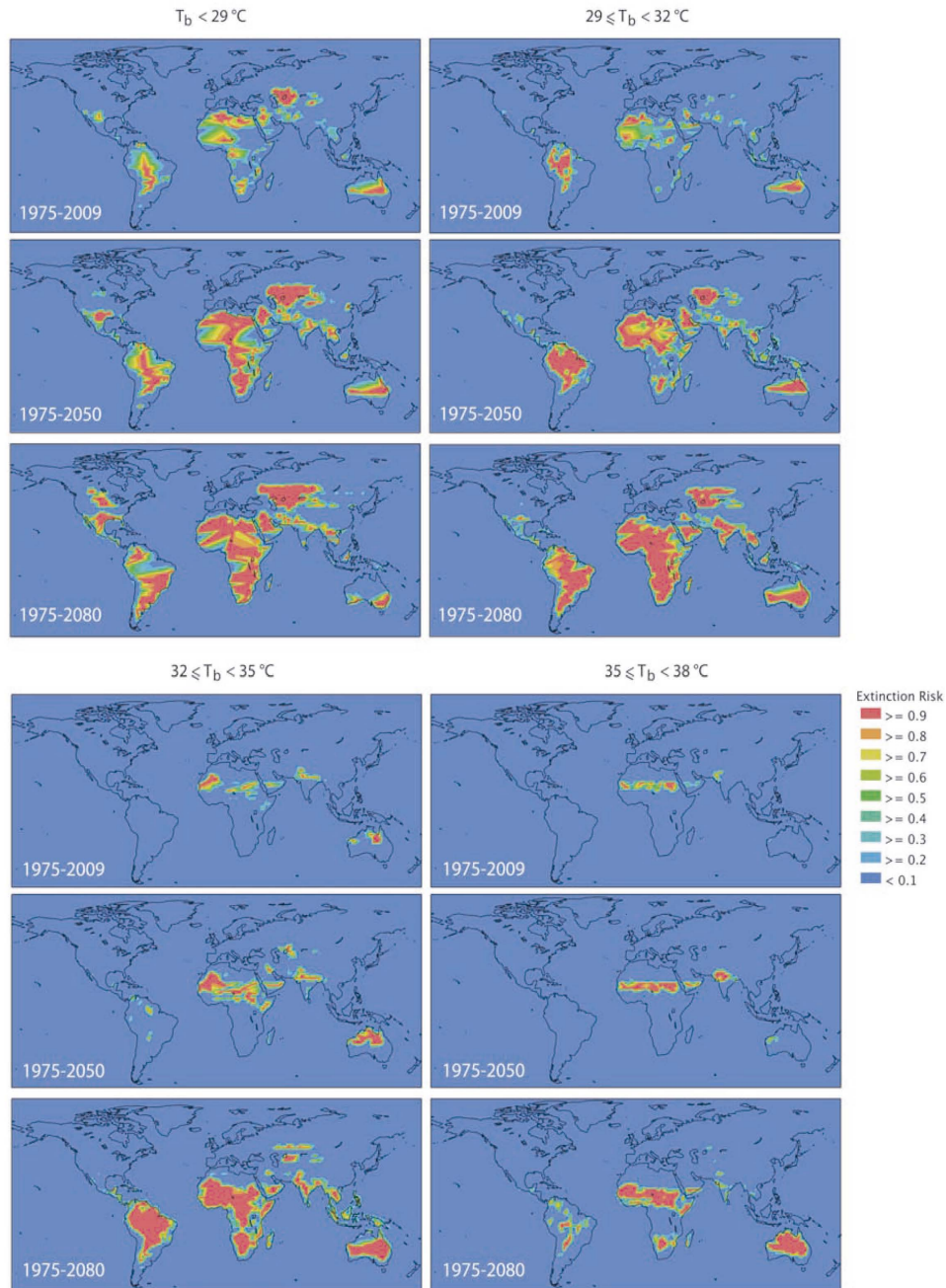
**Fig. 2.** (A) Sustained selection differentials per year required for  $T_b$  to keep pace with global warming. (B) Extinctions of Mexican *Sceloporus* lizards (1975 to 2009, 2009 to 2050, 2050 to 2080).

As in the validation of Mexican *Sceloporus* extinction, we computed  $h_t$  for temperate lizards over 2 critical reproductive months, but were conservative in modeling critical months required for  $h_t$  to be exceeded in the equatorial zone ( $\pm 12^\circ$  latitude) where lizards potentially breed year-round ( $h_t$  exceeded over 12 months),

and in the wet-dry tropical zone ( $\pm 12^\circ$  to  $24^\circ$  latitude:  $h_t$  exceeded for 5 to 6 months).

Geo-referenced  $T_b$  samples indicate that current (2009) local extinctions average 4% worldwide (Table 1). Global averages will increase fourfold to 16% by 2050 and nearly eightfold to 30% by 2080, while equatorial extinctions will reach 23%

by 2050 and 40% by 2080. Assuming reproduction shifts 1 month earlier in temperate zones [ $h^2 = 1.0$  lay date (30)] and proportionately less to the trade zones (i.e., no shift), 2080 global extinctions jump to 38% because spring seasons are warming faster across the globe. Our model is robust to plasticity in  $T_b$  (table S7) and initial assump-



**Fig. 3.** Contour plots of global levels of local extinction for heliothermic lizards (1975 to 2009, 1975 to 2050, 1975 to 2080), assuming  $\bar{h}_r = 4.55$  (23) and various  $T_b$  values.

**Table 1.** Sample size,  $T_b$  range,  $\bar{T}_b \pm SE$ ,  $\bar{T}_{max}$ ,  $h_r$ , and  $n_{species}$  for 34 lizard families. Local extinction rates are based on geo-referenced  $T_b$  data and a physiological model of extinction. We also validated model predictions of local extinction risk in 2080 for six families: 57% ( $\pm 3$ ,  $n = 200$ ) for Mexican Phrynosomatidae, 13% ( $\pm 2$ ,  $n = 3155$ ) for South American Liolaemidae, 56% ( $\pm 5$ ,  $n = 117$ ) for European Lacertidae (*L. vivipara*), 13% ( $\pm 2$ ,  $n = 1438$ ) for African Cordylidae + Gerrhosauridae, 57% ( $\pm 4$ ,  $n = 125$ ) on Madagascar, and 10% ( $\pm 1$ ,  $n = 2841$ ) for Australian Egernia Group lizards species. Estimates of species extinctions in each family are derived from the relationships for extinction of all local populations for these six families (table S8).

Family	n	$T_b$ range	$\bar{T}_b \pm SE$	$\bar{T}_{max}$	$h_r$	Mode of thermoregulation	Local extinction levels			Species extinction		
							$n_{spp}$	2009	2050	2080	2050	2080
Agamidae	74	19.0–43.8	35.6±0.34	29.8	7.0	Heliothermic	381	0.000	0.169	0.292	0.059	0.266
Amphisbaenidae	2	21.1–21.2	21.2±0.05	28.8	16.2	Fossorial thermoconformer	160	0.000	0.000	0.250	0.000	0.228
Anguidae	10	21.4–32.3	26.7±0.94	20.9	5.6	Heliothermic, a few fossorial	112	0.111	0.111	0.111	0.039	0.101
Anniellidae	2	21.0–23.6	22.3±2.09	20.5	11.5	Fossorial thermoconformer	2	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Chamaeleonidae	18	22.2–33.5	30.0±0.70	26.8	12.0	Forest thermoconformer	161	0.063	0.063	0.063	0.022	0.057
Cordylidae	11	27.8–33.8	31.5±0.82	23.6	6.8	Heliothermic	54	0.000	0.000	0.200	0.000	0.182
Corytophanidae	4	26.0–35.0	31.9±1.48	29.4	13.4	Forest thermoconformer	9	0.250	0.250	0.250	0.088	0.228
Crotaphytidae	23	35.5–38.9	37.3±0.62	23.3	1.2	Heliothermic	12	0.111	0.167	0.222	0.059	0.202
Carphodactylidae	11	15.1–35.5	24.5±1.59	34.7	10.9	Thermoconformer	30	0.350	0.820	0.820	0.289	0.748
Diplodactylidae	42	16.9–35.9	27.3±0.59	31.2	10.9	Thermoconformer	141	0.070	0.190	0.190	0.067	0.173
Eublepharidae	18	26.6–33.0	28.5±0.44	32.9	10.9	Thermoconformer	28	0.060	0.240	0.240	0.084	0.219
Gekkonidae	40	26.0–35.3	30.1±0.58	32.6	10.9	Thermoconformer	700	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Phyllodactylidae	13	16.6–38.9	30.6±1.42	30.4	10.9	Thermoconformer	100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Pygopodidae	21	24.9–35.1	25.4±0.46	17.9	11.5	Fossorial thermoconformer	38	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Sphaerodactylidae	19	25.3–38.6	30.2±0.75	33.0	10.9	Thermoconformer	200	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Gerrhosauridae	4	31.8–33.3	32.6±2.09	28.3	6.8	Heliothermic	16	0.333	0.333	0.333	0.117	0.304
Gymnophthalmidae	20	21.5–29.9	26.4±0.66	30.3	13.8	Leaf litter thermoconformer	193	0.095	0.333	0.667	0.117	0.608
Helodermatidae	2	29.4–30.2	29.8±2.09	24.8	2.7	Heliothermic/thermal inertia	2	0.000	0.000	1.000	0.000	0.912
Iguanidae	20	32.9–42.1	37.3±0.79	28.1	3.7	Heliothermic	36	0.143	0.143	0.286	0.050	0.261
Lacertidae	89	26.7–40.2	35.4±0.31	25.6	3.1	Heliothermic	279	0.034	0.241	0.460	0.085	0.420
Lanthanotidae	1	–	28.0	30.5	9.4	Forest thermoconformer	1	1.000	1.000	1.000	0.352	0.912
Leiocephalidae	1	–	36.3	31.7	2.8	Heliothermic	29	0.000	1.000	1.000	0.352	0.912
Liolaemidae	125	24.4–40.8	33.7±0.27	17.8	1.4	Heliothermic	219	0.027	0.071	0.107	0.025	0.098
Opluridae	3	36.2–39.8	37.7±1.71	31.8	4.0	Heliothermic	7	0.333	0.667	0.667	0.235	0.608
Phrynosomatidae	215	26.8–41.5	35.2±0.20	24.9	3.9	Heliothermic	125	0.037	0.087	0.149	0.031	0.136
Polychrotidae	121	19.6–35.0	29.6±0.27	29.6	14.4	Forest thermoconformer	393	0.018	0.043	0.068	0.015	0.062
Scincidae	210	20.3–38.0	32.9±0.20	26.5	6.2	Heliothermic, a few fossorial	1305	0.015	0.092	0.308	0.032	0.281
Sphenodontidae	1	14.5–21.0	14.5±2.09	18.0	10.7	Nocturnal thermoconformer	1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Teiidae	91	26.8–41.3	37.9±0.31	29.0	4.2	Heliothermic	121	0.012	0.136	0.210	0.048	0.192
Trogonophidae	2	22.0–22.5	22.3±0.25	28.8	16.2	Fossorial thermoconformer	8	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Tropiduridae	72	26.2–38.0	33.7±0.35	28.3	7.7	Heliothermic	111	0.043	0.058	0.087	0.020	0.079
Varanidae	46	28.8–38.9	35.8±0.44	29.7	4.6	Heliothermic/thermal inertia	68	0.001	0.023	0.178	0.008	0.162
Xantusidae	8	18.7–33.0	25.4±1.32	20.7	0.0	Thigmothermic thermoconformer	29	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Xenosauridae	5	20.3–25.6	23.2±1.48	26.4	11.4	Thigmothermic thermoconformer	6	0.200	0.200	0.600	0.070	0.547

tions made for reproductive periods in the tropics. If  $h_r$  for equatorial taxa is computed over the 9 hottest months of reproduction, rather than the conservative assumption of 12 months, global extinctions increase to 39% by 2080.

The global generality of our model is verified by concordant distributions of current observed and predicted local extinctions of lizard biotas from four other continents (table S7). Our model pinpoints exact locations of two Liolaemid species

going extinct in South America (*Liolaemus lutzae*, *Phymaturus tenebrosus*;  $\chi^2 = 32.1$ ,  $P < 0.0001$ ). In addition, the model predicts recent (2009) extinctions among 24 resurveyed populations of *L. lutzae* ( $\chi^2 = 8.8$ ,  $P = 0.003$ ). In Europe, our



resurvey of *Lacerta vivipara* revealed 14 extinct sites out of 46 (30%), which are predicted quite precisely by the model ( $\chi^2 = 24.4$ ,  $P < 0.001$ ). In Australia, the model pinpoints 2009 extinctions of *Liopholis slateri* ( $\chi^2 = 17.8$ ,  $P < 0.00001$ ) and 2009 extinctions of *Liopholis kintorei* ( $\chi^2 = 3.93$ ,  $P = 0.047$ ). In Africa, analysis of Gerrhosauridae and Cordylidae at 165 sites predicts <1% extinctions, and yet the model pinpoints the single extinction reported by 2009 (exact  $P$ -value = 0.006). We temper this value with extinction projections of 23% for 2009 at Malagasy Gerrhosauridae sites, which is validated by the observed 21% levels of local extinction across several lizard families in Madagascar nature reserves (23).

Thermoconforming lizards have been posited (31) to be more vulnerable to climate change relative to heliotherms. Even though  $\bar{T}_b$  of thermoconformers ( $27.5^\circ\text{C} \pm 1.8^\circ$ ) is significantly less than  $\bar{T}_b$  of heliotherms ( $33.5^\circ\text{C} \pm 1.3$ ,  $t = 2.66$ ,  $P < 0.02$ ,  $n = 34$  families; Table 1), PICs show that extinction risk was unrelated to thermoregulatory mode (fig. S8), but was significantly increased by low  $\bar{T}_b$ , low  $h_r$ , and high  $\bar{T}_{\text{max}}$ . The similar level of local extinctions in 2009 for Malagasy thermoconformers (21%,  $n = 63$ ) and heliotherms [21%,  $n = 34$ ; (23)] supports this view. Evolved changes in thermoregulatory mode,  $\bar{T}_b$ ,  $h_r$ , lay date, and habitat preference set risk as  $\bar{T}_{\text{max}}$  rises, but owing to trade-offs,  $T_b$  and  $h_r$  cannot be simultaneously maximized, hence extinction risk is independent of mode (fig. S8). Moreover, extinction risk is not higher for conformers because heliotherms inhabit equatorial regions (i.e., sub-Saharan Africa) that are unavailable to thermoconformers [a factor not considered by (31) or other models (10)], and these areas are warming rapidly (Fig. 3).

Our model, based on  $T_b$ ,  $h_r$  in activity during reproduction, and timing of breeding, assesses salient adaptations that affect thermal extinctions. Concordant verification of 2009 levels of local lizard extinction in North and South America, Europe, Africa, and Australia confirm that extinctions span tropical, temperate, rainforest, and desert habitats. Estimates of evolutionary rates required to keep pace with global change indicate that sustained and intense selection compromises population growth rates, precipitating extinctions. Probability of local extinction is projected to result in species extinction probabilities of 6% by 2050 and 20% by 2080 (table S8). Range shifts only trivially offset losses, because widespread species with high  $T_b$  shift to ranges of endemics, thereby accelerating their demise. Although global efforts to reduce  $\text{CO}_2$  may avert 2080 scenarios, 2050 projections are unlikely to be avoided; deceleration in  $\bar{T}_{\text{max}}$  lags atmospheric  $\text{CO}_2$  storage by decades (4). Therefore, our findings indicate that lizards have already crossed a threshold for extinctions.

#### References and Notes

- C. D. Thomas *et al.*, *Nature* **427**, 145 (2004).
- J. A. Pounds, R. Puschendorf, *Nature* **427**, 107 (2004).
- R. J. Wilson *et al.*, *Ecol. Lett.* **8**, 1138 (2005).
- B. Hare, M. Meinshausen, *Clim. Change* **75**, 111 (2006).
- D. A. Stainforth *et al.*, *Nature* **433**, 403 (2005).
- P. A. Stott, J. A. Kettleborough, *Nature* **416**, 723 (2002).
- C. A. Deutsch *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 6668 (2008).
- J. J. Tewksbury, R. B. Huey, C. A. Deutsch, *Science* **320**, 1296 (2008).
- M. B. Araújo, R. J. Whittaker, R. J. Ladle, M. Erhard, *Glob. Ecol. Biogeogr.* **14**, 529 (2005).
- J. Harte, A. Ostling, J. L. Green, A. Kinzig, *Nature* **430**, 3, 33, discussion 33 (2004).
- M. Kearney, R. Shine, W. P. Porter, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106**, 3835 (2009).
- R. B. Huey, P. E. Hertz, B. Sinervo, *Am. Nat.* **161**, 357 (2003).
- J. R. Etterson, R. G. Shaw, *Science* **294**, 151 (2001).
- R. B. Huey, R. D. Stevenson, *Am. Zool.* **19**, 357 (1979).
- W. P. Porter, *Physiol. Zool.* **62**, 286 (1989).
- L. J. Guillette Jr., *Bioscience* **43**, 742 (1993).
- C. A. Beuchat, *Copeia* **1986**, 971 (1986).
- W. P. Maddison, D. R. Maddison, [www.mesquiteproject.org](http://www.mesquiteproject.org) (2008).
- P. E. Midford, T. Garland Jr., W. P. Maddison. (2005).
- J. H. Brown, *Am. Nat.* **124**, 255 (1984).
- J. Terborgh, *Am. Nat.* **107**, 481 (1973).
- E. M. Dzialowski, *J. Therm. Biol.* **30**, 317 (2005).
- Materials and Methods are available as supporting material on Science Online.
- M. Massot, J. Clobert, R. Ferrière, *Glob. Change Biol.* **14**, 461 (2008).
- B. Sinervo, *Oecologia* **83**, 228 (1990).
- H. E. Hoekstra *et al.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **98**, 9157 (2001).
- P. J. Berger, W. R. Harvey, *J. Anim. Sci.* **40**, 38 (1975).
- D. P. Swain, A. F. Sinclair, J. M. Hanson, *Proc. Biol. Sci.* **274**, 1015 (2007).
- R. J. Hijmans, S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis, *Int. J. Clim.* **25**, 1965 (2005).
- B. Sinervo, P. Doughty, *Evolution* **50**, 1314 (1996).
- R. B. Huey *et al.*, *Proc. Biol. Sci.* **276**, 1939 (2009).
- Research of B.S. was funded by the National Geographic Society, UC Mexus, UCSC Committee-On-Research, NSF awards (DEB 0108577, IBN 0213179, LTREB DEB 0515977), CNRS fellowships, and visiting professorships (Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Université Paris 6, Université Paul Sabatier Toulouse III), PAPIIT-UNAM IN213405 and 224208 to F.M.-C., a Université Paul Sabatier Toulouse III Visiting Professorship to D.B.M., CONACYT grants (4171N and 52852Q) to M.V.-S.-C., grant CONACYT-SEP (43142-Q) to H.G., a CONACYT fellowship to R.N.M.-L., CNRS funding to B.H., and M.M., Biodivera: Tenlamas and from ANR Blanche: DIAME to J.C., CONICET grants to L.J.A. and M.M., FONDECYT 1090664 grants to P.V.S., CGL2005-03156 and CLG2008-04164 grant from SMSI to L.J.R., APCT-PICT1086 grant to N.I., scholarships and grants from Universidad Nacional Autónoma de México and American Museum of Natural History to M.V.-S.-C., Academy of Finland grant (108955) to T.A.O., Australian Research Council grants to D.G.C., NSF awards DEB 0515909 and 0844523 to A.M.B., NSF award OISE 0530267, PIRE-Patagonia grant to J.W.S., L.J.A., M.M., and P.V.S. and Brigham Young University funding (Biology Department, Kennedy Center for International Studies, Bean Life Science Museum) to J.W.S.

#### Supporting Online Material

[www.sciencemag.org/cgi/content/full/328/5980/894/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/328/5980/894/DC1)

Materials and Methods

Figs. S1 to S9

Tables S1 to S8

References

16 November 2009; accepted 7 April 2010

10.1126/science.1184695

**1.2. Response to comment on “Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches”. *Science* 332:537a-b**



# Response to Comment on “Erosion of Lizard Diversity by Climate Change and Altered Thermal Niches”

B. Sinervo,<sup>1\*</sup> D. B. Miles,<sup>2</sup> N. Martínez-Méndez,<sup>3</sup> R. Lara-Resendiz,<sup>4</sup> F. R. Méndez-De la Cruz<sup>4</sup>

We derived physiological models that accurately predicted extinctions of Mexican and other lizards. Clusella-Trullas and Chown argue that global forecasts are unreliable without incorporating variance in microenvironmental temperatures,  $T_e$ . Here, we show that  $T_e$  variance is small relative to  $T_e$  increases from climate warming. Thus, extinction forecasts are reliable ( $\bar{R}^2 = 0.72$ ) even without  $T_e$  variance data.

We predicted extinctions of Mexican *Sceloporus* lizards by deriving physiological models based on field ( $T_b$ ) and preferred body temperatures ( $T_p$ ), maximum daily air temperatures ( $T_{max}$ ), and activity-time restrictions during reproduction,  $h_r$  = cumulative hours/day when  $T_e > T_p$  (1). Clusella-Trullas and Chown (2) assert that our failure to include spatial heterogeneity in microenvironmental temperatures ( $T_e$ )—and thus assess thermal opportunities at local population scales—overestimates  $h_r$ , thereby inflating extinction forecasts. Contrary to their assertions, we did not simply apply  $h_r$ ,  $T_{max}$ , and  $T_b$  relations [equation S2 in (1)] to lizard families. We computed family-specific  $h_r$  values using  $T_b$  and  $T_{max}$ -based distributional limits, adjusting  $h_r$  [thereby scaling equation S2 in (1)] to each family. We also cross-validated  $h_r$  estimates with available behavioral data [e.g.,  $h_r = 1.83$ , *Liolaemus lutzae*, table S7A in (1)]. Finally, we validated predicted extinctions derived from family-specific  $h_r$  calibrations with observed extinctions across four other continents, including 192 species spanning seven families, not the single species implied by Clusella-Trullas and Chown (2).

If local  $T_e$  variation is biologically relevant, as Clusella-Trullas and Chown argue, then our model should poorly predict observed extinctions. In fact, the model derived for México accurately predicted other extinctions on four continents and across seven lizard families, explaining 72% of the variation (Table 1). Including additional moments of ectotherm temperature distributions ( $T_e$ ,  $T_p$ , and  $T_b$ ), as suggested by Clusella-Trullas and Chown (2), could refine predictions, but note

that relatively little variation (28%) remains unexplained. More informative refinements would involve adding other climate data—such as duration, frequency, and intensity of warm spells, cloud cover (3, 4) (Fig. 1), and precipitation—and linking these to demography. To illustrate this point, we highlight data on *S. mucronatus* (5), which ceased reproduction at Zoquiapan in 1998, the year when four nearby weather stations recorded the highest  $T_{max}$  during April through June [table S2 in (1)]. Based on historical reconstructions of  $T_e$  and  $T_{max}$  (Fig. 1), this 3-month warm spell greatly elevated  $T_e$  at adjacent sites and caused reproductive arrest of *S. mucronatus* (5); *S. mucronatus* went extinct at two adjacent sites shortly thereafter [table S1 in (1)].

To what extent does local  $T_e$  variation affect extinction forecasts relative to historical  $T_e$  excursions? Even when  $T_e$  distributions exhibit skew or variance, the fraction of thermally permissible habitat will necessarily drop off rapidly as mean  $T_e$  rises above acceptable levels (6). Thus, foraging (and other behaviors) will be severely constrained, even if  $T_e$  remains acceptable at a few sites within a population. We argue (1) that  $T_e$  excursions from climate warming are so large that minor  $T_e$  refuges (e.g.,  $T_e$  variation among microsites) at best protect only a fraction of the population, but not enough to avoid demographic collapse.

**Table 1.**  $R$ -squared for the proportion of variation explained by regression of observed extinction incidence and predicted extinctions for a given region/taxon [data from table S7 in (1)], based on the extinction model developed for Mexican *Sceloporus* lizards (family Phrynosomatidae). The extinction validation spans four continents, including heliothermic and thermoconforming lizard families. Weighted  $R$ -squared computed across all geographic regions of the world is 0.72.

Region/taxon	$R$ -squared	$N$ sites
Africa (167 sites) and Madagascar (2 sites): Gerrhosauridae, Cordylidae, Chamaeleonidae, Scincidae, and Gekkonidae	0.98	169
Europe: Lacertidae ( <i>Lacerta vivipara</i> )	0.53	46
South America: Liolaemidae ( <i>Liolaemus</i> and <i>Phymaturus</i> spp.)	0.53	128
Australia: Scincidae ( <i>Liopholis</i> spp.)	1.00	23
Australia: Scincidae ( <i>Liopholis kintorei</i> )	0.19	29

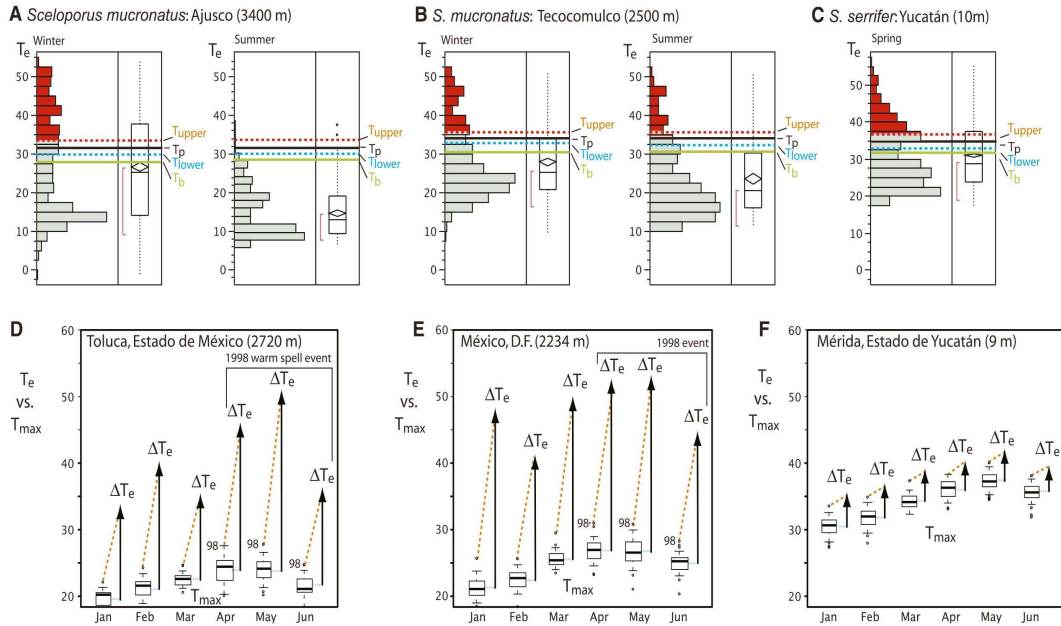
<sup>1</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, CA 95064, USA. <sup>2</sup>Department of Biological Sciences, Ohio University, 131 Life Sciences Building, Athens, OH 45701, USA. <sup>3</sup>Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 04510, México. <sup>4</sup>Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 04510, México.

\*To whom correspondence should be addressed. E-mail: lizardrps@gmail.com

How large have historical  $T_e$  excursions been compared to microsite  $T_e$  variation? Here, we present new  $T_e$  data for Yucatán *S. serrifer* populations next to extinct sites and for *S. mucronatus* populations adjacent to Zoquiapan and other recorded *S. mucronatus* extinctions (1). These three populations span upland, montane, and tropical habitats. Rising  $T_{max}$  from climate warming at the sites ( $\Delta \bar{T}_{max} = 3.2^\circ\text{C}$ ) (Fig. 1, C and D) has generated historical  $T_e$  increases ( $\Delta T_e$ ) twice as large ( $\Delta \bar{T}_e = 15.1^\circ\text{C}$ ) as SD in  $T_e$  across microsites within populations ( $\bar{\sigma}_{T_e} = 7.1^\circ\text{C}$ , controlling time of day).  $\Delta T_e$  excursions are also many times as large as  $T_b$  excursions observed during behavioral thermoregulation, which index behavioral plasticity ( $T_{upper} - T_{lower} = 2.4^\circ\text{C}$ ;  $T_p - T_b = 3.6^\circ\text{C}$ ) (Fig. 1). Therefore, for extinction-prone species, historical  $T_e$  increases from climate warming, and those forecast for coming decades (1) overwhelm local  $T_e$  microclimatic variation and available  $T_b$  plasticity. Whether this is true for other modeled families will require additional  $T_e$  studies, but our model remains accurate for contemporary climate-forced extinctions in 7 of 38 families.

Our model uses spatial and temporal variation in  $T_b$  and  $h_r$ , thereby capturing salient  $T_e$  excursions due to climate warming, even though it ignores, as we acknowledge [p. 4, SOM for (1)], factors such as habitat. Ideally, one would like to have complete demographic histories and  $T_e$ ,  $T_b$ , and  $T_p$  distributions across many habitats spanning decades of measurement to match the spatial and temporal scales of global climate data (7). However, few other  $T_e$  data currently exist at scales required to validate climate-forced extinction, besides those in our original  $T_e$  validation for extinct versus persistent Yucatán sites [figure S4 in (1)] or new  $T_e$  data at extinction-prone sites (Fig. 1).

Clusella-Trullas and Chown conflate local short-term microclimatic  $T_e$  variation with historical  $T_e$  increases due to climate warming that are of much greater magnitude. These recent historical  $T_e$  excursions have begun resetting species' distributional limits at the global scale of a warming planet, the scale of our extinction ground-truth for lizards (1).



**Fig. 1.** Daily  $T_e$  distributions for *Sceloporus* lizards across (A) an upland site (*S. mucronatus*, 2500 m), (B) a montane site (*S. mucronatus*, 3400 m), and (C) a lowland tropical forest site (*S. serrifer*, 10 m), and indices of behavioral thermoregulation (8, 9, 10), including upper and lower thermoregulatory set points ( $T_{upper}$ , red dashed line;  $T_{lower}$ , blue dashed line), preferred body temperature,  $T_p$  (black line), and field body temperature,  $T_b$  (green line). (D to F) Distribution of monthly  $T_{max}$  averages (box plots) at nearby weather stations (1975–2008) along with computed effects of  $T_{max}$  excursions due to climate warming on historical  $\Delta T_e$  excursions (1975–2008).  $\Delta T_e$  reflects change in  $T_e$  from historical values before climate warming. The tips of the arrows do not

indicate the actual  $T_e$ , but the lengths of the arrows indicate the reconstructed increases in  $T_e$  during extreme warm spell events over those observed during average conditions (as reconstructed from  $T_{max}$  excursions among years). Low summer  $T_e$  (and low June  $T_{max}$ ) of *S. mucronatus* at Ajusco (relative to winter  $T_e$ ) is due to summer cloud cover, but such protection that reduces  $T_e$ , reduces  $h_r$ , and thus ameliorates extinction risk is dissipating in México and elsewhere in the world (3, 4). The  $\Delta T_e$  values observed during the 1998 event when *S. mucronatus* ceased reproduction at Zoquiapan are highlighted. Such extreme  $T_e$  events, which have become quite common in the past decade, promote local extinction.

**References and Notes**

1. B. Sinervo *et al.*, *Science* **328**, 894 (2010).
2. S. Clusella-Trullas, S. L. Chown, *Science* **332**, 537 (2011); [www.sciencemag.org/cgi/content/full/332/6029/537-a](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/332/6029/537-a).
3. J. A. Pounds, R. Puschendorf, *Nature* **427**, 107 (2004).
4. J. A. Johnstone, T. E. Dawson, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107**, 4533 (2010).
5. F. Rodríguez-Romero, F. R. Méndez-De la Cruz, *Herp. Rev.* **35**, 121 (2004).
6. B. W. Grant, A. E. Dunham, *Ecology* **71**, 1765 (1990).
7. R. J. Hijmans, S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis, *Int. J. Clim.* **25**, 1965 (2005).

