



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

“ECOFISIOLOGÍA Y VULNERABILIDAD ANTE EL CAMBIO CLIMÁTICO EN ESPECIES MEXICANAS DEL GÉNERO *SCINCELLA* (SQUAMATA: SPHENOMORPHIDAE) DE AMBIENTES CONTRASTANTES”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FRANCISCO JAVIER MUÑOZ NOLASCO

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

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

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

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA / CONACYT

DR. PIERRE ALEXANDRE REMY ROBERT HENRI CHARRUAU

CENTRO DEL CAMBIO GLOBAL Y LA SUSTENTABILIDAD A. C.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/813/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de marzo de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del alumno **MUÑOZ NOLASCO FRANCISCO JAVIER** con número de cuenta **517007655** con la tesis titulada **"Ecofisiología y vulnerabilidad ante el cambio climático en especies mexicanas del género Scincella (Squamata: Sphenomorphidae) de ambientes contrastantes"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MENDEZ DE LA CRUZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA
Vocal: DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ
Secretario: DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ
Suplente: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente: DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 02 de diciembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

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

Agradecimientos institucionales

Primeramente, deseo agradecer al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** por haberme dado la oportunidad de formar parte de esta casa de estudios. Más que un peldaño en mi carrera profesional, esta etapa significó para mí un hito personal y lección de vida.

Agradezco también al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt)**, por concederme la beca de maestría 775920, y al **Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la UNAM (Papiit)**, por el financiamiento a los proyectos IN 210116 y 212219, de los cuales formó parte esta investigación. Así mismo, quiero agradecer al **Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP)** de la UNAM por los apoyos otorgados en 2017 y 2018, los cuales me permitieron realizar actividades académicas y de investigación en el extranjero.

Por último, quiero expresar mi más sincera gratitud al doctor **Fausto R. Méndez de la Cruz** por permitirme ser parte de su laboratorio y brindarme siempre su confianza, apoyo y consejo, así como a los doctores **Pierre Charruau** y **Aníbal H. Díaz de la Vega**, por sus valiosos comentarios y observaciones a lo largo del desarrollo de esta investigación.

Agradecimientos a título personal

Este proyecto no hubiese sido posible sin la participación de una gran cantidad de personas. En primer lugar, agradezco a mis amigos y compañeros de laboratorio, particularmente a **Diego M. Arenas Moreno, Adán Bautista del Moral, Rufino Santos Bibiano, Fabiola J. Gandarilla Aizpuro, Luis A. Rodríguez Miranda, Saúl F. Domínguez Guerrero, Cynthia D. Flores Aguirre, Ana G. Pérez Delgadillo y David A. Brindis Badillo** (miembro honorario del laboratorio), quienes estuvieron conmigo en arduas, pero satisfactorias, jornadas de trabajo de campo, experimental y de gabinete, tanto para este como para otros proyectos; asimismo, quiero dar las gracias al resto de la tropa: **Natalia Fierro Estrada, Mirna Vera Chávez, Isela Quintero Pérez, Aldo Fuentes Barradas, “Micho” Garrido Casas, Enrique Lozano Aguilar y Enrique Sosa Caballero**, por la retroalimentación y buenos momentos compartidos.

Deseo externar mi gratitud al **Ing. Sebastián Montejo Narváez**, del Parque Nacional Palenque, por el genuino apoyo brindado para efectuar los muestreos en dicha área natural protegida; a la **familia Domínguez-Guerrero**, por su hospitalidad durante el periodo de muestreo en la localidad de Pahuatlán; a **Alejandro Galí Boadella** y su esposa, **Dalila Hernández Ochoa**, por las atenciones durante nuestra estadía en el sitio de estudio de Xilitla; a la **Dra. Rosamond Coates**, jefa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, por las facilidades para utilizar las instalaciones de la estación científica, y a **Pronatura Noreste, A. C.**, particularmente al **Biól. David Borre** y al **M. en C. Alfredo Álvarez**, por permitirnos trabajar en el predio que conserva la asociación en el Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Cuatrociénegas y hacer uso de las instalaciones de la misma. Asimismo, agradezco a mi colega, el **M. en C. Jorge Becerra**, por la asesoría logística para llevar a cabo el muestreo en el APFF, y al **Sr. Juan Villanueva**, del ejido Antiguos Mineros, por las atenciones para trabajar en dicha localidad. La **Dra. Leticia M. Ochoa Ochoa** y el **Dr. Óscar A. Flores Villela** me facilitaron amablemente datos de algunos especímenes depositados en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), con los cuales generé los modelos de distribución de especies.

Agradezco también a los miembros de mi jurado: los doctores **Víctor L. Barradas Miranda**, **José Juan Flores Martínez**, **Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez**, **Enrique Martínez Meyer** y **Diego de Jesús Chaparro Herrera**, por sus valiosos y atinados comentarios sobre la versión final de este manuscrito.

Finalmente, pero no menos importante, quiero manifestar mi más profundo agradecimiento a mis padres, **Sara Judith Nolasco Romo** y **Juan Javier Muñoz Tenorio** por haberme dado lo necesario para llegar a ser quien soy; a mi hermano, **Juan Daniel Muñoz Nolasco**, por haberme ayudado con el diseño y construcción del carril de velocidad para las pruebas de desempeño locomotor, y a mi amiga y compañera de vida, **Marbella Fernández Salgado**, por estar siempre a mi lado y motivarme a ser una mejor persona. Espero poder retribuirles con creces su esfuerzo y confianza.

Como último punto, deseo agradecer a todas las lagartijas que formaron parte de este estudio, por la fascinación que inspiran en mí y el respeto que les es debido. Confío en que la información generada sea de verdadera utilidad para protegerlas y conservarlas.

Esta investigación contó con la autorización de recolecta científica por parte de la **Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat)** a través de los oficios SGPA/DGVS/01629/16, SGPA/DGVS/01205/17, SGPA/DGVS/002491/18 y SGPA/DGVS/02523/19.

A mis padres, Sara Judith Nolasco Romo y Juan Javier Muñoz Tenorio.

A Marbella Fernández Salgado.

“Los reptiles y anfibios son algunas veces considerados primitivos, aburridos y lerdos. De hecho, por supuesto, ellos pueden ser letalmente rápidos, espectacularmente hermosos, sorprendentemente afectuosos y muy sofisticados”.

DAVID ATTENBOROUGH

Naturalista británico

Índice

Agradecimientos institucionales.....	2
Agradecimientos a título personal	3
Índice	7
Índice de figuras	9
Índice de cuadros	11
Índice de abreviaturas.....	13
Resumen	1
<i>Abstract</i>	2
Introducción.....	3
Hipótesis general	5
Hipótesis particulares	5
Predicciones.....	6
Objetivo general	6
Objetivos particulares.....	6
Antecedentes.....	7
<i>Ecofisiología térmica e hídrica de ectotermos</i>	7
<i>Vulnerabilidad ecofisiológica al cambio climático en ectotermos</i>	11
Materiales y métodos.....	14
Especies y sitios de estudio	14
Termorregulación	18
Pérdida de agua por evaporación.....	21
Desempeño locomotor.....	23
Tolerancias térmicas	24
Vulnerabilidad ecofisiológica ante el cambio climático.....	25
Análisis estadísticos.....	28
Resultados.....	31
Termorregulación	31
Pérdida de agua por evaporación.....	36

Desempeño locomotor	37
Tolerancias térmicas	40
Vulnerabilidad ecofisiológica ante el cambio climático.....	42
Discusión	51
<i>Aspectos ecofisiológicos</i>	51
<i>Vulnerabilidad ante el cambio climático</i>	56
Conclusiones.....	59
Consideraciones finales	61
Referencias	63
Apéndice.....	81

Índice de figuras

- Figura 1.** Tres de las especies estudiadas (izquierda) y sus respectivos hábitats (derecha). A = *S. caudaequinae* → B = Xilitla, SLP (bosque mesófilo/cafetales); C = *S. cherriei* → D = Palenque, Chiapas (bosque tropical perennifolio); E = *S. gemmingeri* → F = Pahuatlán, Puebla (bosque mesófilo/bosque de pino). 17
- Figura 2.** Las dos especies de distribución restringida (izquierda) aquí estudiadas y sus respectivos hábitats (derecha). A = *S. kikaapoa* → B = Cuatrociénegas, Coahuila (vegetación halófila y semiacuática); C = *Scincella* sp. → D = Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz (bosque mesófilo). 18
- Figura 3.** Temperaturas operativas (T_e) de las cinco especies del género *Scincella* estudiadas. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente térmico. Se muestran también la fluctuación de T_e por hora (línea negra) y el porcentaje de T_e dentro y fuera del intervalo de T_{set} 33
- Figura 4.** Desempeño locomotor de las especies de *Scincella* estudiadas. Se muestran la velocidad máxima promedio (m/s), la temperatura ($^{\circ}$ C) y el tamaño de muestra. Las barras indican el error estándar. 38
- Figura 5.** Curvas de desempeño locomotor dependiente de temperatura, con la longitud hocico-cloaca como covariable, generadas mediante modelos aditivos mixtos generalizados (GAMMs). A = *S. caudaequinae*; B = *S. cherriei*; C = *S. gemmingeri*; D = *S. kikaapoa*; E = *Scincella* sp. 39
- Figura 6.** Sensibilidad térmica a la deshidratación de cuatro especies mexicanas del género *Scincella*. La gráfica muestra el nivel de hidratación con respecto a la T_{set} (asumido como del 100 %) y a los dos niveles de tolerancia máximos (VT_{max} y CT_{max}). 42
- Figura 7.** Probabilidad de permanencia (%) de *S. caudaequinae* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada. 46
- Figura 8.** Probabilidad de permanencia (%) de *S. cherriei* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie;
-

la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.....47

Figura 9. Probabilidad de permanencia (%) de *S. gemmingeri* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.48

Figura 10. Probabilidad de permanencia (%) de *S. kikaapoa* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.....49

Figura 11. Probabilidad de permanencia (%) de *Scincella* sp. al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.50

Índice de cuadros

Cuadro 1. Relación entre la temperatura corporal (T_b) y las temperaturas del microhábitat (aire y sustrato) de las especies de <i>Scincella</i> estudiadas. Se muestran el tamaño de muestra, el coeficiente de correlación de Pearson (r), el valor t y, con asterisco (*), los valores P significativos (≤ 0.05).....	32
Cuadro 2. Parámetros térmicos de las especies del género <i>Scincella</i> estudiadas. T_b = temperatura corporal en campo; T_{set} = temperaturas seleccionadas en gradiente térmico; $T_{set\ 25-75}$ = intervalo de temperaturas seleccionadas (25 y 75 % de los datos; $Q_1 - Q_2$); d_b = precisión en la termorregulación; d_e = calidad térmica del ambiente; E = eficiencia en la termorregulación (sensu Hertz et al., 1993); $d_e - d_b$ = eficiencia en la termorregulación (sensu Blouin-Demers y Weatherhead, 2002). Los valores se muestran como media \pm desviación estándar (tamaño de muestra).	35
Cuadro 3. Tasas de pérdida de agua por evaporación (PAE) absolutas y relativas (masa-específicas) y déficit de presión de vapor (DPV) del hábitat de cuatro especies mexicanas del género <i>Scincella</i> . Los valores se muestran como media \pm desviación estándar (valor mínimo – valor máximo).	37
Cuadro 4. Tolerancias térmicas de las especies estudiadas. CT_{min} = temperatura crítica mínima; VT_{max} = temperatura máxima voluntaria; CT_{max} = temperatura crítica máxima. El intervalo de tolerancia se refiere a la diferencia entre los valores medios de CT_{min} y CT_{max} . Se muestran la media \pm desviación estándar y, entre paréntesis, el tamaño de muestra.	41
Cuadro 5. Horas de restricción reales (rhr) al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5 y 8.5) de algunas especies del género <i>Scincella</i> . Los valores corresponden al valor medio \pm desviación estándar y, entre paréntesis, valor mínimo – valor máximo.	44
Cuadro 6. Probabilidad de permanencia al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5 y 8.5) de algunas especies del género <i>Scincella</i> . Los valores corresponden al valor medio \pm desviación estándar y, entre paréntesis, valor mínimo – valor máximo.	45
Cuadro A1. Factores de inflación de la varianza (VIFs) de las variables predictivas empleadas en los modelos de distribución de especies bajo el RCP 4.5. Las variables	

designadas con “C” corresponden a variables colineales (redundantes) descartadas del proceso de modelado. h_a = horas de actividad; h_r = horas de restricción.....81

Cuadro A2. Factores de inflación de la varianza (VIFs) de las variables predictivas empleadas en los modelos de distribución de especies bajo el RCP 8.5. Las variables designadas con “C” corresponden a variables colineales (redundantes) descartadas del proceso de modelado. h_a = horas de actividad; h_r = horas de restricción.....82

Cuadro A3. Valores de AIC de los modelos de distribución de especies finales generados para el presente y futuro bajo dos escenarios de cambio climático.....83

Índice de abreviaturas

AIC: criterio de información de Akaike

BIC: criterio de información bayesiano

CT_{max} : temperatura crítica máxima

CT_{min} : temperatura crítica mínima

d_b : precisión en la termorregulación

d_b-d_b : eficiencia en la termorregulación (*sensu* Blouin-Demers y Weatherhead, 2002)

d_e : calidad térmica del hábitat

DPV: déficit de presión de vapor

E : eficiencia en la termorregulación (*sensu* Hertz *et al.*, 1993)

GAM: modelo aditivo generalizado

GAMM: modelo aditivo mixto generalizado

GEI: gases de efecto invernadero

GMT: tiempo medio de Greenwich (“*Greenwich Mean Time*”)

h_a : horas de actividad

h_r : horas de restricción

LHC: longitud hocico-cloaca

LMM: modelo lineal mixto

PAE: pérdida de agua por evaporación

RCP: trayectoria de concentración representativa (“*Representative Concentration Pathway*”)

rh_r : horas de restricción reales

ROC: característica operativa del receptor (“*Receiver Operative Characteristic*”)

T_a : temperatura del aire

T_b : temperatura corporal en campo

T_e : temperatura operativa

T_{max} : temperatura promedio máxima

T_{min} : temperatura promedio mínima

T_{opt} : temperatura óptima de desempeño

T_s : temperatura del sustrato

T_{set} : temperatura seleccionada

$T_{set\ 25-75}$: intervalo de temperaturas seleccionadas

VT_{max} : temperatura máxima voluntaria

Resumen

A fin de desempeñar adecuadamente sus funciones vitales, los organismos deben hacer uso de distintos mecanismos, tanto morfo-fisiológicos como conductuales, en función de las particularidades y desafíos de su entorno. En este sentido, la termorregulación y el balance hídrico constituyen aspectos fundamentales para los ectotermos terrestres, por lo que las modificaciones en las condiciones de temperatura y humedad de su hábitat, tales como las derivadas del cambio climático, podrían suponer un riesgo para ellos. El objetivo de este estudio fue caracterizar la fisiología térmica e hídrica de cinco especies de lagartijas mexicanas del género *Scincella* que habitan ambientes contrastantes, así como estimar su vulnerabilidad al cambio climático mediante la implementación de modelos híbridos de distribución de especies (*i. e.* basado en aproximaciones tanto correlativas como mecanicistas). Las especies de ambientes cálidos presentaron temperaturas corporales en campo y seleccionadas en laboratorio más bajas, así como menor tolerancia al frío y límites de tolerancia al calor más altos que las especies de ambientes templados. Todas presentaron una alta eficiencia en la termorregulación, principalmente aquellas de ambientes térmicamente heterogéneos. Estas especies presentaron tasas de pérdida de agua por evaporación elevadas en comparación con otros escamados. El desempeño locomotor de estas lagartijas se vio maximizado a diferentes temperaturas corporales y se correspondió con las temperaturas seleccionadas y condiciones térmicas de su hábitat. Por otra parte, las proyecciones indicaron diferencias en la vulnerabilidad ante el cambio climático de estas lagartijas, ya que mientras que algunas de ellas experimentarán reducciones severas en su probabilidad de permanencia, otras no se verán seriamente afectadas o, incluso, podrían experimentar un aumento en la idoneidad climática de su hábitat. Sin embargo, dado que las especies estudiadas presentaron atributos típicamente asociados a una alta vulnerabilidad a las modificaciones del hábitat, las alteraciones antrópicas directas sobre su hábitat podrían ser igualmente perjudiciales para ellas.

Palabras clave: desempeño locomotor; ecología térmica; lagartijas; pérdida de agua por evaporación; riesgo de extinción

Abstract

In order to properly perform their vital functions, organisms must make use of different mechanisms, both morpho-physiological and behavioral, depending on the particularities and challenges of their environment. In this regard, thermoregulation and water balance are fundamental aspects for terrestrial ectotherms, so changes in the temperature and humidity conditions of their habitats, as those derived from climate change, could pose a risk for them. The aim of this study was to characterize aspects of the thermal and water physiology of five Mexican lizard species of the genus *Scincella* from contrasting environments, as well as to estimate their susceptibility to climate change by implementing hybrid species distribution models (*i. e.* based on both correlative and mechanistic approaches). The species from warmer environments had lower field body temperatures and selected body temperatures in laboratory, as well as lower cold tolerance and higher heat tolerance limits than the temperate environment species. All of them showed a high thermoregulatory effectiveness, particularly those from thermally heterogeneous environments. Also, they had high evaporative water loss rates compared to other squamates. The locomotor performance of these lizards was maximized at different body temperatures corresponding to their selected temperatures and the thermal conditions of their habitat. On the other hand, the projections indicated differences in the vulnerability of these lizards to climate change, as while some of them will experience drastic reductions in their probability of persistence, some others will not be seriously affected or may even experience an increase in the climatic suitability of their habitat. However, given that the species studied had features typically associated to a high susceptibility to habitat modifications, direct anthropogenic perturbations of their habitats might be equally harmful for them.

Key words: evaporative water loss; extinction risk; lizards; locomotor performance; thermal ecology

Introducción

A fin de mantener su medio interno lo más estable posible y poder desempeñar adecuadamente sus funciones vitales básicas, los animales deben hacer uso de distintos mecanismos, tanto morfo-fisiológicos como conductuales, acordes a las particularidades y desafíos de su entorno (Willmer *et al.*, 2005). Sobre esta diversidad de mecanismos y su ajuste a determinadas condiciones ambientales se encarga la ecofisiología, disciplina que abarca desde la exploración reduccionista de las bases moleculares de los fenómenos fisiológicos, las fuerzas selectivas que conducen a la adaptación fisiológica, hasta las consecuencias evolutivas de habitar ambientes físicos particulares (Tracy *et al.*, 1982; Tracy *et al.*, 2006). En efecto, muchas de las características ecológicas de estos organismos, tales como su distribución geográfica, uso de hábitat y patrones de actividad, son consecuencia directa del conjunto de capacidades y restricciones fisiológicas que estos poseen (Neilson, 2002; Watson y Burggren, 2016; Arenas-Moreno *et al.*, 2018). Debido a lo anterior y a que algunas de las amenazas a la persistencia de las poblaciones tienen un componente fisiológico o patológico (Tracy *et al.*, 2006), recientemente se ha apostado por incorporar estos mecanismos en el contexto de la sensibilidad de los animales ante las perturbaciones de su hábitat, enfoque integrativo que ha conducido al desarrollo de la fisiología de la conservación (Carey, 2005; Tracy *et al.*, 2006; Seebacher y Franklin, 2012; Cooke *et al.*, 2013).

Los reptiles, y en particular las lagartijas, constituyen uno de los grupos de vertebrados más útiles para responder interrogantes fisiológicas y ecológicas, ya que estos son altamente dependientes de condiciones ambientales y microambientales específicas (Smith y Ballinger, 2001; Huey *et al.*, 2012). A pesar de que la mayor parte de los estudios realizados sobre estos organismos han sido dirigidos a comprender la influencia de la temperatura sobre su funcionamiento y la sensibilidad de estos a las alteraciones de su ambiente térmico (Cowles y Bogert, 1944; Adolph, 1990; Bruschi *et al.*, 2016; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018), algunas investigaciones han mostrado que el factor hídrico puede ser igualmente importante en lo concerniente a las relaciones ecológicas y vulnerabilidad intrínseca de las lagartijas a los cambios y perturbaciones de su hábitat, incluidos los efectos del cambio climático (Neilson, 2002; Guillon *et al.*, 2014; Nowakowski *et al.*, 2018).

El género *Scincella* Mittleman, 1950 comprende alrededor de 37 especies distribuidas en Asia, Norte y Centroamérica (Hedges, 2014). La mayoría de ellas son de hábitos semifosoriales (Castiglia *et al.*, 2013) y habitan ambientes mésicos, principalmente entre la hojarasca de bosques tropicales y templados, en los que la incidencia luz solar está limitada por la cobertura del dosel (Parker, 2014). Cabe destacar que los pocos estudios existentes acerca de la fisiología ecológica del género están concentrados en unas cuantas especies (Duda y Koul, 1977; Smith, 1997; Yang *et al.*, 2012; Parker, 2014). En México existen ocho especies descritas, de las cuales cuatro son endémicas al país (García, 2012): *S. assata* (Cope, 1864), *S. caudaequinae* (Smith, 1951), *S. cherriei* (Cope, 1893), *S. gemmingeri* (Cope, 1864), *S. incerta* (Stuart, 1940), *S. kikaapoa* García-Vázquez, Canseco-Márquez & Nieto-Montes de Oca, 2010, *S. lateralis* (Say, 1823) y *S. silvicola* (Taylor, 1937). Se presume que la presencia del género en América resultó de un único evento de dispersión a través del puente de tierra de Bering durante el Mioceno (Honda *et al.*, 2003).

De las especies que se distribuyen en México, *S. kikaapoa*, endémica de la cuenca de Cuatro Ciénegas, Coahuila, es el único representante del género que habita un ambiente árido; sin embargo, esta presenta hábitos semiacuáticos y se suele hallar entre la vegetación halófila y semiacuática que rodea las lagunas de la región (McCoy, 1984; García-Vázquez *et al.*, 2010). Aunque las características ecológicas de esta lagartija contrastan con las del resto de las especies de *Scincella* en el país, las condiciones de humedad parecen ser igualmente limitantes para todas las especies del género.

El grado de endemismo que presentan algunos de estos taxones y su aparentemente alta especificidad de hábitat, así como la vulnerabilidad intrínseca que estas características podrían conferirles ante distintos tipos de disturbios ambientales, incluidas las alteraciones en los patrones climáticos, hacen de las especies del género *Scincella* modelos biológicos adecuados para poner a prueba hipótesis fisiológicas y ecológicas. No obstante, la información sobre la fisiología ecológica de este grupo se halla limitada a algunos estudios sobre la especie norteamericana *S. lateralis* (Smith, 1997; Parker, 2014; Flewelling y Parker, 2015). Por lo anterior, en este trabajo comparo ciertos parámetros ecofisiológicos de algunas de las especies presentes en México, con énfasis en aquellas de ambientes con condiciones

disímiles de temperatura y humedad, y evaluar su vulnerabilidad intrínseca al cambio climático.

Hipótesis general

La vulnerabilidad al cambio climático en lagartijas mexicanas del género *Scincella* está dada en función de sus características ecofisiológicas, de manera que las especies de requerimientos térmicos más bajos y tasas de pérdida de agua mayores serán más susceptibles a los efectos del cambio climático.

Hipótesis particulares

1. Existe una correspondencia entre la fisiología térmica e hídrica de las lagartijas del género *Scincella* y las condiciones de temperatura y humedad de su hábitat.
2. Las especies del género *Scincella* presentan una vulnerabilidad diferencial al cambio climático en función de sus características ecofisiológicas (intervalos térmicos de actividad y horarios de actividad) y de su distribución altitudinal y latitudinal.

