



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

ECOFISIOLOGÍA TÉRMICA DE UNA POBLACIÓN EN EL LÍMITE ALTITUDINAL

DE *Phrynosoma sherbrookei* Y SU VULNERABILIDAD ANTE EL CAMBIO

CLIMÁTICO GLOBAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

RUFINO SANTOS BIBIANO

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

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. MANUEL FERIA ORTIZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

DR. ANÍBAL HELIOS DÍAZ DE LA VEGA PÉREZ

CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA, AUTx

CUIDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

2022.



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 BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/651/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 2 de mayo de 2022 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del estudiante **SANTOS BIBIANO RUFINO** con número de cuenta **517007679** con la tesis titulada **"Ecofisiología térmica de una población en el límite altitudinal de *Phrynosoma sherbrookei* y su vulnerabilidad ante el cambio climático global"**, realizada bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO
Vocal: DR. OMAR HERNÁNDEZ ORDOÑEZ
Vocal: DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA
Vocal: DRA. SANDRA FABIOLA ARIAS BALDERAS
Secretario: DR. MANUEL FERIA ORTIZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 30 de junio de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

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

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Primeramente, agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todas las facilidades otorgadas durante mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico, a través de la beca CVU 774550 para la realización del posgrado.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT–UNAM, IN 210116) por el apoyo económico para la realización del trabajo de campo y la compra de material necesario.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP–2017) por el apoyo económico otorgado para la presentación del trabajo en el XI Congreso Latinoamericano de Herpetología.

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, por todos sus valiosos consejos y enseñanzas durante mi estancia en el posgrado.

A los doctores Manuel Feria Ortiz y Aníbal H. Díaz de la Vega Pérez por el tiempo brindado, sugerencias y consejos sobre el manuscrito.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres Emiliano y Araceli por seguir brindándome su apoyo y confianza en cada decisión que he tomado. Gracias por estar en cada momento conmigo.

A mis hermanos, Abiud, Karem y Zulma por el apoyo que me han brindado en todo momento, les agradezco por estar presentes en este acontecimiento.

Al Dr. Fausto R. Méndez de la Cruz por haber participado activamente en cada faceta del trabajo, por sus valiosos comentarios y sugerencias para el mejoramiento del manuscrito y por la atención brindada en cada momento.

Al Laboratorio integral de Fauna Silvestre (LIFAS) de la Universidad Autónoma de Guerrero (UAGro) por abrirme sus puertas y brindarme alojamiento durante el tiempo requerido para la realización del trabajo de investigación.

A la M.C. Elizabeth Beltrán Sánchez por el apoyo en la logística de campo, además por compartirme sus conocimientos e incluirme en su equipo de trabajo.

A todos los que estuvieron ayudándome durante las salidas de campo y trabajo de laboratorio, así como en los momentos de diversión: Diego, Francisco, Ricardo, Adán, Beto, Saúl, Fabiola, Ana Gisel, Natalia, David, Enrique, Cinthia, Ana, Mayra, Carlos, Marbe, Luis, Bastián, y los que se me estén pasando. Gracias a todos.

A las autoridades civiles y a la comunidad en general de la localidad de Tenexatlajco, Guerrero por las facilidades y apoyo durante la logística del trabajo de campo.

A los miembros del comité evaluador, los Dr. Andrés García Aguayo, Omar Hernández Ordoñez, Diego de Jesús Chaparro Herrera y la Dra. Sandra F. Arias Balderas, por sus

valiosos y atinados comentarios y sugerencias que sin duda mejoraron significativamente la versión final de la tesis

A la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), por otorgar los permisos legales SGPA/DGVS/01629/16 y SGPA/DGVS/01205/17 para la colecta de organismos.

.

ÍNDICE GENERAL	PÁGINA
RESUMEN	01
ABSTRACT	03
INTRODUCCIÓN	05
HIPÓTESIS	8
PREDICCIONES	8
OBJETIVOS	9
Objetivo general	9
Objetivos específicos	9
ANTECEDENTES	10
Termorregulación en el género <i>Phrynosoma</i>	10
Estrategias de termorregulación	11
Patrones de actividad	12
Importancia de la calidad térmica ambiental	12
Desempeño locomotor y su relación con la temperatura corporal	15
Vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global (CCG)	17
MATERIALES Y MÉTODOS	21
Especie de estudio	21
Área de estudio	22
Recolección de datos en campo	24
Recolección de datos en laboratorio	25
Análisis de datos	30
RESULTADOS	38
Uso de hábitat y patrón de actividad	38
Temperaturas corporales (T_b) y seleccionadas (T_{set})	38
Temperaturas operativas ambientales (T_e)	42
Índices de termorregulación	46

Tolerancias térmicas (CT_{min} y CT_{max}) y desempeño locomotor	47
Modelación de la vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global	50
DISCUSIÓN	53
Patrón de actividad	53
Temperaturas corporales, seleccionadas y tolerancias térmicas	54
Temperaturas operativas ambientales y calidades térmicas	58
Índices y estrategias de termorregulación	60
Dependencia térmica sobre el desempeño locomotor	64
Vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global	66
CONCLUSIONES	71
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	72
APÉNDICE	85

Figura 1. Fotografías de las tres categorías de organismos de *Phrynosoma sherbrookei* de la localidad de Tenexatlajco, Guerrero; A) hembra no preñada y macho y B) hembra preñada. 21

Figura 2. Mapa de la localización del área de estudio. 23

Figura 3. Área de estudio, se puede apreciar el cambio de uso de suelo, en la parte superior la vegetación compuesta por bosque de encino, mientras que en la inferior gran parte del área fragmentada. 23

Figura 4. Gráficas de los resultados de las correlaciones de Pearson entre la temperatura corporal (T_b) y temperaturas ambientales (T_s y T_a). Los puntos negros representan la correlación T_b-T_s y los puntos blancos T_b-T_a . A) Machos de secas, B) machos de lluvias, C) hembras no preñadas de secas, D) hembras no preñadas de secas y, E) hembras preñadas de lluvias. 41

Figura 5. Se muestran los valores medios \pm la desviación estándar de las temperaturas operativas (T_e) durante el horario de actividad de los organismos. A) Área fragmentada durante secas (círculos negros) y en lluvias (círculos rojos), y B) bosque de encino durante secas (círculos negros) y en lluvias (círculos rojos); la barra horizontal rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ de manera general, y la línea horizontal roja rayada el valor medio de la temperatura crítica máxima (CT_{max}). 43

Figura 6. Histogramas de la variación y fluctuación de las temperaturas operativas ambientales (T_e) durante A) la temporada seca y, B) en lluvias en el área fragmentada. La barra vertical rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ de manera general. Las líneas rayadas verticales representan el valor medio de la temperatura crítica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}). 44

Figura 7. Histogramas de la variación y fluctuación de las temperaturas operativas ambientales (T_e) durante A) la temporada seca y, B) en lluvias en el bosque de encino; la barra vertical rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ de manera general. Las líneas rayadas verticales representan el valor medio de la temperatura crítica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}). 45

Figura 8. Curvas de desempeño locomotor por categorías y tratamientos. La línea negra representa a los machos, la línea grisácea oscura a las hembras no preñadas y la línea grisácea clara a las hembras preñadas. Los valores medios de cada tratamiento son representados por los puntos negros y grises, y la barra superior e inferior muestran la

desviación estándar. La medida de velocidad de carrera máxima es representada en m/s y la temperatura de los tratamientos en °C. 48

Figura 9. Curvas de desempeño térmico (TPC) ajustadas mediante modelos GAMM. A) Todas las categorías, B) los machos, C) las hembras no preñadas, y D) las hembras preñadas. Las líneas grisáceas punteadas representan el intervalo de amplitud de desempeño térmico (B_{85}); la línea naranja la temperatura óptima del desempeño (T_{opt}); la barra grisácea el intervalo $T_{set25-75\%}$. La medida de velocidad de carrera máxima es representada en m/s y la temperatura de los tratamientos en °C.

49

Figura 10. Escenarios de probabilidad de permanencia de *Phrynosoma sherbrookei* en el presente y bajo escenarios de cambio climático en el futuro (2050 y 2070, RCP 4.5 y 8.5). Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie. El rectángulo negro en el mapa de referencia, muestra el área proyectada. 52

Tabla 1. Se muestran los valores medios \pm la desviación estándar, entre paréntesis el valor mínimo y máximo y el número de muestra de las temperaturas corporales (T_b), del sustrato (T_s), del aire (T_a), seleccionadas (T_{set}) y el intervalo de los intercuartiles de las T_{set} ($T_{set25-75\%}$) por sexos, condición reproductora y temporada. Todos los resultados son expresados en °C.

39

Tabla 2. Se muestran los resultados de los índices de termorregulación propuestos por Hertz et al. (1993), precisión termorreguladora (d_b), calidad térmica ambiental (d_e) y eficiencia termorreguladora (E) y el índice de eficiencia termorreguladora (d_e-d_b) propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead (2002). Los valores se presentan por categorías y temporadas para ambos sitios y los resultados son expresados en °C, a excepción de E .

47

Tabla 3. Se muestran los resultados de los seis tratamientos de temperatura al cuál se realizaron las pruebas de desempeño locomotor, evaluando la velocidad máxima de carrera. Los datos muestran el valor medio \pm la desviación estándar, entre paréntesis el valor mínimo y máximo y el tamaño de muestra. Los resultados son mostrados en m/s.

48

Tabla 4. Horas de restricción (h_r) al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5y 8.5) de cada localidad registrada para *Phrynosoma sherbrookei*. En el caso de la localidad de Tenexatlajco se muestra el valor medio y entre los paréntesis el intervalo mayor y menor de las h_r .

50

Tabla 5. Probabilidad de presencia al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5y 8.5) de cada localidad registrada para *Phrynosoma sherbrookei*. En el caso de la localidad de Tenexatlajco se muestra el valor medio y entre los paréntesis el intervalo mayor y menor.