8. R. B. Huey, in *Biology of the Reptilia*, C. Gans, F. H. Pough, Eds. (Academic Press, London, 1982), vol. 12, *Physiology* (C), pp. 25–91.
9. P. E. Hertz, R. B. Huey, R. D. Stevenson, *Am. Nat.* **142**, 796 (1993).
10. R. Van Damme, D. Bauwens, R. F. Verheyen, *Oikos* **57**, 61 (1990).

**Acknowledgments:** We thank R. B. Huey for constructive comments on our manuscript. This research was funded by the National Geographic Society, the University of California Institute for México and the United States (UC Mexus), and the UC Santa Cruz

Committee-On-Research (B.S.); NSF award IOS 1022031 (B.S. and D.B.M.); Conacyt (F.R.M.-D.); and a Conacyt doctoral scholarship (2002–2007) and postdoctoral fellowship (2009–2010) (N.M.-M.).

**Supporting Online Material**

[www.sciencemag.org/cgi/content/full/332/6029/537-b/DC1](http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/332/6029/537-b/DC1)  
Materials and Methods  
References

17 August 2010; accepted 21 March 2011  
10.1126/science.1195348

## Capítulo 2

---

---

### Ecología térmica de lacertilios mexicanos

**2.1. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural*. 86: 127-135**





## ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

## Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México

### Diurnal and nocturnal thermoregulation in the lizard *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) in a semiarid region of central Mexico

RAFAEL A. LARA-RESENDIZ<sup>1,2</sup>, DIEGO M. ARENAS-MORENO<sup>1,2</sup> & FAUSTO R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, D. F., México

<sup>2</sup>Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, D. F., México

\*Autor correspondiente: faustor@ibiologia.unam.mx

#### RESUMEN

Los reptiles nocturnos dependen de la calidad térmica del hábitat para regular eficientemente su temperatura corporal y realizar sus actividades biológicas diurnas y nocturnas. Previamente, se ha sugerido que los ectotermos nocturnos mantienen estrategias diferentes para termorregular entre el día y la noche. Por lo tanto, los objetivos en este estudio fueron: (1) examinar las temperaturas corporales en campo y preferidas en laboratorio de la lagartija nocturna *Phyllodactylus bordai* durante la fotofase y escotofase y cuantificar la temperatura operativa disponible; y (2) evaluar la precisión, eficiencia en la termorregulación y la calidad térmica del hábitat en ambas fases. El área de estudio se centró en una región semiárida del centro de México. Los resultados mostraron que *P. bordai* presentó un patrón bimodal de termorregulación con temperaturas corporales altas durante la fotofase y bajas en la escotofase; además mantuvo una estrategia euriterma caracterizada por un amplio intervalo de temperaturas corporales; y finalmente, fue una especie altamente precisa y eficiente en la termorregulación durante ambas fases. La región semiárida del centro de México proporcionó a *P. bordai* microclimas térmicamente óptimos y estables dentro de cada fase para alcanzar y mantener su temperatura en el intervalo óptimo con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio. En general, los resultados estuvieron de acuerdo con estudios y predicciones anteriores y expanden el trabajo previo en ecología térmica de reptiles nocturnos.

**Palabras clave:** calidad térmica, eficiencia térmica, escotofase, fotofase, termorregulación.

#### ABSTRACT

Nocturnal reptiles depend on habitat thermal quality to efficiently regulate their body temperature and to perform diurnal and nocturnal biological activities. It has previously been suggested that nocturnal ectotherms maintain different strategies to thermoregulate between day and night. Therefore, the objectives of the present study were: (1) to examine the field and preferred body temperature of the nocturnal lizard *Phyllodactylus bordai* throughout the photophase and scotophase and to quantify available operative temperature; and (2) to evaluate the accuracy and effectiveness of thermoregulation and the thermal quality of habitat in both phases. Our study area focuses within a semiarid region of central Mexico. Results show that *P. bordai* presents a bimodal thermoregulatory pattern with high body temperatures during photophase and low body temperatures during scotophase. This species exhibits a eurythermic strategy characterized by a wide range of body temperatures and was highly accurate and efficient in regulating its body temperature in both phases. The semiarid region of central Mexico provides *P. bordai* with a thermally optimal and stable microclimate during each phase to achieve and maintain its optimal body temperature with relatively low thermoregulatory effort. Our results are in general agreement with previous studies and predictions and expand prior work regarding the thermal ecology of nocturnal reptiles.

**Key words:** photophase, scotophase, thermoregulation, thermal efficiency, thermal quality.

#### INTRODUCCIÓN

La termorregulación de reptiles, como de otros ectotermos, implica un proceso regulatorio que depende de ajustes morfo-fisiológicos,

conductuales, así como de las características térmicas ambientales para mantenerse lo más cerca posible de su temperatura óptima y realizar sus actividades biológicas cotidianas (Cowles & Bogert 1944, Avery 1979). Debido



a la ausencia de radiación solar, los ectotermos nocturnos dependen significativamente de la calidad térmica del hábitat para regular eficientemente su temperatura corporal ( $T_c$ ) y así desempeñar diferentes conductas y procesos fisiológicos entre el día y la noche (Huey 1982, Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Kearney & Predavec 2000, Aguilar & Cruz 2010).

Los reptiles nocturnos, durante el día (fotofase) y normalmente dentro del refugio, mantienen su  $T_c$  dentro de un intervalo de temperatura seleccionada o “preferida” ( $T_p$ ) para efectuar sus procesos fisiológicos dependientes de la temperatura como la digestión, crecimiento, reproducción, etc. (Dial 1978, Angilletta & Werner 1998). También se ha documentado que durante esta fase de “inactividad” las lagartijas termorregulan activamente seleccionando refugios donde la temperatura puede ser diferente a la disponible en la superficie (Dial 1978, Huey 1982). Por otro lado, durante la noche (escotofase), la calidad térmica del ambiente decrece y las oportunidades de alcanzar  $T_c$ s adecuadas para el forrajeo, locomoción, socialización, escape o defensa de depredadores son limitadas (Angilletta et al. 1999, Kearney & Predavec 2000, Aguilar & Cruz 2010).

Es importante mencionar que el estudio de la biología térmica se ha convertido en un aspecto importante de la fisiología y ecología de reptiles (Avery 1982, Bartholomew 1982, Angilletta 2009, Sinervo et al. 2010); sin embargo, se han centrado principalmente en los grupos diurnos, quienes presentan un comportamiento termorregulador evidente, y se ha puesto menor atención a grupos nocturnos (Avery 1982). Además, existen escasos trabajos que examinen y comparen la variación en la termorregulación de especies nocturnas en la fotofase y escotofase (e.g., Bustard 1967, Werner & Whitaker 1978, Sievert & Hutchison 1988, Gil et al. 1994, Autumn & Nardo 1995, Werner et al. 1996, Refinetti & Susalka 1997, Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Cruz et al. 2004). En este sentido, la termorregulación de pequeños ectotermos puede ser evaluada por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), el cual ha mostrado ventajas sobre otros métodos y es posible cuantificar la termorregulación individualmente durante el día y la noche

(Kearney & Predavec 2000, Blouin-Demers & Nadeau 2005, Hitchcock & McBrayer 2006).

Los costos y beneficios energéticos de la termorregulación de lagartijas nocturnas en cada fase son diferentes (Huey & Slatkin 1976), por lo tanto, el periodo diurno de “inactividad” podría ser térmicamente ventajoso ya que varios reptiles pueden controlar activamente su  $T_c$  con mayor precisión dentro del refugio que cuando están fuera y activos (Cowles & Bogert 1944, Huey 1982). No obstante, en el periodo nocturno de actividad disminuyen las oportunidades para termorregular, pero incrementan las actividades sociales, el riesgo de lesiones, depredación y existe un mayor gasto energético. En este sentido, el tipo de hábitat y la variabilidad de la temperatura son fundamentales en la ecología térmica, ya que los ambientes térmicamente homogéneos, como hábitats tropicales, pueden proporcionar climas térmicos estables; mientras que ambientes desérticos o térmicamente heterogéneos, podrían proveer más alternativas para la termorregulación de reptiles nocturnos y otros termoconformistas. Por lo anterior, el objetivo principal del presente trabajo fue evaluar y contrastar la regulación de la temperatura de una lagartija nocturna (*Phyllodactylus bordai* Taylor, 1942) durante el día y la noche en una región semiárida del centro de México. Primeramente, se analizaron y compararon las temperaturas corporales en campo, preferidas en laboratorio y operativas ambientales durante la fotofase y escotofase; lo que permitió cuantificar y comparar la precisión y eficiencia en la termorregulación de la lagartija y la calidad térmica del hábitat en cada fase.

## MÉTODOS

### *Especie y área de estudio*

*Phyllodactylus bordai* es un gecko nocturno, endémico de México y está sujeto a protección especial bajo la NOM-059-Semarnat (2010). Es de talla pequeña con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 69 mm, el cuerpo presenta numerosos tubérculos aquillados separados por escamas pequeñas, la coloración dorsal es parda amarillenta con manchas irregulares pardas oscuras y el vientre es blanco amarillento (Woolrich-Piña et al. 2005, Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Habita en árboles, tocones, cactáceas, grietas de rocas y frecuentemente en construcciones humanas. El intervalo altitudinal donde se encuentra esta lagartija es desde los 461 m hasta 1725 m de elevación (Dixon 1964) y se distribuye ampliamente en la región semiárida de

Tehuacán-Cuicatlán (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Esta región abarca el suroeste de Puebla y norte de Oaxaca en México; es considerada la región de clima seco más sureña del país, la más aislada y la más pequeña con solo 10 000 km<sup>2</sup> (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Particularmente, el área de estudio se ubica en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla en las coordenadas 18° 19' 39" N y 97° 27' 16" E a 1600 msnm. El clima es seco con dos periodos de lluvia, uno en mayo-junio y otro en septiembre, los que promedian 400 mm de precipitación anual; la temperatura media anual varía entre los 18 y 22 °C. La vegetación dominante es matorral xerófilo donde destacan las cactáceas *Neobuxbaumia tetetzo*, *Cephalocereus columna-trajani* y *Myrtillocactus geometrizans*, el mezquite *Prosopis laevigata*, el palo verde *Parkinsonia praecox* y la pata de elefante *Beaucarnea gracilis* (Rzedowski 1981).

#### Trabajo de campo

Durante octubre y noviembre de 2011 y entre abril a junio de 2012 se colectaron 3 ejemplares de *P. bordai* durante la fotofase y 31 en la escotofase. Además se incluyeron 27 registros de  $T_c$  diurna de ejemplares dentro del refugio (G. Woolrich-Piña, datos no publicados), todos para la misma zona de estudio. Durante los primeros 20 s luego de su captura se midió su  $T_c$  con un termómetro digital Fluke modelo 51-II con un sensor tipo K ( $\pm 0.1$  °C) insertado 1 cm dentro de la cloaca. La medición se realizó durante los primeros 20 segundos después de su captura. También se registró la hora, la LHC (en mm), el género (macho o hembra) y sus coordenadas geográficas con un sistema de posicionamiento global. Para el análisis estadístico se utilizaron únicamente datos de ejemplares adultos superiores a 44 mm de LHC (Dixon 1964).

Una metodología que permite explorar un ambiente térmico particular es la determinación de la  $T_o$ , que representa la temperatura de equilibrio de un objeto inanimado con su hábitat. Esta metodología permite replicar con facilidad múltiples condiciones térmicas espacio-temporales (Bakken 1992). Trabajos previos han utilizado diferentes materiales para medir la  $T_o$  (ver Dzialowski 2005). Recientemente se han validado las  $T_o$ s medidas con modelos de PVC y con la  $T_c$  de pequeños ectotermos (Dzialowski 2005, también ver Material de Apoyo en Línea en Sinervo et al. 2010). Con base en lo anterior, los modelos térmicos diseñados para imitar las propiedades térmicas de las lagartijas fueron de tubo de PVC semejantes a *P. bordai* en forma y tamaño, pintados de gris 33. La calibración del modelo biofísico de  $T_o$  (ver Dzialowski 2005) se realizó un día característico en campo mediante el registro de  $T_{cs}$  de un ejemplar de *P. bordai* y de un modelo de PVC conectados al termómetro digital durante el experimento. La toma de temperatura se efectuó cada tres minutos durante tres horas; el ejemplar y el modelo se colocaron dentro de un refugio artificial completamente a la sombra. Se encontró una correlación significativa de la  $T_c$  y la  $T_o$  del modelo durante la calibración ( $r = 0.82$ ;  $n = 59$ ;  $P < 0.0001$ ).

Los modelos fueron conectados a seis data-loggers (HOBOTEMP®) y se registró la  $T_o$  cada 30 minutos durante las 24 horas durante los mismos meses de trabajo de campo. Debido a que los geos son organismos tigmotermos, es decir, que captan calor por conducción, los modelos fueron ubicados en los siguientes microhábitats en plena sombra: dos en cactus a 2 m de alto, dos en grietas de rocas a 2 m de alto y a 3 cm de profundidad y dos en construcciones humanas a 2 m de alto. Se justificaron este tipo de microhábitats

como potenciales refugios y sitios de actividad nocturna basados en la historia de vida del organismo (Woolrich-Piña et al. 2005, Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010), observaciones durante el estudio y trabajos previos de selección de refugios por geos (Schlesinger & Shine 1994). Se delimitó la fotofase de 9:00 a 20:59 horas y la escotofase de 21:00 a 08:59 horas, teniendo en cuenta los horarios de la salida y puesta del sol.

#### Trabajo de laboratorio

Se obtuvo la  $T_p$  de siete ejemplares en un gradiente térmico en condiciones de laboratorio. El gradiente fue diseñado de acuerdo con estudios previos para la familia Gekkonidae (Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Hitchcock & McBrayer 2006, Aguilar & Cruz 2010). Este consistió de una caja de madera de 100 x 10 x 15 cm (largo, ancho y alto) dividida en siete carriles. El extremo frío se consiguió colocando la caja en una habitación con temperatura constante de 16 a 18 °C y para el extremo caliente se colocaron tres focos de 100 W suspendidos a 30 cm de altura para conseguir 45 °C. A lo largo de cada carril, se colocó un centímetro de tierra como sustrato, cortezas y troncos, en la misma posición y proporción, para permitir la termorregulación y el refugio de los geos. Las lagartijas fueron privadas de alimento entre uno o dos días antes del experimento y se hidrataron cada mañana. Antes de comenzar a registrar la  $T_p$  los ejemplares se aclimataron en el gradiente térmico durante dos horas para su utilización eficiente. Los registros de  $T_p$  fueron realizados con el termómetro digital cada hora desde las 13:30 hasta las 02:30 horas; a partir de las 20:00 se cubrió la pista con cartón para simular el fotoperiodo natural y así obtener las  $T_p$ s en las fases de luz y oscuridad, pero manteniendo el gradiente de temperatura en ambas fases. Se calculó el intervalo de  $T_p$  con los cuartiles del 25 y 75 % ( $T_{p25}$  y  $T_{p75}$ ) para cada fase (sensu Hertz et al. 1993). Una vez finalizado el experimento, los ejemplares fueron devueltos a su lugar de origen.

#### Índices de termorregulación y análisis estadístico

Se calcularon los índices de termorregulación por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), a través del empleo de tres índices biofísicos: calidad térmica del hábitat ( $d_c$ ), precisión ( $d_b$ ) y eficiencia (E) en la termorregulación. Dichos índices fueron calculados con tres variables térmicas: la distribución de  $T_{cs}$  de campo durante el periodo de actividad, la  $T_p$  seleccionada en el gradiente térmico y la distribución de  $T_o$ s del microambiente ocupado por el organismo. Asimismo, si la  $T_c$  o  $T_o < T_p$ , entonces  $d_b = T_c - T_{p25}$  y  $d_e = T_o - T_{p25}$ , respectivamente y si la  $T_c$  o  $T_o > T_p$  entonces  $d_b = T_c - T_{p75}$  y  $d_e = T_o - T_{p75}$ , respectivamente. Cuando la  $T_c$  o  $T_o$  estuvo dentro del intervalo  $T_p$  se consideró  $d_b$  y  $d_e$  igual a cero. Valores altos de  $d_b$  y  $d_e$  indican precisión y calidad térmica baja y un valor igual o cercano a cero son altamente precisas y representan ambientes térmicamente ideales. Posteriormente, se calculó el índice E con la ecuación:  $E = 1 - (d_b / d_e)$ . Un valor de E cercano a uno refiere termorregulación activa, mientras que igual o cercano a cero es termoconforme o termorregulación pasiva (ver detalles en Hertz et al. 1993). Finalmente, se identificó la proporción de  $T_c$  y  $T_o$  que fue superior, inferior y estuvo dentro del intervalo  $T_p$  durante ambas fases.

Los datos que cumplieron con los requerimientos para el uso de pruebas paramétricas (normalidad y homogeneidad de varianzas; prueba de Kolmogorov-

Smirnov y Levene, respectivamente) se compararon por medio de pruebas de  $t$  de Student o ANDEVA de una o dos vías; en caso contrario se utilizó la prueba no paramétrica correspondiente. También se utilizó un ANDEVA multivariado de dos factores con medidas repetidas (Factor 1-intrafase con siete niveles o tomas de temperatura cada hora y factor 2-interfase con dos niveles: luz y oscuridad) para encontrar posibles diferencias en la  $T_p$  entre las tomas dentro de cada una de las fases y entre las fases. Se utilizaron los programas JMP versión 10.0.0 (SAS 2007) y SigmaPlot versión 10 (Systat Software, San Jose, CA) para los análisis estadísticos y elaboración de gráficas. El valor de significancia para todas las pruebas estadísticas fue de  $P < 0.05$  (Sokal & Rohlf 2000). En el texto y figuras se muestran los promedios  $\pm$  error estándar (EE), tamaño de muestra ( $n$ ) y el intervalo entre el valor mínimo y máximo.

### RESULTADOS

Se recolectaron 31 ejemplares de *P. bordai* (16 hembras y 15 machos) durante la noche y el periodo de actividad fue crepuscular-nocturno desde las 19:14 hasta las 00:10 horas, en este intervalo se observó el primer y último organismo fuera del refugio. No se encontraron diferencias significativas entre la temperatura

corporal de los periodos de trabajo de campo ( $U_1 = 116.5$ ;  $P = 0.937$ ). La actividad nocturna inició a 30 °C y cesó por debajo de 20 °C de  $T_o$ . Por otro lado, se incluyeron 27 registros diurnos de ejemplares dentro del refugio (G. Woolrich-Piña, datos no publicados) y tres observaciones durante el trabajo de campo; estos ejemplares fueron recolectados entre las 09:00 y 18:00 horas y no se pudo determinar el sexo en esta fase. Todos los ejemplares analizados estuvieron asociados a cactáceas, construcciones humanas, así como grietas y quemaduras de rocas.

Los resultados de las temperaturas de campo, laboratorio e índices de termorregulación se resumen en la Tabla 1. Asimismo, la Fig. 1 muestra la distribución de  $T_{cs}$  (A y B) y  $T_{os}$  (C y D) diurnas y nocturnas y los intervalos de  $T_{ps}$ .

La  $T_c$  en campo difirió estadísticamente entre fases con la prueba de Mann-Whitney ( $U_1 = 135$ ;  $P = 0.001$ ), pero la  $T_c$  diurna entre machos y hembras no difirió estadísticamente ( $U_1 = 114.5$ ;  $P = 0.843$ ). Con respecto a la  $T_p$ , la

TABLA 1

Temperatura corporal de campo ( $T_c$ ), operativa ( $T_o$ ), preferida en laboratorio ( $T_p$ ) e intervalo de  $T_p$  (cuartiles 25 y 75 %) durante la fotofase y escotofase en grados centígrados, precisión en la termorregulación ( $d_b$ ), calidad térmica del hábitat ( $d_e$ ) y eficiencia de la termorregulación (E). Mostrando la media  $\pm$  EE y entre paréntesis el tamaño de muestra, valor mínimo y máximo.

Field body temperature ( $T_c$ ), operative temperature ( $T_o$ ), preferred temperature in the laboratory ( $T_p$ ), and the  $T_p$  range (quartiles 25 and 75 %) throughout photophase and scotophase in degrees Celsius, accuracy in thermoregulation ( $d_b$ ), habitat thermal quality ( $d_e$ ), and thermoregulatory efficiency (E). Showing mean  $\pm$  SE and in parenthesis sample size, minimum and maximum.

<i>Phyllodactylus bordai</i>	$T_c$	$T_o$	$T_p$	Intervalo de $T_p$ (25-75 %)	$d_b$	$d_e$	E
Fotofase	28.2 $\pm$ 0.51 (30; 22.6-34.2)	24.1 $\pm$ 0.09 (5809; 11.47-44.81)	29.9 $\pm$ 0.44 (51; 24.9-37.6)	27.8-32.6	0.96 $\pm$ 0.2 (30; 0-5.2)	5.73 $\pm$ 0.05 (5809; 0-16.3)	0.83
Escotofase	25.4 $\pm$ 0.31 (31; 21.7-31.5)	23.1 $\pm$ 0.06 (5843; 12.6-43.9)	25.1 $\pm$ 0.11 (51; 22.7-26.3)	24.6-25.8	0.70 $\pm$ 0.21 (31; 0-5.7)	3.68 $\pm$ 0.03 (5843; 0-18.1)	0.81
Total	26.8 $\pm$ 0.35 (61; 21.7-34.2)	23.61 $\pm$ 0.05 (11652; 11.5-44.8)	27.5 $\pm$ 0.33 (102; 22.7-37.6)	25.4-28.7	0.83 $\pm$ 0.15 (61; 0-5.7)	4.7 $\pm$ 0.03 (11652; 0-18.1)	0.82

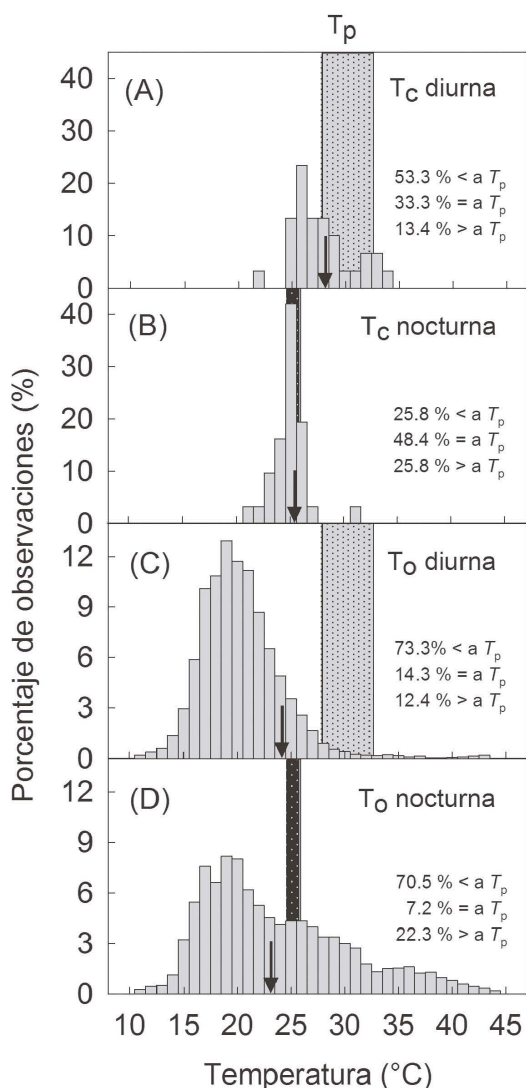


Fig. 1: Distribución de temperatura corporal ( $T_c$ ) diurna (A) y nocturna (B) de *Phyllodactylus bordai* y temperatura operativa ( $T_o$ ) diurna (C) y nocturna (D), en relación al porcentaje de observaciones (nótese las diferencias de escalas). El área sombreada indica la temperatura preferida en gradiente térmico ( $T_p$ ) en cada fase. La flecha indica el promedio de las temperaturas. También se indica el porcentaje de temperatura superior, dentro e inferior a  $T_p$ .

Distributions of body temperature ( $T_c$ ) diurnal (A) and nocturnal (B) of *Phyllodactylus bordai* and available operative diurnal (C) and nocturnal (D) temperature ( $T_o$ ), with respect to the percentage of observations (Note that the scales differ across graphs). The shaded area identifies the lizard's preferred temperature range in a thermal gradient ( $T_p$ ) for each phase. The arrow points to the temperature average. It is indicated the percentage of temperatures above, within and below to  $T_p$ .

prueba de ANDEVA con medidas repetidas no encontró efecto significativo dentro las siete tomas de  $T_p$  en cada una de las fases ( $\lambda$  de Wilk = 0.845;  $F_{6, 96} = 0.31$ ;  $P = 0.999$ ); sin embargo, hubo un efecto significativo de la fase sobre la  $T_p$  ( $\lambda$  de Wilk = 0.018;  $F_{1, 96} = 319.716$ ;  $P < 0.001$ ). El efecto de las fases no dependió de las tomas dentro de cada una ( $\lambda$  de Wilk = 0.092;  $F_{6, 96} = 1.653$ ;  $P < 0.534$ ).

El índice de precisión térmica  $d_b$  en la escotofase fue de 0.70, mientras que en la fotofase fue de 0.96, ambos índices no presentaron diferencias estadísticas ( $U_1 = 373.5$ ;  $P = 0.173$ ). Esto sugiere termorregulación precisa en ambas fases ya que *P. bordai* estuvo generalmente activo a temperaturas cercanas o dentro de su intervalo de  $T_p$ .

Las  $T_o$ s fueron estadísticamente significativas entre fases con ANDEVA ( $F_{1, 11646} = 81.595$ ;  $P < 0.001$ ; ver Fig. 2A); sin embargo, al comparar la  $T_o$  no se encontraron diferencias significativas entre los tres microhábitats evaluados ( $F_{2, 11646} = 0.833$ ;  $P = 0.435$ ) y el efecto de las fases no dependió del tipo de microhábitat ( $F_{2, 11646} = 0.644$ ;  $P = 0.525$ ).

El índice de calidad térmica  $d_e$  resultó ser estadísticamente diferente entre ambas fases ( $U_1 = 12118227.5$ ;  $P < 0.001$ ), por lo cual la calidad fue mayor en la noche que en el día (Figs. 1C y D y 2B).

Finalmente, el índice de eficiencia térmica  $E$  indica que *P. bordai* es una lagartija altamente eficiente para regular su temperatura ya sea durante el día o la noche ( $E = 0.83$  y  $0.81$ , respectivamente).

## DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que *Phyllodactylus bordai* exhibe distintos patrones termorreguladores. En primer lugar, su  $T_c$  en campo ( $26.8$  °C) y  $T_p$  en laboratorio ( $27.5$  °C) fueron ligeramente más bajas que otras lagartijas de la familia Phyllodactylidae citadas por Sinervo et al. (2010), quienes mencionan una  $T_c$  de  $30.6 \pm 1.42$  °C, pero puede variar entre  $16.6$  y  $38.9$  °C. El género *Phyllodactylus*, en el hemisferio norte, generalmente se distribuye en lugares semiáridos, tropicales e inferiores a 1000 metros; sin embargo, *P. bordai* es la especie de mayor altitud ya que alcanza los 1750 metros (Dixon 1964), por lo cual se atribuye la ligera variación con otras

especies. Además, *P. bordai* mantuvo similitudes térmicas con lagartijas nocturnas de lugares semiáridos como *H. turcicus* (Hitchcock & McBrayer 2006), *Nephrurus stellatus* (Angilletta & Werner 1998), *P. microphyllus* (Werner et al. 1996), *Christinus marmoratus* (Kearney & Predavec 2000) y con su especie simpátrida *P. tuberculatus* (Lara-Resendiz et al. En prensa). Por el contrario, lagartijas nocturnas tropicales como *Coleonyx brevis*, *C. variegatus*, *Hemidactylus frenatus* y *Lepidodactylus lugubris* mantuvieron temperaturas ligeramente más altas (Huey et al. 1989). Esto sugiere que la población estudiada de *P. bordai* es similar a otras especies nocturnas de clima semiárido, a pesar de ser la especie que se encuentra casi en el límite de la distribución altitudinal del género (Dixon, 1964).

Por otro lado, la  $T_c$  diurna de *P. bordai* fue de 28.2 °C, la  $T_c$  nocturna fue de 25.4 °C y tuvo un intervalo general de variación de 12.5 °C. Además, la  $T_p$  diurna fue de 29.9 °C, la nocturna de 25.1 °C y el intervalo general fue de 15 °C. Por lo anterior, se puede sugerir que *P. bordai* adoptó una estrategia euriterma debido a la amplia variación de su temperatura de campo y laboratorio durante ambas fases. En este sentido, Bustard (1967), Avery (1982) y Rock & Cree (2008) proponen que las lagartijas tigmotermas nocturnas presentan amplia variabilidad en su temperatura corporal, ya que durante el día mantienen temperaturas relativamente altas dentro del refugio para incrementar su eficiencia metabólica y en la noche operan a temperaturas corporales bajas o subóptimas (ver también Dial 1978, Refinetti & Susalka 1997, Angilletta & Werner 1998, Kearney & Predavec 2000, Cruz et al. 2004, Aguilar & Cruz 2010). Además, la variación significativa de las temperaturas corporales entre el día y la noche revela un patrón termorregulador bimodal, es decir, su actividad nocturna e “inactividad” diurna son térmicamente diferentes. En este sentido, Avery (1982) propone que las actividades y procesos fisiológicos podrían tener temperaturas óptimas distintas en la fotofase y escotofase; esta hipótesis es apoyada por la existencia de un ritmo circadiano en la selección de temperatura en ectotermos nocturnos (Refinetti & Susalka 1997) y por estudios previos de biología térmica (Bustard 1967, Dial 1978, Werner &

Whitaker 1978, Sievert & Hutchison 1988, Gil et al. 1994, Autumn & Nardo 1995, Werner et al. 1996, Angilletta et al. 1999, Cruz et al. 2004, Ibarguengoytía et al. 2007, Rock & Cree 2008).

La selección de diferentes temperaturas ambientales durante cada fase, tiene implicaciones ecofisiológicas y evolutivas en los lagartos nocturnos (Autumn et al. 1994), los cuales son fisiológicamente activos durante el día ya que presentan conductas termorreguladoras seleccionando sitios de refugio con mayor temperatura ambiental y adoptando posturas especiales con respecto a la temperatura dentro del refugio. De esta manera, las lagartijas consiguen alcanzar temperaturas corporales altas permitiendo la máxima eficiencia de los procesos de digestión, reproducción y crecimiento (Bustard 1967, Dial 1978, Autumn & Nardo 1995, Cruz et al. 2004, Aguilar & Cruz 2010). En este sentido, las lagartijas son ancestralmente diurnas y la temperatura óptima para dichos procesos fisiológicos es alta y generalmente solo es posible de alcanzar durante el día (Huey 1982). Desde esta perspectiva, no es de extrañar que la capacidad de rendimiento locomotor y forrajeo de los lagartijas nocturnas sea en temperaturas subóptimas debido a la ausencia de radiación solar (Autumn et al. 1994, Ibarguengoytía et al. 2007). Por lo tanto, la suma de calor durante ambas fases es necesaria para el ciclo de vida completo de las especies ectotermas nocturnas.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la  $T_c$  entre los sexos (aunque las  $T_c$  y  $T_p$  de hembras preñadas no fueron examinadas). Esto probablemente se debe a que ambos sexos seleccionan microclimas térmicamente similares. Por el contrario, Hitchcock & McBrayer (2006) y Rock et al. (2002) encontraron que las hembras grávidas de dos especies de geos nocturnos mantienen  $T_p$ s más altas. Ellos sugieren que representan condiciones óptimas para el desarrollo embrionario y por consiguiente las hembras grávidas ocupan sitios más cálidos que los machos y hembras no grávidas. Por esta razón, se propone para futuros estudios examinar posibles diferencias térmicas entre la condición reproductora de *P. bordai*.

