



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**ECOLOGÍA TÉRMICA DE *Callisaurus draconoides* Y SU VULNERABILIDAD AL  
CAMBIO CLIMÁTICO EN LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ANA GISEL PÉREZ DELGADILLO**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNEZ DE LA CRUZ**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA, UAEH**

**COMITÉ TUTOR: DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ**

**CÁTEDRAS CONACYT-UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA**

**Ciudad Universitaria, CD. MX., Noviembre**

**2020**



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
OFICIO CPCB/604/2020  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de abril de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **PÉREZ DELGADILLO ANA GISEL** con número de cuenta **517024870** con la tesis titulada **"Ecología térmica de *Callisaurus draconoides* y su vulnerabilidad al cambio climático en la Península de Baja California, México"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. MANUEL FERIA ORTIZ  
Vocal: DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDÓÑEZ  
Secretario: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN  
Suplente: DR. JOSÉ GAMALIEL CASTAÑEDA GAYTÁN  
Suplente: DR. JULIÁN ANDRÉS VELASCO VINASCO

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 24 de septiembre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (No 817676) para realizar este estudio de maestría. Así mismo, por el financiamiento al proyecto “Efecto del cambio climático sobre los reptiles del noroeste mexicano: conservación y medidas de mitigación” (CONACyT PDCPN 2015-1319). Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-PAPIIT) por el financiamiento al proyecto IN212119 - UNAM.

A mi tutor Dr. Fausto Méndez de la Cruz y a los miembros de mi comité, a la Dra. Norma Leticia Manríquez Morán y al Dr. Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez por sus invaluable observaciones y comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

## **Agradecimientos a título personal**

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

Al Dr. Fausto Méndez de la Cruz por aceptarme en su laboratorio y asesorarme durante la elaboración de este proyecto, por su paciencia y apoyo en diferentes ámbitos, tanto académicos como personales.

A los Dr. Manuel Feria Ortiz, Dr. Omar Hernández Ordóñez, Dra. Norma Leticia Manríquez Morán, Dr. José Gamaliel Castañeda Gaytán y al Dr. Julián Andrés Velasco Vinasco por aceptar ser parte del comité jurado. Por sus invaluable comentarios y sugerencias que mejoraron y pulieron este estudio, pero sobre todo por su tiempo para revisar el escrito y siempre tener disposición para discutir los comentarios.

A Rocío Gonzales Acosta por ayudarme en los trámites del posgrado, sin tu orientación no habría terminado la maestría.

A la Dra. Patricia Galina Tessaro por su apoyo en la organización y administración del proyecto “Efecto del cambio climático sobre los reptiles del noroeste mexicano”, por su paciencia en las salidas a campo y por darme acceso a los laboratorios del CIBNOR en La Paz, Baja California Sur.

Al Dr. (Hobo) Rafael Lara Reséndiz por su amistad, sus consejos y sugerencias que enriquecieron esta investigación, así como su disposición para ayudarme a aclarar dudas. Por alentarme a realizar manuscritos científicos.

Al M. C. Jorge Valdez Villavicencio por su valiosa ayuda en campo y su experiencia en la península de Baja California.

Al Dr. Barry Sinervo, Dr. Juan Santos y al Dr. Gabriel Caetano por su ayuda en la elaboración y aclaraciones sobre los modelos de riesgo de extinción.

A las Áreas Naturales protegidas Reserva de la Biosfera Vizcaíno, Reserva del Alto Golfo de California y Delta del Rio Colorado y a la Reserva de la Biosfera El Pinacate y Gran Desierto de Altar por permitirme el acceso y trabajar en estos increíbles lugares.

Al técnico Abelino Cota Castro por su valiosa ayuda en campo, por su amistad, confianza y por transmitir su amor innato a la naturaleza. A Franco Cota Castro† por enseñarme a capturar lagartijas arenícolas, así como a Narda Cota por su hospitalidad y llevarme a conocer ese rincón (El Capricho de Franky) en la sierra La Laguna e indigestarme de mangos.

A Rigoberto López por su ayuda y disposición en el CIBNOR Guerrero Negro. A Patricia Vázquez por el cuidado y mantenimiento de los organismos en el laboratorio. A Carlos Martínez Martínez por sus ideas y tiempo para elaborar el carril de desempeño de las lagartijas. A Horacio Sandoval Gómez por su ayuda durante mi estancia en el CIBNOR. A Yolanda Maya Delgado, Enrique Troyo Diéguez y Álvaro Gonzalo Michel por proporcionarme los datos de las estaciones meteorológicas. Finalmente, al Dr. Raúl Martínez Rincón por sus asesorías en los modelos estadísticos.

Al equipo Cachoras, por su invaluable ayuda en campo, a la Dr. Paty Galina, Dr. Fausto Méndez, Rafa Lara, Jorge Valdez, Isaí Valle, Yaredh Ramírez, Fabiola Gandarilla, Daniel Pinto, Fany Reyes, Zhenia Sainz, Giovanna Segundo, Diego Arenas y Saúl Domínguez, además de hacer las salidas de campo más amenas a pesar de las condiciones en el desierto.

A la Dra. Carolina Ureta Sánchez, Dr. Alejandro Gonzales Bernal, M. C. Francisco Muñoz Nolasco y M. C. Christian Quintero por su disposición y tiempo para revisar el manuscrito en diferentes momentos. Indudablemente, sus comentarios mejoraron el escrito.

A Faby y Natalia por darme su confianza, apoyarme y aconsejarme en los momentos difíciles. A Cyn por las buenas pláticas en el laboratorio, por su confianza y amistad. A Diego, Francisco, Adán y Saúl por su disposición en ayudarme a resolver dudas sobre ecología térmica. A Beto, Quique, Micho, Rufino, Mirna e Isela. A todos gracias por hacer más agradable y divertida esta etapa.

A Zaira y Alex por permitirme vivir con ustedes, por compartir tantos momentos, tantas comidas y bebidas de los dioses, por sus consejos y estar siempre al pendiente de mí. Fue placentero vivir con ustedes, sin olvidar al Apolo.

A Chris por recibirme en su casa en este último proceso, por compartir su tiempo y espacio conmigo.

A todos los que me abrieron las puertas de su casa y me dieron hospedaje, muchas veces sin conocerme. A Melba, Nacho, Poncho y Chimo por recibirme en Morelia. A la Dra. Paty por recibirme en La Paz. Especialmente a Yaredh, Isaí y Rafa por hacer que mi estancia en La Paz fuera más divertida, gracias por compartir su espacio y mejor aún, la hora de la comida. Probablemente olvido a alguien, una disculpa por mi mala memoria.

A Martín Cervantes por su gran calidez humana y por las buenas pláticas.

A Marco Reyes por hacer más grato una parte de este camino, por mostrarme otra perspectiva de la vida.

A mis viejos amigos, a Selene, Karla, Diana, Coco, Rubí, Laura y Gaby que a pesar del tiempo y la distancia siguen presentes. A Neto por sus buenos consejos y las largas pláticas. A Memo por estar siempre presente, por escucharme y aconsejarme, tus consejos serán el as bajo la manga.

Agradezco enormemente el esfuerzo de mi familia, a mis padres Eugenia Delgadillo y Ernesto Pérez, por su apoyo absoluto y siempre alentarme a ir en busca de algo más. A mis hermanos Ernesto Pérez y Enrique Pérez que siempre están al pendiente de mí. A mi hermana Lupita Morales por cuidarme, escucharme y aconsejarme.

Finalmente agradezco a las lagartijas *Callisaurus draconoides* por ser un excelente modelo de estudio, espero que este trabajo aporte al entendimiento de esta hermosa lagartija.

## **Dedicatoria**

Dedico este trabajo a mi familia, porque el esfuerzo y tiempo que he puesto en este proyecto ha provocado mi ausencia en diversos momentos importantes, y aun así están conmigo y me apoyan en todo.

A mis sobrinos de sangre y por convicción, porque espero que algún día este trabajo los aliente a buscar lo que más les apasiona. Que puedan disfrutar de la naturaleza tanto como yo. Y que mi trabajo sea un granito de arena para que su futuro sea mejor.

Para Pamela, Emiliano, Sebastián, Luis, Tadeo, Matías y Valeria, siempre estaré para de ustedes.

*This is my message to you:*

*Don't worry about a thing*

*Because every little thing*

*Is gonna be all right...*

Bob Marley and The Wailers

## Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	2
<b>Introducción general</b> .....	3
<b>Objetivo general</b> .....	5
<b>Antecedentes</b> .....	5
<b>Capítulo 1. Ecología térmica de la lagartija termófila <i>Callisaurus draconoides</i> a través de un gradiente latitudinal</b> .....	12
<b>Capítulo 2. Vulnerabilidad ante el cambio climático de la lagartija termófila <i>Callisaurus draconoides</i></b> .....	42
<b>Discusión general y conclusiones</b> .....	76
<b>Referencias bibliográficas</b> .....	78

## Lista de tablas y figuras

### Capítulo 1

Cuadro 1 1 Rasgos morfológicos de las tres poblaciones de <i>Callisaurus draconoides</i> , se incluye el tamaño de la muestra (N), tamaño y eso por categorías. Se muestra la media y desviación estándar de los valores.....	26
Cuadro 1 2 Rasgos termofisiológicos e índices de termorregulación de las tres poblaciones de <i>Callisaurus draconoides</i> . Los valores se muestran en grados Celsius (°C) y se presenta la media $\pm$ desviación estándar.....	27
Cuadro 1 3 Regresión lineal entre la $T_b$ y las temperaturas ambientales ( $T_a$ y $T_s$ ) de cada población. ....	28

### Capítulo 2

Cuadro 2 1 Horas de actividad ( $h_a$ ) y restricción ( $h_r$ ) de <i>Callisaurus draconoides</i> y de los tres taxones para el presente y futuro bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5. Se muestra la media $\pm$ desviación estándar.....	58
Cuadro 2 2 Probabilidad de presencia de <i>Callisaurus draconoides</i> y de los tres taxones para el presente y futuro bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5. Se muestra la media y en paréntesis el valor mínimo y máximo.....	59

### Capítulo 1

Figura 1 1 Individuo adulto de <i>Callisaurus draconoides</i> . Vista dorsal y vista ventral.....	18
Figura 1 2 Distribución de <i>Callisaurus draconoides</i> . Los círculos representan los sitios muestreados. Se muestra la temperatura promedio de los meses más cálidos en grados Celsius (°C). ....	19
Figura 1 3 Sitios de estudio. A) Desierto de San Felipe, Baja California; B) Desierto de Vizcaíno, Baja California Sur; C) Costa Central, Baja California Sur.....	21
Figura 1 4 Distribución de la temperatura operativa ( $T_e$ ) por hora durante el periodo de actividad de los organismos. A) San Felipe, B) Vizcaíno y C) Costa Central. El área sombreada es el intervalo de $T_{set}$ (Q1-Q3). Los círculos blancos con línea punteada es la $T_e$ máxima y los triángulos blancos con línea punteada es la $T_e$ mínima. Las líneas punteadas	

verticales representan en intervalo del periodo de actividad de los organismos. Los valores se muestran con media y error estándar.....	28
Figura 1 5 Distribución de la $T_b$ (izquierda) de <i>Callisaurus draconoides</i> y la temperatura operativa ( $T_e$ ; derecha) de los sitios contrastantes. A - B: población de San Felipe; C - D: población de Vizcaíno; E - F: población de la Costa Central. El área sombreada indica el intervalo de $T_{set}$ (Q1-Q3), las líneas verticales gris y negra muestran la media de $CT_{min}$ y $CT_{max}$ , respectivamente. El porcentaje de $T_b$ y $T_e$ , por debajo, dentro y fuera del intervalo de $T_{set}$ .	30

## Capítulo 2

Figura 2.1 Individuo adulto de <i>Callisaurus draconoides</i> . Vista dorsal y vista ventral.....	49
Figura 2.2 Distribución de <i>Callisaurus draconoides</i> . Los círculos representan los sitios muestreados. Se muestra la temperatura promedio de los meses más cálidos en grados Celsius (°C).	51
Figura 2.3 Sitios de estudio. A) Desierto de San Felipe, Baja California; B) Desierto de Vizcaíno, Baja California Sur; C) Costa Central, Baja California Sur.....	51
Figura 2.4 Probabilidad de presencia de <i>Callisaurus draconoides</i> a través de toda la distribución al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. Las estrellas indican los sitios de estudio.....	60
Figura 2 5 Probabilidad de presencia del taxón San Felipe al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. La estrella indica el sitio de estudio.....	61
Figura 2.6 Probabilidad de presencia del taxón del Desierto del Vizcaíno al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. La estrella indica el sitio de estudio. ....	62

## Resumen

La temperatura es uno de los factores abióticos que tiene variación espacio-temporal en ambientes heterogéneos y esto influye en las características de historia de vida de los organismos ectotermos. La respuesta de los organismos dependerá de las capacidades intrínsecas que estos poseen y se verá reflejada en diversos aspectos fisiológicos, de comportamiento y su vulnerabilidad ante efectos del cambio climático. Por lo tanto los estudios sobre ecología térmica de escamados que se encuentran en ambientes contrastantes, permiten determinar la plasticidad de los rasgos fisiológicos y evaluar modelos de distribución basados en sus requerimientos térmicos y parámetros climáticos del hábitat. El presente estudio usó como modelo de estudio a la lagartija cola de cebra (*Callisaurus draconoides*) para 1) evaluar el efecto de diferentes condiciones ambientales en los requerimientos térmicos fisiológicos y estrategias conductuales de tres poblaciones a través de un gradiente latitudinal y 2) evaluar la vulnerabilidad al riesgo de extinción en toda su distribución y de tres linajes que se encuentran en la península de Baja California, bajo escenarios de cambio climático. Se registraron los rasgos fisiológicos de los organismos y se implementaron protocolos para determinar la eficiencia en la termorregulación y la calidad térmica del hábitat. Por otro lado, para estimar la vulnerabilidad de la especie se usó un enfoque ecofisiológico basado en las horas de actividad y restricción. Los resultados mostraron que los individuos de las poblaciones de *C. draconoides* implementan diferentes estrategias conductuales, así como patrones de termorregulación en ambientes con calidad térmica baja. Sin embargo, los requerimientos térmicos se mantuvieron similares a través del gradiente latitudinal. En cuanto a las proyecciones de distribución potencial, *Callisaurus draconoides* se podría beneficiar por el aumento en la temperatura ambiental al incrementar el área de distribución con condiciones térmicas adecuadas hacia zonas áridas del noreste de México y Sureste de Estados Unidos, aunado a un incremento en las horas de actividad. En contraste, las proyecciones del linaje del Desierto del Vizcaíno mostraron un aumento en las horas de restricción y disminuyó la probabilidad de presencia en los escenarios futuros. Se deben considerar diversos factores intrínsecos y extrínsecos para determinar el grado de vulnerabilidad de esta especie ante efectos de cambio climático.

## **Abstract**

Temperature is one of abiotic factors with spatio-temporal variation in heterogeneous environments and influence on the life history characteristics of ectotherms. The response of organisms will depend on the intrinsic capacities that they possess and will be reflected in various physiological and behavioral aspects as well as their vulnerability to the effects of climate change. Therefore, studies on the thermal ecology of squamata found in contrasting environments allows us to determine the plasticity of physiological features and evaluate distribution models based on thermal requirements and climatic parameters. The present study used the *Callisaurus draconoides* species as a model to evaluate the effect of different environmental conditions on the physiological thermal requirements and behavioral strategies of three populations through a latitudinal gradient. In addition, assess the vulnerability to extinction risk throughout its distribution and of three lineages found in the Baja California peninsula, under climate change scenarios. Different physiological traits of the organisms were recorded and protocols were implemented to determine the efficiency in thermoregulation and the thermal quality of the habitat. Moreover, an eco-physiological approach based on hours of activity and restriction was used to estimate the vulnerability of the species complex. The results showed that *C. draconoides* populations implement different behavioral strategies, as well as thermoregulation patterns in environments with low thermal quality; however, the thermal requirements remained similar across the latitudinal gradient. Regarding the potential distribution projections, the *C. draconoides* species could benefit from the increase in environmental temperature by increasing its distribution area with adequate thermal conditions towards arid lands of the northeast of Mexico and the Southeast of the United States, coupled with an increase in hours of activity, even in the most severe climate change scenarios. In contrast, the projections of the lineage of Vizcaino Desert showed an increase in hours of restriction and decreased the probability of presence in future scenarios. Various intrinsic and extrinsic factors must be considered to determine the degree of vulnerability of this species to the effects of climate change.

## Introducción general

Los desiertos y zonas áridas (englobado como zonas áridas) son biomas únicos y complejos que frecuentemente están aislados de regiones similares, por lo que ha sido difícil definirlos y delimitarlos de forma concreta (Laity, 2009; Whitford y Duval, 2019). Se ha estimado que estas regiones ocupan el 33.6 % (41, 000,000 km<sup>2</sup>) de la superficie continental, con un incremento en las últimas décadas del 10 %, debido a la desertificación de origen climático y a la pérdida y modificación del hábitat (Laity, 2009; D'Odorico et al., 2013; Ezcurra y Mellink, 2013). La principal característica para definir estas zonas es el grado de aridez, que se estima mediante el déficit de presión de vapor (Laity, 2009; D'Odorico et al., 2013). Además, se deben considerar otros factores como las características geomorfológicas (características del relieve), biológicas (tipo de vegetación) y climáticas (Laity, 2009). Por lo tanto, las zonas áridas son ambientes heterogéneos que tienen una amplia variación en tiempo y espacio de los recursos disponibles. Por ejemplo, la temperatura del aire y sustrato pueden alcanzar durante el día los 49 y 70°C en los meses cálidos de primavera y hasta 57 y 80 °C durante el verano, respectivamente. En contraste, las temperaturas nocturnas e invierno pueden descender por debajo de los 0 °C (Cowles y Bogert, 1944; Ezcurra y Mellink, 2013).

En los últimos cuarenta años se ha puesto gran énfasis en el estudio de la disposición espacio-temporal de los recursos, principalmente los recursos térmicos en ambientes heterogéneos y la respuesta de los reptiles a esta variación climática. La reacción de los organismos dependerá de las capacidades fisiológicas, morfológicas y de comportamiento que estos poseen, y se reflejará en los patrones de actividad, uso de hábitat (Frost y Bergmann, 2012; Gerson, 2016), selección de hábitat (Newbold y MacMahon, 2014), periodo reproductivo (Miles et al., 2000), termorregulación (Hertz et al., 1993) y su vulnerabilidad ante efectos del cambio climático (Lara-Reséndiz et al., 2015; Griffis-Kyle et al., 2018). Flesch et al. (2017) realizaron un estudio a largo plazo en el Desierto Sonorense, donde encontraron que diversos factores extrínsecos e intrínsecos influyen en la abundancia de los escamados. Por ejemplo, con el aumento de la temperatura ambiental y disminución de la precipitación, hubo un decremento en la abundancia de la mayoría de las especies estudiadas, a excepción de la lagartija de árbol (*Urosaurus ornatus*), que presentó una

temperatura corporal baja, periodo de reproducción en invierno y primavera, patrones de actividad estacional y hábitos arborícolas, que en conjunto reducen su exposición a los factores abióticos extremos. Por lo tanto, es importante realizar estudios que incluyan aspectos ecofisiológicos de los organismos para evaluar su vulnerabilidad ante cambios en las condiciones ambientales, tomando en cuenta la sensibilidad de estos y los factores estresantes a los cuales están sometidos (Flesch et al., 2017; Griffis-Kyle et al., 2018).

Por otro lado, la península de Baja California presenta una amplia variación geográfica con hábitats contrastantes, que resultaron de la suma de los procesos geológicos, su extensión latitudinal, intrincada topografía y climas (Murphy y Murphy, 1983; Grismer, 2002a). Por lo que es un sitio de gran interés para realizar estudios sobre la variación clinal y evolución de diversos rasgos ecofisiológicos de los organismos a través del gradiente latitudinal (Murphy y Murphy, 1983; Grismer y McGuire, 1996; Riddle et al., 2000; Gottscho, 2015; Valdivia-Carrillo et al., 2017; Lara-Resendiz et al., 2019). De forma general, en la región noroeste de la península se encuentran ambientes templados de tipo mediterráneo, mientras que en la porción sur predominan ambientes tropicales, con una transición de zonas áridas entre estos dos ambientes (Grismer, 2002b; González-Abraham et al., 2010). Debido a esta amplia gama de ambientes, se han clasificado las regiones ecológicas principalmente por su tipo de clima y vegetación (Grismer, 2002b; Murphy y Méndez-de la Cruz, 2010). González-Abraham et al. (2010) definieron las ecorregiones desérticas por su ubicación respecto al gradiente norte-sur y la influencia de lluvias frontales de invierno desde el norte y los ciclones tropicales en el sur, además de la cercanía al Golfo de California o al océano Pacífico que determina la temperatura del aire y la influencia de la niebla en la costa.

En particular *Callisaurus draconoides* se encuentra en todas las ecorregiones desérticas de la península de Baja California, aunado a que es un saurio termófilo que habita ambientes heterogéneos, con temperaturas altas y cobertura vegetal escasa (Grismer, 2002b; Degenghardt et al., 2005; González-Abraham et al., 2010), por lo que es un buen modelo de estudio para conocer la respuesta de los organismos a las variaciones térmicas dentro de un gradiente latitudinal. Además del posible impacto que el aumento en la temperatura ocasionado por el cambio climático global sobre en esta especie.

## **Objetivo general**

Describir aspectos de la ecología térmica de *Callisaurus draconoides* en ambientes contrastantes y estimar la vulnerabilidad de la especie ante efectos del cambio climático.

## **Antecedentes**

### *Ecología térmica*

Los escamados son un buen modelo de estudio por sus características de historia de vida, su estrecha relación con las condiciones ambientales y su dependencia de la estructura del microhábitat (Camargo et al., 2010). Los estudios sobre ecología térmica en estos organismos son importantes para comprender temas relacionados con ecología, fisiología, comportamiento, evolución y recientemente determinar la plasticidad de los rasgos fisiológicos en ambientes contrastantes y estimar patrones de distribución basados en los requerimientos térmicos y parámetros climáticos (Huey y Slatkin, 1976; Angilletta et al., 2002; Kearney y Porter, 2009; Sinervo et al., 2010; Vickers et al., 2011; Muñoz et al., 2014; Domínguez-Guerrero et al., 2019). Los primeros trabajos sobre termorregulación fueron realizados por Cowles y Bogert (1944), quienes observaron que las lagartijas tenían la capacidad de adecuar su temperatura corporal para llevar a cabo sus procesos biológicos. Posteriormente, Huey y Slatkin (1976) fueron los primeros en establecer un método para analizar la relación entre las temperaturas corporales de los organismos con las temperaturas ambientales, incluyendo los posibles factores que intervienen en la termorregulación, sus costos y beneficios. Por lo tanto, se puede evaluar la regulación de la temperatura mediante el análisis de regresión entre la temperatura corporal y las temperaturas ambientales (temperatura del aire y la temperatura del sustrato;) y deducir el mecanismo para la absorción y dispersión de calor (conducción y convección); sin embargo, estas variables no son las únicas que determinan las condiciones térmicas de un organismo (Avery, 1982).

Recientemente, Hertz et al. (1993) plantearon un protocolo para evaluar la termorregulación en ectotermos mediante tres variables: la temperatura corporal de un organismo activo ( $T_b$ ); la temperatura preferida en un gradiente térmico ( $T_{sel}$ ); y la temperatura operativa registrada con modelos nulos ( $T_e$ ). Con estas variables es posible evaluar la eficiencia de la termorregulación ( $E$ ) con base en la precisión del organismo para

mantener la temperatura corporal dentro de los intervalos de temperatura preferidos ( $\overline{de}$ ) y la calidad térmica del ambiente ( $\overline{de}$ ), es decir, la capacidad del ambiente para proporcionar las condiciones adecuadas que permita la sobrevivencia de los organismos (Lara-Reséndiz et al., 2014b). Finalmente, se ha incluido el índice de eficiencia térmica  $\overline{de} - \overline{db}$ , el cual permite determinar cuántos grados (°C) se alejan los organismos del termoconformismo (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001).

Por su parte, Vickers et al. (2011) ajustaron el modelo costo-beneficio de la termorregulación antes mencionado para ambientes heterogéneos de alto costo, donde la  $T_e$  se presenta por encima de los intervalos de  $T_{sel}$ . Teóricamente los organismos que se encuentran en ambientes de alto costo tendrían una tendencia al termoconformismo, es decir disminuir el comportamiento termorregulador y evitar mayor gasto energético. Sin embargo, los autores demostraron que las especies del género *Carlia* deben esforzarse para mantener la precisión y eficiencia termorreguladora en ambientes de baja calidad térmica, con el fin de disminuir el riesgo de muerte por las altas temperaturas. Además, estos organismos mantienen su  $T_b$  por encima de la  $T_{sel}$  durante el periodo de actividad diario y anual, a pesar de que aumenta la calidad térmica en diferentes momentos del día y entre estaciones. Por lo que estas estrategias les permiten tener ventajas en su desempeño.

Estos protocolos se han implementado para el estudio de ectotermos que habitan en desiertos, donde las condiciones ambientales son únicas; con altas fluctuaciones en la temperatura y poca precipitación (Cowles y Bogert, 1944). Diversos autores han registrado que la mayoría de las lagartijas diurnas que se encuentran en estos sitios son precisas y eficientes al termorregular en ambientes con baja calidad térmica (DeWitt, 1967; Lara-Reséndiz et al., 2015; Kirchhof et al., 2017). Lara-Reséndiz et al. (2014) evaluaron la termorregulación de *Phrynosoma macleayi* en el desierto Sonorense, los cuales encontraron que esta lagartija es termófila, mantiene su  $T_b$  (38 °C) por encima de la  $T_{sel}$  (35 °C), además de ser eficiente y precisa al termorregular ( $E= 0.82$ ,  $\overline{db} = 1.5$ , respectivamente) a pesar de las restricciones de la temperatura ambiental y de la baja calidad térmica ( $\overline{de}= 8.3$ ), por lo que deben implementar diferentes estrategias termorreguladoras, como actividad diaria bimodal para evitar las altas temperaturas de medio día.