51

RESUMEN

El cambio climático global (CCG) es un problema que amenaza la biodiversidad de la tierra, este ocurre a diferentes escalas espacio-temporales y deriva en fenómenos como la modificación de las temperaturas ambientales. Aunque sus impactos son variables, y dependen de la capacidad de las especies y los ecosistemas para hacer frente a la magnitud y la velocidad de estos cambios. Estudios recientes han mostrado mediante modelos de proyecciones de vulnerabilidad que el aumento de temperaturas ambientales tiene efectos negativos sobre los ectotermos, debido a la modificación de su nicho térmico. Específicamente, las lagartijas vivíparas son más susceptibles al incremento de las temperaturas ambientales, debido a sus preferencias térmicas, específicamente durante la preñez. Por lo anterior, el presente estudio tiene como objetivos: (1) determinar y comparar las temperaturas corporales (T_b), seleccionadas (T_{set}), e índices de termorregulación (d_b , E y d_e-d_b) en función del sexo, condición reproductora y temporada de una población de la lagartija vivípara *Phrynosoma sherbrookei*; 2) Determinar las tolerancias térmicas (CT_{min} y CT_{max} de la población; 3) Calcular y comparar la calidad térmica (d_e) durante secas y lluvias; 4) Evaluar la influencia de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor y compararlo este en función del sexo y condición reproductora; Calcular las horas de restricción de actividad (h_r), la probabilidad de permanencia y realizar proyecciones de la probabilidad de extinción de la especie bajo escenarios de cambio climático. Durante el periodo de enero a octubre de 2016 y enero a abril de 2017 fueron capturados 131 individuos (machos, hembra no preñadas y preñadas). Con respecto a las T_b y T_{set} estas no variaron en función del sexo, condición reproductora y temporada. De manera general, se determinó que los individuos de cada categoría son precisos para termorregular a pesar de que la calidad térmica ambiental (d_e) varía entre temporadas y sitios, ocasionando que los

valores de eficiencia termorreguladora (E y d_e-d_b) varíen también entre categorías y temporadas. Las tolerancias térmicas ($CT_{min} \sim 12^\circ\text{C}$ y $CT_{max} \sim 43.5^\circ\text{C}$) fueron obtenidas únicamente de machos. Por otro lado, el desempeño locomotor está influenciada por la temperatura corporal, y este únicamente varío entre machos y hembras preñadas, lo cual podría ser atribuido a la preñez, sin embargo, los resultados deben interpretarse con cautela. Por último, las horas de restricción aumentaron en las poblaciones de bajas elevaciones en todos los escenarios, mientras que a mayores elevaciones se mantuvieron constantes. Por lo que respecta a la probabilidad de permanencia, esta disminuyó en los escenarios del futuro (2050 y 2070; RCP 4.5 y 8.5) y estuvo relacionada con la altitud, es decir a menor altitud mayor probabilidad de permanencia. Es importante señalar que *P. sherbrookei* es una especie vulnerable al efecto de incrementos de las temperaturas ambientales como consecuencia del CCG, por que debería ser incorporada en la lista de especies protegidas con una alta categoría de riesgo.

PALABRAS CLAVE: Desempeño locomotor, *Phrynosoma sherbrookei*, Riesgo de extinción, Termorregulación, Tolerancias térmicas.

ABSTRACT

Global climate change (CCG) is a problem that threatens the biodiversity of the earth, it occurs at different space-time scales and results in phenomena such as the modification of environmental temperatures. Although their impacts are variable, and depend on the ability of species and ecosystems to cope with the magnitude and speed of these changes. Recent studies have shown through vulnerability models that the increase in environmental temperatures has negative effects on ectotherms, due to the modification of their thermal niche. Specifically, viviparous lizards are more susceptible to increased environmental temperatures, due to their thermal preferences, specifically during pregnancy. Therefore, the present study aims to: (1) determine and compare body temperatures (T_b), selected temperatures (T_{set}), and thermoregulation indices (d_b , E and d_e-d_b) according to sex, reproductive condition and season of a population of the viviparous lizard *Phrynosoma sherbrookei*; 2) Determine the thermal tolerances (CT_{min} and CT_{max} of the population; 3) Calculate and compare the thermal quality (d_e) during dry and rainy seasons; 4) Evaluate the influence of body temperature on locomotor performance and compare it according to sex and reproductive condition; Calculate the restriction hours (h_r), the probability of permanence and make projections of the probability of extinction of the species under climate change scenarios. During the period from January to October 2016 and January to April 2017, 131 individuals (males, non-pregnant and pregnant females) were captured. Regarding T_b and T_{set} , these did not vary according to sex, reproductive condition and season. In general, it was determined that the individuals of each category are precise to thermoregulate despite the fact that the environmental thermal quality (d_e) varies between seasons and sites, causing the values of thermoregulatory efficiency (E and d_e-d_b) to also vary between categories and seasons. Thermal tolerances ($CT_{min} \sim 12^\circ\text{C}$ and $CT_{max} \sim 43.5^\circ\text{C}$)

were obtained only from males. On the other hand, locomotor performance is influenced by body temperature, and this only varied between males and pregnant females, which could be attributed to pregnancy, however, the results should be interpreted with caution. Finally, the restriction hours increased in populations at low elevations in all scenarios, while at higher elevations they remained constant. Regarding the probability of permanence, it decreased in the future scenarios (2050 and 2070; RCP 4.5 and 8.5) and was related to altitude, that is, the lower the altitude, the greater the probability of permanence. It is important to point out that *P. sherbrookei* is a species vulnerable to the effect of increases in environmental temperatures as a consequence of the CCG, because it should be included in the list of protected species with a high risk category.

KEY WORDS: Locomotor performance, *Phrynosoma sherbrookei*, Risk extinction, Thermoregulation, Thermal tolerances

INTRODUCCIÓN

La pérdida de la diversidad biológica causada por acciones antrópicas, es uno de los problemas ambientales más críticos a nivel mundial, que amenaza la estabilidad y funcionamiento de los servicios ambientales y el bienestar humano (Ceballos et al., 2017). Entre estas amenazas, el cambio climático global (CCG) es uno de los principales problemas para la biodiversidad de la tierra (Thomas et al., 2004). Este ocurre a diferentes escalas espacio-temporales y uno de los fenómenos en los que deriva con mayor peligro es el incremento de las temperaturas ambientales (Thomas et al., 2004; Cahill et al., 2013). Aunque los impactos del CCG son variables y dependen en gran medida de la capacidad de las especies y los ecosistemas para hacer frente a la magnitud y la velocidad de estos cambios, a su exposición, sensibilidad y al grado en que puedan responder ante estos cambios (Chen et al., 2011; Cahill et al., 2013; Ceballos et al., 2017).

Entre los principales efectos negativos que trae consigo el incremento de las temperaturas ambientales sobre las especies, están la alteración de los patrones de actividad (Lara-Reséndiz et al., 2013, 2016), la modificación de la distribución geográfica (Chen et al., 2011; Vicenzi et al., 2017), y el incremento en la temperatura corporal, particularmente, de organismos dependientes de la temperatura como los ectotermos (Huey et al., 2009; López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011; Diele-Viegas y Duarte-Rocha, 2018). Este último efecto tiene implicaciones sobre todos los procesos biológicos fundamentales que son dependientes de la temperaturas en estos organismos, y que por ende afectarían directamente la adecuación de los mismos (Huey, 1982).

A pesar de lo anterior, se han planteado algunos mecanismos de respuesta que los organismos podrían llevar a cabo para hacer frente a estos cambios de temperaturas ambientales como modificar su área de distribución geográfica, adaptarse mediante la

modificación de rasgos fisiológicos, morfológicos y conductuales a los nuevos nichos térmicos, y la extirpación de las poblaciones locales y el declive poblacional, que puede conducir a la extirpación de las poblaciones locales e inclusive a la extinción de la especie (Chen et al., 2011; Cahill et al., 2013). Sin embargo, para especies con capacidades bajas de dispersión o con ausencia de nuevos hábitats para colonizar debido a barreras biogeográficas o a la fragmentación del hábitat, los únicos mecanismos de respuesta podrían ser adaptarse mediante modificación de rasgos fisiológicos, morfológicos o conductuales a los cambios ambientales (Cahill et al., 2013).

En la actualidad, las predicciones de los posibles riesgos futuros para la biodiversidad causados por el CCG se han convertido en un campo de investigación extremadamente activo (e.g., Deutsch et al., 2008; Sinervo et al., 2010, 2017), y algunos autores sugieren que el CCG podría ser la mayor amenaza global para la biodiversidad en las próximas décadas (Thomas et al., 2004; Ceballos et al., 2017). Por lo que el desarrollo de algoritmos matemáticos y modelos para realizar estas evaluaciones está en constante actualización (e.g., Caetano et al., 2017). Aunado a esto, la selección de especies ectotérmicas como modelos biológicos ha sido de gran ayuda para comprender los efectos que podría tener el incremento de temperaturas, ya que estas especies son dependientes de ellas y cualquier variación en estas puede tener efectos deletéreos (Huey, 1982).

También, otro de los pilares fundamentales para comprender los efectos del incremento de temperaturas, es la documentación y monitoreo constante de diversos parámetros térmicos básicos como la temperatura corporal (T_b), temperatura seleccionada o preferida bajo condiciones de laboratorio (T_{set} o T_{pref}), temperaturas operativas ambientales del hábitat (T_e) y las tolerancias térmica (VT_{min} , CT_{min} , VT_{max} , CT_{max} , PT , LT_{min} y LT_{max}) (e.g., Brattstrom,

1965; Dzialowski, 2005; Lara-Reséndiz et al., 2015a). Así como la evaluación de algunos índices de termorregulación especie-específicos que podrían ayudar a entender cómo puede variar la capacidad de los organismos para regular su temperatura y caracterizar espacio-temporalmente los hábitats desde un punto de vista térmico (e.g., Hertz et al., 1993; Blouin-Demers y Weatherhead, 2002). Por lo tanto, los estudios integrativos ecofisiológicos son importantes porque ofrecen un panorama más detallado de las interacciones y respuestas entre los organismos y las características térmicas del hábitat donde viven, y bajo estos enfoques poder entender con mayor claridad los efectos que tendrían la modificación de las temperaturas ambientales sobre estos organismos.

Para el presente estudio se utilizaron como modelos biológicos organismos de una población de *Phrynosoma sherbrookei*, agrupados en tres categorías: machos, hembras y hembras preñadas bajo los objetivos de: (1) determinar y comparar entre sexos, condición reproductora y temporadas las temperaturas corporales (T_b), temperaturas seleccionadas (T_{set}), la precisión (d_b) y eficiencia (E y d_e-d_b) termorreguladora; (2) determinar las temperaturas críticas mínimas y máximas (CT_{min} y CT_{max}) bajo condiciones de laboratorio; (3) monitorear las temperaturas operativas ambientales (T_e) en campo para calcular y comparar la calidad térmica ambiental entre temporada de lluvias y secas; (4) determinar la influencia de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor y compararlo entre sexos y condición reproductora, y por último, (5) calcular las horas de restricción de actividad (H_r) y realizar proyecciones de la probabilidad de extinción de las poblaciones bajo escenarios de cambio climático al presente y futuro (2050 y 2070).