En el presente trabajo, la  $T_o$  fue un buen reflejo de la temperatura del refugio ya que los modelos biofísicos estuvieron altamente asociados a la  $T_c$  de *P. bordai* ( $r = 0.82$ ). La

selección de microhábitats por parte del gecko fue importante para realizar sus actividades nocturnas, ya que explotó los sitios y horarios con mayor calidad térmica (Fig. 2A y B). En este sentido, las lagartijas fueron encontradas activas en rocas, tocones, cactáceas y en construcciones humanas. Análogamente, Thierry et al. (2009) mencionan que los refugios artificiales son térmicamente óptimos para reptiles nocturnos. En términos de calidad térmica la región semiárida de Tehuacán-Cuicatlán fue considerada relativamente alta ( $d_e = 4.3$ ). Sin embargo, en términos comparativos, este índice debe interpretarse con precaución. Por un lado, es un índice especie-específico, es decir, que está relacionado directamente con el intervalo de preferencias térmicas de cada especie (Hertz et al. 1993). Por otro lado, el índice depende de la heterogeneidad espacio-temporal de la temperatura ambiental (e.g., variación térmica diaria, estacional, anual, altitudinal, latitudinal, etc.); en consecuencia tiene limitaciones cuando se contrasta con otras especies. De acuerdo con este enfoque, Woolrich-Piña et al. (2012a) indican para la misma región una calidad térmica más baja para *Xenosaurus rectocollaris* ( $d_e = 13.3$ ) (ver también para otras lagartijas diurnas Woolrich-Piña et al. 2011, Woolrich-Piña et al. 2012b, Woolrich-Piña et al. 2012c). Además, trabajos previos en reptiles nocturnos han sugerido valores de desviación de  $T_o$ s con respecto al intervalo de  $T_p$  (i.e.,  $d_e$ ) desde 0.85 °C en estaciones térmicamente óptimas hasta 10.9 °C en condiciones extremas de temperatura (ver apéndice A en Blouin-Demers & Nadeau 2005 y sus referencias).

De acuerdo con lo anterior y al modelo costo-beneficio de Huey & Slatkin (1976) un organismo euritermo en un ambiente de bajo costo (calidad térmica alta) puede regular su  $T_c$  de manera parcial, pero nunca completamente. Esto es consistente con los resultados generales obtenidos aquí, debido a que *P. bordai* fue una especie altamente precisa ( $d_b = 0.83$ ) y eficiente en la termorregulación ( $E = 0.82$ ) en un hábitat con alta calidad térmica ( $d_e = 4.7$ ) basado en su amplio intervalo de requerimientos térmicos. En conclusión, las estrategias termorreguladoras exhibidas por *P. bordai* le permiten explotar exitosamente los sitios disponibles durante la noche y los refugios durante el día. Además, las zonas

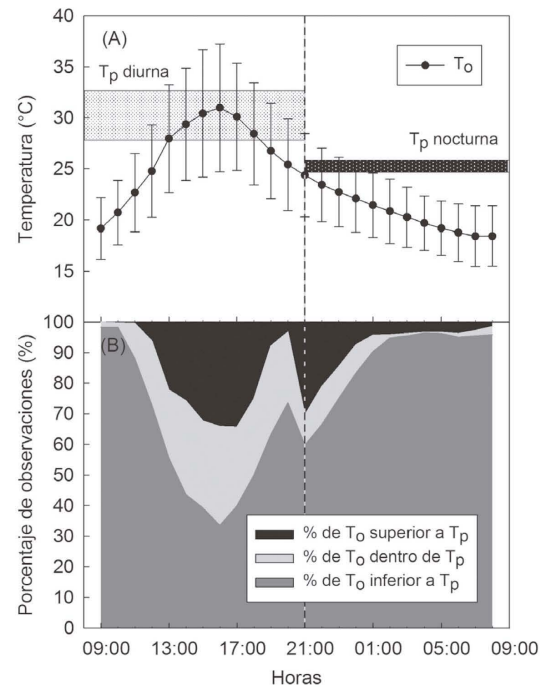


Fig. 2: (A) Variación de la temperatura operativa ( $T_o$ ; media  $\pm 1$  DE) de los modelos biofísicos durante el día y la noche; las áreas sombreadas horizontales indican la temperaturas preferidas en gradiente térmico ( $T_p$ ) para cada fase. (B) Porcentaje de  $T_o$  superior, dentro e inferior al intervalo de  $T_p$  en ambas fases. La línea punteada indica el crepúsculo.

(A) Operative temperature variation ( $T_o$ ; open circles; mean  $\pm 1$  SD) recorded by the biophysical models for the day and night; horizontal shaded areas identify the lizard's preferred temperature range in a thermal gradient ( $T_p$ ) for each phase. (B) Percentage of  $T_o$  above, within, and below  $T_p$  range for each phase. Dashed line identifies the dusk.

áridas, como Tehuacán-Cuicatlán, proporcionan a los reptiles nocturnos microclimas térmicamente óptimos y estables dentro de cada fase para alcanzar y mantener su  $T_c$  dentro del intervalo preferido con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio.

AGRADECIMIENTOS: Los autores agradecemos las becas otorgadas por CONACyT a Rafael A. Lara-Resendiz (165066) y Diego M. Arenas-Moreno (412744). Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. El apoyo otorgado por DGAPA-PAPIIT/IN215011 a Fausto R. Méndez-de la Cruz. A Guillermo Woolrich-Piña por proveer datos de la termorregulación diurna del gecko. También a

Bárbara Larraín, Jimena Fernández, Saúl López-Alcaide, Christopher Blair y tres revisores anónimos por la revisión del manuscrito. Finalmente, agradecemos a los administradores del Parque Tehuacán-Cuicatlán y Jardín Botánico Helia Bravo Hollis por su ayuda en la logística. Los permisos de colecta fueron otorgados por la Dirección General de Vida Silvestre, México número 05570/10; Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de R. A. Lara-Resendiz.

## LITERATURA CITADA

- AGUILAR R & FB CRUZ (2010) Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology* 44: 236-241.
- ANGILLETTA MJ (2009) Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, USA.
- ANGILLETTA MJ, JR & YL WERNER (1998) Australian geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. *Copeia* 1998: 736-742.
- ANGILLETTA MJ, LG MONTGOMERY & YL WERNER (1999) Temperature preference in geckos: diel variation in juveniles and adults. *Herpetologica* 55: 212-222.
- AUTUMN K & DFD NARDO (1995) Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29: 157-162.
- AUTUMN K, RB WEINSTEIN & RJ FULL (1994) Low-cost of locomotion increases performance at low-temperature in a nocturnal lizard. *Physiological Zoology* 67: 238-262.
- AVERY RA (1979) *Lizards - a study in thermoregulation*. University Park Press, Baltimore, USA.
- AVERY RA (1982) Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 93-166. Academic press, New York, USA.
- BAKKEN GS (1992) Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194-216.
- BARTHOLOMEW GA (1982) Physiological control of temperature. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 167-211. Academic press, New York, USA.
- BLOUIN-DEMERS G & P NADEAU (2005) The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86: 560-566.
- BUSTARD HR (1967) Activity cycle and thermoregulation in the Australian Gecko *Gehyra variegata*. *Copeia* 1967: 753-758.
- CANSECO-MÁRQUEZ L & MG GUTIÉRREZ-MAYÉN (2010) Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera, Cuicatlán, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
- COWLES RB & CM BOGERT (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 263-296.
- CRUZ FB, M KOZYKARISKI, MG PEROTTI, M PUETA & L MORENO (2004) Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata, Gekkonidae, *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 18: 15-22.
- DIAL BE (1978) The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 32: 194-201.
- DIXON JR (1964) The systematic and distribution of lizards of the genus *Phyllodactylus* in North and Central America. *New Mexico State University Scientific Bulletin, USA* 64: 1-139.
- DZIALOWSKI EM (2005) Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30: 317-334.
- GIL M, JF GUERRERO & V PÉREZ-MELLADO (1994) Diel variation in preferred body temperatures of the Moorish Gecko *Tarentola mauritanica* during summer. *Herpetological Journal* 4: 56-59.
- HERTZ PE, RB HUEY & RD STEVENSON (1993) Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796-818.
- HITCHCOCK MA & LD MCBRAYER (2006) Thermoregulation in nocturnal ectotherms: seasonal and intraspecific variation in the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Journal of Herpetology* 40: 185-195.
- HUEY RB (1982) Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 25-91. Academic press, New York, USA.
- HUEY RB, PH NIEWIAROWSKI, J KAUFMANN & JC HERRON (1989) Thermal biology of nocturnal ectotherms - is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures. *Physiological Zoology* 62: 488-504.
- HUEY RB & M SLATKIN (1976) Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.
- IBARGÜENGOYTÍA NR, ML RENNER, JM BORETTO, C PIANTONI & VE CUSSAC (2007) Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28: 235-246.
- KEARNEY M & M PREDAVEC (2000) Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* 81: 2984-2996.
- LARA-RESENDIZ RA, D ARENAS-MORENO & FI VALLE-JIMÉNEZ (En prensa) *Phyllodactylus tuberculatus* (Yellow-Bellied Gecko). Body temperature. *Herpetological Review*.
- NOM-059-SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana. Diario Oficial de la Federación, México.
- REFINETTI R & SJ SUSALKA (1997) Circadian rhythm of temperature selection in a nocturnal lizard. *Physiology & Behavior* 62: 331-336.
- ROCK J & A CREE (2008) Extreme variation in body temperature in a nocturnal thigmothermic lizard. *Herpetological Journal* 18: 69-76.
- ROCK J, A CREE & RM ANDREWS (2002) The effect of reproductive condition on thermoregulation in a viviparous gecko from a cool climate. *Journal of Thermal Biology* 27: 17-27.
- RZEDOWSKI J (1981) *Vegetación de México*. Limusa, Distrito Federal, México.
- SAS 2007, JMP v.10.0.0. Pacific Grove: SAS Institute Inc.
- SCHLESINGER CA & R SHINE (1994) Selection of diurnal retreat sites by the nocturnal gekkonid lizard *Oedura lesueurii*. *Herpetologica* 50: 156-163.

- SIEVERT LM & VH HUTCHISON (1988) Light versus heat: thermoregulatory behavior in a nocturnal lizard (*Gekko gecko*). *Herpetologica* 44: 266-273.
- SINERVO B, F MENDEZ-DE LA CRUZ, DB MILES, B HEULIN, E BASTIAANS, et al. (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- SOKAL RR & FS ROHLF (2000) *Biometry*. Freeman and Company, New York, USA.
- THIERRY A, M LETTINK, AA BESSON & A CREE (2009) Thermal properties of artificial refuges and their implications for retreat-site selection in lizards. *Applied Herpetology* 6: 307-326.
- WERNER YL, N CARRILLO DE ESPINOZA, RB HUEY, D ROTHENSTEIN, AW SALAS & F VIDELA (1996) Observations on body temperatures of some neotropical desert geckos (Reptilia: Sauria: Gekkoninae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 10: 62-67.
- WERNER YL & AH WHITAKER (1978) Observations and comments on the body temperatures of some New Zealand reptiles. *New Zealand Journal of Zoology* 5: 375-393.
- WOOLRICH-PIÑA GA, JA LEMOS-ESPINAL, L OLIVER-LÓPEZ & GR SMITH (2012a) Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 57: 157-161.
- WOOLRICH-PIÑA GA, JA LEMOS-ESPINAL, GR SMITH, L OLIVER-LÓPEZ, F CORREA-SANCHEZ, TA ALTAMIRANO-ÁLVAREZ & R MONTOYA-AYALA (2012b) Thermal ecology of the lizard *Sceloporus gadoviae* (Squamata: Phrynosomatidae) in a semiarid region of southern Puebla, Mexico. *Phyllomedusa (Brasil)* 11: 21-27.
- WOOLRICH-PIÑA GA, L OLIVER-LÓPEZ & JA LEMOS-ESPINAL (2005) *Anfibios y reptiles del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México; Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Distrito Federal, México.
- WOOLRICH-PIÑA GA, GR SMITH & JA LEMOS-ESPINAL (2011) Body temperatures of two species of *Aspidoscelis* from Zapotitlán Salinas, Puebla, Mexico. *Herpetology Notes (Netherlands)* 4: 387-390.
- WOOLRICH-PIÑA GA, GR SMITH & JA LEMOS-ESPINAL (2012c) Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology Notes (Netherlands)* 5: 361-364.

*Responsabilidad editorial: Pablo Sabat*

*Recibido el 6 de septiembre de 2012; aceptado el 2 de abril de 2013*





**2.2. Aspectos morfológicos y térmicos del nido de *Aspidoscelis costata* en Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84:701-704**





Nota científica

Aspectos morfológicos y térmicos del nido de *Aspidoscelis costata* en Guerrero, México

Thermal and morphological aspects of the *Aspidoscelis costata* nest in Guerrero, México

Rafael A. Lara-Resendiz<sup>1</sup>, Anibal H. Díaz de la Vega-Pérez<sup>1</sup>, Víctor H. Jiménez-Arcos<sup>1</sup> y Fausto R. Méndez-De la Cruz<sup>2✉</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

<sup>2</sup>Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70515, 04510 México, D. F., México.

✉ faustor@ibiologia.unam.mx

**Resumen.** En este trabajo se describen por primera vez las características morfológicas y térmicas de los nidos de la lagartija *Aspidoscelis costata*. Todos los nidos (n= 23) se encontraron bajo rocas expuestas a luz solar directa. Las rocas midieron (Medía±1ES) 65.8±3.6 cm de largo, 43.7±2 de ancho y 28.7±3.2 de alto. La forma general del nido fue elíptica y midió 6.1±0.5 cm de largo, 4.4±0.4 de ancho y 2.4±2.4 de alto, la profundidad de la cámara fue 5.98±0.6 cm. El número de nidos por roca en promedio fue 1.7±0.3, el número de huevos por nido fue en promedio 6.3±0.5, los huevos midieron 1.5±0.02 cm de largo, 1.1±0.04 cm de ancho y pesaron 0.92±0.08 g. La temperatura dentro del nido fue de 28.4±0.2 y varió entre 21.1 y 38.5° C. La anidación ocurre durante el periodo de lluvias (junio-septiembre), las cuales amortiguan la temperatura ambiental para el desarrollo embrionario de *Aspidoscelis costata*.

Palabras clave: anidación, lagartija, régimen de incubación, reproducción, tamaño de nidada, Teiidae, temperatura del nido.

**Abstract.** For the first time, the morphological and thermal traits of the nests of the *Aspidoscelis costata* lizard are described in this study. All nests (n= 23) were found under rocks, which were exposed directly to the sunlight. The rocks measured (Mean±1SE) 65.8±3.6 cm in length, 43.7±2 cm in width, and 28.7±3.2 cm in height. The general shape of the nest was elliptical and measured 6.1±0.5 cm in length, 4.4±0.4 cm in width, and 2.4±2.4 cm in height, while the depth of the chamber was 5.98±0.6 cm. There was 1.7±0.3 nests per rock, 6.3±0.5 eggs per nest, and the eggs measured 1.5±0.02 cm in length, 1.1±0.04 cm in width, and weighed 0.92±0.08 g. The mean temperature inside the nest was 28.4±0.2° C and ranged from 21.1° C to 38.5° C. Nesting occurred during the rainy season (June to September), which dampen the ambient temperature for the embryonic development of the *Aspidoscelis costata* lizard.

Key words: nesting, lizard, incubation regime, reproduction, clutch size, Teiidae, nest temperature.

La selección del sitio de anidación por parte de la madre determina aspectos del fenotipo de las crías (Shine y Harlow, 1996; Pike et al., 2010). Se ha documentado que las condiciones térmicas en las cuales se incuban los huevos de los reptiles afectan características como el tamaño, sexo, crecimiento, preferencias térmicas, rendimiento locomotor y escape de depredadores (Andrews et al., 2000; Qualls y Shine, 2000; Brown y Shine, 2006). Los huevos en el nido están sujetos a la temperatura del sitio donde fueron depositados. Por lo tanto, la elección correcta del sitio de

ovoposición contribuye a aumentar el éxito de eclosión de las crías y previene la exposición a temperaturas extremas que producen efectos letales para los embriones (Telemeco et al., 2009).

El conocimiento sobre la ecología térmica de anidación en poblaciones silvestres de lagartijas es mínimo y se desconocen las variables que pueden afectar su desarrollo embrionario. Asimismo, ante el cambio climático, la temperatura es un factor determinante en la supervivencia de especies ectotermas (Sinervo et al., 2010). Por lo anterior, en este trabajo se describen la morfología y las características térmicas de los nidos de lagartijas *Aspidoscelis costata*.

El área de anidación de *A. costata* se encuentra en los límites del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa en el municipio de Pilcaya (18°39'54" N, 99°28'51" O a 1 150 m de altitud). La zona tiene una temperatura media anual de 21.6° C (20-29° C) con una precipitación media anual de 1 432 mm, y está cubierta con áreas de bosque tropical caducifolio y pastizal inducido (Conanp, 2006).

Los nidos fueron localizados bajo rocas dentro de un área aproximada de 1.5 ha. El área fue recorrida moviendo cuidadosamente las rocas que potencialmente podrían estar cubriendo los nidos. Cuando los nidos fueron localizados se midió el largo, ancho y alto de las rocas empleando una cinta métrica. Las medidas internas del nido fueron largo, ancho, altura de la cámara y la profundidad a la que se encontraba el nido (medida como la distancia de la base del nido al sustrato fuera de la roca). Para obtener las medidas de los huevos y nidos, se utilizó un vernier de 0.1 mm de precisión. Se realizó un conteo del número de huevos por nido y el número de nidos debajo de cada roca. Asimismo, se registró el largo, ancho y peso de 10 huevos de diferentes nidos. Además, se realizó una correlación de Pearson entre el tamaño de la roca (largo, ancho y alto) con el número de nidos debajo de las rocas, esto para determinar si el tamaño de las rocas define el número de nidos. También se fijaron 10 huevos con formol al 4% de nidos recientemente ovopositados, esto se determinó por el color del cascarón (blanco brillante) y menor turgencia para un futuro estudio de desarrollo embrionario. Además se incubaron 5 huevos de diferentes nidos en el laboratorio para confirmar que se trataba de *A. costata*. Por otro lado, aunque para Guerrero se ha registrado la presencia de otros teiidos como *A. sacki*, *A. deppii* y *Ameiva undulata*, en el área de estudio no se registró la presencia de éstos. Después del registro de las medidas, la roca fue colocada cuidadosamente en el mismo lugar y posición como se encontraba originalmente para evitar la modificación del microambiente en el nido y la entrada de depredadores.

Se colocaron 7 sensores de temperatura tipo dataloggers (Hobo H8 series) en 7 nidos diferentes. El sensor fue colocado a un centímetro de los nidos y fue programado para registrar la temperatura durante cada hora. Las temperaturas fueron analizadas desde el 13 de agosto hasta el 2 de septiembre de 2008 (fecha de la última eclosión registrada).

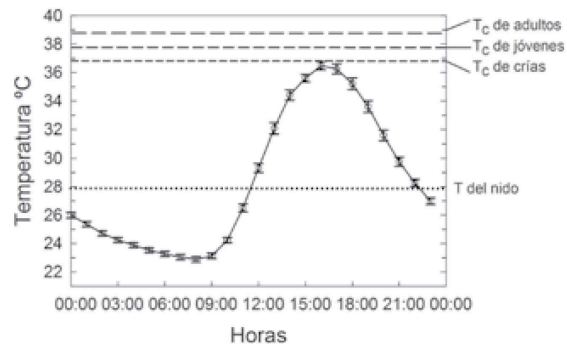
Se encontraron un total de 23 nidos en la zona de estudio debajo de 13 rocas. Desafortunadamente no se pudo evaluar el éxito de los nidos, pero en 18 de ellos (78% del total estudiado) se encontraron restos de cascarones durante los últimos días de agosto y primeros de septiembre. El número de nidos por roca fue de  $1.7 \pm 0.26$  (intervalo: 1-4) y el número de huevos encontrados por nido fue de  $6.3 \pm 0.51$  (intervalo: 2-8). Las rocas bajo las cuales estaban los nidos

eran de muy diversos tamaños. Los valores promedio de las medidas de 13 rocas que cubrían los nidos fueron: longitud de  $65.8 \pm 3.61$  cm (intervalo: 45-87), ancho de  $43.7 \pm 1.99$  cm (intervalo: 30-56) y altura de  $28.7 \pm 3.19$  cm (intervalo: 11-52). No se encontró correlación significativa entre el largo, ancho y alto de las rocas con el número de nidos debajo de estas (largo:  $r = 0.29$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0.33$ ; ancho:  $r = 0.05$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0.87$ ; alto:  $r = -0.28$ ,  $n = 13$ ,  $p = 0.35$ ).

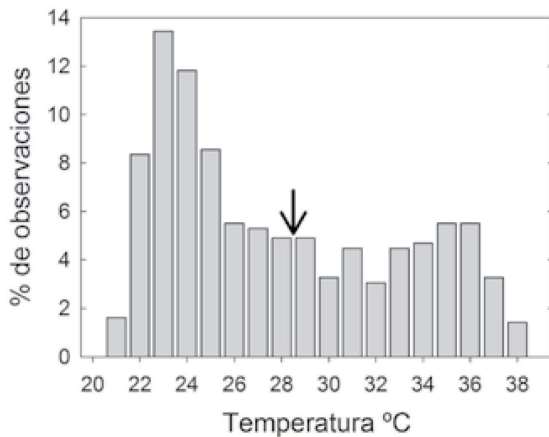
Por otro lado, la forma general de los nidos fue elíptica, el largo promedió  $6.11 \pm 0.48$  cm (intervalo: 2.3-10.2 cm), el ancho  $4.45 \pm 0.38$  cm (intervalo: 1.27-9.3), la altura de la cámara de incubación fue de  $2.36 \pm 0.17$  cm (intervalo: 1.35-4.24) y la profundidad del nido de  $5.98 \pm 0.59$  cm (intervalo: 1.6-11). La longitud promedio de los huevos fue de  $1.51 \pm 0.02$  cm (intervalo: 1.4-1.71) con un ancho de  $1.1 \pm 0.04$  cm (intervalo: 0.9-1.29) y  $0.92 \pm 0.08$  g de peso en promedio (intervalo: 0.70-1.37).

La disponibilidad de luz en la zona de anidación durante el periodo de estudio fue de 12:46 h (el alba fue a las 8:19 y el crepúsculo a las 21:05 h). Todas las rocas estuvieron expuestas a la luz solar directa. El monitoreo diario de temperatura se muestra en la figura 1 y la distribución de temperaturas dentro del nido en la figura 2. La temperatura dentro de los nidos promedió  $28.4 \pm 0.22$ ° C (intervalo: 21.1-38.5° C).

Pianka y Vitt (2003) mencionan que dentro de la familia Teiidae los diferentes géneros presentan temperaturas corporales ( $T_c$ ) de actividad conservativas y elevadas (> 36° C), las cuales están relacionadas con altos niveles de actividad y forrajeo. A pesar de esto, la temperatura de incubación de *A. costata* es relativamente más baja que la  $T_c$  mantenida por la especie después de la eclosión (Rubio-



**Figura 1.** Variación de temperatura de los nidos de la lagartija *Aspidoscelis costata* en Guerrero, México. Los círculos blancos indican el promedio  $\pm$  error estándar, la línea punteada indica el promedio general en ° C. Las líneas discontinuas indican la variación ontogénica de *A. costata* en la temperatura corporal (datos obtenidos de Rubio-Blanco, 2010).



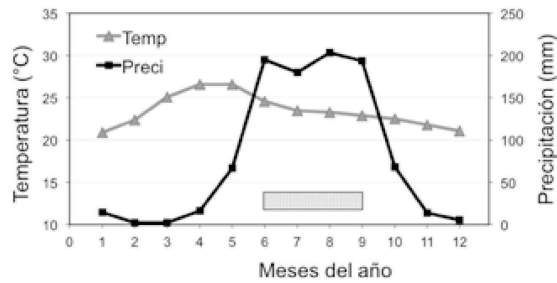
**Figura 2.** Distribución de temperaturas de los nidos de lagartija *Aspidoscelis costata* durante la incubación en Guerrero, México; la flecha indica el promedio.

Blanco, 2010; Fig. 1). Además, el intervalo térmico de los nidos debajo de las rocas no mostró grandes fluctuaciones. La temporada de anidación de *Aspidoscelis* ocurre entre los meses de junio a septiembre, cuando se presentan las lluvias y temperaturas ambientales con menor variación (Fig. 3).

Aunque Pérez-Almazán (2007) registró que *A. costata* tiene el tamaño de nidada más grande para el género *Aspidoscelis* (promedio:  $7.6 \pm 0.55$  huevos), en este trabajo se registró un promedio más bajo con  $6.3 \pm 0.51$ , el cual podría estar asociado a variaciones interpoblacionales debidas a factores genéticos, ecológicos y/o ambientales (Méndez-de la Cruz et al., 1993). Por otro lado, Aguilar-Moreno et al. (2010) menciona que en *A. costata* no existe evidencia de nidadas múltiples por estación reproductora, lo cual indica que los nidos encontrados potencialmente fueron datos independientes.

Son necesarios más trabajos de investigación de los aspectos térmicos sobre los nidos en reptiles para determinar la respuesta a factores selectivos como el cambio climático (Deutsch et al., 2008; Telemeco et al., 2009; Sinervo et al., 2010). En este estudio se documenta que la temporada de anidación ocurre cuando las temperaturas en la zona son amortiguadas por las lluvias y son térmicamente más estables para los nidos (Fig. 3). Finalmente, *A. costata* seleccionó sitios de anidación en microhábitats con propiedades térmicas benéficas posiblemente para el desarrollo embrionario.

Agradecemos al director del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, MVZ José Reyes y a los integrantes del departamento de Monitoreo de Fauna Silvestre por su



**Figura 3.** Temperatura y precipitación promedio de la zona de estudio (datos climatológicos de García, 2004 de la estación meteorológica El Rodeo, Morelos); el rectángulo sombreado indica el periodo de anidación de *Aspidoscelis costata*.

apoyo otorgado en el sitio durante el desarrollo del trabajo en campo, en el que también fuimos asistidos por Eric Centenero y Norberto Martínez. Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. A 2 revisores anónimos y Nancy de León por la sugerencias sobre el manuscrito. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por las becas de posgrado otorgadas (165066, 165067 y 290541). Finalmente, a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico- Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-PAPIIT) (IN224208, IN 215011-3) por el financiamiento.

#### Literatura citada

- Aguilar-Moreno, M., F. J. Rodríguez-Romero, A. Aragón-Martínez, J. A. Muñoz-Manzano, G. Granados-González y O. Hernández-Gallegos. 2010. Dimorfismo sexual de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae) en el sur del Estado de México, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 83:585-592.
- Andrews, R. M., T. Mathies y D. A. Warner. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs* 14:420-431.
- Brown, G. P. y R. Shine. 2006. Effects of nest temperature and moisture on phenotypic traits of hatchling snakes (*Tropidonophis mairii*, Colubridae) from tropical Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 89:159-168.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de conservación y manejo del Parque Nacional Grutas de Cacahuamilpa, México, D. F. 199 p.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Offset Larios, S. A., México. 90 p.

- Méndez-De la Cruz, F. R., L. J. Guillette y M. Santa Cruz-Villagrán. 1993. Differential atresia of ovarian follicles and its effect on the clutch size of two populations of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Functional Ecology* 7:535-540.
- Pérez-Almazán, C. 2007. Algunas características de historia de vida y su relación con la altitud en *Aspidoscelis c. costata*. Tesis, Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca. 46 p.
- Pianka, E. R. y L. J. Vitt. 2003. Lizards: windows to the evolution of diversity. University of California Press, Berkeley. 333 p.
- Pike, D. A., J. K. Webb y R. Shine. 2010. Nesting in a thermally challenging environment: nest-site selection in a rock-dwelling gecko, *Oedura lesueurii* (Reptilia: Gekkonidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 99:250-259.
- Qualls, F. J. y R. Shine. 2000. Post-hatching environment contributes greatly to phenotypic variation between two populations of the Australian garden skink, *Lampropholis guichenoti*. *Biological Journal of the Linnean Society* 71:315-341.
- Rubio-Blanco, T. 2010. Termorregulación y actividad de *Aspidoscelis costata costata* (Squamata: Teiidae). Tesis de maestría, Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca. 60 p.
- Shine, R. y P. S. Harlow. 1996. Maternal manipulation of offspring phenotypes via nest-site selection in an oviparous lizard. *Ecology* 77:1808-1817.
- Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarngüengoytia, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Telemeco, R. S., M. J. Elphick y R. Shine. 2009. Nesting lizards (*Bassiana duperreyi*) compensate partly, but not completely, for climate change. *Ecology* 90:17-22.

**2.3. Comunicaciones cortas de termorregulación: *Phrynosoma goodei*, *P. cornutum*, *Sceloporus clarkii*, *S. grammicus* y *Phyllodactylus tuberculosus*. *Herpetological Review* 44(1) y 44(2)**





**PHRYNOSOMA GOODEI (Goode's Horned Lizard). AGGRESSIVE BEHAVIOR.** Behavioral reports of horned lizards are scattered (Sherbrook 2003. Introduction to Horned Lizards of North America. University of California Press, Berkeley, California. 178 pp.). There have been several reports detailing defensive behavior in *Phrynosoma* using blood-squirting (Sherbrooke and Middendorf 2001. *Copeia*. 2001:1114–1122), social behavior, and display patterns (Lynn 1965. *Southwest. Nat.* 10:25–30; Tollstrup 1981. *Herpetologica* 37:130–141 and references therein), but only a few references report aggressive behavior. Here, I describe aggressive behavior in *P. goodei* under laboratory conditions.

In July and August 2010, I collected 35 adult *P. goodei* in the El Pinacate and Gran Desierto de Altar Biosphere Reserve, Sonora (31.5839°N, 113.4951°W; 80 m elev.) to conduct a thermal preference study. In the laboratory, the horned lizards were separated by gender and maintained at 25°C in plastic containers with sand, trunks, and grass, fed ants, and hydrated daily with a sprinkler. Laboratory experiments were conducted two or three days after capture using a thermal gradient. The thermal gradient consisted of a wooden box 150 cm long × 100 cm wide × 70 cm high, divided into ten tracks of 10 cm each to prevent interaction between lizards. The box was located in a room with controlled temperature of 20°C and three 150-W lamps were placed at different heights over the box to offer a thermal gradient (20–50°C). I took body temperature manually using a digital thermometer in the thermal gradient each hour between 0930 and 1900 h. During the thermal experiment, three specimens (two males and a female 70, 69 and 69 mm SVL, 40, 39 and 43 mm tail length, 14.2, 14 and 14 g, respectively) exhibited aggressive behavior when I attempted to take their body temperature. After laboratory experiments, all lizards were released at the site of capture.

The aggressive display consisted of a jump forward with the lizard reaching two or three centimeters from the ground. The jump was accompanied with a hissing sound and an open mouth. In the initial position, the lizards raised the posterior portion of their body and lowered the front part of the body (i.e., placing forelimbs flexed and hindlimbs fully extended). From this posture, the lizards hopped when I tried to lift them up. The lizards displayed this behavior up to eight times in a row when I tried to approach them with my hand or another object. The hissing sound was produced only during exhalation. Before each jump the lizards swayed from side to side. These defensive behaviors likely maximize the chances of escape against certain would-be predators.

Previously, similar displays were reported in *P. douglasii*, *P. hernandesi*, *P. cornutum* (Milne and Milne 1950. *Am. Midl. Nat.* 44:720–741), and *P. platyrhinos* (Lowe and Woodin 1954. *Herpetologica* 10:48). This is the first report on such displays for *P. goodei*.

I thank Luis Rivera, Javier Verdugo, and Anibal Díaz de la Vega for field assistance, CONANP for facilities granted during our stay, and Tereza Jezkova for comments on the manuscript.

**RAFAEL A. LARA-RESENDIZ**, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70515, CP 04510, Distrito Federal, México (e-mail: rlara@ibiologia.unam.mx).

**SCELOPORUS CLARKII (Clark's Spiny Lizard). NOCTURNAL FORAGING ACTIVITY.** On 1 June 2007, an adult male *Sceloporus clarkii* was observed to be active at night during a full moon in tropical dry forest habitat near Alamos, Sonora, Mexico (27.0167°N, 108.9333°W; elev. 396 m). We found *S. clarkii* foraging for insects with poor success at 2230 h; only one attempt to feed on moths was successful. This behavior was observed at a distance of 4 m from the lizard for a period of two hours. Following our observations, the lizard slowly took shelter within a rock crevice located 1.5 m from the foraging locality. Unfortunately, we could not take its body temperature ( $T_b$ ), but temperatures recorded at the nearest meteorological station were 35.5°C at 2230 h and 33°C at 0030 h ( $T_{ave}$  = 31.2°C,  $T_{max}$  = 43°C,  $T_{min}$  = 19.8°C).