### *Variación geográfica*

A principios de los años cuarenta, encontraron que especies cercanas del género *Sceloporus* en Norteamérica tenían una temperatura corporal similar, aun cuando los organismos se encontraban en hábitats contrastantes (Cowles y Bogert, 1944; Bogert, 1949). A partir de estas observaciones se desarrollaron diversos estudios para comprender la influencia de la variación geográfica en diversos rasgos fisiológicos entre poblaciones de una misma especie y entre especies (Sinervo, 1990; Sears y Angilletta Jr., 2003; Sears, 2005).

Los requerimientos térmicos de organismos ectotermos se han comparado a través de gradientes altitudinales y latitudinales (Andrews, 1998; Catenazzi et al., 2005; Medina et al., 2009; Muñoz et al., 2014; Artacho et al., 2017; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). Uno de los patrones que se ha observado, es que los organismos de poblaciones que se encuentran en sitios de elevación alta y hábitats fríos tengan requerimientos térmicos más bajos en comparación con los organismos de elevación baja y sitios cálidos. Weatherhead et al. (2012) registraron que la población de *Pantherophis obsoleta* (termorregulador activo de noche y termoconformista de día) de mayor latitud (sitio frío) tiene  $T_b$  más baja en comparación con las poblaciones de media y baja latitud. Esto se debe a que el ambiente y la baja calidad térmica influyen en los requerimientos térmicos de las poblaciones. Sin embargo, estas diferencias pueden ser poco variables (Andrews, 1998)

Por otro lado, los requerimientos térmicos de los organismos se mantienen constantes entre las poblaciones de una misma especie y entre especies cercanas que se encuentran en sitios contrastantes. Huey et al. (2003) retomaron la idea de que el comportamiento termorregulador puede disminuir la variación en la  $T_b$  de los organismos ectotermos. Los autores contrastaron la  $T_b$  de lagartijas *Anolis cristatellus* con la temperatura de modelos nulos (similares en forma y tamaño a los individuos) a través de un gradiente altitudinal y encontraron que la  $T_c$  de los organismos varía 7.3 °C entre sitios y temporada, mientras que la  $T_e$  de los modelos nulos varía 13.8 °C bajo las mismas condiciones. Los autores concluyeron que la capacidad de termorregular por medio de cambios en el comportamiento entre las poblaciones permite amortiguar la heterogeneidad del ambiente térmico y por ende, los rasgos térmicos se mantienen constantes. Este fenómeno fue denominado como efecto “Bogert” y se ha observado en diferentes especies de lagartijas (Catenazzi et al., 2005;

Muñoz et al., 2014; Farallo et al., 2018). Sepúlveda et al. (2008) estudiaron la plasticidad térmica de tres poblaciones de *Microlophus atacamensis* (norte, centro y sur de Chile), donde encontraron diferencias intrapoblaciones en la temperatura corporal, pero no interpoblaciones, es decir, la  $T_b$  varía entre categorías pero no varía geográficamente. En este mismo trabajo, la  $T_{sel}$  fue constante entre las localidades y estaciones, por lo que sugieren que las poblaciones de este escamado compensan las variaciones térmicas del ambiente principalmente por medios conductuales. Además los índices de termorregulación sugieren que esta especie, a través de su distribución geográfica puede ser termoconformista o termorregulador activo.

#### *Termorregulación en Callisaurus draconoides*

La lagartija cola de cebra *Callisaurus draconoides* pertenece a la familia Phrynosomatidae, y se considera dentro del grupo arenícola junto con las lagartijas del género *Uma* y las lagartijas sordas de los géneros *Cophosaurus* y *Holbrookia* (de Queiroz, 1989; Leaché et al., 2015). Esta lagartija arenícola tiene una distribución amplia, desde el suroeste de los Estados Unidos continuando en el noroeste de México, en donde se le puede encontrar en Sonora, Sinaloa, la Península de Baja California y 13 Islas del Golfo de California y el océano Pacífico (Adest, 1987; Grismer, 2002b; Degenghardt et al., 2005). Diversos autores han realizado estudios taxonómicos, filogenéticos y filogeográficos para definir las relaciones evolutivas que hay entre los taxones que lo integran (de Queiroz, 1989; Grismer, 2002b; Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015). Actualmente, se reconocen diez taxones dentro del complejo *Callisaurus*, de las cuales cinco se encuentran en la Península de Baja California: *C. draconoides draconoides* se encuentra en la región del Istmo de la Paz y es el taxón basal del clado, posteriormente divergieron *C. draconoides carmensis* que se encuentra en las planicies de Magdalena e Isla del Carmen y *C. draconoides crinitus* considerado taxón monofilético que se encuentra en el Desierto del Vizcaíno, además divergieron *C. draconoides splendidus* que se encuentra en la Isla Ángel de la Guarda y *C. draconoides rhodostictus* que se distribuye en el Desierto de San Felipe y el Desierto Central (Adest, 1987; Grismer, 2002b; Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015). Finalmente, en el continente divergieron cuatro taxones más (*C. draconoides brevipes*, *C. draconoides myurus*, *C. draconoides bogerti*, *C. draconoides inusitatus* y *C. draconoides ventralis*; Lindell et al.,

2005). Es importante resaltar que los taxones tienen un área de distribución bien definidas en ecorregiones separadas, sin embargo en los límites de distribución pueden encontrarse zonas de hibridación (Grismer, 2002b; Lindell et al., 2005).

Esta especie ha sido ampliamente estudiada, los primeros trabajos que se realizaron fueron sobre la ecología de la lagartija en diferentes sitios de su distribución (Vitt y Ohmart, 1977). Además se han realizado estudios que abarcan diversos temas como las tasas metabólicas en organismos activos (Karasov y Anderson, 1998), ciclo reproductor (Goldberg, 2015), filogeografía (Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015), caracterización y uso de la cola (Eifler y Eifler, 2010), periodos de actividad (Tanner y Krogh, 1975), demografía y uso de hábitat (Gerson, 2016). Así como el desempeño locomotor y los efectos que tienen diferentes tipos de sustratos e inclinación (Irschick y Jayne, 1999; Korff y McHenry, 2011; Tulli et al., 2012).

En cuanto a estudios sobre termorregulación, diversos autores mencionan que *C. draconoides* tiene una  $T_b$  media de 38 a 39.1°C, con un intervalo de 34.4 a 40.2°C (Soulé, 1963; Brattstrom, 1965). Pianka y Parker (1972) registraron que existe una correlación positiva entre la temperatura del aire y la  $T_b$  ( $N = 334$ ), además estimaron la  $T_{sel}$  (38.1 °C) en un gradiente térmico en laboratorio. Finalmente, encontraron que existe una diferencia estadística significativa entre la  $T_b$  y la  $T_{sel}$ , sugiriendo que en la naturaleza, las lagartijas pueden estar activas a temperaturas corporales altas (~ 40 °C). Sin embargo, otros autores registraron una correlación positiva entre la temperatura del sustrato y la  $T_b$  de este organismo (Packard y Packard 1970). Finalmente, registraron la temperatura letal de *C. draconoides* en 45 °C (Cowles y Bogert, 1944). Muth (1977a) relacionó la temperatura corporal de esta lagartija con diferentes posturas: postrado ( $T_b = 39.92$  °C), cuerpo elevado con la cola abajo ( $T_b = 40.5$  °C) y cuerpo elevado ( $T_b = 42.7$ °C); el autor sugiere que los cambios en la  $T_b$  se deben a que los organismos toman diferentes posturas, por lo tanto la tasa de pérdida y ganancia de calor se modifica debido a la interacción de la velocidad del viento y temperatura del aire. Sin embargo, las posturas asociadas a tasas de ganancia de calor no siempre reflejan un comportamiento termorregulador.

Particularmente en la península de Baja California se han realizado pocos trabajos sobre la termorregulación de esta especie. Sin embargo, Soulé (1963) estimó la  $T_b$  de nueve

especies que se distribuyen en el área y encontró una correlación positiva entre la  $T_b$  y  $T_a$  de *C. draconoides*, además la  $T_b$  (38.6°C) fue similar a las de los otros géneros arenícolas como *Uma* y *Holbrookia*.

#### *Cambio climático y riesgo de extinción*

En los últimos años se han usado modelos biogeográficos para predecir la respuesta de los escamados a los efectos del cambio climático junto con variables como la transformación de la vegetación, precipitación y temperatura ambiental (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Tingley et al., 2013; Westphal et al., 2016). Gadsden et al. (2012) modelaron la distribución geográfica de dos especies del norte de México bajo un escenario de cambio climático y la modificación de la cobertura vegetal por efectos antropogénicos, sus proyecciones indican que para el 2050, solo el 25% del hábitat estará disponible para *Crotaphytus antiquus*, mientras que el 16% para *Sceloporus cyanostictus*. En cambio, otros estudios sugieren que algunas especies de desierto tiene la capacidad de migrar a lugares que les ofrezcan mejores condiciones térmicas. Por ejemplo, para las especies de tortuga *Gopherus agassizii* y el lagarto *Sauromalurus aeters* se predice una reducción en el área de distribución actual del 88% y 92% respectivamente en el desierto de Mojave, pero en el desierto de Sonora cambiará su área de distribución a zonas elevadas y lejanas, donde actualmente son más frías y húmedas (Barrows, 2011).

Para comprender mejor el efecto del cambio climático en los organismos es necesario integrar variables biológicas a los modelos (Huey et al., 2012). Kearney y Porter (2009) realizaron proyecciones de la vulnerabilidad de organismos ectotermos (reptiles e insectos) combinando modelos nulos ( $T_o$ ) y las estrategias termorreguladoras con variables climáticas, vegetación, topografía y temperatura del aire. Los autores encontraron que las especies que habitan en desiertos y trópicos podrían tener una reducción en la actividad a causa del cambio climático, sin embargo, las estrategias conductuales podrán amortiguar el impacto si hay disponibilidad de cobertura vegetal.

Por otro lado, Sinervo et al. (2010) propusieron un modelo de riesgo de extinción basado en las horas de restricción ( $h_r$ ) que las especies presentan cuando la temperatura ambiental sobrepasa el umbral de la temperatura corporal, limitando el periodo de actividad del organismo. Los autores compararon múltiples estudios de especies del género *Sceloporus*

en México y observaron que el 12 % de las poblaciones se extinguieron entre 1975 y 2009. Para determinar si estas extinciones se debían a una disminución del periodo de actividad a causa de las temperaturas ambientales altas, los autores registraron la  $T_o$  en sitios donde se encontraba *Sceloporus serrifer* (ausente recientemente y persistente) para determinar la  $h_r$  durante el periodo reproductivo. Además, observaron una correlación positiva entre las  $h_r$  y la temperatura máxima del ambiente ( $T_{max}$ ), con estos parámetros estandarizaron una ecuación para obtener las  $h_r$  como función de  $T_{max}$  y  $T_b$ , dado por  $h_r = 3.16 + 0.74 * (T_{max} - T_b$ ; Eq. S2). El modelo mostró que *S. serrifer* tiene un umbral de 4 horas de restricción, por lo que si sobrepasa este valor se considera en extinción. Adicionalmente, ajustaron el modelo de riesgo de extinción para otros miembros de la familia Phrynosomatidae y otras 34 familias de lacértidos mediante la calibración de la ecuación antes mencionada, por lo que usaron la  $T_b$  de cada especie y la  $T_{max}$  de los sitios georeferenciado para calcular el umbral de extinción ( $h_r$  \_limite). Por último, se corroboró la correspondencia entre las extinciones locales observadas y las extinciones locales predichas por el modelo en poblaciones de las familias de lacértidos; además de proyectarlas a futuro bajo escenarios de cambio climático (Sinervo et al., 2010; Ceia-Hasse et al., 2014). Este modelo se ha usado ampliamente para estimar la vulnerabilidad de diversas especies ante el incremento de la temperatura por efectos del cambio climático. Estos estudios abarcan especies que se distribuyen en zonas tropicales (Pontes-da-Silva et al., 2018), zonas templadas (Kubisch et al., 2015) y zonas áridas (Lara-Reséndiz et al., 2015; Kirchhof et al., 2017; Vicenzi et al., 2017; Lara-Resendiz et al., 2019)

## **Capítulo 1. Ecología térmica de la lagartija termófila *Callisaurus draconoides* a través de un gradiente latitudinal**

*La unión pacífica de elementos ambientales contrastantes como el desierto y el mar embellece esta región con una belleza mística que no se encuentra en ningún otro lugar.*

*Esta particularidad, junto con el terreno accidentado convierte a la península de Baja California en una región llena de misterio e intriga, una de las últimas fronteras biológicas del desierto de Norte América.*

L. Lee Grismer, 2002

## Resumen

Los escamados de desierto necesitan regular su temperatura corporal dentro de un intervalo específico en respuesta de temperaturas ambientales extremas. La variación en la disponibilidad de los recursos térmicos a través de gradientes altitudinales y latitudinales influye en los parámetros térmicos fisiológicos y el comportamiento termorregulador. En algunas especies, los requerimientos térmicos entre poblaciones pueden variar en relación con las condiciones ambientales. En otras especies, los parámetros fisiológicos pueden ser similares a través de gradientes geográficos. En este estudio, se evaluó y comparó los requerimientos térmicos y las estrategias termorreguladoras de *Callisaurus draconoides* en ecorregiones desérticas contrastantes a través de un gradiente latitudinal. Para evaluar la capacidad termorreguladora de *Callisaurus draconoides*, la temperatura corporal de los organismos al momento de su captura, la temperatura seleccionada en laboratorio, la temperatura operativa mediante modelos nulos en sitios contrastantes. Se analizó y comparó entre poblaciones la precisión y eficiencia térmica, así como la calidad térmica del hábitat de acuerdo a los protocolos establecidos. Los resultados mostraron que las poblaciones de *C. draconoides* mantienen requerimientos térmicos y tolerancia térmicas similares a través de su distribución. Además, los individuos fueron precisos y eficientes en la termorregulación en ambientes con baja calidad térmica. Por lo tanto, pese a ocupar diferentes ecorregiones a través de su distribución en la península de Baja California, no se encontraron diferencias interpoblacionales en los requerimientos térmicos, siendo el comportamiento termorregulador eficiente para amortiguar las condiciones ambientales, el tipo de hábitat característico de cada región, y su ubicación latitudinal.

Nuestros Palabras clave: Heterogeneidad térmica, ecoregiones desérticas, península de Baja California, eficiencia en la termorregulación.

## **Abstract**

Desert squamates need to regulate their body temperature within a specific range in response to extreme temperatures. Variation in the availability of thermal resources through altitudinal and latitudinal gradients influence the thermal physiological traits and behavioral thermoregulation of organisms. In some species, the physiological requirements between populations can vary correlated with environmental conditions. In other species, the physiological parameters may remain similar across geographic gradients. In this study, we evaluated and compared the thermal requirements and thermoregulatory strategies of lizard (*Callisaurus draconoides*) that inhabits contrasting desert ecoregions across latitudinal gradients. To assess the capacity of *C. draconoides* to thermoregulate, we recorded their field body temperature during periods of activity, the preferred body temperature in a laboratory thermal gradient and the operative temperature using null models in contrasting sites. We analyzed and compared among populations the precision, effectiveness and thermal quality index using established protocols. We found that *C. draconoides* maintains similar thermal requirements and thermal tolerances across their distribution. Furthermore, their thermoregulation was accurate and effective in low thermal quality environments. Therefore, despite occupying different ecoregions throughout Baja California peninsula, the thermoregulatory behavior of *C. draconoides* is essential to buffer environmental conditions and avoid overheating in each ecoregion and latitude.

**Keywords:** Thermal heterogeneity, desert, ecoregions, Baja California peninsula, effectiveness of thermoregulation.

## 1. Introducción

La temperatura ambiental cambia a través de gradientes latitudinales y altitudinales, lo cual da como resultado una heterogeneidad en los recursos térmicos (Grant y Dunham, 1990). Esta variación en la temperatura genera cambios en las características de historia de vida de las poblaciones de organismos ectotermos de distribución amplia, ya que se espera que los organismos puedan estar bajo presiones selectivas diferentes a lo largo de su intervalo de distribución (Bashey y Dunham, 1997; Sears, 2005; Angilletta, 2009). Los efectos de la variación geográfica se ven reflejados en diversos aspectos como la tasa metabólica, tamaño corporal, tasa de crecimiento y temperatura corporal de los organismos activos en campo ( $T_b$ ; por sus siglas en inglés; Sinervo, 1990; Andrews, 1998; Sears, 2005).

La  $T_b$  es uno de los rasgos ecofisiológicos más importantes para los escamados (serpientes y lagartijas), ya que influye directamente en su desempeño y adecuación (Avery, 1982; Angilletta, 2009). Por lo tanto, al ser organismos dependientes de la temperatura ambiental han desarrollado estrategias fisiológicas y conductuales que les permiten termorregular para mantener su  $T_b$  dentro o cerca de del intervalo de temperatura preferidas ( $T_{pref}$ , (Angilletta, 2009) y así realizar y maximizar todas sus actividades biológicas (e.g. digestión, reproducción, forrajeo y locomoción) incluso en ambientes térmicos altamente variables (Avery, 1982). Los estudios sobre fisiología térmica de escamados a través de gradientes geográficos han mostrado que existen dos patrones. Por un lado, los requerimientos térmicos de las poblaciones de algunas especies varían junto con las condiciones ambientales, lo cual produce diferencias en la  $T_b$ ,  $T_{pref}$  y tolerancias térmicas, que reflejan la aclimatización y adaptación de estos rasgos fisiológicos (Grant y Dunham, 1990; Sepúlveda et al., 2008; Muñoz et al., 2014; Artacho et al., 2017). Por otro lado, en taxones filogenéticamente cercanos, tienden a presentar poca variación en la fisiología térmica a través de gradientes geográficos, esto como resultado de caracteres que se mantienen entre las poblaciones (Andrews, 1998; Huey et al., 2003; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019). En este contexto, el comportamiento termorregulador disminuye la variación en la fisiología térmica, y les permite compensar las fluctuaciones térmicas en hábitats contrastantes (Muñoz et al., 2014; Farallo et al., 2018).

Además, cada sitio puede presentar cierta complejidad térmica ambiental derivado de la heterogeneidad a través de gradientes geográficos. Por ejemplo, las zonas áridas se caracterizan por una amplia variación en la temperatura diaria y estacional, donde el sustrato puede alcanzar temperaturas cercanas a los 80 °C (Cowles y Bogert, 1944). Se ha visto que los escamados que se encuentran en este tipo de hábitats suelen llevar a cabo sus actividades biológicas a una temperatura corporal alta (~39 °C; Pianka y Parker, 1972; Lara-Reséndiz et al., 2014). Sin embargo, estos organismos tienen un riesgo alto de comprometer su supervivencia si su  $T_b$  excede sus límites de tolerancia térmica máxima (Cowles y Bogert, 1944; Bashey y Dunham, 1997; Vickers et al., 2011; Lara-Reséndiz et al., 2015). Por lo tanto, los organismos deben implementar estrategias de comportamiento (seleccionar microhábitats térmicos adecuados o buscar refugio) para mantener su  $T_b$  dentro de un intervalo específico y evitar el sobrecalentamiento, en las horas con temperaturas más cálidas (Huey, 1982; Bashey y Dunham, 1997; Tewksbury et al., 2008; Vickers et al., 2011; Lara-Reséndiz et al., 2015). Sin embargo, dichas estrategias pueden tener costos en la termorregulación, ya que pueden aumentar la tasa de mortalidad y gasto energético (e.g. exposición a depredadores), así como disminuir el tiempo dedicado a realizar otras actividades como el forrajeo, cortejo y reproducción (Huey y Slatkin, 1976; Adolph, 1990; Angilletta, 2009).

La lagartija cola de cebra (*Callisaurus draconoides*) es un organismo termófila, es decir, requieren temperaturas altas para llevar a cabo sus actividades biológicas (Jones y Lovich, 2009). Esta especie tiene una amplia distribución, habita áreas desde el suroeste de los Estados Unidos hasta el noroeste de México a través del Desierto de Mojave y el Desierto Sonorense, desde el nivel del mar hasta los 1450 m de elevación, además se encuentra en sitios con temperaturas extremas y poca cobertura vegetal (e.g. dunas costeras, pavimento del desierto y llanuras inundables), así como varias ecorregiones como desierto, matorral tropical y bosque tropical seco en la península de Baja California (Grismer, 2002; González-Abraham et al., 2010). *Callisaurus draconoides* está conformada por diez taxones, actualmente asignadas como subespecies, de las cuales tres fueron incluidas en el presente estudio: *C. draconoides rhodostictus*, *C. draconoides crinitus* y *C. draconoides draconoides* (Grismer, 2002; Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015). Los taxones antes mencionados habitan ecorregiones desérticas geográficamente concordantes, sin embargo, estos sitios difieren en sus condiciones ambientales, tipo de vegetación y ubicación latitudinal (Grismer,

2002). Tales características influyen en conjunto en la oferta térmica ambiental y posiblemente en las respuestas fisiológicas y conductuales de los individuos (Angilletta, 2009).

Por lo tanto, *C. draconoides* son un buen modelo de estudio para entender cómo los gradientes ambientales conducen la variación en la fisiología térmica en taxones ectotermos filogenéticamente relacionados, además permite evaluar y comparar la ecología térmica, los patrones de termorregulación y la variación interpoblacional (Catenazzi et al., 2005; Sepúlveda et al., 2008; Medina et al., 2009; Artacho et al., 2017). Estudios previos han comparado la fisiología térmica en miembros pertenecientes a la familia Phrynosomatidae a través de gradientes geográficos (principalmente altitudinales) y los resultados muestran que los requerimientos térmicos son poco variables de forma intra e interpoblacional, así como interespecíficas, a pesar de que muchas poblaciones se encuentran en hábitats que difieren en sus condiciones ambientales (Cowles y Bogert, 1944; Bashey y Dunham, 1997; Andrews, 1998; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019).

## 2. Hipótesis

Los individuos de las tres poblaciones de *C. draconoides* presentarán requerimientos térmicos similares, sin embargo, las estrategias termorreguladoras serán diferentes debido a las presiones térmicas a lo largo de la península de Baja California. Por lo tanto, los individuos de las tres poblaciones mantendrán requerimientos térmicos altos, además de ser eficientes termorreguladores mediante el uso de diversas estrategias conductuales en ambientes con calidad térmica baja.

## 3. Objetivos

- Determinar y comparar los rasgos de la fisiología térmica intra e interpoblacional de *C. draconoides* en tres poblaciones a lo largo de un gradiente latitudinal;
- Evaluar y comparar la precisión y eficiencia de la termorregulación, así como la calidad térmica del hábitat;
- Determinar las estrategias de termorregulación que los organismos implementan en cada sitio.

#### 4. Material y Método

##### 4.1 Especie de estudio y área de estudio

*Callisaurus draconoides* es una lagartija diurna de tamaño mediano que puede llegar a medir hasta 109 mm longitud hocico-cloaca (LHC; Fig. 2.1; Pianka y Parker, 1972). Es una especie ovípara, la longitud mínima de madurez sexual de 49 mm en machos y 46 mm en hembras, aunque puede variar entre taxones (46 mm - 63 mm; Goldberg, 2015). El apareamiento de los individuos inicia en abril y puede continuar hasta junio (Pianka y Parker, 1972; Goldberg, 2015). Las hembras pueden tener más de una puesta por temporada con un periodo de incubación de 30-32 días, con crías que emergen de julio a septiembre (Pianka y Parker, 1972). Su periodo de actividad abarca desde marzo a octubre, solo si la temperatura ambiental es lo suficientemente alta en los meses más fríos. En México habita en los estados de Sonora, Sinaloa, Baja California y Baja California Sur, así como en 13 islas del Golfo de California y del Océano Pacífico (Fig. 2.2; Grismer, 2002; Rorabaugh y Lemos-Espinal, 2016).



Figura 1 1 Individuo adulto de *Callisaurus draconoides*. Vista dorsal y vista ventral.

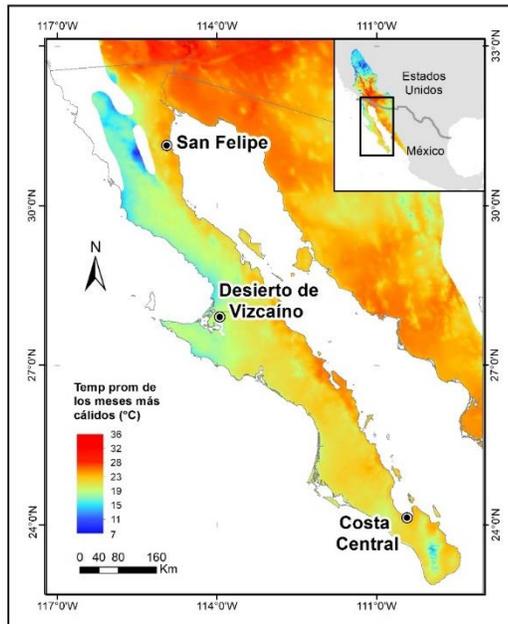


Figura 1 2 Distribución de *Callisaurus draconoides*. Los círculos representan los sitios muestreados. Se muestra la temperatura promedio de los meses más cálidos en grados Celsius (°C).

Recolectamos a los organismos en tres sitios separados entre sí por aproximadamente 400 a 600 km en línea recta a lo largo de la península de Baja California. A continuación describimos las características particulares de cada sitio.