HIPÓTESIS

La condición reproductora demanda requerimientos térmicos específicos e influye en la capacidad locomotora, por lo que las hembras preñadas deben ser más precisas y eficientes para termorregular, pero más lentas para desplazarse en comparación de sus congéneres.

El aumento de las temperaturas ambientales tiene efectos negativos en reptiles, incrementando las horas de restricción de actividad y disminuyendo probabilidad de permanencia de las poblaciones.

PREDICCIONES

1) Los parámetros térmicos e índices de termorregulación serán diferentes debido a los efectos del sexo y condición reproductora.

2) Las hembras preñadas presentarán temperaturas corporales de campo y seleccionadas menores y serán más eficientes en la termorregulación en comparación a sus congéneres debido a su condición reproductora.

3) Las temperaturas operativas ambientales durante lluvias y secas serán diferentes y tendrán efecto sobre la calidad térmica del área de estudio, siendo más alta la calidad térmica durante secas.

3) Al ser el desempeño locomotor dependiente de la temperatura, este será maximizado a temperaturas cercanas al intervalo de temperaturas seleccionadas de los organismos de cada categoría, sin embargo, se espera que en hembras preñadas el desempeño locomotor sea menor debido a la condición reproductora.

4) El incremento en las horas de restricción de actividad propiciará mayor probabilidad de extinción en las poblaciones de la especie.

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar la ecofisiología térmica de una población de *Phrynosoma sherbrookei* y estimar la probabilidad de extinción de la especie debido al incremento de temperaturas ambientales.

Objetivos específicos

- 1) Determinar y comparar las temperaturas corporales, seleccionadas, e índices de termorregulación en función del sexo, condición reproductora y temporada.
- 2) Determinar las tolerancias térmicas en organismos machos.
- 3) Calcular y comparar la calidad térmica durante secas y lluvias en el área de estudio.
- 4) Evaluar la influencia de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor y comparar este en función del sexo y condición reproductora.
- 5) Calcular las horas de restricción de actividad y la probabilidad de permanencia para el presente y futuro (2050 y 2070) bajo escenarios de cambio climático.
- 6) Realizar proyecciones mediante SIG de la probabilidad de extinción de la especie bajo escenarios de cambio climático.

ANTECEDENTES

Termorregulación en el género *Phrynosoma*

El género *Phrynosoma* es uno de los grupos de lacertilios mejor estudiados en México en cuanto a la evaluación de la termorregulación (Sherbrooke, 2003; Lara-Reséndiz, 2017). Muchas de las estrategias que emplean para termorregular han sido bien descritas y documentadas, principalmente las conductuales, aunque también algunas fisiológicas (e.g., Heath, 1962; Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke y Frost, 1989; Sherbrooke, 2003; Mathies y Martin, 2008). Las temperaturas corporales en campo (T_b) y temperaturas seleccionadas “preferidas” bajo condiciones de laboratorio (T_{set}) han sido documentadas para la mayoría de las especies de este género (e.g., Brattstrom, 1965; Pianka y Parker, 1975; Hodges, 2002; Woolrich-Piña et al., 2012; Nieto-Montes de Oca et al., 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015a; Díaz-Marín et al., 2019). También, las tolerancias térmicas, es decir, las temperaturas críticas y voluntarias mínimas y máximas (CT_{min} , VT_{min} y VT_{max} , CT_{max}) a pesar de recibir menor atención, son conocidas para algunas especies (e.g., Cowles y Bogert, 1944; Brattstrom, 1965; Ballinger y Schrank, 1970; Prieto y Whitford, 1971; Phillips y Harlow, 1981).

Diversos autores han evaluado la ecología térmica de las especies o poblaciones, poniendo principalmente a prueba el protocolo propuesto Hertz y colaboradores en 1993, o simplemente evidenciando las relaciones entre las T_b y las temperaturas ambientales (T_s y T_a) para determinar las estrategias de obtención de calor (e.g., Guyer y Linder, 1985; Powell y Russell, 1985; Christian, 1998; Hodges, 2002; Urzúa, 2008; Arias, 2011; Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a, 2015b; Hernández, 2016). Ya en décadas recientes, debido al impacto negativo que tiene la alteración de los nichos térmicos como consecuencia del CCG se han realizado modelaciones de su probabilidad de extinción

mediante modelos mecanicistas que combinan variables ecofisiológicas y biofísicas (e.g., Sinervo et al., 2010; 2017; Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b; Hernández, 2016).

Algunos autores han explorado la dependencia de la temperatura corporal sobre la optimización o ralentización de diversos procesos conductuales y fisiológicos como la captura de presas, evasión de predadores, digestión, producción de esperma, crecimiento y velocidad de carrera (e.g., Prieto y Whitford, 1971; Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003, 2008; Scott Newbold, 2005).

Todo lo anterior puede ser utilizado como base para poder describir y entender las estrategias que emplean estas lagartijas para regular adecuadamente la temperatura corporal.

Estrategias de termorregulación

La heliotermita, es decir, la obtención de calor mediante radiación o convección es el principal mecanismo empleado por estas lagartijas para regular su temperatura corporal, para ello se involucran estrategias conductuales como la cantidad de horas de asoleo directo (Heath, 1962), porcentaje de superficie y posturas corporales expuestas (Cowles y Bogert, 1944; Sherbrooke, 2003), o fisiológicas, como cambios en la pigmentación corporal (Sherbrooke y Frost, 1989). Aunque también, la selección de los sitios y la estructura de la vegetación influyen considerablemente (Scott Newbold y MacMahon, 2014). Sin embargo, esta estrategia para obtener calor puede tener costos negativos, debido a que incrementa la vulnerabilidad ante depredadores, ya que los sitios de asoleo generalmente están expuestos, además, de que el tiempo que están expuestos los organismos puede ser prolongado.

Diversos estudios en especies de *Phrynosoma* han documentado que a través de la heliotermita, los organismos puede elevar su T_b en campo por encima de las temperaturas

ambientales (T_s y T_a) hasta 10°C (Pianka y Parker, 1975; Christian, 1998; Woolrich-Piña et al., 2012; Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a, b, 2015a, b; Hernández, 2016), esto se puede traducir en altas eficiencias para termorregular (termorregulación activa *sensu* Hertz et al., 1993), y de este modo diversos procesos fisiológicos pueden optimizarse (Huey, 1982; Seebacher y Franklin, 2005). No obstante, hay excepciones como ocurre en *P. braconnieri* que a pesar de obtener calor mediante la helioterma principalmente, también emplean en menor grado la conducción, manteniendo una estrecha relación entre la T_b y la T_s (Hernández, 2016; Díaz-Marín et al., 2019), en consecuencia, los organismos pueden termorregular indirectamente mientras realizan alguna otra actividad, como el forrajeo, sin necesidad de destinar tiempo y energía en la búsqueda de sitios adecuados para asolearse. Por lo anterior, es claro que los organismos pueden emplear más de una estrategia para ganar, mantener y regular su temperatura corporal, beneficiándose en la medida de lo posible de las características térmicas del hábitat (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003).

Patrones de actividad

Uno de los factores que determina en gran medida las estrategias de obtención de calor, es el periodo de actividad (Cowles y Bogert, 1944; Huey, 1982). Todas las especies del género *Phrynosoma* se caracterizan por llevar a cabo la mayor parte de sus actividades durante el día, entre ellas la termorregulación, saliendo de los refugios durante las primeras horas de luz beneficiándose así, de una de las principales fuentes de calor, el sol, mediante la helioterma (Heath, 1962; Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003). Sin embargo, a lo largo del día las temperaturas ambientales pueden llegar a ser muy altas (> 60°C) y los organismos de varias especies modifican su periodo de actividad presentando picos de

actividad bimodal durante el día, como estrategia para mitigar estas temperaturas (e.g., 06:30 – 14:00 y 16:00 – 19:00 horas; Pianka y Parker, 1975; Arenas, 2014; Díaz-Marín et al., 2019), e inclusive pueden llevar a cabo ciertas actividades durante la noche. Esto principalmente ha sido documentado en especies que habitan sitios áridos como los desiertos, en donde las temperaturas durante el día son muy elevadas y durante la noche disminuyen drásticamente (Lara-Reséndiz et al., 2013, 2016).

Dado que el periodo de actividad es muy importante para que las lagartijas de este género termorregulen adecuadamente, algunos autores han direccionado estudios que evalúan patrones de actividad empleando categorías por tamaños (e.g., jóvenes, adultos) y sexos, sin embargo, parece no existir un patrón relacionado con esto, es decir, todos los individuos de una misma población pueden tener acceso y comparten microhábitats donde las temperaturas ambientales sean idóneas (Pianka y Parker, 1975; Guyer y Linder, 1985; Christian, 1998). Aunque esto también podría estar relacionado a la nula territorialidad que exhiben los organismos de este género (Sherbrooke, 2003).

Importancia de la calidad térmica ambiental

Es claro que las temperaturas ambientales desempeñan un papel muy importante en las diversas estrategias para termorregular de los reptiles (Huey, 1982; Huey y Slatkin, 1976). Por lo anterior, conforme avanzaban los años fueron diseñados métodos e instrumentos para la medición y análisis de esta información (Dzialowski, 2005). Uno de los métodos más empleados en la actualidad, es el índice de calidad térmica (d_e), el cual se define como la magnitud de la desviación de las temperaturas operativas ambientales monitoreadas en campo (T_e) del intervalo de intercuartiles ($T_{set25-75\%}$) de las temperaturas seleccionadas, y el

resultado es expresado en °C (Hertz et al., 1993). Este índice está diseñado para describir térmicamente el hábitat de las especies ectotermas.