Diurnal reptiles are characterized by maintaining a high  $T_b$  to perform daily activities (Avery 1982. *In* C. Gans and F. H. Pough [eds], *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, Physiology C, pp. 93–166. New York). Nocturnal activity in diurnal lizard species has only been reported in laboratory conditions (Dial 1978. *Science* 155:1551–1553). However, the finding of diurnal species on roads at night has been documented previously (Trombulak and Frissell 1999. *Conserv. Biol.* 14:18–30). Many authorities suggest that diurnal reptiles are attracted to roads at night to elevate their body temperatures during cooler periods, thus turning the roads into “heat islands” (Dodd et al. 1989. *J. Herpetol.* 23:197–200.). Nevertheless, more data are necessary to qualify these observations as true activity, because species are not thermally passive during inactivity and select stable thermal microenvironments (Ruben 1976. *Herpetologica* 32:323–325) and a high nocturnal body temperature may promote digestion (Harlow et al. 1976. *J. Comp. Physiol.* 111:1–6).

More often, suboptimal ambient temperatures at night preclude the activity of many species of reptiles. It is at this time when  $T_b$  falls near or below the level of the minimum voluntary temperature, which is the lower limit for activity. It is well-known that many reptiles take shelter before the natural environment becomes thermally unfavorable. However, in the case of *S. clarkii*, high diurnal temperatures (up to 43°C) resulting in elevated temperatures of the air, tree trunks and rocks, was enough to maintain  $T_b$  in the activity range until midnight.

It can be difficult to establish the limits between activity and inactivity, as some species are known to opportunistically engage

prey under suboptimal environmental conditions. Thus, the environment may maintain  $T_b$  adequate for low levels of activity. According to Huey (1982. *In* C. Gans and F. H. Pough [eds], *op. cit.*, pp. 25–91) some reptile species voluntarily spend the night outside of their burrows to prolong potential foraging time and actively select relatively low body temperatures (i.e., voluntary hypothermia). Furthermore, voluntary nocturnal hypothermia produces a lower  $T_b$  that reduces metabolic loss throughout the night. This may be an adaptive response for individuals that fail to obtain food during the day, even if voluntary hypothermia becomes unfavorable and makes the lizard more vulnerable to nocturnal predators. In the case of *S. clarkii*, this hypothesis may explain the fact that we found the lizard outside its burrow. We also suggest that the full moon light helps to prolong foraging time at night, as long as the degree of voluntary hypothermia does not fall below the level of the minimum voluntary temperature.

The physiological and ecological advantages of voluntary hypothermia may be important for species affected by global warming, as the behavior could serve as a mechanistic response to minimize the risk of overheating stress during diurnal foraging. For example, the lizard *Sceloporus serrifer* in the Yucatan Peninsula has been observed to have fewer opportunities for foraging during the day because the species limits its period of activity due to the extremely high diurnal temperatures recorded throughout the year (Sinervo et al. 2010. *Science* 328:894–899). Additional nocturnal surveys are needed in order to document nighttime active foraging behavior or voluntary hypothermia, particularly in populations and species where the probabilities of extinction are high due to climate change (Sinervo et al. 2010, *op. cit.*). This would help to determine the frequency of this phenomenon and whether it is more common in species more sensitive to global changes in climatic conditions.

**NORBERTO MARTÍNEZ-MÉNDEZ**, Laboratorio de Ictiología, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (e-mail: nmm@ibiologia.unam.mx); **RAFAEL A. LARA-RESENDIZ**, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70515, CP 04510, Distrito Federal, México (e-mail: rlara@ibiologia.unam.mx); **CHRISTOPHER BLAIR**, Department of Biology, Duke University, Box 90338, Durham, North Carolina 27708, USA (e-mail: Christopher.Blair@duke.edu).

**PHRYNOSOMA CORNUTUM (Texas Horned Lizard). NOCTURNAL ACTIVITY.** On 20 May 2009, two of us (RALR and HG) observed copulation in *Phrynosoma cornutum* (SVL 93 mm, male; 73 mm, female) at 2130 h during a full moon in desert thorn-scrub habitat in the Bolsón de Mapimí, Chihuahua, Mexico (26.843360°N, 103.860004°W, 1115 m elev.). This behavior was observed at a distance of 4 m from the lizards. After the copulation ended, we collected data on body temperature for both individuals using a digital thermometer (29.1°C, male; 31.2°C, female). We also recorded substrate temperature (29.1°C) at the exact point of observation and air temperature (23.6°C) at 1 cm above the substrate where the lizards were found. That day, sunset had occurred at 1937 h and the temperatures recorded at the nearest weather station (25.53°N, 103.45°W; 1124 m elev.) were on average 24.4°C, maximum 33.5°C, and minimum 19°C.

According to Huey (1982. *In* Gans and Pough [eds.], *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, *Physiology C*, pp. 25–91. Academic Press, New York) some diurnal reptiles voluntarily select relatively low  $T_b$  after sunset (e.g., *Gopherus agassizii*, *Gambelia wislizenii*; see also Martínez-Méndez et al. 2013. *Herpetol. Rev.* 44:148 for *Sceloporus clarkii*), which may prolong potential foraging time by reducing the animals' dependence on solar radiation for activity. Furthermore, previous studies (Dunham 1993. *In* Kareiva et al. [eds.], *Biotic Interactions and Global Change*, pp. 95–119. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts; Huey et al. 2010. *Science* 328:832–833; Sinervo et al. 2010. *Science* 328:894–899) have suggested that if diurnal lizards are exposed to environmental temperatures greater than their thermal preferences, thus shortening activity time and forcing retreat, then the net energy gain becomes insufficient. In the case reported here, horned lizards were observed to be reproductively active almost two hours after sunset while remaining within their preferred body temperature range and above minimum voluntary temperatures (Prieto and Whitford 1971. *Copeia* 1971:498–504). This observation suggests the possibility that *P. cornutum* had fewer opportunities to complete their daily activities during daylight, due to high diurnal temperatures. Therefore, copulations after sunset may increase their chances of reproducing, which may be an adaptive response for individuals that fail to perform their activities during the day (i.e., feeding, breeding, nesting, etc.).

In addition, we suggest that the full moonlight helps to prolong activity time at night, as long as the degree of voluntary hypothermia does not fall below the level of the minimum voluntary temperature. Finally, more data are necessary to determine whether this behavior is common in *Phrynosoma*, and other diurnal desert lizards as well, to evaluate the thermal efficiency of *P. cornutum* and the thermal quality of its habitat.

We thank UNAM PAPIIT/DGAPA (IN224208 and IN215011) for providing financial support for field work and Elizabeth Bastiaans for helpful comments that improved the manuscript.

**RAFAEL A. LARA-RESENDIZ**, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Laboratorio de Herpetología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70515, C.P. 04510, Distrito Federal, México (e-mail: rlara@ibiologia.unam.mx); **HECTOR GADSDEN**, Instituto de Ecología, A.C., Miguel de Cervantes No. 120, Complejo Industrial Chihuahua, C.P. 31109, Chihuahua, Chihuahua, México (e-mail: hector.gadsden@inecol.edu.mx); **FAUSTO R. MENDEZ-DE LA CRUZ**, Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70515, C.P. 04510, Distrito Federal, México (e-mail: faustor@ibiologia.unam.mx).

**PHYLLODACTYLUS TUBERCULOSUS (Yellow-Bellied Gecko).**

**BODY TEMPERATURE.** Monitoring thermal requirements and thermoregulatory behavior of reptiles is crucial for understanding effects of global warming on species (Sinervo et al. 2010. *Science* 328:894–899; Paranjpe et al. 2012. *Proc. Meas. Behav.* 460–462). Data on body temperature for Mexican nocturnal lizards is actually quite rare in the literature (Huey 1982, *In* C. Gans and F. H. Pough [eds.], *Biology of the Reptilia*, Volume 12, *Physiology C*, pp. 25–91. Academic Press, New York; Supporting Online Material for Sinervo et al. 2010, *op. cit.*). *Phyllodactylus tuberculosus* is a nocturnal lizard that inhabits arid to semiarid regions of the Neotropics and occurs from southern Sonora, Mexico to southern Costa Rica, at elevations of 0 to 1230 m (Dixon 1964. *New Mexico State Univ. Sci. Bull.* 64:1–139; Blair et al. 2012. *Cons. Genet. Resour.* 4:807–810). The thermal biology of this species has received little attention. Hence, here we present data on *P. tuberculosus* thermal ecology.

During October 2012, we conducted field work in tropical dry forest habitat located in Alamos, Sonora, Mexico (27.0596°N, 108.9465°W; elev. 439 m). The data presented are based on 21 adults (> 40 mm; Dixon 1964, *op. cit.*) of *P. tuberculosus* captured by noose and hand, with SVL measured to 0.05 mm. Body temperature ( $T_b$ ) was recorded using a digital thermometer. We also recorded substrate temperature ( $T_s$ ) at the exact point of observation and air temperature ( $T_a$ ) 1 cm above the substrate where the gecko was found. Sex was not determined in the field because obvious sexual dimorphism was lacking.

Mean SVL was 59.8 mm (SD = 12.07, range = 40–78 mm). Mean field  $T_b$  was 27.2°C (SD = 2.35°C, range = 24.2–31.1°C). Mean substrate temperature was 24.1°C (SD = 1.79°C, range = 22–29.2°C) and mean  $T_a$  was 23.3°C (SD = 2.28°C, range = 21.3–32°C). Body size was unrelated to  $T_b$  (Spearman Rank Correlation:  $r = -0.36$ ,  $P = 0.10$ ,  $N = 21$ ). A positive and significant correlation was found between  $T_b$  and the temperature of the microhabitat (Spearman Rank Correlation:  $r = 0.74$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 21$ , based on substrate;  $r = 0.71$ ,  $P = 0.0002$ ,  $N = 21$ , based on air). Geckos were found active from 1830 to 2200 h.

These results show that *P. tuberculosus* analyzed in this study were thermopassive, a mechanism where individuals do not need to invest time and energy actively selecting microhabitats for thermoregulation during night activity (Huey and Slatkin 1976. *Q. Rev. Biol.* 51:363–384). Brattstrom (1965. *Am. Midl. Nat.* 73:376–422) reported a mean  $T_b$  of 22.7°C (range = 16.5–30°C) for this species, but measurements were taken only during the morning (1000–1100 h). Previous thermal ecology studies of nocturnal geckos have demonstrated that  $T_b$  can vary between day (photophase) and night (scotophase) (e.g., Angilletta et al. 1999. *Herpetologica* 55:212–222; Dial 1978. *Herpetologica* 32:194–201;

Sievert and Hutchison 1988. *Herpetologica* 44:266–273). Therefore, we propose that future studies evaluate the thermal efficiency of this gecko and the microhabitat thermal profile available in both phases.

We thank Christopher Blair for helpful comments that improved the manuscript.

**RAFAEL A. LARA-RESENDIZ** (e-mail: rlara@ibiologia.unam.mx), **DIEGO M. ARENAS-MORENO** (e-mail: daigo@ibiologia.unam.mx), Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70515, CP 04510, Distrito Federal, México; **FERNANDO I. VALLE-JIMENEZ**, Universidad de Sonora, CP 83000 Hermosillo, Sonora, México (e-mail: bioisai@gmail.com).

***SCELOPORUS GRAMMICUS* (Mesquite Lizard). SELECTED BODY TEMPERATURE.**

Data on preferred body temperature is actually quite rare (Sinervo et al. 2010. *Science* 328:894–899) because measurement in a laboratory thermal gradient under standard conditions is required (Huey 1982. *In* Gans and Pough [eds.], *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, Physiology C, pp. 25–91. Academic Press, New York). *Sceloporus grammicus* is a geographically widespread viviparous lizard that exhibits considerable variation in habitats occupied (Köhler and Heimes 2002. *Stachelleguane*. *Herpeton*. 174 pp.). There have been several reports detailing thermal ecology in *S. grammicus* in different environments (Andrews et al. 1997. *Copeia* 1997:108–115; Lemos-Espinal and Ballinger 1995. *Can. J. Zool.* 73:2184–2191; Woolrich-Piña et al. 2006. *Acta Zool. Mex.* 22:137–150), but the selected body temperature has not been documented. Here, we describe thermal preferences in *S. grammicus* under laboratory conditions.

During May 2012, we conducted field work in La Malinche Volcano, Tlaxcala (19.2379°N, 97.9770°W; 3030 m elev.) located in a forested area dominated by pine. The data presented are based on 15 adults (> 49 mm SVL; 9 females and 6 males) of *S. grammicus* captured by noose.

In the laboratory, the lizards were separated by gender and maintained at 25°C in plastic containers with soil, branches, and grass, and hydrated with a sprinkler. Laboratory experiments were conducted two days after capture using a thermal gradient, which consisted of a polycarbonate box (150 cm long x 150 cm wide x 70 cm high) divided into ten tracks of 15 cm each to prevent interaction between lizards. The box was located in a room with a controlled temperature of 20°C and three 150 W lamps were placed at different heights over the box to offer the thermal gradient (20–50°C). Body temperature data was collected manually using a digital thermometer in the thermal gradient each hour between 1330 and 1930 h. We applied a nonparametric Kruskal-Wallis one-way test to analyze differences between all measurements of body temperature in the laboratory and we used a Mann-Whitney Rank test to analyze the differences between gender.

There were no statistically significant difference between measurements of temperature ( $H_0 = 9.173$ ,  $p = 0.164$ ) or between gender ( $U = 1112.5$ ,  $p = 0.169$ ). Mean preferred body temperature was 32.9°C (SD = 2.64°C, range = 25.3–37.6°C). Interquartile of 25% and 75% was 30.8°C and 35.0°C, respectively. These results suggest *S. grammicus* can be considered a eurythermic species due to the wide range of preferred temperatures in this species. Therefore, we propose to evaluate the thermal efficiency by monitoring mean thermal requirements and microhabitat temperatures across its distribution for understanding effects of global warming on this geographically widespread lizard.

We thank Estación Científica La Malinche, Fausto Méndez de la Cruz, and Margarita Martínez Gómez for the economic resources and the facilities.

**RAFAEL A. LARA-RESENDIZ** (e-mail: rlara@ibiologia.unam.mx) and **ANÍBAL H. DÍAZ DE LA VEGA-PÉREZ** (e-mail: ahelios@ibiologia.unam.mx), Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Laboratorio de Herpetología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70515, CP 04510, Distrito Federal, México.

## **2.4. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizard in the Chihuahuan desert and their local extinction risk**





## **Thermoregulation of two sympatric species of horned lizard in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk.**

Rafael A. Lara-Resendiz<sup>1,4</sup>, Héctor Gadsden<sup>2</sup>, Barry Sinervo<sup>3</sup>, and Fausto R. Méndez-de la Cruz<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, Coyoacán, D. F. México. rlara@ibiologia.unam.mx

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, A. C., Miguel de Cervantes No. 120, Complejo Industrial Chihuahua, C. P. 31109, Chihuahua, Chihuahua, México. hgadsden@gmail.com

<sup>3</sup>Department of Ecology and Evolutionary Biology, Earth and Marine Sciences Building A316, University of California, Santa Cruz, CA, 95064, U.S.A. lizardrps@gmail.com

<sup>4</sup>Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, México, D. F. México.

### **Abstract**

Thermoregulation studies on ectothermic organisms are an important tool for research on physiology, ecology, evolution, behavior, and recently for evaluating the effect of global climate change. Here, we examine the body temperature regulation, habitat thermal quality, and hours of thermal restriction of two desert and sympatric horned lizards (*Phrynosoma cornutum* and *P. modestum*) at three contrasting sites within the Mexican Chihuahuan Desert, and we estimate the local extinction risk resulting from climate change along their geographical distribution. We followed the protocol for evaluating thermoregulation proposed by Hertz et al., (1993) and the extinction physiological model of Sinervo et al., (2010). Indices of thermoregulation indicated that both species thermoregulate effectively despite living in habitats of low thermal quality. High environmental temperatures restrict the activity periods of both species. Finally, if maximum local air temperatures continue rising in North America as predicted by global climate models, *P. cornutum* will be locally extinct at 6% of sites by 2050 and 18% by 2080 and for *P. modestum* will be extinct at 32% of sites by 2050 and 60% by 2080.

*Keywords:* Chihuahuan Desert, horned lizards, *Phrynosoma*, thermoregulatory efficiency, habitat thermal quality, thermal restriction hours, local extinction risk.

## 1. Introduction

Global climate change and habitat alterations due to human activities exert significant selective pressures and negative effects on natural populations of many taxa (Cahill et al., 2013; Chen et al., 2011; Kareiva et al., 1993; Pereira et al., 2010; Sinervo et al., 2010). Recent research on lizards of the genus *Sceloporus* showed 12% of 200 Mexican populations have become locally extinct since 1975 as result of warmer environmental temperatures (Sinervo et al., 2010). This occurs because, when the lizards are exposed to operative environmental temperatures ( $T_e$ ) greater than their preferred body temperatures ( $T_p$ ), thus shortening activity time, then the net energy gain becomes insufficient for females in their reproductive season (Dunham, 1993; Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010; 2011). Therefore, reduction in activity time is largely determined by hours of thermal restriction ( $h_r$ ), or hours of forced inactivity, that is, the cumulative hours each day during the reproductive season when  $T_e$  exceeds  $T_p$ .

Lizards must thermoregulate to maintain their field body temperature ( $T_b$ ) within optimal levels, but environments with high temperatures increase the risk of overheating, shortening activity time, and thus elevating extinction risk drastically (Avery, 1982; Cowles and Bogert, 1944; Dunham, 1993; Huey, 1982). Therefore, thermoregulation studies of ectothermic organisms highly constrained by their environment are essential to evaluate the behavioral capacity of different species to minimize high  $T_b$  in thermally severe environments (Vickers et al., 2011).

Currently, evaluating temperature regulation in field-active reptiles can be calculated with the protocol proposed by Hertz et al. (1993), by means of three quantitative indices: habitat thermal quality ( $d_e$ ), and accuracy ( $d_b$ ) and effectiveness ( $E$ ) of thermoregulation (see below). These indices are calculated using three thermal variables: the distribution of field  $T_b$ , the distribution of  $T_e$  from the animal's habitat, and the  $T_p$  range in a laboratory thermal gradient. This protocol gives more detailed information than previous methods of thermal biology, and it has been used widely for

desert lizards (Blouin-Demers and Nadeau, 2005; Vickers et al., 2011). In addition, is possible to predict current and future extinctions by means of physiological model proposed by Sinervo et al. (2010) based in  $h_r$  during reproductive season and to apply these predictions in future warming scenarios across the distribution. Both methodologies summarize temperature regulation, habitat thermal quality, and the hours of restriction, and thus can be used to evaluate which thermal conditions affect lizard populations in desert areas and to evaluate their local extinction risks.

In this study, we focused on two sympatric desert species of horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma modestum*, that inhabit the Chihuahuan Desert in northern México, and which represent a potential model for studying their thermal biology and the climate-change sensibility. First, Chihuahuan Desert represents an important biogeographic region with wide temperature ranges, ecologically contrasting places, and high proportion of reptiles derived from unique edaphic, climatic, and hydrological conditions; second, both desert species of horned lizards are diurnal, similar in activity patterns, microhabitat types, and natural history (specific diet, oviparous, breeding season, body form), but differ markedly in body size (see below). Therefore, the objectives of this paper is to examine the habitat thermal quality, accuracy, efficiency of thermoregulation, and hours of thermal restriction of activity for *P. cornutum* and *P. modestum* in three contrasting sites in the Mexican Chihuahuan Desert and to estimate the local extinction risks resulting from climate warming along their geographical distribution.

## **2. Materials and Methods**

### *2.1. Study Organisms and Sites*

The species studied were large *P. cornutum* (Adult snout-vent length (SVL) = 69-114 mm) and small *P. modestum* (Adult SVL= 37-68 mm) (Sherbrooke, 2003) at three contrasting sites within the Mexican Chihuahuan Desert. Even though these two species of horned lizards are from different clades (Leaché and McGuire, 2006; but see Wiens et al., 2010), they share many aspects of their general biology and coexist in the same macro-habitat (Pianka and Parker, 1975; Shaffer and

Whitford, 1981). The reproductive season for *P. cornutum* is from April to mid-July (Ballinger, 1974) and for *P. modestum*, from March to July (Hernández-Ibarra and Ramírez-Bautista, 2002).

Three contrasting sites were chosen for their habitat conditions as well as soil type, temperature, vegetation, and surface conditions typical of the Chihuahuan Desert (Fig. 1) and include: A) Desert Thornscrub in Bolsón of Mapimí on the border between the states of Durango and Chihuahua (26°52'16.03''N, 103°53'8.59''W, and elevation 1114 m), characterized by sand dunes with high cover of vegetation dominated by *Acacia greggii*, *A. constricta*, *Larrea tridentata*, *Yuca elata*, and *Lycium berlandieri*; with an average annual temperature of 20.8 °C, average annual precipitation of 230 mm (Barbault and Halffter, 1981; Breimer, 1985). B) Grasslands and Scrublands in Janos, Chihuahua state (30°49'31.6''N, 108°28'26.6''W, and elevation 1435 m), characterized by high proportion of vegetation dominated by *Bouteloua gracilis*, *B. eripoda*, *Aristida hamulosa*, *Festuca* spp, *Prosopis* spp, and *Cylindropuntia imbricata*; with an average annual temperature of 15.7 °C, average annual precipitation of 307 mm (Santos-Barrera et al., 2008). C) Samalayuca Sand Dunes in Chihuahua (31°28'33.1''N, 106°28'33.6''W, and elevation 1260 m), characterized by typically very dry semi-stabilized sand dunes with low cover of vegetation; the most representative plants are *Prosopis glandulosa*, *Atriplex canescens*, *Lycium berlandieri*, *Gutierrezia sarothrae*, and *Salsola tragus*; with an average annual temperature of 17.7 °C and average annual precipitation of 257 mm (García-De la Peña et al., 2012).

## 2.2. Field Work

Field work was performed during the reproductive season of the lizards (spring and summer) of 2006 to 2010. The activity  $T_b$  of each lizard was measured using a digital thermometer (Fluke model 51-II) with the sensor introduced one centimeter into the cloaca. We also recorded time of capture, gender, SVL in mm, and geographical position with a Garmin® Etrex GPS receiver. All lizards were transferred to the laboratory.

Simultaneously, the  $T_e$  was recorded in field. Operative temperatures represent the equilibrium of an inanimate object with its habitat and it allows exploring the thermal environment

in the same spatial scale; also it can be easily replicated in multiple spatial-temporal conditions (Bakken, 1992). Recently,  $T_e$ s has been validated using PVC models and body temperature of small ectotherms (Dzialowski 2005, see also Supplementary online material of Sinervo et al., 2010). Therefore, the  $T_e$  of each site was recorded using six data loggers connected to PVC pipe models similar in size and shape to *Phrynosoma* (8 x 5 x 1.2 cm), painted gray to 33%, and placed in three microsites occupied by the lizards (two at sunny sites, two in the shade, and two in a sun/shade mosaic). Temperature was recorded every 30 minutes from 07:30 to 21:30 hours to estimate the distribution of  $T_e$ s throughout lizards' activity time (Dzialowski, 2005). Previously, the PVC model was calibrated with a lizard in the field. We took the temperatures of the lizard and the PVC model every 3 minutes during 3 hours, in both sunny and shaded microhabitats to prevent overheating. In this calibration, we found a highly significant correlation between field  $T_b$  and  $T_e$  ( $r = 0.98$ ,  $n = 51$ ,  $P < 0.001$ ). As mentioned previously, according with the reproductive season of both species, for this reason, we monitored  $T_e$ s during May, Jun, and July of 2009 and 2010.

### 2.3. Laboratory Work

All lizards were placed in a laboratory thermal gradient to obtain the  $T_p$  range. The thermal gradient consisted of a wooden shuttle box of 150 x 100 x 80 cm (length, width and height) divided into ten tracks with insulation barriers to prevent behavioral influence of adjacent lizards, and filled with 2-3 centimeters of sandy soil. The shuttle box was housed in a room with air conditioning at a constant temperature of 20 °C. At one end, and at the center of the box, lamps were placed at different heights to generate a thermal gradient from 20 to 50 °C. Lizards remained in the gradient from 07:00 to 19:00 hours;  $T_b$  was registered every hour starting at 8:00 hours and using a digital thermometer Fluke model 51-II. The 25% and 75% quartiles of each species'  $T_p$  range ( $T_{p25}$  and  $T_{p75}$ ) were calculated to obtain the lower and upper limit of  $T_p$  (Hertz et al., 1993; Van Damme et al., 1990). After laboratory experiments, all lizards were released at their capture sites. Maximum critical temperature ( $CT_{max}$ ) was 47.9°C according to previous reference by Prieto and Whitford (1971).

The data on  $T_b$ ,  $T_p$ , and  $T_e$  were used to calculate the accuracy index of thermoregulation ( $d_b$ ) and habitat thermal quality ( $d_e$ ), individually, as follows: if  $T_b$  or  $T_e < T_p$ , then  $d_b = T_b - T_{p25}$  and  $d_e = T_e - T_{p25}$  respectively, and if  $T_b$  or  $T_e > T_p$  then  $d_b = T_b - T_{p75}$  and  $d_e = T_e - T_{p75}$ , respectively. When  $T_b$  or  $T_e$  values were within  $T_p$  range,  $d_b$  and  $d_e$  were considered equal to zero. High values of  $d_b$  and  $d_e$  indicate a low accuracy index and low thermal quality, while values equal to or near to zero indicate high accuracy of thermoregulation and represented thermally ideal environments. Subsequently, thermoregulation efficiency ( $E$ ) was calculated using averages of  $d_b$  and  $d_e$  using the following equation:  $E = 1 - (\overline{d_b} / \overline{d_e})$ . An  $E$  index near to one is indicative of an organism that actively thermoregulates, because environmental temperature availability is far from their physiological requirements (e.g., high accuracy and low thermal quality). These organisms are subject to thermal stress and must increase or decrease their  $T_b$  with respect to  $T_e$ . In contrast, an  $E$  value equal or near to zero is indicative of a thermoconformer that is not regulating temperatures actively (see details in Hertz et al., 1993).

$T_b$  observations that fell above or below the  $T_p$  range were also determined to define the direction of the  $T_b$  deviation with respect to  $T_p$  range, as well as the percentage of  $T_b$ s maintained within the  $T_p$  range for each species of horned lizard (Hertz et al., 1993).

#### 2.4. Physiological Model for Local Extinction Risk

Using lizard preferred body temperature and the operative temperatures available of the three selected sites during the reproductive season, we estimated the number of hours per day potentially available for activity ( $h_a$ ) when  $T_e$  was within the  $T_p$  range. Moreover,  $h_r$  was estimated when  $T_e$  exceeded lizard's thermal preferences (see details in Sinervo et al., 2010 Supporting Online Materials). In addition, we used air temperature data from weather stations to estimate time restriction throughout the geographical range of *Phrynosoma cornutum* and *P. modestum*.

Maximum air temperature ( $T_{max}$ ) records were from three weather stations (Torreón in Coahuila, Ciudad Juárez International Airport in Chihuahua, and Deming Municipal Airport in New Mexico), that are closest in elevation and geographic proximity (airline distance) to our  $T_e$  study

populations (Mapimí, Janos, and Samalayuca, respectively), during May to July in 2009 and 2010 to compute the functional relationship between  $h_r$  and activity time. We related  $h_r$  on a daily basis to the  $T_{\max}$  observed at each weather station and fitted the following highly significant linear regression equation ( $h_r [T_e > T_p] = slope (T_{\max} - T_p) + intercept$ ; see details in page 3 and 24 of Supporting Online Materials of Sinervo et al., 2010). This equation relating  $h_r$  to  $T_{\max}$  and  $T_p$ , calibrated specifically for horned lizards, can be used in conjunction with predictions of  $T_{\max}$  from global climate circulation models for 2050 and 2080 (Hijmans et al., 2005) to compute the likelihood of extinction due to increasing  $h_r$  during the reproductive season (see details in Sinervo et al 2010).

Data about geographical distribution of *P. cornutum* ( $n = 516$ ) and *P. modestum* ( $n = 631$ ) were obtained from a variety of sources: Global Biodiversity Information Facility (GBIF) when available, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), prior field experience, and the literature. Most data were then georeferenced to the nearest minute of latitude and longitude via direct consultation of various map series. All observations with uncertain geographic points, localities, identification, or complex locality descriptors were excluded from analysis.

### 2.5. Statistical Analysis

Only  $T_b$ s and  $T_p$ s from adult lizards were analyzed; *P. cornutum* analyzed were larger than 69 mm of SVL for males and females, and larger than 37 mm for *P. modestum* (Goldberg, 2012; Lemos-Espinal and Smith, 2009). Data were excluded when temperature measurements were taken more than 40 seconds after the first sighting of a lizard in the field.

Assumptions of normality and homogeneity of variances were analyzed using the Kolmogorov-Smirnov and Levene Tests, respectively. Data satisfying requirements for further use in parametric tests were compared via the *Student's t* or Analysis of Variance; otherwise the non-parametric Kruskal-Wallis Test was used. We used the software programs JMP version 10.0.0 (SAS, 2007) and SigmaPlot version 10 (Systat Software, San Jose, CA) for statistical analyses and



plotting graphs. The significance value in all statistical tests was  $P < 0.05$  (Sokal and Rohlf, 2000). Simulations for the extinction model were conducted in R software (R Development Core Team, 2012). Figures and tables in the text show average  $\pm 2$  standard errors ( $\bar{x} \pm SE$ ), ( $n$ ) sample size, and absolute temperature range.

### 3. Results

#### 3.1. Body Temperature in Field ( $T_b$ )

83 *P. cornutum* lizards were captured (13 in Mapimí, 2 in Samalayuca, and 68 in Janos) and found active from 07:16 to 21:43 hours. Five individuals were founded outside the shelter after 21:10 hours in July at Janos, which was one or two hours after sunset and suggests a possible trend toward crepuscular activity probably in conditions of voluntary hypothermia when  $T_e$  was 32 °C in the site (Fig. 1A and C). Furthermore, 24 *P. modestum* (5 from Mapimí and 19 from Samalayuca) were collected from 09:00 to 19:45 hours; the highest observation frequency was from 10:00 to 12:35 hours (Fig. 1B). No significant differences were found among the  $T_b$ s of the three sites of *P. cornutum* ( $F_{2,80} = 1.995$ ,  $P = 0.143$ ), nor between the two sites of *P. modestum* ( $t = -1.925$ , d.f. = 22,  $P = 0.067$ ); due to similarities in  $T_b$  of populations of each species, for *P. cornutum* was used a generalized  $T_b$  of  $33.4 \pm 0.45$  °C ( $n = 83$ , range 22.1-40.8 °C, Fig. 2A), whereas for *P. modestum* was  $31.9 \pm 0.93$  °C ( $n = 24$ , range 21-38 °C, Fig. 2B). No significant difference was found between the  $T_b$ s of the two species ( $t = 1.460$ , d.f. = 105,  $P = 0.147$ ).

#### 3.2. Preferred Temperature in the Laboratory ( $T_p$ )

Preferred temperature in the thermal gradient for *P. cornutum* averaged  $34.2 \pm 0.1$  °C ( $n = 97$ , range 24-43.5 °C, Fig. 2A), while *P. modestum*'s  $T_p$  averaged  $33.6 \pm 0.51$  °C ( $n = 8$ , range 25.6-39 °C, Fig. 2B). No significant difference was found between the  $T_p$ s of the two species ( $t = 0.929$ , d.f. = 103,  $P = 0.355$ ) or between the  $T_p$ s of males and females of both species (*P. cornutum*:  $t = 0.909$ , d.f. = 95,  $P = 0.366$ ; *P. modestum*:  $t = 0.885$ , d.f. = 6,  $P = 0.410$ ). The interquartile range of  $T_p$  for *P. cornutum* was 32.5 to 36 °C, and for *P. modestum* was 31.1 to 36.5 °C (Fig 2).