- A) El desierto de San Felipe (referido de aquí en adelante como San Felipe), se encuentra en la parte noroeste de Baja California, México ( $31^{\circ}12'70''N$ ,  $114^{\circ}56'40''O$ , elevación 72 m). El clima es desértico seco muy árido (Bwh) con una temperatura anual promedio (MeanTemp) de  $20.5^{\circ}C$ , temperatura mínima promedio (MinTemp) de  $5.7$ , la temperatura máxima promedio (MaxTemp) de  $36.5^{\circ}C$  (información tomada de WorldClim versión 2 a  $2.5'$  de resolución; Fick y Hijmans, 2017), en los meses cálidos puede registrar temperaturas máximas de hasta  $50^{\circ}C$  (González-Abraham et al., 2010). La precipitación media anual (MeanPrec) puede llegar hasta los 61 mm, además se pueden presentar varios años consecutivos sin lluvia (González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017). El tipo de vegetación es matorral xerófilo, compuesta por gobernadora (*Larrea tridentata*), copal colorado (*Bursera hindsiana*), ocotillo (*Fouquieria splendens*), palo verde (*Parkinsonia florida*) y mezquite (*Prosopis pubescens*) (Fig. 2; Delgadillo-Rodríguez y Macías-Rodríguez, 2002; González-Abraham et al., 2010)

- B) El Desierto de Vizcaíno (referido de aquí en adelante como Vizcaíno), ubicado en el noroeste de Baja California Sur ( $27^{\circ}54'00''\text{N}$ ,  $113^{\circ}56'05''\text{O}$ ; elevación 10m). Es un desierto con bajo relieve topográfico (~100 m de altitud) a lo largo de la costa del Pacífico y se considera un desierto de neblina por presentar condiciones de viento, nubosidad y neblina casi todo el año (Carabias et al., 2000). El clima es seco semicálido (Bwhs), con una MeanTemp de  $21^{\circ}\text{C}$  (MinTemp:  $8.4^{\circ}\text{C}$ ; MaxTemp:  $35.5^{\circ}\text{C}$ ; temperatura máxima:  $42.2^{\circ}\text{C}$ ). La precipitación promedio anual de 98 mm, la cual se concentra principalmente en invierno (González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017). El tipo de vegetación es matorral de dunas, compuesta principalmente por yuca (*Yucca valida*), palo de Adán (*F. diguetii*), lomboy (*Jatropha cinerea*) y arbustos del género *Atriplex* sp. (Fig. 2B; Carabias et al., 2000; González-Abraham et al., 2010).
- C) La Costa Central del Golfo (referido de aquí en adelante como Costa Central), se encuentra en la parte sureste del estado de Baja California Sur ( $24^{\circ}08'10''\text{N}$ ,  $110^{\circ}25'40''\text{O}$ ; elevación 10 m). El clima es desértico cálido a muy cálido (Bwh), con una MeanTemp de  $23.6^{\circ}\text{C}$  (MinTemp:  $12.2^{\circ}\text{C}$ ; MaxTemp:  $35.4^{\circ}\text{C}$ ; temperatura máxima:  $42.5^{\circ}\text{C}$ ). La MeanPrec es de 160 mm y se concentra al final del verano a causa de las tormentas que alcanzan el sur de la península (González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017). La vegetación es de tipo matorral sarcocaulé y matorral de duna (barra de arena El Mogote), con especies como copalquín (*Pachycormus discolor*), torote (*B. microphylla*), palo de Adán (*F. diguetii*), lomboy (*J. cinerea*), ciruela (*Cyrtocarpa edulis*), planta Palafox (*Palafoxia linearis*) y amaranto de Baja California (*Amaranthus watsonii*) y cardón (*Pachycereus pringlei*) (Fig. 2C; Romero-López et al., 2006; González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017).



Figura 1 3 Sitios de estudio. A) Desierto de San Felipe, Baja California; B) Desierto de Vizcaíno, Baja California Sur; C) Costa Central, Baja California Sur.

#### 4.2 Trabajo de campo

El muestreo se realizó de abril de 2017 a junio de 2018, con un esfuerzo de muestreo de entre cinco y seis personas (65 h *per site*) durante el periodo de actividad de los organismos en cada sitio de estudio. El horario de actividad de los individuos se estimó con base en la literatura (Galina-Tessaro et al., 2002; Grismer, 2002) y las observaciones que hicimos en campo. Para las localidades de San Felipe y Costa Central fue de 7:00 a 20:00 h, mientras que en Vizcaíno de 8:00 a 17:00 h. También, integramos datos no publicados de termorregulación de los organismos ( $T_b$  y  $T_{pref}$ ) de la localidad de la Costa Central tomados por los autores en junio de 2016, para este muestreo se implementaron los mismos métodos que a continuación se describen. En todos los sitios capturamos a las lagartijas con una caña de pescar modificada en su extremo distal con un nudo corredizo. Inmediatamente después de la captura de cada individuo, registramos su  $T_b$  cloacal con ayuda de un termopar tipo T ( $\pm 0.1$  °C) conectado a un termómetro digital (Fluke 51-II ®). Los registros que excedieron los 20 segundos después de la captura de las lagartijas fueron descartadas. También se registró la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) y la temperatura del aire ( $T_a$ ) a 3 cm sobre el suelo y hora de la captura de cada individuo, así como el sexo, la condición reproductiva (se determinó si las hembras estaban grávidas a través de la palpación), la LHC (mm) y peso (g).

Para caracterizar térmicamente el microhábitat que las lagartijas usan temporal y espacialmente, registramos la temperatura operativa ( $T_e$  por sus siglas en inglés), es decir, la temperatura a la que estarían expuestos los organismos en su hábitat en ausencia de termorregulación fisiológica y conductual, la cual se interpreta como el incremento o disminución de la temperatura corporal causado por la ganancia y pérdida de calor mediante convección y conducción, por lo que es dependiente de la interacción entre la radiación absorbida, la temperatura del aire y la velocidad del viento (Angilletta, 2009). Registramos la  $T_e$  con el uso de modelos nulos de policloruro de vinilo (PVC; Dzialowski, 2005; Lara-Reséndiz et al., 2015), que previamente fueron calibrados en laboratorio mediante la correlación entre la  $T_b$  de un organismo adulto inmóvil y los modelos a probar. Para esto, a

los modelos y al organismo de referencia se les colocó a cada uno un termopar tipo T (a los modelos se les pegó el termopar en la superficie y al organismos se le pegó en el vientre) y estos a su vez se conectaron a un registrador de datos automático Omega TC-08, el cual registró la temperatura por un periodo de tres horas, simulando periodos de exposición a la radiación solar y a la sombra (logrado mediante focos incandescentes de 100 W). El modelo nulo que tuvo mejor correlación con la  $T_b$  de *C. draconoides* ( $r = 0.92$ ,  $n = 4870$ ,  $P < 0.001$ ) consistió en un tubo de PVC de 80 mm de largo x 20 mm de diámetro, pintado de color gris 33 (Rustoleum™ gris). Posteriormente, se colocaron cuatro sensores con modelos conectados a dos registradores de datos en San Felipe y Vizcaíno, mientras que en la Costa Central se colocaron solo dos sensores con modelos conectados a un registrador de datos (HOBO® Pro V2), los cuales fueron programados para registrar la  $T_o$  cada 20 minutos de abril de 2017 a septiembre de 2018. Solo se consideró el periodo de actividad diario y anual de los organismos, por lo que se analizó un total de 2,200 a 3,400 h de registros de  $T_o$ . Los dispositivos con modelos biofísicos acoplados fueron colocados en los microhábitats donde previamente observamos a los organismos activos o perchados (e.g. debajo de arbustos, a la sombra o expuestos al sol). El número de registradores de datos HOBO en cada sitio y el tiempo que estuvieron funcionando varió porque los dispositivos fueron dañados por fauna y los reemplazamos en la siguiente visita a campo. Por otro lado, respetamos el horario local de cada sitio para estandarizar el periodo de actividad de los organismos.

#### 4.3 Trabajo de laboratorio

Los experimentos se realizaron dos días después de la captura de los ejemplares, periodo durante el cual se ofreció alimento a los organismos, no obstante, se hidrataron cada mañana *ad libitum*. La  $T_{pref}$  (temperatura corporal que los organismos buscan mantener en ausencia de restricciones bióticas y abióticas) se estimó mediante un gradiente térmico de 100 x 100 x 45 cm (largo, ancho y alto) dividido en ocho carriles con 3 cm de sustrato arenoso, con barreras de aislamiento para evitar variaciones por conducta (Lara-Resendiz et al., 2014). El intervalo térmico fue de 20 °C a 50 °C, para mantener el extremo frío del gradiente se usó el aire acondicionado del laboratorio con una temperatura constante de 20 °C. Para el extremo caliente se colocaron cuatro lámparas de 100 W a 30 cm sobre el gradiente. La  $T_{pref}$  se registró mediante un termopar ultrafino tipo T con resina epóxica colocado en el vientre de cada

individuo mediante cinta adhesiva médica, mientras que el otro extremo se conectó a un registrador automático de ocho canales (Omega TC-8; Paranjpe et al., 2012), registrando simultáneamente la  $T_{pref}$  del mismo número de individuos en intervalos de 15 minutos durante tres horas. Se realizaron varios experimentos durante el día de 8:00 a 17:00, con el fin de abarcar el periodo de actividad observado en campo. Antes del registro de las  $T_{pref}$ , los organismos fueron colocados dentro de los carriles durante una hora para que se habitúen a las condiciones del gradiente. Se calculó la media del 50 % de los datos centrales de la  $T_{pref}$  (cuartiles 25 % [ $T_{set25}$ ] y 75 % [ $T_{set75}$ ]; Hertz et al., 1993). Previamente se registró la  $T_{pref}$  de un grupo de 18 individuos mediante un termopar colocado en el vientre y otro en la cloaca, siguiendo la metodología antes mencionada. La calibración mostró que la temperatura superficial del vientre se correlaciona positivamente con la temperatura interna de la lagartija y hubo similitud entre métodos ( $r = 0.95$ ;  $U = 21$ ;  $P = 0.714$ ).

Después de finalizar el experimento del gradiente térmico, algunos organismos adultos (machos) fueron sometidos a experimentos para determinar los parámetros de tolerancia térmica. Se estimó las temperaturas crítica mínima y máxima ( $CT_{min}$  y  $CT_{max}$ ), definidas como la temperatura más baja y alta, respectivamente, a las cuales los organismos pierden las capacidades de locomoción (Cowles y Bogert, 1944).

Para determinar la  $CT_{min}$  de los organismos, se colocaron uno por uno, en contenedores individuales (10 x 15 cm), y estos contenedores dentro de otro de mayor tamaño con hielo para bajar la  $T_b$  de los individuos a una tasa de 1 °C/ minuto (Muñoz et al., 2014). Se monitoreo a cada individuo y se colocó sobre su dorso; al no lograr reincorporarse después de 30 s (pérdida de respuesta de enderezamiento; Spellerberg, 1972) se registró su  $T_b$  cloacal y se consideró como la tolerancia térmica mínima. La  $CT_{max}$  se registró de la misma manera, colocando a los organismos de manera individual en contenedores de plástico (10 x 15 cm), con un foco de 90 W suspendidos 30 a 20 cm encima de ellos. Se incrementó la  $T_b$  de los individuos a una tasa de 1° C/ minuto, hasta que los organismos comenzaron con un comportamiento de jadeo y evasión de la fuente de calor, tras lo cual fueron colocados sobre su dorso y si no lograron reincorporarse inmediatamente se registró su  $T_b$  cloacal como la tolerancia térmica máxima (Muñoz et al., 2014). Después de cada experimento se normalizó progresivamente la  $T_b$  de cada individuo alrededor de los ~39 °C y hasta que recuperaron su

movilidad de manera paulatina, mediante la exposición a una fuente de calor o frío. Cabe resaltar que ningún organismo se sometió a ambas pruebas. Al finalizar los experimentos de laboratorio (< 4 días), los organismos fueron hidratados y liberados en el mismo lugar donde los capturamos.

#### 4.4 Índices de termorregulación

Estimamos los índices de termorregulación de acuerdo con el protocolo de Hertz et al. (1993) y Blouin-Demers y Weatherhead (2001). Para el índice de precisión termorreguladora ( $\overline{db}$ ) se contrastó la  $T_b$  con respecto a la  $T_{set}$ . Para el índice de calidad térmica del hábitat ( $\overline{de}$ ) se contrastó la  $T_e$  con respecto a la  $T_{set}$ . Si la  $T_b$  o  $T_e < T_{set25}$ , entonces  $d_b = T_{set25} - T_b$  y  $d_e = T_{set25} - T_e$ ; por lo contrario, si la  $T_b$  o  $T_e > T_{set75}$  entonces  $d_b = T_b - T_{set75}$  y  $d_e = T_e - T_{set75}$ . Cuando los valores de  $T_b$  o  $T_e$  estuvieron dentro del intervalo de  $T_{set25}$  y  $T_{set75}$  se consideró  $d_b$  y  $d_e$  igual a cero. Valores altos de  $\overline{de}$  o  $\overline{db}$  indican baja precisión en la termorregulación y baja calidad térmica, mientras que valores cercanos a cero indican alta precisión en la termorregulación y alta calidad térmica, respectivamente. El índice de eficiencia en la regulación de la temperatura corporal se obtuvo mediante la fórmula  $E = 1 - (\overline{db} / \overline{de})$ . Valores cercanos a uno indican que los organismos tienden a la termorregulación activa, mientras que valores cercanos a cero indican que los organismos tienden al termoconformismo. También, incluimos el índice de eficiencia de Blouin-Demers and Weatherhead (2001), mediante la fórmula  $\overline{de} - \overline{db}$ , el cual indica el grado absoluto (°C) en el que los organismos se alejan del termoconformismo. Donde valores cercanos a cero indican que los organismos son termoconformistas perfectos, números positivos indican que los organismos termorregulan activamente y valores negativos indican que los organismos evaden microhábitats térmicamente favorables (también ver Blouin-Demers y Nadeau, 2005). Estos índices ( $E$  y  $\overline{de} - \overline{db}$ ) en conjunto permiten entender de mejor manera la efectividad en la termorregulación de las lagartijas.

#### 4.5 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 3.5.1 (R Development Core Team, 2009). Para comprobar la normalidad y homocedasticidad de los datos se usó la prueba de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente (Zuur et al., 2009). Si los datos

cumplieron con los criterios antes mencionados, se usaron pruebas paramétricas (ANOVA), de lo contrario se implementaron pruebas no paramétricas.

La  $T_b$  entre poblaciones y categorías (hembras, hembras grávidas y machos) se contrastó mediante un modelo lineal mixto (LMM), con la función *lmer*. Se consideró como factores fijos a la población y categoría, y como factor aleatorio el año en que se registró la  $T_b$ . Así mismo, para explorar si existen diferencias en la  $T_{pref}$  entre poblaciones, categorías y en las diferentes tomas dentro del gradiente térmico (medidas repetidas), se usó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM), con la función *glmer*, las dos funciones antes mencionadas son de la paquetería *lme4* (Bates et al., 2014). Se consideraron como factores fijos a la población, categoría y momento en que se registró la  $T_{pref}$  (toma) y como factor aleatorio la variación de cada individuo (Zuur et al., 2009). Los modelos se realizaron a partir de un modelo nulo al cual añadiéndose le fueron añadiendo las variables de respuesta y sus interacciones. Los modelos se evaluaron mediante el criterio de información Akaike (*AICc*), donde el modelo más adecuado fue el que presentó el valor más bajo. Además se usó la función *Anova* de la paquetería *car* para verificar si los modelos eran diferentes (John et al., 2016). El modelo que mejor se ajustó fue el que incluía todas las variables y sus interacciones (Zuur et al., 2009).

Además, se realizó una correlación lineal entre la  $T_b$ ,  $T_a$  y  $T_s$  para conocer el mecanismo principal de absorción y dispersión de calor de los individuos en los diferentes sitios. Para comparar la  $CT_{min}$  entre poblaciones se implementó la prueba de análisis de varianza (ANOVA) y pruebas post hoc para observar la diferencia poblaciones, mientras que la  $CT_{max}$  se comparó con la prueba de Kruskal-Wallis. Finalmente, se comparó el índice  $E$  y  $d_e$  entre poblaciones mediante remuestreo por bootstrap de la media de  $\overline{db}$  y 1000 interacciones de  $\overline{de}$  para estimar el intervalo de confianza al 95% de cada población mediante la función *bootstrap* de la paquetería *bootstrap*. Además se estimó el error estándar del índice  $E$  con la función *boott* de la paquetería antes mencionada (Hertz et al., 1993; Kostyshak, 2017).

## 5. Resultados

### 5.1 Temperatura corporal y periodo de actividad

Se registró la temperatura corporal de 208 individuos adultos: 69 de San Felipe, 86 del Vizcaíno y 53 de la Costa Central (Cuadro 1). La  $T_b$  de las lagartijas fue similar entre los tres sitios ( $\chi^2 = 3.497$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.17$ ) con un intervalo de 27 a 42.7 °C. No se encontraron diferencias estadísticas entre la  $T_b$  de hembras, hembras grávidas y machos (Interpoblacion:  $\chi^2 = 0.084$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.97$ ; Intrapoblacional: San Felipe:  $\chi^2 = 0.259$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.87$ ; Vizcaíno:  $\chi^2 = 1.271$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.52$ ; Costa Central del Golfo:  $\chi^2 = 1.271$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.63$ ) (Cuadro 2). Es importante mencionar que solo fue posible recolectar hembras grávidas de las poblaciones del Vizcaíno ( $n = 6$ ) y San Felipe ( $n = 3$ ). La  $T_b$  de los organismos no estuvo afectada por los diferentes años de muestreo, por lo que agrupamos los datos intrapoblacionales.

Cuadro 1 Rasgos morfológicos de las tres poblaciones de *Callisaurus draconoides*, se incluye el tamaño de la muestra (N), tamaño y eso por categorías. Se muestra la media y desviación estándar de los valores.

	<b>San Felipe</b>	<b>Vizcaíno</b>	<b>Costa Central</b>
<b>N</b>	74	92	72
<b>Latitud</b>	31°13	27°	24°
<b>Longitud hocico - cloaca (LHC; mm)</b>			
<b>Global</b>	66.94±8.73	65.32±9.07	58.89±7.00
<b>Hembras</b>	64.55±6.27	63.07±5.59	54.89±3.96
<b>Hembras grávidas</b>	63.66±2.67	62.01±7.83	-----
<b>Machos</b>	69.91±10.98	68.07±11.17	61.05±7.36
<b>Peso (g)</b>			
<b>Global</b>	9.22±4.55	7.60±3.67	5.71±2.13
<b>Hembras</b>	7.44±2.07	6.45±2.22	4.82±1.61
<b>Hembras grávidas</b>	9±0.5	7.18±2.91	-----
<b>Machos</b>	10.28±4.44	8.72±4.8	6.21±2.27

Cuadro 1 2 Rasgos termofisiológicos e índices de termorregulación de las tres poblaciones de *Callisaurus draconoides*. Los valores se muestran en grados Celsius (°C) y se presenta la media  $\pm$  desviación estándar.

<b>Variable/Población</b>	<b>San Felipe</b>	<b>Vizcaíno</b>	<b>Central Coast</b>
<b><math>T_b</math></b>	38.92 $\pm$ 2.66	39.26 $\pm$ 2.52	38.86 $\pm$ 2.19
<b>Hembras</b>	38.38 $\pm$ 3.01	39.35 $\pm$ 1.78	38.46 $\pm$ 3.67
<b>Hembras grávidas</b>	37.4 $\pm$ 0.78	40.06 $\pm$ 1.60	-----
<b>Machos</b>	38.63 $\pm$ 2.51	38.99 $\pm$ 3.14	38.93 $\pm$ 2.45
<b><math>T_{pref}</math></b>	35.77 $\pm$ 3.42	36.39 $\pm$ 3.31	36.65 $\pm$ 3.47
<b><math>T_{set\ 25}-T_{set75}</math></b>	33.40 – 38.26	34.50 – 38.65	33.89 – 39.25
<b>Hembras</b>	35.24 $\pm$ 3.66	36.38 $\pm$ 3.37	36.84 $\pm$ 3.08
<b>Hembras grávidas</b>	36.72 $\pm$ 2.46	37.34 $\pm$ 1.41	-----
<b>Machos</b>	35.81 $\pm$ 3.31	36.24 $\pm$ 3.44	36.42 $\pm$ 3.67
<b><math>CT_{max}</math></b>	43.3 $\pm$ 0.28	44.43 $\pm$ 1.44	43.5 $\pm$ 1.79
<b><math>CT_{min}</math></b>	13.26 $\pm$ 1.75	9.73 $\pm$ 1.72	10.75 $\pm$ 1.89
<b><math>T_e</math></b>	40.10 $\pm$ 8.19	36.27 $\pm$ 8.03	41.71 $\pm$ 9.79
<b><math>\overline{de}</math></b>	4.96 $\pm$ 5.62	4.64 $\pm$ 4.47	5.76 $\pm$ 7.04
<b><math>\overline{db}</math></b>	1.48 $\pm$ 1.55	1.46 $\pm$ 1.37	0.85 $\pm$ 1.02
<b><math>E</math></b>	0.73 $\pm$ 0.001	0.68 $\pm$ 0.001	0.85 $\pm$ 0.008
<b><math>\overline{de} - \overline{db}</math></b>	3.48	3.17	5.08

La  $T_b$  de las lagartijas en los tres sitios tuvo una correlación positiva y significativa con las temperaturas ambientales, siendo mayor entre la  $T_b$  y  $T_a$  en los individuos de la población de San Felipe, mientras que los individuos recolectados en Vizcaíno presentaron una correlación mayor entre la  $T_b$  y  $T_s$ , y los individuos de la Costa Central tuvieron una correlación similar entre las variables (Cuadro 3). Por otro lado, se estimó el periodo de

actividad tomando en cuenta cuando se observó a la primera y última lagartija en campo. Las lagartijas de San Felipe estuvieron activas de 7:20 a 18:00 h, mientras que en el Vizcaíno de 9:00 a 16:00 h y en la Costa Central de 8:00 a 18:20 h. En San Felipe y la Costa Central, la actividad de los organismos inició cuando la  $T_e$  alcanzó 34.7 y 31.7 °C, respectivamente, con una disminución al medio día con  $T_e$  promedio de 43 y 46 °C, llegando a registrar hasta 72 y 62 °C, respectivamente (Fig. 5B). Aunque estas temperaturas se presentaron en menor proporción, se observaron algunos individuos activos y el periodo de actividad finalizó alrededor de 33.9 y 36.8 °C (Fig. 5A y B). Mientras que en el Vizcaíno la actividad inició cuando la  $T_e$  alcanzó 31.4 °C, con mayor actividad al medio día, con  $T_e$  promedio de 41 °C, (temperatura máxima ~ 60 °C) y finalizó a los 28 °C (Fig. 5C).

Cuadro 1 3 Regresión lineal entre la  $T_b$  y las temperaturas ambientales ( $T_a$  y  $T_s$ ) de cada población.

Población	$T_b$ y $T_a$	$T_b$ y $T_s$
<b>San Felipe</b>	$r = 0.58, P < 0.001$	$r = 0.35, P < 0.001$
<b>Vizcaíno</b>	$r = 0.15, P = 0.76$	$r = 0.30, P < 0.05$
<b>Costa Central</b>	$r = 0.25, P < 0.05$	$r = 0.25, P < 0.05$

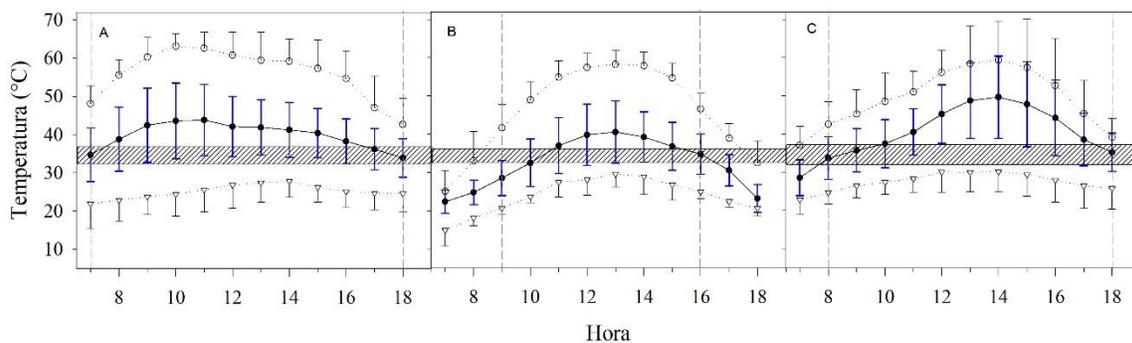


Figura 1 4 Distribución de la temperatura operativa ( $T_e$ ) por hora durante el periodo de actividad de los organismos. A) San Felipe, B) Vizcaíno y C) Costa Central. El área sombreada es el intervalo de  $T_{set}$  (Q1-Q3). Los círculos blancos con línea punteada es la  $T_e$  máxima y los triángulos blancos con línea punteada es la  $T_e$  mínima. Las líneas punteadas

verticales representan en intervalo del periodo de actividad de los organismos. Los valores se muestran con media y error estándar.

### 5.2 Temperatura preferida y tolerancias térmicas

La  $T_{pref}$  de las lagartijas en el gradiente térmico tuvo un intervalo de 26.4 a 42.8 °C. No se encontraron diferencias en la  $T_{pref}$  entre las poblaciones ( $\chi^2 = 4.648$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.097$ ). Las lagartijas de San Felipe tuvieron una  $T_{pref}$  media de  $35.7 \pm 3.42$  °C ( $n=64$ ), mientras que las lagartijas del Vizcaíno ( $n = 33$ ) y la Costa Central ( $n= 43$ ) tuvieron una media de  $36.3 \pm 3.41$  °C y  $36.6 \pm 3.47$  °C, respectivamente. Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la  $T_{pref}$  entre machos, hembras y hembras grávidas (Interpoblacional;  $\chi^2 = 0.9473$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.622$ ; Intrapoblacional: San Felipe:  $\chi^2 = 1.395$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.497$ ; Vizcaíno:  $\chi^2 = 0.0539$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.816$ ; Costa Central:  $\chi^2 = 2.446$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0.884$ ; Tabla 2). Finalmente, el momento en que se registró la  $T_{pref}$  (toma) tuvo diferencias estadísticas ( $\chi^2 = 0.9473$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0.05$ ), pero no se observó un patrón específico, es decir que no hubo un incremento o decremento a lo largo del día.