Este índice ha sido utilizado para describir la calidad térmica de los hábitats para algunas poblaciones de *Phrynosoma*, a pesar de que esta información es limitada, los datos existentes pueden ayudar a inferir escenarios de cómo son la calidad térmica y las variaciones que puedan existir para otras poblaciones que habiten hábitats similares, altitudinal o latitudinalmente. Por ejemplo, en algunas poblaciones de especies como *P. braconnieri* o *P. orbiculare* que habitan en elevaciones entre 2030 y 3550 metros, la d_e generalmente es baja ($d_e = 6.37 - 16.72^{\circ}\text{C}$) y disminuye a medida que incremente la altitud o cambia la temporada (secas a lluvias), como consecuencia principalmente de T_e bajas, las cuales son predominantes a estas elevaciones, a pesar de esto, los organismos pueden termorregular eficientemente, mediante estrategias conductuales, prolongando el tiempo de exposición o aprovechando temperaturas idóneas durante el día (Urzua, 2008; Lara-Reséndiz et al., 2014b; Hernández, 2016). Mientras que a elevaciones entre los 60 y 1500 metros, la d_e es baja o moderada ($d_e = 4.8 - 9.9^{\circ}\text{C}$) como resultado de T_e elevadas, que incluso pueden estar por encima de las tolerancias térmicas máximas (VT_{max} o CT_{max}) durante varias horas del periodo de actividad de algunas especies. En estos hábitats, especies como *P. asio*, *P. cornutum*, *P. goodei*, *P. modestum* y *P. taurus* termorregulan alternando tiempos de exposición directa al sol y seleccionando sitios sombreados con macollos, hierbas o arboles de pequeño tamaño, aunque también se ha documentado que pueden llegar a modificar su periodo de actividad (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a, 2015b).

Por otra parte, un efecto crucial sobre la d_e es la temporalidad, la cual causa variaciones drásticas en áreas donde es muy abrupto el cambio de temperaturas ambientales (e.g., los

estados del sur de México). Específicamente, durante la temporada de lluvias es cuando la d_e disminuye ocasionando que la actividad de los organismos se reduzca considerablemente (Arenas, 2014; Hernández, 2016). Algo similar ocurre al evaluar el efecto de la estacionalidad sobre la d_e , debido a que especies que se distribuyen a mayores latitudes, durante el invierno seleccionan sitios de hibernación con T_e más elevadas, con abundante cobertura vegetal e incluso enterrándose unos cuantos centímetros en el sustrato, para posterior emerger a principios de primavera cuando las temperaturas son más favorables (Pianka y Parker, 1975; Mathies y Martin, 2008). Por lo anterior, ofrecer evaluaciones de la d_e estacionales o usando las temporadas de lluvias y secas son un pilar fundamental en los estudios de ecología termica en ectotermos, principalmente por que ayudan a comprender el porqué de las estrategias que emplean o que deben emplear estos organismos para regular adecuadamente su temperatura.

Desempeño locomotor y su relación con la temperatura corporal

Al ser la temperatura corporal una variable de suma importancia para la optimización de diversos procesos fisiológicos en ectotermos (Huey, 1982; Clusella-Trullas y Chow, 2014), es claro que muchos estudios han examinado la dependencia térmica de esta variable sobre estos procesos. Específicamente, varios autores han direccionado evaluaciones de los efectos que tiene la temperatura sobre el desempeño locomotor (velocidad de carrera y/o resistencia) en ectotermos como las lagartijas (e.g., Kaufmann y Bennett, 1989; Cooper et al., 1990; Shine, 2003a, b; Scott Newbold, 2005; Díaz de la Vega, 2006; Gilbert y Miles, 2016; Romero-Báez et al., 2020), debido a que éste, típicamente incrementa al aumentar la T_b hasta cierto nivel máximo del organismo, y decrece conforme se acerca a las tolerancias térmicas (Kaufmann y Bennett, 1989; Díaz de la Vega, 2006; Romero-Báez et al., 2020).

Sin embargo, hay factores fisiológicos como la preñez (específicamente especies con altos valores de masa relativa de nidada o camada), que modifican drásticamente la velocidad de carrera y/o resistencia, reduciéndola contrario a sus congéneres hasta un 50% (Cooper et al., 1990; Shine, 2003a, b), aunque este paradigma es objeto de discusión, debido a que algunos autores sugieren que la reducción locomotora asociada con la reproducción puede involucrar más que simplemente la carga física de los huevos o los embriones, ya que la velocidad de carrera no necesariamente se recupera inmediatamente después de ovipositar o parir, lo que sugiere que los cambios fisiológicos o endocrinológicos asociados con la preñez pueden ser determinantes más importantes de la velocidad locomotora que la carga física (Shine, 2003a). También, se ha documentado que en algunas especies de *Sceloporus* no necesariamente hay disminución de la velocidad debido a la prole, y las hembras optan por conductas que eviten la depredación no alejándose tanto de los refugios (Díaz de la Vega, 2006).

También algunos autores han documentado que existen factores bióticos del hábitat, como la vegetación del sustrato que influyen directamente en la velocidad de carrera reduciéndola hasta un 70% en contraste a sitios con ausencia de vegetación (Scott Newbold, 2005; Scott Newbold y MacMahon, 2014), y abióticos como la pendiente o inclinación del área, el cual es otro factor importante que reduce el desempeño locomotor, ya que la distancia y frecuencia de pasos se ven afectados (Jayne y Ellis, 1998; Pinch y Claussen, 2003).

Por lo anterior, el decremento en la capacidad locomotora de los individuos como consecuencia de los diversos factores aumenta su vulnerabilidad de ser depredados (Shine, 2003a) y también puede limitar la capacidad de estos para seleccionar sitios con mejor oferta térmica (Smith y Ballinger, 2001).

Para evaluar el desempeño locomotor se emplean las curvas de desempeño térmico (TPC), las cuales describen la variación del rendimiento fisiológico en función de la temperatura (Huey y Stevenson, 1979). Algo que caracteriza a las TPC es la posición de la temperatura óptima de desempeño (T_{opt}) y la forma de la curva (e.g., amplitud del desempeño y el rango de tolerancias). Por lo tanto, las TPC establecen vínculos entre la variación de la temperatura y sus efectos sobre el desempeño de los organismos (Huey y Stevenson, 1979).

Vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global (CCG)

Los impactos del cambio climático global son variables y dependen de la capacidad de las especies y los ecosistemas para hacer frente a la magnitud y la velocidad de estos cambios (Thomas et al., 2004; Cahill et al., 2013). Entre los efectos negativos del CCG está el incremento de la temperatura global, como resultado de las emisiones de gases de efecto invernadero (Thomas et al., 2004). Según el reporte de IPCC (2018) la temperatura media de la superficie de la tierra ha aumentado 1.1°C desde 1901 hasta el 2018, y teniendo en cuenta que las emisiones actuales no se reducirán, las estimaciones futuras indican un potencial aumento de aproximadamente 4.8°C para el 2100. Por lo que el CCG representa en la actualidad una de las principales amenazas para la biodiversidad (Thomas et al., 2004; Ceballos et al., 2017). Por lo tanto, la vulnerabilidad de los organismos ante estos cambios ambientales depende en gran medida de su exposición y sensibilidad al cambio y de su habilidad para recuperarse o adaptarse a estos (Chen et al., 2011). No obstante, los organismos pueden responder ante estos cambios mediante mecanismos como 1) la modificación de su área de distribución geográfica, es decir colonizar sitios con nichos térmicos más favorables, 2) ajustarse a las nuevas condiciones ambientales, ya sea por plasticidad fenotípica o adaptación, y 3), el declive poblacional, que puede conducir a la

extirpación de las poblaciones locales e inclusive a la extinción de la especie (Sinervo et al., 2010; Chen et al., 2011; Cahill et al., 2013). Pese a lo anterior, las tasas de evolución deberían ser al menos 10000 veces más rápidas que el pasado para que los organismos puedan adaptarse a la velocidad del cambio climático actual, aunado a lo anterior se debe considerar que la fragmentación del hábitat y las barreras biogeográficas podrían dificultar o impedir la colonización de nichos térmicos más favorables (Quintero y Wiens, 2013).

Específicamente, los organismos ectotermos al ser dependientes de las temperaturas ambientales, son especialmente vulnerables al incremento de las temperaturas ambientales (Deustsch et al., 2008; Sinervo et al., 2010). Deustsch et al. (2008) señalan que los organismos ectotermos que resultarán más afectados serán los que se distribuyen a menores latitudes cercanas a los trópicos o el Ecuador, donde las temperaturas son más homogéneas, y debido a que la mayoría de estas especies mantienen una T_b cercana o similar a su temperatura óptima. Mientras que las especies que se distribuyen a mayores latitudes, donde las temperaturas son heterogéneas podrían resultar hasta cierto punto beneficiadas con este incremento de temperaturas ambientales. Estos resultados son consistentes con algunas evaluaciones y proyecciones realizadas en especies tropicales como *Gonatodes concinnatus* o *Kentropyx calcarata*, de las cuales sus poblaciones podrían ser extirpadas en un futuro debido al incremento de la temperatura y reducción de su nicho térmico en el futuro (Pontes-da-Silva et al., 2018; Altamirano-Benavides et al., 2019). Por otra parte, hay especies que podrían beneficiar, tal es el caso de las lagartijas termófilas *Dipsosaurus dorsalis* y *Callisaurus draconoides*, dado que el incremento de las temperaturas ambientales favorecería y expandiera su nicho térmico en escenarios futuros (Lara-Reséndiz et al., 2019; Pérez-Delgadillo et al., 2021).

Para evaluar estos escenarios de probabilidad de extinción o permanencia ante el incremento de temperaturas ambientales, Sinervo et al. (2010) proponen el uso de un modelo mecanicista que combina variables ecofisiológicas y biofísicas y que toma como base las horas de restricción de actividad de los organismos (h_r), es decir el número de horas al día en las cuales las T_e se encuentran fuera del umbral térmico de los organismos. Hipotéticamente, durante estas horas los organismos permanecerían refugiados de manera que no dedicarían tiempo a sus actividades biológicas básicas como al forrajeo y la reproducción, ocasionando extirpaciones de las poblaciones o la extinción de la especie. Empleando este modelo, Sinervo et al. (2010) evalúan el efecto del incremento de temperaturas ambientales en 34 familias de lagartijas, y concluyen que el 39% de las poblaciones del mundo de estos organismos se extinguirán para el año 2080. Desde entonces este modelo ha sido ampliamente usado para evaluar la probabilidad de extirpación o permanencia bajo diferentes escenarios de cambio climático de poblaciones de ectotermos que se distribuyen en diversas partes del mundo (e.g., Kubisch et al., 2015; Pontes-da-Silva et al., 2018; Altamirano-Benavides et al., 2019; Lara-Reséndiz et al., 2015b, 2019; Pérez-Delgadillo et al., 2021).