Predicciones

1. Las especies de *Scincella* de lugares más cálidos y secos presentarán parámetros térmicos mayores y tasas de pérdida de agua menores que las especies de ambientes templados y húmedos.
2. La eficiencia en la termorregulación será más alta en especies de *Scincella* de hábitats térmicamente heterogéneos o con baja calidad térmica.
3. El desempeño locomotor de las especies de *Scincella* se ve maximizado a temperaturas cercanas a su intervalo de temperaturas seleccionadas (*i. e.* “preferidas”).
4. Las horas de restricción en la actividad aumentarán con el tiempo y en función de la severidad de los escenarios de cambio climático.
5. La probabilidad de permanencia de las poblaciones bajo escenarios de cambio climático aumentará con la altitud y latitud (*i. e.* el riesgo de extirpación/extinción será mayor a bajas altitudes y latitudes).
6. La precipitación se correlacionará positivamente con la probabilidad de permanencia de las poblaciones de *Scincella*.

Objetivo general

Caracterizar aspectos de la ecofisiología térmica e hídrica de algunas especies mexicanas del género *Scincella* de ambientes contrastantes, y con base en ello, estimar su vulnerabilidad ante el cambio climático.

Objetivos particulares

1. Caracterizar las condiciones higrotérmicas del microhábitat de las especies seleccionadas.
2. Caracterizar las temperaturas corporales en campo, seleccionadas en laboratorio y los límites de tolerancia térmica de las especies seleccionadas.

-
3. Evaluar la eficiencia en la termorregulación de las especies seleccionadas.
 4. Cuantificar la pérdida de agua por evaporación de las especies seleccionadas.
 5. Evaluar la influencia de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor de dichas especies.
 6. Calcular las horas de restricción en la actividad al presente y al futuro (2050 y 2070) bajo dos escenarios de cambio climático.
 7. Evaluar la influencia de la altitud, latitud y precipitación sobre la probabilidad de permanencia de las especies estudiadas ante dos escenarios de cambio climático.
 8. Determinar el efecto de los dos escenarios de cambio climático sobre la probabilidad de permanencia de las especies estudiadas.
 9. Proyectar a nivel geográfico (mediante modelos de distribución de especies) la probabilidad de permanencia de las especies en cuestión al presente y al futuro (2050 y 2070) bajo dos escenarios de cambio climático.

Antecedentes

Ecofisiología térmica e hídrica de ectotermos

La temperatura es probablemente el factor abiótico de mayor influencia sobre las características fisiológicas y ecológicas de los organismos ectotermos (Willmer *et al.*, 2005). En el caso de los reptiles, concretamente, esta está implicada en procesos biológicos tales como las tasas metabólicas (Grant y Dunham, 1988; Adolph, 1990), la eficiencia digestiva (Alexander *et al.*, 2001), las tasas de crecimiento (Ji *et al.*, 2006; Flewelling y Parker, 2015), la estacionalidad de los ciclos y eventos reproductores (Shine y Downs, 1999; Sun *et al.*, 2011), el fenotipo de las crías (Shine y Downs, 1999; Ji *et al.*, 2006) y en el desempeño locomotor (Kaufmann y Bennet, 1989; Ji *et al.*, 2006; Watson y Formanowicz, 2012). Junto con la temperatura, el agua constituye un elemento determinante en lo referente a los parámetros ecofisiológicos de los ectotermos terrestres; sin embargo, los aspectos de balance

hídrico han tenido una representatividad comparativamente menor en estudios sobre fisiología de reptiles (Guillon *et al.*, 2014; Pintor *et al.*, 2016), puesto que la mayor parte de ellos se han centrado en las relaciones hídricas de los huevos y el sustrato (*e. g.* Packard *et al.*, 1982). A pesar de esto, algunos estudios han mostrado que la disponibilidad de agua está directamente involucrada en la determinación de las temporadas de reproducción (Vitt y Breitenbach, 1993), las características fenotípicas de las crías (Marquis *et al.*, 2008) y las tasas de crecimiento (Loehr *et al.*, 2007). Dicho lo anterior, resulta evidente el motivo por el cual la distribución espacial y los patrones de actividad de este grupo de vertebrados terrestres están estrechamente ligados a estos dos factores abióticos (Adolph, 1990; Neilson, 2002; Guillon *et al.*, 2014; Parker, 2014). En consecuencia, y debido a su utilidad para explicar fenómenos biológicos y ecológicos a diversas escalas, el estudio de la ecología térmica y las relaciones hídricas en reptiles ha ido cobrando, de manera gradual, un creciente interés dentro de los campos de la ecofisiología y la herpetología (Cloudsley-Thompson, 1991; Tracy *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2012).

Los estudios que cimentaron las bases de la ecología térmica de reptiles (y de ectotermos, en general) fueron los de Cowles y Bogert (1944) y Bogert (1949). Ellos mostraron por primera vez que los vertebrados ectotermos son capaces de regular constantemente su temperatura corporal con una precisión equiparable a la de los endotermos. Con estos trabajos, se comenzó a dirigir la atención sobre los límites de tolerancia fisiológica a la temperatura (*i. e.* temperaturas voluntarias, críticas y letales máximas y mínimas) y la relevancia ecológica y evolutiva del ambiente térmico para estos organismos. Posteriormente, surgieron propuestas para cuantificar la termorregulación en ectotermos terrestres. Huey y Slatkin (1976), por ejemplo, introdujeron el concepto de temperaturas óptimas, así como la existencia de tendencias termoconformistas y termorreguladoras. Fueron Hertz *et al.* (1993) quienes propusieron un protocolo integral para la evaluación de la eficiencia en termorregulación en animales ectotermos, mismo que se basa en las temperaturas corporales de los organismos en campo, las temperaturas seleccionadas (“preferidas”) en condiciones de laboratorio y las temperaturas operativas de su hábitat. Más tarde surgirían adecuaciones a este método, tales como el índice de Blouin-Demers y Weatherhead (2002).

Por su parte, la mayoría de los estudios sobre pérdida de agua por evaporación en reptiles han sido dirigidos a la demostración de adaptaciones específicas para la conservación de agua y a la comparación de las tasas de pérdida de agua entre diferentes especies y poblaciones, sobre todo en relación con la aridez del ambiente. En este sentido, numerosos estudios han concluido que las tasas de pérdida de agua son menores en organismos de ambientes xéricos (*i. e.* áridos) que en aquellos de ambientes méxicos (*i. e.* húmedos; *e. g.* Bentley y Schmidt-Nielsen, 1966; Mautz, 1982a; Cox y Cox, 2015), lo cual responde a la existencia de mecanismos para limitar la deshidratación en los primeros, y a su ausencia o menor eficiencia en los segundos. Aunque, ciertamente, se ha documentado que la morfología y el tamaño de las escamas pueden influir en la resistencia cutánea a la deshidratación en ciertas especies de lagartijas (Soulé y Kerfoot, 1972; Calsbeek *et al.*, 2006; Wegener *et al.*, 2014), algunas de las primeras investigaciones acerca de las relaciones hídricas en reptiles mostraron que las características del tegumento son, en la mayoría de los casos, irrelevantes como barrera contra la pérdida de agua (Bentley y Schmidt-Nielsen, 1966; Licht y Bennett, 1972). Al respecto, Roberts y Lillywhite (1980) concluyeron que son los lípidos presentes en la piel de los reptiles, más que la queratina o la morfología de las escamas, los principales responsables de la resistencia a la pérdida de agua cutánea y de las diferencias observadas entre organismos en función de la aridez de su hábitat.

Los parámetros térmicos, tales como las capacidades de termorregulación y las tolerancias térmicas, están estrechamente relacionados con las tasas de pérdida de agua por evaporación. Así, por ejemplo, los organismos que normalmente están expuestos a altas cargas de calor, como aquellos de zonas cálidas o desérticas, suelen presentar temperaturas críticas máximas mayores y tasas de pérdida de agua menores a las de los organismos de ambientes templados y méxicos (Hertz *et al.*, 1978; Mautz, 1982a). Del mismo modo, el nivel de hidratación puede afectar tanto las preferencias térmicas como los límites de tolerancia al calor de algunos reptiles, los cuales tienden a presentar parámetros térmicos más bajos al estar deshidratados a fin de reducir la pérdida de agua (Ladyman y Bradshaw, 2003; Plummer *et al.*, 2003). Además, en algunos ectotermos terrestres se han identificado dos mecanismos de amortiguamiento a las altas temperaturas: el incremento en las tasas de pérdida de agua por evaporación para disminuir la temperatura corporal, por medio de enfriamiento

evaporativo, o tolerancias térmicas máximas más altas, en el caso de organismos incapaces de ajustar su resistencia a la pérdida de agua (Tracy *et al.*, 2008).

Los efectos de la temperatura y la hidratación sobre las capacidades locomotoras en vertebrados ectotermos han sido ampliamente estudiados (Beuchat *et al.*, 1984; Smith, 1997; Rogowitz *et al.*, 1999; Titon, Jr. *et al.* 2010; Watson y Formanowicz, 2012). Los reptiles activos, por ejemplo, pueden perder agua a tasas tres o cuatro veces mayores que los animales en reposo, debido al aumento en las tasas de pérdida de agua por respiración (Mautz, 1982b). Además, tanto la velocidad como la resistencia locomotora están estrechamente ligadas a la temperatura corporal, pues estas suelen ser mayores al aproximarse al intervalo de temperaturas seleccionadas y disminuir hacia los límites térmicos inferior y superior (Watson y Formanowicz, 2012). Al estar involucrado en conductas como el escape de depredadores, forrajeo, cortejo y exploración del hábitat, el desempeño locomotor es un parámetro ecológico relevante (Bennet, 1989). Cabe mencionar que la interacción entre estos parámetros ecofisiológicos (térmicos, hídricos y locomotores) ha probado ser aplicable a la estimación de la sensibilidad de los organismos a las alteraciones de su hábitat, con implicaciones sobre la conservación de especies vulnerables (Nowakowski *et al.*, 2018).

Debido a su tamaño corporal pequeño y alta relación superficie-volumen, las lagartijas del género *Scincella* son proclives a presentar altas tasas de intercambio de calor y de pérdida de agua por evaporación, motivo por el cual sus capacidades de responder a los cambios higrotérmicos de su hábitat podrían ser limitadas (Parker, 2014). Mientras que es factible que dichas características influyan sobre la predilección de estas lagartijas por hábitats o microhábitats méxicos, es de esperarse también que sus parámetros ecofisiológicos difieran en función de las condiciones ambientales térmicas e hídricas, sobre todo en el caso de aquellas especies que ocupan hábitats disímiles. Por consiguiente, y debido a la diversidad de ambientes que ocupan, las especies mexicanas del género *Scincella* plantean un modelo de estudio adecuado para evaluar los diferentes mecanismos ecofisiológicos que pueden llegar a presentar los ectotermos terrestres en contextos ecológicos particulares.

Vulnerabilidad ecofisiológica al cambio climático en ectotermos

En el último siglo, la temperatura global ha incrementado a un ritmo sin precedentes en la historia de la Tierra, principalmente como resultado de la emisión antrópica de gases de efecto invernadero, lo cual ha provocado alteraciones palpables en el clima (IPCC, 2013). A nivel ecológico, el cambio climático se ha manifestado ya a distintos niveles a través de cambios en la fenología y fisiología de los organismos, en la distribución geográfica de las especies, la composición e interacción dentro de las comunidades, e incluso en la dinámica de los ecosistemas, por lo cual representa actualmente una de las principales amenazas a la biodiversidad (Walther *et al.*, 2002; Thomas *et al.*, 2004). Sin embargo, estas afectaciones no suceden de manera uniforme a nivel global, sino que ocurren de manera heterogénea debido a cambios en los patrones climáticos a escalas regionales, lo que dificulta anticipar su impacto sobre la biota (Walther *et al.*, 2002). Debido a lo anterior, la estimación de las posibles respuestas de los organismos ante el cambio climático se ha convertido en un foco de interés en el campo de la conservación biológica (Hanna, 2011; Foden *et al.*, 2018).

En un sentido amplio, existen tres posibles respuestas de los organismos frente a los efectos del cambio climático: 1) la migración o el “seguimiento ecológico” (“*environmental/niche tracking*”) a sitios climáticamente más favorables; 2) el ajuste a las nuevas condiciones ambientales, ya sea por plasticidad fenotípica o adaptación, y 3) el declive poblacional, que finalmente conduciría a la extirpación local o, incluso, a la extinción de linajes completos (Sinervo *et al.*, 2010, 2018). En vertebrados, sin embargo, las tasas de evolución del nicho climático deberían ser al menos 10 000 veces más rápidas que en el pasado para que estos sean capaces de adaptarse a la velocidad del cambio climático actual, además de que la presencia de barreras biogeográficas y la fragmentación del hábitat podrían imposibilitar la colonización de sitios favorables (Quintero y Wiens, 2013). Es de esperarse, por lo tanto, que el potencial de los organismos para sobrellevar los impactos del cambio climático esté dado en función de su exposición a los cambios ambientales, de su sensibilidad, de su habilidad para recuperarse de las perturbaciones ambientales y de su capacidad de ajustarse a dichos cambios (Huey *et al.*, 2012; Foden *et al.*, 2018). En este sentido, los organismos ectotermos, los cuales representan la mayor parte de la biodiversidad terrestre, son especialmente vulnerables a los efectos del cambio climático, ya que muchas

de sus funciones biológicas básicas (*e. g.* locomoción, crecimiento, reproducción) dependen estrechamente de la temperatura ambiental (Deutsch *et al.*, 2008). Por ello, la información acerca de la fisiología térmica constituye un aspecto fundamental para la estimación de la vulnerabilidad al cambio climático en estos organismos (Deutsch *et al.*, 2008; Huey *et al.*, 2012).

Los modelos de distribución de especies (o modelos de nicho ecológico) se han posicionado en años recientes como una de las principales herramientas para inferir los efectos del cambio climático sobre los organismos, ya que permiten anticipar cambios en la distribución geográfica de las especies, en la idoneidad del hábitat, así como estimar su riesgo de extinción (Thomas *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 2011; Guisan *et al.*, 2013). En función de las aproximaciones metodológicas de las que se valen, es posible diferenciar tres tipos de modelos de distribución de especies: correlativos, mecanicistas e híbridos. Los modelos correlativos (también llamados fenomenológicos) buscan describir los patrones de asociación entre datos de presencia o abundancia de las especies e información ambiental (principalmente climática), pero sin indagar a priori en los mecanismos responsables de dicha asociación. Por su parte, los modelos mecanicistas (también conocidos como modelos basados en procesos) incluyen de manera explícita rasgos funcionales de las especies (*e. g.* morfológicos, fisiológicos, conductuales), mientras que consideran la presencia o abundancia de las especies como consecuencia emergente o indirecta de procesos ecológicos subyacentes. Finalmente, los modelos híbridos integran tanto información de distribución de las especies, para la calibración de parámetros, como conocimiento ecológico previo, de manera que este tipo de modelos yace en un punto medio del continuo correlativo-mecanicista (Dormann *et al.*, 2012). Cabe resaltar que este último tipo puede constituir una alternativa más fiable ante las deficiencias de las dos aproximaciones principales, pues mientras que los modelos correlativos a menudo son poco realistas y no son fácilmente transferibles a nuevos contextos ambientales (Davis *et al.*, 1998; Vaughan y Ormerod, 2003; Dormann *et al.*, 2012), los modelos puramente mecanicistas suelen requerir una gran cantidad de parámetros e información ambiental en alta resolución espacio-temporal (Dormann *et al.*, 2012).

A partir de modelos que incorporan aspectos fisiológicos, se ha logrado establecer que los embates del cambio climático podrían ser más severos para organismos de ambientes tropicales y bajas elevaciones que para aquellos de ambientes templados y zonas altas, aun cuando las estimaciones indican que la magnitud del calentamiento global sería mayor a altas elevaciones y latitudes (Deutsch *et al.*, 2008; Tewksbury *et al.*, 2008; Sinervo *et al.*, 2017). Así mismo, los cambios en los regímenes de precipitación podrían ocasionar extirpaciones, incluso si la temperatura llega a permanecer estable, sobre todo en el caso de ectotermos sensibles a la deshidratación (McCain y Colwell, 2011). Sinervo *et al.* (2010) propusieron un modelo híbrido, validado contra extirpaciones observadas, para estimar el riesgo de extinción en lagartijas de cinco continentes. Dicho modelo estuvo basado en el concepto de horas de restricción, es decir, el número de horas al día a las cuales las temperaturas operativas se hallan fuera del umbral térmico de actividad de los organismos. De acuerdo con esta aproximación, las temperaturas fuera de este umbral inducirían a que las lagartijas permaneciesen en sus refugios por periodos más largos, de manera que el tiempo dedicado a realizar sus actividades básicas, como el forrajeo y la reproducción, se vería reducido, lo que a su vez podría culminar en eventos de extirpación o extinción. Desde entonces, numerosos estudios han hecho uso de este método para evaluar la probabilidad de permanencia (o riesgo de extinción) bajo distintos escenarios de cambio climático en diversas especies de lagartijas alrededor del mundo (*e. g.* Ceia-Hasse *et al.*, 2014; Kirchof *et al.*, 2017; Sinervo *et al.*, 2017; Vicenzi *et al.*, 2017; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018; Sinervo *et al.*, 2018).

En el presente capítulo, utilizo un modelo híbrido (basado en aproximaciones tanto correlativas como mecanicistas) para estimar la probabilidad de permanencia bajo distintos escenarios de cambio climático en algunas especies mexicanas del género *Scincella*: *S. caudaequinae*, *S. cherriei*, *S. gemmingeri*, *S. kikaapoa* y una especie no descrita de la región de Los Tuxtlas (*Scincella* sp.; García, 2012), mismas que difieren en cuanto a su distribución geográfica y ecológica. Para ello, hago uso de algunos de los parámetros ecofisiológicos de las especies en cuestión presentados en el capítulo anterior, así como de registros de presencia de las mismas y datos climáticos al presente y bajo dos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero.

Materiales y métodos

Especies y sitios de estudio

La selección de las especies modelo estuvo basada en las diferencias del hábitat que ocupan, de manera que el estudio se focalizó en especies de ambientes contrastantes, entendidos estos como aquellos con condiciones disímiles de vegetación, temperatura y humedad (Figs. 1 y 2). El criterio taxonómico empleado fue el de García (2012).

1. *Scincella caudaequinae* (Smith, 1951), una lagartija ovípara (Dixon y Lemos, 2010) que se distribuye al noreste del país, en los estados de Coahuila, Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo, en bosques templados entre los 834 y 1200 m s. n. m. (García, 2012). El sitio de estudio seleccionado fue en Xilitla, San Luis Potosí, en cultivos de cafetales rodeados por bosque mesófilo (21°23'02" N, 98°59'31" O; 720 m s. n. m.). La temperatura media anual en esta localidad es de 22.9 °C, con una máxima de 28 °C, una mínima de 17.8 °C y una precipitación media anual de 2603 mm (Conagua, 2016). Los datos obtenidos de esta especie corresponden a septiembre y octubre de 2017.
2. *Scincella cherriei* (Cope, 1893), antes incluida en el género *Sphenomorphus* Fitzinger, 1843, se distribuye a lo largo de la vertiente del Atlántico desde Veracruz hasta la península de Yucatán y en Centroamérica hasta Costa Rica, desde el nivel del mar hasta los 1860 m s. n. m. (Wilson *et al.*, 2010). Su distribución ecológica corresponde a bosque tropical perennifolio y bosque tropical caducifolio, así como zonas de vegetación secundaria. Es una especie ovípara que puede reproducirse durante gran parte del año, en función de las condiciones ambientales (Köhler, 2003). La población estudiada de esta especie es la del Parque Nacional Palenque, en Chiapas (17°29'15" N, 92°02'57" O; 100 m s. n. m.), cuya posición subespecífica correspondería con *S. c. cherriei* (Smith y Taylor, 1950). La vegetación de lugar es bosque tropical perennifolio. El clima es cálido húmedo con lluvias en verano y presenta una temperatura media anual de 26 °C, con una temperatura máxima media de 29.7 °C en mayo y una temperatura mínima media de 22.4 °C en enero; la

precipitación pluvial de esta localidad es de 2156 mm al año (Gómez-Domínguez *et al.*, 2015). Los datos obtenidos de esta especie corresponden a marzo y abril de 2017.

3. *Scincella gemmingeri* (Cope, 1864) se distribuye al este del país en los estados de Querétaro, Hidalgo, Puebla, Veracruz y Oaxaca, donde habita bosques de pino, pino-encino y bosque mesófilo entre los 1500 y 2200 m s. n. m. Esta especie presenta un modo reproductor vivíparo (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). La población estudiada de *S. gemmingeri* se encuentra en Pahuatlán, Puebla (20°15'36" N, 98°11'50" O; 1950 m s. n. m.), en un ecotono de bosque mesófilo y bosque de pino. La temperatura media anual es de 17.2 °C, con una temperatura mínima media de 12.9 °C y una máxima de 21.6 °C; la precipitación media anual es de 1605 mm (Conagua, 2016). Los datos obtenidos de esta especie corresponden al mes de marzo de 2014 y 2017.
4. *Scincella kikaapoa* (García-Vázquez, Canseco-Márquez & Nieto-Montes de Oca, 2010), endémica del valle de Cuatrociénegas, Coahuila. A diferencia del resto de las especies mexicanas de *Scincella*, que habitan bosques templados y tropicales húmedos, *S. kikaapoa* ocupa un ambiente desértico. McCoy (1984) se refirió a esta como una especie semiacuática que puede hallarse en la periferia de los cuerpos de agua de la zona, entre la vegetación halófila, acuática y semiacuática. La temperatura media anual en esta localidad es de 18.9 °C, con una temperatura mínima media de 11.3 °C y una máxima de 26.6 °C, mientras que la precipitación media anual es de 150 mm (Conagua, 2016). El muestreo de esta especie estuvo focalizado en la zona conocida como Los Bañitos, en el ejido Antiguos Mineros (26°47'15" N, 102°00'09" O; 710 m s. n. m.). Los datos obtenidos de esta especie corresponden a abril y mayo de 2018.
5. *Scincella* sp. (García, 2012), previamente asignada a *S. s. silvicola* (Darling y Smtih, 1954), es una especie endémica de las zonas montañosas de la región de Los Tuxtlas, distribuida entre los 175 y 1700 m s. n. m. De acuerdo con García (2012), este constituye un grupo monofilético aislado genética y geográficamente de las poblaciones de *S. silvicola* más cercanas. El sitio de estudio de esta especie es el Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz (18°31'20" N, 95°08'56" O; 1175 m s. n. m.),

cuya vegetación corresponde a bosque mesófilo de montaña. Los datos obtenidos de esta especie corresponden a los meses de abril y julio de 2018.



Figura 1. Tres de las especies estudiadas (izquierda) y sus respectivos hábitats (derecha). A = *S. caudaequinae* → B = Xilitla, SLP (bosque mesófilo/cafetales); C = *S. cherriei* → D = Palenque, Chiapas (bosque tropical perennifolio); E = *S. gemmingeri* → F = Pahuatlán, Puebla (bosque mesófilo/bosque de pino).



Figura 2. Las dos especies de distribución restringida (izquierda) aquí estudiadas y sus respectivos hábitats (derecha). A = *S. kikaapoa* → B = Cuatrociénegas, Coahuila (vegetación halófila y semiacuática); C = *Scincella* sp. → D = Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz (bosque mesófilo).

Termorregulación

El trabajo de campo consistió en la captura de los organismos mediante búsqueda directa entre la hojarasca, vegetación herbácea y bajo rocas y troncos, en un horario comprendido entre las ~06:00 y 21:00 h, en función de los patrones de actividad observados para cada especie. Únicamente consideramos organismos adultos (longitud hocico-cloaca \geq 43 mm), con base en la información disponible sobre talla mínima a la madurez sexual en *S. cherriei* y *S. lateralis* (Greene, 1969; Fitch, 1970). Inmediatamente después de la captura, registramos la temperatura corporal de cada ejemplar (T_b) vía cloacal, la temperatura del aire

(T_a), tomada a tres centímetros del sustrato, y la temperatura del sustrato (T_s) (Woolrich-Piña *et al.*, 2006), por medio de un termómetro digital Fluke® modelo 51-II con termopar tipo T, ± 0.1 °C. Por otra parte, tomamos registros también de las coordenadas geográficas del lugar y la hora de recolecta, con base siempre en el horario estándar (GMT-6), así como la longitud hocico-cloaca (LHC) de los organismos, con ayuda de un calibrador vernier digital (Titan™, ± 0.1 mm). Posteriormente, trasladamos a los ejemplares a instalaciones con condiciones controladas próximas a los sitios de muestreo para realizar los experimentos de laboratorio pertinentes.