En cuanto a las tolerancias térmicas, la  $CT_{max}$  no fue diferente entre los individuos de las tres poblaciones ( $H = 1.13$ ,  $df = 2$ ,  $p = 0.56$ ;  $n = 16$ ), con una media general de  $43.8 \pm 1.65$  °C (intervalo: 42.8 – 46.7 °C). Por otro lado, la  $CT_{min}$  fue significativamente diferente entre poblaciones ( $F = 17.28$ ,  $p < 0.05$ ;  $n = 29$ ), siendo los individuos de San Felipe los que tuvieron la  $CT_{min}$  significativamente más alta ( $13.2 \pm 1.75$  °C; intervalo: 10 – 15.3 °C; Post hoc  $P < 0.05$ ) en comparación con los individuos de Vizcaíno (9.7 °C, intervalo: 7.3 – 11.4 °C) y Costa Central (10.3 °C, intervalo: 9.7 – 12.5 °C; Tabla 2)

### 5.3 Temperatura operativa y calidad térmica del hábitat

En San Felipe la  $T_e$  media fue de  $40.1 \pm 8.19$  °C (intervalo: 13.3 – 72 °C), la Costa Central tuvo una  $T_e$  media de  $41.7 \pm 9.79$  °C (intervalo: 19.7 – 66.7 °C). En contraste, el Vizcaíno tuvo una  $T_e$  media de  $36.2 \pm 8.03$  °C (intervalo: 18.3 – 62.6 °C; Tabla 2). En cuanto a la distribución de las  $T_e$ , San Felipe y la Costa Central tuvieron más del 50 % de las temperaturas por arriba del  $T_{set75}$ , mientras que del 25 al 30 % estuvieron dentro del intervalo de  $T_{set25} - T_{set75}$  y únicamente el 19 % de las temperaturas estuvieron por debajo del intervalo  $T_{set25}$ . En contraste el Vizcaíno tuvo el 46 % de las  $T_e$  por debajo del  $T_{set25}$ , el 17 % dentro del intervalo

de  $T_{set25} - T_{set75}$  y 32 % de las  $T_e$  por arriba del intervalo  $T_{set75}$ . En cuanto al índice de calidad térmica del hábitat, fue bajo en los tres sitios ( $> 4$ ) y fue diferente entre los tres sitios ( $H = 64.99$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0.05$ ; Fig. 4).

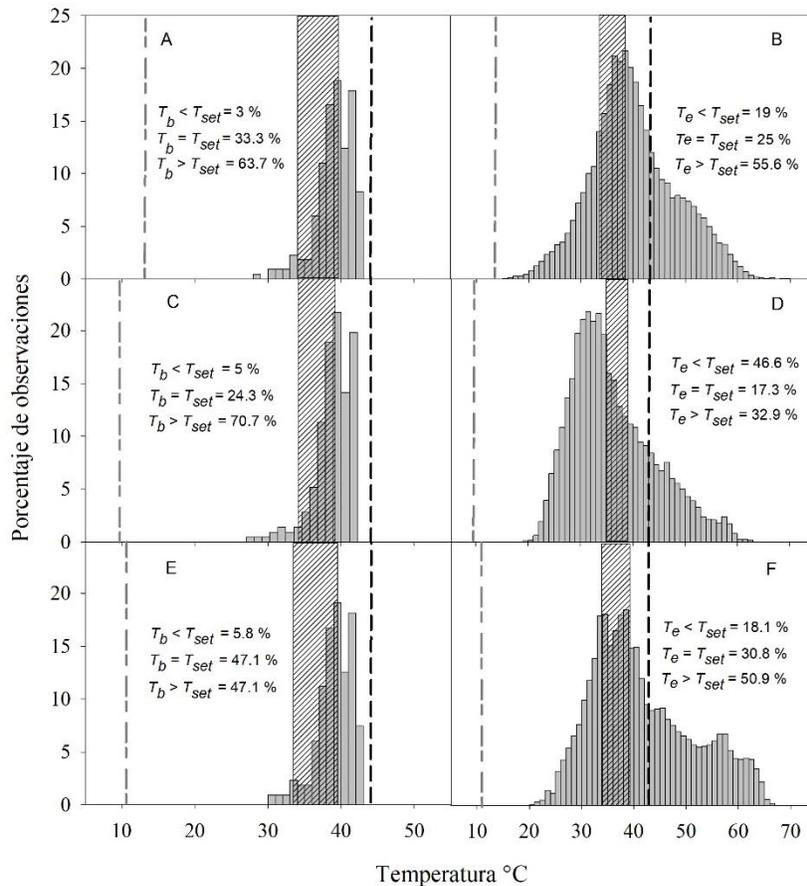


Figura 15 Distribución de la  $T_b$  (izquierda) de *Callisaurus draconoides* y la temperatura operativa ( $T_e$ ; derecha) de los sitios contrastantes. A - B: población de San Felipe; C - D: población de Vizcaíno; E - F: población de la Costa Central. El área sombreada indica el intervalo de  $T_{set}$  (Q1-Q3), las líneas verticales gris y negra muestran la media de  $CT_{min}$  y  $CT_{max}$ , respectivamente. El porcentaje de  $T_b$  y  $T_e$ , por debajo, dentro y fuera del intervalo de  $T_{set}$ .

#### 5.4 Precisión y eficiencia de la termorregulación

Los individuos de las tres poblaciones de *C. draconoides* fueron precisas al termorregular, con diferencias estadísticas en este índice ( $H = 7.572$ ;  $df = 2$ ;  $P < 0.05$ ). Los individuos de la

Costa Central fueron más precisos y capaces de mantener su temperatura corporal dentro del intervalo de set-point (50%), mientras que en San Felipe y Vizcaíno tuvieron 30 % de  $T_b$  dentro del intervalo de  $T_{set}$  (Tabla 2; Fig. 4).

El índice de eficiencia ( $E$ ) fue diferente estadísticamente entre poblaciones ( $H = 2033.7$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0.05$ ). Las tres poblaciones tuvieron tendencia a termorregular activamente, siendo más eficiente la población de la Costa Central ( $E = 0.85 \pm 0.001$ ) que las poblaciones de San Felipe y Vizcaíno ( $E = 0.73 \pm 0.001$  y  $E = 0.68 \pm 0.001$ , respectivamente). De la misma forma, el índice  $\overline{de} - \overline{db}$  sugiere resultados similares, ya que los individuos se alejan de 3 a 5° C del termoconformismo (Tabla 2; Fig. 4).

## 6. Discusión

Las lagartijas termorregulan activamente mediante estrategias conductuales para mantener su  $T_b$  cerca de su intervalo óptimo, por lo tanto restringen el intervalo espacial y temporal de temperaturas a las que estarían expuestos (Avery, 1982). Como consecuencia del comportamiento termorregulador, los organismos de varias poblaciones de una misma especie que se encuentran bajo diferentes condiciones ambientales (i.e. gradientes geográficos) pueden atenuar la selección natural en diversos rasgos fisiológicos, por lo que causa una disminución en la variación y favorece cambios conductuales que les permiten alcanzar sus requerimientos térmicos óptimos (i.e. “Efecto Bogert”; Huey et al., 2003; Catenazzi et al., 2005; Weatherhead et al., 2012; Farallo et al., 2018). De acuerdo con los resultados obtenidos, *C. draconoides* presentó este patrón, ya que tuvieron requerimientos térmicos similares, manteniendo su  $T_b$ ,  $T_{pref}$  y  $CT_{max}$  a lo largo de su distribución en la Península de Baja California. Por lo tanto, en estas poblaciones el implementar diferentes estrategias termorreguladoras resultan ser efectivas para evitar el sobrecalentamiento o exponer a los organismos a temperaturas bajas. Este patrón se ha registrado en diversas especies de lagartijas y serpientes (Bashey y Dunham, 1997; Sepúlveda et al., 2008; Medina et al., 2009; Weatherhead et al., 2012) y se puede deber a que a los organismos les resulta menos costoso las modificaciones en el comportamiento que cambios en los rasgos térmicos fisiológicos (Muñoz et al., 2014; Artacho et al., 2017).

Los individuos de *C. draconoides* analizados en este estudio mantuvieron una  $T_b$  constantemente alta a través de su distribución, similar a lo que se ha registrado para otras

poblaciones de *Callisaurus* y otras especies de lagartijas que habitan en desiertos (Cowles y Bogert, 1944; Pianka y Parker, 1972; Bashey y Dunham, 1997; Lara-Resendiz et al., 2014). Por lo tanto, consideramos que la selección natural favorece la característica de ser termófilos en este tipo de ambientes, ya que los organismos pueden tener mayor rendimiento fisiológico, incrementar las tasas de las reacciones bioquímicas, alcanzar velocidades de carreras altas y, por ende, tener una mejor respuesta de reacción ante depredadores (Angilletta et al., 2010; Gilbert y Miles, 2019). Además, la  $T_b$  estuvo por encima de la  $T_{pref}$  y su distribución estuvo la mayor parte del tiempo cercana o por encima del  $T_{pref75}$ . Esto sugiere que en campo, los individuos tienen la capacidad de realizar sus funciones biológicas a temperaturas ambientales dentro del extremo máximo de preferencias térmicas, por lo que podrían aumentar el tiempo de actividad, el éxito de forrajeo y reproducción (Pianka y Parker, 1972; Vickers et al., 2011).

Además, los requerimientos térmicos de las lagartijas pueden tener variaciones intrapoblacionales, debido a diversas interacciones como territorialidad, exclusión competitiva y disponibilidad de recursos (Sears, 2005). La  $T_b$  y  $T_{pref}$  entre machos, hembras y hembras grávidas de *C. draconoides* no tuvieron diferencias intrapoblacionales, lo cual se debe, en parte, a que los organismos tienen una distribución espacial aleatoria y existe traslape en su ámbito hogareño (Gerson, 2016), por lo que tienen acceso a microhábitats similares que les permiten aprovechar por igual la oferta térmica del ambiente (Maia-Carneiro y Rocha, 2013). Sin embargo, se encontró que las hembras grávidas del Vizcaíno tuvieron un tendencia a presentar  $T_b$  y  $T_{pref}$  alta, además de ser más precisas en su termorregulación (37 – 41 °C). Artacho et al. (2017) sugieren que las hembras grávidas o gestantes de sitios fríos necesitan temperaturas corporales altas para acelerar el desarrollo de los embriones y restaurar la energía después de la puesta de los huevos o nacimiento de las crías, como posiblemente es el caso de las lagartijas de Vizcaíno. Se debe tener en cuenta que solo se logró tomar datos en hembras grávidas en dos poblaciones y que el tamaño de la muestra fue pequeña, por lo que sugerimos que en próximos estudios se enfoquen en esta parte para reforzar los resultados con respecto a las estrategias de reproducción.

En este estudio se encontraron diferencias significativas en los índices de termorregulación, corroborando la hipótesis planteada sobre que los individuos de las

poblaciones no tendrán diferencias en las temperaturas óptimas y, por ende, sus requerimientos térmicos se mantendrán a través de su distribución. Sin embargo, la inversión de los individuos para regular su temperatura corporal y las restricciones térmicas varían entre poblaciones y ecorregiones, respectivamente. Los individuos de las tres poblaciones fueron precisos y eficientes al termorregular en ambientes con baja calidad térmica. Estos resultados concuerdan con la extensión del modelo costo-beneficio que plantearon Vickers et al. (2011), donde mencionan que las lagartijas tienen que regular su  $T_b$  con más precisión y eficiencia en hábitats de alto costo, es decir, con mayores fluctuaciones en la temperatura operativa y baja calidad térmica del hábitat (Huey y Slatkin, 1976). A pesar de esto, los tres sitios de estudio fueron heterogéneos al disponer de microhábitats con temperaturas disponibles que les permiten termorregular. Se debe agregar que, los individuos de *C. draconoides* tuvieron  $T_b$  cercanas a la  $CT_{max}$  (variando entre 1 – 4 °C) con alto riesgo de alcanzar temperaturas corporales letales, por lo que los organismos deben invertir más tiempo y energía para mantener la  $T_b$  por debajo del límite fisiológico superior ( $CT_{max}$ ) y evitar el sobrecalentamiento (Muñoz et al., 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015).

En este contexto, los individuos de las tres poblaciones de *C. draconoides* deben implementar diferentes estrategias termorreguladoras para hacer frente a las variaciones térmicas de sus hábitats. Por ejemplo, las lagartijas pueden aprovechar los dos principales mecanismos de transferencia de calor (convección y conducción), pero la  $T_b$  de la población de San Felipe se vio más influenciada por la temperatura del aire. Sin embargo, la termorregulación podría resultar en un mayor gasto energético al moverse entre sitios de sol y sombra para evadir altas temperaturas, considerando la poca cobertura vegetal y la exposición a los depredadores (Pianka y Parker, 1972; Huey y Slatkin, 1976; González-Abraham et al., 2010). Aunado a esto, se observaron individuos posados sobre rocas con el cuerpo elevado en las horas de mayor temperatura, este tipo de posturas permite exponer un área de superficie mayor, y con incrementos en la velocidad del viento aumenta el intercambio de calor por convección (Muth, 1977). Por otro lado, las lagartijas de Vizcaíno dependen en mayor medida de la temperatura del sustrato, por lo que deben explotar microhábitats con temperaturas elevadas y exponerse por más tiempo al sol. Esto concuerda con las observaciones hechas por Grismer (2002), donde los individuos prefieren asolearse en el sotavento de las dunas orientadas al este, con sus cuerpos perpendiculares a los rayos

del sol y planos al sustrato. Finalmente se observó que los individuos ajustaron su periodo de actividad, siendo las lagartijas del Vizcaíno los que tuvieron menos tiempo disponible para realizar sus actividades; esta estrategia de modificar su periodo de actividad por las restricciones térmicas se ha registrado ampliamente en otras lagartijas (Adolph, 1990; Artacho et al., 2017; Arenas-Moreno et al., 2018; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2019).

Particularmente, los organismos de Vizcaíno tuvieron  $T_b$  y  $CT_{max}$  altas a pesar de encontrarse en un desierto de niebla, con la  $T_e$  y temperatura ambiental bajas. Por lo que se considera que estos organismos pueden alcanzar temperaturas corporales altas para maximizar su desempeño, lo que les permite compensar los cortos periodos de actividad (Artacho et al., 2017). Estos resultados difieren con los encontrados por Díaz de la Vega-Pérez et al. (2019) en un gradiente altitudinal, donde registraron que la población de *Sceloporus grammicus* de mayor altitud (sitio con temperaturas ambientales bajas) tiene una  $T_b$  más baja en comparación con las poblaciones de media y baja altitud, esto se debe a que el ambiente y la calidad térmica baja influyen en los requerimientos térmicos de las poblaciones, esto también se ha registrado para otros escamados como serpientes a través de gradientes latitudinales (Weatherhead et al., 2012). Por otro lado, los individuos de Vizcaíno tuvieron una  $CT_{min}$  baja, en comparación con los individuos de las otras poblaciones. Se ha documentado que las lagartijas diurnas no pueden termorregular conductualmente por las noches, por lo que tienen que regular su  $T_b$  únicamente de manera fisiológica, favoreciendo la supervivencia de los individuos durante condiciones más frías y que resulta en cambios de este parámetro fisiológico entre las poblaciones.

Es importante mencionar que *C. draconoides* del Desierto de Vizcaíno es de las pocas lagartijas termófilas que se encuentran en un desierto de neblina. Por ejemplo, otra especie con esta característica es *Dipsosaurus dorsalis* (temperatura corporal voluntaria máxima > 41 °C) que comparte gran parte de su área de distribución con *C. draconoides*; no obstante, no se encuentra en Vizcaíno (Grismer, 2002; Lara-Resendiz, 2019). Esto se debe probablemente a la relación entre varios factores bióticos y abióticos, como la restricción térmica del sitio, al no proporcionarle temperaturas suficientemente altas o que están disponibles por poco tiempo, por lo que se reduciría potencialmente el periodo de actividad y se limitarían diversas funciones biológicas (Pough, 1973; Lara-Resendiz et al., 2019).

Adicionalmente, en este sitio es poco común la especie de planta *L. tridentata*, que es fuente principal de refugio y alimento para *D. dorsalis* (Grismer, 2002). Además, otra lagartija que se encuentra en Vizcaíno es *Aspidocelis labialis*, y tiene los requerimientos térmicos más bajos del género, ya que la temperatura corporal voluntaria mínima se encuentra 4 °C por debajo del valor registrado para otras especies de *Aspidocelis*, mientras que la temperatura voluntaria máxima está 1 °C debajo de la temperatura registrada para sus congéneres (Bostic, 1968; Grismer, 2002). Por lo anterior, parece que diversos factores y presiones selectivas influyen en la distribución en especies de lagartijas en esta ecorregión de la península de Baja California.

En los límites de su distribución más norteña, *C. draconoides* se encuentra en el Desierto de Mojave y la Gran Cuenca, los cuales son ambientes donde predominan la temperatura del aire baja y precipitación invernal con largos periodos de secas en comparación con el Desierto Sonorense (Turner, 1982; Minckley et al., 2007). A pesar de estas condiciones climáticas, diversos autores han registrado que los individuos de *C. draconoides* mantienen requerimientos térmicos altos (Pianka y Parker, 1972; Lara-Resendiz, datos no publicados). Adicionalmente, estos organismos son precisos y eficientes termorreguladores en ambientes con temperatura operativa y baja calidad térmica ambiental (Lara-Resendiz, datos no publicados), así como tener diferentes patrones de actividad diario y temporal (Tanner y Krogh, 1975). Por lo tanto, el comportamiento termorregulador continúa disminuyendo la variación del microhábitat térmico a lo largo de su área de distribución a pesar de que a escala de macrohábitat las condiciones térmicas varían considerablemente (Weatherhead et al., 2012).

A lo largo de este estudio, se ha referido a *Callisaurus draconoides* como una sola especie. Sin embargo, se ha considerado como un complejo compuesto por diez linajes, de los cuales se incluyeron tres en este estudio: *C. draconoides rhodostictus* (San Felipe), *C. draconoides crinitus* (Vizcaíno) y *C. draconoides draconoides* (Costa Central; Grismer, 2002; Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015). A pesar de que se considere a *Callisaurus draconoides* como especie o complejo, no afecta la interpretación de los resultados, ya que los patrones que se encontraron en este estudio se han registrado para diferentes poblaciones de la misma especie.

En conclusión, encontramos que los tres taxones de *C. draconoides* tuvieron requerimientos térmicos similares a través del gradiente latitudinal, por lo que el comportamiento termorregulador resulta ser efectivo para minimizar la variación causada por las fluctuaciones ambientales. Por lo tanto, los organismos deben implementar diversas estrategias de comportamiento, como ajustes en el periodo de actividad, uso diferencial de los microhábitats para explotar o evadir sitios con altas temperaturas y evitar el sobrecalentamiento. Las tres poblaciones tuvieron una  $T_b$  y  $T_{pref}$  alta, considerándose como especies termófilas. En cuanto a las tolerancias térmicas críticas, el límite máximo no varió entre las poblaciones, sugiriendo que el comportamiento termorregulador durante el día es efectivo para evitar el sobrecalentamiento. Por el contrario, en la noche la termorregulación se realiza de forma fisiológica, provocando variaciones en el límite inferior entre poblaciones. Por último, las poblaciones de *C. draconoides* resultaron ser eficiente y precisos en la termorregulación en ambientes heterogéneos con baja calidad térmica.

## 7. Referencias bibliográficas

- Adolph, S.C., 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71, 315–327. <https://doi.org/10.2307/1940271>
- Andrews, R.M., 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 23, 329–334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7)
- Angilletta, M.J., 2009. *Thermal Adaptation: A theoretical and empirical synthesis*, Oxford University Press. Oxford University Press.
- Angilletta, M.J., Huey, R.B., Frazier, M.R., 2010. Thermodynamic effects on organismal performance: Is hotter better? *Physiol. Biochem. Zool.* 83, 197–206. <https://doi.org/10.1086/648567>
- Arenas-Moreno, D.M., Santos-Bibiano, R., Muñoz-Nolasco, F.J., Charruau, P., Méndez-de la Cruz, F.R., 2018. Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: Xantusiidae: *Lepidophyma*) from Mexico. *J. Therm. Biol.* 75, 97–105. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.06.001>
- Artacho, P., Saravia, J., Perret, S., Bartheld, J.L., Le Galliard, J.-F., 2017. Geographic variation and acclimation effects on thermoregulation behavior in the widespread lizard *Liolaemus pictus*. *J. Therm. Biol.* 63, 78–87. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.11.001>
- Avery, R.A., 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation, en: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Press, Academic, New York, pp. 93–166.
- Bashey, F., Dunham, A.E., 1997. Elevational variation in the thermal constraints on and microhabitat preferences of the greater earless lizard *Cophosaurus texanus*. *Copeia* 725–737. <https://doi.org/10.2307/1447290>
- Bates, D., Mächler, M., Zurich, E., Bolker, B.M., Walker, S.C., 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4.
- Blouin-Demers, G., Nadeau, P., 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizards thermoregulatory behavior. *Ecology* 86, 560–566. <https://doi.org/10.1890/04-1403>
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J., 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82, 3025–3043. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3025:TEOBRS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3025:TEOBRS]2.0.CO;2)
- Bostic, D., 1968. Thermal relations, distribution, and habitat of *Cnemidophorus labialis* (Sauria: Teiidae). *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 15, 21–30.
- Carabias, L.J., Provencio, E., de la Maza, E.J., Gutiérrez, C.D., Gómez, C.M., Sánchez, S. V., 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, México.
- Catenazzi, A., Carrillo, J., Donnelly, M.A., 2005. Seasonal and geographic eurythermy in a coastal peruvian lizard. *Copeia* 713–723. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2005\)005\[0713:SAGEIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0713:SAGEIA]2.0.CO;2)
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of

- desert reptiles. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 83, 261–296.
- Delgadillo-Rodríguez, J., Macías-Rodríguez, M.Á., 2002. Componente florístico del desierto de San Felipe, Baja California, México. *Bol. Soc. Bot. Méx* 45–65. <https://doi.org/https://doi.org/10.17129/botsci.1654>
- Díaz de la Vega-Pérez, A., Barrios-Montiel, R., Jiménez-Arcos, V., Bautista, A., Bastiaans, E., 2019. High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the Mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Can. J. Zool.* 97, 659–668. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0263>
- Dzialowski, E.M., 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *J. Therm. Biol.* 30, 317–334. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.01.005>
- Farallo, V.R., Wier, R., Miles, D.B., 2018. The Bogert effect revisited: Salamander regulatory behaviors are differently constrained by time and space. *Ecol. Evol.* 8, 11522–11532. <https://doi.org/10.1002/ece3.4590>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Galina-Tessaro, P., Grismer, L.L., Hollingsworth, B.D., Ortega-Rubio, A., 2002. Distribution and conservation of lizards in the Vizcaino Biosphere Reserve, Baja California Sur, Mexico. *Southwest. Nat.* 47, 40. <https://doi.org/10.2307/3672800>
- Gerson, M.M., 2016. Patterns of space use in zebra-tailed lizards (*Callisaurus draconoides*) in Joshua tree national park, California, USA. *Herpetol. Conserv. Biol.* 11, 112–121.
- Gilbert, A.L., Miles, D.B., 2019. Spatiotemporal variation in thermal niches suggests lability rather than conservatism of thermal physiology along an environmental gradient. *Biol. J. Linn. Soc.* 128, 263–277. <https://doi.org/10.1093/BIOLINNEAN/BLZ093>
- Goldberg, S., 2015. Reproduction of the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides* (Squamata: Phrynosomatidae), from Baja California Sur, Mexico. *Mesoamerican Herpetol.* 2, 509–514.
- González-Abraham, Garcillán, P.P., Ezcurra, E., 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bol. Soc. Bot. Méx* 69–82.
- Gottscho, D.A., 2015. Linage diversification of lizards (Phrynosomatidae) in southwestern North America: Integrating genomics and geology. University of California Riverside and San Diego State University.
- Grant, B.W., Dunham, A.E., 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71, 1765–1776. <https://doi.org/10.2307/1937584>
- Grismer, L.L., 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. Univ of California Press.
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *Am. Nat.* 142, 796–818. <https://doi.org/10.1086/285573>

- Huey, R.B., 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, en: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press, New York, pp. 25–74.
- Huey, R.B., Hertz, P.E., Sinervo, B., 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *Am. Nat.* 161, 357–366.  
<https://doi.org/10.1086/346135>
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51, 363–384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- John, F., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Laboissiere, R., Monette, G., Murdoch, D., Ogle, H., Ripley, B., Venables, W., Winsemius, D., Zeileis, A., 2016. Package ‘car’.
- Jones, L.L., Lovich, R.E., 2009. *Lizards of the American Southwest: A photographic field guide*. Rio Nuevo Publishers, Tucson, Arizona.
- Kostyshak, S., 2017. Package “bootstrap”. Versión 2019.6.
- Lara-Reséndiz, R.A., Díaz De La Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H., Gadsden, H., Méndez-De La Cruz, F.R., 2014. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 875–884.  
<https://doi.org/10.7550/rmb.36603>
- Lara-Reséndiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B., Méndez-De la Cruz, F.R., 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48, 1–10.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.11.010>
- Lara-Resendiz, R.A., Galina-Tessaro, P., Pérez-Delgadillo, A.G., Valdez-Villavicencio, J.H., Méndez-de La Cruz, F.R., 2019. Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Rev. Mex. Biodivers.* 90, 1–11.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2888>
- Lara-Resendiz, R.A., Jezkova, T., Rosen, P.C., Méndez-de La Cruz, F.R., 2014. Thermoregulation during the summer season in the Goode’s horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia* 35, 161–172. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/15685381-00002938>
- Lindell, J., Méndez-de la Cruz, F.R., Murphy, R.W., 2005. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36, 682–694. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.04.031>
- Maia-Carneiro, T., Rocha, C.F.D., 2013. Influences of sex, ontogeny and body size on the thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a restinga remnant in southeastern Brazil. *J. Therm. Biol.* 38, 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.10.004>
- Medina, M., Gutierrez, J., Scolaro, A., Ibargiuengoytía, N., 2009. Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus*

- bibronii* in Patagonia, Argentina. *J. Therm. Biol.* 34, 32–40.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2008.10.001>
- Minckley, T.A., Whitlock, C., Bartlein, P.J., 2007. Vegetation, fire, and climate history of the northwestern Great Basin during the last 14,000 years. *Quat. Sci. Rev.* 26, 2167–2184. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.04.009>
- Muñoz, M.M., Stimola, A.M., Algar, C.A., Conover, A., Rodriguez, J.A., Landestoy, A.M., Bakken, S.G., Losos, B.J., 2014. Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proc. R. Soc.* 281, 20132433.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2433>
- Muth, A., 1977. Body temperatures and associated postures of the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia* 1977, 122–125. <https://doi.org/10.2307/1443513>
- Paranjpe, D.A., Cooper, R.D., Patten, A., Sinervo, B., 2012. Measuring thermal profile of reptiles in laboratory and field, en: *Proceedings of measuring behavior*. Utrecht, the Netherlands: Noldus Information Technology, pp. 460–462.
- Pianka, E.R., Parker, W.S., 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. *Copeia* 1972, 493–508. <https://doi.org/10.2307/1442922>
- Pough, F.H., 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54, 837–844.
- Romero-López, B.E., León de la Luz, J.L., Pérez-Navarro, J.J., de la Cruz-Agüero, G., 2006. Structure and composition of the vegetation of the coastal bar El Mogote, Baja California Sur, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 21–32.
- Rorabaugh, J.C., Lemos-Espinal, J.A., 2016. A field guide to the amphibians and reptiles of Sonora, Mexico. ECO Herpetological Publishing and Distribution.
- Sears, M.W., 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143, 25–36.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1767-0>
- Sepúlveda, M., Vidal, M.A., Fariña, J.M., Sabat, P., 2008. Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropicuridae). *J. Therm. Biol.* 33, 141–148.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.07.002>
- Sinervo, B., 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Oecologia* 83, 228–237.  
<https://doi.org/10.1007/BF00317757>
- Spellerberg, I.F., 1972. Temperature tolerances of Southeast Australian reptiles examined in relation to reptile thermoregulatory behaviour and distribution. *Oecologia* 9, 23–46.  
<https://doi.org/10.1007/BF00345241>
- Tanner, W.W., Krogh, J.E., 1975. Ecology of the zebra-tailed lizard *Callisaurus draconoides* at the Nevada test site. *Herpetologica* 31, 302–316.
- Tewksbury, J.J., Huey, R., Deutsch, C., 2008. Putting heat on tropical animals. *Science* (80-.). 320, 1296–1297. <https://doi.org/10.1126/science.1159328>
- Turner, R.M., 1982. Mohave Desert scrub, en: Brown, D.E. (Ed.), *Biotic communities of*

- the American southwest-United States and Mexico. *Desert Plants* 4. pp. 157–168.
- Vickers, M., Manicom, C., Schwarzkopf, L., 2011. Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *Am. Nat.* 177, 452–461.  
<https://doi.org/10.1086/658150>
- Weatherhead, P.J., Sperry, J.H., Carfagno, G.L.F., Blouin-Demers, G., 2012. Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *J. Therm. Biol.* 37, 273–281.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.03.008>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Modelling for Nested Data* - Mixed effects models and extensions in ecology with R, ed: Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (Eds.), . Springer New York, New York, NY, pp. 101–142. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6\\_5](https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_5)

**Capítulo 2. Vulnerabilidad ante el cambio climático de la lagartija termófila *Callisaurus draconoides*.**

## Resumen

La tendencia principal del cambio climático es un aumento en la temperatura ambiental que restringe el periodo de actividad de los organismos ectotermos, limitando todas sus actividades biológicas y su posible extirpación del ambiente. Los reptiles que habitan zonas áridas tienen alta probabilidad de extirpación a causa de las altas temperaturas y prolongadas sequías. Los organismos tendrían la capacidad de soportar climas extremos y modificar su área de distribución hacia ambientes térmicos favorables o ajustándose a las nuevas condiciones. El objetivo de este trabajo fue estimar la vulnerabilidad de riesgo de extinción de la lagartija cola de cebra (*Callisaurus draconoides*) bajo escenarios de cambio climático en toda su área de distribución y en tres linajes de la Península de Baja California. Se usó un enfoque ecofisiológico para calcular las horas de actividad y restricción, mediante la relación del intervalo de temperaturas corporales voluntarias, temperatura de modelos biofísicos con la distribución de la especie y variables climáticas. Las proyecciones mostraron que *C. draconoides* podría tener un aumento en el área de distribución térmicamente adecuada hacia los desiertos de Chihuahua, Sonora, Mojave y la Gran Cuenca. Así como un incremento en las horas de actividad en todos los escenarios a futuro. Las proyecciones de los linajes mostraron que las lagartijas que se encuentran en el Vizcaíno tendrán un decremento en la probabilidad de permanencia. A pesar de que se considera a *C. draconoides* como una especie con vulnerabilidad moderada a través de toda su distribución a causa del aumento en la temperatura, se debe tener en cuenta otros factores que pueden afectar de manera negativa a esta lagartija, como la pérdida de hábitat, desfragmentación y cambio de uso de suelo.