Particularmente, este modelo ha sido utilizado para evaluar la probabilidad de extinción o de permanencia de algunas especies del género como *P. asio*, *P. cornutum*, *P. modestum* y *P. taurus*, y los resultados son alertadores, ya que a corto plazo (2050 y 2080) las poblaciones de estas especies experimentarían entre 4.5 y 9 h_r , reduciendo considerablemente su periodo de actividad (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b; Hernández, 2016). Sin embargo, debe considerarse que las especies estudiadas se distribuyen en elevaciones medias, y en ausencia de barreras biogeográficas podrían colonizar nuevos hábitats con nichos térmicos favorables. Por otro lado, Hernández (2016)

menciona que las poblaciones de *P. braconnieri* que habitan zonas templadas entre los 2000 y 2500 metros no presentan h_r , por lo que el incremento de temperaturas podría resultar benéfico, debido a que la calidad termica de una de las poblaciones estudiadas para esta especie es baja. Las evaluaciones realizadas en estas especies podrían ayudar a inferir posibles escenarios para otras especies de género que habiten hábitats o elevaciones similares. Sin embargo, son necesarias más evaluaciones para poder vislumbrar patrones a nivel de género. Además, se debe considerar la capacidad de los organismos para mitigar estos efectos mediante aclimatación a las tolerancias al calor (Ballinger y Schrank, 1970; Huey et al., 2009; Muñoz et al., 2014), colonización de hábitats con temperaturas más idóneas cuando sea posible o cambios en los patrones de actividad (Pianka y Parker, 1975; Lara-Reséndiz et al., 2013, 2016; Chen et al., 2011; Arenas, 2014).

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Phrynosoma sherbrookei Nieto-Montes de Oca, Arenas-Moreno, Beltrán-Sánchez y Leaché, 2014.

Esta especie se ubica filogenéticamente en el clado Brevicauda junto con *P. taurus* y *P. braconnieri* (Nieto-Montes de Oca et al., 2014). Son organismos de pequeño tamaño, presentan una longitud hocico-cloaca promedio en machos de 54 mm y hembras de 63 mm. La superficie dorsal de la cabeza es color gris, la superficie dorsal, lateral y cuernos color café claro, aunque hay organismos con tonos rojizos o amarillentos (Figura 1). Es una especie vivípara, y el ciclo de reproducción está caracterizado por apareamientos en primavera y nacimiento de crías a finales de verano y principios de otoño (Santos, 2015). Desde su descripción a la fecha pocos registros de su distribución geográfica e historia natural han sido documentados, actualmente se distribuye a elevaciones entre los 1800 y 2040 m, en los municipios de Atlixtlac, Chilapa de Álvarez, Cualác, Olinala y Tlapa de Comonfort (Nieto-Montes de Oca et al., 2014; Bautista-del Moral et al., 2019).

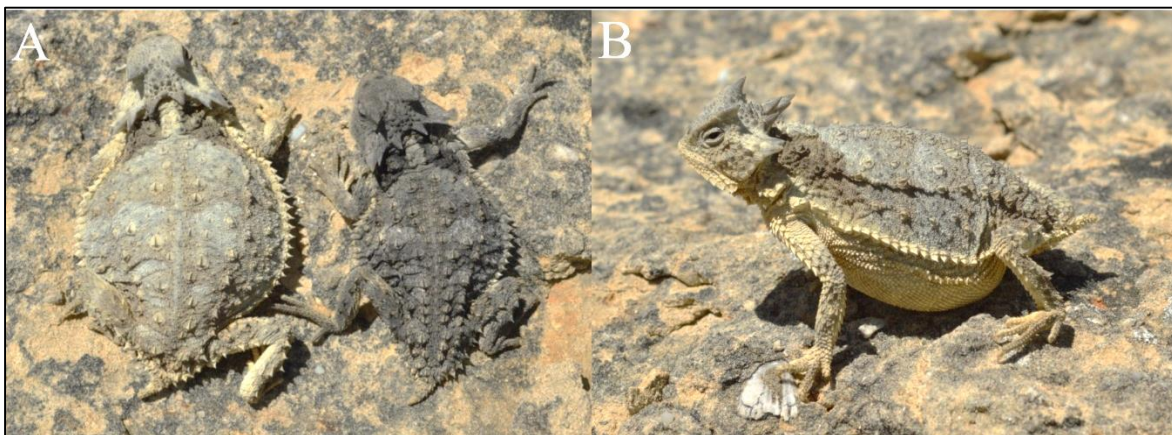


Figura 1. Fotografías de las tres categorías de organismos de *Phrynosoma sherbrookei* de la localidad de Tenexatlajco, Guerrero; A) hembra no preñada y macho y B) hembra preñada.

Área de estudio

La población de estudio se localiza en una montaña al noroeste de la localidad de Tenexatlajco, municipio de Chilapa de Álvarez, Guerrero. Se encuentra entre las coordenadas 17° 55' 66'' de latitud norte y 99° 26' 22'' de longitud oeste (Figura 2). En un intervalo altitudinal que va de los 1,800 hasta 2,040 m. Los organismos de la población de *P. sherbrookei* se encuentran en menor abundancia dentro del bosque de encino caducifolio localizado en la parte superior del sitio de estudio, el cual está caracterizado por las siguientes especies: *Quercus acutifolia*, *Q. castanea*, *Q. conspersa*, *Q. liebmanii*, *Q. magnoliifolia* y *Q. scytophylla*. Por otro lado, la mayor abundancia de organismos se encuentra en un área fragmentada derivada de la deforestación del bosque de encino, compuesta principalmente por herbáceas de las familias Asteraceae, Poaceae y Scrophulariaceae y algunos organismos dispersos de *Quercus* spp. Además, el sitio ha sido utilizado tradicionalmente para la siembra de agave mezcalero (*Agave cupreata*) (Hernández, 2008; Figura 3). Es importante mencionar que no hay barreras geográficas que impidan que los organismos puedan acceder ambos sitios dentro del área de estudio.

El tipo de clima del área de estudio es semicálido subhúmedo ((A)Cw1) con presencia de lluvias durante el verano (junio – septiembre), la temperatura media anual es de 20°C y la precipitación media anual de 1118 mm, en el área de estudio es bien marcada la temporada seca (noviembre – mayo) y de lluvias o húmeda (junio – septiembre) principalmente relacionada con la vegetación (García-Díaz et al., 2014; Nieto-Montes de Oca et al., 2014).

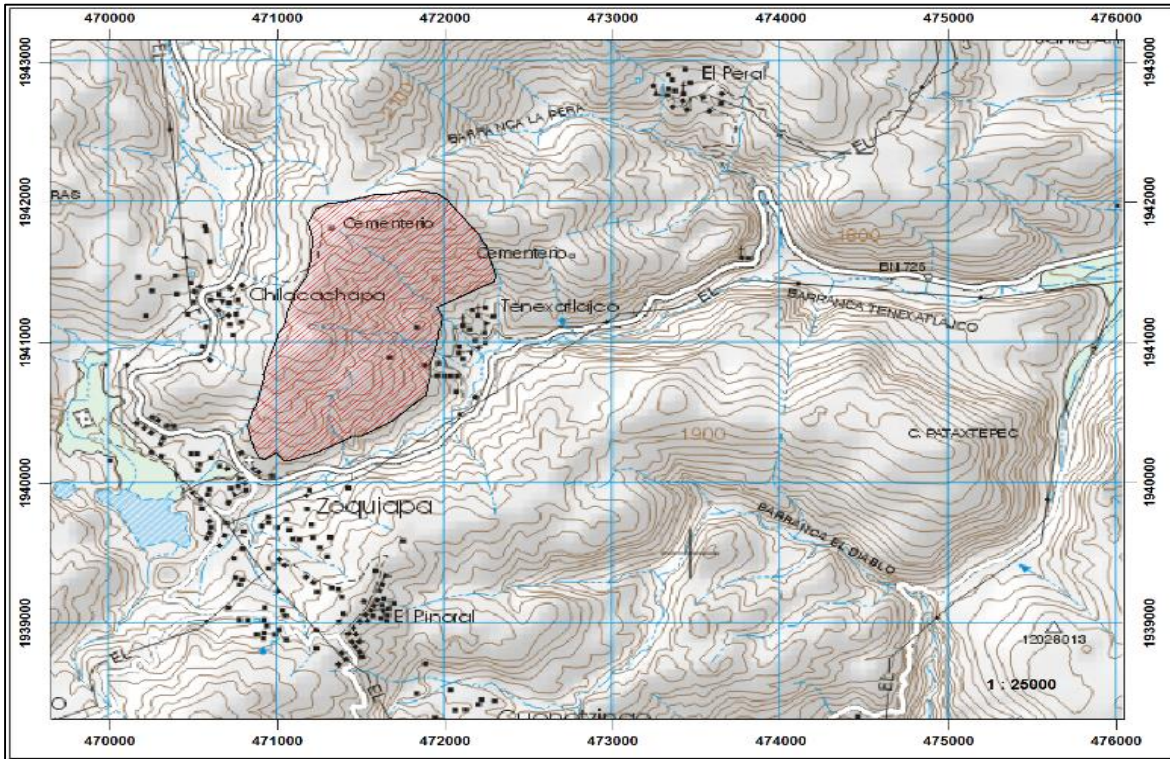


Figura 2. Mapa de la localización del área de estudio.



Figura 3. Área de estudio, se puede apreciar el cambio de uso de suelo, en la parte superior la vegetación compuesta por bosque de encino, mientras que en la inferior gran parte del hábitat fragmentado.

Recolección de datos en campo

Captura de organismos.- Fue realizada una salida al área de estudio mensualmente de enero a octubre de 2016 y de enero a noviembre de 2017 con una duración de dos días cada una, en un periodo de búsqueda de siete horas, iniciando a las 09:00 y culminando a las 16:00 horas, con la finalidad de recolectar el mayor número de individuos y abarcar el periodo de actividad y el ciclo de reproducción de la especie determinados por Santos (2015). El método de muestro fue semialeatorio, es decir, se buscaron a los organismos en toda el área de estudio sin un patrón definido (transectos o cuadrantes), sesgando ciertos microhábitats donde habían sido avistados previamente estos organismos, como montículos de rocas o arena, cerca de bases de hierbas o entre macollos de pastos (Santos, 2015). El esfuerzo de muestreo fue variable durante todas las salidas de campo (1/7 – 9/7; personas/horas).