Con la finalidad de obtener las temperaturas operativas (T_e) en los sitios de muestreo, colocamos registradores de temperatura (Hobo® U23-003), de dos sensores, conectados cada uno a modelos biofísicos a fin de representar las tasas de ganancia y pérdida de calor de los organismos en campo si estos se hallasen en equilibrio térmico con el ambiente (*i. e.* en ausencia de termorregulación conductual; Dzialowski, 2005). El tipo de modelo que mejor reflejó las propiedades termodinámicas de los organismos consistió en un trozo de aproximadamente 12 cm de largo de manguera industrial de ¼” rellenos de silicón industrial transparente y pintados de color gris 33 ($r = 0.969$ $t = 20.763$, $gl = 1$, $P < 0.001$, $n = 30$). Dispusimos dos registradores de temperatura, con un sensor expuesto y uno a la sombra, en microhábitats típicos de cada especie en cuestión, y programados para registrar temperaturas a intervalos de 10 minutos durante el tiempo de muestreo (*i. e.* aproximadamente 14 días por localidad).

Para la obtención de las temperaturas seleccionadas (“preferidas”) en condiciones de laboratorio (T_{set}), construimos un gradiente térmico en cuyo fondo colocamos sustrato y hojarasca de las localidades de muestreo, el cual consistió en un encierro de policarbonato celular de $130 \times 100 \times 50$ cm (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013; Arenas-Moreno *et al.* 2018; Domínguez-Guerrero *et al.*, 2019). En un extremo de este dispusimos una serie de focos incandescentes de 100 W y, en el otro, bolsas de gel refrigerante, para así lograr un gradiente de temperaturas de aproximadamente 10 a 40 °C. Registramos, mediante un termómetro digital, las temperaturas seleccionadas (T_{set}) de cada ejemplar a intervalos de una hora, con una hora previa de habituación a las condiciones artificiales del gradiente, durante el horario de actividad de cada especie en cuestión. Ya que los niveles de hidratación pueden influir en

la selección de temperaturas en laboratorio (Ladyman y Bradshaw, 2003), procuramos rociar agua dentro del gradiente mediante un aspersor al principio de los experimentos y luego de cada toma de datos para que los organismos pudiesen beberla.

Para la evaluación de la eficiencia en la termorregulación, seguimos el protocolo de Hertz *et al.* (1993). Para esto, contrastamos, por medio de una sustracción, las temperaturas corporales de campo (T_b) con los cuartiles Q1 y Q3 (25 y 75 % de los datos, respectivamente) de las temperaturas seleccionadas en laboratorio (T_{set}), y promediamos los datos resultantes para obtener la precisión en la termorregulación (d_b) de la siguiente manera: si T_b es menor que el primer cuartil (25 %) de T_{set} , entonces d_b es igual a $T_{set\ 25\ \%} - T_b$; si T_b es mayor que el tercer cuartil (75 %) de T_{set} , entonces d_b es igual a $T_b - T_{set\ 75\ \%}$; cuando T_b está dentro del intervalo intercuartílico, d_b es igual a cero. Del mismo modo, usamos los datos de temperaturas operativas (T_e) durante el horario de actividad, capturadas por los registradores de datos, y las contrastamos con los cuartiles de las T_{set} , y promediamos los datos individuales para obtener la calidad térmica del ambiente (d_e) de la siguiente manera: si T_e es menor que el primer cuartil (25 %) de T_{set} , entonces d_e es igual a $T_{set\ 25\ \%} - T_e$; si T_e es mayor que el tercer cuartil (75 %) de T_{set} , entonces d_e es igual a $T_e - T_{set\ 75\ \%}$; cuando T_e está dentro del intervalo intercuartílico, d_e es igual a cero. Con ambos promedios (d_b y d_e), calculamos el índice de eficiencia en la termorregulación de Hertz *et al.* (1993):

$$E = 1 - (d_b/d_e)$$

Donde:

E = eficiencia en la termorregulación

d_b = precisión en la termorregulación

d_e = calidad térmica del ambiente

Asimismo, evaluamos la eficiencia en la termorregulación de acuerdo con los criterios de Blouin-Demers y Weatherhead (2002), mediante la diferencia de $d_e - d_b$. Con ambos índices, los valores negativos indican una evasión activa de microhábitats térmicamente favorables, el cero indica termoconformismo y los valores positivos algún grado de termorregulación activa. Sin embargo, mientras que el índice E es relativo y

dependiente de la comparación con los valores de d_b y d_e , el segundo índice representa el grado absoluto de desviación del termoconformismo.

Pérdida de agua por evaporación

Caracterización de la humedad del hábitat. A fin de tener un referente respecto a las condiciones de humedad en cada localidad de estudio, colocamos un termohigrómetro (Hobo® U23-001 o U23-002) para registrar la temperatura (°C) y la humedad relativa (%) del hábitat. Con estas variables, calculamos el déficit de presión de vapor (DPV), el cual constituye una medida absoluta de humedad atmosférica de mayor significancia que la humedad relativa en sí, pues a diferencia de esta, no se ve afectada por la temperatura del aire (Anderson, 1936; Abtew y Melesse, 2013). El método usado para calcular el DPV ($es - ed$) es el de la ecuación 5.8 de Abtew y Melesse (2013), el cual, de acuerdo con los autores, representa el mejor estimado de ese parámetro:

$$ed = es (T_{avg2}) RH_{avg2}/100$$

Donde:

ed = presión de vapor (kPa)

$es (T_{avg2})$ = presión de vapor de saturación (kPa) calculada a partir del promedio diario de la temperatura del aire mínima y máxima (°C).

RH_{avg2} = el promedio de la humedad relativa (%) diaria calculada a partir de la humedad relativa mínima y máxima medias diarias.

$$es = 0.611 \exp (17.27T / T+237.3)$$

Donde:

es = presión de saturación (kPa)

T = temperatura promedio diaria (°C)

Cuantificación de las tasas de pérdida de agua. Para los experimentos de pérdida hídrica descartamos a los individuos que presentasen lesiones en la piel o heridas de autotomía caudal recientes. Con el fin de reducir la probabilidad de que los organismos

defecaran durante las pruebas, sometimos a los ejemplares llevados a laboratorio a un ayuno de 48 h previo a llevar a cabo los experimentos, pero con acceso a agua *ad libitum*. Para cuantificar las tasas de pérdida de agua, utilizamos un sistema de desecación por flujo de aire seco, similar al descrito por Krakauer *et al.* (1968) y Gans *et al.* (1968), consistente en una bomba de aire para acuarios (Active Aqua™ modelo AAPA15L de 120/60Hz ~15.98 kPa; Hydrofarm Horticultural Products) mediante la cual se conduce aire (15 L/min) a través de una columna de cloruro de calcio (CaCl₂), una de sulfato de calcio (CaSO₄, Drierite™) y, luego, otra de CaCl₂. El aire, posteriormente, atraviesa una espiral de cobre de 5/16” y luego es dirigido a un matraz tipo Kitasato, que actúa como cámara de desecación para los ejemplares (uno a la vez), esto para que el aire entrante se halle en equilibrio térmico. El matraz estuvo cubierto de la luz con el propósito de reducir la actividad de las lagartijas durante las pruebas y, con ello, también su agitación, la cual podría ocasionar un aumento no deseado en la pérdida de agua respiratoria (Gans *et al.*, 1968; Heatwole y Veron, 1977; Muñoz-Nolasco *et al.*, 2019). Todas las pruebas las llevamos a cabo a una temperatura estándar de alrededor de 28 °C, la cual se encuentra entre la T_{set} y la VT_{max} de las especies en cuestión, y durante un horario comprendido entre las 18:00 y 03:00 h (periodo de inactividad de la mayoría de las especies) a fin de hacer comparables las tasas de deshidratación entre especies. A lo largo de los experimentos, monitoreamos constantemente la temperatura dentro del interior de la cámara mediante un termómetro Fluke® 51-II y, cuando fue necesario, dispusimos una placa térmica bajo la espiral de cobre y la cámara de desecación para alcanzar y mantener dicha temperatura.

Previo a comenzar los experimentos, palpamos cuidadosamente el vientre de los individuos para inducir su micción (Neilson, 2002), y los pesamos en una balanza semi-analítica U. S. Solid USS-DBS3-3 (± 0.001 g). A fin de no comprometer la seguridad de los organismos, limitamos el tiempo de desecación a exactamente una hora, por lo que los valores obtenidos reflejaron la pérdida de agua inicial, es decir, la más acentuada (Nava, 2004). Al final del periodo de desecación, pesamos nuevamente a los ejemplares en la misma balanza y registramos su temperatura cloacal para verificar que estos se encontrasen a la temperatura deseada (28.33 °C, DE = 1.87). Asimismo, corroboramos si los ejemplares orinaron o defecaron durante el procedimiento, en cuyo caso descartamos los datos

correspondientes (Gans *et al.*, 1968). Inmediatamente después del procedimiento, proporcionamos a los individuos agua *ad libitum*. Calculamos la pérdida de agua por evaporación (expresada como $\text{mg H}_2\text{O g}^{-1} \text{h}^{-1}$) como la diferencia entre la masa inicial y la masa final.

Desempeño locomotor

Como medida de desempeño, cuantificamos la velocidad de carrera (m/s) en función de la temperatura corporal. Para ello, empleamos un carril de acrílico (polimetilmetacrilato, PMMA) de un metro de longitud por 12 cm de ancho con un sistema de diodos infrarrojos insertados a intervalos de 20 cm y conectados en serie a un microcontrolador (Arduino™ MEGA). Este microcontrolador estuvo programado para registrar el tiempo transcurrido entre el paso de un sensor al siguiente y mostrarlo en una pantalla LCD de 16×2 caracteres con iluminación LED. A fin de proporcionar la tracción necesaria durante las pruebas, recubrimos el fondo del carril con tela de yute, y para instar a los organismos a correr, utilizamos un pincel de pintor, con el cual propinábamos ligeros toques sobre la región lumbar de cada individuo (Shine y Downs, 1999).

Dimos comienzo a cada experimento cuando los organismos se encontraban a ± 0.4 °C de uno de los cinco tratamientos térmicos deseados (Beal *et al.*, 2014), que para este estudio fueron de 12, 17, 22, 27 y 32 °C. Cabe destacar que *S. kikaapoa* fue incapaz de correr al tratamiento mínimo (12 °C); *S. caudaequinae* y *S. gemmingeri*, al tratamiento máximo (32 °C), y *Scincella* sp. no fue capaz de hacerlo a los dos tratamientos extremos. La única especie que logró correr a los cinco tratamientos térmicos fue *S. cherriei*. Los organismos permanecieron alrededor de 15 minutos en fuentes de temperatura alta (placa térmica) o de temperatura baja (contenedores individuales sobre bolsas de gel refrigerante) a la temperatura deseada, por lo que los tratamientos experimentales fueron agudos. Si bien todos los individuos procesados para este experimento atravesaron los cinco tratamientos experimentales en un solo día, el orden de estos fue aleatorio y con un mínimo de 15 minutos de descanso entre corridas (Smith, 1997). Con los tres datos obtenidos al final de cada carrera, calculamos la velocidad máxima (distancia/tiempo) de cada organismo a diferentes

tratamientos de temperatura, para lo cual consideramos únicamente el valor más alto obtenido.

Tolerancias térmicas

Con el objetivo de evitar sesgos por la estimación de los límites de tolerancia térmica, efectuamos estas pruebas como paso final del protocolo experimental. Para determinar la temperatura crítica mínima (CT_{min}), introducimos a los organismos (un individuo a la vez) en un contenedor plástico colocado, a su vez, dentro de una caja con hielo, y lo revisamos aproximadamente cada dos minutos hasta que este fuera incapaz de reincorporarse luego de colocarlo sobre su dorso (criterio de pérdida de respuesta de enderezamiento; Kaufmann y Bennett, 1989; Bruschi *et al.*, 2016), punto en el cual registramos su temperatura corporal, vía cloacal, con un termómetro digital. Luego de esto, colocamos al ejemplar en otro contenedor con una fuente de calor para permitirle normalizar gradualmente su temperatura corporal.

Con respecto a la obtención de los límites de tolerancia térmica máximos, consideramos, además, la cantidad de agua perdida conforme el organismo se aproxima a los umbrales de tolerancia. Para ello, pesamos al organismo inmediatamente antes de comenzar el experimento y tras alcanzar la temperatura máxima voluntaria (VT_{max}) y la temperatura crítica máxima (CT_{max}), mediante una balanza semi-analítica (U. S. Solid USS-DBS3-3, ± 0.001 g). Para determinar la VT_{max} , colocamos a cada individuo ($T_b \approx 22$ °C) en un contenedor vacío durante un periodo de por lo menos tres minutos de habituación, o hasta que este permaneciera inmóvil; transcurrido ese tiempo, encendimos un foco de 150 W dispuesto a 30 cm del contenedor y, a partir de entonces, vigilamos al ejemplar a una distancia de no menos de dos metros, hasta que este manifestase un comportamiento alterado (*i. e.* correr alrededor del perímetro del contenedor), punto en que registramos su temperatura corporal (Carothers *et al.*, 1997; Muñoz, 2015). Posteriormente, continuamos con el proceso de calentamiento hasta llevar al organismo a la CT_{max} , es decir, cuando este manifestara la pérdida de respuesta de enderezamiento. Inmediatamente llegado a este punto, procedimos a reducir gradualmente su temperatura corporal hasta la recuperación de sus reflejos. Además de calcular estos parámetros, estimamos el intervalo de tolerancia térmica como la diferencia entre CT_{max} y CT_{min} (Huey y Stevenson, 1979). Los ejemplares sometidos a las pruebas de

CT_{min} no atravesaron las pruebas de tolerancia al calor, y viceversa. Lamentablemente, debido a inconvenientes de índole logística, no fue posible obtener parámetros de tolerancia de *Scincella* sp.

El manejo y procesamiento de los animales lo llevamos a cabo de acuerdo con las recomendaciones para el uso de anfibios y reptiles vivos en investigación (Beaupre *et al.*, 2004), y al final de la toma de datos ecofisiológicos en laboratorio, liberamos a todos los individuos en sus respectivos sitios de recolecta.

Vulnerabilidad ecofisiológica ante el cambio climático

Para la estimación del riesgo de extinción por cambio climático, seguimos la propuesta de Sinervo *et al.* (2010) basada en los conceptos de horas de restricción (h_r) y horas de actividad (h_a). Para ello, utilizamos la paquetería Mapinguari versión 0.4.1 (Caetano *et al.*, 2017) del programa R (R Development Core Team; 2009), la cual genera superficies geográficas (contemporáneas y futuras) a partir de variables ecofisiológicas relevantes, mismas que posteriormente pueden ser empleadas para ajustar modelos de distribución de especies. Inicialmente, reunimos datos de presencia de las especies de interés, para lo cual consideramos únicamente registros georreferenciados obtenidos a partir de especímenes depositados en la Colección Herpetológica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC); de la *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, 2018; solamente registros en literatura y especímenes preservados); del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB), disponibles a través de la plataforma digital EncicloVida (Conabio, 2018), así como las localidades de recolecta de las especies aquí estudiadas. En todos los casos, realizamos un proceso de depuración de las bases de datos acorde a la delimitación de especies propuesta por García (2012).

Con respecto a las variables ambientales, estas consistieron en las temperaturas promedio mínima y máxima (T_{min} y T_{max} , respectivamente), precipitación total y altitud, al presente y futuro (2050 y 2070), obtenidas desde el portal WorldClim versión 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005; disponible en <http://www.worldclim.org/version1>). Las capas actuales consisten en interpolaciones de datos de 1960 a 1990, mientras que las proyecciones al futuro (2050 y 2070) corresponden a capas generadas por el Instituto de Meteorología Max Planck (MPI-

ESM-LR) bajo distintas trayectorias de concentración de gases de efecto invernadero (RCPs, “*Representative Concentration Pathways*”). A diferencia de otros escenarios de cambio climático, los RCPs constituyen proyecciones tiempo-dependientes de concentraciones atmosféricas de gases de efecto invernadero (GEI). Es decir, representan no solamente el producto climático del incremento en dichas emisiones, sino también las distintas trayectorias temporales que podrían seguir en función de diferentes supuestos socio-económicos implicados en la emisión de GEI, incluidos aspectos demográficos y de uso de tierra (Wayne, 2013).

Para el presente estudio empleamos los RCP 4.5 y 8.5, mismos que implicarían un forzamiento radiativo de 4.5 y 8.5 W/m², respectivamente. El RCP 4.5 representa un escenario de mitigación en el que las emisiones alcanzarán su clímax hacia 2100 para luego estabilizarse, con una anomalía térmica media de 2.4 °C por encima de los niveles preindustriales (Thomson *et al.*, 2011). Por otra parte, el RCP 8.5 corresponde a la tendencia actual de emisión de GEI en ausencia de medidas de mitigación adecuadas. Este escenario conllevaría una anomalía media de 4.9 °C por encima de los niveles preindustriales, por lo que es también el más severo de los RCPs (Riahi *et al.*, 2011). Con respecto a los otros dos escenarios, cabe mencionar que, de acuerdo con los estimados más recientes, el RCP 2.6 ya no es viable dados los niveles de GEI actuales y las medidas poco realistas que implicaría alcanzarlo, mientras que los efectos del RCP 6.0 no difieren sustancialmente de aquellos del RCP 4.5 (Sanderson *et al.*, 2016; Brown y Caldeira, 2017).

A fin de incrementar la precisión de los modelos generados, incorporamos el intervalo térmico de actividad de cada una de las especies, así como los valores ajustados de desempeño locomotor dependiente de temperatura con la longitud hocico-cloaca como covariable. Algunos estudios previos han empleado como umbrales de actividad mínimo y máximo los límites superior e inferior de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en laboratorio (Kirchhof *et al.*, 2017; Sinervo *et al.*, 2017; Vicenzi *et al.*, 2017) o las temperaturas del aire más baja y más alta a la cual los organismos pueden encontrarse activos en campo (Pontes-da-Silva *et al.*, 2018). En este caso, sin embargo, empleamos como umbral mínimo la temperatura más baja a la cual los organismos fueron capaces de mantener carrera en las pruebas de desempeño locomotor (12 °C en *S. caudaequinae*, *S. cherriei* y *S. gemmingeri*; 17 °C en *S. kikaapoa* y *Scincella* sp.) y como umbral máximo la temperatura máxima

voluntaria (VT_{max}) promedio registrada para cada especie. Ya que no obtuvimos datos de tolerancia al calor para *Scincella* sp., utilizamos en su lugar el tratamiento de desempeño locomotor más alto al cual los organismos de esta especie pudieron correr (32 °C); cabe mencionar, sin embargo, que este tratamiento coincide aproximadamente con la VT_{max} de las especies estudiadas. La razón de utilizar este criterio se fundamenta en el propio concepto del intervalo térmico de actividad, definido este como el intervalo de temperaturas al cual los organismos ectotermos son capaces de realizar procesos básicos, tales como el forrajeo y la reproducción (Sinervo *et al.*, 2010, 2017). Por lo tanto, el uso de dichos parámetros ecofisiológicos es perfectamente compatible con los supuestos empleados para la estimación de las horas de restricción. En consecuencia, sería de esperarse que los modelos generados bajo este criterio sean más conservadores.

Para la generación de los modelos de distribución de especies utilizamos capas ambientales con una resolución espacial de 2.5 minutos de arco para *S. caudaequinae*, *S. cherriei* y *S. gemmingeri*, y de 30 segundos de arco en el caso de las dos especies de distribución restringida (*S. kikaapoa* y *Scincella* sp.). Realizamos un proceso de limpieza de los puntos de registro, de manera que estos se hallasen separados por una distancia de al menos 2 km entre sí. Con base en los datos de presencia y variables climáticas y ecofisiológicas anteriormente mencionados, calculamos una función senoidal entre la T_{min} y la T_{max} de cada celda para así simular la fluctuación diaria en temperatura y con ello estimar las horas de restricción (h_r) y de actividad (h_a). Estudios previos han hecho uso de temperaturas operativas ajustadas a modelos logísticos con la temperatura del aire, mediante la curva de Richards (Richards, 1959), para extrapolar los valores de horas de actividad y horas de restricción a través del área proyectada en termorreguladores activos y heliotermos (Kirchhof *et al.*, 2017; Vicenzi *et al.*, 2017; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018). No obstante que las cinco especies estudiadas mostraron ser termorreguladoras activas, optamos por el método del senoide (el cual no precisa de temperaturas operativas), para realizar las proyecciones. Lo anterior debido a que la mayoría de estas ocupan hábitats con amplia cobertura de dosel o, en el caso de *S. kikaapoa*, se hallan en vegetación herbácea densa, por lo cual las temperaturas operativas son similares a las del ambiente (Sinervo *et al.*, 2017).

Posteriormente, usamos las superficies generadas a partir de dichas variables como predictores para los modelos de distribución de especies, mediante algoritmos de modelos

aditivos generalizados (GAM; Kienast *et al.*, 2012) y luego de haber descartado la autocorrelación de las variables o, en su caso, eliminado los predictores colineales (Dormann *et al.*, 2013). Cabe destacar que los GAM suelen generar proyecciones más precisas de cambios en la distribución de especies bajo cambio climático que algoritmos tales como GLM o CTA (Araújo *et al.*, 2005). Obtuvimos, para todas las corridas, un total de cinco conjuntos de 1000 pseudo-ausencias, generadas con una distancia mínima de 50 km y una distancia máxima de 200 km de los puntos de presencia, mediante el paquete biomod2 de R (Thuiller *et al.*, 2016; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018). Para validar el desempeño del modelo utilizamos el criterio de la curva de característica operativa del receptor (“*Receiver Operating Characteristic*”, ROC), para lo cual seleccionamos únicamente modelos con un valor ROC igual o mayor que 0.75 (Vicenzi *et al.*, 2017). Así mismo, basamos la decisión de selección de los modelos resultantes de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC; Akaike, 1974), donde a menor AIC mejor ajuste del modelo. (Apéndice: Cuadro A3).

Por último, realizamos el procesamiento de las capas generadas en R mediante los programas DIVA-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012) y ArcGIS 10.1 (ESRI, 2012), para con ello extraer los valores asociados a los archivos ráster y elaborar mapas en alta resolución de las proyecciones finales. Debido a que la variable h_r modela únicamente las temperaturas por encima del límite superior de actividad y h_a lo hace solamente para las temperaturas por debajo del límite inferior, calculamos de manera independiente las horas de restricción reales (rh_r) como la duración del día menos la resta de h_a y h_r : $[24 - (h_a - h_r)]$ (Caetano *et al.*, 2017). Determinamos la vulnerabilidad al cambio climático en función de los valores de probabilidad de permanencia resultantes para los píxeles correspondientes a los puntos de presencia de las especies, esto al presente y para cada escenario de cambio climático (Altamirano-Benavides *et al.*, 2019).

Análisis estadísticos

Previo a cualquier análisis, corroboramos que los conjuntos de datos satisficieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad por medio de las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene (Zar, 2010). Realizamos correlaciones entre la T_b y las temperaturas del microhábitat (T_a y T_s) para determinar la relación entre estos parámetros (Huey y Slatkin, 1976; Woolrich-Piña *et al.*, 2006). A fin de descartar un posible efecto de la temperatura ambiental sobre la

temperatura corporal, implementamos un análisis de covarianza (Ancova) con la temperatura del microhábitat (T_a o T_s) más estrechamente correlacionada con la T_b como covariable para identificar diferencias interespecíficas en este parámetro (López *et al.*, 2002; Woolrich-Piña *et al.*, 2006). Para evaluar la posible existencia de diferencias intraespecíficas asociadas al sexo, comparamos la T_b de machos y hembras por medio de pruebas t de Student.