## Abstract

The trend of climate change is an increase in environmental temperature that constrain the activity period of ectotherms, limiting all their biological activities and their possible extirpation from the environment. Reptiles that inhabit arid areas have a high probability of extirpation due to high temperatures and prolonged droughts. However, organisms would have the ability to withstand extreme climates and modify their distribution towards favorable thermal environments or adjusting to new conditions. Reptiles that inhabit arid areas have a high probability of extirpation due to high temperatures and prolonged droughts. However, organisms would have the ability to withstand extreme climates and modify their distribution towards favorable thermal environments or adjusting to new conditions. The aim was to estimate the extinction risk vulnerability of zebra tailed lizard (*Callisaurus draconoides*) under climate change scenarios throughout its distribution and in three lineages of the Baja California peninsula. An ecophysiological approach was used to calculate the hours of activity and hours of restriction, by relating the interval of voluntary body temperatures, the temperature of biophysical models with the distribution of the species and climatic variables. Projections showed that *C. draconoides* could have an increase in the thermally adequate area towards the deserts of Chihuahua, Sonora, Mojave and the Great Basin. As well as an increase in hours of activity in all future scenarios. Lineage projections showed that lizards found in Vizcaíno will have a decrease in the probability of permanence. Despite the fact that *C. draconoides* is considered with moderate vulnerability throughout their distribution due to the increase in temperature, other factors can negatively affect this lizard must be taken into account, such as loss of habitat, defragmentation and land use change.

## 1. Introducción

El cambio climático es la variación en el sistema climático del planeta por influencia de los gases de efecto invernadero causados por procesos naturales y antropogénicos (Hanna, 2011). El principal efecto de este fenómeno es el calentamiento global, es decir un incremento en la temperatura ambiental que afecta a los organismos en todos los ecosistemas, principalmente se modifica su área de distribución, sus interacciones ecológicas y su fenología (Parmesan, 2006; Sinervo et al., 2010; Clarke y Zani, 2012; Richardson et al., 2013; Griffis-Kyle et al., 2018). Particularmente, los organismos ectotermos son vulnerables por su susceptibilidad a las variaciones en la temperatura, que influye directamente en su desempeño y adecuación (Tewksbury et al., 2008; Huey y Tewksbury, 2009; Sinervo et al., 2010; Lovich et al., 2014). Con el aumento de la temperatura ambiental disminuyen las horas de actividad de los organismos ectotermos, por lo que limita el tiempo de forrajeo y se comprometen diversas funciones biológicas como el crecimiento y la reproducción, llegando a provocar su extinción local (Huey et al., 2009; Sinervo et al., 2010; Griffis-Kyle et al., 2018). Bajo este supuesto, se espera que para el 2080 cerca del 30 % de las especies de lagartijas se extingan a nivel mundial (Sinervo et al., 2010). Sin embargo, no todas las especies de lagartijas tienen el mismo riesgo de extinción, esta vulnerabilidad es especie-específica y dependerá de la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos (Tingley et al., 2013), como el modo reproductor, fisiología, plasticidad, competencia, disponibilidad de recursos (e. g. sombra y alimento), microclimas, pérdida y fragmentación del hábitat e impacto antropogénico (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Huey y Tewksbury, 2009; Sinervo et al., 2010; Barrows, 2011).

Específicamente, los reptiles que se encuentran en regiones áridas tienen alta probabilidad de extinción debido a las altas temperaturas y prolongadas sequías que disminuyen su periodo de actividad (Kearney et al., 2009; Lara-Reséndiz et al., 2015; Kirchhof et al., 2017). Las proyecciones que se han realizado para las zonas áridas del noroeste de México y suroeste de Estados Unidos muestran un aumento en la temperatura ambiental promedio de hasta 4.8 °C, con un incremento en la cantidad de días con temperaturas superiores a los 35 °C, aunado a una disminución en la precipitación y cobertura vegetal a lo largo del presente siglo (Garfin et al., 2013; Kunkel et al., 2013; Griffis-Kyle et al., 2018). Por lo que, considerando las tasas actuales del incremento de la temperatura

ambiental es improbable un cambio adaptativo rápido en la ecología térmica de los organismos que les permitan amortiguar los efectos ambientales (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Gadsden et al., 2012). Por otro lado, se han planteado hipótesis alternativas donde consideran que los reptiles tales como testudíneos y escamados que habitan en desiertos, al haber evolucionado en un entorno tan variable tienen la capacidad de soportar climas extremos, ya que modifican su distribución hacia ambientes térmicos más favorables o ajustándose a las nuevas condiciones por plasticidad de comportamiento, fisiológico o adaptativo (Sinervo et al., 2010; Barrows, 2011). Con base en lo anterior, es imprescindible conocer la ecología térmica de los reptiles que se encuentran en ambientes heterogéneos y evaluar su vulnerabilidad ante el cambio climático (Lara-Reséndiz et al., 2015; Griffis-Kyle et al., 2018).

En los últimos años se han utilizado modelos de distribución de especies (SDM por sus siglas en inglés) como herramienta para estimar la respuesta de los organismos ante los efectos del cambio climático (Kearney et al., 2009; Sinclair et al., 2010; Sinervo et al., 2010; Evans et al., 2015). Los SDM se clasifican en dos categorías de acuerdo con su enfoque; 1) los modelos correlativos se basan en establecer relaciones estadísticas mediante algoritmos entre la distribución geográfica actual y variables climáticas. Estos modelos requieren el intervalo de distribución actual (eg. puntos de presencia y algunos casos de ausencia) e información de las variables climáticas (eg. precipitación y temperatura), con el fin de inferir el hábitat adecuado para las especies mediante mapas o proyecciones (Sinclair et al., 2010; Evans et al., 2015). 2) Los modelos mecanicistas consideran que el desempeño fisiológico de los organismos está restringido por las condiciones abióticas dadas en una localidad geográfica, por lo que en regiones donde se limitan factores como el crecimiento, reproducción y supervivencia se excluyen de las proyecciones de distribución finales. Estos modelos proyectan parámetros fisiológicos y demográficos a través del espacio geográfico (Sinclair et al., 2010; Angert et al., 2011; Evans et al., 2015), por lo que resultan ser eficientes y precisos para estimar los cambios en la distribución de las especies.

Los enfoques de SDM difieren en su grado de complejidad, por lo que su aplicación dependerá del objetivo que se aborde en la investigación. Sin embargo, los modelos tienen en común cierto nivel de incertidumbre a causa de los parámetros y algoritmos a

implementar, el tipo y procedencia de los datos ambientales, y la precisión de los puntos en que los organismos fueron recolectados (Beale y Lennon, 2012). Bajo este contexto, es importante tomar en cuenta la naturaleza de las unidades de modelado que se incluirán en los análisis, ya que estas herramientas no consideran categorías taxonómicas por debajo de especies o categorías ecológicas, como poblaciones (Angert et al., 2011; Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2016). Las unidades biológicas que aún no tengan resueltas las relaciones filogenéticas pueden generar ambigüedad taxonómica, que a su vez se reflejará en aspectos biogeográficos y de conservación (Romero et al., 2014).

Como se mencionó anteriormente, *Callisaurus draconoides* es un complejo constituido por diez taxones con distribución amplia y suelen ser abundantes en las localidades donde se encuentran. Sin embargo, se han realizado pocos estudios filogenéticos y la mayoría de estos no resuelve la ambigüedad taxonómica que presenta este grupo (Grismer, 2002; Lindell et al., 2005; Gottscho, 2015). En cuanto a su estado de conservación, *Callisaurus draconoides* se encuentra en la categoría de preocupación menor (LC) por la IUCN y amenazada (A) por la NOM-059, esto con base en los estudios realizados para las poblaciones que se encuentran en el Alto Golfo y Delta del Rio Colorado, debido a que estas poblaciones se ven afectadas por cambio de uso de suelo y contaminación por actividades agrícolas e industriales, respectivamente (Ramírez-Bautista y Hernández-Ibarra, 2004; Hammerson et al., 2007). Sin embargo, no se cuenta con información sobre los factores que pueden afectar al resto de los taxones.

En este capítulo se evaluó la vulnerabilidad de *Callisaurus draconoides* a través de toda su área de distribución ante el cambio climático, mediante un enfoque correlativo y mecanicista, donde se integraron rasgos ecofisiológicos como la temperatura mínima y máxima voluntaria a la que los organismos están activos en campo (Pontes-da-Silva et al., 2018). En los últimos 15 años se ha evaluado la vulnerabilidad de las especies, principalmente de regiones tropicales, ya que se ha sugerido que estas son más susceptibles a efectos del cambio climático (Tewksbury et al., 2008; Diele-Viegas et al., 2018; Pontes-da-Silva et al., 2018). Recientemente, se han realizado estudios enfocados a especies de desierto, tanto en lagartijas de distribución amplia como de distribución restringida, con resultados contrastantes. Por ejemplo, algunas especies podrían tener entre el 50 % y 60 % de reducción

del área adecuada para habitar en escenarios donde aumenta la temperatura ambiental (Barrows et al., 2010; Gadsden et al., 2012; Lara-Reséndiz et al., 2015; Kirchhof et al., 2017). Por el contrario, otras especies podrían tener un incremento en el área con condiciones adecuadas para habitar (Barrows, 2011; Lara-Reséndiz et al., 2019).

## 2. Hipótesis

- Al tener requerimientos térmicos elevados, *Callisaurus draconoides* tendrá probabilidad alta de presencia a través de su área de distribución ante un aumento en la temperatura ambiental a causa del cambio climático. Por lo tanto, no tendrá un aumento en las horas de restricción a través del tiempo, bajo los diferentes escenarios de cambio climático.
- Los taxones de *Callisaurus draconoides* al presentar requerimientos térmicos similares, no tendrán diferencias en las proyecciones de probabilidad de presencia, así como el periodo de restricción.

## 3. Objetivo general

- Evaluar la vulnerabilidad al riesgo de extinción de *Callisaurus draconoides* bajo escenarios de cambio climático a través de su área de distribución.

### 3.1 Objetivos particulares

- Desarrollar modelos probabilísticos de distribución potencial para *C. draconoides* para el presente y futuro (2050 y 2070) bajo dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 Y 8.5) a través de su área de distribución;
- Calcular las horas de actividad y restricción para el complejo *C. draconoides* para el presente y futuro (2050 y 2070) bajo dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 Y 8.5) a través de toda su distribución;
- Calcular las horas de actividad y restricción para los tres taxones de *C. draconoides* que se distribuyen en la península de Baja California, el presente y futuro (2050 y 2070) bajo dos escenarios de cambio climático (RCP 4.5 Y 8.5).

#### 4. Materiales y métodos

##### 4.1 Especie y sitios de estudio

La lagartija cola de cebra *Callisaurus draconoides* es un miembro de la familia Phrynosomatidae, y se le considera dentro del grupo arenícola junto *Uma* y las lagartijas sordas de los géneros *Cophosaurus* y *Holbrookia* (Wilgenbusch y De Queiroz, 2000). En una lagartija diurna de tamaño mediano que puede llegar a medir hasta 109 mm longitud hocico-cloaca (LHC). Es una especie ovípara, la longitud mínima de reproducción son 46 mm en hembras y 49 mm de LHC, aunque puede variar entre taxones (46 mm – 63 mm). El apareamiento inicia en abril y puede continuar hasta junio. Las hembras pueden tener más de una puesta por temporada con un periodo de incubación de 30 - 32 días, las crías emergen de julio a septiembre (Pianka y Parker, 1972; Goldberg, 2015, 2017). Es una especie activa desde marzo a octubre, y puede incrementar su periodo de actividad en los meses fríos, solo si la temperatura ambiental es lo suficientemente alta (Grismer, 2002). En México se le puede encontrar en los estados de Sonora, Sinaloa, Baja California y Baja California Sur, además en 13 islas del Golfo de California y el Océano Pacífico (Grismer, 2002; Jones y Lovich, 2009; Rorabaugh y Lemos-Espinal, 2016).



Figura 1.6 Individuo adulto de *Callisaurus draconoides*. Vista dorsal y vista ventral.

Los muestreos se realizaron en tres localidades separados alrededor de 400 y 600 km en línea recta a lo largo de la península de Baja California, México:

- A) En la parte noroeste de la península se encuentra el Desierto de San Felipe (referido de aquí en adelante como San Felipe; 31°12'70"N, 114°56'40"O, elevación 72 m). El clima es desértico seco muy árido (Bwh) con una temperatura anual promedio (MeanTemp) de 20.5 °C, temperatura promedio mínima (MinTemp) de 5.7 °C, la

temperatura promedio máxima (MaxTemp) de 36.5 °C, durante junio a septiembre se presenta la época más caliente, con temperaturas de 50 °C a la sombra. La precipitación anual (MeanPrec) puede llegar a 61 mm (Información de WorldClim versión 2 a resolución de 2.5', Fick and Hijmans, 2017), además se pueden presentar varios años consecutivos sin lluvia (González-Abraham et al., 2010). El tipo de vegetación es matorral xerófilo, compuesto por gobernadora (*Larrea tridentata*), copal colorado (*Bursera hindsiana*), ocotillo (*Fouquieria splendens*), palo verde (*Parkinsonia florida*) y mezquite (*Prosopis pubescens* (Delgadillo-Rodríguez y Macías-Rodríguez, 2002; González-Abraham et al., 2010).

- B) En la parte central de la península se encuentra el Desierto del Vizcaíno (referido de aquí en adelante como Vizcaíno; 27°54'00"N, 113°56'00"O; elevación 10m). Es un desierto con bajo relieve topográfico (~ 100 m de altitud) a lo largo de la costa del Pacífico con alta influencia de neblina, viento y nubosidad casi todo el año (Grismer et al., 1994; Carabias et al., 2000). El clima es seco semicálido (Bwhs), con una temperatura media anual (MeanTemp) de 21 °C (MinTemp: 8.4 °C; MaxTemp 35.5 °C), en los meses de agosto y septiembre se presenta la temperatura máxima de 42.2 °C. La precipitación promedio anual (MeanPrec) de 98 mm, la cual se concentra principalmente en invierno (González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017). El tipo de vegetación es matorral de dunas, compuesto principalmente por yuca (*Yucca valida*), palo de Adán (*F. diguetii*), sangregado (*Jatropha cinerea*) y arbustos del género *Atriplex sp.* (Grismer et al., 1994; Carabias et al., 2000; González-Abraham et al., 2010).
- C) En la parte sureste de la península se encuentra la Costa Central del Golfo (referido de aquí en adelante como Costa Central; 24°08'10"N, 110°25'40"O; elevación 10 m). Es una franja de desierto que ubicada a lo largo de la costa del Golfo de California (González-Abraham et al., 2010). El clima es desértico cálido a muy cálido (Bwh), con una temperatura promedio anual (MeanTemp) de 23.6°C, (MinTemp: 12.2 °C; MaxTemp: 35.4 °C), en los meses de julio a septiembre se puede registrar la temperatura máxima hasta de 42.5° C. La precipitación anual promedio (MeanPrec) es de 160 mm y se concentra al final del verano a causa de las tormentas que alcanzan el sur de la península (González-Abraham et al., 2010; Fick y Hijmans, 2017). La

vegetación es de tipo matorral sarcocaulé y matorral de dunas, dominando especies como copalquín (*Pachycormus discolor*), torote (*B. microphylla*), palo de Adán (*F. diguetii*), sangregado (*J. cinerea*), ciruela (*Cyrtocarpa edulis*), Palafox (*Palafoxia linearis*) y amaranto de Baja California (*Amaranthus watsonii*; Romero-López et al., 2006; González-Abraham et al., 2010).

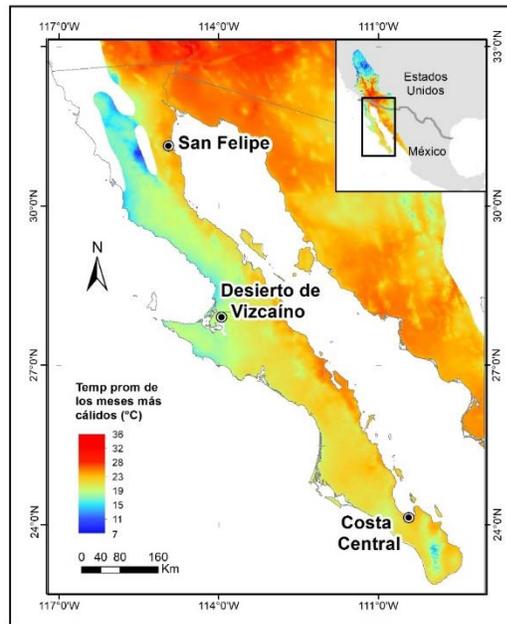


Figura 1.7 Distribución de *Callisaurus draconoides*. Los círculos representan los sitios muestreados. Se muestra la temperatura promedio de los meses más cálidos en grados Celsius (°C).



Figura 1.8 Sitios de estudio. A) Desierto de San Felipe, Baja California; B) Desierto de Vizcaíno, Baja California Sur; C) Costa Central, Baja California Sur.

#### 4.2 Trabajo de campo

Los muestreos fueron realizados por cinco a seis personas durante el periodo de actividad de los organismos, en las localidades de San Felipe y la Costa Central fue de 7:00 a 20:00 h, mientras que en el Vizcaíno fue de 8:00 a 17:00 h de abril de 2017 a junio de 2018. También se integraron datos de temperaturas corporales ( $T_b$ ) de la localidad de la Costa Centran que se tomaron en junio de 2016 como parte de una salida prospectiva. Para todos los muestreos se implementaron los mismos métodos que se describen a continuación. Los organismos fueron capturados con una caña de pescar modificada en su extremo distal con un nudo corredizo (Willson, 2016). Inmediatamente después de la captura, se registró la ( $T_b$ ) con ayuda de un termopar tipo T ( $\pm 0.1$  °C) conectado a un termómetro cloacal digital (fluke 51-II ®) insertado en la cloaca. Las tomas que excedieron los 20 s después de su captura fueron eliminadas. Se registró el sexo, la longitud hocico cloaca (LHC), peso (g) y hora de la captura de cada individuo. Se usó el valor mínimo y máximo de  $T_b$  como intervalo de temperatura corporal voluntaria a las que los individuos de *C. draconoides* se encuentran activos (límite térmico superior  $TV_{max}$  e inferior  $TV_{min}$ ; Camacho et al., 2018; Pontes-da-Silva et al., 2018; Lara-Resendiz et al., 2019).

La temperatura operativa ( $T_e$  por sus siglas en inglés) es la temperatura a la que estarían expuestos los organismos en su hábitat en ausencia de termorregulación, la cual se interpreta como el aumento de la temperatura corporal causado por la ganancia y pérdida de calor mediante convección y conducción y es dependiente de la interacción entre la radiación absorbida, la temperatura del aire y la velocidad del viento (Angilletta, 2009). Para caracterizar térmicamente el microhábitat que las lagartijas utilizan, se registró la  $T_e$  mediante modelos nulos de policloruro de vinilo (PVC; Dzialowski, 2005; Lara-Reséndiz et al., 2015), que previamente fueron calibrados en el laboratorio mediante la correlación entre la  $T_b$  de un organismo adulto inmóvil y los modelos a probar. Para esto, a los modelos y al organismo de referencia se les colocó a cada uno un termopar tipo T y estos a su vez se conectaron a un registrador de datos automático Omega TC-08, el cual registró la temperatura por un periodo de tres horas, simulando periodos de exposición a la radiación solar y a la sombra (logrado mediante focos incandescentes de 100 W). La temperatura del modelo y la temperatura del organismo tuvieron una correlación positiva significativa ( $r = 0.92$ ,  $n = 4870$ ,  $P < 0.001$ ), por

lo tanto el modelo biofísico que se seleccionó fue un tubo de PVC de 80 mm de largo x 20 mm de diámetro, pintado de color gris 33. Luego de esto, se colocaron cuatro modelos conectados a dos registradores de datos en San Felipe y el Vizcaíno, mientras que en la Costa Central colocamos dos modelos conectados a un registrador de datos (HOBO® Pro V2), los cuales fueron programados para registrar la  $T_e$  cada 20 minutos de abril de 2017 a septiembre de 2018. Los dispositivos, con modelos nulos acoplados fueron colocados en los microhábitats donde previamente se observaron a los organismos perchando (e.g. debajo de arbustos, a la sombra o expuestos al sol). El número de registradores de datos HOBO en cada sitio y el tiempo que estuvieron funcionando varía por que los dispositivos fueron dañados por fauna y se remplazaron en la siguiente visita a campo. Solo se consideró el periodo de actividad diario y anual de los organismos en cada sitio, por lo que se analizaron un total de 2200 a 3400 horas de registros de  $T_e$ .

De acuerdo con Sinervo et al., (2010) el periodo más crítico para las especies es la época de reproducción, por lo que se integró la  $T_e$  de marzo a septiembre para los individuos de la Costa Central y San Felipe, mientras que para los individuos del Vizcaíno se usaron las  $T_e$  de abril a septiembre (Grismer, 2002; Goldberg, 2015, 2017). Se registró la temperatura ambiental diaria que los animales experimentan en cada sitio, en San Felipe se colocó un registrador de datos (HOBO® Pro V2) a dos metros por encima del suelo. Además, se integraron datos de las estaciones meteorológicas que se encuentran en la Costa Central (Reserva "Laura Arriaga Cabreba" y la estación meteorológica del proyecto CONACyT-INEGI (278789) "Red de monitoreo fenológico del noroeste de México") y de la estación automática "Luis Díaz Ordaz" Vizcaíno proporcionados por la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA, 2017).

#### *4.3 Modelo probabilístico de distribución potencial*

Los registros de ocurrencia de los taxones de *C. draconoides* se obtuvieron de diversas fuentes: 1) Se consultaron las bases de datos, Global Biodiversity Facility (GBIF, 2017) , Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (EncicloVida, 2017), Madrean Discovery (Madrean Discovey, 2018), Vertebrate Networks (VerNet, 2016) y Amphibian and Reptile Atlas of Peninsular California (Hollingsworth et al., 2015); 2) Se consultó literatura especializada de la especie (Pianka y Parker, 1972; Gatica-Colima, 1998;

Degenghardt et al., 2005; Lindell et al., 2005; Sinervo et al., 2010; Frost y Bergmann, 2012; Gerson, 2016); y 3) se incluyeron los datos de georreferencia de los individuos recolectados durante el trabajo de campo de este estudio. Se depuró la base de datos eliminando los puntos que no fueran confiables, que tuvieron una localidad o ubicación incierta, los datos duplicados y los datos con una incertidumbre en la ubicación mayor a 15 kilómetros. Después de depurar la base de datos, se delimitó el área de distribución de los taxones de *C. draconoides* (*C. draconoides rhodostictus*, *C. draconoides crinitus* y *C. draconoides draconoides*) de acuerdo con los registros en la literatura (Grismer, 2002; Turner et al., 2003; Gottscho, 2015; Hollingsworth et al., 2015; Uetz et al., 2019).