### 3.3. Operative Temperatures ( $T_e$ )

Operative temperatures registered in Mapimí at the end of spring averaged  $31.5 \pm 0.22$  °C ( $n = 1708$ ), but varied from 15.0 to 54.5 °C (Fig. 2C); average  $T_e$  for Janos in the summer was  $30.9 \pm 0.11$  °C ( $n = 4573$ ) and its absolute range varied from 12.9 to 62.7 °C (Fig. 2D); lastly, the average  $T_e$  for Samalayuca in the summer was  $40.2 \pm 0.82$  °C ( $n = 130$ ), and its absolute range varied from 22.9 to 54.1 °C (Fig. 2E). Averages of  $T_e$ s during the daytime at the three sites are shown in Fig. 1C, D and E. The operative temperatures of the PVC models were statistically different between sites ( $H = 108.672$ , d.f. = 2,  $P < 0.001$ ). Due to this variation in thermal opportunities, thermoregulation indices and hours of restriction in activity were calculated separately for each site, using the  $T_p$  and activity time of each species.

### 3.4. Thermoregulation Indices

The thermal accuracy index ( $d_b$ ) for *P. cornutum* was  $2.9 \pm 0.30$  ( $n = 83$ ) and for *P. modestum* was  $1.4 \pm 0.63$  ( $n = 24$ ). The accuracy indices of the two species were significantly different ( $t = 2.258$ , d.f. = 105,  $P = 0.026$ ), with *P. modestum* more accurate than *P. cornutum*. This may be because the smaller species had an optimal thermal range 1.9 °C higher than *P. cornutum* and could thus stay near its preferred body temperature with less effort. With respect to the  $T_p$  range 37.3% of *P. cornutum* maintained their  $T_b$ s below  $T_p$  range, 33.7% within  $T_p$ , and 28.9% above  $T_p$ . Body temperature observations of *P. modestum* were 25% below  $T_p$  range, 66.7% within range and only 8.33% above the preferred temperature.

The thermal quality index ( $d_e$ ) was estimated separately for each studied site due to significant differences between  $T_e$ s obtained at each site. The  $d_e$ 's for *P. cornutum* in Mapimí, Janos and Samalayuca are presented in Table 1; these results were statistically different ( $H = 156.705$ , d.f. = 2,  $P < 0.001$ ). The highest thermal quality recorded was in Janos, where the greatest number of organisms was collected. This was followed by Mapimí, with moderate quality. Samalayuca had the lowest thermal quality of this study, and only two individuals of *P. cornutum* were collected at this site; however, 19 *P. modestum* were founded. The  $d_e$  of the sympatric species *P. modestum* in

Mapimí and Samalayuca were low; these sites were not significantly different ( $U = 101244.5$ ,  $P = 0.094$ ; Table 1).

A comparison of  $T_e$  with the  $T_p$  range of *P. cornutum* (32.5-36 °C) in Mapimí showed that 57.1% of the  $T_e$  observations were below the  $T_p$  range, 11.3% within the range and 31.6% above the range of  $T_p$  for the species. This suggests a low percentage of adequate  $T_e$ s (see Fig. 2C). In Janos, 65.1% of  $T_e$  observations were below the  $T_p$  range of *P. cornutum*, 15.2% within the range and 19.7% above the range (Fig. 2D). In Samalayuca, 27.7% of observations were below the range, 7.7% within the range and 64.6% above the  $T_p$  range. This suggests a very high percentage of temperatures that could become lethal by exceeding *P. cornutum*'s maximum critical temperature ( $CT_{Max}$ ) of 47.9 °C (Prieto and Withford, 1971; Fig. 2E).

As for *P. modestum* (range  $T_p = 31.1$ -36.5 °C), in Mapimí, 53.2% of the  $T_e$  observations remained below its  $T_p$  range, 16.6% within the range, and 30.2% above the  $T_p$  range. This indicated a low percentage of suitable temperatures during its activity (Fig. 2C). Finally, for *P. modestum* in Samalayuca, 22.3% of  $T_e$  observations were registered below its  $T_p$  range, 13.1% within the range, and 64.6% above the range. This indicated low thermal quality, due to the high percentage of  $T_e$  that was above  $T_p$  range (Fig. 2E).

The thermoregulation efficiency index ( $E$ ) of *P. cornutum* in Mapimí was 0.53, in Janos 0.70, and in Samalayuca 0.63. These index values are very similar, but indicate that thermoregulation of this species was relatively more efficient in Janos. *Phrynosoma modestum* had a thermoregulation efficiency of 0.73 in Mapimí and of 0.80 in Samalayuca. *Phrynosoma modestum* was more efficient than *P. cornutum* in thermoregulation in the Chihuahuan Desert. Note that no calculation of statistical significance is possible because the nature of this index.

### 3.5. Physiological Model for Local Extinction Risk

Hours of activity and hours of restriction for both species are shown in Table 1. For *P. cornutum*, Janos was the highest suitable site with eight hours for activity (see Figs. 1D and 2D); on the contrary, Samalayuca was the lowest suitable due to the high environmental temperatures with nine

hours per day of thermal restriction (Figs. 1E y 2E); whereas, Mapimí was similar hours of activity and hours of restriction (Figs. 1C y 2C). For *P. modestum*, Mapimí and Samalayuca sites had between six and eight hours of restriction and only between two to four hours for activity per day. It is important to highlight that Samalayuca had environmental temperatures above horned lizards'  $T_p$ s for nearly nine hours of restriction per day and high percentage of temperatures above  $T_{max}$  of *P. cornutum* (33.8%) according to Prieto and Whitford (1971) (see Fig. 2E).

Formulas for predicting extinctions according to relation between  $h_r$  as a function of  $T_{max}$  relative to *P. cornutum*'s  $T_p$  was  $h_r = 0.35 (T_{max} - T_p) + 4.23$  and relative to *P. modestum*'s  $T_p$  was  $h_r = 0.54 (T_{max} - T_p) + 6.08$ . We found statistical differences between linear fit ( $F = 3.4556$ , d.f. = 2,  $P < 0.037$ ), therefore, we used each formula for each lizard.

If climate change (increase in  $T_{max}$ ) continues unabated in México and the United States according to IPCC III Climate Assessment (Hijmans et al., 2005), *P. cornutum* will be locally extinct at 5.6% of sites by 2050 and 17.6% by 2080 (Fig. 4A). For *P. modestum* sites, 32.4% will be extinct by 2050 and 60% by 2080.

#### **4. Discussion**

There are relatively few species of horned lizards living sympatrically in large areas (Pianka and Parker, 1975). However, Shaffery and Whitford (1981) and García-De la Peña et al. (2012) suggested *P. cornutum* and *P. modestum* may coexist throughout their distribution in Mexico and the United States, avoiding competition by selecting different species of ants, employing different foraging behaviors, and occupying different habitats. In this paper, no difference was found between the  $T_p$ s of the two species, which is consistent with data available in literature for sympatric species (Grigg and Buckley, 2013). Thus, overall, the ecological similarities observed between these two species (see material and methods) suggest that also thermal ecology traits should be relatively similar. The present data should therefore be interpreted in the light of this general ecological similarity; although  $T_e$ s of the different sites showed significant thermal differences. In

view of the differences shown between the thermal qualities of these three contrasting sites in this study, this had implications for the thermoregulatory behavior.

Our data clearly shows that, average  $T_e$  in Samalayuca was 40.2 °C, and at this site, the number of *P. modestum* exceeded the number of *P. cornutum* by a proportion of 8 individuals to 1 with the same collection effort. *Phrynosoma modestum* showed better ability to exploit high environmental temperatures, exhibiting a slightly wider range of  $T_p$  than *P. cornutum* (Fig. 2E). Despite the aforementioned effects, Samalayuca showed the lowest thermal quality due to high  $T_e$ s near to *P. cornutum*'s  $CT_{Max}$  (47.9°C according to Prieto and Whitford, 1971). We also found a fewer horned lizards than did García-De la Peña et al. (2012) in a previous study (considering similar collection effort), as predicted by Sinervo et al. (2010) for populations that are close to the limits of their thermal niche. The Janos site had the lowest average  $T_e$  of 30.9 °C, resulting in a higher thermal quality for *P. cornutum*, and we found 82% of the individuals of this species that we captured at that study site. *Phrynosoma modestum* was not collected at Janos Grassland throughout this research, although its presence was recorded previously by Santos-Barrera et al. (2008). Furthermore, Mapimí had an average  $T_e$  of 31.5 °C, and that the thermal quality to *P. cornutum* ( $d_e = 6.3$ ) was identical to *P. modestum* ( $d_e = 6.3$ ) collected at this site, since the thermal opportunity of this site fluctuated around the  $T_p$  range of both species. Sites in the Chihuahuan Desert with the highest thermal quality were Janos for *P. cornutum*, and Mapimí for *P. modestum*, because Samalayuca had a high percentage of extreme temperatures near the  $CT_{Max}$  of both species (Kour and Hutchison, 1970; Prieto and Whitford, 1971).

Results indicated that  $T_b$ s maintained in field were similar to the  $T_p$  range for *P. cornutum* ( $d_b = 2.9$ ) and *P. modestum* ( $d_b = 1.4$ ), reflecting these abilities of these species to regulate  $T_b$  precisely at desert locations. Furthermore, *P. cornutum* was moderately efficient, while *P. modestum* was highly efficient in their temperature regulation ( $E = 0.62$  and  $0.76$ , respectively). Both species reached  $T_b$ s near their optimal activity thermal ranges, despite the variability in the thermal quality of their habitats. Christian (1998) analyzed the thermoregulation of the viviparous

lizard *P. hernandesi* (as *P. douglasii*) in a montane habitat at an altitude of 2290 m above sea level. Christian found that the maximum thermal efficiency occurred during April, the coldest month, with average  $T_e$  of 6.1 °C. The lizards maintained  $T_b$ s between 25.4 and 36.4 °C (average 32.5 °C), near to this species' preferred temperature. In contrast, during the sunniest months, the species reached 35.5 °C of  $T_b$  in habitats of 22.6 °C. Average thermoregulation accuracy for *P. hernandesi* was 0.25, thermal quality was 1.6, and thermal efficiency was 0.85 (see Appendix A of Blouin-Demers and Nadeau, 2005). Therefore, and despite the differences of the reproductive mode and habitat, *P. hernandesi* is more accurate and efficient in thermoregulation than the two species studied here.

Recent research suggests ectothermic organisms from desert locations have a high probability of extinction under current rates of global warming, because adaptive change in  $T_b$  is unlikely (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Barrows, 2011; Deutsch et al., 2008; Dunham, 1993; Gadsden et al., 2012; Güizado-Rodríguez et al., 2012; Sinervo et al., 2010). Nevertheless, the impact due to the increase of environmental temperatures depends on an ectotherms's capacity to mitigate the effects of high environmental temperatures through acclimatization, dispersal, and thermoregulatory behaviors such as habitat selection, change in seasonal patterns of activity, and shifts in the reproductive period (Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Kearney et al., 2009). This paper shows that oviparous species of horned lizards inhabiting desert locations are vulnerable to changes in thermal habitat quality. *Phrynosoma cornutum* displayed a more constrained range of  $T_p$  than *P. modestum*. Also, both species exhibited high  $T_b$ , reflecting an increase of microclimate level temperature, which may increase overheating and dehydration, thus shortening the time available for activities like as feeding and eventually leading to local extinction. The three sites studied in the Chihuahuan Desert showed significant differences in their environmental temperature spectra at the microclimate level, and also in the strategies used by two species of horned lizards to regulate their  $T_b$  in these thermal niches.

According to the lizard extinction model developed by Sinervo et al. (2010), species experience negative effects when  $T_e$  rises above  $T_p$ , or when  $h_r > 3.85$  h/day during the two months of the reproductive period. The thermal restriction of *Sceloporus* is higher in pregnant females, which cannot be exposed to temperatures higher than 35 °C without developmental abnormalities result in the progeny (Beuchat, 1986). At our study sites, both species had wide activity times (*P. cornutum* = 14.5 and *P. modestum* = 10.7 hours), and hours of restriction ( $h_r$ ) varied from four to nine hours per day (Table 1) with an average of 6.4 hours. This was higher than values previously calculated for phrynosomatid lizards and based largely upon members of the genus *Sceloporus* (Sinervo et al., 2010). However, additional data on  $h_r$  during the spring reproduction (i.e., during a larger sample of days) may be required to determine how close the horned lizards species are to the extinction limits defined using the *Sceloporus* lizards. Nevertheless, we suspect that the foraging behavior of all horned lizards, which pack their guts in the early morning foraging (personal observations), and their large gut volume, may allow them to tolerate much greater hours of restriction than *Sceloporus* lizards. These lizards can efficiently consume a large volume of ants in a very short period of time, and then spend the rest of the day in retreat sites when  $T_e > T_p$ . In contrast, *Sceloporus* lizards have much smaller gut volumes and hours of restriction as low as 3.85 h during the two months of reproduction are sufficient to drive populations to extinction (Sinervo et al., 2010).

Our results indicated a pattern of crepuscular activity by *P. cornutum* because 7.4% of the individuals collected were found active after 21:10 hours. In addition, two of us (L-RR and HG) observed one copulation during dusk, far from the refuges of both individuals, during May at Mapimí. Our observation is in general agreement with previous observations in field (Harris, 1958.; Mays and Nickerson, 1968; Williams, 1959). According to Huey (1982) some reptile species voluntarily spend the night outside of their burrows to prolong potential foraging time and actively select relatively low body temperatures (i.e., voluntary hypothermia). Furthermore, voluntary nocturnal hypothermia produces a lower  $T_b$  that reduces metabolic loss throughout the

night. This may be a response for individuals that fail to realize its activities during the day, even if voluntary hypothermia becomes unfavorable and makes the lizard more vulnerable to nocturnal predators. In addition, according to Huey et al. (2010), lizards select colder shelters during hot seasons and days, such as burrows with optimal temperatures. This reduces the time available for foraging, social interactions, and reproduction, with deleterious effects on populations. In other case, as observed here, lizards' activity times are extended into dusk hours with low light, but  $T_e$ s near to those optimal for activity. It is also noteworthy that ants resume their activity after dusk, so crepuscular activity could allow these lizards the opportunity to fill their guts and digest the meal during the night, if they can find retreat sites with high  $T_e$  (Clarke and Zani, in press). In this regard, adopting crepuscular activity may be a novel mechanism for escaping the effects of climate warming. In conclusion, it is important to model climate change effects on this group of lizards at desert and temperate environments throughout their distribution, in order to learn about their situation through climate change and extinction scenarios.

Field activity  $T_b$  of *P. cornutum* and *P. modestum* (33.4 and 31.9 °C, respectively) reported in our study is similar to those reported for both species at different sites of their distribution (Cowles and Bogert, 1944; Kour and Hutchison, 1970; Lemos-Espinal et al., 1997; Pianka and Parker, 1975; Prieto and Whitford, 1971). In addition,  $T_b$ s registered for both species in the Chihuahuan Desert (latitudes 26 to 31° N) were similar to other species of horned lizards from arid zones (Ballinger and Schrank, 1970; Ballinger et al., 1998; Brattstrom, 1965; Cunningham, 1966; Heath, 1962, 1964, 1965; Hodges, 2002; Lemos-Espinal et al., 1997; Pianka and Parker, 1975). However, viviparous species of horned lizards in high elevations and latitudes such as *P. orbiculare*, *P. hernandesi*, and *P. douglasii* maintain  $T_b$ s that are 4 °C lower than oviparous species distributed from sea level up to 1500 m (Arias-Balderas, 2011; Christian, 1998; Powell and Russell, 1985; Prieto and Whitford, 1971; Sinervo et al., 2010; Vázquez-Urzúa, 2008). This pattern is consistent with previous studies which tested the cold climate model for the evolution of viviparity in lizards, suggesting elevation is a selective factor in this reproductive mode, influenced by low



environmental temperatures at high elevations (Guillette et al., 1980; Hodges, 2004; Packard et al., 1977; Shine, 1985; Tinkle and Gibbons, 1977; Weekes, 1935).

### **Acknowledgments**

This paper is part of the thesis research of the first author (L.-R. R. A.) at the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) funded by a doctoral grant from CONACyT (165066). We thank the National Science Foundation for the grant (IOS-1022031) awarded to B. S., and UNAM PAPIIT/DGAPA (IN224208 and IN215011) for providing financial support to M-d. F. R for this study. The collection permit numbers 03699/09 and 05570/10 were given by the Dirección General de Vida Silvestre of México. Additional field and laboratory work was carried out with the assistance of V. Jiménez, A. Díaz de la Vega, and G. Castañeda. We also thank the Janos Biological Station of Instituto de Ecología, UNAM and Reserve “El Uno” of The Nature Conservancy for facilities granted during our stay and permits to collect on communal land. We thank four anonymous reviewers for providing helpful comments and suggestions on the manuscript. Finally, we thank GBIF, CONABIO, and CNAR for providing databases for analysis.

### **Reference List**

- Arias-Balderas, S.F., 2011. Termorregulación y comportamiento de forrajero de *Phrynosoma orbiculare* en El Arenal, Nicolás Romero, Estado de México, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México, p. 52.
- Avery, R.A., 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation, in: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York, pp. 93-166.
- Bakken, G.S., 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32, 194-216.
- Ballesteros-Barrera, C., Martínez-Meyer, E., Gadsden, H., 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *Journal of Herpetology* 41, 733-740.
- Ballinger, R., 1974. Reproduction of the Texas Horned Lizard, *Phrynosoma cornutum*. *Herpetologica* 30, 321-327.
- Ballinger, R., Schrank, G.D., 1970. Acclimation rate and variability of critical thermal maximum in lizard *Phrynosoma cornutum*. *Physiological Zoology* 43, 19-22.
- Ballinger, R.E., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., 1998. Thermal tolerance of five species of lizard from Mexico and the southwestern USA. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 34, 1-14.
- Barbault, R., Halfpiter, G., 1981. A comparative and dynamic approach to the vertebrate community organization of the Desert of Mapimi (Mexico), in: Barbault, R., Halfpiter, G. (Eds.), *Ecology of the Chihuahuan Desert: organization of some vertebrate communities*. Instituto de Ecología México, Distrito Federal, México, pp. 11-18.

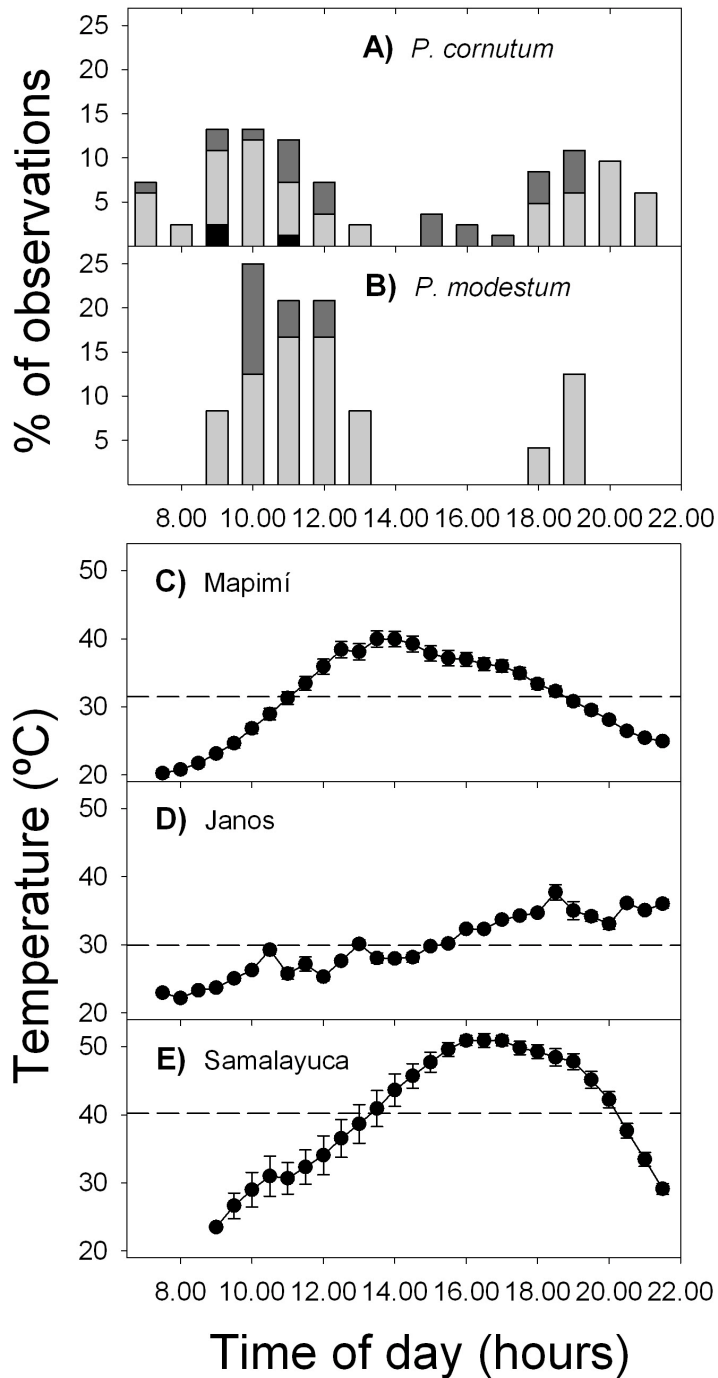
- Barrows, C.W., 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75, 629-635.
- Beuchat, C.A., 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia*, 971-979.
- Blouin-Demers, G., Nadeau, P., 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86, 560-566.
- Brattstrom, B.H., 1965. Body temperatures of reptiles. *American Midland Naturalist* 73, 376-422.
- Breimer, R., 1985. Soil and landscape survey of the Mapimi biosphere reserve, Durango, Mexico. UNESCO (MAB), Montevideo, Uruguay.
- Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Warsi, O., Wiens, J.J., 2013. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333, 1024-1026.
- Christian, K.A., 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *Journal of Thermal Biology* 23, 395-399.
- Clarke, D.N., Zani, P.A., in press. Effects of nighttime warming on temperate-ectotherm reproduction: potential fitness benefits of climate change for side-blotched lizards. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83, 263-296.
- Cunningham, J.D., 1966. Additional observations on the body temperatures of reptiles. *Herpetologica* 22, 184-189.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 6668-6672.
- Dunham, A.E., 1993. Population responses to environmental change: physiologically structured models, operative environments, and population dynamics, in: Kareiva, P.M., Kingsolver, J.G., Huey, R.B. (Eds.), *Biotic interactions and global change*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 95-119.
- Dzialowski, E.M., 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30, 317-334.
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., Lemos-Espinal, J.A., 2012. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments* 83, 1-9.
- García-De la Peña, C., Gadsden, H., Palomo-Ramos, R., Gatica-Colima, A.B., Lavín-Murcio, P.A., Castañeda, G., 2012. Spatial Segregation of Microhabitats Within a Community of Lizards in Médanos de Samalayuca, Chihuahua, Mexico. *Southwestern Association of Naturalists* 57, 430-434.
- Goldberg, S.R., 2012. Notes on reproduction in roundtail horned lizards, *Phrynosoma modestum* (Squamata: Phrynosomatidae) from New Mexico. *Bulletin of the Chicago Herpetological Society* 47, 34-36.
- Grigg, J.W., Buckley, L.B., 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters* 9.
- Guillette, L.J.J., Jones, R.E., Fitzgerald, K.T., Smith, H.M., 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36, 201-215.
- Güizado-Rodríguez, M.A., Ballesteros-Barrera, C., Casas-Andreu, G., Barradas-Miranda, V.L., Téllez-Valdés, O., Salgado-Ugarte, I.H., 2012. The Impact of Global Warming on the Range Distribution of Different Climatic Groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zoological Science* 29, 834-843.
- Harris, R.W., 1958. A nocturnal tendency in *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 222.

- Heath, J.E., 1962. Temperature-independent morning emergence in lizards of the genus *Phrynosoma*. *Science* 138, 891-892.
- Heath, J.E., 1964. Head-body temperature differences in horned lizards. *Physiological Zoology* 37, 273-279.
- Heath, J.E., 1965. Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Publications in Zoology* 64, 97-136.
- Hernández-Ibarra, X., Ramírez-Bautista, A., 2002. Reproductive characteristics of the roundtail horned lizard, *Phrynosoma modestum* (Phrynosomatidae), from the Chihuahuan Desert of Mexico. *Southwestern Naturalist* 47, 138-141.
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142, 796-818.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965-1978.
- Hodges, W.L., 2002. *Phrynosoma* systematics, comparative reproductive ecology, and conservation of a Texas native. *University of Texas, Austin, USA*, p. 197.
- Hodges, W.L., 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 17, 1230-1237.
- Huey, R.B., 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles, in: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York, pp. 25-91.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Perez, H.J.A., Garland, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276, 1939-1948.
- Huey, R.B., Losos, J.B., Moritz, C., 2010. Are lizards toast? *Science* 328, 832-833.
- Kareiva, P.M., Kingsolver, J.G., Huey, R.B., 1993. *Biotic interactions and global change*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 3835-3840.
- Kour, E.L., Hutchison, V.H., 1970. Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats. *Copeia*, 219-229.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E., 1997. Observations on the body temperatures and natural history of some Mexican reptiles. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33, 159-164.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, H.M., 2009. *Anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México/Amphibians and reptiles of the state of Chihuahua, Mexico*. Universidad Nacional Autónoma de México; Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 613 p.
- Mays, C.E., Nickerson, M.A., 1968. Nocturnal behavior in iguanid lizards and possible correlation with road kills. *Herpetologica* 24, 258-259.
- Packard, G.C., Tracy, C.R., Roth, J.J., 1977. Physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and evolution of viviparity within class reptilia. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52, 71-105.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F., Araujo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guenette, S., Hurr, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496-1501.
- Pianka, E.R., Parker, W.S., 1975. Ecology of horned lizards: review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 141-162.
- Powell, G.L., Russell, A.P., 1985. Field thermal ecology of the eastern short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi brevirostre*) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 63, 228-238.

- Prieto, A.A., Jr., Whitford, W.G., 1971. Physiological responses to temperature in horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia*, 498-504.
- R Development Core Team, 2012. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>.
- Santos-Barrera, G., Pacheco, J., Ceballos, G., 2008. Amphibians and reptiles associated with the prairie dog grasslands ecosystem and surrounding areas at the Janos Casas Grandes complex, northwestern Chihuahua, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana, Nueva Serie* 24, 125-136.
- SAS, 2007. JMP v.10.0.0. Pacific Grove: SAS Institute Inc.
- Shaffer, D.T., Whitford, W.G., 1981. Behavioral-responses of a predator, the round-tailed horned lizard, *Phrynosoma modestum* and its prey, honey pot ants, *Myrmecocystus* spp. *American Midland Naturalist* 105, 209-216.
- Sherbrooke, W.C., 2003. Introduction to Horned Lizards of North America. University of California Press, Berkeley.
- Shine, R., 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis., in: Gans, C., Billett, F. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Wiley and Sons, New York, pp. 605-694.
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Iburgüengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., Sites, J.W., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894-899.
- Sinervo, B., Miles, D.B., Martínez-Méndez, N., Lara-Resendiz, R., Méndez-de la Cruz, F.R., 2011. Response to comment on "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches". *Science* 332, 537.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.S., 2000. *Biometry*. Freeman and Company, New York.
- Tinkle, D.W., Gibbons, J.W., 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 154, 1-55.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F., 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos* 57, 61-67.
- Vázquez-Urzuá, E., 2008. Termorregulación de la lagartija vivípara *Phrynosoma orbiculare* (Phrynosomatidae) en zonas de alta montaña, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México, p. 40.
- Vickers, M., Manicom, C., Schwarzkopf, L., 2011. Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *The American Naturalist* 177, 452-461.
- Weekes, H.C., 1935. A review of placentation among reptiles with particular regard to the function and evolution of the placenta. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1935, 625-645.
- Williams, K.L., 1959. Nocturnal activity of some species of horned lizards, genus *Phrynosoma*. *Herpetologica* 15, 43.

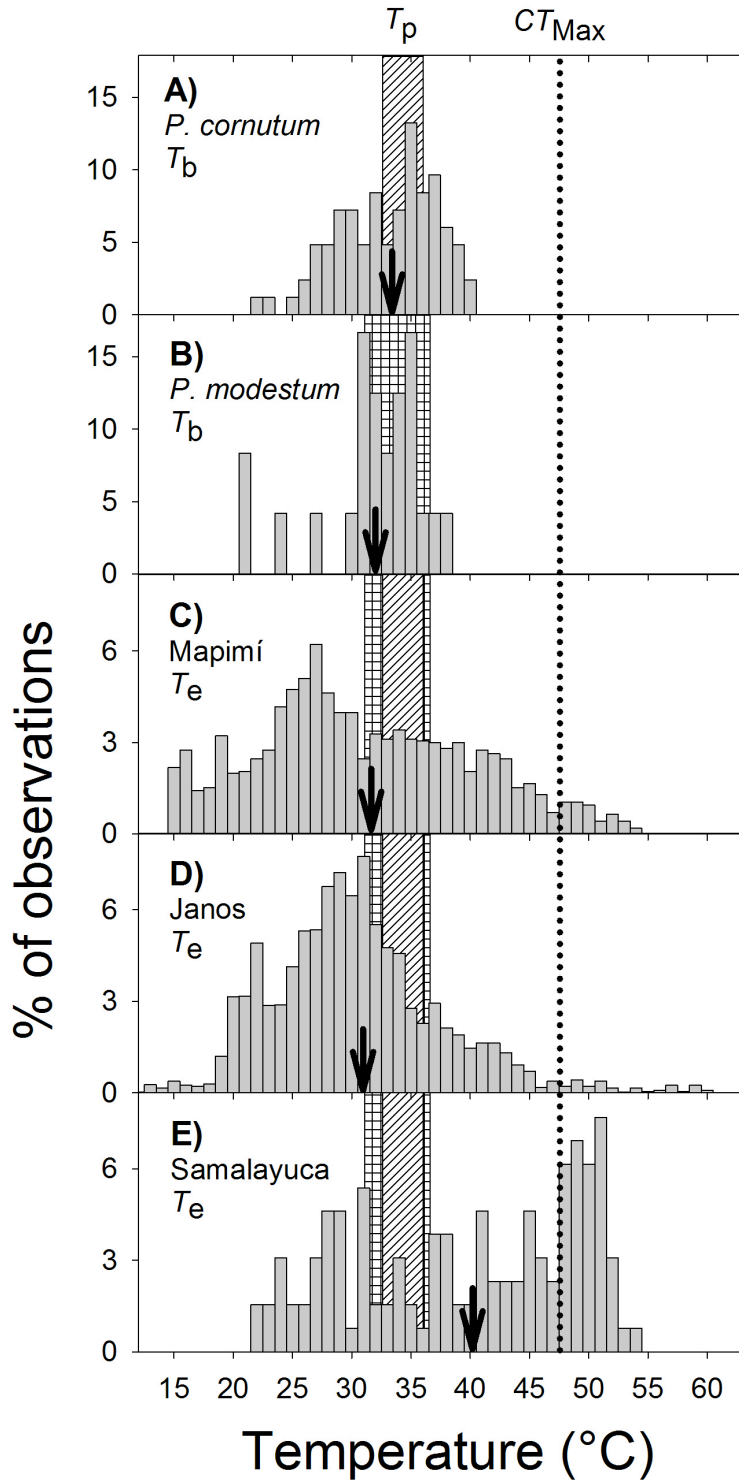
**Caption figures**

Fig. 1.