En estudios de ecología térmica, se suele hacer uso de análisis de varianza de medidas repetidas para identificar diferencias en las T_{set} (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013); sin embargo, ya que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad de residuos ($P < 0.05$) ni de esfericidad de Mauchly ($W = 0.326$, $P = 0.001$) requeridos por dicha prueba, realizamos en un programa computacional (SPSS 15.0.1; SPSS Inc., 2006) un modelo lineal mixto (LMM) de medidas repetidas, con la especie y sexo como factores fijos y los registros de T_{set} en gradiente como factor aleatorio. Esta aproximación estadística tiene como ventajas el permitir el uso de conjuntos de datos no balanceados en estudios longitudinales, ser menos susceptible a la violación de los supuestos estadísticos de normalidad y homocedasticidad y el permitir patrones de correlación más elaborados entre las medidas consecutivas, en lugar de simplemente obtener correlaciones constantes (Kristensen y Hansen, 2004; Arnau *et al.*, 2012). Así mismo, implementamos una corrección del intervalo de confianza de Bonferroni a fin de detectar posibles diferencias en las medias marginales por especie.

Con respecto a las tasas de pérdida hídrica, previo a cualquier tratamiento estadístico transformamos los datos a su logaritmo base 10, puesto que dicha transformación es adecuada para examinar las relaciones alométricas entre las tasas de pérdida de agua y la masa corporal, ya que simplifica los cálculos y, en muchos casos, homogeneiza la varianza de los datos (Sprugel, 1983; Williams, 1996). Implementamos un análisis de covarianza (Ancova) con las tasas de pérdida de agua como variable dependiente, la masa inicial como covariable y la especie como factor fijo, así como un ajuste para comparaciones múltiples de Bonferroni para identificar diferencias interespecíficas en la pérdida hídrica (Neilson, 2002; Muñoz-Nolasco *et al.*, 2019).

Por otro lado, calculamos la forma de las curvas de desempeño locomotor en función de la temperatura corporal y la talla (LHC) de los organismos, mediante la función de modelos aditivos mixtos generalizados (GAMMs) del paquete MGCV 1.5-6 de R (R

Development Core Team, 2009), para lo cual utilizamos distribuciones de error tipo gaussianas con una función identidad y una estructura de la covarianza autorregresiva (Zajitschek *et al.*, 2012). Es oportuno destacar que el uso de los GAMMs resulta conveniente en estudios de desempeño fisiológico, puesto que estos permiten establecer relaciones entre una variable de respuesta y un conjunto de variables predictivas entre las cuales la relación no es lineal (Beal *et al.*, 2014; Gilbert y Miles, 2016).

Las comparaciones en los parámetros de tolerancia térmica de las especies las llevamos a cabo por medio de un análisis de varianza y una prueba post hoc de Holm-Sidak. Además, para probar diferencias en la sensibilidad térmica a la deshidratación, implementamos un modelo lineal mixto con la masa corporal a los dos parámetros de tolerancia térmica máxima (VT_{max} y CT_{max}) como medidas repetidas, la masa inicial como covariable, la especie como factor fijo y el individuo como factor aleatorio, con un ajuste de comparaciones múltiples de Bonferroni para identificar diferencias a nivel de especie. Debido al bajo tamaño de muestra, nos abstuvimos de realizar comparaciones intraespecíficas para los parámetros de tolerancia térmica.

En lo concerniente a los análisis de vulnerabilidad ecofisiológica ante el cambio climático, evaluamos primero la relación entre altitud, latitud y precipitación con la probabilidad de permanencia mediante pruebas de correlación de Spearman. A fin de determinar el efecto que podrían suponer los dos escenarios de cambio climático para las especies estudiadas, comparamos su probabilidad de permanencia al 2050 y 2070 bajo ambos RCPs (Sinervo *et al.*, 2017), esto mediante pruebas de rangos con signo de Wilcoxon.

Los análisis estadísticos y gráficas los llevamos a cabo con los programas R (R Development Core Team, 2009), SigmaPlot (Systat Software, 2011) y SPSS 15.0.1 (SPSS Inc., 2006) a un nivel de significancia $\alpha \leq 0.05$.

Resultados

Los datos obtenidos corresponden a un total de 66 individuos: 17 de *S. caudaequinae* (08 ♂, 09 ♀), 19 de *S. cherriei* (04 ♂, 15 ♀), 17 de *S. gemmingeri* (07 ♂, 10 ♀), 20 de *S. kikaapoa* (14 ♂, 06 ♀) y 12 de *Scincella* sp. (04 ♂, 08 ♀). Las tallas (LHC, mm) de los organismos recolectados fueron las siguientes: *S. caudaequinae* (♂: $\bar{x} = 46.64 \pm 5.37$ DE; ♀: $\bar{x} = 49.26 \pm 7.03$ DE); *S. cherriei* (♂: $\bar{x} = 55.65 \pm 6.87$ DE; ♀: $\bar{x} = 55.32 \pm 6.11$ DE); *S. gemmingeri* (♂: $\bar{x} = 46.64 \pm 4.29$ DE; ♀: $\bar{x} = 55.56 \pm 4.18$ DE); *S. kikaapoa* (♂: $\bar{x} = 40.17 \pm 1.65$ DE; ♀: $\bar{x} = 42.13 \pm 4.20$ DE); *Scincella* sp. (♂: $\bar{x} = 56.40 \pm 7.47$ DE; ♀: $\bar{x} = 52.23 \pm 12.05$ DE).

Termorregulación

El horario de actividad observado para las especies estudiadas fue de 09:00–18:00 h para *S. caudaequinae*, 06:00–21:00 h para *S. cherriei*, 09:00–17:30 h para *S. gemmingeri*, 08:30–19:30 h para *S. kikaapoa* y 10:00–19:00 h para *Scincella* sp. La temperatura corporal en campo (T_b) estuvo más estrechamente relacionada con la temperatura del aire (T_a) que con la temperatura del sustrato (T_s) en *S. caudaequinae* y *S. cherriei*, mientras que *S. gemmingeri*, *S. kikaapoa* y *Scincella* sp. presentaron el patrón inverso, con una mayor acentuación por la T_s (Cuadro 1). Hubo diferencias significativas en la T_b luego de haber removido el efecto de la temperatura del microhábitat más relacionada con esta ($F_{4, 73} = 5.672$, $P = 0.001$). Así, *Scincella caudaequinae* difirió de *S. kikaapoa* ($P = 0.015$) y esta, a su vez, de *Scincella* sp. ($P < 0.001$). Del mismo modo, hubo diferencias por sexo en *S. caudaequinae* ($t = 2.217$, $P = 0.047$), mas no así en el resto de las especies.

Cuadro 1. Relación entre la temperatura corporal (T_b) y las temperaturas del microhábitat (aire y sustrato) de las especies de *Scincella* estudiadas. Se muestran el tamaño de muestra, el coeficiente de correlación de Pearson (r), el valor t y, con asterisco (*), los valores P significativos (≤ 0.05).

Especie	Tamaño de muestra	Temperatura del aire (°C)	Temperatura del sustrato (°C)
<i>S. caudaequinae</i>	14	$r = 0.602, t = 2.611, P = 0.023^*$	$r = 0.496, t = 1.978, P = 0.071$
<i>S. cherriei</i>	17	$r = 0.695, t = 3.745, P = 0.002^*$	$r = 0.614, t = 3.013, P = 0.009^*$
<i>S. gemmingeri</i>	11	$r = 0.892, t = 5.918, P < 0.001^*$	$r = 0.909, t = 6.522, P < 0.001^*$
<i>S. kikaapoa</i>	20	$r = 0.283, t = 1.253, P = 0.226$	$r = 0.415, t = 1.934, P = 0.069$
<i>Scincella</i> sp.	12	$r = 0.522, t = -1.936, P = 0.082$	$r = 0.729, t = -3.364, P = 0.007$

Si bien, las especies estudiadas presentaron intervalos de temperatura seleccionada (T_{set}) relativamente estrechos, *S. kikaapoa* y *S. cherriei* tuvieron un intervalo aún más ajustado, mientras que las especies de bosque templado presentaron límites más amplios (Cuadro 2). De acuerdo con el modelo lineal mixto, hubo diferencias interespecíficas significativas en la T_{set} ($F_{4, 55.757} = 16.182, P < 0.001$). Particularmente, *S. gemmingeri* presentó una T_{set} más baja que el resto de las especies ($P < 0.05$), mientras que *S. kikaapoa* tuvo una T_{set} más alta que las otras especies, con excepción de *S. cherriei* ($P = 1.000$). El modelo, sin embargo, no identificó diferencias interespecíficas asociadas al sexo ($F_{4, 55.757} = 2.251, P = 0.075$). A pesar de las diferencias en hábitat, la mayoría de las temperaturas operativas (T_e) estuvieron por debajo del intervalo de T_{set} , incluso en las localidades de *S. cherriei* y *S. kikaapoa* (Fig. 3).

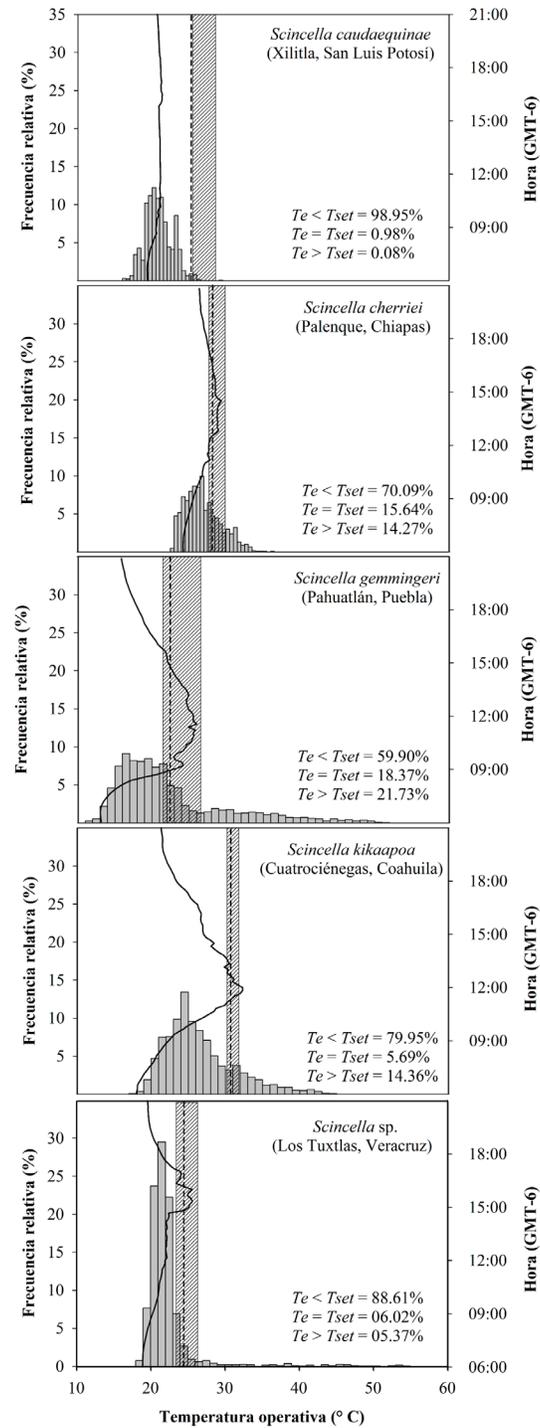


Figura 3. Temperaturas operativas (T_e) de las cinco especies del género *Scincella* estudiadas. La barra sombreada representa el intervalo de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en gradiente

térmico. Se muestran también la fluctuación de T_e por hora (línea negra) y el porcentaje de T_e dentro y fuera del intervalo de T_{set} .

En las cinco localidades de estudio, la mayoría de las de T_e se encontraron fuera del intervalo de T_{set} , lo cual determinó una calidad térmica del hábitat (d_e) baja. No obstante, las especies estudiadas, con excepción de *S. gemmingeri*, mostraron una alta precisión en la termorregulación (d_b). Estos valores, en conjunto, indican que las cinco especies estudiadas son termorreguladoras activas (Cuadro 2). Si bien, los índices de eficiencia en la termorregulación de Hertz *et al.* (1993) y Blouin-Demers y Weatherhead (2002) presentan discrepancias entre sí, el segundo parece ser más adecuado para caracterizar la termorregulación de estas lagartijas, dados sus hábitos semifosoriales. De acuerdo con este índice, *Scincella* sp. y *S. cherriei* presentan la eficiencia más baja, mientras que *S. caudaequinae* y *S. kikaapoa* presentan los valores de eficiencia más altos.

Cuadro 2. Parámetros térmicos de las especies del género *Scincella* estudiadas. T_b = temperatura corporal en campo; T_{set} = temperaturas seleccionadas en gradiente térmico; $T_{set\ 25-75}$ = intervalo de temperaturas seleccionadas (25 y 75 % de los datos; $Q_1 - Q_2$); d_b = precisión en la termorregulación; d_e = calidad térmica del ambiente; E = eficiencia en la termorregulación (*sensu* Hertz *et al.*, 1993); $d_e - d_b$ = eficiencia en la termorregulación (*sensu* Blouin-Demers y Weatherhead, 2002). Los valores se muestran como media \pm desviación estándar (tamaño de muestra).

Especie	T_b (°C)	T_{set} (°C)	$T_{set\ 25-75}$ (°C)	d_b (°C)	d_e (°C)	E	$d_b - d_e$
<i>S. caudaequinae</i>	25.44 \pm	26.96 \pm		0.66	4.60	0.86	3.94
	1.63°C,	2.38°C,	25.5 – 28.4	($n = 16$)	($n = 1332$)		
	($n = 16$)	($n = 16$)					
<i>S. cherriei</i>	28.32 \pm	28.50 \pm		0.35	2.06	0.83	1.71
	1.19°C,	2.12°C,	27.9 – 29.8	($n = 17$)	($n = 2312$)		
	($n = 17$)	($n = 9$)					
<i>S. gemmingeri</i>	23.01 \pm	23.63 \pm		2.27	4.72	0.52	2.45
	5.25°C,	4.25°C,	21.4 – 26.6	($n = 16$)	($n = 3516$)		
	($n = 16$)	($n = 12$)					
<i>S. kikaapoa</i>	30.52 \pm	29.29 \pm		0.99	4.92	0.80	3.93
	2.32°C,	3.13°C,	30.1 – 31.8	($n = 20$)	($n = 2040$)		
	($n = 20$)	($n = 20$)					
<i>Scincella</i> sp.	24.47 \pm	26.73 \pm		0.69	2.17	0.68	1.48
	2.63°C,	2.68°C,	23.5 – 26.4	($n = 12$)	($n = 1844$)		
	($n = 12$)	($n = 9$)					

Pérdida de agua por evaporación

Aunque no fue posible obtener datos de *Scincella* sp., el resto de las especies estudiadas presentaron altas tasas de pérdida de agua (Cuadro 3). Hubo diferencias significativas entre las tasas de pérdida de agua de *Scincella kikaapoa* y las de las otras tres especies luego de remover el efecto de la masa inicial ($F_{3, 28} = 41.749, n = 33, P < 0.001$). En términos de masa corporal, la pérdida de agua en el sistema de desecación por flujo de aire seco representa, en promedio, 1.48 % de la masa corporal de *S. caudaequinae*, 1.45 % de la de *S. cherriei*, 1.37 % de la de *S. gemmingeri* y 1.04 % de la de *S. kikaapoa*. Por otra parte, no hubo relaciones significativas entre las tasas de pérdida de agua y la masa inicial para ninguna de las especies estudiadas (*S. caudaequinae*: $t = -1.492, gl = 8, P = 0.179$; *S. cherriei*: $t = 0.123, gl = 7, P = 0.906$; *S. gemmingeri*: $t = -0.975, gl = 5, P = 0.385$; *S. kikaapoa*: $t = -0.780, gl = 9, P = 0.458$). En general, las localidades de las tres especies presentaron niveles altos de humedad atmosférica, tal como es evidente a partir de los valores de déficit de presión de vapor (DPV). Sin embargo, en términos comparativos, el hábitat de *S. gemmingeri* fue el que presentó un DPV más bajo (*i. e.* mayor humedad atmosférica), mientras que el de *S. kikaapoa* tuvo el valor más alto (*i. e.* menor humedad atmosférica), en consistencia con el grado de aridez aparente de las localidades de estudio (Cuadro 3).

Cuadro 3. Tasas de pérdida de agua por evaporación (PAE) absolutas y relativas (masa-específicas) y déficit de presión de vapor (DPV) del hábitat de cuatro especies mexicanas del género *Scincella*. Los valores se muestran como media \pm desviación estándar (valor mínimo – valor máximo).

Especie	<i>n</i>	Masa (g)	PAE (mg H ₂ O h ⁻¹)	PAE (mg H ₂ O g ⁻¹ h ⁻¹)	DPV (kPa)
<i>S. caudaequinae</i>	9	2.552 \pm 0.695 (1.563 – 4.068)	36.5 \pm 10.9 (27 – 54)	14.8 \pm 4.5 (9.1 – 20.9)	0.42
<i>S. cherriei</i>	8	2.923 \pm 0.745 (1.472 – 3.794)	42.7 \pm 20.6 (23 – 80)	14.5 \pm 4.8 (8.5 – 21.7)	0.32
<i>S. gemmingeri</i>	6	2.635 \pm 1.003 (1.141 – 3.936)	33.5 \pm 13.8 (14 – 51)	13.7 \pm 6.2 (6.2 – 23.7)	0.23
<i>S. kikaapoa</i>	10	1.077 \pm 0.235 (0.625 – 1.431)	10.9 \pm 4.7 (4 – 17)	10.4 \pm 4.4 (3.3 – 16.3)	0.62

Desempeño locomotor

La sensibilidad térmica en el desempeño locomotor difirió entre las especies estudiadas de manera tal que algunas de ellas fueron incapaces de correr al tratamiento de temperatura más alto o más bajo, con excepción de *S. cherriei*, la cual mantuvo corrida a todos los tratamientos establecidos (Fig. 4). Las estimaciones GAMM mostraron diferencias en el comportamiento de las curvas de desempeño de estas especies. En *S. caudaequinae*, la especie que alcanzó velocidades más altas, el mejor modelo indicó una temperatura óptima de desempeño (T_{opt}) alrededor de los 29 °C (AIC = 187.904, Δ AIC = 0, BIC = 200.726; Fig. 5A). Este patrón de la curva fue similar al de *S. cherriei*, con la diferencia de que en esta especie el incremento en la velocidad de carrera en relación con la temperatura fue mayor (AIC = 33.011, Δ AIC = 0, BIC = 44.983; Fig. 5B), con una T_{opt} a los 30 °C. *Scincella gemmingeri* fue la única especie que mostró una leve tendencia de aumento en la velocidad con respecto a la talla (AIC = 47.219, Δ AIC = 0, BIC = 55.663; Fig. 5C), y aunque la sensibilidad térmica de desempeño fue baja, su T_{opt} estuvo cercana a los 26 °C. Por su parte, las curvas de desempeño de *S. kikaapoa* (AIC = 9.159, Δ AIC = 0, BIC = 22.476; Fig. 5D) y

Scincella sp. (AIC = 53.919, Δ AIC = 0, BIC = 62.725; Fig. 5E) presentaron un incremento pronunciado cercano a su límite de tolerancia máxima, con una T_{opt} de 32 y 29 °C, respectivamente.

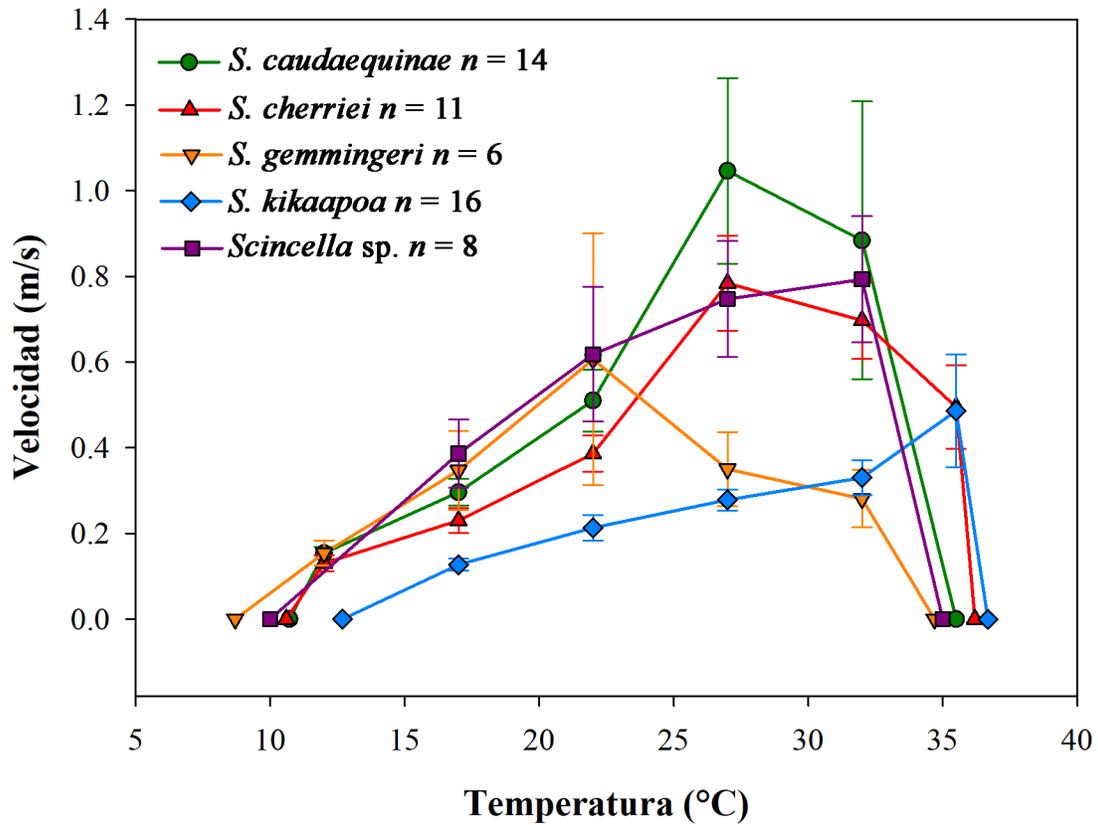


Figura 4. Desempeño locomotor de las especies de *Scincella* estudiadas. Se muestran la velocidad máxima promedio (m/s), la temperatura (°C) y el tamaño de muestra. Las barras indican el error estándar.