El modelado de riesgo de extinción de *C. draconoides* se realizó usando el enfoque propuesto por Sinervo et al. (2010) en el que se integran modelos ecofisiológicos y correlativos, ya que relaciona los rasgos de la fisiología térmica y la temperatura de los modelos nulos ( $T_e$ ) con la distribución de las especies y las variables climáticas (Caetano et al., 2017; Lara-Resendiz et al., 2019). El fundamento de este enfoque es calcular las horas de restricción ( $h_r$ ) potenciales por día, cuando la  $T_e$  de los microhábitats está por encima de límite superior del intervalo de temperaturas fisiológicas, es decir, cuando los organismos deben refugiarse, por lo que se limita el tiempo para llevar a cabo sus actividades biológicas. Además, calcula las horas de actividad ( $h_a$ ), cuando la  $T_e$  se encuentra dentro del intervalo de temperaturas antes mencionados, considerándose como el tiempo óptimo para realizar todas sus actividades (Sinervo et al., 2010; Lara-Resendiz et al., 2019).

Para construir los modelos se usó la paquetería de Mappinguari (Caetano et al., 2017; Caetano, 2019) y Raster (Hijmans et al., 2019) para el programa R (R development Core Team 2012). Como primer paso, se obtuvieron las capas climáticas ambientales mensuales de precipitación (prec), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin) y altitud (alt) a una resolución de 2.5 min de arco (~ 5km) y 30 s de arco (~1km; Hijmans et al., 2005) que se descargaron de la página WorldClim (<http://www.worldclim.org>) para el presente y futuro (2050 y 2070) bajo diferentes escenarios de trayectorias de concentración representativos (RCP; “Representative Concentration Pathways”) generados por el Instituto de Meteorología Max Planck (MPI-ESM\_LR). Estos escenarios representan la trayectoria a

través del tiempo de las emisiones de gases de efecto invernadero junto con variables socio-económicas como el uso de la tierra y aspectos demográficos.

Se integraron dos RCPs contrastantes para la elaboración de las proyecciones. El RCP 4.5 es un escenario de mitigación que asume que las políticas climáticas se siguen para limitar las emisiones y forzamiento radiativo (4.5 W/ m<sup>2</sup>), estabilizándose para el año 2100. Las concentraciones de CO<sup>2</sup> atmosférico alcanzan concentraciones de 526 ppm y un aumento en la temperatura de 2.4 °C (Thomson et al., 2011). Mientras que el RCP 8.5 se caracteriza por un incremento en las emisiones de los gases de efecto invernadero a través del tiempo, con un aumento de la trayectoria de forzamiento radiativo (8.5 W/m<sup>2</sup>), la concentración de CO<sup>2</sup> y la temperatura ambiental (4.4 °C; van Vuuren et al., 2011; Tebaldi y Wehner, 2018). Para delimitar la región geográfica hipotética que es accesible (Peterson et al., 2011) para los taxones de *C. draconoides*, se consideraron las ecorregiones donde se sobrepusieron los registros de colecta (Olson et al., 2001) con el fin de recortar la superficie climáticas y generar las capas fisiológicas.

Para estimar el periodo de actividad de las lagartijas se estandarizaron las tomas de las temperaturas operativas y la temperatura del aire cada hora por medio de las funciones `group_by` y `summarise` de la paquetería `dplyr` (Wickham et al., 2019). Se creó un código binario (1/0) para calcular las horas en que las temperaturas operativas estuvieron entre los límites voluntarios ( $h_a$ ) y por encima del límite superior voluntario ( $h_r$ ). Además, suponiendo que los organismos siempre eligieron microhábitats con calidad térmica adecuado (comportamiento termorregulador) se tomó el valor máximo de horas disponibles en los microhábitats. Con estos datos se estimó la función logística entre la relación de las  $h_r / h_a$  y la temperatura del aire (Tmax), siguiendo la curva de crecimiento de Richards.

$$h_r \text{ y } h_a = \text{Asym} / ((1+M*e^{-K(T_{\text{max}}-\text{Infl}))})(1/M))(\text{ecuación})$$

Donde:

Asym: asíntota superior

M: coeficiente de forma

K: coeficiente de inclinación

Infl: punto de inflexión

Los SDM se construyeron con la paquetería BIOMOD2 (Thuiller et al., 2016) a partir de las capas superficiales de  $h_r$ ,  $h_a$  y las capas superficiales bioclimáticas, generando un modelo lineal generalizado (GLM) y un modelo aditivo generalizado (GAM) con 1000 pseudoausencias. Se hizo un ensamble de los modelos con la función “BIOMOD\_EnsambleModeling” para generar las proyecciones finales de distribución al presente y futuro. Estos modelos fueron calibrados con una muestra aleatoria del 80 % de los datos de presencia y la precisión predictiva se evaluó con el 20 % de los datos de presencia. De acuerdo con el criterio de la curva de características operativa del receptor (“*Receiver Operating Characteristic*”, ROC) se seleccionaron los modelos con valor mayor al 0.85 (Vicenzi et al., 2017; Lara-Resendiz et al., 2019).

Finalmente, los raster que se generaron en Mapinguari fueron procesados en ArcGis 10.1 (ESRI, 2012) para extraer la información relacionada a los puntos de georreferencia. A partir de esta información se calcularon las  $h_a$  mediante la fórmula  $ha_r = h_a - h_r$  y para las  $h_r = [14 - (h_a - h_r)]$ , el valor de 14 horas fue el intervalo de  $T_e$  que se tomó en cuenta como el periodo de actividad de los organismos (Caetano et al., 2017). Para determinar el área adecuada de *C. draconoides* en el presente y a futuro se tomó el valor de corte del 10 percentil (10 percentil training) para generar los raster binarios (1 = presencia, 0 = ausencia; umbral de corte: 0.546; Kafash et al., 2018). A partir de las celdillas categorizadas se calculó el área geográfica que aumento a futuro (km<sup>2</sup>).

## 5. Resultados

Se obtuvo un total de 473 puntos georreferenciados a lo largo de toda la distribución de *C. draconoides* (resolución de 2.5 m; 5 km), con los cuales se realizaron las proyecciones finales.

*Callisaurus draconoides* tuvo un intervalo de  $h_a$  amplio, para el presente que fue desde las 0 a 9 h, para el futuros (2050 y 2070) en el escenario RCP 4.5 el intervalo fue de 0 a 10 h, mientras que para el mismo periodo de tiempo bajo el escenario RCP 8.5 fue de 0 a 11 h (Cuadro 2.1). La variable  $h_a$  tuvo colinealidad con las variables  $h_r$  y precipitación, por lo que se descartó de los análisis finales. En cuanto a las  $h_r$ , las proyecciones mostraron que

para el presente el intervalo es de 2 a 11 h, mientras que para el futuro en los dos escenarios en intervalo fue de 1 a 11 h (Cuadro 2.1).

Las proyecciones mostraron que actualmente *C. draconoides* tiene un área adecuada de 174,707.017 km<sup>2</sup>, con un aumento en el área geográfica adecuada para todos los escenarios a futuro. Para los escenarios 2050 y 2070 RCP 4.5 el área adecuada aumentará 38% y 45.6% (65,793.428 km<sup>2</sup> y 79,475.681 km<sup>2</sup>), respectivamente. Para los escenarios 2050 y 2070 RCP 8.5 el área adecuada podría aumentar 56% y 95% (96,818.2726 km<sup>2</sup> y 165,336.105 km<sup>2</sup>), respectivamente (Fig. 2.1).

En cuanto a los taxones, se obtuvieron los puntos georreferenciados a una resolución de 30 s de arco (~1 km), para las lagartijas de la Costa Central y el Vizcaíno se obtuvieron un total de 44 puntos georreferenciados, los cuales se usaron para generar las proyecciones finales. Finalmente, para las lagartijas de San Felipe se obtuvo un total de 99 puntos para las proyecciones finales.

De acuerdo con las proyecciones de  $h_a$  y  $h_r$ , el taxón de San Felipe tuvo un aumento en las horas de actividad, ya que la media fue desde 7.38 h a 8.54 h. Mientras que tuvo una disminución en las horas de restricción, con una media de 6.61 a 5.41 h, este patrón se presentó en los dos escenarios a futuro. Con una probabilidad de presencia en el futuro de 0.69 y un incremento en la probabilidad en el escenario más severo (0.73) (Cuadro 2.2; Fig.2.2) Así mismo, el taxón de la Costa Central tuvo un patrón similar, ya que presentó un aumento en las horas de actividad, con una media de 7.51 h a 7.77 h y una disminución en las horas de restricción con una media de 6.42 h a 6.22 h. Para el escenario RCP 8.5 para el año 2070 tuvo una disminución en las horas de actividad y un aumento en las horas de restricción, con una media de 6.44 y 7.55 h, respectivamente. Se observó una disminución en la probabilidad en el escenario 8.5 para el año 2075 y 2070 (Cuadro 2.2; Fig. 2.4). Finalmente, el linaje de lagartijas del Vizcaíno mantuvo constante las horas de actividad y horas de restricción, con una media de 4.29 h a 4.75 h y 9.22 a 9.70 h, respectivamente (Tabla 2.1). Sin embargo, las proyecciones muestran una disminución en la probabilidad de presencia en todos los escenarios a futuro (Tabla 2.2; Fig. 2.3).

Cuadro 2 1 Horas de actividad ( $h_a$ ) y horas de restricción ( $h_r$ ) de *Callisaurus draconoides* y de los tres taxones para el presente y futuro bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5. Se muestra la media  $\pm$  desviación estándar.

	$h_a$					$h_r$				
	Presente	RCP 4.5		RCP 8.5		Presente	RCP 4.5		RCP 8.5	
		2050	2070	2050	2070		2050	2070	2050	2070
<i>Callisaurus draconoides</i>	7.44 $\pm$ 0.92	7.93 $\pm$ 0.94	8.03 $\pm$ 0.90	8.14 $\pm$ 0.91	8.40 $\pm$ 0.90	6.55 $\pm$ 0.92	6.06 $\pm$ 0.94	5.96 $\pm$ 0.90	5.85 $\pm$ 0.91	5.59 $\pm$ 0.90
<b>San Felipe</b>	7.38 $\pm$ 0.88	7.95 $\pm$ 0.83	8.11 $\pm$ 0.86	8.13 $\pm$ 0.75	8.54 $\pm$ 0.77	6.61 $\pm$ 0.88	6.04 $\pm$ 0.83	5.88 $\pm$ 0.86	5.86 $\pm$ 0.75	5.45 $\pm$ 0.77
<b>Desierto del Vizcaíno</b>	4.70 $\pm$ 0.43	4.29 $\pm$ 0.43	4.47 $\pm$ 0.45	4.77 $\pm$ 0.47	4.75 $\pm$ 0.43	9.29 $\pm$ 0.43	9.70 $\pm$ 0.43	9.52 $\pm$ 0.45	9.22 $\pm$ 0.47	9.25 $\pm$ 0.43
<b>Costa Central</b>	7.51 $\pm$ 0.49	7.69 $\pm$ 0.46	7.77 $\pm$ 0.46	6.55 $\pm$ 0.49	6.44 $\pm$ 0.49	6.42 $\pm$ 0.49	6.30 $\pm$ 0.46	6.22 $\pm$ 0.46	7.44 $\pm$ 0.49	7.55 $\pm$ 0.49

Cuadro 2.2 Probabilidad de presencia de *Callisaurus draconoides* y de los tres taxones para el presente y futuro bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5. Se muestra la media y en paréntesis el valor mínimo y máximo.

	Presente	RCP 4.5		RCP 8.5	
		2050	2070	2050	2070
<i>Callisaurus draconoides</i>	0.85 (0.014-0.996)	0.92 (0.017-0.9)	0.95 (0.018-0.99)	0.90 (0.018-0.99)	0.90 (0.055-1)
<b>San Felipe</b>	0.69 (0.085-0.917)	0.65 (0.071-0.878)	0.65 (0.078-0.876)	0.65 (0.056-0.90)	0.73 (0.21-0.90)
<b>Desierto de Vizcaíno</b>	0.82 (0.48-0.98)	0.57 (0.168-0.98)	0.53 (0.155-0.96)	0.40 (0.96-0.97)	0.24 (0.012-0.86)
<b>Costa Central</b>	0.71 (0.171-0.97)	0.73 (0.44-0.99)	0.74 (0.44-0.99)	0.68 (0.292-0.989)	0.66 (0.314-0.99)

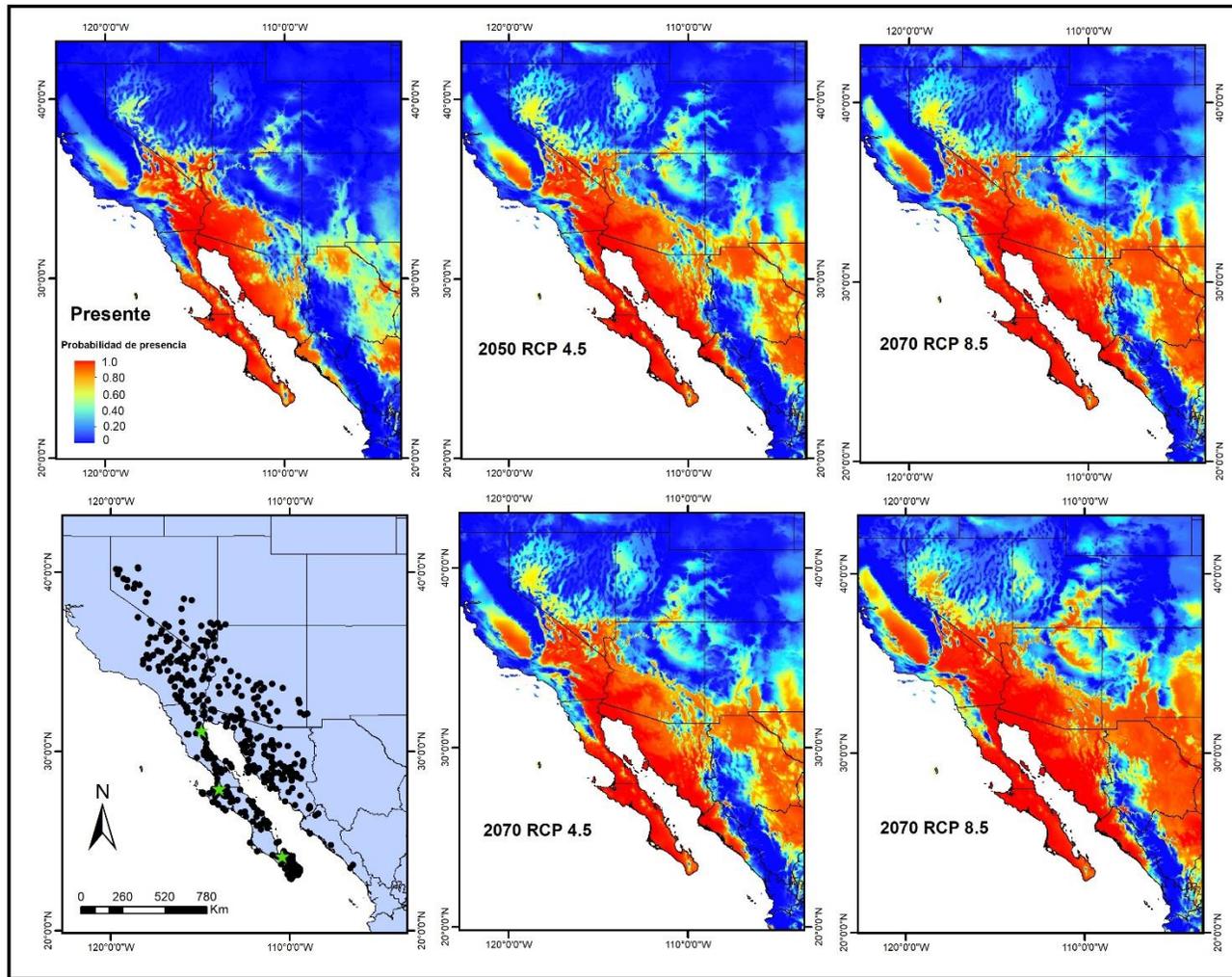


Figura 1.9 Probabilidad de presencia de *Callisaurus draconoides* a través de toda la distribución al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. Las estrellas indican los sitios de estudio.

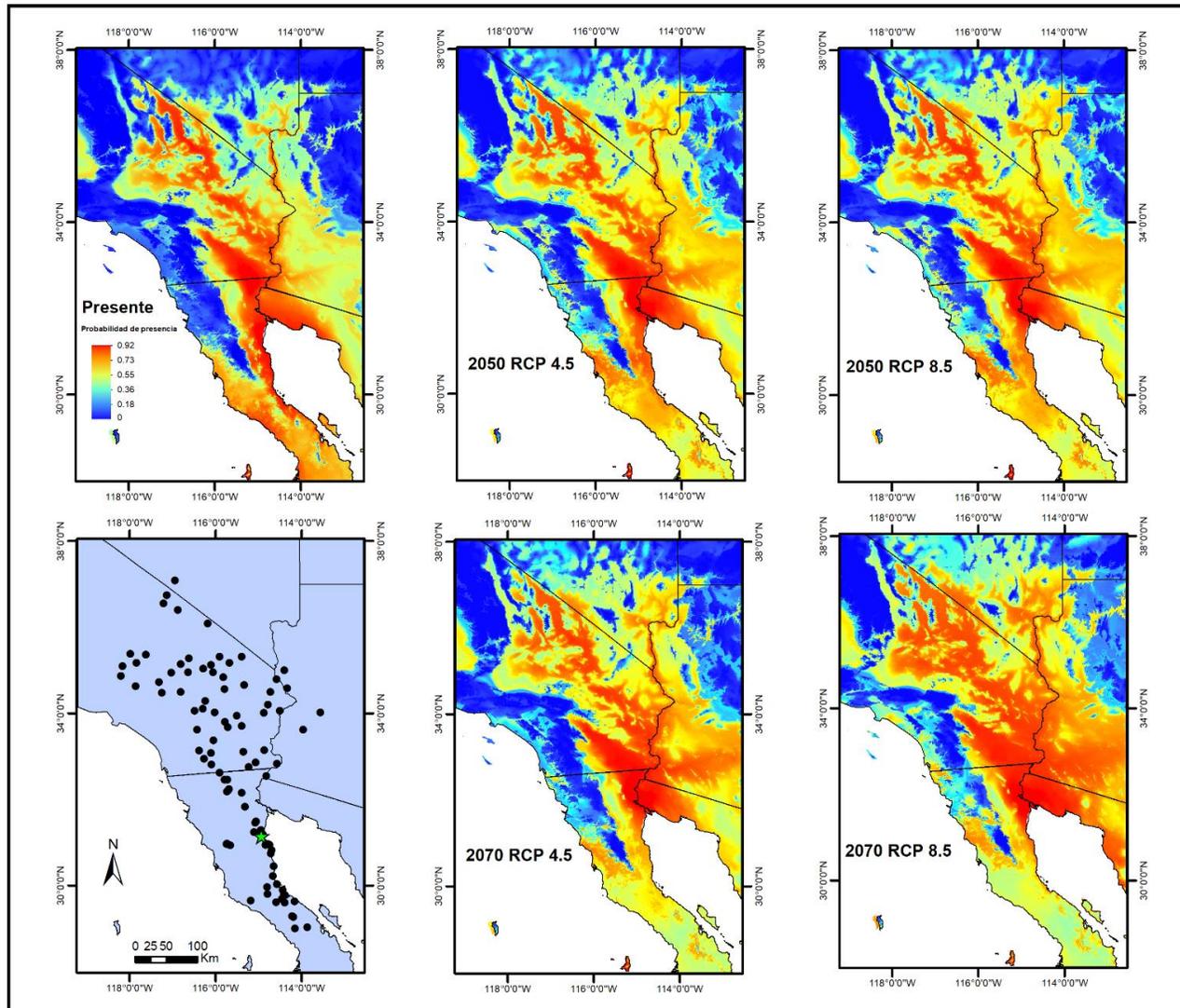


Figura 1 10 Probabilidad de presencia del taxón San Felipe al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. La estrella indica el sitio de estudio.

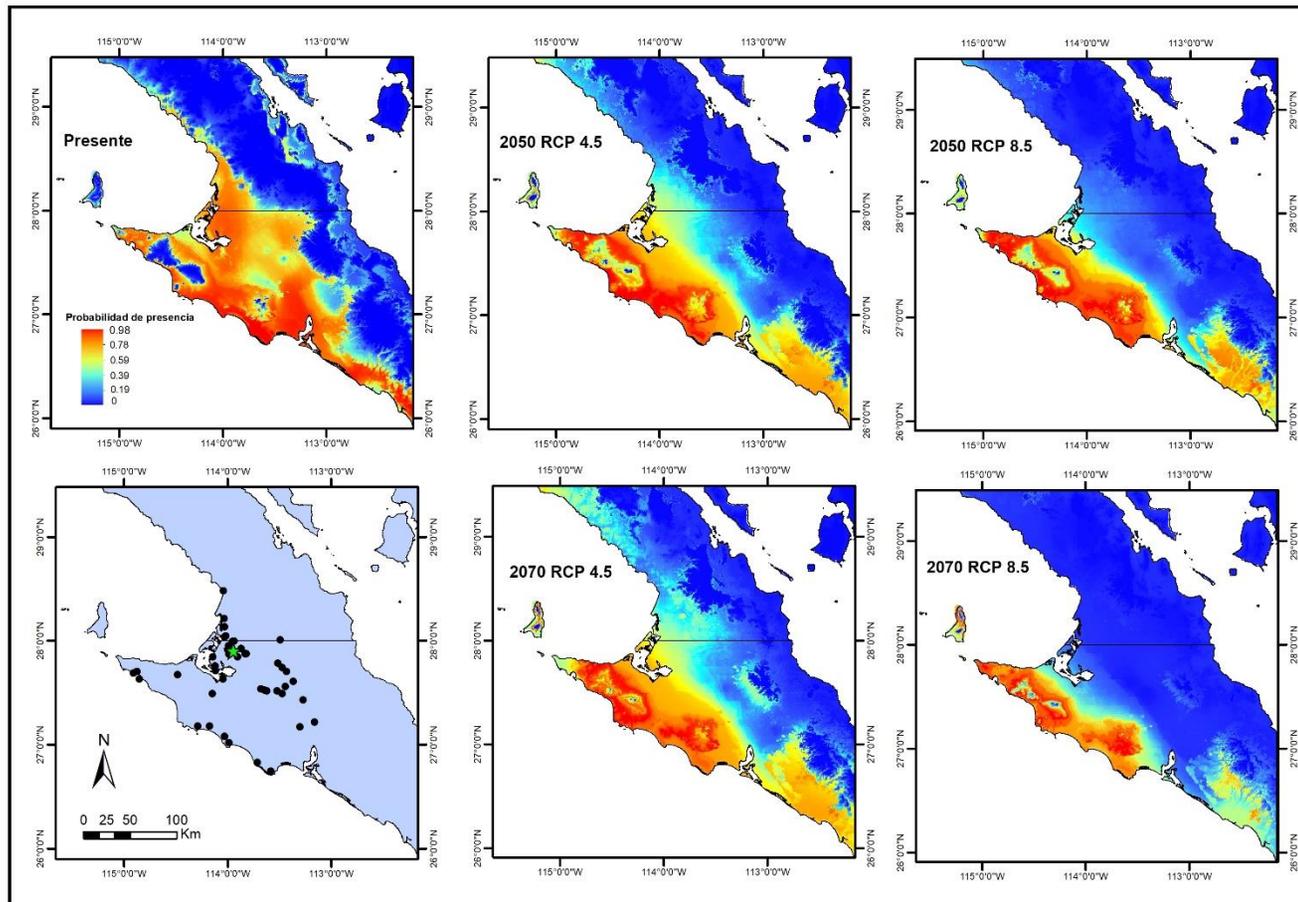


Figura 1.11 Probabilidad de presencia del taxón del Desierto del Vizcaíno al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. La estrella indica el sitio de estudio.

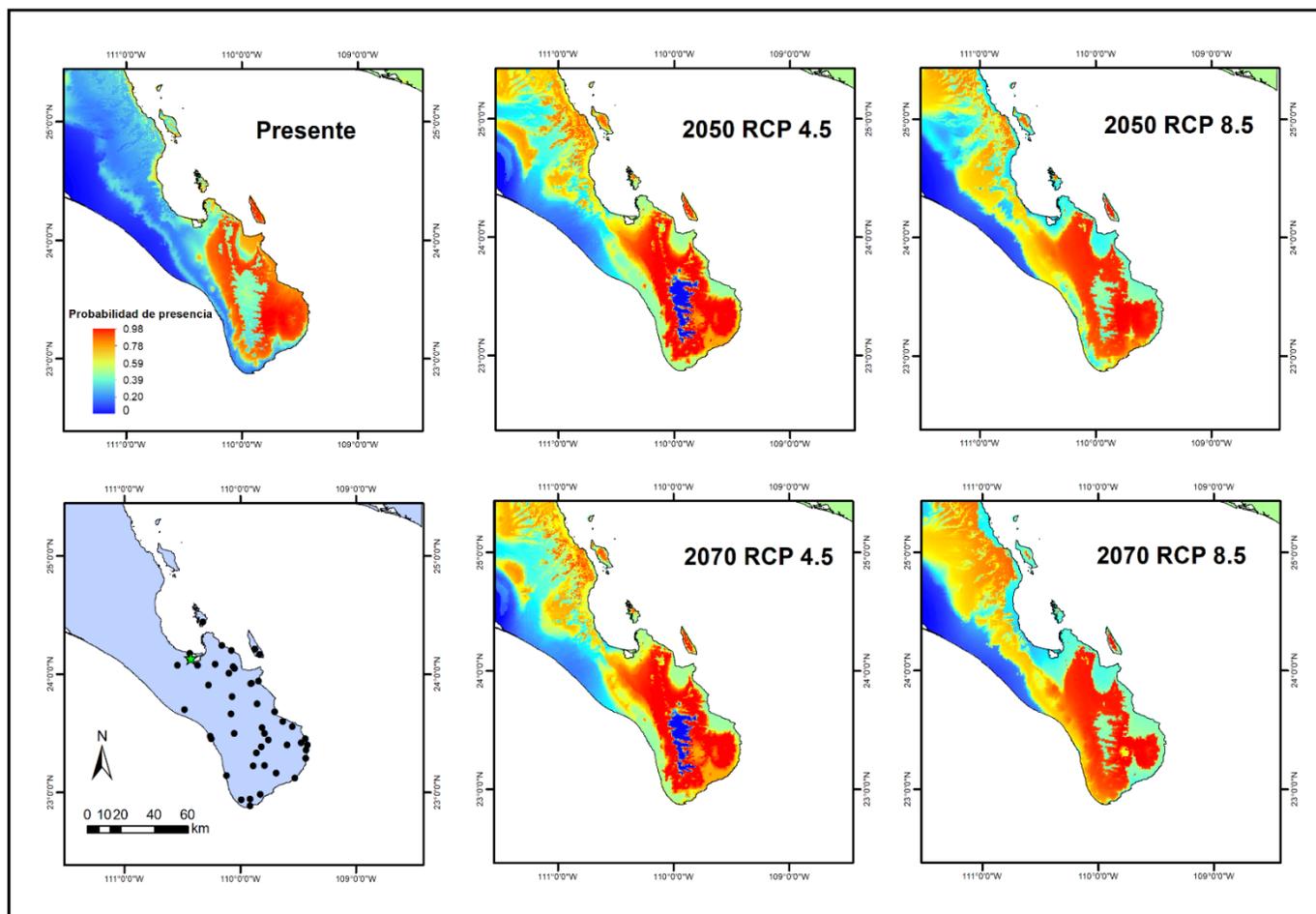


Figura 2.7 Probabilidad de presencia del taxón de la Costa Central al presente y dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros indican los registros de presencia de los organismos. La estrella indica el sitio de estudio.