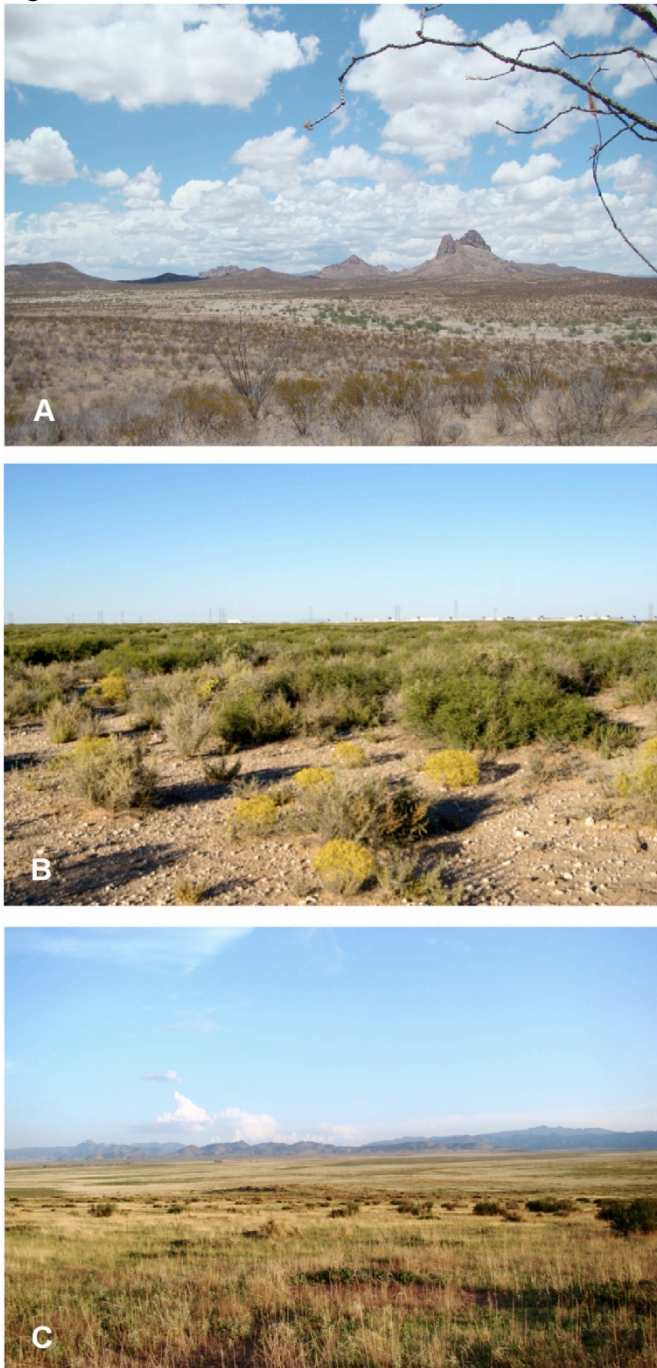
**Fig. 1.** Activity period of *Phrynosoma cornutum* (A) and *P. modestum* (B) in the daytime at the Chihuahuan Desert.  $T_b$  percentage below the preferred temperatures range is depicted in black, whilst  $T_b$ s in range are shown in light grey.  $T_b$ s above preferred temperatures range are in dark grey. C) shows  $T_e$  distribution in the daytime at Mapimí, D) at Janos, and E) in Samalayuca. Points indicate Average  $\pm$  2 Standard Errors, and the dotted line indicates the average  $^{\circ}\text{C}$ .

Fig. 2.



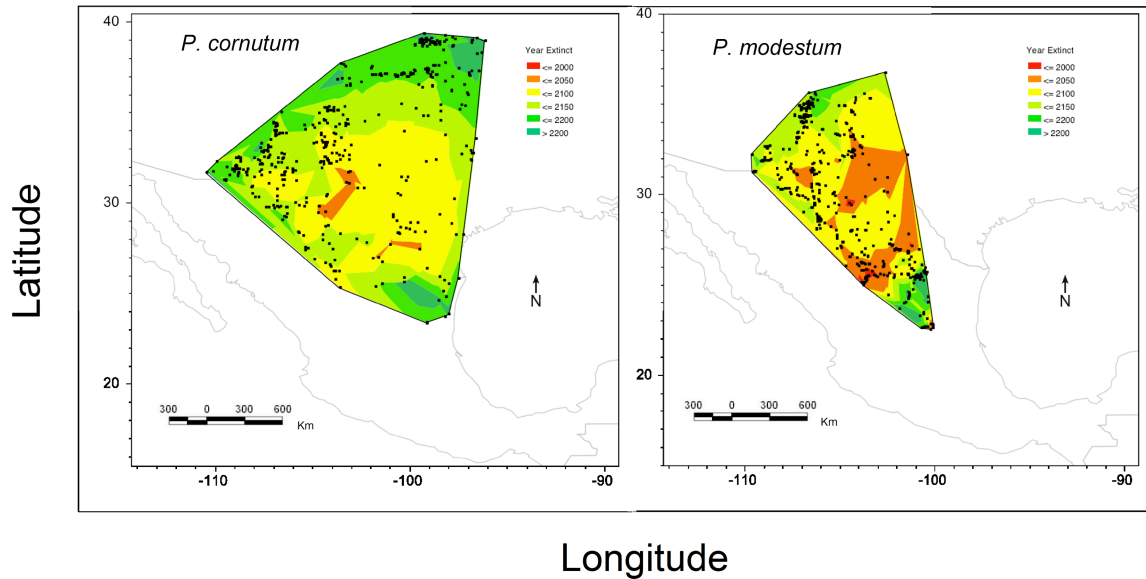
**Fig. 2.** Distribution of body temperatures ( $T_b$ ) of *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma modestum* and operative temperatures ( $T_e$ ) at Mapimí in Durango as well as Samalayuca and Janos in Chihuahua. The arrow points at the average. The preferred temperatures range ( $T_p$ ) in thermal gradient for *P. cornutum* (32.5-36°C) is represented by diagonal shading and for *P. modestum* (31.1-36.5°C) is represented by crosshatching. Maximum critical temperature ( $CT_{Max}$ ) of *P. cornutum* (47.9°C according to Prieto and Whitford, 1971) is depicted by the dashed line. Notice the difference of scales.

Fig. 3.



**Fig. 3.** Photographs of the study sites and main landscape elements in northern Mexico. Notice the contrasting conditions of vegetation (description in the text). Mapimí (A), Samalayuca (B), and Janos (C).

Fig. 4.



**Fig. 4.** Contour plots of year of predicted extinction for *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma modestum*, assuming  $h_r = 3.9$  and the  $T_p$ s calculated in this study.

Table 1.

**Table 1.** Thermoregulation efficiency index ( $E$ ), thermoregulation accuracy ( $d_b$ ), thermal quality ( $d_e$ ) and hours of optimal temperatures ( $h_a$ ) and thermal restriction of activity ( $h_r$ ) of *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma modestum* (14.5 and 10.7 hours, respectively) in the Chihuahuan Desert. Averages  $\pm 2$  Standard Errors are shown.

<i>Species</i>	<i>Phrynosoma cornutum</i>			<i>Phrynosoma modestum</i>	
	Mapimí	Janos	Samalayuca	Mapimí	Samalayuca
<i>Sites</i>					
<i>n</i>	13	68	2	5	19
<i>h<sub>a</sub></i>	5.4 $\pm$ 0.55	8.0 $\pm$ 0.32	3.2 $\pm$ 0.54	3.3 $\pm$ 0.42	2.4 $\pm$ 0.53
<i>h<sub>r</sub></i>	5.7 $\pm$ 0.53	3.8 $\pm$ 0.26	9.0 $\pm$ 0.61	5.9 $\pm$ 0.52	7.8 $\pm$ 0.60
<i>d<sub>b</sub></i>		2.92 $\pm$ 0.30		1.44 $\pm$ 0.63	
<i>d<sub>e</sub></i>	6.3 $\pm$ 0.12	4.8 $\pm$ 0.07	7.9 $\pm$ 0.47	6.3 $\pm$ 0.11	7.3 $\pm$ 0.48
<i>E</i>	0.53	0.70	0.63	0.73	0.80





**2.5. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas: *Sceloporus poinsettii* y *Sceloporus lineolateralis* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En prensa.**



**Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: *Sceloporus poinsettii* y *Sceloporus lineolateralis* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México**

Rafael A. Lara-Resendiz<sup>1</sup>, Aníbal H. Díaz de la Vega-Pérez<sup>1</sup>, Víctor H. Jiménez-Arcos<sup>1</sup>, Héctor Gadsden<sup>2</sup> y Fausto R. Méndez-de la Cruz<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Laboratorio de Herpetología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, México, D. F. México.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, A. C., Miguel de Cervantes No. 120, Complejo Industrial Chihuahua, C. P. 31109, Chihuahua, Chihuahua, México.

<sup>3</sup>Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, México, D. F. México.

**Resumen.** La temperatura ambiental es un factor importante que regula la actividad y los procesos fisiológicos de los organismos ectotermos. Las especies que habitan en simpatría están expuestas a un nicho térmico similar, a su vez, aquellas que están cercanamente emparentadas pueden presentar requerimientos térmicos similares, lo cual puede generar competencia interespecífica por los sitios de percha o asoleo. En el presente trabajo, se estudió la ecología térmica de las lagartijas vivíparas del grupo *Sceloporus torquatus*, *S. lineolateralis* y *S. poinsettii* que habitan en simpatría en la localidad de Peñón Blanco, Durango, México. Las temperaturas corporales de las lagartijas activas en campo y el intervalo de temperaturas corporales preferidas fueron similares entre ambas especies. *Sceloporus poinsettii* registró mayor eficiencia en la termorregulación que *S. lineolateralis* debido a que el intervalo de temperaturas preferidas de la primera es más amplio, así como

una temperatura corporal de campo más elevada. Los resultados sugieren que existe un solapamiento entre estas especies simpátricas por recursos térmicos y sus temperaturas preferidas fueron análogas a las registradas anteriormente para el grupo *S. torquatus* y son semejantes con las registradas en otras especies del género.

Palabras clave: Calidad térmica, eficiencia térmica, lagartijas, matorral desértico, *sceloporinos*, simpatría, temperatura corporal, temperatura preferida.

**Abstract.** Environmental temperature is an important factor that regulates activity and physiological processes of ectotherms. Because sympatric species are exposed to similar thermal niche conditions, closely related species could present similar thermal requirements. This similarity may generate interspecific competition for optimal thermal space. The thermal ecology of the sympatric viviparous lizards *Sceloporus lineolateralis* and *S. poinsettii* (*Sceloporus torquatus* species group) were studied in natural populations in Durango, México. We find that active body temperatures and selected body temperatures were similar among species. However, *S. poinsettii* exhibited higher thermal efficiency because the preferred thermal range of this species was wider and active body temperature was higher. These results suggest that there is overlap between these sympatric species for thermal resources and those thermal preferences are analogous to those previously reported for the group and the genus.

Key words: body temperature, preferred temperature, desert scrub, lizards, sceloporines, sympatry, thermal efficiency, thermal quality.

## **Introducción**

La termorregulación es clave en la biología de organismos ectotermos, como los reptiles, debido a la influencia en su ecología, fisiología, evolución y comportamiento

(Avery, 1979; Huey, 1982; Angilletta, 2009). Las estrategias de termorregulación les permiten mantener en campo una temperatura corporal de actividad ( $T_c$ ) relativamente alta y constante dentro o cerca de su intervalo térmico óptimo, lo que determina sus actividades biológicas diarias (Bartholomew, 1982). Por lo tanto, la  $T_c$  de una especie ectotérmica está generalmente influenciada por la tigmotermia, es decir, la absorción de calor por la temperatura del sustrato ( $T_s$ ; e.i., conducción) y por la heliotermia o absorción por medio de la temperatura del aire o directamente del sol ( $T_a$ ; e.i., convección) (Huey y Slatkin, 1976). Además, la oferta térmica del hábitat influye en la eficiencia termorreguladora debido a la estrecha relación entre la temperatura microambiental u operativa ( $T_o$ ) y el intervalo de temperaturas seleccionadas o “preferidas” del organismo ( $T_{sel}$ ; Hertz et al., 1993).

Las especies simpátridas presentan factores ecológicos similares y pueden coexistir a través de su distribución seleccionando diferentes tipos de presas, empleando diferentes conductas de forrajeo y ocupando diferentes microhábitats o diversas estrategias para termorregular (Avery, 1979; Pianka y Vitt, 2003; García-De la Peña et al., 2007). Sin embargo, las especies cercanamente emparentadas tienden a mantener preferencias térmicas similares, incluso habitando diferentes ambientes (Bogert, 1949; Rocha y Vrcibradic, 1996; Guzmán-Juárez, 2011; Rivera-Hernández, 2012; Torres-Durán, 2012; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Grigg y Buckley, 2013). Por lo tanto, los requerimientos térmicos de cada especie y la variabilidad térmica ambiental son determinantes en el balance energético de costos y beneficios para la termorregulación (Huey y Slatkin, 1976; Blouin-Demers y Nadeau, 2005; Vickers et al., 2011).

Desde la década de los 70, se ha presentado un creciente interés por estudiar la temperatura corporal de reptiles en situación de simpatria (Huey y Pianka, 1977; Dial, 1978; Hertz, 1979; Rocha y Vrcibradic, 1996; Vitt y Avila-Pires, 1998; Luiselli y Akani,

2002; Singh et al., 2002; Dias y Rocha, 2004; Lelievre et al., 2010a; Lelievre et al., 2010b). Sin embargo, los trabajos que evalúan la calidad térmica del hábitat y la termorregulación de especies simpátridas han sido escasos (Hertz, 1992; Hertz et al., 1993; Grbac y Bauwens, 2001; Sartorius et al., 2002). Por lo tanto, en este trabajo se evaluaron y analizaron algunos aspectos de la ecología térmica de dos poblaciones de lagartijas emparentadas del grupo *Sceloporus torquatus* (*Sceloporus poinsettii* y *Sceloporus lineolateralis*) que habitan en simpatría. Por un lado, se examinó la relación entre la  $T_a$  y  $T_s$  con la  $T_c$  de ambas especies; además, se analizó la variabilidad de la  $T_{sel}$  de las lagartijas en laboratorio y la  $T_o$  microambiental disponible en el sitio de simpatría. Finalmente, se cuantificó y comparó la precisión y eficiencia en la termorregulación de las lagartijas y la calidad térmica del hábitat.

### **Material y métodos**

*Área y especies de estudio.* La zona de estudio se ubica en “La Concha” a 11 km de la cabecera municipal de Peñón Blanco, Durango, México (24° 43'N, 104° 06'O y 1770 m de elevación). El tipo de vegetación es matorral desértico micrófilo con asociación de pastizal natural y nopaleras. Presenta un clima seco semicálido, temperatura y precipitación media anual entre 18 y 22 °C y de 300 a 400 mm, respectivamente (Rzedowski, 1981; INEGI, 2004). La zona de estudio presenta rocas expuestas y grietas que sirven como sitios de asoleo y refugio para las lagartijas.

*Sceloporus poinsettii* Baird y Girard, 1852 y *S. lineolateralis* Smith, 1936 coexisten en el área de estudio y pertenecen al grupo vivíparo *Sceloporus torquatus* (Smith, 1938; Smith y Taylor, 1950; Bell et al., 2003; Martínez-Méndez y Méndez-de la Cruz, 2007). El solapamiento de microhábitat en simpatría es alto, dado que ambas especies ocupan las grietas de paredes en cañones rocosos y albarradas (Lemos-Espinal y Smith,

2009); además *S. lineolateralis* tiene una distribución microendémica que se limita al noreste de Durango y límites con Coahuila y Zacatecas (Baker et al., 1981; Castañeda et al., 2007) mientras que *S. poinsettii* se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de México (Martínez-Méndez y Méndez-de la Cruz, 2007). *Sceloporus lineolateralis* mide 70 mm de longitud hocico-cloaca (LHC), mientras que *S. poinsettii* mide 120 mm, pero ambas especies comparten características morfológicas evidentes (Smith, 1936; Smith, 1939). Las dos especies presentan características morfológicas adaptadas principalmente a hábitos saxícolas, aunque también ocupan rocas entre la vegetación.

*Trabajo de campo.* Se realizaron cinco días de muestreo efectivo en el área de estudio durante abril de 2007 de las 10:00 a 19:00 horas para capturar el mayor número posible de *S. poinsettii* y *S. lineolateralis* ya sea con una caña de pescar con nudo corredizo o manualmente. Inmediatamente después de la captura se registró la  $T_c$ ,  $T_a$  (a dos centímetros del sustrato con el bulbo a la sombra) y  $T_s$  (con el bulbo directo sobre el sustrato) donde fueron observadas las lagartijas por primera vez. Los registros fueron realizados con un termómetro cloacal de lectura rápida Miller-Weber (Precisión 0.2°C y con un rango de 0-50°C); las lagartijas que requirieron más de 45 segundos en su captura fueron excluidas del análisis estadístico. Simultáneamente, se registró la  $T_o$  de 10 modelos de cobre huecos (12 cm de largo por 1.5 cm de ancho, sin esmalte) cada 30 minutos durante su periodo de actividad observado de campo. El tamaño de los modelos está basado en la LHC de ambas especies (tallas de adultos) los cuales son adecuados para determinar la energía térmica disponible en el ambiente según la calibración de los modelos (Héctor Gadsden datos no publicados). Los modelos se conectaron individualmente a Dataloggers (HOBO<sup>®</sup> Pro V2) de acuerdo con Dzialowski (2005) para el registro de temperaturas. Los modelos se colocaron en microambientes ocupados por los organismos (cinco modelos en paredes de



roca y cinco modelos en bardas de construcciones, en ambos casos en sol y sombra) de acuerdo a observaciones durante la colecta de las lagartijas y previos registros (Bogert, 1949; Smith y Ballinger, 1994; Gadsden et al., 2005). Posteriormente, todas las lagartijas se mantuvieron en cautiverio por un periodo máximo de dos días para realizar la prueba de temperatura preferida en el gradiente térmico en condiciones de laboratorio.

*Trabajo de laboratorio.* Las lagartijas fueron colocadas en un gradiente térmico, únicamente se utilizaron 12 ejemplares de *S. lineolateralis* y 16 de *S. poinsettii*, debido a que el resto de las especies no se encontraban en condiciones óptimas para el experimento. Las lagartijas se aclimataron durante una hora antes de tomar el primer registro de temperatura corporal en el gradiente. Los organismos no se alimentaron ni hidrataron durante el experimento para evitar posibles fluctuaciones en la temperatura. Dicho gradiente consistió en una caja de madera de 150 x 100 x 80 cm (largo, ancho y alto) dividido en diez carriles con barreras de aislamiento para evitar influencia conductual entre las lagartijas. La caja se mantuvo dentro de un habitación con temperatura controlada con aire acondicionado a 20 °C, el cual proporcionó la temperatura fría en uno de sus extremos, además en la mitad de la caja se colocaron tres lámparas de 100 W a 80 cm de altura y en el extremo opuesto se colocaron cinco lámparas de 100 W a 50 cm de altura para finalmente proveer un gradiente térmico continuo entre 20 y 50 °C. Las lagartijas permanecieron en el gradiente desde las 09:00 hasta las 19:00 horas (abarcando su período de actividad observado en el campo). Se registró la temperatura corporal con el termómetro de lectura rápida cada tres horas desde las 10:00 hasta las 19:00 horas. El intervalo de temperaturas seleccionadas en laboratorio (e.i.,  $T_{sel}$ ) fue calculado para cada ejemplar con los cuartiles centrales (25 y 75%, i.e.,  $T_{sel}$  inferior y  $T_{sel}$  superior) utilizando todas las temperaturas registradas en el gradiente.

*Índices de termorregulación.* Se calcularon los índices de termorregulación por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), mediante el empleo de tres índices biofísicos: calidad térmica del hábitat ( $d_e$ ), precisión ( $d_b$ ) y eficiencia ( $E$ ) en la termorregulación. Dichos índices fueron calculados con tres variables térmicas: la distribución de  $T_c$  en campo durante el periodo de actividad, la  $T_{sel}$  en el gradiente térmico y la distribución de  $T_o$  de los microambientes ocupados por los organismos. Si la  $T_c$  o  $T_o < T_{sel}$ , entonces  $d_b = T_{sel} - T_c$  y  $d_e = T_{sel} - T_o$ , respectivamente y si la  $T_c$  o  $T_o > T_{sel}$  entonces  $d_b = T_c - T_{sel}$  superior y  $d_e = T_o - T_{sel}$  superior, respectivamente. Cuando la  $T_c$  o  $T_o$  estuvo dentro del intervalo  $T_{sel}$  se consideró  $d_b$  y  $d_e$  igual a cero. Valores altos de  $d_b$  y  $d_e$  indican precisión y calidad térmica baja, un valor igual o cercano a cero significa que los organismos son altamente precisos y representa ambientes térmicamente óptimos. Posteriormente, se calculó el índice  $E$  con la ecuación:  $E = 1 - \{ \overline{d_b} / \overline{d_e} \}$ . Un valor de  $E$  cercano a uno refiere termorregulación activa, mientras que igual o cercano a cero indica termorregulación pasiva (ver detalles en Hertz et al., 1993). Finalmente, se identificó la proporción de  $T_c$  y  $T_o$  que fue superior, inferior o estuvo dentro del intervalo  $T_{sel}$  de las lagartijas.

*Análisis estadístico.* Para determinar posibles diferencias entre la  $T_c$ ,  $T_{sel}$  y entre los límites del intervalo de  $T_{sel}$  de ambas especies se compararon con la prueba de  $t$  de Student, cuando los datos cumplieran los requerimientos para el uso de pruebas paramétricas (normalidad y homogeneidad de varianzas; prueba de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente) y en caso de que no cumplieran los supuestos, se utilizó la prueba no paramétrica de Mann Whitney. También se realizó un análisis de regresión múltiple para determinar la relación de la  $T_c$  con la  $T_a$  y la  $T_s$  y se compararon las pendientes para cada especie. El análisis de los datos y la elaboración de gráficas se realizaron con los programas JMP versión 10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007) y SigmaPlot versión 10 (Systat Software, San Jose,

CA). Las pruebas se realizaron con una  $\alpha = 0.05$  y las medias son expresadas  $\pm 2$  Errores Estándar, entre paréntesis se señala el tamaño de muestra ( $n$ ) y el intervalo correspondiente.

## Resultados

Las dos especies de lagartijas no son abundantes en la zona de estudio, además la ocupación de lugares con grietas dificultó su captura. Por lo tanto, únicamente se colectaron 18 ejemplares de *S. lineolateralis*, los cuales estuvieron activos desde las 11:05 hasta 18:15 horas; su actividad comenzó a partir de una temperatura operativa microambiental de 31.7 °C y cesó por debajo de 29.1 °C, según la  $T_o$  registrada en ese horario. También se colectaron 17 individuos de *S. poinsettii*, quienes estuvieron activos desde las 10:45 hasta 19:00 horas; su actividad comenzó a partir de 26.1 °C y cesó por debajo de 28 °C, de acuerdo con la  $T_o$  registrada en ese horario. Todos los ejemplares colectados estuvieron asociados a paredones de roca y bardas de construcciones que usan como refugio por igual, para termorregular y realizar sus actividades diarias.

Los resultados de  $T_c$ ,  $T_a$  y  $T_s$  de ambas especies se muestran en el Cuadro 1 y en las figuras 1 y 2. Para *S. lineolateralis*, el análisis de regresión múltiple mostró una relación positiva de la  $T_c$  con la  $T_s$  y  $T_a$  ( $F_{2, 15} = 8.415$ ,  $P = 0.004$ ,  $R = 0.529$ , Figura 1); sin embargo, el análisis de las pendientes indicó que la  $T_a$  tiene significativamente mayor efecto en la  $T_c$  que la  $T_s$  ( $\beta T_a = 0.316$ ,  $\beta T_s = 0.170$ ,  $P < 0.05$ ). Por otro lado, para *S. poinsettii* el análisis indicó que la  $T_c$  está relacionada con la  $T_a$  y  $T_s$  ( $F_{2, 12} = 7.359$ ,  $P = 0.008$ ,  $R = 0.551$ , Figura 2), pero las pendientes indicaron que la  $T_a$  tiene significativamente mayor efecto en la  $T_c$  que la  $T_s$  ( $\beta T_a = 0.836$ ,  $\beta T_s = 0.444$ ,  $P < 0.05$ ). Por lo tanto, en la comparación de las Figuras 1 y 2 se observa que ambas especies dependen fuertemente del aire y sustrato, pero principalmente de la temperatura del aire.

La  $T_c$  de ambas especies no presentó diferencias significativas (Mann-Whitney,  $U_1 = 119$ ,  $P = 0.257$ ), del mismo modo que la  $T_{sel}$  en el gradiente térmico ( $t = 1.501$ , g. l. = 26,  $P = 0.146$ ). Dentro del intervalo de  $T_{sel}$ , el límite inferior de la  $T_{sel}$  no presentó diferencias significativas ( $t = 0.592$ , g. l. = 26,  $p = 0.559$ ), sin embargo el límite superior fue estadísticamente diferente ( $t = 2.315$ , g. l. = 26,  $P = 0.029$ ), por lo que *S. poinsettii* tiene similares requerimientos térmicos a *S. lineolateralis* en campo y laboratorio, pero puede estar activo a temperaturas más altas.

La  $T_o$  de los microhábitats ocupados por las lagartijas en la localidad “La Concha” se resumen en el Cuadro 1, mientras que en la figura 3 se puede observar que la distribución de la  $T_o$  en el ambiente ofrece una estimación de su calidad térmica (ver más adelante). Además la variación de la  $T_o$  de los modelos biofísicos durante el día se observa en la figura 4.

El índice de precisión o exactitud en la termorregulación  $d_b$  fue significativamente diferente entre ambas especies (Mann-Whitney,  $U_1 = 1063$ ,  $P < 0.001$ ), lo cual indica que *S. poinsettii* es más precisa para termorregular que *S. lineolateralis* (ver Cuadro 1). En cuanto a la calidad térmica del hábitat  $d_e$  no fue significativamente diferente entre ambas especies ( $U_1 = 111451.5$ ,  $P = 0.092$ ). Finalmente, el índice de eficiencia de la termorregulación para *S. lineolateralis* ( $E = 0.83$ ) fue ligeramente menor que para *S. poinsettii* ( $E = 0.93$ ), lo cual refleja una mayor eficiencia térmica para esta última. Hay que considerar que no se realizó cálculo alguno de significancia estadística en este caso debido a la naturaleza de este índice. La proporción de  $T_c$  y  $T_o$  que fue superior, inferior y estuvo dentro del intervalo  $T_{sel}$  se resume en la figura 3.

## Discusión

En primer lugar, la  $T_c$  en campo y la  $T_{sel}$  en laboratorio fueron similares a otras lagartijas de la familia Phrynosomatidae (Sinervo et al., 2010), donde se indica una  $T_c$  promedio de  $35.2 \pm 0.20$  °C a nivel de familia. Sin embargo, los lacertilios de este grupo pueden presentar temperaturas entre 26.8 y 41.5 °C, mientras que en el presente estudio, la  $T_c$  de *S. lineolateralis* y *S. poinsettii* fue de 31.6 y 32.7 °C y la  $T_{sel}$  fue de 30.3 y 31.2 °C, respectivamente. En este sentido, se ha propuesto que la  $T_c$  tiende a conservarse entre las especies filogenéticamente cercanas, a pesar de presentar diferencias morfológicas como el tamaño y la coloración (Bogert, 1949; Adolph, 1990; Andrews, 1998; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Grigg y Buckley, 2013). Además esto fue consistente con nuestros resultados, ya que las temperaturas de campo y laboratorio de ambas especies fueron similares entre ellas (ver figura 3). Por otro lado, las temperaturas se asemejan a las registradas previamente para otras especies emparentadas del grupo *Sceloporus torquatus* (Bogert, 1949; Middendorf y Simon, 1988; Smith y Ballinger, 1994; Lemos-Espinal et al., 1997; Andrews, 1998; Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007; Sinervo et al., 2010; Sinervo et al., 2011). Por lo tanto, las preferencias térmicas podrían estar determinadas filogenéticamente y en menor grado por factores ecológicos presentes en cada población.

Asimismo, las  $T_c$  de *S. poinsettii* y *S. lineolateralis* mostraron una fuerte correlación con la temperatura microambiental ( $T_a$  y  $T_s$ ), por lo tanto, se podría considerar que ambas especies presentaron un alto grado de termorregulación por conducción y convección (Huey y Slatkin, 1976). En este sentido, los phrynosomátidos son organismos típicamente helio y tigmotermos, quienes obtienen el calor a través del contacto con el suelo aprovechando el calor almacenado en las rocas, sitios donde fueron encontrados frecuentemente y también aprovechan la temperatura del aire; lo cual concuerda con las

estrategias de ambas especies aquí estudiadas. A pesar de lo anterior, la  $T_s$  y  $T_a$  no son las únicas variables biofísicas que influyen en la  $T_c$  de las lagartijas. De acuerdo con este enfoque, el método propuesto por Hertz et al. (1993) aporta mayor información para evaluar la termorregulación de pequeños ectotermos ya que permite incorporar la  $T_o$  microambientales disponibles y cuantificar la termorregulación y la calidad térmica del hábitat.

Ambas especies resultaron ser altamente precisas y eficientes en la termorregulación, sin embargo *S. poinsettii* fue más precisa y ligeramente más eficiente que *S. lineolateralis*. En este caso, el intervalo de requerimientos térmicos parece influir fuertemente en la precisión y eficiencia térmica debido a que el rango de  $T_{sel}$  de *S. poinsettii* es más amplio y el costo para termorregular es menor y puede mantener su  $T_c$  adecuada con mayor precisión y efectividad debido a la variabilidad del intervalo térmico. Es importante mencionar que esa fue la única diferencia térmica observada entre ambas especies ya que *S. lineolateralis* mantuvo una  $T_{sel}$  más estrecha y baja que *S. poinsettii* (ver figuras 3 y 4). Este resultado es consistente con previas observaciones, ya que diversas especies de lagartijas tienen un intervalo relativamente estrecho de  $T_{sel}$  (i.e., estenotermia), el cual generalmente corresponde a su óptimo fisiológico para realizar sus actividades y procesos fisiológicos como alimentación, reproducción, crecimiento, socialización, escape de depredadores, etc. (Huey y Stevenson, 1979; Bennett, 1980; Bartholomew, 1982; Huey, 1982). Sin embargo, ecológicamente esta estrategia refleja mayor sensibilidad a temperaturas ambientales altas, ya que los organismos son más susceptibles a variaciones del flujo térmico (Huey y Hertz, 1982; Hertz et al., 1993; Meiri, 2008; Oufiero et al., 2011).

La distribución geográfica de los ectotermos está limitada por una variedad de factores ambientales y/o evolutivos, pero la temperatura es particularmente importante

debido a la termodependencia y a los rasgos térmicos del ambiente. Los requerimientos térmicos para realizar sus procesos fisiológicos son muy sensibles y en especial las especies estenotermas con limitados requerimientos térmicos podrían restringir su distribución (Ruibal y Philibosian, 1970). Es evidente que este patrón podría estar influenciando el área de distribución de ambas especies, por un lado *S. lineolateralis* se distribuye únicamente en la parte limítrofe entre Durango, Zacatecas y Coahuila (Baker et al., 1981; Castañeda et al., 2007; Martínez-Méndez y Méndez-de la Cruz, 2007), mientras que *S. poinsettii* es una especie ampliamente distribuida en México y Estados Unidos (Gadsden et al., 2005; Martínez-Méndez y Méndez-de la Cruz, 2007). Una estrategia euriterma puede implementar mayor tolerancia a la variabilidad térmica del hábitat para hacer frente a la variación espacio-temporal del ambiente térmico, mientras que un organismo estenotermo puede estar restringido a un estrecho intervalo de ambientes térmicos posibles. Una cuestión importante para futuros estudios relacionados con la distribución, nicho ecológico, inercia filogenética y efecto del cambio climático es incorporar los requerimientos térmicos particulares de las especies (e.g., Sinervo et al., 2010).

En conclusión, los requerimientos térmicos entre las dos especies simpátricas son similares y corresponden a los reportados anteriormente para especies del mismo grupo. A su vez, la condición estenoterma mayor de *S. lineolateralis* comparado con *S. poinsettii*, probablemente repercute en una distribución geográfica restringida de esta especie a una estrecha zona, en comparación con *S. poinsettii* que presenta una de las mayores distribuciones del grupo.

### **Agradecimientos**

Este trabajo fue parte del proyecto financiado por PAPIIT/DGAPA (IN224208 y IN215011). Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y las becas

otorgadas por CONACyT a Lara-Resendiz R. A. (165066), Díaz de la Vega-Pérez A. H. (165067) y Jiménez-Arcos V. H. (290541). También agradecemos a Blair Christopher, Woolrich-Piña Guillermo y un revisor anónimo por sus valiosas sugerencias para mejorar el escrito. Finalmente, agradecemos a Martínez-Méndez Norberto por la identificación de los ejemplares.