Obtención de temperaturas de actividad en campo.- Se registró la temperatura corporal (T_b) insertando el sensor de la termocupla dentro de la cloaca de cada individuo, posteriormente la temperatura del sustrato (T_s) sobre el que estaba y la temperatura del aire (T_a) aproximadamente tres centímetros por encima de donde se encontró cada organismo cubriendo con una libreta la exposición directa del sensor al sol mediante un termómetro digital de lectura rápida Fluke® 54-II con termocupla tipo K ($\pm 0.1^\circ\text{C}$; Fluke Corporation, Everett, Washington, USA) (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a, b; 2015a, b). Es importante señalar que los organismos que requirieron más de un minuto en ser capturados no fueron considerados en los análisis. Todos los organismos fueron marcados mediante ectomización de falanges (Santos 2015), basado en la metodología y códigos de identificación de Lemos-Espinal et al. (2005) para mantener la independencia de los individuos.

Monitoreo de temperaturas operativas ambientales.- Las temperaturas operativas ambientales (T_e) describen las temperaturas corporales de equilibrio disponibles, que un ectotermo experimentaría en un hábitat específico en ausencia de termorregulación (Dzialowski, 2005). Estas fueron monitoreadas durante el periodo de actividad de los organismos (09:00 – 16:00 horas) delimitado previamente por Santos (2015), utilizando modelos biofísicos previamente calibrados hechos de tubos de Policloruro de Vinilo (PVC) aplastados a modo de formar un cubo, rellenos silicona transparente y pintados de gris 33 (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a, b; 2015b; Arenas-Moreno et al., 2018). Los modelos fueron acoplados a cuatro registradores de temperatura HOBO® modelo U23-003 de doble sensor de lectura (HOBO Temp, ONSET Computer Corporation, Bourne, Massachusetts, USA). Posteriormente se colocaron dos registradores de doble sensor dentro del bosque de encino y dos en el área fragmentada, el primer sensor se colocó expuesto a la radiación solar y el segundo bajo sombra. Los registradores fueron programados para registrar las T_e cada 30 minutos y dejados durante ambas temporadas, secas y lluvias con la finalidad de representar la variación de las temperaturas ambientales.

Recolección de datos en laboratorio

Mantenimiento de organismos.- Los organismos recolectados en campo fueron trasladados al Laboratorio Integral de Fauna Silvestre (LIFAS) de la Facultad de Ciencias Químico-Biológicas de la Universidad Autónoma de Guerrero, donde se midió la longitud hocicloaca (LHC) con un vernier digital TITAN® (± 0.1 mm; TITAN Professional Tools, Renton, Washington, USA). El sexo se determinó mediante el prolapso de hemipenes en el caso de los machos, esto debido a que en esta especie las escamas postcloacales están ausentes (Nieto-Montes de Oca et al., 2014; Santos, 2015).

Posteriormente los organismos fueron mantenidos en cajas plásticas acondicionadas como terrarios de 30 × 20 × 20 cm (largo, ancho y alto), a una temperatura cercana o dentro del intervalo de los intercuartiles de la temperatura seleccionada ($T_{set25-75\%}$) reportada en este estudio (35 – 38°C), con un fotoperiodo de 12/12 horas luz y oscuridad. Los organismos fueron alimentados en la medida de lo posible con hormigas de los géneros *Camponotus*, *Dorymyrmex* y *Pheidole*, los cuales representan más del 80% de la dieta de esta especie y que fueron recolectados en la misma área de estudio (Marbe Salmerón-Mora, Com. Pers.), también se les suministró agua de tres a cinco veces por día con un aspersor humectando a los organismos en todo el cuerpo debido al sistema de capilaridad que poseen estas lagartijas (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003). Se evitó la manipulación de los organismos para minimizar el estrés durante el encierro.

Obtención de temperaturas corporales seleccionadas.- Para obtener las temperaturas corporales seleccionadas (T_{set}) fue utilizado un gradiente térmico, el cual consistió en una caja de madera: 120 × 50 × 40 cm (largo × ancho × alto), sin separación de carriles para cada organismo debido a la nula territorialidad y agresión que exhiben estos organismos (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003). Fue colocada una capa de un centímetro de grosor de tierra como sustrato y se colocaron montículos de rocas en varios sitios del encierro para asemejar las características del sitio donde habitan. En un extremo se colocaron de tres a cinco fotos de 75 watts suspendidos a 30 centímetros para elevar la temperatura (> 40°C) (Arenas-Moreno, 2014). Mientras que en el extremo frío se colocaron bolsas de gel congelado suspendidas por encima del gradiente térmico con ayuda de una malla mosquitera para evitar estar en contacto directo con los organismos para mantener temperaturas bajas (< 20°C), con esto se logró crear un intervalo térmico (Arenas, 2014;

Lara-Reséndiz et al., 2014a; 2015a, b). Antes de iniciar con la toma de datos los organismos fueron colocados en el gradiente térmico dos horas antes para que se aclimataran al encierro y pasado este tiempo se inició con la toma de las T_{set} , se registraron las T_b de los individuos vía cloacal cada hora con el mismo termómetro digital mencionado anteriormente (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015a), este experimento tuvo una duración de siete horas (9:00 – 16:00 h) con base en el horario de actividad de la especie (Santos, 2015), cabe señalar que entre cada medición de temperaturas los organismos fueron humectados, debido a que los niveles de hidratación pueden influir en los valores obtenidos de T_{set} (Crowley, 1987). Culminando el registro de T_{set} todos los organismos fueron regresados a los terrarios correspondientes.

Calibración de modelos biofísicos.- En laboratorio también fue realizada la calibración de los modelos biofísicos para el registro de las T_e en el área de estudio, para lo cual se utilizó un organismo adulto de la especie y tubos de PVC.

El mejor modelo consistió de un tubo de $4 \times 5 \times 2.5$ cm aplanado, pintados de gris 33 y rellenos aproximadamente de un 30% de silicón transparente de secado rápido (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014b; 2015b). El organismo seleccionado fue colocado sobre una tabla de madera y no se requirió que se sujetaran sus extremidades para evitar su movilidad, debido al bajo interés por huir, posteriormente se midió la T_b del organismo y del modelo cada tres minutos durante dos horas, entre lapsos de 30 minutos de luz y sombra (Arenas-Moreno et al., 2018).

Para determinar la representatividad del modelo biofísico fue empleada una regresión lineal entre los datos de temperatura de este y del organismo vivo (Arenas-Moreno et al., 2018). Se determinó que el modelo biofísico era altamente representativo para el monitoreo de las

T_e en el área de estudio con base en el resultado de la correlación ($r^2 = 0.91$, $P < 0.001$; Lara-Reséndiz et al., 2014a; Arenas-Moreno et al., 2018).

Obtención de tolerancias térmicas.- Las temperaturas críticas mínimas y máximas (CT_{min} y CT_{max}) son las temperaturas bajas y altas respectivamente, a las cuales los organismos sufren deterioro en su locomoción (Cowles y Bogert, 1944; Prieto y Whitford, 1971). Para la obtención de estos parámetros térmicos únicamente fueron utilizados organismos machos debido al alto nivel de estrés al cual se someten los individuos, y para no comprometer la progenie de las hembras preñadas, por lo que los datos pueden presentar este sesgo ya que entre sexos y condición reproductora estos parámetros pueden llegar a variar.

Fue considerado el criterio de pérdida de respuesta de enderezamiento (LLR) para el registro de las CT_{min} y CT_{max} (Kaufmann y Bennett, 1989; Camacho et al., 2018) Para la obtención de las CT_{min} fue introducido al organismo en una caja plástica perforada de $15 \times 15 \times 10$ cm (largo \times ancho \times alto) para permitir el libre movimiento y la respiración del mismo, luego esta fue colocada sobre bolsas de gel congelado. El organismo fue monitoreado cada tres minutos colocándolo boca arriba y cuando este no tuvo la capacidad de incorporarse, es decir, ausencia de locomoción en los próximos cinco segundos, se midió su temperatura corporal vía cloacal con el mismo termómetro de lectura rápida, esta temperatura fue considerada como la CT_{min} . Este mismo procedimiento se utilizó, para obtener las CT_{max} , también se consideró el mismo criterio de ausencia de locomoción, sin embargo, para este experimento la caja plástica con el organismo dentro fue calentada gradualmente con un foco de 75 watts suspendido a 30 cm de altura (Arenas-Moreno et al., 2018). Al culminar cada experimento los organismos fueron trasladados a otras cajas de

plástico donde fueron calentados o enfriados gradualmente hasta que normalizaran su temperatura corporal (Romero-Báez et al., 2020).

Pruebas de desempeño locomotor.- Para determinar la dependencia térmica sobre el desempeño locomotor, fue empleada como variable de respuesta la máxima velocidad de carrera (m/s; Romero-Báez et al., 2020).

Para estos experimentos fue diseñado y empleado un carril hecho de triplay de madera de las siguientes medidas, $100 \times 9 \times 5$ cm (largo \times ancho \times alto), en la base del carril se pegaron Lijas de papel cabinet para madera Grano N°80 (Truper®, Ciudad de México, México, México) para brindar mayor tracción a los organismos durante la carrera (Romero-Báez et al., 2020). Además, fue seleccionado este tamaño de grano debido a que no perjudica la piel de los organismos durante el roce con él cuando se está llevando a cabo la prueba.

A lo largo del carril fueron instalados cinco pares de lectores LED IR cada 20 centímetros para la detección de movimiento (Cooper et al., 1990; Shine, 2003a, b), éstos previamente conectados y programados sobre una placa electrónica Arduino Uno® (SparkFun Electronics, Niwot, Colorado, USA) que calcula la velocidad a partir del tiempo y distancia entre cada par de lectores. Cada par de lectores se activan cuando el rostro del organismo pasa y corta la señal infrarroja entre estos, posteriormente a medida que el individuo avanza corta la señal del par de lectores anteriores, los cuales se van apagando.

Con base en los resultados de las tolerancias térmicas y tomando en cuenta el valor medio de T_{set} de cada categoría fue creado un intervalo de tratamientos de temperatura ($Vel_{15^{\circ}C}$, $Vel_{20^{\circ}C}$, $Vel_{25^{\circ}C}$, $Vel_{30^{\circ}C}$, $Vel_{35^{\circ}C}$ y $Vel_{40^{\circ}C}$) para realizar las pruebas de velocidad de carrera.