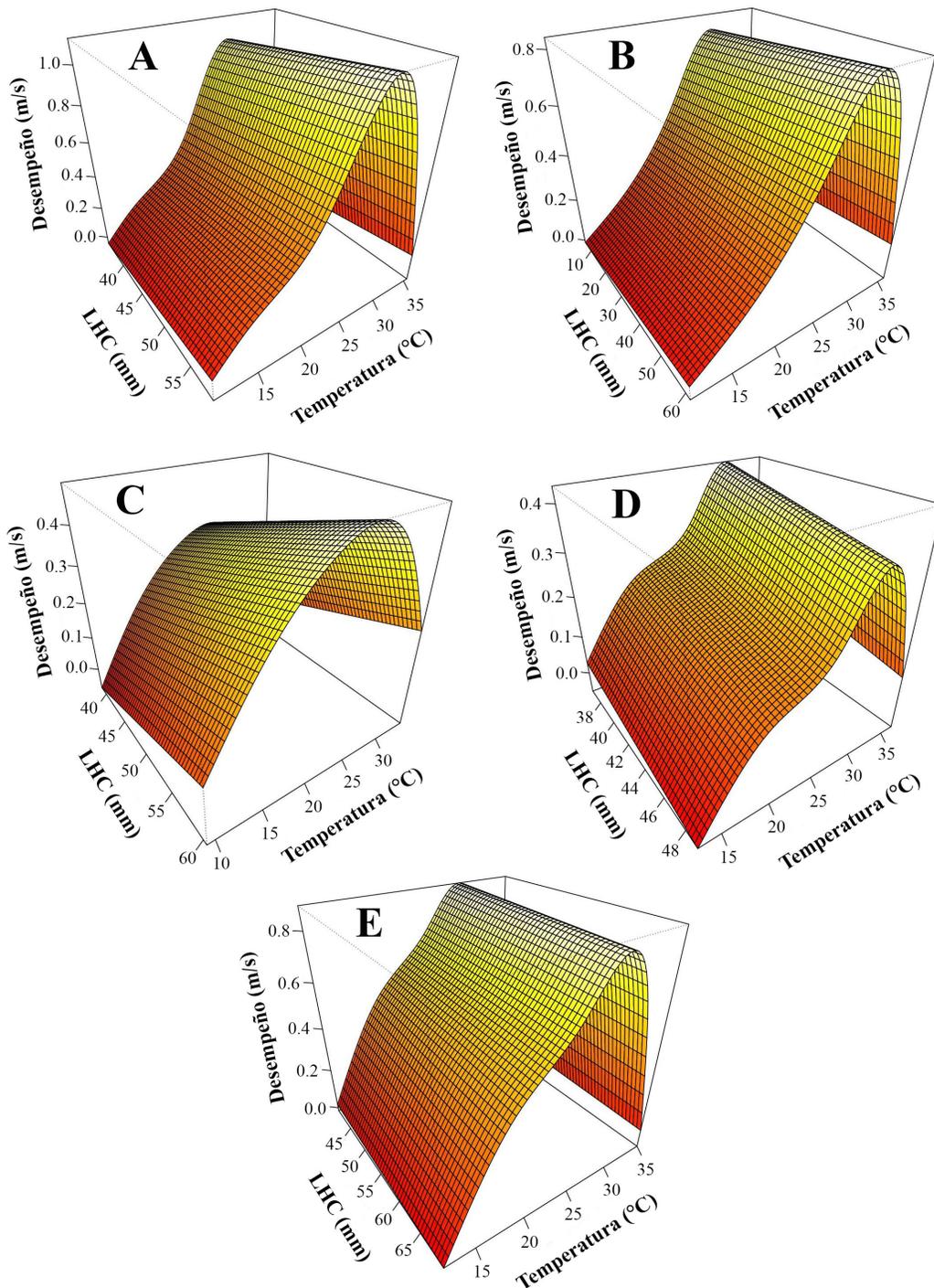


Figura 5. Curvas de desempeño locomotor dependiente de temperatura, con la longitud hocico-cloaca como covariable, generadas mediante modelos aditivos mixtos generalizados (GAMMs). A = *S. caudaequinae*; B = *S. cherriei*; C = *S. gemmingeri*; D = *S. kikaapoa*; E = *Scincella* sp.

Tolerancias térmicas

Los parámetros de tolerancia se correspondieron con las condiciones térmicas del hábitat, de manera que las especies de bosque templado (*S. gemmingeri* y *S. caudaequinae*) presentaron valores de CT_{min} más bajos, mientras que las especies de ambientes tropical y desértico (*S. cherriei* y *S. kikaapoa*, respectivamente) exhibieron valores de tolerancia al calor más altos (Cuadro 4). Hubo diferencias significativas en las CT_{min} ($F_{3, 37} = 7.041$, $P < 0.001$), particularmente entre *S. kikaapoa* y las dos especies de bosque templado, y entre *S. kikaapoa* y *S. cherriei*, mas no así entre esta especie y las de bosque templado. También hubo diferencias interespecíficas en la VT_{max} ($F_{3, 24} = 15.775$, $P < 0.001$); en este caso, las únicas especies que no mostraron diferencias significativas fueron *S. gemmingeri* y *S. caudaequinae*. De igual manera, existieron diferencias en las CT_{max} ($F_{3, 24} = 4.603$, $P = 0.013$), en específico, entre *S. gemmingeri* y *S. kikaapoa*. A pesar de las condiciones más extremas en Cuatrociénegas, *S. kikaapoa* mostró el intervalo de tolerancia más estrecho, y *S. cherriei*, la especie de ambiente más homogéneo, el intervalo más amplio, aunque en general las cuatro especies presentaron límites térmicos relativamente estrechos en comparación con otros escamosos (Huey y Stevenson, 1979; Kaufmann y Bennett, 1989). Por otro lado, hubo diferencias en la sensibilidad térmica a la deshidratación ($F_{3, 37.999} = 18.466$, $P < 0.001$) entre *S. kikaapoa* y las otras tres especies ($P < 0.001$), así como diferencias a un nivel de significancia marginal entre *S. caudaequinae* y *S. cherriei* ($P = 0.057$; Fig. 6).

Cuadro 4. Tolerancias térmicas de las especies estudiadas. CT_{min} = temperatura crítica mínima; VT_{max} = temperatura máxima voluntaria; CT_{max} = temperatura crítica máxima. El intervalo de tolerancia se refiere a la diferencia entre los valores medios de CT_{min} y CT_{max} . Se muestran la media \pm desviación estándar y, entre paréntesis, el tamaño de muestra.

Especie	CT_{min} (°C)	VT_{max} (°C)	CT_{max} (°C)	Intervalo de tolerancia (°C)
<i>S. caudaequinae</i>	10.33 \pm 1.86 °C, (n = 11)	30.39 \pm 1.34 °C, (n = 10)	35.55 \pm 1.16 °C, (n = 10)	25.22
<i>S. cherriei</i>	10.6 \pm 1.52 °C, (n = 11)	31.98 \pm 0.61 °C, (n = 5)	36.02 \pm 0.47 °C, (n = 5)	25.42
<i>S. gemmingeri</i>	9.16 \pm 1.17 °C, (n = 9)	30.05 \pm 0.66 °C, (n = 4)	34.07 \pm 0.99 °C, (n = 4)	24.91
<i>S. kikaapoa</i>	12.7 \pm 1.43 °C, (n = 7)	33.58 \pm 0.66 °C, (n = 6)	36.68 \pm 1.42 °C, (n = 6)	23.98

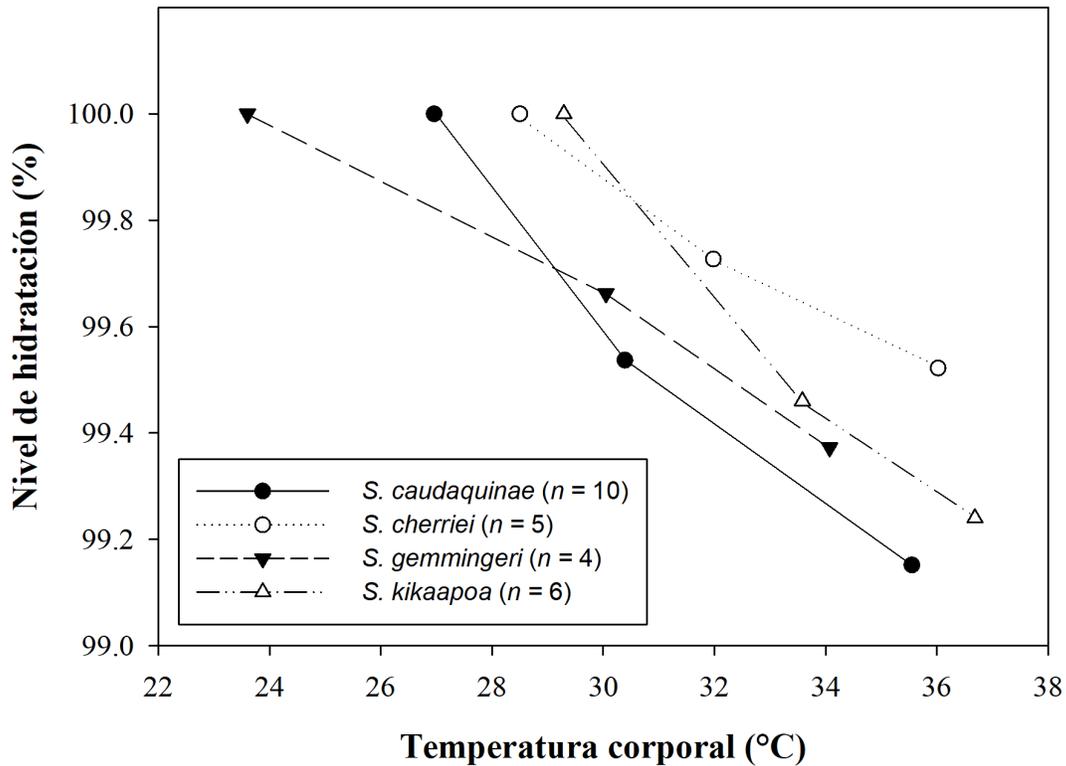


Figura 6. Sensibilidad térmica a la deshidratación de cuatro especies mexicanas del género *Scincella*. La gráfica muestra el nivel de hidratación con respecto a la T_{set} (asumido como del 100 %) y a los dos niveles de tolerancia máximos (VT_{max} y CT_{max}).

Vulnerabilidad ecofisiológica ante el cambio climático

El proceso de modelado de riesgo de extinción estuvo basado en un total de 48 puntos de presencia de *S. caudaequinae*, 243 de *S. cherriei*, 40 de *S. gemmingeri*, 08 de *S. kikaapoa* y 10 de *Scincella* sp., separados entre sí por una distancia mínima de 2 km. Con excepción de *S. cherriei*, las h_r presentaron altos niveles de colinealidad con respecto a las otras tres variables predictivas (h_a , precipitación y desempeño locomotor), por lo cual la descartamos de la mayoría de los modelos (Apéndice: Cuadros A1 y A2).

En general, las proyecciones mostraron una tendencia de aumento en las horas de restricción reales hacia el futuro y en correspondencia con los RCPs utilizados. En *S.*

gemmingeri, sin embargo, el patrón fue inverso, pues para esta especie el número de *rh_r* tiende a disminuir al futuro y conforme a los escenarios de cambio climático (Cuadro 5). De acuerdo con los modelos obtenidos, la probabilidad de ocupación del hábitat para *S. caudaequinae*, *S. gemmingeri* y *S. kikaapoa* no se verá gravemente afectada al futuro bajo ambos escenarios de cambio climático. En algunos casos, incluso, las proyecciones sugieren un aumento en la probabilidad de permanencia con respecto a las condiciones actuales, lo cual, nuevamente, resulta ser cierto para *S. gemmingeri*. Por el contrario, el riesgo de extinción es elevado para *S. cherriei* y *Scincella* sp., las cuales experimentarán una reducción drástica en la idoneidad del hábitat, principalmente bajo el RCP 8.5 (Cuadro 6; Figs. 7–11).

Al integrar los datos de las cinco especies, no hubo relación alguna entre la altitud y la probabilidad de permanencia de estas. La latitud, por su parte, estuvo moderadamente correlacionada con la probabilidad de permanencia al 2050 ($r_s = 0.471$, $P < 0.001$) y 2070 ($r_s = 0.420$, $P < 0.001$) bajo el RCP 4.5, así como al 2050 bajo el RCP 8.5 ($r_s = 0.425$, $P < 0.001$). De manera específica, la probabilidad de permanencia de *S. caudaequinae* al 2050 bajo el RCP 4.5 estuvo correlacionada moderada pero positivamente con la altitud ($r_s = 0.415$, $P < 0.001$). Por otra parte, la precipitación estuvo relacionada de manera positiva con la probabilidad de permanencia en *S. cherriei* al 2050 (RCP 4.5 $r_s = 0.501$, $P < 0.001$; RCP 8.5 $r_s = 0.427$, $P < 0.001$) y 2070 (RCP 4.5 $r_s = 0.505$, $P < 0.001$; RCP 8.5 $r_s = 0.586$, $P < 0.001$) bajo ambos escenarios; lo mismo que para *S. gemmingeri* al 2050 (RCP 4.5 $r_s = 0.575$, $P < 0.001$; RCP 8.5 $r_s = 0.642$, $P < 0.001$) y 2070 (RCP 4.5 $r_s = 0.657$, $P < 0.001$; RCP 8.5 $r_s = 0.741$, $P < 0.001$). Con respecto al efecto de uno u otro RCP sobre la probabilidad de permanencia, hubo diferencias entre ambos escenarios al 2050 y 2070 para *S. caudaequinae* (2050: $W = -923$, $Z = -2.488$, $P = 0.013$; 2070: $W = -989$, $Z = -2.836$, $P = 0.005$), y al 2070 para *S. cherriei* ($W = 106,866$, $Z = 7.681$, $P < 0.001$) y *S. gemmingeri* ($W = -1641$, $Z = -5.364$, $P < 0.001$).

Cuadro 5. Horas de restricción reales (*rh_r*) al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5 y 8.5) de algunas especies del género *Scincella*. Los valores corresponden al valor medio \pm desviación estándar y, entre paréntesis, valor mínimo – valor máximo.

Especie	Presente	2050 RCP 4.5	2070 RCP 4.5	2050 RCP 8.5	2070 RCP 8.5
<i>S. caudaequinae</i>	3.91 \pm 0.79 (2.6 – 5.8)	4.75 \pm 0.97 (2.9 – 7.7)	4.93 \pm 1.02 (3.0 – 8.0)	5.12 \pm 1.08 (2.8 – 8.2)	6.07 \pm 1.29 (3.2 – 10.0)
<i>S. cherriei</i>	0.76 \pm 1.02 (0.0 – 7.6)	2.35 \pm 2.00 (0.0 – 7.2)	2.81 \pm 2.25 (0.0 – 8.0)	3.01 \pm 2.31 (0.0 – 8.3)	4.33 \pm 2.88 (0.0 – 9.9)
<i>S. gemmingeri</i>	5.83 \pm 3.87 (0.0 – 14.6)	4.43 \pm 2.90 (0.4 – 12.3)	4.21 \pm 2.66 (0.4 – 11.8)	4.03 \pm 2.51 (0.4 – 11.6)	3.67 \pm 1.97 (0.5 – 10.4)
<i>S. kikaapoa</i>	5.46 \pm 0.06 (5.3 – 5.5)	6.18 \pm 0.05 (6.1 – 6.2)	6.27 \pm 0.04 (6.2 – 6.3)	6.41 \pm 0.01 (6.2 – 6.5)	6.61 \pm 0.06 (6.5 – 6.6)
<i>Scincella</i> sp.	4.58 \pm 4.45 (0.2 – 11.2)	3.14 \pm 2.70 (0.4 – 7.7)	2.97 \pm 2.11 (0.7 – 6.6)	2.81 \pm 1.69 (0.6 – 5.5)	2.74 \pm 1.38 (0.5 – 4.4)

Cuadro 6. Probabilidad de permanencia al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5 y 8.5) de algunas especies del género *Scincella*. Los valores corresponden al valor medio \pm desviación estándar y, entre paréntesis, valor mínimo – valor máximo.

Especie	Presente	2050 RCP 4.5	2070 RCP 4.5	2050 RCP 8.5	2070 RCP 8.5
<i>S. caudaequinae</i>	0.865 \pm 0.159 (0.250 – 1.000)	0.845 \pm 0.179 (0.303 – 0.996)	0.844 \pm 0.174 (0.216 – 0.994)	0.834 \pm 0.179 (0.175 – 0.989)	0.823 \pm 0.200 (0.995 – 0.152)
<i>S. cherriei</i>	0.771 \pm 0.205 (0.111 – 0.998)	0.683 \pm 0.221 (0.082 – 0.984)	0.675 \pm 0.205 (0.057 – 0.971)	0.681 \pm 0.209 (0.060 – 0.979)	0.718 \pm 0.157 (0.075 – 0.744)
<i>S. gemmingeri</i>	0.804 \pm 0.227 (0.261 – 1.000)	0.813 \pm 0.201 (0.152 – 0.999)	0.809 \pm 0.222 (0.139 – 1.000)	0.824 \pm 0.203 (0.167 – 0.999)	0.746 \pm 0.250 (0.058 – 0.989)
<i>S. kikaapoa</i>	0.982 \pm 0.039 (0.901 – 1.000)	0.987 \pm 0.041 (0.871 – 1.000)	0.975 \pm 0.054 (0.851 – 1.000)	0.970 \pm 0.095 (0.700 – 1.000)	0.994 \pm 0.020 (0.935 – 1.000)
<i>Scincella</i> sp.	0.982 \pm 0.043 (0.889 – 1.000)	0.780 \pm 0.258 (0.128 – 0.999)	0.726 \pm 0.282 (0.286 – 1.000)	0.728 \pm 0.302 (0.002 – 1.000)	0.768 \pm 0.309 (0.125 – 1.000)

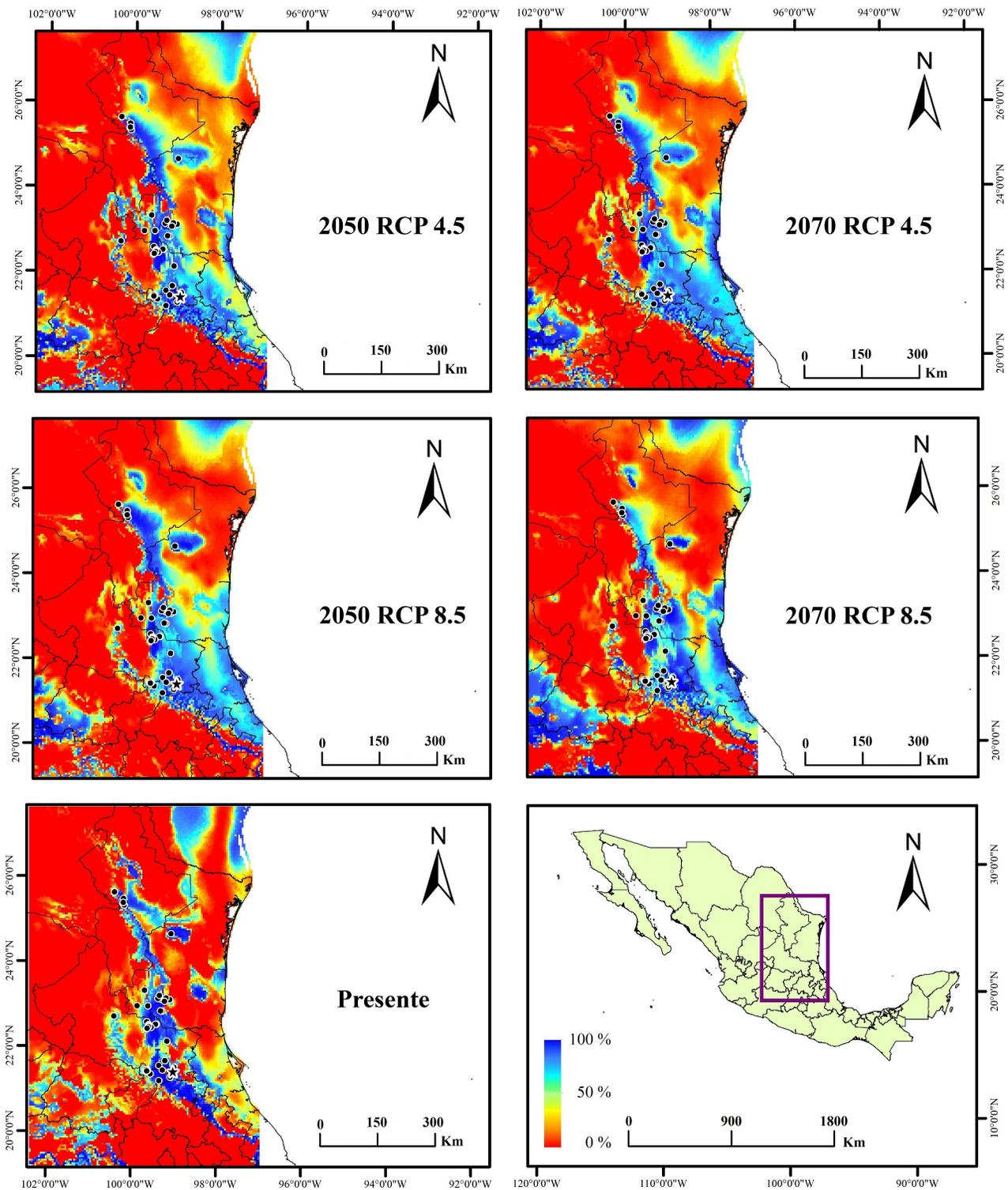


Figura 7. Probabilidad de permanencia (%) de *S. caudaequinae* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.

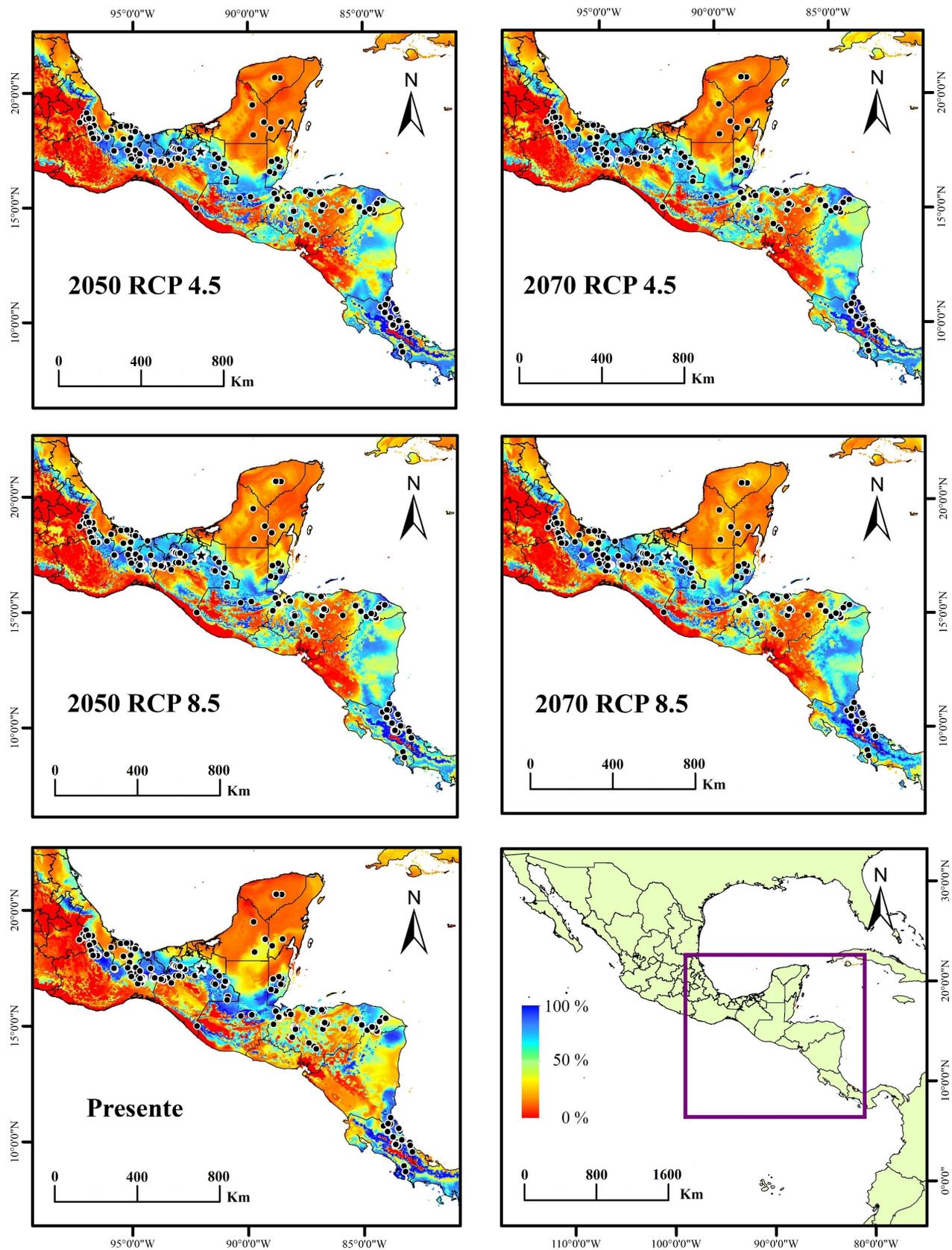


Figura 8. Probabilidad de permanencia (%) de *S. cherriei* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.