### **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. *Journal of Thermal Biology* 23:329-334.

Angilletta, M. J. 2009. Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, USA. 285 p.

Avery, R. A. 1979. Lizards - a study in thermoregulation. University Park Press, Baltimore. 56 p.

Baker, R. H., M. W. Baker, J. D. Johnson y R. G. Webb. 1981. New Records of Mammals and Reptiles from Northwestern Zacatecas, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 25:568-569.

Bartholomew, G. A. 1982, Physiological control of temperature. *In* Biology of the Reptilia, C. Gans y F. H. Pough (eds.). Academic press, New York. p. 167-211.

Bell, E. L., H. M. Smith y D. Chiszar. 2003. An annotated list of the species-group names applied to the lizard genus *Sceloporus*. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 90:103-174.

Bennett, A. F. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour* 28:752-762.

Blouin-Demers, G. y P. Nadeau. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86:560-566.

Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation and ecritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 20:415-426.

Castañeda, G., M. C. García-De la Peña, U. O. García-Vázquez y J. Estrada-Arellano. 2007. Geographic distribution *Sceloporus lineolateralis*. *Herpetological Review* 38:484.

Dial, B. E. 1978. The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 32:194-201.

Dias, E. J. R. y C. F. D. Rocha. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from northeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38:586-588.

Díaz de la Vega-Pérez, A. H., V. H. Jiménez-Arcos, N. L. Manríquez-Morán y F. R. Méndez-de la Cruz. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata:Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal* 23:93-104.



- Dzialowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30:317-334.
- Gadsden, H. y J. L. Estrada-Rodríguez. 2007. Ecology of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* in the central Chihuahuan Desert. *The Southwestern Naturalist* 52:600-608.
- Gadsden, H., F. J. Rodríguez-Romero, F. R. Méndez-de la Cruz y R. Gil-Martínez. 2005. Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsetti* Baird y Girard 1852 (Squamata: Phrynosomatidae) en el centro del Desierto Chihuahuense, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 21:93-107.
- García-De la Peña, C., H. Gadsden, A. J. Contreras-Balderas y G. Castañeda. 2007. Daily and seasonal activity patterns of a lizard guild in the sand dunes of Viesca, Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:141-147.
- Grbac, I. y D. Bauwens. 2001. Constraints on temperature regulation in two sympatric *Podarcis* lizards during autumn. *Copeia* 2001:178-186.
- Grigg, J. W. y L. B. Buckley. 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters* 9:000-000.
- Guzmán-Juárez, M. Z. 2011. Eficiencia termorreguladora estacional de *Uta stansburiana* (Sauria: Phrynosomatidae) en dunas semiestabilizadas de "El Vergel", Samalayuca, Chihuahua. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua, México. 37 p.
- Hertz, P. E. 1979. Comparative thermal biology of sympatric grass Anoles (*Anolis semilineatus* and *A. Olssoni*) in lowland Hispaniola (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 13:329-333.
- Hertz, P. E. 1992. Evaluating thermal resource partitioning - by sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus* - a field-test using null hypotheses. *Oecologia* 90:127-136.
- Hertz, P. E., R. B. 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.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. *In* *Biology of the Reptilia*, C. Gans y F. H. Pough (eds.). Academic press, New York p. 25-91.
- Huey, R. B. y P. E. Hertz. 1982. Effects of body size and slope on acceleration of a lizard. *American Zoologist* 22:863-863.
- Huey, R. B. y E. R. Pianka. 1977. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae-*Mabuya*). *Ecology* 58:119-128.
- Huey, R. B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey, R. B. y R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms - A discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357-366.
- INEGI. 2004. Anuario estadístico del estado de Durango, México.
- Lelievre, H., G. Blouin-Demers, X. Bonnet y O. Lourdais. 2010a. Thermal benefits of artificial shelters in snakes: A radiotelemetric study of two sympatric colubrids. *Journal of Thermal Biology* 35:324-331.
- Lelievre, H., M. Le Henanff, G. Blouin-Demers, G. Naulleau y O. Lourdais. 2010b. Thermal strategies and energetics in two sympatric colubrid snakes with contrasted exposure. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 180:415-425.

Lemos-Espinal, J. A., R. E. Ballinger, S. S. Sarabia y G. R. Smith. 1997. Thermal ecology of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus* in Sierra del Ajusco, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 42:344-347.

Lemos-Espinal, J. A. y H. M. Smith. 2009. Anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México/Amphibians and reptiles of the state of Chihuahua, Mexico. Universidad Nacional Autónoma de México; Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 613 p.

Luiselli, L. y G. C. Akani. 2002. Is thermoregulation really unimportant for tropical reptiles? Comparative study of four sympatric snake species from Africa. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 23:59-68.

Martínez-Méndez, N. y F. R. Méndez-de la Cruz. 2007. Molecular phylogeny of the *Sceloporus torquatus* species-group (Squamata : Phrynosomatidae). *Zootaxa*:53-68.

Meiri, S. 2008. Evolution and ecology of lizard body sizes. *Global Ecology and Biogeography* 17:724-734.

Middendorf, G. A. y C. A. Simon. 1988. Thermoregulation in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*: the influences of age, time, and light conditions on body temperature and thermoregulatory behaviors. *The Southwestern Naturalist* 33:347-356.

Oufiero, C. E., G. E. A. Gartner, S. C. Adolph y T. Garland. 2011. Latitudinal and climatic variation in body size and dorsal scale counts in *Sceloporus* lizards: a phylogenetic perspective. *Evolution* 65:3590-3607.

Pianka, E. R. y L. J. Vitt. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley. 333 p.

Rivera-Hernández, L. A. 2012. Termorregulación y modelación de nicho ecológico espacial de *Uta stansburiana stejnegeri* en las dunas de Samalayuca, Chihuahua. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua, México. 52 p.

Rocha, C. F. D. y D. Vrcibradic. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology* 21:110-113.

Ruibal, R. y R. Philibosian. 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards. *Copeia* 1970:645-653.

Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 342 p.

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.

Sinervo, B., F. Méndez-de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarguengoytia, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.

Sinervo, B., D. B. Miles, N. Martínez-Méndez, R. Lara-Resendiz y F. R. Méndez-de la Cruz. 2011. Response to comment on "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches". *Science* 332:537.

Singh, S., A. K. Smyth y S. P. Blomberg. 2002. Thermal ecology and structural habitat use of two sympatric lizards (*Carlia vivax* and *Lygisaurus foliorum*) in subtropical Australia. *Austral Ecology* 27:616-623.

Smith, G. R. y R. E. Ballinger. 1994. Temperature relationships in the high-altitude viviparous lizard, *Sceloporus jarrovi*. *American Midland Naturalist* 131:181-189.

Smith, H. M. 1936. Descriptions of new species of lizards of the genus *Sceloporus* from Mexico. *Proceedings Biological Society Washington* 49:87-96.

Smith, H. M. 1938. The lizard of the *torquatus* group of the genus *Sceloporus* Wiegmann 1828. *University of Kansas, Scientific Bulletin* 24:539-693.

Smith, H. M. 1939. The Mexican and Central American lizards of the genus *Sceloporus*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series, Chicago*. 428 p.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *United States, Bulletin* 199. 253 p.

Torres-Durán, A. 2012. Ecología térmica estacional de la lagartija de costado manchado (*Uta stansburiana*) en Samalayuca, Chihuahua, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua, México. 46 p.

Vickers, M., C. Manicom y L. Schwarzkopf. 2011. Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *The American Naturalist* 177:452-461.

Vitt, L. J. y T. C. S. Avila-Pires. 1998. Ecology of two sympatric species of *Neusticurus* (Sauria : Gymnophthalmidae) in the Western Amazon of Brazil. *Copeia* 1998:570-582.

Cuadro 1. Temperaturas corporales de campo  $T_c$ , del sustrato  $T_s$ , del aire  $T_a$ , operativa  $T_o$  y de laboratorio  $T_{sel}$ , límite inferior 25% y superior 75% de los datos centrales. Índice de precisión en la termorregulación  $d_b$ , calidad térmica del hábitat  $d_e$  y eficiencia de la termorregulación  $E$ . Mostrando Media y 2 Errores Estándar. Entre paréntesis se señala el tamaño de muestra y el intervalo general.

Especie	$T_c$	$T_s$	$T_a$	$T_o$	$T_{sel}$	$T_{sel}$		$d_b$	$d_e$	$E$
						inferior	superior			
<i>Sceloporus</i>	31.6±0.59	29.1±0.9	27.9±0.88	36.1±0.51	30.3±0.36			1.13±0.28	6.60±0.41	<b>0.83</b>
<i>lineolateralis</i>	(18, 24-34)	(18, 20-36)	(18, 18-34)	(340, 16.7-62)	(12, 23-33.8)	28.8±0.55	31.7±0.28	(18, 0-4.8)	(340, 0-31)	
<i>Sceloporus</i>	32.7±0.38	28.9±0.76	28.3±0.71	36.1±0.51	31.2±0.49			0.45±0.21	5.90±0.39	<b>0.93</b>
<i>poinsettii</i>	(17, 29-36)	(17, 22-34)	(17, 22-35)	(340, 16.7-62)	(16, 24-36.8)	29.4±0.71	33.1±0.47	(17, 0-2.9)	(340, 0-29.6)	

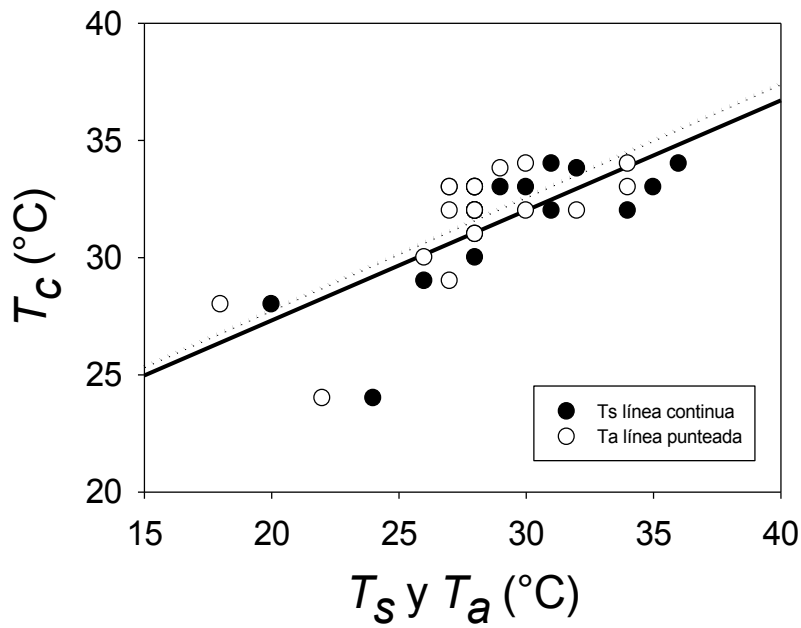


Figura 1. Relación entre la temperatura corporal ( $T_c$ ) de *Sceloporus lineolateralis* con la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) ( $r^2 = 0.512$ ,  $p = 0.0008$ ,  $n = 18$ ,  $T_c = 17.94 + 0.46 * T_s$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ) ( $r^2 = 0.523$ ,  $p = 0.0007$ ,  $n = 18$ ,  $T_c = 18.10 + 0.48 * T_a$ ).

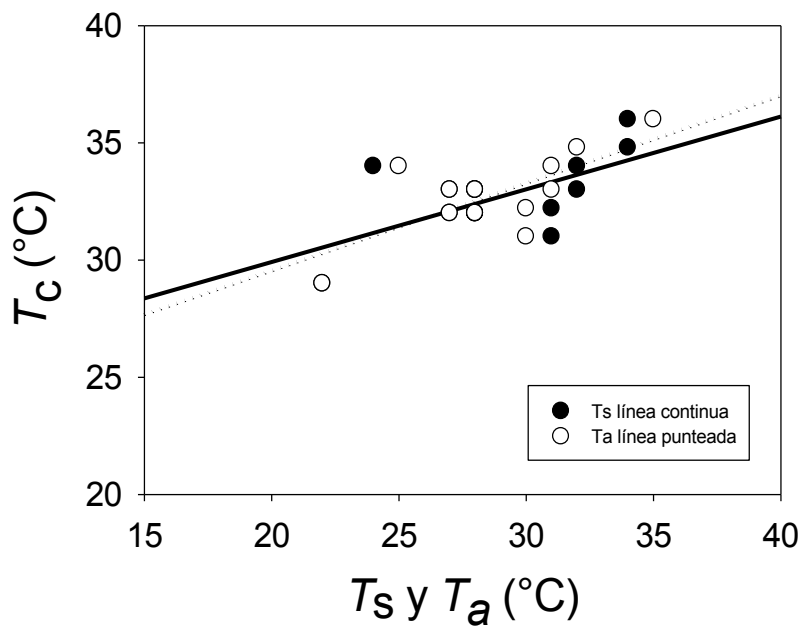


Figura 2. Relación entre la temperatura corporal ( $T_c$ ) de *Sceloporus poinsettii* con la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) ( $r^2 = 0.40$ ,  $p = 0.0115$ ,  $n = 17$ ,  $T_c = 23.71 + 0.31 * T_s$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ) ( $r^2 = 0.50$ ,  $p = 0.0031$ ,  $n = 17$ ,  $T_c = 22.06 + 0.37 * T_a$ ).

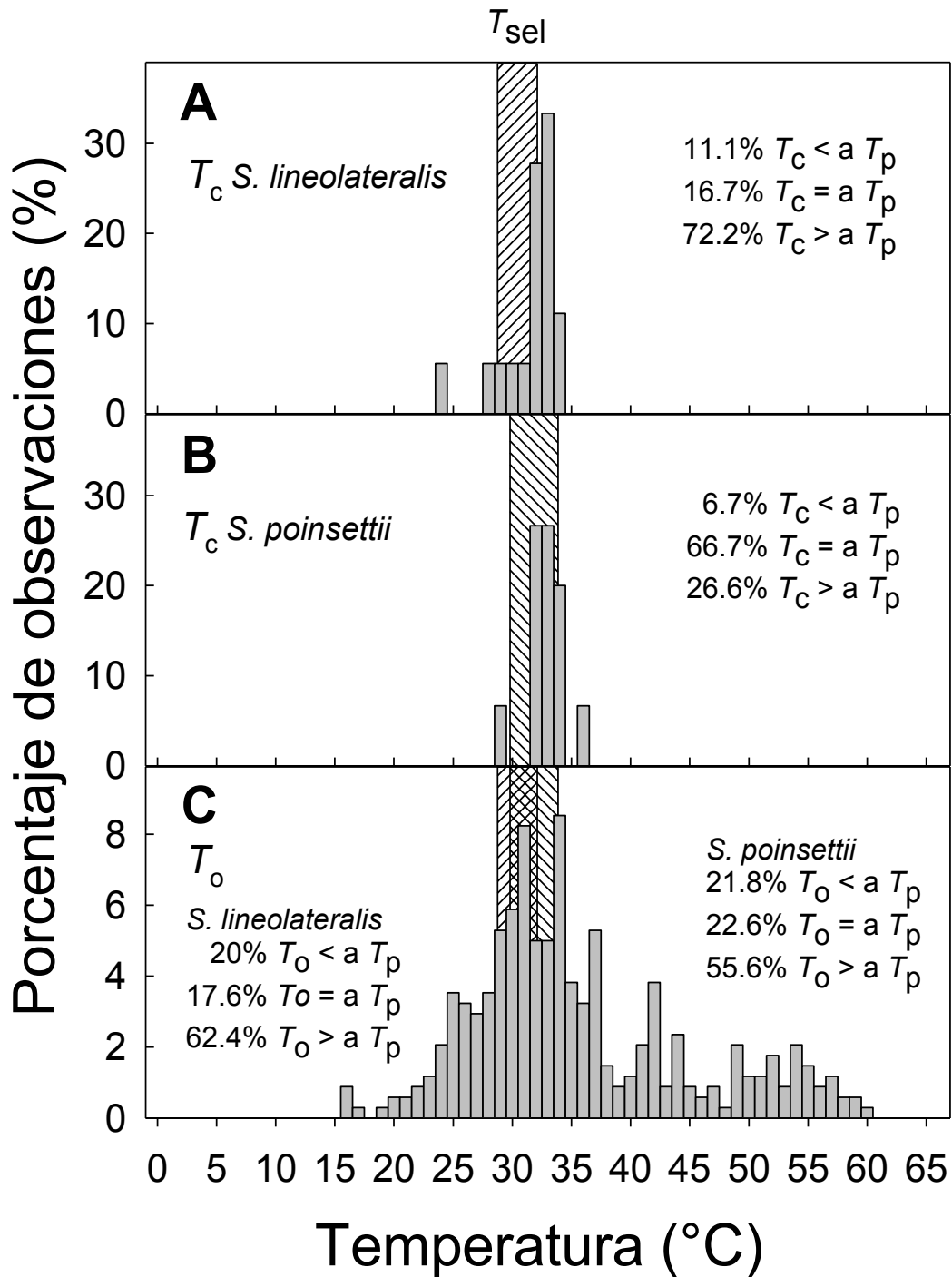


Figura 3. Distribución de la  $T_c$  de *Sceloporus lineolateralis* (A), *Sceloporus poinsettii* (B) y la  $T_o$  (C) de la localidad de “La Concha”, Durango. El área sombreada identifica el intervalo de  $T_{sel}$  para cada especie, en C se observa el intervalo para ambas especies. Se muestra el porcentaje de  $T_c$  y  $T_o$  que fue superior, inferior y estuvo dentro del intervalo  $T_{sel}$  para cada especie.

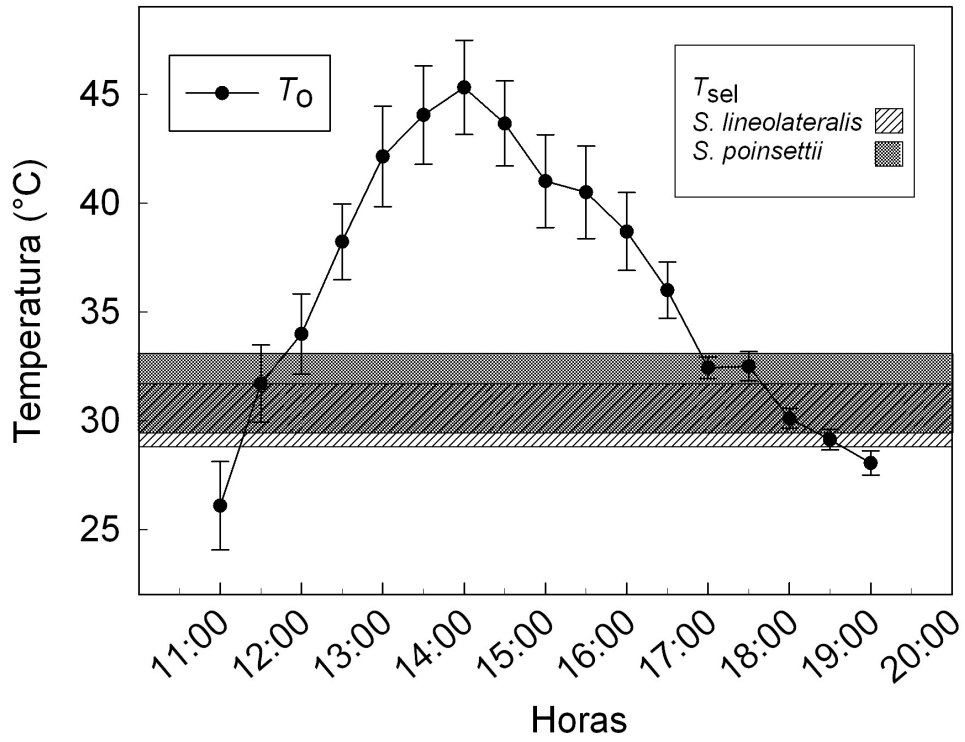


Figura 4. Variación de la  $T_o$  (media  $\pm$  2 desviaciones estándar) de los modelos biofísicos durante el día en la localidad de “La Concha”, Durango. Las áreas sombreadas horizontales indican la  $T_{sel}$  de *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii*.

## **Capítulo 3**

---

---

### **Nicho ecológico y modo reproductor**

#### **3.1. Nicho ecológico de *Phrynosoma*: implicaciones de su modo reproductor**





## **Nicho ecológico de *Phrynosoma*: implicaciones de su distribución y modo reproductor**

### **Introducción**

La viviparidad ha sido un rasgo central de la biología de la reproducción en reptiles (Shine y Bull, 1979; Shine, 1985). El orden Squamata ha representado un grupo modelo para abordar las causas y los factores selectivos de este modo reproductor (Packard et al., 1977; Tinkle y Gibbons, 1977; Guillette et al., 1980; Shine, 1985; Guillette, 1993; Méndez-de la Cruz et al., 1998; Hodges, 2004). Los análisis filogenéticos indican que la viviparidad en reptiles se ha originado independientemente en al menos 100 linajes separados, con frecuencia en niveles taxonómicos y eras geológicas recientes (Shine, 1985). Recientemente, se han propuesto diversas teorías sobre la evolución de la viviparidad en reptiles, aunque la hipótesis más aceptada es el modelo del clima frío (Shine, 1983, 1985; Qualls y Andrews, 1999; Andrews, 2000; Shine, 2004; Webb et al., 2006; Ji et al., 2007; Li et al., 2009). Las evidencias que apoyan este modelo son: 1) la gran proporción de especies vivíparas que habitan en latitudes y elevaciones altas; 2) dicha distribución se caracteriza por presentar climas fríos; y 3) orígenes recientes de viviparidad están asociados con invasiones a mayores latitudes y altitudes (Guillette, 1982; Shine, 1985; Mathies y Andrews, 1995; Andrews, 2000; Hodges, 2004; Li et al., 2009).

La viviparidad se ha postulado como una adaptación térmica al clima frío, ya que las hembras vivíparas proveen a los embriones de temperaturas óptimas para su desarrollo por medio de estrategias termorreguladoras pese a la baja temperatura ambiental (Guillette et al., 1980; Guillette, 1982; Lara-Resendiz, 2008). En contraste, las especies ovíparas presentan desventajas adaptativas, ya que los huevos permanecen expuestos a bajas temperaturas durante el periodo de incubación (Shine y Bull, 1979). El análisis entre clados vivíparos y ovíparos estrechamente relacionados han apoyado y refinado la hipótesis del clima frío debido a las diferencias en condiciones ambientales, pese a su cercanía taxonómica (Mathies y Andrews, 1995; Qualls et al., 1995; Méndez-de la Cruz et al., 1998; Qualls y Andrews, 1999; Shine, 2004).

Por otro lado, las especies cercanamente emparentadas tienden a mantener características ecológicas ancestrales a través del tiempo evolutivo (i.e. conservadurismo del nicho ecológico) (Wiens y Graham, 2005), pero la adaptación a diferentes dimensiones ecológicas puede ser favorecida por circunstancias restrictivas (Holt y Gaines, 1992; Holt, 1996; Holt et al., 2003). Por ejemplo, las tolerancias térmicas pueden limitar la distribución geográfica de las especies, pero también pueden favorecer la invasión a nuevos entornos ecológicos (Wiens y Graham, 2005; Wiens, 2008). También se ha observado que los nichos ecológicos no suelen ser constantes en el tiempo, implicando una adaptación a nuevos hábitats (Rice et al., 2003; Graham et al., 2004; Knouft et al., 2006; Losos, 2008a). Por lo tanto, resulta fundamental poner a prueba los patrones de conservadurismo o divergencia del nicho ecológico en reptiles dentro del contexto evolutivo de los modos de reproducción.

Los factores selectivos que favorecen la evolución de la viviparidad no han sido evaluados y un enfoque ecológico es requerido para poner a prueba la hipótesis de la viviparidad y la divergencia de su nicho ecológico. Actualmente, se han propuesto diversas metodologías para modelar el nicho ecológico (Soberón y Peterson, 2005; Holt, 2009; Elith et al., 2010; Peterson et al., 2011) y para cuantificar su solapamiento entre especies (Peterson et al., 1999; Peterson y Holt, 2003; Martínez-Meyer y Peterson, 2006; Stockman et al., 2008; Warren et al., 2008, 2010; Warren y Seifert, 2011). En este sentido, Warren et al. (2008) abordó este tema y propone una metodología para estimar el solapamiento del nicho entre especies por medio del programa ENMtools (Ecological Niche Modeling tools) mediante las pruebas de equivalencia (i. e., modelos idénticos) y similitud de nicho (i. e., modelos similares).

El presente estudio se enfocó en las lagartijas del género *Phrynosoma* como modelo de estudio debido a tres razones primordiales. Primero, la distribución geográfica abarca desde Centroamérica en la latitud 14°N hasta Canadá a los 50°N en bajas y altas elevaciones (-100 a 3500 msnm) en una amplia variedad de hábitats (Sherbrooke, 2003). Segundo, ambos modos reproductores están presentes en el género (Hodges, 2004). Tercero, de acuerdo con la hipótesis filogenética propuesta por Leaché y McGuire (2006) existen dos orígenes recientes de viviparidad independientes en el género, uno en la parte norteña de la distribución (clado

TAPAJA) y otro en el sur (clado BREVICAUDA). Por lo tanto, en el presente estudio probamos la divergencia de características ecológicas mediante la comparación de modelos de nicho ecológico de especies ovíparas y vivíparas para el entendimiento de la distribución y evolución de la viviparidad dentro del género *Phrynosoma*. Particularmente, y con el fin de investigar la relación entre el nicho ecológico y el modo reproductor, los objetivos del presente trabajo fueron: 1) modelar el nicho ecológico de las especies cercanamente relacionadas que difieran en su modo reproductor; y 2) determinar si existe equivalencia del nicho ecológico entre las especies del género *Phrynosoma* con diferente modo de reproducción.

## **Material y métodos**

### *Selección de especies de estudio*

El género *Phrynosoma* incluye 17 especies reconocidas, de las cuales 11 son ovíparas y seis son vivíparas. *Phrynosoma* tradicionalmente se ha dividido en dos grupos formadas por las radiaciones del sur y del norte (Montanucci, 1987). Dos orígenes independientes han sido reconocidos dentro del género. Leaché y McGuire (2006) reconocen los clados ANOTA (*P. solare*, *P. mcallii*, *P. blainvillii*, *P. cerroense*, *P. coronatum* y *P. wigginsi*), BREVICAUDA (*P. braconnieri* y *P. taurus*), DOLIOSAURUS (*P. modestum*, *P. platyrhinos*, y *P. goodei*) y TAPAJA (*P. ditmarsii*, *P. hernandesi*, *P. douglasii* y *P. orbiculare*), sin embargo, Wiens et al. (2010) en el árbol generado usando datos nucleares y máxima verosimilitud el clado DOLIOSAURUS no es monofilético, porque *P. modestum* se ubica fuertemente como el taxón hermano de TAPAJA. De igual forma, el clado ANOTA tampoco fue monofilético porque *P. solare* es ubicado fuera de él. Las discrepancias encontradas en ambos estudios pueden deberse a un soporte débil de las ramas. Sin embargo, Wiens et al. (2010) apoyan como clados monofiléticos a BREVICAUDA y TAPAJA, además sus hipótesis están de acuerdo sobre el origen basal de las especies *P. cornutum* y *P. asio*.

Como se mencionó anteriormente, y debido a que es más probable que sean más similares los nichos ecológicos entre taxones estrechamente relacionados que entre los taxones alejados entre sí, se realizaron dos comparaciones de nicho ecológicos a diferentes escalas. En el primero, se seleccionaron especies bien representadas de cada clado, tomando en cuenta su

modo de reproducción y su cercanía filogenética (Leaché y McGuire, 2006; Wiens et al., 2010). Para ello, del clado vivíparo norteño TAPAJA se seleccionó a *P. orbiculare*, quien es endémica de México, pero tiene amplia distribución en el país (Bryson Jr et al., 2011). Para su comparación se seleccionó a *P. modestum* del clado ovíparo norteño DOLIOSAURUS, quien se distribuye en el norte de México desde San Luis Potosí hasta los estados de Texas, Nuevo México y Arizona (Leaché y McGuire, 2006). También se seleccionó del clado vivíparo sureño BREVICAUDA a *P. taurus*, quien se distribuye únicamente en los estados de Guerrero, Morelos y Puebla (Sherbrooke, 2003) y para su comparación se seleccionó del clado ovíparo sureño a *P. asio*, el cual se distribuye en la costa del Pacífico, desde Colima hasta Chiapas en la frontera con Guatemala y tiene sitios de simpatria con *P. taurus*. En el segundo análisis, se llevó a cabo a una escala de clados, es decir, se modeló el nicho para todas las especies pertenecientes a los clados según la filogenia de Leaché y McGuire (2006), los cuales se compararon tomando en cuenta la cercanía filogenética y el modo reproductor. Por lo tanto, se modeló el nicho de los clados: DOLIOSAURUS (norteño-ovíparo), TAPAJA (norteño-vivíparo), BREVICAUDA (sureño-vivíparo) y de *P. asio* (sureño-ovíparo).

#### *Modelado de nichos ecológicos y prueba de equivalencia*

Los modelos de nicho ecológico se realizaron con el modelador de distribución de especies Maxent (Phillips et al., 2006). En general, Maxent relaciona las características ecológicas de los puntos de presencia, donde la especie se ha registrado, con las variables ambientales que describen la variación climática en el espacio (Phillips et al., 2006; Phillips y Dudík, 2008). Es importante destacar que, Maxent genera una distribución de probabilidad con respecto a la idoneidad del hábitat entre diferentes regiones (Elith et al., 2011). También Maxent estima la contribución de cada variable ambiental para el modelo de nicho a través de un análisis de Jack-knife (Phillips et al., 2006). Finalmente, Maxent ha demostrado buenos resultados de desempeño en comparación con al menos otros 12 métodos (Elith et al., 2006; Pearson et al., 2007; Tognelli et al., 2009).

Se utilizó el 70% de los datos para entrenamiento y el 30% se mantuvo como puntos de prueba. Para modelar el nicho ecológico de las especies ovíparas y vivíparas se recopilaron las localidades donde las especies se han registrado con su referencia geográfica (latitud y

longitud). Se utilizaron bases de datos provenientes de diversas fuentes como GBIF (Global Biodiversity Information Facility en <http://www.gbif.org/>), CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad en <http://www.conabio.gob.mx/>), CNAR (Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM), MZFC (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias-Alfonso Herrera, UNAM), literatura especializada y previos registros personales. Antes de modelar, se trazaron los puntos de las especies para comprobar puntos extremos en el espacio geográfico, los puntos aislados fueron identificados por la opinión de expertos y fueron comprobados o eliminados. Debido al propósito del estudio se seleccionaron únicamente los registros de *Phrynosoma* que contaran con mayor certeza, verosimilitud y precisión en las localidades de presencia. Los datos ambientales fueron constituidos por las 19 variables bioclimáticas (Hijmans et al., 2005; World Clim en <http://www.worldclim.org/>) y tres capas topográficas (elevación, pendiente e índice topográfico) (Hydro-1K en <http://eros.usgs.gov/>) con una resolución de  $\sim 1 \text{ km}^2$  (Ver Tabla 1). Estos datos climáticos son derivados de temperatura mensual y valores de precipitación de estaciones meteorológicas entre 1950 y 2000, los cuales representan variables biológicamente significativas para la caracterización del nicho ecológico de las especies (Nix, 1986; Güizado-Rodríguez et al., 2012).

Se realizó un análisis Jack-knife para evaluar las predicciones de los modelos de distribución y se evaluó la capacidad de cada modelo para verificar la distribución regional conocida para las especies. Además se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando el programa JMP versión 10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007), para determinar que variables ambientales están correlacionadas con el fin de reducir la redundancia y sobreajuste de los modelos (Beaumont et al., 2005). Finalmente, se generó un modelo de consenso únicamente con las mejores 10 variables (ver tabla 1) ponderando aquellas que representaran el 90% de contribución total de los modelos y por otro lado que las variables no se correlacionaran mutuamente.