## 6. Discusión

Se ha propuesto la hipótesis de que los reptiles que han evolucionado en ambientes con altas variaciones en el clima presentan mayor resistencia ante el cambio climático (Huey y Tewksbury, 2009; Barrows et al., 2010; Barrows, 2011; Cabezas-Cartes et al., 2019), especialmente los reptiles que se encuentran en desiertos y zonas áridas (Barrows, 2011; Lara-Reséndiz et al., 2015). De acuerdo con las proyecciones de los modelos ecofisiológicos que se realizaron, *Callisaurus draconoides* tendrá una probabilidad de permanencia alta en los próximos 50 años bajo los escenarios RCP 4.5 y 8.5, además este complejo de especies se podría ver beneficiado al ampliar su distribución hacia áreas continentales con condiciones climáticas adecuadas, específicamente en los Desierto de Sonora, Chihuahua y Mojave. Aunado a esto, las planicies del archipiélago Madreño y las zonas bajas del Desierto Chihuahuense, consideradas como áreas con alta riqueza de especies de reptiles, pueden ser corredores biológicos que permitan el movimiento de los organismos (Griffith et al., 2009, 2014; EPA, 2017; Gergely et al., 2019).

Por otro lado, para los escenarios de cambio climático a futuro gran parte de la Sierra Madre Occidental (SMO; > 2500 m altitud) puede ser una barrera natural donde la probabilidad de permanencia es nula para esta lagartija. Estos resultados difieren con las proyecciones realizadas por Sinervo et al. (2017), las cuales sugieren que los bosques tropicales y desiertos de más de 2500 m de altitud serán refugios térmicos para los reptiles. Probablemente estas zonas altas (SMO y La Sierra de San Pedro Mártir en Baja California) carecen de con las condiciones climáticas adecuadas, es decir, pese a un aumento en la temperatura, estos sitios no tendrán los nichos adecuados con altas temperaturas que les permita cubrir los requerimientos térmicos de los organismos. Particularmente, la Sierra de La Laguna (Baja California Sur) podría tener condiciones adecuadas para la presencia de esta lagartija en los escenarios RCP 8.5 para el año 2070, con valores de permanencia similares a los que tienen algunas poblaciones en el escenario del presente (0.4 – 0.6; Fig. 1, Fig. 4).

En este contexto, la modificación en el área de distribución actual es una de las respuestas de los organismos para hacer frente a los efectos del cambio climático. Barrows et al. (2020) registraron un incremento altitudinal (16 %) del área de distribución de *C.*

*draconoides* en el Parque Nacional Joshua Tree. Así mismo, la población mantuvo constante su abundancia en alta y baja elevación, por lo que los autores concluyeron que los organismos encontraron refugios térmicos a mayor elevación (~1200 m), ante el incremento de casi 3 °C en la temperatura ambiental y como consecuencia el aumento del grado de aridez en el área de estudio.

Una segunda respuesta de los organismos es alcanzar ajustes fisiológicos (aclimatización) y conductuales a las nuevas condiciones ambientales. Los organismos de *C. draconoides* de diferentes poblaciones mantuvieron sus requerimientos térmicos en ambientes contrastantes, pero presentaron plasticidad en el comportamiento termorregulador y periodo de actividad (Capítulo 1). Con respecto a la estimación del periodo de actividad, *C. draconoides* tiene más horas de actividad al día en comparación con las horas de restricción para el escenario del presente, así mismo el periodo de actividad puede aumentar potencialmente hasta una hora en el escenario RCP 8.5, mientras que el periodo de restricción tiene un comportamiento proporcionalmente inverso. En contraste, Sinervo et al. (2010) estimaron que las lagartijas de la familia Phrynosomatidae (n= 200) se verán afectadas de manera negativa cuando las horas de restricción sobrepasen el valor de 3.9 h durante el periodo reproductivo. A pesar de que *C. draconoides* sobrepasan el límite de  $h_r$  calculado para la familia Phrynosomatidae, estas lagartijas presentan amplios periodos de actividad. Esto puede deberse a la capacidad de ser termófila y tener requerimientos térmicos altos (Sinervo et al., 2010; Angert et al., 2011), ya que el límite fisiológico superior ( $VT_{max}$ ) se acerca a la  $T_{max}$ , por lo tanto se encuentra menos tiempo por encima de este parámetro fisiológico (Sinervo et al., 2010).

El intervalo de temperaturas voluntarias ( $VT_{max}$  y  $VT_{min}$ ) representa los límites de tolerancia en la que los organismos se encuentran bajo un estrés térmico, por lo que buscan refugio para enfriarse o calentarse, respectivamente, y así evitar temperaturas críticas o letales. A pesar de que no se encontraron diferencias significativas en este parámetro fisiológico entre los linajes de *C. draconoides*, se ajustaron modelos de probabilidad de presencia para cada uno de estos con valores de  $VT_{max}$ , temperatura operativa y distribución específica. Las poblaciones de *C. draconoides* que se encuentran en San Felipe y la Costa Central tuvieron estimaciones de  $h_a$  y  $h_r$  similares a las proyecciones del modelo generado para todo de especies, así como valores altos de probabilidad de presencia (>70%). A excepción de las proyecciones para las lagartijas

de la Costa Central en el escenario RCP 8.5 (2050 y 2070), donde las  $h_r$  aumentan hasta una hora, además, la probabilidad de presencia fue de alrededor del 50 %. Este resultado también se observó en el modelo general de la especie en menor grado, ya que la probabilidad de permanencia de las mismas poblaciones fue de 60 – 80%. Estas similitudes se deben a que son linajes filogenéticamente relacionados con divergencia reciente, que aún conservan su nicho ecológico (en este caso nicho térmico) (Wiens y Graham, 2005; Gottscho, 2015).

Por otro lado, las proyecciones para el linaje de lagartijas del Vizcaíno mostraron mayor restricción en el periodo de actividad, ya que fue el único linaje con un valor bajo de  $h_a$  disponibles para realizar todas sus actividades. Esto concuerda con las observaciones del periodo de actividad que se realizó *in situ* y las  $T_e$  disponibles en los microhábitats (7 h disponibles; Capítulo 1). Además, las proyecciones sugieren un aumento en el riesgo de extirpación de las poblaciones a futuro, siendo más severo en el RCP 8.5 al 2070. Estos resultados probablemente se deben a que un bajo porcentaje de  $T_e$  se encuentran dentro del intervalo de temperaturas corporales voluntarias, mientras que más del 60% de  $T_e$  se encuentra por fuera de este intervalo, principalmente por debajo del límite inferior ( $VT_{max}$ ), por lo tanto, la distribución de las temperaturas operativas puede influir directamente en las proyecciones de este linaje (Caetano et al., 2020).

Debido a las características climáticas actuales del Desierto del Vizcaíno (Grismer et al., 1994; Galina-Tessaro et al., 2002), estas lagartijas tienen menor disposición de microhábitats con temperaturas altas, por lo que deben ser eficientes termorreguladores en el periodo de actividad que presentan para mantener sus requerimientos térmicos altos (Trochet et al., 2018). En este contexto, tras el aumento de la temperatura esta lagartija podría incrementar su periodo de actividad como los otros linajes, sin embargo poco se sabe de los efectos del cambio climático en el desierto de niebla. Diversos autores han realizado proyecciones para estimar los cambios en las condiciones climáticas en desiertos de niebla de Chile y Namibia (Stephen Soderberg Germantown et al., 2010). Muñoz et al. (2016) encontraron que en el desierto de Atacama, la temperatura ambiental presenta una tendencia débil al enfriamiento y un aumento a la persistencia de niebla, mientras que otros autores proyectan una disminución en el porcentaje de niebla y un posible aumento en la temperatura (Schulz et al., 2011). De modo que se sugiere realizar modelos que integren niveles taxonómicos basales en grupos que tienen

ambigüedad taxonómica para detectar posibles cambios en la distribución de estos organismos (Angert et al., 2011; Pontes-da-Silva et al., 2018).

De acuerdo con Griffis-Kyle et al. (2018) las lagartijas cola de cebra (*C. draconoides*) presentan diversas características de historia de vida que la hacen menos vulnerable a las modificaciones en las condiciones ambientales a causa del cambio climático. Algunas de estas son tener distribución amplia, ser ovíparas y termófilas (Camargo et al., 2010; Kirchhof et al., 2017). Particularmente, esta última característica les permite tener mayor resistencia a temperaturas ambientales altas, por consiguiente tienen menos horas de restricción, ya que la  $T_{max}$  se encuentra menos tiempo por encima del límite térmico superior (Sinervo et al., 2010; Angert et al., 2011; Cabezas-Cartes et al., 2019). Sin embargo, se ha proyectado un aumento en la temperatura ambiental de  $\sim 5$  °C y una disminución en la precipitación en los desiertos del sur de Estados Unidos y norte de México, que resulta en un posible efecto negativo en la cobertura vegetal (Garfin et al., 2013; Bachelet et al., 2016; Griffis-Kyle et al., 2018). Otros estudios consideran que el cambio climático puede afectar indirectamente a los reptiles, al disminuir la sombra por la pérdida de la cobertura vegetal (Kearney et al., 2009; Kearney, 2013), por lo que disminuye la disponibilidad de microhábitats que les permiten termorregular activamente y evitar el sobrecalentamiento al acercarse su  $T_b$  a los límites térmicos. Flesch et al. (2017) menciona que *Aspidocelis tigris* y *C. draconoides*, tuvieron una disminución en la abundancia de sus poblaciones en el Desierto Sonorense por el decremento de arbustos que les proveen alimento, a causa de un aumento en la temperatura ambiental y disminución en la precipitación. Por otro lado, se han registrado poblaciones de *C. draconoides* con abundancias bajas, esto se debe a que se encuentran restringidos a sitios con suelo arenoso, dunas o arroyos (Venegas-Barrera et al., 2008). Es por esto que se debe tener en cuenta otros factores que pueden influir negativamente en estas lagartijas, como el cambio de uso de suelo y la fragmentación y pérdida del hábitat. Por esta razón es de suma importancia considerar otras variables abióticas como la cantidad de cobertura vegetal, el tipo de suelo e interacciones bióticas como competencia y predación en futuros estudios sobre los efectos del cambio climático en especies de distribución amplia.

## 7. Referencias bibliográficas

Angert, A.L., Sheth, S.N., Paul, J.R., 2011. Incorporating population-level variation in thermal performance into predictions of geographic range shifts. *Integr. Comp. Biol.*

51, 733–750. <https://doi.org/10.1093/icb/icr048>

- Angilletta, M.J., 2009. *Thermal Adaptation: A theoretical and empirical synthesis*, Oxford University Press. Oxford University Press.
- Bachelet, D., Ferschweiler, K., Sheehan, T., Strittholt, J., 2016. Climate change effects on southern California deserts. *J. Arid Environ.* 127, 17–29. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.10.003>
- 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. *J. Herpetol.* 41, 733–740. <https://doi.org/https://doi.org/10.1670/06-276.1>
- Barrows, C.W., 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *J. Arid Environ.* 75, 629–635. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.018>
- Barrows, C.W., Rotenberry, J.T., Allen, M.F., 2010. Assessing sensitivity to climate change and drought variability of a sand dune endemic lizard. *Biol. Conserv.* 143, 731–736. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.013>
- Beale, C.M., Lennon, J.J., 2012. Incorporating uncertainty in predictive species distribution modelling. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0178>
- Cabezas-Cartes, F., Fernández, J.B., Duran, F., Kubisch, E.L., 2019. Potential benefits from global warming to the thermal biology and locomotor performance of an endangered Patagonian lizard. *PeerJ* 7, e7437. <https://doi.org/10.7717/peerj.7437>
- Caetano, G.H.O., Santos, J.C., Godinho, L.B., Cavalcante, V.H.G.L., Diele-Viegas, L.M., Campelo, P.H., Martins, L.F., Oliveira, A.F.S., Alvarenga, J.M., Wiederhecker, H.C., de Novaes e Silva, V., Werneck, F.P., Miles, D.B., Colli, G.R., Sinervo, B.R., 2020. Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.07123>
- Caetano, M.G., 2019. Package “Mapinguari” Title Process-Based Biogeographical Analysis.
- Caetano, M.G., Santos, J., Sinervo, B., 2017. Mapinguari 1.0.0: Process based biogeographical analysis.
- Camacho, A., Rusch, T., Ray, G., Telemeco, R.S., Rodrigues, M.T., Angilletta, M.J., 2018. Measuring behavioral thermal tolerance to address hot topics in ecology, evolution, and conservation. *J. Therm. Biol.* 73, 71–79. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.01.009>
- Camargo, A., Sinervo, B., Sites Jr, J.W., 2010. Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Mol. Ecol.* 19, 3250–3270.

- Carabias, L.J., Provencio, E., de la Maza, E.J., Gutiérrez, C.D., Gómez, C.M., Sánchez, S. V., 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, México.
- Clarke, D.N., Zani, P.A., 2012. Effects of night-time warming on temperate ectotherm reproduction: potential fitness benefits of climate change for side-blotched lizards. *J. Exp. Biol.* 215, 1117–1127.
- CONAGUA, 2017. Comisión Nacional del Agua: Estaciones meteorológicas automáticas (EMAS). URL <https://smn.conagua.gob.mx/es/observando-el-tiempo/estaciones-meteorologicas-automaticas-ema-s> (consultado 11.15.18).
- Degenghardt, W.G., Painter, C.W., Price, A.H., 2005. Amphibians and reptiles of New Mexico. University New Mexico.
- Delgadillo-Rodríguez, J., Macías-Rodríguez, M.Á., 2002. Componente florístico del desierto de San Felipe, Baja California, México. *Bol. Soc. Bot. Méx* 45–65. <https://doi.org/https://doi.org/10.17129/botsci.1654>
- Diele-Viegas, L.M., Vitt, L.J., Sinervo, B., Colli, G.R., Werneck, F.P., Miles, D.B., Magnusson, W.E., Santos, J.C., Sette, C.M., Caetano, G.H.O., Pontes, E., Ávila-Pires, T.C.S., 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PLoS One* 13, e0192834.
- Dzialowski, E.M., 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *J. Therm. Biol.* 30, 317–334. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2005.01.005>
- EncicloVida, 2017. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) Mexico. URL <http://enciclovida.mx/> (consultado 10.10.20).
- EPA, 2017. Ecoregions. Environ. Prot. Agency. URL <https://www.epa.gov/eco-research/ecoregions> (consultado 4.3.20).
- ESRI, 2012. ArcGis versión 10.1.
- Evans, T.G., Diamond, S.E., Kelly, M.W., 2015. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conserv. Physiol.* 3. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov056>
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flesch, A.D., Rosen, P.C., Holm, P., 2017. Long-term changes in abundances of Sonoran Desert lizards reveal complex responses to climatic variation. *Glob. Chang. Biol.* 23, 5492–5508. <https://doi.org/10.1111/gcb.13813>
- Frost, C.L., Bergmann, P.J., 2012. Spatial distribution and habitat utilization of the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *J. Herpetol.* 46, 203–208. <https://doi.org/https://doi.org/10.1670/10-267>
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., Lemos-Espinal, J.A.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. *J. Arid Environ.* v. 83, 1–9–2012 v.83. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.03.014>

- Galina-Tessaro, P., Grismer, L.L., Hollingsworth, B.D., Ortega-Rubio, A., 2002. Distribution and conservation of lizards in the Vizcaino Biosphere Reserve, Baja California Sur, Mexico. *Southwest. Nat.* 47, 40. <https://doi.org/10.2307/3672800>
- Garfin, G., Jardine, A., Merideth, R., Black, M., LeRoy, S., 2013. Assessment of climate change in the southwest United States, A Report for the national climate assessment. Island press, Washington, DC.
- Gatica-Colima, A.B.C., 1998. Herpetofauna y vegetación en un gradiente de perturbación en las dunas costeras de San Felipe, B. C. México. Universidad Autónoma de Baja California.
- GBIF, 2017. The Global Biodiversity Information Facility. URL <https://www.gbif.org/> (consultado 10.9.17).
- Gergely, K.J., Boykin, K.G., McKerrow, A.J., Rubino, M.J., Tarr, N.M., Williams, S.G., 2019. Gap Analysis Project (GAP) Terrestrial vertebrate species richness maps for the conterminous U.S., Scientific Investigations Report. <https://doi.org/10.3133/sir20195034>
- Gerson, M.M., 2016. Patterns of space use in zebra-tailed lizards (*Callisaurus draconoides*) in Joshua tree national park, California, USA. *Herpetol. Conserv. Biol.* 11, 112–121.
- Goldberg, S., 2015. Reproduction of the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides* (Squamata: Phrynosomatidae), from Baja California Sur, Mexico. *Mesoamerican Herpetol.* 2, 509–514.
- Goldberg, S.R., 2017. Reproduction in zebra-tailed lizards, *Callisaurus draconoides* (Squamata: Phrynosomatidae), from Nevada. *Chicago Herpetol. Soc.* 52, 47–48.
- González-Abraham, Garcillán, P.P., Ezcurra, E., 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bol. Soc. Bot. Méx* 69–82.
- Gottscho, D.A., 2015. Linage diversification of lizards (Phrynosomatidae) in southwestern North America: Integrating genomics and geology. University of California Riverside and San Diego State University.
- Griffis-Kyle, K.L., Mougey, K., Vanlandeghem, M., Swain, S., Drake, J.C., 2018. Comparison of climate vulnerability among desert herpetofauna. *Biol. Conserv.* 225, 164–175. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.009>
- Griffith, G.E., Omernik, J.M., Bryce, S.A., Royte, J., Hoar, W.D., Homer, J.W., Keirstead, D., Metzler, K.J., G, H., 2009. Ecoregions of New Mexico (2 sided color poster with map, descriptive text, summary tables, and photographer). US Geol. Surv. Reston, VA. Scale 11,325,000.
- Griffith, G.E., Omernik, J.M., Johnson, C.B., Turner, D.S., 2014. Ecoregions of Arizona (2 sided color poster with map, descriptive text, summary tables, and photographer). U. S. Geol. Surv. Open-File Rep. 2014-1141, map scale 11,325,000.
- Grismer, L.L., 2002. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. Univ of California Press.
- Grismer, L.L., McGuire, J.A., Hollingsworth, B.D., 1994. A report on the herpetofauna of the Vizcaino Peninsula, Baja California, Mexico, with a discussion of its

- biogeographic and taxonomic implications. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.* 93, 45–80.
- Hammerson, G.A., Frost, D.R., Gadsden, H., 2007. *Callisaurus draconoides*. The IUCN list of threatened species 2007. URL <https://www.iucnredlist.org/species/64061/12732970> (consultado 5.6.19).
- Hanna, L., 2011. *Climate Change Biology*. Elseiver, Burlington, Massachussetts.
- 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. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans, R.J., Michael Sumner, Cheng, J., Andrew Bevan, Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Forrest, D., Ghosh, A., Golicher, D., Gray, J., Greenberg, J.A., Hiemstra, P., Hingee, K., Karney, C., Matteo Mattiuzzi, Steven Mosher, Jakub Nowosad, Pebesma, E., Lamigueiro, O.P.B.R., Barry Rowlingson, Shortridge, A., Venables, B., Rafael Wueest, 2019. Package “raster” Type Package Title Geographic Data Analysis and Modeling.
- Hollingsworth, B.D., Galina-Tessaro, P., Valdez-Villavicencio, J.H., Peralta-Garcia, A., Stepek, M.A., Leavitt, D.H., Garcia, R., 2015. *HerpAtlas: Amphibian and reptile atlas of Peninsular California*. URL <http://herpatlas.sdnhm.org/> (consultado 10.10.17).
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Álvarez Pérez, H.J., Garland Jr, T., 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 1939–1948. <https://doi.org/http://doi/10.1098/rspb.2008.1957>
- Huey, R.B., Tewksbury, J.J., 2009. Can behavior douse the fire of climate warming? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 3647–3648. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900934106>
- Jones, L.L., Lovich, R.E., 2009. *Lizards of the American Southwest: A photographic field guide*. Rio Nuevo Publishers, Tucson, Arizona.
- Kafash, A., Ashrafi, S., Ohler, A., Yousefi, M., Malakoutikhah, S., Koehler, G., Schmidt, R.B., 2018. Climate change produces winners and losers: Differential responses of amphibians in mountain forests of the Near East. *Glob. Ecol. Conserv.* 11. <https://doi.org/http://doi/10.1016/j.gecco.2018.e00471>
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 3835–3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>
- Kearney, M.R., 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecol. Lett.* 16, 1470–1479. <https://doi.org/10.1111/ele.12192>
- Kirchhof, S., Hetem, R.S., Lease, H.M., Miles, D.B., Mitchel, D., McUllier, J., Rodel, M.O., Sinervo, B., Wassenaar, T., Murray, I.W., 2017. Thermoregulatory behavior and high thermal preference buffer impact of climate change in a namib desert lizard. *Ecosphere* 8. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2033>
- Kunkel, K.E., Stevens, L.E., Stenvens, S.E., Sun, L., Janssen, E., Wuebbles, E., Redmond, K.T., Dobson, J.G., 2013. Regional climate trends and scenarios for the U.S. National Climate Assessment. Part 5. Climate of the Southwest U.S.

- Lara-Reséndiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B., Méndez-De la Cruz, F.R., 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.11.010>
- Lara-Resendiz, R.A., Galina-Tessaró, P., Pérez-Delgadillo, A.G., Valdez-Villavicencio, J.H., Méndez-de La Cruz, F.R., 2019. Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Rev. Mex. Biodivers.* 90, 1–11. <https://doi.org/https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2888>
- Lindell, J., Méndez-de la Cruz, F.R., Murphy, R.W., 2005. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36, 682–694. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.04.031>
- Lovich, J.E., Yackulic, C.B., Freilich, J., Agha, M., Austin, M., Meyer, K.P., Arundel, T.R., Hansen, J., Vamstad, M.S., Root, S.A., 2014. Climatic variation and tortoise survival: Has a desert species met its match? *Biol. Conserv.* 169, 214–224. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.027>
- Madrean Discoverey, 2018. Madrean Discovery Flora and Fauna Database [WWW Document]. URL <http://madreandiscovery.org/> (consultado 5.4.18).
- Mota-Vargas, C., Rojas-Soto, O.R., 2016. Taxonomy and ecological niche modeling: Implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *J. Nat. Conserv.* 29, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.10.003>
- Muñoz, R.C., Quintana, J., Falvey, M.J., Rutllant, J.A., Garreaud, R., 2016. Coastal clouds at the eastern margin of the southeast pacific: climatology and trends. *J. Clim.* 29, 4525–4542. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-15-0757.1>
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bioscience* 51, 933–938.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., Bastos Araujo, M., 2011. Ecological niches and geographic distribution. Princeton Univ. Press.
- Pianka, E.R., Parker, W.S., 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. *Copeia* 1972, 493–508. <https://doi.org/10.2307/1442922>
- Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W.E., Sinervo, B., Caetano, G.H., Miles, D.B., Colli, G.R., Diele-Viegas, L.M., Fenker, J., Santos, J.C., Werneck, F.P., 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *J. Therm. Biol.* 73, 50–60. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.01.013>

- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Ibarra, X., 2004. *Callisaurus draconoides*, en: Arizmendi, M. (Ed.), Sistemática e historia natural de algunos anfibios y reptiles de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Universidad Nacional Autónoma de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W013. México, D. F.
- Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., Toomey, M., 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agric. For. Meteorol.* 169, 156–173.
- Romero-López, B.E., León de la Luz, J.L., Pérez-Navarro, J.J., de la Cruz-Agüero, G., 2006. Structure and composition of the vegetation of the coastal bar El Mogote, Baja California Sur, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 21–32.
- Romero, D., Olivero, J., Márquez, A.L., Báez, J.C., Real, R., 2014. Uncertainty in distribution forecasts caused by taxonomic ambiguity under climate change scenarios: a case study with two newt species in mainland Spain. *J. Biogeogr.* 41, 111–121. <https://doi.org/10.1111/jbi.12189>
- Rorabaugh, J.C., Lemos-Espinal, J.A., 2016. A field guide to the amphibians and reptiles of Sonora, Mexico. ECO Herpetological Publishing and Distribution.
- Schulz, N., Aceituno, P., Richter, M., 2011. Phytogeographic divisions, climate change and plant dieback along the coastal desert of northern Chile. *Erdkunde.* <https://doi.org/10.2307/23030664>
- Sinclair, S., White, M., Newell, G., 2010. How useful are species distribution models for managing biodiversity under future climates? *Ecol. Soc.* 15.
- Sinervo, B., Lara-Reséndiz, R.A., Miles, D.B., Lovich, J.E., Ennen, J.R., Müller, J., Cooper, R.D., Rosen, P.C., Steward, J.A.E., Santos, J.C., Sites, J.W., Gibbons, P.M., Goode, E. V., Hillard, L.S., Welton, L., Agha, M., Caetano, G., Vaughn, M., Meléndez-Torres, C., Gadsden, H., Castañeda-Gaytán, G., Galina-Tessaró, P., Valle Jiménez, F.I., Valdez-Villavicencio, J.H., Martínez-Mendez, N., Woolrich-Piña, G., Luja Molina, V., Díaz de la Vega-Pérez, A., Arenas-Moreno, D.M., Domínguez-Guerrero, S.F., Fierro-Estrada, N., Butterfield, S., Westphal, M., Huey, R.B., Mautz, W., Sánchez-Cordero, V., Méndez-de la Cruz, F.R., 2017. Climate change and collapsing thermal niches of Mexican endemic reptiles. *White Pap. Environ. Work. Gr. UC-Mexico Initiat. Univ. Calif.* 2–21.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M.V.S., Lara-Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De La Riva, I.J., Sepúlveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarra-Guerrero, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chappie, 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* (80-.). 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Stephen Soderberg Germantown, K., Macko Robert J Swap Paolo D, S.A., Paxton Marshall ii, O.P., 2010. The role of fog in the ecohydrology and biogeochemistry of the Namib Desert.