Estos tratamientos fueron espaciados por 3°C de diferencia en los extremos cercanos a las CT_{min} y CT_{max} y cada 5°C entre tratamiento.

Para realizar adecuadamente estas pruebas primero cada organismo fue colocado dentro de una caja plástica para calentarse o enfriarse según fuera el tratamiento de temperatura al que desempeñaría la prueba, cuando se trataba de elevar su temperatura, se empleó un foco de 75 watts suspendido a 30 cm de la caja para calentarlo y la temperatura del organismo fue monitoreada constantemente hasta que alcanzará la T_b deseada. Mientras que cuando se trataba de enfriarlo, la caja se colocaba sobre una bolsa de gel congelado y de igual manera se monitoreaba la temperatura hasta llegar a la temperatura necesaria. Cuando alcanzaban la temperatura necesaria eran colocados sobre el carril y se estimulaban para que corrieran tocando suavemente la cola o las patas posteriores con una varita de madera, pero sin obstruir el movimiento o activar los lectores. Cada organismo realizó dos repeticiones por tratamiento y se consideró el valor más alto de velocidad como el máximo desempeño a dicho tratamiento (Kaufmann y Bennett, 1989).

Para evitar demasiado estrés en los organismos se realizaron los primeros tres tratamientos en un día ($Vel_{15^{\circ}C}$, $Vel_{20^{\circ}C}$, $Vel_{25^{\circ}C}$) y se les permitió descansos de 2 horas entre cada prueba. Al siguiente día realizaron los tratamientos restantes ($Vel_{30^{\circ}C}$, $Vel_{35^{\circ}C}$ y $Vel_{40^{\circ}C}$). El hecho de que no se realizaran cada tratamiento por día, fue con la finalidad de no mantener a los organismos un tiempo prolongado en cautiverio.

Análisis de datos

Comparación de parámetros térmicos. - Previo al análisis de todos los resultados, los datos fueron sometidos a las pruebas de normalidad y homocedasticidad Kolmogorov-Smirnov y

Levene, pero cuando los datos no cumplieron los supuestos de normalidad fueron implementadas pruebas no paramétricas (Zar, 2000).

Para determinar si existían diferencias significativas entre las T_b y T_{set} de machos, hembras no preñadas y hembras preñadas, se emplearon modelos lineales mixtos (LMM) en los cuales se establecieron diferentes interacciones según fuera el caso (Arenas-Moreno et al., 2021; Pérez-Delgadillo et al., 2021). Para realizar estos modelos se utilizó la función *lmer* en la paquetería *lme4* en R (Bates et al., 2015). Para las T_b los modelos se construyeron utilizando como factores fijos la categoría (machos, hembras no preñadas y preñadas) y temporada (lluvias y secas), y como factores aleatorios al tamaño corporal (LHC), temperaturas del sustrato (T_s) y temperaturas del aire (T_a) (Pérez-Delgadillo et al., 2021; Ver tabla A1 en apéndice para detalles de cada modelo de interacciones).

Mientras que para las T_{set} los modelos se construyeron considerando con factores fijos la categoría, temporada y las tomas, y como factores aleatorios la LHC, toma, y los individuos (Arenas-Moreno et al., 2021; Ver tabla A2 en apéndice). Para las T_e , únicamente se realizó un modelo en el cual se estableció a los sitios (bosque de encino y área fragmentada) y la temporada como factores fijos, y como factor aleatorio la hora. Para evaluar todos estos modelos y seleccionar el mejor, se utilizaron los criterios de información de Akaike (AICc), donde el modelo más adecuado fue el que presentó el menor valor (Pérez-Delgadillo et al., 2021).

Índices de termorregulación.- En primera instancia, se realizaron correlaciones de Pearson entre las T_b y T_s y T_b y T_a para determinar los mecanismos de obtención de calor de los organismos, esto se realizó por sexos, condición reproductora y temporada. Después, con base en los resultados de las T_b , $T_{set25-57\%}$ y T_e previamente descritos, fueron calculados por

sexos, condición reproductora, sitios y temporadas los siguientes índices de termorregulación propuestos por Hertz et al. (1993): índice de precisión termorreguladora (d_b), índice de calidad térmica del hábitat (d_e), e índice de eficiencia en la termorregulación (E). Además, fue calculado el índice de eficiencia termorreguladora (d_e-d_b) propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead (2002). \overline{db} fue calculada de la siguiente manera, si la $T_b < T_{set25\%}$, entonces $d_b = T_{set25\%} - T_b$; si T_b está dentro de los intercuartiles de T_{set} , entonces $d_b = 0$; y si $T_b > T_{set75\%}$, entonces $d_b = T_b - T_{set75\%}$. De igual manera para calcular \overline{de} con la excepción que se sustituye el valor de T_b por T_e . Mientras que E y d_e-d_b fueron calculadas empleando las siguientes fórmulas respectivamente: $E = 1-(\overline{db}/\overline{de})$ y $E = \overline{de}-\overline{db}$.

Para d_b y d_e valores cercanos a 0 indican alta precisión termorreguladora o calidad térmica respectivamente, mientras que valores altos indican lo contrario. Mientras que para E valores cercanos a 1 indican termorregulación activa, y cercanos a 0 termoconformismo, sin embargo este índice dependen de la comparación con los valores de d_b y d_e (Hertz et al., 1993). Por otro lado, el índice de eficiencia termorreguladora (d_e-d_b) propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead (2002) representa el grado absoluto de desviación del termoconformismo, y establecen que valores lejanos de 0 representan termorregulación activa, el cero, termoconformismo y valores negativos significan que los organismos evaden condiciones térmicamente favorables como resultado de algún factor ajeno.

Para comparar los índices d_b , d_e , E y d_e-d_b entre sexos, condición reproductora, sitios y temporadas, primero se utilizó el valor medio de \overline{db} de cada grupo de datos y se generaron 1000 repeticiones de \overline{de} empleando la función *bootstrap* en la paquetería *bootstrap* (Lara-Reséndiz et al., 2015b). Posteriormente se calcularon los valores de E y d_e-d_b de la manera habitual (Pérez-Delgadillo et al., 2021). Para contrastar los valores generados de la d_b , E y

d_e-d_b se emplearon pruebas Kruskal-Wallis con post hoc de Tukey para determinar entre que grupos de datos hubo diferencias significativas. Por último, para contrastar los valores del índice d_e de cada grupo de datos fue utilizada también una prueba Kruskal-Wallis con post hoc de Tukey (Lara-Reséndiz et al., 2014b; 2015b).

Desempeño locomotor.- Se consideró el valor mayor de velocidad de carrera de cada individuo por cada tratamiento de temperatura para el análisis estadístico (Romero-Báez et al., 2020). Primero se calcularon las curvas de desempeño térmico (TPC) en función de la temperatura corporal en cada tratamiento y la LHC de los organismos, esto mediante la función de modelos aditivos mixtos generalizados (GAMM) empleando la paquetería MGCV 1.5-6 en R (Gilbert y Miles, 2016; Romero-Báez et al., 2020). Los valores ajustados de la velocidad de carrera por tratamientos de cada organismo que arrojo el programa se extrajeron y se separaron y agruparon por categorías (machos, hembras no preñadas y preñadas) y con esta información fue realizado un LMM en el cual se utilizó como factor fijo a la categoría y como factor aleatorio el tratamiento de temperatura. Posteriormente se realizó una prueba post hoc de Dunn para determinar entre que categoría hubo diferencia significativa. De las TPC también se extrajeron los valores de máxima velocidad de carrera (P_{max}), temperatura optima de desempeño (T_{opt}) y la amplitud del desempeño (B_{br}), la cual es definida como el rango de temperaturas en el que el organismo puede alcanzar al menos el 85% del rendimiento máximo (Huey y Stevenson, 1979).

Proyecciones de riesgo de extinción.- Para realizar las proyecciones de riesgo de extinción por cambio climático, primero fueron recabados puntos de presencia de la especie en bibliografía especializada (e.g., Nieto-Montes de Oca et al., 2014; Santos, 2015; Bautista-del Moral et al., 2019), bases de datos del Global Biodiversity Information Facility (GBIF),

de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, IB-UNAM (CNAR), del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC), y de la Colección Herpetológica del Laboratorio Integral de Fauna Silvestre, UAGro (CH-LIFAS) donde se encuentran depositados especímenes tipo y paratipos de *P. sherbrookei*.

Posteriormente, fueron recopiladas las T_e monitoreadas en el área de estudio y se utilizaron únicamente las correspondientes al horario de actividad de la especie. Después, se seleccionó el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ obtenido de los organismos de esta población de manera general, como el intervalo térmico de actividad de los organismos (Sinervo et al., 2017). Al no existir datos sobre T_e y $T_{set25-75\%}$ publicados de las poblaciones restantes de la especie se realizaron las proyecciones con base en la información de la población de estudio. Sin embargo, es necesario señalar que las proyecciones podrían ser más precisas si se incluyen datos de otras poblaciones de la especie (Sinervo et al., 2010; Kubisch et al., 2015; Pontes-da-Silva et al., 2018).

Posteriormente fueron descargadas las capas de las variables ambientales al presente y al futuro (2050 y 2070) de precipitación total, altitud, temperatura promedio máxima (T_{max}) y mínima (T_{min}) del portal WorldClim versión 1.4 (disponibles en: <http://www.worldclim.org/version1>) a una resolución espacial de 30 segundos de arco (~1 km; Hijmans et al., 2005). Las capas actuales consisten en interpolaciones de datos de 1960 a 1990, mientras que las del 2050 y 2070 fueron generadas por el Instituto de Meteorología Max Planck (MPI-ESM-LR). Dichas capas contienen cuatro escenarios de distintas trayectorias de concentraciones de gases de efecto invernadero (*Representative Concentration Pathways*; RCP) en función de diferentes supuestos socio-económicos implicados en las emisiones de estos gases. Para este estudio se utilizaron el RCP 4.5 y 8.5. El primero representa un escenario de mitigaciones en el que las emisiones alcanzaran su

máximo en el año 2100 y un forzamiento radiativo de 4.5 W/m^2 , luego se estabilizaran con un incremento de 2.4°C de la temperatura (Thomson et al., 2011). Mientras que el RCP 8.5 corresponde a un aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero en ausencia de mitigaciones ambientales, incrementando la trayectoria de forzamiento radiativo (8.5 W/m^2), y la temperatura hasta 4.4°C , siendo este escenario es el más agreste en comparación con el anterior (Riahi et al., 2011).