Los modelos finales fueron visualizados y analizados en ArcView 3.2 (ESRI, 1999) e interpretados como el área de distribución potencial de las especies. La evaluación de la

“precisión” de los modelos del nicho ecológico obtenidos se realizó de acuerdo con los valores del área bajo de la Curva (AUC) obtenidos directamente de la evaluación de los modelos por medio de las Curvas (ROC), donde evalúa la sensibilidad y especificidad de los modelos para discriminar entre los sitios de presencia frente a los de ausencia (Fielding y Bell, 1997). Los valores de AUC oscilan entre 0 y 1, donde 1 indica una perfecta discriminación, valores mayores a 0.7 se consideraron como potencialmente significativos, mientras que valores de 0.5 indican que no son diferentes del azar (Elith et al., 2006; Güizado-Rodríguez et al., 2012). Los modelos de nicho ecológico obtenidos fueron ajustados con el área mínima de presencia (Minimum training presence) como umbral óptimo de corte para todos los modelos. Finalmente, estos fueron los modelos finales que se utilizaron en ENMTools para su comparación (Warren et al., 2008, 2010) automatizado por el script Perl.

Para determinar si los modelos de nicho entre especies y/o clados de *Phrynosoma* con diferente modo reproductor son idénticos, se analizó únicamente con la prueba de equivalencia de nicho propuesto por Warren et al. (2008) a través del programa ENMtools versión 1.4. Se utilizó la prueba de equivalencia de nicho para probar la hipótesis nula de que las especies con diferente modo reproductor se distribuyen en espacios ambientales idénticos. En otras palabras, este enfoque prueba si la equivalencia de nicho observada (prueba de solapamiento) difiere significativamente de lo esperado bajo la hipótesis nula (prueba de identidad) que las dos especies o clados son ecológicamente equivalentes o idénticos. Dado que los modelos de nicho ambiental no hacen suposiciones biológicas del uso de microhábitats o de las interacciones entre especies, Warren et al., (2008) propuso un enfoque matemático ( $I$  de Warren), además de el estadístico  $D$  de Schoener, ambos con escalas similares entre 0 (no existe solapamiento) y 1 (solapamiento completo). Posteriormente, para cada conjunto de datos (especies o clados) se generaron 100 modelos de distribución basados en sustitución aleatoria entre los puntos de presencia de *Phrynosoma* para comparar los resultados observados de  $I$  y  $D$ . La hipótesis de equivalencia fue rechazada cuando los valores observados de  $I$  y  $D$  fueron significativamente inferiores a los valores críticos esperados del conjunto de datos de la distribución nula (0.01) y

fue aceptada cuando los valores observados estuvieron dentro de la distribución nula (Warren et al., 2008, 2010).

### **Resultados y discusión**

Los modelos fueron razonablemente precisos con la distribución conocida general. Maxent dio un buen rendimiento en el análisis, de acuerdo con el área bajo la curva (AUC) y métodos basados en el umbral (ver tabla 2) (Phillips et al., 2006). Los modelos de nicho ecológico tuvieron un AUC mayor de 0.928 para todas las especies. Basado en el análisis de Jack-knife y en el análisis de componentes principales las variables utilizadas para los modelos de consenso se muestran en la tabla 1.

En general, los modelos de nicho ecológico mostraron que las especies tuvieron una clara diferenciación geográfica con una estrecha franja de solapamiento, lo cual podría sugerir una diferenciación del nicho ecológico entre especies ovíparas y vivíparas. Es importante mencionar que la elevación fue una variable considerable dentro de las variables ecológicas dentro de la distribución de las especies vivíparas. Este resultado es congruente con lo reportado previamente por Hodges (2002, 2004), quien menciona que las especies vivíparas del género *Phrynosoma* están restringidas a altas elevaciones y las especies ovíparas en bajas altitudes. Además, Hodges (2004) no encontró diferencias significativas entre la distribución latitudinal de especies ovíparas y vivíparas.

Este resultado concuerda con trabajos previos como el realizado por Debandi et al. (2011) donde encontraron ligero solapamiento geográfico entre dos grupos de especies de lacertilios sudamericanos. Esta afirmación de conservadurismo ha sido debatida recientemente en la literatura (Losos, 2008a, b; Wiens, 2008; Peterson, 2011), ya que los nichos no son totalmente idénticos ni completamente diferentes entre especies filogenéticamente cercanas (Peterson et al., 1999; Wiens, 2004; Wiens y Graham, 2005; Kozak y Wiens, 2006) por lo que depende de la escala y de los detalles de las pruebas. En el presente trabajo, las especies ovíparas y vivíparas presentaron diferenciación significativa del nicho con respecto a las variables bioclimáticas seleccionadas. Es probable que las especies tengan requerimientos bioclimáticos diferentes. Estudios previos han demostrado que los requerimientos térmicos de



especies cercanamente emparentadas tienden a mantenerse estables en el tiempo evolutivo, pese a que la temperatura corporal tiende a ser moldeada por el ambiente térmico, por ejemplo la elevación (Andrews 1998; Sinervo et al., 2010).

También se puede concluir que las zonas de alta elevación donde habita *P. taurus* y *P. orbiculare*, la viviparidad podría ser una adaptación al clima frío en *Phrynosoma*, la cual le permitió llegar a altas elevaciones (Guillette, L. J. 1982; Guillette, L. J. 1993; Hodges, 2004). Las especies con el mismo modo reproductor pertenecientes a diferentes clados no se solapan extensamente en sus distribuciones geográficas (Hodges, 2004; Leaché y McGuire, 2006; Mulcahy et al., 2006; Leaché et al., 2009). Finalmente, existe considerable diversidad ecológica entre las especie de *Phrynosoma* con diferente modo de reproducción, estos resultados apoyan la hipótesis del clima frío, ya que las especies aquí estudiadas presentan patrones de distribución altitudinalmente definidos, por un lado las especies ovíparas habitan sitios de baja elevación, mientras que vivíparas ocupan sitios de alta montaña. Para futuros estudios es necesario evaluar la capacidad de los modelos para predecirse mutuamente de acuerdo con la prueba de background propuesta por Warren et al (2008, 2010) para nichos ecológicos.

El conservadurismo del nicho puede tener una variedad de consecuencias a diferentes escalas espaciales y temporales (Wiens y Graham, 2005). La modificación del nicho ecológico pueden ser usadas para ayudar a probar si los factores climáticos limitan la distribución de las especies e implementarse en estudios fisiológicos, ecológicos y filogenéticos. Las tolerancias fisiológicas al clima pueden ser suficientes para determinar a gran escala los patrones biogeográficos del género *Phrynosoma* con respecto a su modo reproductor.

**Tabla 1.** Variables climáticas y geográficas utilizadas para obtener los modelos de nicho ecológico de *Phrynosoma*. (\*) indica las variables utilizadas en los modelos de consenso.

Variables climáticas (Worldclim) basadas en temperatura y humedad	
1.	Temperatura promedio anual (°C) Bio_1*
2.	Oscilación diurna de la temperatura (°C) Bio_2
3.	Isotermalidad (°C) Bio_3*
4.	Estacionalidad de la temperatura (°C) Bio_4
5.	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C) Bio_5
6.	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C) Bio_6*
7.	Oscilación anual de la temperatura (°C) Bio_7
8.	Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C) Bio_8*
9.	Temperatura promedio del trimestre más seco (°C) Bio_9*
10.	Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C) Bio_10
11.	Temperatura promedio del trimestre más frío (°C) Bio_11
12.	Precipitación anual (mm) Bio_12*
13.	Precipitación del periodo más lluvioso (mm) Bio_13
14.	Precipitación del periodo más seco (mm) Bio_14*
15.	Estacionalidad de la precipitación (mm) Bio_15*
16.	Precipitación del trimestre más lluvioso (mm) Bio_16
17.	Precipitación del trimestre más seco (mm) Bio_17
18.	Precipitación del trimestre más cálido (mm) Bio_18
19.	Precipitación del trimestre más frío (mm) Bio_19*
Variables topográficas (Hydro 1k)	
1.	Modelo digital de elevación *
2.	Pendiente
3.	Índice topográfico

**Tabla 2.** Resultados de UAC y umbral de corte de los modelos de nicho ecológico para *Phrynosoma*.

Especie o clado	Datos de entrenamiento/ datos de prueba	Umbral logístico de corte (Presencia mínima)
<i>Phrynosoma asio</i> (O)	0.997/0.995	0.183
<i>P. taurus</i> (V)	0.998/0.998	0.108
<i>P. modestum</i> (O)	0.966/0.961	0.024
<i>P. orbiculare</i> (V)	0.987/0.981	0.060
Clado Tapaja (V)	0.944/0.923	0.003
Clado Doliosaurus (O)	0.928/0.926	0.002
Clado Brevicauda (V)	0.996/0.997	0.065

**Tabla 3.** Prueba de solapamiento e identidad de nichos. Valores de los índices *I* y *D* de solapamiento de nicho de *Phrynosoma*. La significancia estadística ( $P < 0.01$ ) denota diferencias ecológicas. V = vivípara y O = ovípara.

Especies o clados	Solapamiento		Identidad		Valor de P
	<i>I</i>	<i>D</i>	<i>I</i>	<i>D</i>	
<i>P. orbiculare/P. modestum</i> V/O	0.3143	0.1199	0.9590	0.8127	0.01
<i>P. taurus/P.asio</i> V/O	0.5492	0.2760	0.9533	0.7708	0.01
<i>P. orbiculare/P. taurus</i> V/V	0.4655	0.2334	0.9193	0.7308	0.01
<i>P. modestum/P. asio</i> O/O	0.1168	0.0291	0.9257	0.7627	0.01
TAPAJA/DOLIOSAURUS V/O	0.6146	0.3734	0.9806	0.8808	0.01
BREVICAUDA/ <i>P. asio</i> V/O	0.4977	0.2382	0.9575	0.7865	0.01
TAPAJA/BREVICAUDA V/V	0.3604	0.1619	0.9365	0.7683	0.01

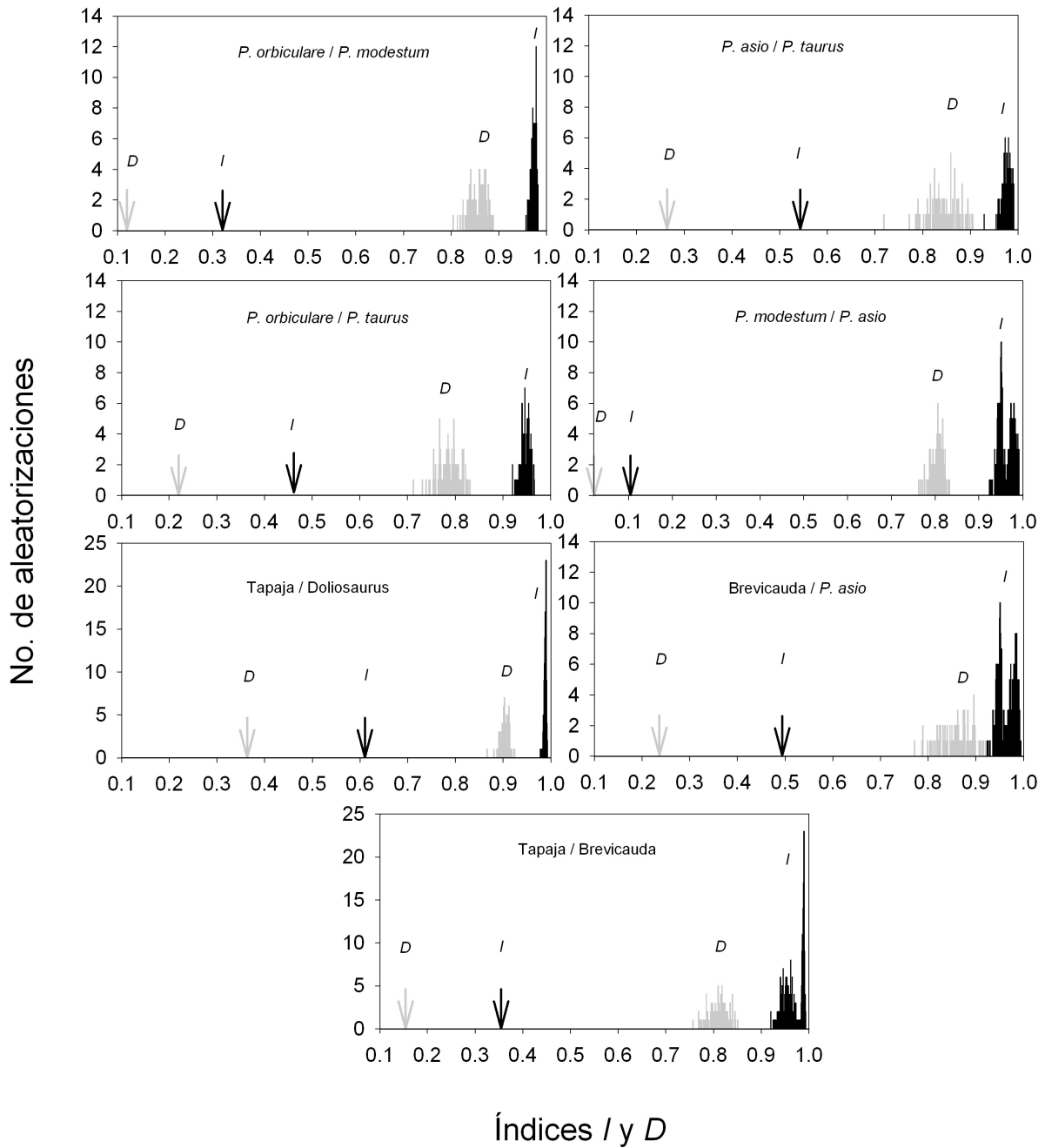


Figura 1. Pruebas de solapamiento e identidad. El valor de similitud para los modelos de nicho para la presencia actual de cada especie o clado (Flecha negra = I de Warren y flecha gris = D de Schoener) son mucho más bajas que lo esperado en la hipótesis nula de equivalencia de nicho (Barras negras = I de Warren y barras grises = D de Schoener), indicando que los dos nichos ambientales de las especies no son equivalentes.

## Referencias

- Andrews, R. M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology* 250:243-253.
- Beaumont, L. J., L. Hughes y M. Poulsen. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling* 186:250-269.
- Bryson Jr, R. W., U. O. García-Vázquez y B. R. Riddle. 2011. Diversification in the Mexican horned lizard *Phrynosoma orbiculare* across a dynamic landscape. *Molecular Phylogenetics and Evolution*
- Debandi, G., V. Corbalán, J. A. Scolaro y S. A. Roig-Juñent. 2011. Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated? *Austral Ecology* 37:329-400.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- Elith, J., M. Kearney y S. Phillips. 2010. The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1:330-342.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee y C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17:43-57.
- ESRI. 1999. ArcView GIS ver 3.2 Environmental System Research Inc., USA.
- Fielding, H. y J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49.
- Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider y C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793.
- Guillette, L. J. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94-103.
- Guillette, L. J. 1993. The evolution of viviparity in lizards. *Bioscience* 43:742-751.
- Guillette, L. J. J., R. E. Jones, K. T. Fitzgerald y H. M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus* *Herpetologica* 36:201-215.
- Güizado-Rodríguez, M. A., C. Ballesteros-Barrera, G. Casas-Andreu, V. L. Barradas-Miranda, O. Téllez-Valdés y I. H. Salgado-Ugarte. 2012. The Impact of global warming on the range distribution of different climatic groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zoological Science* 29:834-843.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hodges, W. L. 2002. *Phrynosoma* systematics, comparative reproductive ecology, and conservation of a Texas native. Ph.D. Thesis, University of Texas, Austin. USA. 197 p.
- Hodges, W. L. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 17:1230-1237.
- Holt, R. D. 1996. Adaptive evolution in source-sink environments: direct and indirect effects of density-dependence on niche evolution. *Oikos* 75:182-192.

- Holt, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:19659-19665.
- Holt, R. D. y M. S. Gaines. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6:433-447.
- Holt, R. D., R. Gomulkiewicz y M. Barfield. 2003. The phenomenology of niche evolution via quantitative traits in a 'black-hole' sink. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 270:215-224.
- Ji, X., C. X. Lin, L. H. Lin, Q. B. Qiu y Y. Du. 2007. Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1037-1045.
- Knouft, J. H., J. B. Losos, R. E. Glor y J. J. Kolbe. 2006. Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology* 87:S29-S38.
- Kozak, K. H. y J. J. Wiens. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60:2604-2621.
- Lara-Resendiz, R. A. 2008. Eficiencia de la termorregulación y modelación del nicho ecológico de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México 61 p.
- Leaché, A. D., M. S. Koo, C. L. Spencer, T. J. Papenfuss, R. N. Fisher y J. A. McGuire. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106:12418-12423.
- Leaché, A. D. y J. A. McGuire. 2006. Phylogenetic relationships of horned lizards (*Phrynosoma*) based on nuclear and mitochondrial data: Evidence for a misleading mitochondrial gene tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39:628-644.
- Li, H., Y. F. Qu, R. B. Hu y X. Ji. 2009. Evolution of viviparity in cold-climate lizards: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolutionary Ecology* 23:777-790.
- Losos, J. B. 2008a. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11:995-1003.
- Losos, J. B. 2008b. Rejoinder to Wiens (2008): Phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters* 11:1005-1007.
- Martinez-Meyer, E. y A. T. Peterson. 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* 33:1779-1789.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1995. Thermal and reproductive-biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104:101-111.
- Méndez-de la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54:521-532.
- Montanucci, R. R. 1987. A phylogenetic study of the horned lizards genus *Phrynosoma* based on skeletal and external morphology. *Contributions in Science Los Angeles*:1-36.
- Mulcahy, D. G., A. W. Spaulding, J. R. Mendelson y E. D. Brodie. 2006. Phylogeography of the flat-tailed horned lizard (*Phrynosoma mcallii*) and systematics of the *P. mcallii-platyrrhinus* mtDNA complex. *Molecular Ecology* 15:1807-1826.

- Nix, H. 1986, A Biogeographic analysis of Australian elapid snakes. *In* Atlas of the Elapid Snakes of Australia, R. Longmore (Ed.). Australian Flora and Fauna Series Australian Government Publishing Service, Canberra p. 4-15.
- Packard, G. C., C. R. Tracy y J. J. Roth. 1977. Physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and evolution of viviparity within class reptilia. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52:71-105.
- Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117.
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38:817-827.
- Peterson, A. T. y R. D. Holt. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* 6:774-782.
- Peterson, A. T., J. Soberon, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martinez-Meyer, M. Nakamura y M. B. Araujo. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, i-x, 1-314 p.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapired. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Phillips, S. J. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- Qualls, C. P. y R. M. Andrews. 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:353-376.
- Qualls, C. P., R. Shine, S. Donnellan y M. Hutchinson. 1995. The evolution of viviparity within the Australian scincid lizard *Lerista bougainvillii*. *Journal of Zoology* 237:13-26.
- Rice, N. H., E. Martinez-Meyer y A. T. Peterson. 2003. Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:369-383.
- Sherbrooke, W. C. 2003. Introduction to horned lizards of North America. University of California Press, Berkeley. 178 p.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39:1-8.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. *In* Biology of the Reptilia, C. Gans y F. Billett (eds.). Wiley and Sons, New York p. 605-694.
- Shine, R. 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58:1809-1818.
- Shine, R. y J. J. Bull. 1979. The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *The American Naturalist* 113:905-923.
- Soberón, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Stockman, A. K., R. M. Danell y J. E. Bond. 2008. D-NOVL: a program to simulate overlap between two niche-based distribution models. *Molecular Ecology Resources* 8:290-294.

- Tinkle, D. W. y J. W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 154:1-55.
- Tognelli, M. F., S. A. Roig-Juñent, A. E. Marvaldi, G. E. Flores y J. M. Lobo. 2009. An evaluation of methods for modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:347-360.
- Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883.
- Warren, D. L., R. E. Glor y M. Turelli. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33:607-611.
- Warren, D. L. y S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21:335-342.
- Webb, J. K., R. Shine y K. A. Christian. 2006. The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: Testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution* 60:115-122.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58:193-197.
- Wiens, J. J. 2008. Commentary on Losos (2008): Niche conservatism deja vu. *Ecology Letters* 11:1004-1005.
- Wiens, J. J. y C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36:519-539.
- Wiens, J. J., C. A. Kuczynski, S. Arif y T. W. Reeder. 2010. Phylogenetic relationships of phrynosomatid lizards based on nuclear and mitochondrial data, and a revised phylogeny for *Sceloporus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54:150-161.





## Discusión general

En el presente trabajo se tomó como modelo de estudio a lagartijas mexicanas de los géneros *Phrynosoma*, *Aspidoscelis*, *Sceloporus* y *Phyllodactylus*, los cuales habitan en ambientes extremos, presentan diferentes modos de reproducción y complejos patrones de termorregulación. El género *Phyllodactylus*, en el hemisferio norte, generalmente se distribuye en lugares semiáridos, tropicales e inferiores a 1000 metros; sin embargo, *P. bordai* es la especie de mayor altitud ya que alcanza los 1750 metros (Dixon, 1964), por lo cual se atribuye una ligera variación con otras especies. Además, *P. bordai* mantuvo similitudes térmicas con lagartijas nocturnas de lugares semiáridos como *H. turcicus* (Hitchcock y McBrayer, 2006), *Nephrurus stellatus* (Angilletta y Werner, 1998), *P. microphyllus* (Werner et al., 1996), *Christinus marmoratus* (Kearney y Predavec, 2000) y *P. tuberculatus* (Lara-Resendiz et al., 2013). Por el contrario, lagartijas nocturnas tropicales como *Coleonyx brevis*, *C. variegatus*, *Hemidactylus frenatus* y *Lepidodactylus lugubris* mantuvieron temperaturas ligeramente más altas (Huey et al., 1989). Esto sugiere que la población estudiada de *P. bordai* es similar a otras especies nocturnas de clima semiárido, a pesar de ser la especie que se encuentra cerca del límite de la distribución altitudinal para el género *Phyllodactylus* (Dixon, 1964).

Por otro lado, recientes investigaciones sugieren que organismos ectotérmicos en sitios desérticos tienen alta probabilidad de extinción, bajo las actuales tasas de cambio climático, debido que el cambio adaptativo en su temperatura corporal es poco probable (Dunham, 1993; Ballesteros-Barrera et al., 2007; Deutsch et al., 2008; Sinervo et al., 2010; Barrows, 2011; Gadsden et al., 2012; Güizado-Rodríguez et al., 2012). Sin embargo, el impacto debido al incremento de la temperatura ambiental depende también de la capacidad de los organismos ectotérmicos para mitigar los efectos de altas temperaturas ambientales como la aclimatación, dispersión o comportamiento termorregulador como la selección del hábitat, cambio en los patrones de actividad estacional y cambios en el periodo de reproducción (Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Kearney et al., 2009). Este trabajo mostró que las especies ovíparas del género *Phrynosoma* que habitan en zonas desérticas son vulnerables a cambios en la calidad térmica del hábitat. La principal causa fue el sobrecalentamiento que acortó el periodo

disponible para realizar sus actividades como la alimentación, reproducción y socialización, que aumentan la probabilidad de extinción local.

Además, los resultados indican un patrón de actividad crepuscular (*Sceloporus clarkii* y *Phrynosoma cornutum*). Esta observación se ha observado en trabajos previos (Harris, 1958; Williams, 1959; Mays y Nickerson, 1968). De acuerdo con Huey (1982) diversas especies de reptiles permanecen voluntariamente fuera de sus refugios para prolongar tiempo potencial de forrajeo y activamente seleccionan temperaturas corporales relativamente bajas (i. e., hipotermia voluntaria). Además, la hipotermia nocturna voluntaria produce bajas temperaturas corporales que reducen la pérdida metabólica durante la noche. Este mecanismo puede ser una respuesta para los individuos que no completaron sus actividades durante el día, a pesar de que la hipotermia voluntaria puede ser desfavorable ya que las lagartijas son más vulnerables a depredadores nocturnos. En este sentido, la adopción de actividad crepuscular puede ser un nuevo mecanismo para escapar de los efectos del calentamiento climático. Debido a la reducción forzada de su periodo de actividad (también definido como horas de restricción térmica), las especies se mantienen “activas” a pesar de la escases de luz pero que el ambiente se mantiene dentro de los requerimientos de calidad térmica.

En el presente trabajo, la  $T_o$  fue un buen reflejo de la temperatura de los microhábitats ya que los modelos biofísicos estuvieron altamente asociados a la  $T_c$  para las especies de los géneros *Phyllodactylus*, *Phrynosoma* y *Sceloporus*. La selección de microhábitats por parte de las lagartijas fue importante para realizar sus actividades biológicas cotidianas, ya que utilizaron los sitios y horarios con mayor calidad térmica en sus respectivos hábitats. Finalmente, es fundamental explorar las estrategias de termorregulación, calidad térmica y riesgo de extinción en lagartijas que presentan hábitos secretivos como *Xenosaurus*, *Xantusia* y *Lepidophyma*, las cuales presentan principalmente una estrategia tigmotérmica y que permanecen fuertemente asociadas a los refugios, con la finalidad de determinar como el incremento en la temperatura afectará su nicho térmico.

## **Conclusión general**

Los principales resultados indican que las especies nocturnas pueden explotar exitosamente los hábitats disponibles durante la noche y los refugios durante el día; además las zonas áridas les proporcionan microclimas térmicamente óptimos y estables en el ciclo día-noche para mantener su temperatura corporal dentro del intervalo preferido con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio.

Por otro lado, las especies diurnas de zonas áridas presentaron un típico patrón bimodal de termorregulación, evadiendo las temperaturas extremas a medio día, pero las altas temperaturas ambientales acortan significativamente su periodo de actividad durante la época de reproducción.

Además, las especies vivíparas presentaron el doble de probabilidad de extinguirse que las ovíparas (18 y 9%, respectivamente) debido su baja temperatura corporal (Vivíparas =  $31.8 \pm 0.31$  y Ovíparas =  $34.8 \pm 0.40$  °C). Finalmente, se prevé que la alteración en su nicho térmico provocará la extinción de especies y cambios distributivos en las próximas décadas.

El modelo fisiológico de extinción basado en phrynosomátidos de México, proyectó que en el mundo el 4 % de las poblaciones se han extinguido, para 2080 se estima que la extinción pueda llegar a 39 % y la extinción de especies podría llegar a 20%. Estas proyecciones fueron validadas con las extinciones locales de 1975 a 2009 en cuatro continentes. Lo que sugiere un colapso en la diversidad de lagartijas debido al cambio climático y a la alteración de su nicho térmico.

## **Bibliografía general**

- Andrews, R. M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology* 250:243-253.
- Andrews, R. M., T. Mathies y D. A. Warner. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs* 14:420-431.
- Angilletta, M. J., Jr y Y. L. Werner. 1998. Australian geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. *Copeia* 1998:736-742.
- Ballesteros-Barrera, C., E. Martínez-Meyer y H. Gadsden. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *Journal of Herpetology* 41:733-740.
- Barrows, C. W. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75:629-635.

- Beuchat, C. A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology* 13:135-142.
- Cahill, A. E., M. E. Aiello-Lammens, M. C. Fisher-Reid, X. Hua, C. J. Karanewsky, H. Y. Ryu, G. C. Sbeglia, F. Spagnolo, J. B. Waldron, O. Warsi y J. J. Wiens. 2013. How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 280:1-9.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy y C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024-1026.
- Cowles, R. B. y C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83:263-296.
- Cowles, R. B. y G. L. Bursleson. 1944. The sterilizing effect of high temperatures on the male germ plasm of the yucca night-lizard, *Xantusia vigilis*. *The American Naturalist* 79:417-435.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.
- Dixon, J. R. 1964. The systematic and distribution of lizards of the genus *Phyllodactylus* in North and Central America. *New Mexico State University Scientific Bulletin* 64:1-139.
- Dunham, A. E. 1993. Population responses to environmental change: physiologically structured models, operative environments, and population dynamics. *In* Biotic interactions and global change, P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver y R. B. Huey, (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, MA p. 95-119.
- Gadsden, H., C. Ballesteros-Barrera, O. Hinojosa de la Garza, G. Castañeda, C. García-De la Peña y J. A. Lemos-Espinal. 2012. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments* 83:1-9.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden, S. Poppy y C. T. Winne. 2000. The global decline of reptiles, déjà vu amphibians. *Bioscience* 50:653-666.
- Guillette, L. J. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38:94-103.
- Guillette, L. J. 1993. The evolution of viviparity in lizards. *Bioscience* 43:742-751.
- Güizado-Rodríguez, M. A., C. Ballesteros-Barrera, G. Casas-Andreu, V. L. Barradas-Miranda, O. Téllez-Valdés y I. H. Salgado-Ugarte. 2012. The Impact of global warming on the range distribution of different climatic groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zoological Science* 29:834-843.
- Harris, R. W. 1958. A nocturnal tendency in *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 1958:222.
- Hitchcock, M. A. y L. D. McBrayer. 2006. Thermoregulation in nocturnal ectotherms: seasonal and intraspecific variation in the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Journal of Herpetology* 40:185-195.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. *In* Biology of the Reptilia, C. Gans y F. H. Pough, (eds.). Academic press, New York p. 25-91.
- Huey, R. B., C. A. Deutsch, J. J. Tewksbury, L. J. Vitt, P. E. Hertz, H. J. A. Perez y T. Garland. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 276:1939-1948.
- Huey, R. B., J. B. Losos y C. Moritz. 2010. Are lizards toast? *Science* 328:832-833.
- Huey, R. B., P. H. Niewiarowski, J. Kaufmann y J. C. Herron. 1989. Thermal biology of nocturnal ectotherms - is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures. *Physiological Zoology* 62:488-504.
- Kearney, M. y M. Predavec. 2000. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* 81:2984-2996.
- Kearney, M., R. Shine y W. P. Porter. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106:3835-3840.

- Lara-Resendiz, R., D. M. Arenas-Moreno y F. I. Valle-Jiménez. 2013. *Phyllodactylus tuberculatus* (Yellow-Bellied Gecko). Body temperature. *Herpetological Review* 44:327-328.
- Lara-Resendiz, R. A. 2008. Eficiencia de la termorregulación y modelación del nicho ecológico de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México 61 p.
- Licht. 1965. The relation between preferred body temperatures and testicular heat sensitivity in lizards. *Copeia* 1965:428-436.
- Lourdais, O., R. Shine, X. Bonnet, M. Guillon y G. Naulleau. 2004. Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos* 104:551-560.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1995. Thermal and reproductive-biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104:101-111.
- Mays, C. E. y M. A. Nickerson. 1968. Nocturnal behavior in iguanid lizards and possible correlation with road kills. *Herpetologica* 24:258-259.
- Pereira, H. M., P. W. Leadley, V. Proenca, R. Alkemade, J. P. W. Scharlemann, J. F. Fernandez-Manjarres, M. B. Araujo, P. Balvanera, R. Biggs, W. W. L. Cheung, L. Chini, H. D. Cooper, E. L. Gilman, S. Guenette, G. C. Hurtt, H. P. Huntington, G. M. Mace, T. Oberdorff, C. Revenga, P. Rodrigues, R. J. Scholes, U. R. Sumaila y M. Walpole. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330:1496-1501.
- Prieto, A. A., Jr. y W. G. Whitford. 1971. Physiological responses to temperature in horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia* 1971:498-504.
- Qualls, C. P. y R. M. Andrews. 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:353-376.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39:1-8.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. *In* *Biology of the Reptilia*, C. Gans y F. Billett, (eds.). Wiley and Sons, New York p. 605-694.
- Shine, R. 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58:1809-1818.
- Sinervo, B., F. Méndez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibarquengoytia, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Werner, Y. L., N. Carrillo de Espinoza, R. B. Huey, D. Rothenstein, A. W. Salas y F. Videla. 1996. Observations on body temperatures of some neotropical desert geckos (Reptilia: Sauria: Gekkoninae). *Cuadernos de Herpetologia* 10:62-67.
- Williams, K. L. 1959. Nocturnal activity of some species of horned lizards, genus *Phrynosoma*. *Herpetologica* 15:43.