- Tebaldi, C., Wehner, M.F., 2018. Benefits of mitigation for future heat extremes under RCP4.5 compared to RCP8.5. *Clim. Change* 146, 349–361. <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1605-5>
- Tewksbury, J.J., Huey, R., Deutsch, C., 2008. Putting heat on tropical animals. *Science* (80-). 320, 1296–1297. <https://doi.org/10.1126/science.1159328>
- Thomson, A.M., Calvin, K. V., Smith, S.J., Kyle, G.P., Volke, A., Patel, P., Delgado-Arias, S., Bond-Lamberty, B., Wise, M.A., Clarke, L.E., Edmonds, J.A., 2011. RCP4.5: A pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Clim. Change* 109, 77–94. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0151-4>
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Breiner, F., 2016. biomod2:Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. Rpackage version 3.1-7.
- Tingley, R., Hitchmough, R.A., Chapple, D.G., 2013. Life-history traits and extrinsic threats determine extinction risk in New Zealand lizards. *Biol. Conserv.* 165, 62–68. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.05.028>
- Trochet, A., Dupoué, A., Souchet, J., Bertrand, R., Deluen, M., Murarasu, S., Calvez, O., Martinez-Silvestre, A., Verdaguer-Foz, I., Darnet, E., Chevalier, H. Le, Mossoll-Torres, M., Guillaume, O., Aubret, F., 2018. Variation of preferred body temperatures along an altitudinal gradient: A multi-species study. *J. Therm. Biol.* 77, 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.08.002>
- Turner, D.S., Holm, P.A., Wirt, E.B., Schalbe, Cecil, R., 2003. Amphibians and reptiles of the Whetstone Mountains, Arizona. *Southwest. Nat.* 48, 347–355.
- Uetz, P., Freed, P., J., H., 2019. *Callisaurus draconoides*. The Reptile Database [WWW Document]. URL [http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Callisaurus&species=draconoides&search\\_param=%28%28search%3D%27callisaurus+draconoides%27%29%29](http://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Callisaurus&species=draconoides&search_param=%28%28search%3D%27callisaurus+draconoides%27%29%29)
- van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G.C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J., Rose, S.K., 2011. The representative concentration pathways: An overview. *Clim. Change* 109, 5–31. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Venegas-Barrera, C.S., Morales-Bojórquez, E., Arnaud, G., 2008. Stochastic approach to determine spatial patterns of lizard community on a desert island. *Acta Oecologica* 33, 280–290. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.01.002>
- VerNet, 2016. Vertebral Networks [WWW Document]. URL <http://vertnet.org/> (consultado 10.9.17).
- Vicenzi, N., Corbalán, V., Miles, D., Sinervo, B., Ibarguengoytía, N., 2017. Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biol. Conserv.* 206, 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.030>
- Wickham, H., Romain, F., Henry, L., Müller, K., 2019. A grammar of data manipulation [R package dplyr version 0.8.5].
- Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and

conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36, 519–539.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>

Wilgenbusch, J., De Queiroz, K., 2000. Phylogenetic Relationships Among the Phrynosomatid Sand Lizards Inferred from Mitochondrial DNA Sequences Generated by Heterogeneous Evolutionary Processes. *Syst. Biol.* 49, 592–612.  
<https://doi.org/10.1080/10635159950127411>

Willson, D.J., 2016. Surface-dwelling reptiles, en: Kenneth Dood, J.. C. (Ed.), *Reptile ecology and conservation, a handbook of techniques*. Oxford University Press, New York, pp. 125–136.

## Discusión general y conclusiones

Los estudios que se enfocan en evaluar la variación geográfica en diferentes rasgos ecofisiológicos de organismos ectotermos permiten explicar los patrones y procesos que influyen en la adaptación de los organismos ante la variación de las condiciones climáticas (Bashey y Dunham, 1997; Andrews, 1998; Artacho et al., 2017). Particularmente, la variación de la ecología térmica de estos organismos a través de gradientes geográficos altitudinales ha sido ampliamente estudiada (Adolph, 1990; Gvoždík, 2002; Sears y Angilletta Jr., 2003; Webber y Bryson, 2015; Díaz de la Vega et al., 2019; Fierro-Estrada et al., 2019). En los últimos años, se ha puesto un gran interés por conocer las respuestas de los organismos que tienen una distribución amplia a los factores abióticos, principalmente la temperatura en gradientes latitudinales (Catenazzi et al., 2005; Medina et al., 2009; Gaitán-Espitia et al., 2014; Clay y Gifford, 2017). En el presente trabajo se consideró como modelo de estudio a la lagartija termófila *Callisaurus draconoides* para comparar la fisiología térmica y estrategias de termorregulación a través de un gradiente latitudinal.

Tres de los nueve taxones de *Callisaurus draconoides* carecen de diferencias en la mayoría de los rasgos fisiológicos estudiados ( $T_b$ ,  $T_{sel}$  y  $CT_{max}$ ), sin embargo, presentaron diferencias en las estrategias termorreguladoras y periodo de actividad. Esto se debe a la eficiencia en el comportamiento termorregulador de los organismos, que logra disminuir la variación en estos rasgos causados por la selección natural y favoreciendo los ajustes conductuales (Cowles y Bogert, 1944; Huey et al., 2003; Muñoz et al., 2014). Este es uno de los patrones que se ha registrado en otras especies de escamados (Catenazzi et al., 2005; Sepúlveda et al., 2008; Medina et al., 2009) y se debe a que es más factible modificar el comportamiento que los rasgos fisiológicos (Muñoz et al., 2014). Por lo tanto, estas lagartijas resultaron ser termorreguladores precisos y eficientes en ambientes con calidad térmica baja y altas temperaturas operativas, lo que les permite evitar el sobrecalentamiento. Además, tuvieron diferentes periodos de actividad diurna y anual, lo que les permite aprovechar los microhábitats térmicamente disponibles (Muth, 1977; Grismer, 2002a; Vickers et al., 2011).

Por otro lado, se han realizado diversas proyecciones sobre el efecto del cambio climático en ambientes heterogéneos como las zonas áridas (Garfin et al., 2013; Griffis-Kyle et al., 2018). Estas proyecciones sugieren que los organismos ectotermos que se encuentran

en este tipo de ambientes, tendrán una vulnerabilidad alta al aumento de la temperatura y disminución de la precipitación (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Barrows, 2011; Gadsden et al., 2012; Kirchhof et al., 2017). De acuerdo con las proyecciones realizadas en este trabajo, *Callisaurus draconoides* tendrá probabilidad de presencia alta a lo largo de su área de distribución, además se podría beneficiar por el aumento del área térmicamente adecuada hacia zonas continentales, como el Desierto de Chihuahua y Mojave, por lo que los valles de las islas del cielo podrían fungir como corredores biológicos que permitan el movimiento de los organismos. Sin embargo es probable que otros factores secundarios influyan de manera negativa a los individuos, como la pérdida de vegetación y disminución del alimento (Kearney, 2013; Flesch et al., 2017).

Los taxones de San Felipe y la Costa Central tuvieron similitudes en las proyecciones de  $h_a$  y  $h_r$ , así como valores altos de probabilidad de presencia semejante a las proyecciones de *C. draconoides*. Sin embargo, en las lagartijas de la Costa Central para el escenario RCP 8.5 (2050 Y 2070) las  $h_r$  aumentan hasta una hora y la probabilidad de permanencia es de alrededor de 50% para ambos modelos. Esto se debe a que son linajes de divergencia recientes y conservan su nicho térmico a través de su área de distribución en la península de Baja California (Wiens y Graham, 2005; Gottscho, 2015).

Por otro lado, las proyecciones para el taxón del Vizcaíno, muestran una restricción en el periodo de actividad parecido a lo que se observó en campo (Capítulo 1). Así mismo, presenta un aumento en el riesgo de extirpación de las poblaciones, siendo más severo para el escenario más drástico (RCP 8.5 al 2070). Estos resultados probablemente se deben a que las  $T_e$  pueden influir directamente en las proyecciones de este linaje, ya que más de 60% de estas  $T_e$  se encuentran por fuera del intervalo de temperaturas fisiológicas. Es importante tener en cuenta que en la actualidad este linaje tiene menor disposición de microhábitats con altas temperaturas, por lo que debe termorregular de manera eficiente en los pocos periodos de actividad. Sin embargo, poco se sabe sobre los efectos del cambio climático en los desiertos de niebla, ya que algunos autores proyectan una disminución en la temperatura y un incremento en la presencia de neblina y otros autores proyectan patrones opuestos e los anteriores. Por lo tanto, se sugiere realizar este tipo de proyecciones que integren niveles más basales como linajes de los complejos de especie o grupos que tienen ambigüedad

taxonómica para detectar posibles cambios en la distribución de estos organismos (Angert et al., 2011; Pontes-da-Silva et al., 2018).

## Referencias bibliográficas

- Adest, G.A., 1987. Genetic differentiation among populations of the zebratail lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia* 1987, 854–859.
- Adolph, S.C., 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71, 315–327. <https://doi.org/10.2307/1940271>
- Andrews, R.M., 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 23, 329–334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7)
- Angert, A.L., Sheth, S.N., Paul, J.R., 2011. Incorporating population-level variation in thermal performance into predictions of geographic range shifts. *Integr. Comp. Biol.* 51, 733–750. <https://doi.org/10.1093/icb/icr048>
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8)
- Artacho, P., Saravia, J., Perret, S., Bartheld, J.L., Le Galliard, J.-F., 2017. Geographic variation and acclimation effects on thermoregulation behavior in the widespread lizard *Liolaemus pictus*. *J. Therm. Biol.* 63, 78–87. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.11.001>
- Avery, R.A., 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation, en: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Press, Academic, New York, pp. 93–166.
- 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. *J. Herpetol.* 41, 733–740. <https://doi.org/https://doi.org/10.1670/06-276.1>
- Barrows, C.W., 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave–Sonoran Desert interface. *J. Arid Environ.* 75, 629–635. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.018>
- Bashey, F., Dunham, A.E., 1997. Elevational variation in the thermal constraints on and microhabitat preferences of the greater earless lizard *Cophosaurus texanus*. *Copeia* 725–737. <https://doi.org/10.2307/1447290>
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J., 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82, 3025–3043. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3025:TEOBRS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3025:TEOBRS]2.0.CO;2)
- Bogert, C.M., 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* (N. Y.) 3, 195–211. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1949.tb00021.x>
- Brattstrom, B.H., 1965. Body Temperatures of Reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73, 376–422.

<https://doi.org/10.2307/2423461>

- Camargo, A., Sinervo, B., Sites Jr, J.W., 2010. Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Mol. Ecol.* 19, 3250–3270.
- Catenazzi, A., Carrillo, J., Donnelly, M.A., 2005. Seasonal and geographic eurythermy in a coastal peruvian lizard. *Copeia* 713–723. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2005\)005\[0713:SAGEIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0713:SAGEIA]2.0.CO;2)
- Ceia-Hasse, A., Sinervo, B., Vicente, L., Pereira, H.M., 2014. Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography (Cop.)*. 37, 679–688.
- Clay, T.A., Gifford, M.E., 2017. Population level differences in thermal sensitivity of energy assimilation in terrestrial salamanders. *J. Therm. Biol.* 64, 1–6. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.12.006>
- Cowles, R.B., Bogert, C.M., 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 83, 261–296.
- D’Odorico, P., Bhattachan, A., Davis, K.F., Ravi, S., Runyan, C.W., 2013. Global desertification: drivers and feedbacks. *Adv. Water Resour.* 51, 326–344. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.advwatres.2012.01.013>
- de Queiroz, K., 1989. Morphological and biochemical evolution in the sand lizards. Univ. Calif. Universidad of California.
- Degenhardt, W.G., Painter, C.W., Price, A.H., 2005. Amphibians and reptiles of New Mexico. University New Mexico.
- DeWitt, C.B., 1967. Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Physiol. Zool.* 40, 49–66. <https://doi.org/10.1086/physzool.40.1.30152438>
- Díaz de la Vega-Pérez, A., Barrios-Montiel, R., Jiménez-Arcos, V., Bautista, A., Bastiaans, E., 2019. High-mountain altitudinal gradient influences thermal ecology of the Mesquite lizard *Sceloporus grammicus*. *Can. J. Zool.* 97, 659–668. <https://doi.org/10.1139/cjz-2018-0263>
- Domínguez-Guerrero, S.F., Muñoz, M.M., Pasten-Téllez, D. de J., Arenas-Moreno, D.M., Rodríguez-Miranda, L.A., Manríquez-Morán, N.L., Méndez-de la Cruz, F.R., 2019. Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *J. Therm. Biol.* 79, 135–143. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.12.001>
- Eifler, D.A., Eifler, M.A., 2010. Characteristics and use of the tail in signaling by the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Southwest. Nat.* 55, 104–109.
- Ezcurra, E., Mellink, E., 2013. Desert ecosystems 2, 37–59. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00380-4>
- Farallo, V.R., Wier, R., Miles, D.B., 2018. The Bogert effect revisited: Salamander regulatory behaviors are differently constrained by time and space. *Ecol. Evol.* 8, 11522–11532. <https://doi.org/10.1002/ece3.4590>

- Fierro-Estrada, N., González González, Y.G., Miles, D.B., Gómez, M.M., García, A., Salgado-Ugarte, I.H., Méndez-de la Cruz, F.R., Martínez Gómez, M., García, A., Salgado-Ugarte, I.H., Méndez de la Cruz, F.R., 2019. Thermoregulation of the lizard *Barisia imbricata* at altitudinal extremes. *Amphibia-Reptilia* 40, 1–12. <https://doi.org/10.1163/15685381-20191155>
- Flesch, A.D., Rosen, P.C., Holm, P., 2017. Long-term changes in abundances of Sonoran Desert lizards reveal complex responses to climatic variation. *Glob. Chang. Biol.* 23, 5492–5508. <https://doi.org/10.1111/gcb.13813>
- Frost, C.L., Bergmann, P.J., 2012. Spatial distribution and habitat utilization of the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *J. Herpetol.* 46, 203–208. <https://doi.org/https://doi.org/10.1670/10-267>
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C., Lemos-Espinal, J.A.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. *J. Arid Environ.* v. 83, 1-9–2012 v.83. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.03.014>
- Garfin, G., Jardine, A., Merideth, R., Black, M., LeRoy, S., 2013. Assessment of climate change in the southwest United States, A Report for the national climate assessment. Island press, Washington, DC.
- Gerson, M.M., 2016. Patterns of space use in zebra-tailed lizards (*Callisaurus draconoides*) in Joshua tree national park, California, USA. *Herpetol. Conserv. Biol.* 11, 112–121.
- Goldberg, S., 2015. Reproduction of the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides* (Squamata: Phrynosomatidae), from Baja California Sur, Mexico. *Mesoamerican Herpetol.* 2, 509–514.
- González-Abraham, Garcillán, P.P., Ezcurra, E., 2010. Ecorregiones de la península de Baja California: Una síntesis. *Bol. Soc. Bot. Méx* 69–82.
- Gottscho, D.A., 2015. Linage diversification of lizards (Phrynosomatidae) in southwestern North America: Integrating genomics and geology. University of California Riverside and San Diego State University.
- Griffis-Kyle, K.L., Mougey, K., Vanlandeghem, M., Swain, S., Drake, J.C., 2018. Comparison of climate vulnerability among desert herpetofauna. *Biol. Conserv.* 225, 164–175. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.009>
- Grismer, L.L., 2002a. A re-evaluation of the evidence for a mid-Pleistocene mid-peninsular seaway in Baja California: a reply to Riddle et al. *Herpetol. Rev.* 33, 15.
- Grismer, L.L., 2002b. Amphibians and reptiles of Baja California, including its pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. Univ of California Press.
- Grismer, L.L., McGuire, J.A., 1996. Taxonomy and biogeography of the *Sceloporus magister* complex (Squamata: Phrynosomatidae) in Baja California, México. *Herpetologica* 3, 416–427.
- Gvoždík, L., 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal

- gradient. *Can. J. Zool.* 80, 479–492. <https://doi.org/10.1139/z02-015>
- Hertz, P.E., Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *Am. Nat.* 142, 796–818. <https://doi.org/10.1086/285573>
- Huey, R.B., Hertz, P.E., Sinervo, B., 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *Am. Nat.* 161, 357–366. <https://doi.org/10.1086/346135>
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A.M., Jess, M., Williams, S.E., 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 367, 1665–1679. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>
- Huey, R.B., Slatkin, M., 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51, 363–384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- Irschick, D.J., Jayne, B.C., 1999. A field study of the effects of incline on the escape locomotion of a bipedal lizard, *Callisaurus draconoides*. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 44–56. <https://doi.org/10.1086/316641>
- Karasov, W.H., Anderson, R.A., 1998. Correlates of average daily metabolism of field-active zebra-tailed lizards (*Callisaurus draconoides*). *Physiol. Zool.* 71, 93–105. <https://doi.org/10.1086/515887>
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12, 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- Kearney, M.R., 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecol. Lett.* 16, 1470–1479. <https://doi.org/10.1111/ele.12192>
- Kirchhof, S., Hetem, R.S., Lease, H.M., Miles, D.B., Mitchel, D., McUller, J., Rodel, M.O., Sinervo, B., Wassenaar, T., Murray, I.W., 2017. Thermoregulatory behavior and high thermal preference buffer impact of climate change in a namib desert lizard. *Ecosphere* 8. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2033>
- Korff, W.L., McHenry, M.J., 2011. Environmental differences in substrate mechanics do not affect sprinting performance in sand lizards (*Uma scoparia* and *Callisaurus draconoides*). *J. Exp. Biol.* 214, 122 LP – 130. <https://doi.org/10.1242/jeb.045682>
- Kubisch, E.L., Corbalán, V., Ibarguengoytía, N.R., Sinervo, B., 2015. Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Can. J. Zool.* 94, 49–59. <https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0024>
- Laity, J.J., 2009. *Deserts and desert environments*. Chichester, UK: Wiley-Blackwell.
- Lara-Reséndiz, R.A., Díaz De La Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H., Gadsden, H., Méndez-De La Cruz, F.R., 2014a. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 875–884. <https://doi.org/10.7550/rmb.36603>
- Lara-Reséndiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B., Méndez-De la Cruz, F.R.,

2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48, 1–10.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.11.010>
- Lara-Resendiz, R.A., Galina-Tessaró, P., Pérez-Delgadillo, A.G., Valdez-Villavicencio, J.H., Méndez-de La Cruz, F.R., 2019. Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Rev. Mex. Biodivers.* 90, 1–11.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2888>
- Lara-Resendiz, R.A., Jezkova, T., Rosen, P.C., Méndez-de La Cruz, F.R., 2014. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia* 35, 161–172. <https://doi.org/https://doi.org/10.1163/15685381-00002938>
- Lara-Reséndiz, R.A., Larraín-Barrios, B.C., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Méndez-De la Cruz, F.R., 2014b. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 885–897. <https://doi.org/https://doi.org/10.7550/rmb.42249>
- Leaché, A.D., Chavez, A.S., Jones, L.N., Grummer, J.A., Gottscho, A.D., Linkem, C.W., 2015. Phylogenomics of phrynosomatid lizards: conflicting signals from sequence capture versus restriction site associated DNA sequencing. *Genome Biol. Evol.* 7, 706–719. <https://doi.org/10.1093/gbe/evv026>
- Lindell, J., Méndez-de la Cruz, F.R., Murphy, R.W., 2005. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36, 682–694. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.04.031>
- Medina, M., Gutierrez, J., Scolaro, A., Ibarguengoytía, N., 2009. Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia, Argentina. *J. Therm. Biol.* 34, 32–40.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2008.10.001>
- Miles, D.B., Sinervo, B., Frankino, W.A., Anthony Frankino, W., 2000. Reproductive burden locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution* (N. Y.). 54, 1386–1395. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00570.x>
- Muñoz, M.M., Stimola, A.M., Algar, C.A., Conover, A., Rodriguez, J.A., Landestoy, A.M., Bakken, S.G., Losos, B.J., 2014. Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proc. R. Soc.* 281, 20132433.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2433>
- Murphy, R.W., Méndez-de la Cruz, F.R., 2010. The herpetofauna of Baja California and its associated islands: A conservation assessment and priorities. *Conserv. mesoamerican Amphib. Reptil.*
- Murphy, Robert W, Murphy, R W, 1983. Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna, Occasional paper of the California Academy of Sciences.
- Muth, A., 1977a. Body temperatures and associated postures of the zebra-tailed lizard,

- Callisaurus draconoides*. Copeia 1977, 122–125. <https://doi.org/10.2307/1443513>
- Muth, A., 1977b. Thermoregulatory postures and orientation to the sun: A mechanistic evaluation for the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides*. Copeia 1977, 710–720. <https://doi.org/10.2307/1443171>
- Newbold, T.A.S., MacMahon, J.A., 2014. Determinants of habitat selection by desert horned lizards (*Phrynosoma platyrhinos*): the importance of abiotic factors associated with vegetation structure. J. Herpetol. 48, 306–316. <https://doi.org/10.1670/10-141>
- Pianka, E.R., Parker, W.S., 1972. Ecology of the iguanid lizard *Callisaurus draconoides*. Copeia 1972, 493–508. <https://doi.org/10.2307/1442922>
- Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W.E., Sinervo, B., Caetano, G.H., Miles, D.B., Colli, G.R., Diele-Viegas, L.M., Fenker, J., Santos, J.C., Werneck, F.P., 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. J. Therm. Biol. 73, 50–60. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.01.013>
- Riddle, B.R., Hafner, D.J., Alexander, L.F., Jaeger, J.R., 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular desert biota. Proc. Natl. Acad. Sci. 97, 14438 LP – 14443. <https://doi.org/10.1073/pnas.250413397>
- Sears, M.W., 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. Oecologia 143, 25–36. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1767-0>
- Sears, M.W., Angilletta Jr., M.J., 2003. Life-history variation in the sagebrush lizard: phenotypic plasticity or local adaptation?. Ecology 84, 1624–1634. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1624:LVITSL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1624:LVITSL]2.0.CO;2)
- Sepúlveda, M., Vidal, M.A., Fariña, J.M., Sabat, P., 2008. Seasonal and geographic variation in thermal biology of the lizard *Microlophus atacamensis* (Squamata: Tropiduridae). J. Therm. Biol. 33, 141–148. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.07.002>
- Sinervo, B., 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). Oecologia 83, 228–237. <https://doi.org/10.1007/BF00317757>
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Cruz, M.V.S., 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., Sepúlveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibarngüengoytía, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chappie, 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 (80-. ). 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Soulé, M., 1963. Aspects of thermoregulation in nine species of lizards from Baja California. Copeia 1963, 107–115. <https://doi.org/10.2307/1441277>
- Tanner, W.W., Krogh, J.E., 1975. Ecology of the zebra-tailed lizard *Callisaurus draconoides* at the Nevada test site. Herpetologica 31, 302–316.

- Tingley, R., Hitchmough, R.A., Chapple, D.G., 2013. Life-history traits and extrinsic threats determine extinction risk in New Zealand lizards. *Biol. Conserv.* 165, 62–68. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.05.028>
- Tulli, M.J., Abdala, V., Cruz, F.B., 2012. Effects of different substrates on the sprint performance of lizards. *J. Exp. Biol.* 215, 774–784. <https://doi.org/10.1242/jeb.065490>
- Valdivia-Carrillo, T., García-De León, F.J., Blázquez, M.C., Gutiérrez-Flores, C., González Zamorano, P., 2017. Phylogeography and ecological niche modeling of the desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*, Baird and Girard 1852) in the Baja California Peninsula. *J. Hered.* 108, 640–649. <https://doi.org/10.1093/jhered/esx064>
- Vicenzi, N., Corbalán, V., Miles, D., Sinervo, B., Ibarguengoytía, N., 2017. Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biol. Conserv.* 206, 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.030>
- Vickers, M., Manicom, C., Schwarzkopf, L., 2011. Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *Am. Nat.* 177, 452–461. <https://doi.org/10.1086/658150>
- Vitt, L.J., Ohmart, R.D., 1977. Ecology and Reproduction of Lower Colorado River Lizards: I. *Callisaurus draconoides* (Iguanidae). *Herpetologica* 33, 214–222.
- Weatherhead, P.J., Sperry, J.H., Carfagno, G.L.F., Blouin-Demers, G., 2012. Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. *J. Therm. Biol.* 37, 273–281. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.03.008>
- Webber, M.M., Bryson, R.W., 2015. Geographic variation in the thermal biology of a widespread Sonoran Desert arachnid, *Centruroides sculpturatus* (Arachnida: Scorpiones). *J. Arid Environ.* 121, 40–42. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.04.014>
- Westphal, M.F., Stewart, J.A.E., Tennant, E.N., Butterfield, H.S., Sinervo, B., 2016. Contemporary drought and future effects of climate change on the endangered blunt-nosed leopard lizard, *Gambelia sila*. *PLoS One* 11, 4–5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154838>
- Whitford, W.G., Duval, B.D., 2019. Ecology of desert systems. Academic Press.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36, 519–539. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431>