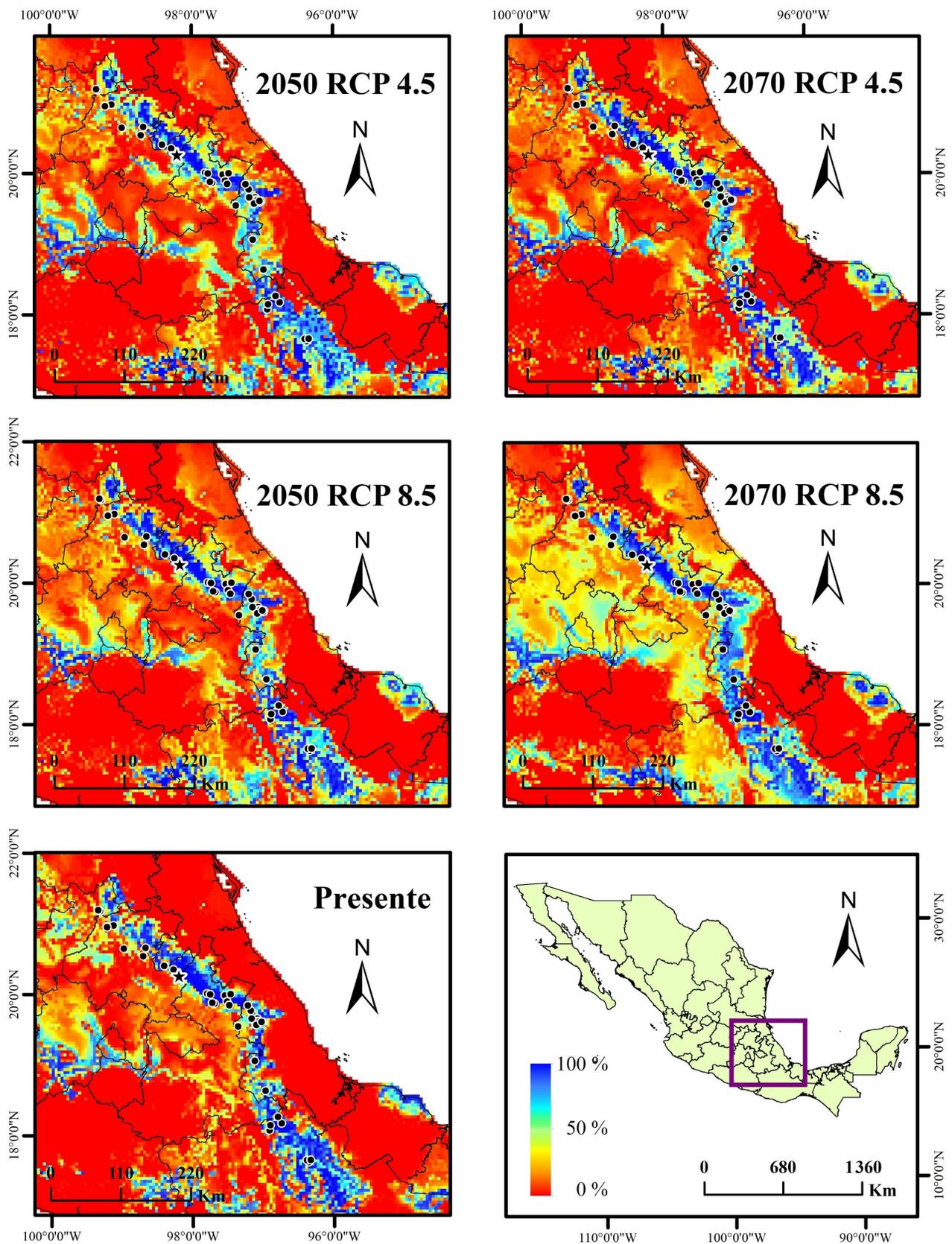


Figura 9. Probabilidad de permanencia (%) de *S. gemmingeri* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.

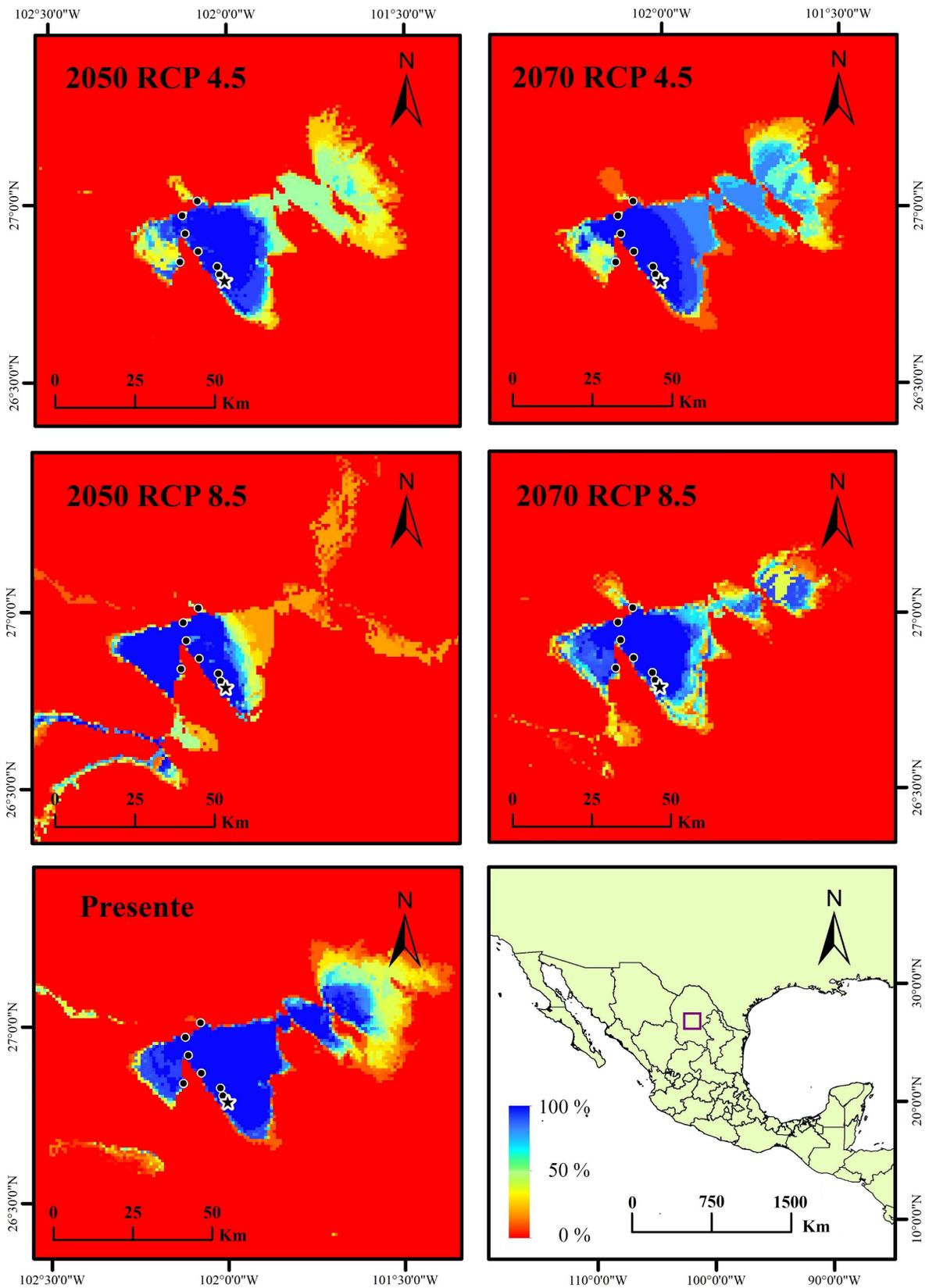


Figura 10. Probabilidad de permanencia (%) de *S. kikaapoa* al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.

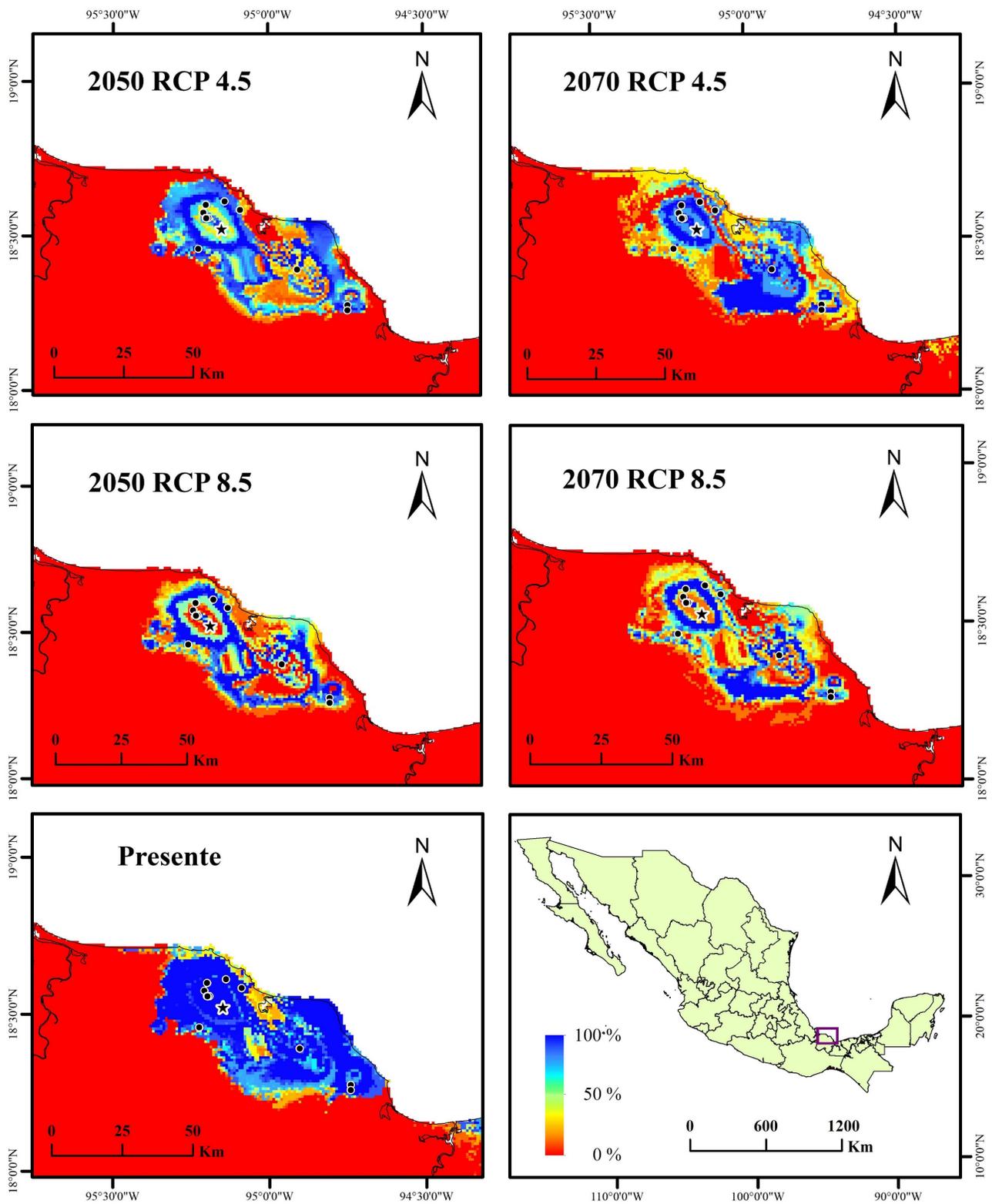


Figura 11. Probabilidad de permanencia (%) de *Scincella* sp. al presente y bajo dos escenarios de cambio climático. Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie; la estrella, el sitio de estudio, y el rectángulo púrpura en el mapa de referencia, el área proyectada.

Discusión

Aspectos ecofisiológicos

Las especies en estudio mostraron contrastes ecofisiológicos acordes a las condiciones ambientales de su hábitat, mismos que fueron evidentes incluso a partir de sus diferentes horarios de actividad. Así, las especies de ambientes en los que las temperaturas operativas fueron más bajas (*S. caudaequinae*, *S. gemmingeri* y *Scincella* sp.), permanecieron activas por periodos más cortos del día que las especies de sitios con temperaturas más altas (*S. cherriei* y *S. kikaapoa*). El caso más evidente fue el de la especie de bosque tropical perennifolio, *S. cherriei*, la cual fue capaz de permanecer activa hasta por lo menos tres horas después de la puesta del sol, aunque dada la homogeneidad térmica en el sitio de estudio, es probable que su actividad pudiese prolongarse durante más tiempo. Esto se suma a hallazgos previos sobre actividad nocturna en dos especies del género, *S. lateralis* (Townsend, Jr., *et al.*, 2005) y *S. silvicola* (Clause *et al.*, 2015). Es importante mencionar que estudios previos con otros grupos de lagartijas (*e. g.* Arenas-Moreno *et al.*, 2018) han mostrado que los horarios de actividad pueden estar dados en función de la temperatura ambiental. Es probable que las lagartijas del género *Scincella* puedan estar activas durante la noche siempre y cuando la oferta térmica les permita mantenerse dentro de su umbral térmico de actividad.

Con respecto a su fisiología térmica, los parámetros de termorregulación y tolerancia térmica de las especies de ambientes más cálidos fueron más altos que los de las especies de climas templados. No obstante, en otros grupos de lagartijas diurnas (*e. g.* *Anolis*, *Sceloporus*) se ha documentado que la termorregulación conductual puede llegar a amortiguar el efecto de la selección natural sobre los límites de tolerancia térmica máximos, mientras que los límites mínimos suelen ser moldeados por efecto de la oferta térmica durante la noche, periodo en el cual los organismos son incapaces de regular su temperatura (Muñoz *et al.*, 2014; Domínguez-Guerrero *et al.*, 2019). Este fenómeno, primero descrito por Bogert (1949) y más tarde acuñado por Huey *et al.* (2003) como “efecto Bogert”, ha sido documentado ampliamente en ectotermos, incluidos otros esfenomórfidos. Spellerberg (1972a,b), por ejemplo, estudió la fisiología térmica de algunas especies australianas del género *Eulamprus* de ambientes disímiles; este investigador encontró que las temperaturas seleccionadas y críticas máximas son similares a pesar de la divergencia ecológica, mientras que las

temperaturas críticas mínimas son más bajas en especies de ambientes más fríos. Con excepción de los parámetros de tolerancia a las bajas temperaturas, este patrón se opone a los resultados obtenidos para las lagartijas del género *Scincella* aquí estudiadas, para las cuales la variación en su fisiología térmica parece estar determinada por adaptación fisiológica a las condiciones locales, y no por procesos de inercia conductual.

En general, las especies estudiadas exhibieron intervalos estrechos de temperaturas seleccionadas, incluso equiparables a lo documentado para especies del género *Lepidophyma* (Scincomorpha: Xantusiidae), las cuales se caracterizan por presentar un patrón estenotermo marcado (Arenas-Moreno *et al.*, 2018). Así mismo, los intervalos de tolerancia térmica de las especies de *Scincella* estudiadas fueron más estrechos que la media documentada para lagartijas (36.7 °C; Huey y Stevenson, 1979), aunque más amplios que en *Lepidophyma* (Arenas-Moreno *et al.*, 2018). Contrario a las expectativas, los intervalos de temperaturas seleccionadas y tolerancia térmica de *S. kikaapoa*, el único representante del género que ocupa un ambiente desértico, fueron los más estrechos entre los taxones aquí estudiados, lo cual es probablemente debido a la estabilidad térmica de los hábitats semiacuáticos que ocupa en el valle de Cuatrociénegas. Así mismo, el intervalo de temperaturas seleccionadas de *S. cherriei* fue más estrecho que el de las especies de bosque templado, lo que en este caso parece factible dado que esta especie ocupa un ambiente tropical húmedo, en el que la fluctuación térmica es baja.

En efecto, incluso para estas dos especies de ambientes cálidos, la mayoría de las temperaturas operativas estuvo por debajo del intervalo de temperaturas seleccionadas, por lo que la calidad térmica del hábitat fue baja. Por su parte, con excepción de *S. gemmingeri*, la precisión en la termorregulación de las especies estudiadas fue alta, consistentemente con los intervalos de temperaturas seleccionadas en laboratorio. En consecuencia, y a pesar de que sus temperaturas corporales tienden a ser similares a las temperaturas del microhábitat, las cinco especies mostraron valores altos de eficiencia en la termorregulación, tal como Parker (2014) documentó para *S. lateralis*. En relación con las discrepancias entre los dos índices de eficiencia empleados, parece que el de Blouin-Demers y Weatherhead (2002) es el que describe mejor la termorregulación de las especies estudiadas, pues indica una mayor eficiencia en las especies de ambientes térmicamente extremos; por el contrario, el índice de Hertz *et al.* (1993) sugiere que *S. cherriei* es igual o incluso más eficiente que las especies de

ambientes más fríos, lo cual resulta inverosímil dada la calidad térmica su hábitat. Puede que los hábitos semifosoriales de estas lagartijas sean el motivo de estas inconsistencias, ya que mientras que el primer estimado resulta más adecuado para especies heliotermas, el segundo es más útil cuando se trabaja con organismos de hábitos y estrategias termorregulatorias menos conspicuos (Blouin-Demers y Weatherhead, 2002).

Los resultados de eficiencia en la termorregulación son parcialmente congruentes con el modelo costo-beneficio de Huey y Slatkin (1976), de acuerdo con el cual los organismos térmicamente especializados tienden a ser mejores termorreguladores, siempre y cuando los costos asociados sean bajos en comparación con los beneficios. Sin embargo, el modelo asume también que los costos serán altos para organismos de ambientes densamente boscosos, en los que la cantidad de radiación solar directa es baja (como ocurre con la mayoría de las especies del género; Parker, 2014). Nuevamente, es probable que los hábitos semifosoriales de estas lagartijas las hagan menos evidentes para los depredadores y les permitan desplazarse relativamente inadvertidas por la carpeta de hojarasca en busca de parches de hábitat térmicamente favorables (Spelleberg, 1972c; Parker, 2014), de manera que los costos de termorregulación son en realidad bajos.

Otro supuesto de este modelo es que la temperatura “óptima” fisiológica (*i. e.* la temperatura a la cual ciertos procesos fisiológicos se ven maximizados) no siempre coincide con la temperatura “óptima” ecológica (*i. e.* la temperatura a la cual tienden a operar los organismos en campo). En el caso de las especies que nos ocupan, en efecto, las temperaturas óptimas de desempeño fueron ligeramente mayores que las temperaturas corporales en campo y que las temperaturas seleccionadas. Las especies cuyas temperaturas en campo y gradiente se aproximaron más a la temperatura óptima de desempeño fueron *S. cherriei* y *S. kikaapoa*, mientras que las especies de ambientes templados, principalmente *Scincella* sp., presentaron una discrepancia mayor entre dichos parámetros.

En otras especies de esquinco se han identificado distintos patrones de coadaptación (*i. e.* la evolución armónica entre rasgos relevantes para la adecuación biológica) entre la temperatura óptima de desempeño y la temperatura seleccionada: 1) coadaptación perfecta, en la cual estos dos rasgos coinciden estrechamente; 2) coadaptación parcial, en la que ambas características evolucionan en la misma dirección pero a distintos ritmos, y 3) coadaptación antagónica, en la que el desempeño fisiológico y el comportamiento de termorregulación

evolucionan en direcciones opuestas (Huey y Bennet, 1987). Los resultados aquí obtenidos indican que *S. cherriei* y *S. kikaapoa*, ambas especies de ambientes cálidos, podrían encajar en el primer tipo coadaptativo; ciertamente, Huey y Bennett (1987) señalan que este patrón ocurre solamente en especies con preferencias térmicas altas. Las especies de bosque templado, por su parte, coinciden con el segundo patrón. En *Scincella* sp., particularmente, la discrepancia entre ambos parámetros es marcada, lo cual podría indicar la posibilidad de que otros atributos fisiológicos, optimizados a temperaturas más bajas, sean más importantes en términos de adecuación que el desempeño locomotor mismo. En todo caso, la única manera de determinar con certeza la dirección de estos cambios sería mediante la implementación de aproximaciones filogenéticas comparativas (Huey y Bennett, 1987).

La interrogante de por qué estas lagartijas ocupan microhábitats con temperaturas por debajo de su intervalo de T_{set} y se mantienen por debajo de su temperatura máxima de desempeño puede también guardar relación con sus relaciones hídricas. Todas ellas presentaron tasas de pérdida de agua por evaporación considerablemente altas, aun en comparación con las de otras especies de ambientes méxicos (Mautz, 1982b; Muñoz-Nolasco *et al.*, 2019). Los valores aquí obtenidos coinciden, no obstante, con las tasas de pérdida de agua típicas de organismos fosoriales (Cox y Cox, 2015), lo cual tiene sentido si se consideran los hábitos de las especies estudiadas y el hecho de que ocupan microhábitats húmedos. Es posible que, dada su baja resistencia a la deshidratación, estas lagartijas seleccionen este tipo de microhábitats a fin de mantener un balance hídrico adecuado, aun cuando estos se encuentren a una temperatura inferior a la que se esperaría dadas sus preferencias térmicas y temperaturas de máximo desempeño. Es asimismo probable que sus capacidades locomotoras se vean en algún grado disminuidas a niveles de hidratación bajos, como sucede con otros ectotermos (Titon, Jr. *et al.*, 2010), en cuyo caso resultaría más conveniente para ellas operar a temperaturas bajas que exponerse al riesgo de deshidratación.

Salvo por *S. kikaapoa*, las tasas de pérdida de agua observadas en las otras especies fueron incluso mayores que las que Parker (2014) documentó en individuos de *S. lateralis* sometidos a una temperatura de 36 °C. Estas diferencias se pueden deber a aspectos metodológicos relacionados con la cuantificación de la pérdida hídrica, tales como el sistema para inducir la deshidratación y el tiempo de desecación. Los valores relativamente bajos de pérdida hídrica en la especie de Cuatrociénegas, en relación con los de las otras especies aquí

estudiadas, sugieren una correspondencia de este parámetro con las condiciones ambientales de su hábitat. En este sentido, Cox y Cox (2015) concluyeron que es el grado de aridez del ambiente, más que las relaciones filogenéticas, lo que determina las diferencias en las tasas de pérdida de agua en reptiles escamosos. Por otra parte, la presencia de una ventana translúcida en el párpado inferior, característico de la mayoría de los miembros del género *Scincella*, es considerada un carácter basal y una adaptación para reducir la pérdida de agua ocular en ambientes xéricos (Greer, 1983), mientras que algunos autores (*e. g.* Honda *et al.*, 2003) han sugerido que la ausencia de esta característica en *S. cherriei* representa un caso de reversión evolutiva asociada a la alta humedad de los bosques tropicales perennifolios que habita. Esta especie fue, de hecho, la que exhibió las tasas de pérdida de agua absolutas más altas, aunque en términos relativos (masa-específicos) fue similar a *S. caudaequinae*.

El límite vital de deshidratación para la mayoría de las especies de lagartijas es de alrededor de 20 % de la masa corporal total (Heatwole y Veron, 1977). Aunque los valores de pérdida de agua en el sistema de desecación por flujo de aire seco no pueden ser directamente extrapolados a condiciones naturales, bajo las condiciones de la cámara de desecación, a una temperatura de 26 °C, deberían transcurrir al menos 14 h para que estas especies llegaran a su límite de tolerancia a la pérdida hídrica. Sin embargo, durante los experimentos de tolerancia al calor estas mostraron también una alta sensibilidad térmica a la deshidratación, por lo cual la exposición, aun breve, a temperaturas superiores al intervalo de seleccionadas podría conducir en poco tiempo a estrés hídrico. En efecto, la combinación de una baja tolerancia al calor y elevadas tasas de pérdida hídrica está asociada a una alta sensibilidad a la perturbación del hábitat (Nowakowski *et al.*, 2018). Incluso para *S. kikaapoa*, la especie menos sensible a la deshidratación, esto podría suponer una amenaza importante en el desierto de Cuatrociénegas, en donde la sobreexplotación de los cuerpos de agua para la producción de forraje bovino ha impactado fuertemente las pozas de la región (Pisanty *et al.*, 2013), de las cuales depende muy estrechamente. Por otra parte, es también posible que las elevadas tasas de pérdida de agua en estas especies cumplan una función amortiguadora en el incremento de la temperatura corporal, por medio de enfriamiento evaporativo, en condiciones de aire seco (Parker, 2014), en cuyo caso resultarían ventajosas bajo ciertas circunstancias, como lo podría ser la búsqueda de refugios térmica- e hídricamente más favorables (Beck y Jennings, 2003).

A fin de llegar a conclusiones mejor sustentadas sobre la sensibilidad ecofisiológica de estas lagartijas a las alteraciones ambientales, sería recomendable probar o descartar efectos asociados con la estacionalidad (Parker, 2014) y estado ontogenético de los organismos (Sinclair *et al.*, 2016). Finalmente, cabe destacar que, de acuerdo con la filogenia presentada por García (2012), las especies aquí estudiadas representan a los linajes principales del clado americano de *Scincella*, por lo cual las correspondencias encontradas en su fisiología térmica e hídrica son, muy probablemente, atribuibles a las particularidades de su hábitat más que a algún efecto de parentesco evolutivo entre ellas.

Vulnerabilidad ante el cambio climático

Las proyecciones indican la existencia de ciertas áreas en las cuales la probabilidad de extirpación de estas especies es alta, así como de otras en las cuales las condiciones climáticas podrían sustentar poblaciones viables, tanto al presente como bajo ambos escenarios de cambio climático. Así, por ejemplo, aunque *S. caudaequinae* experimentará la reducción en la probabilidad de permanencia de sus poblaciones más occidentales, los modelos sugieren la apertura de áreas climáticamente adecuadas al este de la Sierra Madre Oriental, en Tamaulipas y el norte de Veracruz; sin embargo, las estribaciones meridionales de la Gran Sierra Plegada y del Karst Huasteco podrían limitar la factibilidad de que esta especie colonice dichas áreas. En *S. cherriei*, por el contrario, las proyecciones sugieren que, incluso en el presente, las poblaciones de la península de Yucatán se encuentran ya bajo severo riesgo de extirpación. Esto es congruente con las estimaciones realizadas por Martínez-Méndez *et al.* (2015), quienes proyectaron que para 2070 la mayoría de las poblaciones bajas de *Sceloporus serrifer* (Phrynosomatidae) en la península de Yucatán podrían desaparecer debido al incremento en la temperatura. Así mismo, las poblaciones de *S. cherriei* en Honduras experimentarían un incremento en el riesgo de extirpación bajo ambos escenarios. No obstante, algunas zonas, como la Sierra Madre de Oaxaca, las sierras del norte de Chiapas y parte de la Sierra Madre Oriental, en México, así como la mayor parte de Costa Rica, en Centroamérica, podrían fungir como refugios climáticos importantes para la especie.

Para *S. gemmingeri*, por su parte, las proyecciones son favorables, pues indican consistentemente una reducción en las horas de restricción al futuro y un aumento en la probabilidad de permanencia con respecto a la severidad de los escenarios de cambio climático. Este resultado es inesperado al ser esta la única especie estudiada que presenta un modo reproductor vivíparo, pues de acuerdo con Sinervo *et al.* (2010), las lagartijas vivíparas son más susceptibles al cambio climático que las especies ovíparas, esto debido a que la transición a la viviparidad está asociada a la evolución de temperaturas corporales más bajas (como parece ser el caso de *S. gemmingeri*). Es probable que el incremento en las temperaturas ambientales favorezca la probabilidad de permanencia de esta especie al influir en la calidad térmica de su hábitat, ya que, al menos en la localidad de estudio, la mayoría de las temperaturas operativas fueron bajas. Ciertamente, para algunas lagartijas de altas elevaciones limitadas a causa de las bajas temperaturas, el cambio climático podría conllevar una mejora en las condiciones térmicas locales (Massot *et al.*, 2008; Sinervo *et al.*, 2018). Además, las proyecciones sugieren que los regímenes pluviales a través de la distribución de *S. gemmingeri* no se verán significativamente afectados bajo ambos escenarios, lo que en conjunto explicaría el aumento estimado en la idoneidad del hábitat (McCain y Colwell, 2011).

A pesar de que la probabilidad de permanencia de las especies de zonas altas no se vea directamente comprometida por el cambio climático, el aumento en las temperaturas puede asimismo ocasionar la expansión hacia mayores elevaciones de especies actualmente propias de tierras bajas y adaptadas a ambientes más cálidos, las cuales podrían competir con las especies de zonas altas y conducir las así a la extirpación de sus poblaciones o a la extinción (Massot *et al.*, 2008; Sinervo *et al.*, 2010; Ortega *et al.*, 2016). Las alteraciones en las interacciones bióticas debido al cambio climático no se limitan, sin embargo, a aspectos de competencia como los referidos anteriormente, sino que pueden incluir también efectos complejos a nivel de composición de las comunidades, tanto vegetales como animales, e interacciones con depredadores, parásitos y patógenos (Walther *et al.*, 2002; Tracy *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2012).

El nulo o poco efecto entre uno y otro RCPs sobre el riesgo de extinción de *S. kikaapoa* y *Scincella* sp. tiene implicaciones opuestas para el futuro de estas dos especies de distribución restringida. Por una parte, estos resultados sugieren que el hábitat de

Cuatrociénegas permanecerá siendo climáticamente adecuado para *S. kikaapoa* en el futuro próximo, aun bajo el escenario más severo de cambio climático. Para la especie de Los Tuxtlas, sin embargo, los datos sugieren que incluso en el escenario más alentador, que implica la implementación de prontas medidas de mitigación, muchas de sus poblaciones podrían verse extirpadas a finales del siglo actual. En cambio, las diferencias observadas en la probabilidad de permanencia de las otras tres especies revelan patrones contrastantes y, en algunos casos, complejos. Por ejemplo, mientras que para *S. caudaequinae* la idoneidad del hábitat es significativamente mayor bajo el RCP 4.5 que bajo el RCP 8.5 (como es de esperarse), para *S. cherriei* la probabilidad de permanencia resulta ser más alta al 2070 bajo el escenario más severo. Este hecho parece deberse al aumento en la precipitación en ciertas partes de su distribución bajo el RCP 8.5, lo cual tiene sentido si se considera que el aumento en la temperatura oceánica provocaría la incidencia de lluvias más intensas en ciertas regiones tropicales (Hannah, 2011; IPCC, 2013).

Aunado a los impactos del cambio climático, las alteraciones directas en el hábitat podrían ser igual o incluso más perjudiciales para estas lagartijas. Así, por ejemplo, aun cuando las proyecciones sugieren que *S. kikaapoa* no se verá afectada por efecto del cambio climático, la sobreexplotación de los cuerpos de agua de la región de Cuatrociénegas representa un peligro latente para esta especie semiacuática. Del mismo modo, el grado de fragmentación del hábitat en la región de Los Tuxtlas (Mendoza *et al.*, 2005) podría exacerbar el impacto del cambio climático sobre *Scincella* sp., la especie en mayor riesgo de extinción de acuerdo con las proyecciones. En efecto, la disminución en la precipitación, en conjunto con la creciente fragmentación del hábitat, deterioraría aún más las condiciones ambientales y limitaría la capacidad de dispersión a sitios favorables en especies de lagartijas que dependen estrechamente de la humedad del suelo (Massot *et al.*, 2008), como resulta ser el caso de las especies del género *Scincella*, las cuales son notablemente sensibles a la deshidratación. Dado lo anterior, sería recomendable implementar medidas que aseguren el estado de conservación del hábitat de los refugios climáticos potenciales, así como la conectividad entre estos y los sitios que actualmente albergan poblaciones de estas especies.

Conclusiones

1. Los microhábitats de las cinco especies de *Scincella* estudiadas presentaron condiciones térmicas distintas, pese a que la humedad ambiental (déficit de presión de vapor) fue similar.
2. Las especies de ambientes más cálidos (*S. cherriei* y *S. kikaapoa*) presentaron temperaturas corporales (T_b), seleccionadas (T_{set}) y parámetros de tolerancia al calor (VT_{max} y CT_{max}) más altos que las especies de ambientes templados (*S. caudaequinae*, *S. gemmingeri* y *Scincella* sp.), las cuales presentaron una mayor tolerancia al frío. Aunque, en general, las especies estudiadas exhibieron intervalos estrechos de temperaturas seleccionadas y de tolerancia térmica, esto fue más evidente en la especie de Cuatrociénegas, *S. kikaapoa*.
3. Las cinco especies mostraron valores altos de eficiencia en la termorregulación, aun cuando su temperatura corporal se correlacionó positivamente con la del microhábitat.
4. Aunque ligeramente menores en *S. kikaapoa*, las cinco especies presentaron tasas de pérdida de agua por evaporación considerablemente altas, incluso en comparación con otras lagartijas de ambientes méxicos. La sensibilidad térmica a la deshidratación fue asimismo alta, tal como es evidente a partir de la cantidad de agua perdida por los organismos al alcanzar sus límites de tolerancia al calor.
5. Las especies estudiadas presentaron diferencias con respecto a su sensibilidad térmica del desempeño locomotor. Solamente en las especies de ambientes cálidos (*S. cherriei* y *S. kikaapoa*) la temperatura óptima de desempeño fue más o menos similar a las temperaturas seleccionadas.
6. Es posible que, dada su baja resistencia a la deshidratación, estas lagartijas seleccionen microhábitats húmedos a fin de mantener un balance hídrico adecuado, aun cuando estos se hallen a temperaturas por debajo del intervalo de T_{set} .
7. Las horas de restricción tienden a aumentar hacia el futuro (2050 y 2070) y en función de la severidad de los escenarios de cambio climático.
8. La probabilidad de permanencia de las especies estudiadas está relacionada moderada pero positivamente con la latitud. Con excepción de *S. caudaequinae* (2050 RCP 4.5),

la altitud parece no influir directamente sobre probabilidad de permanencia de las especies estudiadas. En *S. cherriei* y *S. gemmingeri*, la probabilidad de permanencia al futuro está relacionada de manera positiva con la cantidad de precipitación bajo ambos escenarios.

9. Con respecto a su probabilidad de permanencia al futuro, las especies que se verían afectadas de manera distinta por uno u otro RCP serían *S. caudaequinae*, *S. cherriei* y *S. gemmingeri*. En *Scincella* sp., sin embargo, el riesgo de extinción sería igualmente alto de acuerdo con ambos escenarios.
10. Mientras que la probabilidad de permanencia de las poblaciones de *S. caudaequinae*, *S. gemmingeri* y *S. kikaapoa* no se verá gravemente afectada por el cambio climático, el riesgo de extirpación es elevado para *S. cherriei* y *Scincella* sp.

Consideraciones finales

A pesar de que las especies de *Scincella* aquí estudiadas exhibieron contrastes ecofisiológicos acordes a las particularidades de su entorno, todas ellas presentaron atributos típicamente asociados a una alta vulnerabilidad a las modificaciones del hábitat, tales como intervalos estrechos de temperaturas seleccionadas y de tolerancia térmica, baja tolerancia al calor, alta sensibilidad térmica del desempeño locomotor y elevadas tasas de pérdida de agua por evaporación (Huey *et al.*, 2012; Nowakowski *et al.*, 2018). De esta manera, aunque las proyecciones sugieren que la mayoría de las poblaciones de estas especies no se verán seriamente afectadas por el cambio climático, las alteraciones ambientales antrópicas sobre su hábitat podrían exacerbar el impacto de este fenómeno y conducir a la extirpación de algunas de ellas. Evidentemente, lo anterior tendría repercusiones más graves para *S. cherriei* y *Scincella* sp., las especies que experimentarían una mayor reducción en la probabilidad de permanencia bajo ambos escenarios de cambio climático.

McCain y Colwell (2011) recomiendan incorporar la precipitación como variable predictiva en estimaciones de riesgo de extinción por cambio climático para aumentar la precisión de los modelos, especialmente en el caso de ectotermos sensibles a la deshidratación. Ciertamente, en el caso de las especies del género *Scincella*, esta variable resultó explicativa en todos los casos, además de que estuvo positivamente correlacionada con la probabilidad de permanencia de *S. cherriei* y *S. gemmingeri*. En este estudio, la precipitación fungió como variable subrogada de las tasas de pérdida de agua. Sería de esperarse, por lo tanto, que el incluir explícitamente parámetros de balance hídrico, tales como tasas de deshidratación en conjunto con valores de déficit de presión de vapor, incrementa aún más el poder predictivo de los modelos; a pesar de ello, han sido relativamente pocos los estudios que incorporan aspectos hídricos de reptiles en modelos de distribución por cambio climático (*e. g.* Kearney y Porter, 2004).

Otro aspecto importante a considerar respecto a las estimaciones de vulnerabilidad al cambio climático es el horario de actividad. Si bien, estudios previos han mostrado que las horas de actividad y de restricción proveen estimados robustos de la distribución y riesgo de extinción en lagartijas (Sinervo *et al.*, 2010; Kirchhof *et al.*, 2017; Caetano *et al.*, 2020), la

mayoría de estos estudios se han focalizado en especies estrictamente diurnas, por lo que es posible que su aplicación no sea adecuada para especies con horarios de actividad lábiles. Así, por ejemplo, entre las lagartijas del género *Scincella*, existen casos documentados de actividad nocturna (Townsend, Jr., *et al.*, 2005; Clause *et al.*, 2015), a los cuales habría que sumar ahora a *S. cherriei*. La existencia de patrones de actividad catemerales en estas especies podría suponer una ventaja frente al cambio climático, ya que les permitiría compensar durante la noche la restricción en la actividad impuesta por las altas temperaturas diurnas. No obstante, un aspecto a favor de las aproximaciones mecanicistas es que tienen la ventaja de incorporar explícitamente los umbrales térmicos de actividad, lo cual es relevante para especies estenotermas, como las lagartijas del género *Scincella*. Es necesario realizar más investigaciones al respecto a fin de evaluar y, de ser necesario, corregir estos efectos en los modelos de vulnerabilidad al cambio climático de especies potencialmente catemerales.

Finalmente, resta mencionar que, a fin de lograr medidas de conservación adecuadas para estas y otras especies frente a la crisis de biodiversidad actual, será necesario implementar, de forma conjunta, medidas de conservación del hábitat y de reducción de gases de efecto invernadero. En este sentido, el fenómeno del cambio climático y su perjuicio sobre la biota ha generado, en los últimos años, debates álgidos, principalmente debido a que muchas de las posibles medidas de mitigación o adaptación conflictúan en cierto grado con algunas de las prácticas productivas estándar (Rosen y Guenther, 2015). Sin embargo, ahora se reconoce que, a fin de mantener los niveles de gases de efecto invernadero a niveles permisibles y limitar simultáneamente la deforestación, es necesario implementar cambios inmediatos en términos de políticas ambientales, crecimiento demográfico y producción de alimentos, entre otros (Bickford *et al.*, 2010; Ripple *et al.*, 2017; Poore y Nemecek, 2018). De fallar en realizar dichos cambios, ello conduciría inexorablemente a consecuencias graves para la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que brinda.

Referencias

- Abtew, W. y A. Melesse. 2013. *Evaporation and Evapotranspiration: Measurements and Estimations*. Springer, Países Bajos. 206 pp.
- Adolph, S.C. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71: 315–327.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19 (6): 716–723.
- Alexander, G. J., C. van Der Heever y S. L. Lazenby. 2001. Thermal dependence of appetite and digestive rate in the Flat Lizard, *Platysaurus intermedius wilhelmi*. *Journal of Herpetology*, 35 (3): 461–466.
- Altamirano-Benavides, M. A., S. F. Domínguez-Guerrero, F. J. Muñoz-Nolasco, D. M. Arenas-Moreno, R. Santos-Bibiano, R. Gómez-Trejo Pérez, L. E. Lozano-Aguilar, N. Fierro-Estrada, F. J. Gandarilla-Aizpuro, G. A. Woolrich-Piña, N. Martínez-Méndez, R. A. Lara-Reséndiz y F. R. Méndez-de la Cruz. 2019. Ecología térmica y riesgo de extinción ante el cambio climático de *Gonatodes concinnatus* (Squamata: Sphaerodactylidae), una lagartija endémica de la Amazonía occidental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902824.
- Anderson, D. B. 1936 Relative humidity or vapor pressure deficit. *Ecology*, 17 (2): 277–282.
- Araújo, M. B., R. G. Pearson, W. Thuillers y M. Erhard. 2005. Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11: 1504–1513.
- Arenas-Moreno, D. M., R. Santos-Bibiano, F. J. Muñoz-Nolasco, P. Charruau y F. R. Méndez-de la Cruz. 2018. Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: Xantusiidae: *Lepidophyma*) from Mexico. *Journal of Thermal Biology*, 75: 97–105.
- Arnau, J., R. Bono, M. J. Blanca y R. Bendayan. 2012. Using the linear mixed model to analyze nonnormal data distributions in longitudinal designs. *Behavior Research Models*, 44: 1224–1238.

-
- Beal, M. S., M. S. Lattanzio y D. B. Miles. 2014. Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation to sex and body size. *Ecology and Evolution*, 4 (22): 4220–4229.
- Beaupre, S. J., E. R. Jacobson, H. B. Lillywhite, y K. Zamudio. 2004. *Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles in Field and Laboratory Research*. Segunda edición. Herpetological Animal Care and Use Committee (HACC). American Society of Ichthyologists and Herpetologists.
- Beck, D. D. y R. D. Jennings. 2003. Habitat use by Gila Monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs*, 17: 111–129.
- Bennet, A. F. 1989. Integrated studies of locomotor performance. (Pp. 191–202). In: Wake, D. B. y G. Roth (eds.). *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Bentley, P. J. y K. Schmidt-Nielsen. 1966. Cutaneous water loss in reptiles. *Science*, 151: 1547–1549.
- Beuchat, C. A., F. H. Pough y M. M. Stewart. 1984. Response to simultaneous dehydration and thermal stress in three species of Puerto Rican frogs. *Journal of Comparative Physiology B*, 154: 579–585.
- Bickford, D., S. D. Howard, D. J. J. Ng y J. A. Sheridan. 2010. Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, 19 (4): 1043–1062.
- Blouin-Demers, G. y P. J. Weatherhead. 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97: 59–68.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3 (3): 195–211.
- Brown, P. T. y K. Caldeira. 2017. Greater future global warming inferred from Earth's recent energy budget. *Nature*, 552: 45–50.

-
- Brusch, G. A., E. N. Taylor y S. M. Whitfield. 2016. Turn up the heat: thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia*, 180: 325–334.
- Caetano, G., J. Santos y B. Sinervo. 2017. Mappinguari R package. <https://github.com/gabrielhoc/Mappinguari>. Consultado en línea el 23 de enero de 2019.
- Caetano, G. H. O., J. C. Santos, L. B. Godinho, V. H. G. L. Cavalcante, L. M. Diele-Viegas, P. H. Campelo, L. F. Martins, A. F. S. Oliveira, J. M. Alvarenga, H. Wiederhecker, V. de Novaes e Silva, F. P. Werneck, D. B. Miles, G. R. Colli y B. Sinervo (2020). Time of activity is a better predictor of the distribution of a tropical lizard than pure environmental temperatures. *Oikos*, 129: 953–963.
- Calsbeek, R., J. H. Knouft y T. B. Smith. 2006. Variation in scale numbers is consistent with ecologically based natural selection acting within and between lizard species. *Evolutionary Ecology*, 20: 377–394
- Canseco-Márquez, L. y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2010. *Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán–Cuicatlán*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México, D. F. 302 pp.
- Carey, C. 2005. How physiological methods and concepts can be useful in conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*, 45 (1): 4–11.
- Carothers, J. H., S. F. Fox, P. A. Marquet and F. M. Jaksic. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 297–309.
- Castiglia, R., A. M. R. Bezerra, O. Flores-Villela, F. Annesi, A. Muñoz y E. Gornung. 2013. Comparative cytogenetics of two species of ground skinks: *Scincella assata* and *S. cherriei* (Squamata: Scincidae: Lygosominae) from Chiapas, Mexico. *Acta Herpetologica*, 8 (1): 69–73.
- Ceia-Hasse, A., B. Sinervo, L. Vicente y H. M. Pereira. 2014. Integrating ecophysiological models into species distribution projections of European reptile range shifts in response to climate change. *Ecography*, 37: 679–688.
-

-
- Clause, A. G., U. O. García-Vázquez, M. A. Greely y G. R. Clause. 2015. *Scincella silvicola* (Taylor's Ground Skink). Arboreality. *Herpetological Review*, 46 (3): 438.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1991. *Ecophysiology of Desert Arthropods and Reptiles*. Springer-Verlag, Berlín. 203 pp.
- Conagua (Comisión Nacional del Agua). 2016. Estaciones climatológicas. smn1.conagua.gob.mx/climatologia/normales/estacion/EstacionesClimatologicas.kmz. Consultado en línea el 26 de noviembre de 2016.
- Cooke, S. J., L. Sack, C. E. Franklin, A. P. Farrel, J. Beardall, M. Wikelski y S. L. Chown. 2013. What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology*, 1: 1–23.
- Cowles, R. B. y C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 265–296.
- Cox, C. L. y R. M. Cox. 2015. Evolutionary shifts in habitat aridity predict evaporative water loss across squamate reptiles. *Evolution*, 69 (9): 2507 – 2516.
- Darling, D. M. y H. M. Smith. 1954. A collection of reptiles and amphibians from eastern Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 57 (2): 180–195.
- Davis, A. J., L. S. Jenkinson, J. H. Lawton, B. Shorrocks y S. Wood. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species ranges in response to global warming. *Nature*, 391: 783–786.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (18): 6668–6672.
- Dixon, J. R. y J. A. Lemos Espinal. 2010. *Anfibios y Reptiles del Estado de Querétaro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 28 pp.
- Domínguez-Guerrero, S. F., M. M. Muñoz, D. de J. Pastén-Téllez, D. M. Arenas-Moreno, L. A. Rodríguez-Miranda, N. L. Manríquez-Morán y F. R. Méndez-de la Cruz. 2019.
-

-
- Interactions between thermoregulatory behavior and physiological acclimatization in a wild lizard population. *Journal of Thermal Biology*, 79: 135–143.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García Márquez, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell y S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36: 027–046.
- Dormann, C. F., S. J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Römermann, B. Schröder y A. Singer. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39: 2119–2131.
- Duda, P. L. y O. Koul. 1977. Ovarian cycle in high altitude lizards from Kashmir. Part II. *Scincella himalayanum* (Boulenger). *Herpetologica*, 33 (4): 427–433.
- Dzialowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, 30: 317–334.
- EncicloVida. 2018. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), México. <http://enciclovida.mx/>. Consultado el 10 de julio de 2018.
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). 2012. ArcGIS versión 10.1. Redlands, California.
- Fitch, H. S. 1970. *Reproductive Cycles in Lizards and Snakes*. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication No. 52, Lawrence, Kansas. 247 pp.
- Flewelling, S. y S. L. Parker. 2015. Effects of temperature and oxygen on growth and differentiation of embryos of the ground skink, *Scincella lateralis*. *Journal of Experimental Zoology A*, 323: 445–455.
- Foden, W. B., B. E. Young, H. R. Akçakaya, R. A. García, A. A. Hoffmann, B. A. Stein, C. D. Thomas, C. J. Wheatley, D. Bickford, J. A. Carr, D. G. Hole, T. G. Martin, M. Pacifici, J. W. Pearce-Higgins, P. J. Platts, P. Visconti, J. E. M. Watson y B. Huntley.

-
2018. Climate change vulnerability assessment of species. *WIREs Climate Change*: e551.
- Gans, C., T. Krakauer y C. V. Paganelli. 1968. Water loss in snakes: interspecific and intraspecific variability. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 27: 747–761.
- García Vázquez, U. O. 2012. Revisión taxonómica del grupo *oligosoma* del género *Scincella* (Squamata: Scincidae). Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D. F. 119 pp.
- García-Vázquez, U. O., L. Canseco-Márquez y A. Nieto-Montes de Oca. 2010. A New Species of *Scincella* (Squamata: Scincidae) from the Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila, Mexico. *Copeia*, 2010 (3): 373–381.
- GBIF (The Global Biodiversity Information Facility). 2018. GBIF Homepage. <https://www.gbif.org>. Consultado el 10 de julio de 2018.
- Gilbert, A. L., y D. B. Miles. 2016. Food, temperature and endurance: effects of food deprivation on the thermal sensitivity of physiological performance. *Functional Ecology*, 30:1790–1799.
- Gómez-Domínguez, H., M. A. Pérez Farrera, J. A. Espinoza Jiménez y M. I. Marquez Reynoso. 2015. Listado florístico del Parque Nacional Palenque, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, 93 (3): 559–578.
- Grant, B. W. y A. E. Dunham. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology*, 69:167–176.
- Greene, H. W. 1969. Reproduction in a Middle American skink, *Leiopisma cherriei* (Cope). *Herpetologica*, 25: 55–56.
- Greer, A. E. 1983. On the adaptive significance of the reptilian spectacle: the evidence from scincid, teiid, and lacertid lizards. (Pp. 213–221). *In*: Rhodin, G. J., y K. Miyata (eds.). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts. 725 pp.

-
- Guillon, M., G. Guiller, D. F. DeNardo y O. Lourdais. 2014. Microclimate preferences correlate with contrasted evaporative water loss in parapatric vipers at their contact zone. *Canadian Journal of Zoology*, 92: 81–86.
- Guisan, A., R. Tingley, J. B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P. R. Sutcliffe, A. I. T. Tulloch, T. J. Regan, L. Brotons, E. McDonald-Madden, C. Mantyka-Pringle, T. G. Martin, J. R. Rhodes, R. Maggini, S. A. Setterfield, J. Elith, M. W. Schwartz, B. A. Wintle, O. Broennimann, M. Austin, S. Ferrier, M. R. Kearney, H. P. Possingham y Y. M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16: 1424–1435.
- Hannah, L. 2011. *Climate Change Biology*. Academic Press, Burlington, Massachusetts, EUA. 402 pp.
- Heatwole, H. y J. E. N. Veron. 1977. Vital limit and evaporative water loss in lizards (Reptilia, Lacertilia): a critique and new data. *Journal of Herpetology*, 11 (3): 341–348.
- Hedges, B. S. 2014. The high-level classification of skinks (Reptilia, Squamata, Scincomorpha). *Zootaxa*, 3765 (4): 317–338.
- Hertz, P. E., A. Arce-Hernández, J. Ramírez-Vázquez y W. Tirado-Rivera. 1978. Geographical variation of heat sensitivity and water loss rates in the tropical lizard, *Anolis gundlachi*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 62A: 947–953.
- Hertz, P. E., R. B. Huey y R. D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142 (5): 796–818.
- Hijmans, R. J., L. Guarino y P. Mathur. 2012. DIVA-GIS Version 7.5. A geographic information system for the analysis of species distribution data. Manual disponible en http://www.diva-gis.org/docs/DIVA-GIS_manual_7.pdf. (Consultado el 25 de enero de 2019).

-
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Honda, M., H. Ota, G. Köhler, I. Ineich, L. Chirio, S.-L. Chen y T. Hikida. 2003. Phylogeny of the lizard subfamily Lygosominae, with special reference to the origin of New World taxa. *Genes & Genetic Systems*, 78 (1): 71–80.
- Huey, R. B. y A. F. Bennett. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, 41 (5): 1098–1115.
- Huey, R. B. y M. Slatkin. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (3): 363–384.
- Huey, R. B. y R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19 (1): 357–366.
- Huey, R. B., M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess y S. E. Williams. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1665–1679.
- Huey, R. B., P. E. Hertz y B. Sinervo. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, 161: 357–366.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ji, X., L. H. Lin, L. G. Luo, H. L. Lu, J. F. Gao y J. Han. 2006. Gestation temperature affects sexual phenotype, morphology, locomotor performance, and growth of neonatal brown forest skinks, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 453–463.

-
- Kaufmann, J. S. y A. F. Bennett. 1989. The effect of temperature and thermal acclimation on locomotor performance in *Xantusia vigilis*, the desert night lizard. *Physiological Zoology*, 62: 1047–1058.
- Kearney, M. y W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85 (11): 3119–3131.
- Kienast, F., J. Bolliger y N. E. Zimmermann. 2012. Species Distribution Modeling (SDM) with GLM, GAM and CART. *Advanced Landscape Ecology*, 701 (1613): 1–16.
- Kirchhof, S., R. S. Hetem, H. M. Lease, D. B. Miles, D. Mitchell, J. Müller, M.-O. Rödel, B. Sinervo, T. Wassenaar e I. W. Murray. 2017. Thermoregulatory behavior and high thermal preference buffer impact of climate change in a Namib Desert lizard. *Ecosphere*, 8 (12): e02033.
- Köhler, G. 2003. *Reptiles of Central America*. Offenbach (Herpeton-Verlag). 367 pp.
- Krakauer, T., C. Gans y C. V. Paganelli. 1968. Ecological correlation of water loss in burrowing reptiles. *Nature*, 218: 659–660.
- Kristensen, M. y T. Hansen. 2004. Statistical analyses of repeated measures in physiological research: a tutorial. *Advances in Physiology Education*, 28: 2–14.
- Ladyman M. y D. Bradshaw. 2003. The influence of dehydration on the thermal preferences of the Western Tiger Snake, *Notechis scutatus*. *Journal of Comparative Physiology B*, 173 (3): 239–246.
- Lara-Reséndiz, R. A., D. M. Arenas-Moreno y F. R. Méndez-de la Cruz. 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 127–135.
- Licht, P. y A. F. Bennett. 1972. A scaleless snake: tests of the role of reptilian scales in water loss and heat transfer. *Copeia*, (4): 702–707.

-
- Loehr, V. J. T., M. D. Hofmeyr y B. T. Henen. 2007. Growing and shrinking in the smallest tortoise, *Homopus signatus signatus*: the importance of rain. *Oecologia*, 153: 479–488.
- López, P., E. Civantos y J. Martín. 2002. Body temperature regulation in the amphisbaenian *Trogonophis wiegmanni*. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 42–47.
- Marquis, O., M. Massot y J. F. Le Galliard. 2008. Intergenerational effects of climate generate cohort variation in lizard reproductive performance. *Ecology*, 89 (9): 2575–2583.
- Martínez-Méndez, N., O. Mejía y F. R. Méndez-de la Cruz. 2015. The past, present and future of a lizard: the phylogeography and extinction risk of *Sceloporus serrifer* (Squamata: Phrynosomatidae) under a global warming scenario. *Zoologischer Anzeiger*, 254: 86–98.
- Massot, M., J. Clobert y R. Ferrière. 2008. Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, 14: 461–469.
- Mautz, W. J. 1982a. Correlation of both respiratory and cutaneous water losses of lizards with habitat aridity. *Journal of Comparative Physiology*, 149: 25–30.
- Mautz, W. J. 1982b. Patterns of evaporative water loss. (Pp. 443–481). *In*: Gans, C. y F. H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, Physiology C., Academic Press.
- McCain, C. M. y R. K. Colwell. 2011. Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters*, 14: 1236–1245.
- McCoy, C. J. 1984. Ecological and zoogeographic relationships of amphibians and reptiles of the Cuatro Ciénegas Basin. *Journal of the Arizona–Nevada Academy of Science*, 19: 49–59.
- Mendoza, E., J. Fay y R. Dirzo. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78: 451–467.
-

-
- Muñoz Nolasco, F. J. 2015. Esfuerzo reproductor y ecología térmica de dos especies vivíparas del género *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) de México. Tesis Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, 97 pp.
- Muñoz, M. M., M. A. Stimola, A. C. Algar, A. Conover, A. J. Rodriguez, M. A. Landestoy, G. S. Bakken y J. B. Losos. 2014. Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20132433.
- Muñoz-Nolasco, F. J., D. M. Arenas-Moreno, R. Santos-Bibiano, A. Bautista-del Moral, F. J. Gandarilla-Aizpuro, D. A. Brindis-Badillo y F. R. Méndez-de la Cruz. 2019. Evaporative water loss of some habitat-restricted Mexican lizard species. *Herpetological Conservation and Biology*, 14 (1): 51–66.
- Nava, S. S. 2004. Microhabitat selection, resource partitioning, and evaporative water loss by Dwarf Geckos, (*Sphaerodactylus*), on Puerto Rico. Tesis Maestría. Universidad de Texas, El Paso. 50 pp.
- Neilson, K. A. 2002. Evaporative water loss as a restriction on habitat use in endangered New Zealand endemic skinks. *Journal of Herpetology*, 36: 342–348.
- Nowakowski, A. J., J. I. Watling, M. E. Thompson, G. A. Bruschi IV, A. Catenazzi, S. M. Whitfield, D. J. Kurz, A. Suárez-Mayorga, A. Aponte-Gutiérrez, M. A. Donnelly y B. D. Todd. 2018. Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecology Letters*, 21 (3): 345–355.
- Ortega, Z., A. Mencía y V. Pérez-Mellado. 2016. Are mountain habitats becoming more suitable for generalist than cold-adapted lizards thermoregulation? *Peer J*, 4: e2085.
- Packard, M. J., G. C. Packard y T. J. Boardman. 1982. Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 38 (1): 136–155.
- Parker, S. L. 2014. Physiological ecology of the Ground Skink, *Scincella lateralis* in South Carolina: thermal biology, metabolism, water loss, and seasonal patterns. *Herpetological Conservation and Biology*, 9 (2): 309–321.
-

-
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, M. B. Araújo. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey. 316 pp.
- Pintor, A. F. V., L. Schwarzkopf y A. K. Krockenberger. 2016. Hydroregulation in a tropical dry-skinned ectotherm. *Oecologia*, 182 (4), 925–931.
- Pisanty, I., C. Pérez y Sosa y G. Gálvez. 2013. Agriculture, water mismanagement and ecosystem transformations in the Cuatrociénegas Valley in the Chihuahuan Desert, Mexico. (Pp. 199–216). *In*: Schwabe K., J. Albiac, J. Connor, R. Hassan y L. Meza González (eds.). *Drought in Arid and Semi-Arid Regions*. Springer, Dordrecht. 507 pp.
- Plummer, M. V., B. K. Williams, M. M. Skiver y J. C. Carlyle. 2003. Effects of dehydration on the critical thermal maximum of the Desert Box Turtle (*Terrapene ornata luteola*). *Journal of Herpetology*, 37 (4): 747–750.
- Pontes-da-Silva, E., W. E. Magnusson, B. R. Sinervo, G. H. Caetano, D. B. Miles, G. R. Colli, L. M. Diele-Viegas, J. Fenker, J. C. Santos y F. P. Werneck. 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology*, 73: 50–60.
- Poore, J. y T. Nemecek. 2018. Reducing food’s environmental impacts through producers and consumers. *Science*, 360: 987–992.
- Quintero, I. y J. J. Wiens. 2013. Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic-niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16: 1095–1103.
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Riahi, K., S. Rao, V. Krey, C. Cho, V. Chirkov, G. Fischer, G. Kindermann, N. Nakicenovic y P. Rafaj. 2011. RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109:33–57.

-
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10 (29): 290–300.
- Ripple, W. J., C. Wolf, T. M. Newsome, M. Galetti, M. Alamgir, E. Crist, M. I. Mahmoud y W. F. Laurance. 2017. World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience*, 67 (12): 1026–1028.
- Roberts, J. B. y H. B. Lillywhite. 1980. Lipid barrier to water exchange in reptile epidermis. *Science*, 207: 1077–1079.
- Rogowitz, G. L., M. Cortés-Rivera y K. Nieves-Puigdoller. 1999. Water loss, cutaneous resistance, and effects of dehydration on locomotion of *Eleutherodactylus* frogs. *Journal of Comparative Physiology B*, 169: 179–186.
- Rosen, R. A. y E. Guenther. 2015. The economics of mitigating climate change: what can we know? *Technological Forecasting and Social Change*, 91: 93–106.
- Sanderson, B. M., B. C. O' Neill y C. Tebaldi. 2016. What would it take to achieve the Paris temperature targets? *Geophysical Research Letters*, 43: 7133–7142.
- Seebacher, F. y C. E. Franklin. 2012. Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1607–1614.
- Shine, R. y S. J. Downes. 1999. Can pregnant lizards adjust their offspring phenotypes to environmental conditions? *Oecologia*, 119 (1): 1–8.
- Sinclair, B. J., K. E. Marshall, M. A. Sewell, D. L. Levesque, C. S. Willet, S. Slotsbo, Y. Dong, D. G. Harley, D. J. Marshall, B. S. Helmuth y R. B. Huey. 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19: 1372–1385.
- Sinervo, B., D. B. Miles, Y. Wu, F. R. Méndez-de la Cruz, S. Kirchoff y Y. Qi. 2018. Climate change, thermal niches, extinction risk and maternal-effect rescue of toad-headed lizards, *Phrynocephalus*, in thermal extremes of the Arabian Peninsula to the Qinghai–Tibetan Plateau. *Integrative Zoology*, 13: 450–470.
-

-
- Sinervo, B., F. Méndez-de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsen, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. Victoriano Sepulveda, C. F. Duarte Rocha, N. Ibargüengoytía, C. Aguilar Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites, Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328: 894–899.
- Sinervo, B., R. A. Lara-Reséndiz, D. B. Miles, J. E. Lovich, J. R. Ennen, J. Müller, R. D. Cooper, P. C. Rosen, J. A. E. Stewart, J. C. Santos, J. W. Sites, Jr., P. M. Gibbons, E. V. Goode, L. S. Hillard, L. Welton, M. Agha, G. Caetano, M. Vaughn, C. Meléndez Torres, H. Gadsden, G. Castañeda Gaytán, P. Galina Tessaro, F. I. Valle Jiménez, J. Valdez Villavicencio, N. Martínez Méndez, G. Woolrich Piña, V. Luja Molina, A. Díaz de la Vega Pérez, D. M. Arenas Moreno, S. Domínguez Guerrero, N. Fierro, S. Butterfield, M. Westpha, R. B. Huey, W. Mautz, V. Sánchez Cordero y F. R. Méndez de la Cruz. 2017. Climate change and collapsing thermal niches of Mexican endemic reptiles. White Paper for the Environmental Working Group of the UC–Mexico Initiative. 21 pp. Disponible permanentemente en <https://escholarship.org/uc/item/4xk077hp>.
- Smith, D. G. 1997. Ecological factors influencing the antipredator behaviors of the Ground Skink, *Scincella lateralis*. *Behavioral Ecology*, 8 (6): 622–629.
- Smith, G. R. y R. E. Ballinger. 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*, 3: 1–13.
- Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. *Bulletin of the United States National Museum*, 199: 1–253.
- Soulé, M. y W. C. Kerfoot. 1972. Climatic determination of scale size in a lizard. *Systematic Zoology*, 21: 97–105.
- Spellerberg, I. F. 1972a. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia I. The environment and lizard critical temperatures. *Oecologia*, 9: 371–383.

-
- Spellerberg, I. F. 1972b. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia II. Physiological aspects of thermoregulation. *Oecologia*, 9: 385–398.
- Spellerberg, I. F. 1972c. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia III. Behavioural aspects of thermoregulation. *Oecologia*, 11: 1–16.
- Sprugel, D.G. 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64: 209–210.
- SPSS Inc. 2006. SPSS for Windows, Version 15.0.
- Sun, B. J., W. G. Du, L. Shu, Y. Chen y Y. Wang. 2011. The influence of thermal environment and food availability on testosterone and gonadal recrudescence in male Chinese skinks [*Plestiodon (Eumeces) chinensis*]. *General and Comparative Endocrinology*, 170: 449–454.
- Systat, 2011. SigmaPlot, Version 11.0.
- Tewksbury, J. J., R. B. Huey y C. A. Deutsch. 2008. Putting the heat on tropical animals. *Science*, 320: 1296–1297.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips y S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145–148.
- Thomson, A. M., K. V. Calvin, S. J. Smith, G. P. Kyle, A. Volke, P. Patel, S. Delgado-Arias, B. Bond-Lamberty, M. A. Wise, L. E. Clarke y J. A. Edmonds. 2011. RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109: 77–94.
- Thuiller, W., D. Georges, R. Engler y F. Breiner. 2016. Package ‘biomod2’: ensemble platform for species distribution modeling, R package version 3.3-7. Disponible en línea <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html>.

-
- Titon B., Jr., C. A. Navas, J. Jim y F. R. Gomes. 2010. Water balance and locomotor performance in three species of Neotropical toads that differ in geographical distribution. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 156: 129–135.
- Townsend, V. R., Jr., V. Wiltshire y J. A. Akin. 2005. *Scincella lateralis* (Ground Skink). Arboreal behavior. *Herpetological Review*, 36 (2): 184.
- Tracy, C. R., J. S. Turner, G. A. Bartholomew, A. Bennett, W. D. Billings, B. F. Chabot, D. M. Gates, B. Heinrich, R. B. Huey, D. H. Janzen, J. R. King, P. A. McClure, B. K. McNab, P. C. Miller, P. S. Nobel y B. R. Strain. 1982. What is physiological ecology? *Bulletin of the Ecological Society of America*, 63 (4): 340–347.
- Tracy, C. R., K. A. Christian, G. Betts y C. R. Tracy. 2008. Body temperature and resistance to evaporative water loss in tropical Australian frogs. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 150: 102–108.
- Tracy, C. R., K. E. Nussear, T. C. Esque, K. Dean-Bradley, C. R. Tracy, L. A. DeFalco, K.T. Castle, L. C. Zimmerman, R. E. Espinoza y A. M. Barber. 2006. The importance of physiological ecology in conservation biology. *Integrative and Comparative Biology*, 46 (6): 1191–1205.
- Vaughan, I. P. y Ormerod, S. J. 2003. Improving the quality of distribution models for conservation by addressing shortcomings in the field collection of training data. *Conservation Biology*, 17: 1601–1611.
- Vicenzi, N., V. Corbalán, D. Miles, B. Sinervo y N. Ibarzüengoytía. 2017. Range increment or range detriment? Predicting potential changes in distribution caused by climate change for the endemic high-Andean lizard *Phymaturus palluma*. *Biological Conservation*, 206: 151–160.
- Vitt, L. J. y G. L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). (Pp. 211–243). In: J. W. Wright y L. J. Vitt (eds.). *Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*)*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma. 256 pp.

-
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389–395.
- Watson, C. M. y D. R. Formanowicz. 2012. A comparison of maximum sprint speed among the five lined skinks (*Plestiodon*) of the Southeastern United States at ecologically relevant temperatures. *Herpetological Conservation and Biology*, 7 (1): 75–82.
- Watson, C. M. y W. W. Burggren. 2016. Interspecific differences in metabolic rate and metabolic temperature sensitivity create distinct thermal ecological niches in lizards (*Plestiodon*). *PLoS ONE*, 11 (10): e0164713.
- Wayne, G. P. 2013. *The Beginner's Guide to Representative Concentration Pathways*. Version 1.0. Skeptical Science. 24 pp.
- Wegener, J. E., G. E. A. Gartner y J. B. Losos. 2014. Lizard scales in an adaptive radiation: variation in scale number follows climatic and structural habitat diversity in *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 570–579.
- Williams, J. B. 1996. A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds. *Auk*, 113: 457–472.
- Willmer, P., G. Stone e I. Johnston. 2005. *Environmental Physiology of Animals*. 2° Edición. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts, USA. 754 pp.
- Wilson, L. D., J. H. Townsend y J. D. Johnson (eds.). 2010. *Conservation of Mesoamerican Amphibians and Reptiles*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.
- Woolrich-Piña, G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, M. E. Calderón Méndez, J. E. González-Espinoza, F. Correa-Sánchez y R. Montoya Ayala. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22 (2): 137–150.

-
- Yang, J., Y. Sun, T.-B. Fu, D.-D. Xu y X. Ji. 2012. Selection for increased maternal body volume does not differ between two *Scincella* lizards with different reproductive modes. *Zoology*, 115: 199–206.
- Zajitschek, S. R. K., F. Zajitschek, D. B. Miles y J. Clobert. 2012. The effect of coloration and temperature on sprint performance in male and female wall lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107 (3): 573–582.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5^o Edición. Pearson, Upper Saddle River, New Jersey. 944 pp.

Apéndice

Cuadro A1. Factores de inflación de la varianza (VIFs) de las variables predictivas empleadas en los modelos de distribución de especies bajo el **RCP 4.5**. Las variables designadas con “C” corresponden a variables colineales (redundantes) descartadas del proceso de modelado. h_a = horas de actividad; h_r = horas de restricción.

Especie	Año	h_a	h_r	Precipitación	Desempeño
	Presente	1.079539	C	1.070025	1.009502
<i>S. caudaequinae</i>	2050	1.214256	C	1.06374	1.156789
	2070	1.223205	C	1.05208	1.177228
	Presente	3.6797	2.312266	1.191848	3.641625
<i>S. cherriei</i>	2050	2.810704	7.014919	1.110678	6.245773
	2070	2.377384	7.754514	1.095528	6.722328
	Presente	1.530805	C	1.176246	1.33645
<i>S. gemmingeri</i>	2050	1.827543	C	1.157805	1.633865
	2070	1.862561	C	1.15537	1.675893
	Presente	3.94713	3.936941	1.456302	4.780768
<i>S. kikaapoa</i>	2050	1.076615	C	1.075222	1.144854
	2070	1.093835	C	1.053275	1.14949
	Presente	1.127543	C	1.128366	1.006829
<i>Scincella sp.</i>	2050	1.504193	C	1.12632	1.362676
	2070	1.76319	C	1.138547	1.594957

Cuadro A2. Factores de inflación de la varianza (VIFs) de las variables predictivas empleadas en los modelos de distribución de especies bajo el **RCP 8.5**. Las variables designadas con “C” corresponden a variables colineales (redundantes) descartadas del proceso de modelado. h_a = horas de actividad; h_r = horas de restricción.

Especie	Año	h_a	h_r	Precipitación	Desempeño
	Presente	1.079539	C	1.070025	1.009502
<i>S. caudaequinae</i>	2050	1.368755	C	1.095375	1.299271
	2070	1.552479	C	1.108777	1.511569
	Presente	3.6797	2.312266	1.191848	3.641625
<i>S. cherriei</i>	2050	2.431164	7.901028	1.098383	6.81687
	2070	1.949097	9.936831	1.086117	8.572094
	Presente	1.530805	C	1.176246	1.33645
<i>S. gemmingeri</i>	2050	1.824328	C	1.136791	1.666472
	2070	1.897709	C	1.119056	1.756188
	Presente	3.94713	3.936941	1.456302	4.780768
<i>S. kikaapoa</i>	2050	1.125427	C	1.024345	1.151048
	2070	1.322894	C	1.003554	1.325544
	Presente	1.127543	C	1.128366	1.006829
<i>Scincella sp.</i>	2050	1.701222	C	1.14841	1.547127
	2070	2.010485	C	1.125003	1.86463

Cuadro A3. Valores de AIC de los modelos de distribución de especies finales generados para el presente y futuro bajo dos escenarios de cambio climático.

Especie	Presente	2050 RCP 4.5	2070 RCP 4.5	2050 RCP 8.5	2070 RCP 8.5
<i>S. caudaequinae</i>	798.022	976.8051	720.6018	823.1746	748.8398
<i>S. cherriei</i>	1405.829	1456.902	1505.142	1421.567	1573.909
<i>S. gemmingeri</i>	1008.717	970.4999	535.4983	1028.656	1155.332
<i>S. kikaapoa</i>	11.80586	9.80214	11.0266	12.96032	10.44275
<i>Scincella sp.</i>	16.16948	122.0028	20.58432	74.0859	27.34278