Para estimar el riesgo de extinción por cambio climático se empleó el método diseñado por Sinervo et al. (2010), el cual integra modelos ecofisiológicos y correlativas utilizando la paquetería Mappinguri versión 0.4.1 dentro del programa R (ver detalles en Caetano et al., 2017). Este modelo está diseñado para evaluar la vulnerabilidad ante el aumento de temperaturas ambientales ponderando dos variables (capas ecofisiológicas), la primera se basa en las horas de actividad potenciales por día (h_a) consideradas como el número horas para realizar cualquier actividad biológica, las cuales son calculadas según el modelo cuando las temperaturas ambientales están dentro del intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ o por debajo de él. Mientras que la segunda se basa en las horas restricción (h_r) o también conocidas como las horas de inactividad forzada debido a temperaturas altas, es decir, cuando las temperaturas ambientales están por encima del límite térmico superior del intervalo (Sinervo et al., 2010; Lara-Reséndiz et al., 2015b, 2019). Dicho modelo pondera menor probabilidad de presencia de la especie a medida que aumentan las h_r (Sinervo et al., 2010).

Bajo los supuestos anteriormente mencionados y con toda esta información previa requerida por el modelo, se ingresó la información a la paquetería Mappinguri versión 0.4.1 en R (Caetano et al., 2017). Primero se generaron las capas de las h_a , h_r , y precipitación mediante la curva de Richard (Sinervo et al., 2010). Antes de construir los modelos de

distribución potencial empleando estas capas generadas, se realizaron pruebas de colinealidad para determinar si existía autocorrelación entre algunas de estas variables, en caso de ser así, la variable fue descartada. Posteriormente, se utilizaron las capas de las variables que no tuvieron problemas de colinealidad y las capas climáticas para realizar los modelos de distribución potencial por medio de algoritmos de modelos aditivos generalizados (GAM; Kienast et al., 2012) utilizando la paquetería Biomod2 (Thuiller et al., 2016). Se seleccionaron estos modelos debido a que los GAM generalmente producen aproximaciones más precisas de cambios en la distribución de especies bajo escenarios de cambio climático que algoritmos como GLM o CTA (Araujo et al., 2005). Para validar el modelo se utilizó el criterio de la curva de característica operativa del receptor (*“Receiver Operating Characteristic”*, ROC), seleccionando únicamente los modelos con un valor $ROC \geq 0.75$ (Vicenzi et al., 2017). Por último, las capas generadas en Biomod2 fueron extraídas y procesadas en el programa DIVA-GIS 7.5 para extraer los valores de las h_a , h_r , valor de precipitación y probabilidad de permanencia de cada punto de presencia de la especie para el presente y para cada escenario de cambio climático en el futuro (RCP 4.5 2050, RCP 8.5 2050, RCP 4.5 2070 y RCP 8.5 2070). Después, los rasters se exportaron al programa ArcGIS 10.1 (ESRI, 2012) para realizar los mapas correspondientes a mayor resolución (Altamirano-Benavides et al., 2019; Pérez-Delgadillo et al., 2021). Por último, se realizaron regresiones lineales para ver si la probabilidad de permanencia estaba relacionada con la altura en los diferentes escenarios (Altamirano-Benavides et al., 2019).

Programas estadísticos.- El análisis de los datos y la elaboración de gráficas se realizó con los programas SPSS versión 15.0.1 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA), SigmaPlot versión 11.0 (Systat Software, San Jose, California, USA) y R versión 4.0.0 (R Development Core Team, Vienna, Austria). La elaboración de los mapas se realizó en los programas DIVA-GIS 7.5 y ArcGIS 10.1 (ESRI, 2012). El valor de significancia para todas las pruebas estadísticas fue de $\alpha < 0.05$. Para todos los datos se expresaron las medias \pm desviación estándar, entre paréntesis el tamaño de muestra (n) y el intervalo entre el valor mínimo y máximo.

RESULTADOS

Uso de hábitat y patrón de actividad

Fueron colectados 131 individuos excluyendo a las recapturas. De los cuales 65 fueron machos con una LHC media de 45.85 ± 6.99 mm (26.50–58.20 mm; $n= 56$), 36 hembras no preñadas de 44.63 ± 9.22 mm (26.30–60.90 mm; $n= 33$) y 30 hembras preñadas de 58.12 ± 3.11 mm (52.70–64 mm; $n= 28$). Todos los organismos fueron colectados activos en el área fragmentado, donde se encontraron cerca o dentro de pastos secos de entre 10 y 30 centímetros de altura, sobre las bases de herbáceas, sobre rocas o apilamientos de éstas y montículos de tierra en sitios sin cobertura vegetal o cercanos a zanjas artificiales ($2 \times .40 \times 1$ m [largo \times ancho \times alto], respectivamente) utilizadas para la captación de agua de lluvia. Ningún organismo fue capturado dentro del bosque de encino bajo cobertura de dosel, sin embargo, si se encontraron en el borde con el área fragmentada.

Fue determinado un patrón de actividad unimodal en los organismos sin importar el sexo o condición reproductora. Durante el día, después de las 09:00 horas empezaron a ser observados organismos y culminando actividad poco después de las 16:00 horas cuando fue avistado un organismo refugiado. Es importante señalar que en repetidas ocasiones se realizaron búsquedas hasta el crepúsculo y pocas veces durante la noche para evidenciar actividad nocturna. Sin embargo, dichas búsquedas no arrojaron resultados positivos.

Temperaturas corporales (T_b) y seleccionadas (T_{set})

Los resultados de las variables T_b , T_s , T_a , T_{set} y el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ por categorías y temporada se encuentran resumidas en la tabla 1 y en la tabla A3 del apéndice se presentan de manera general y agrupados por sexos y condición reproductora sin considerar la temporada.

Con base en los resultados del LMM se determinó que entre categorías la T_b de los individuos no difiere significativamente ($\chi^2 = 10.962$, $DF = 5$, $P = 0.061$), ni cuando se cuándo se considera el efecto de la temporada ($\chi^2 = 6.167$, $DF = 1$, $P = 0.067$). Tampoco se encontraron diferencias al considerar la interacción entre la categoría y la temporada sobre la T_b ($\chi^2 = 10.607$, $DF = 1$, $P = 0.079$).

Tabla 1. Se muestran los valores medios \pm la desviación estándar, entre paréntesis el valor mínimo y máximo y el número de muestra de las temperaturas corporales (T_b), del sustrato (T_s), del aire (T_a), seleccionadas (T_{set}) y el intervalo de los intercuartiles de las T_{set} ($T_{set25-75\%}$) por sexos, condición reproductora y temporada. Todos los resultados son expresados en °C.

Categoría / Temporada	T_b	T_s	T_a	T_{set}	$T_{set25-75\%}$
Machos / Secas	32.11 \pm 3.75 (22.60–37.90; $n = 37$)	28.45 \pm 4.21 (21–37.50; $n = 37$)	25.20 \pm 3.02 (19.50–32.40; $n = 37$)	36.37 \pm 2.45 (23.30–40.60; $n = 25$)	35.20–38.20
Machos / Lluvias	31.65 \pm 3.72 (24.3–38.80; $n = 28$)	26.66 \pm 4.26 (20.8–38.80; $n = 28$)	23.19 \pm 2.29 (19.9–29.60; $n = 28$)	36.54 \pm 3.13 (23.10–40.50; $n = 26$)	35.80–38.60
Hembras no preñadas /Secas	31.57 \pm 3.18 (27.60–38.90; $n = 20$)	31.30 \pm 4.34 (20.90–37; $n = 20$)	26.33 \pm 3.49 (20.30–34.50; $n = 20$)	35.88 \pm 2.88 (25.20–40.20; $n = 11$)	34.55–38.02
Hembras no preñadas /Lluvias	30.37 \pm 5.31 (22.30–36.60; $n = 16$)	27.12 \pm 4.67 (18.10– 34.25; $n =$ 16)	22.59 \pm 3.35 (17–29.90; $n =$ 16)	35.46 \pm 3.24 (23.80–39.90; $n = 11$)	34.20–37.60
Hembras preñadas /Lluvias	31.43 \pm 3.68 (24.10–38; $n =$ 30)	26.08 \pm 3.90 (19.80– 36.30; $n =$ 30)	23.09 \pm 3.89 (17.50–33.20; $n = 30$)	35.80 \pm 2.33 (24.30–39.50; $n = 20$)	35–37.10

La T_b de los machos durante secas estuvo estadísticamente correlacionada con la T_s ($r = 0.608$, $P < 0.001$) y con la T_a ($r = 0.339$, $P = 0.039$), siendo en este caso más dependiente de la primera (Figura 4A). Mientras que en lluvias ocurre lo contrario, la T_b de los machos

está más influenciada por la T_a (T_b-T_a : $r = 0.570$, $P = 0.001$; Figura 4B) y no esta correlacionada con la T_s (T_b-T_s : $r = 0.347$, $P = 0.071$; Figura 4B). Por lo que respecta a las hembras no preñadas se observó que durante secas la T_b estuvo correlacionada con la T_s ($r = 0.559$, $P = 0.010$; Figura 4C), pero no con la T_a ($r = 0.228$, $P = 0.335$; Figura 4C), mientras que en lluvias se observó el mismo patrón que con los machos de lluvias, la T_b no estuvo correlacionada con la T_s ($r = 0.471$, $P = 0.065$; Figura 4D) pero si con la T_a ($r = 0.551$, $P = 0.027$; Figura 4D). Para las hembras preñadas la T_b estuvo estadísticamente correlacionada con ambas temperaturas microambientales (T_b-T_s : $r = 0.776$, $P < 0.001$; T_b-T_a : $r = 0.641$, $P < 0.001$; Figura 4E), pero el coeficiente de correlación fue mayor con la T_s .

Al comparar la T_{set} usando como efecto la categoría ($\chi^2 = 4.612$, $DF = 2$, $P = 0.099$) y la temporada ($\chi^2 = 0.4799$, $DF = 2$, $P = 0.786$) no fueron encontradas diferencias estadísticamente significativas, es decir, todos los organismos seleccionan temperaturas similares sin importar el sexo, condición reproductora y temporada. Sin embargo, se puede observar que el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ en las hembras preñadas es más estrecho en comparación a sus congéneres, es decir, éstas tienden a ser estenotérmicas durante la preñez (Tabla 1).

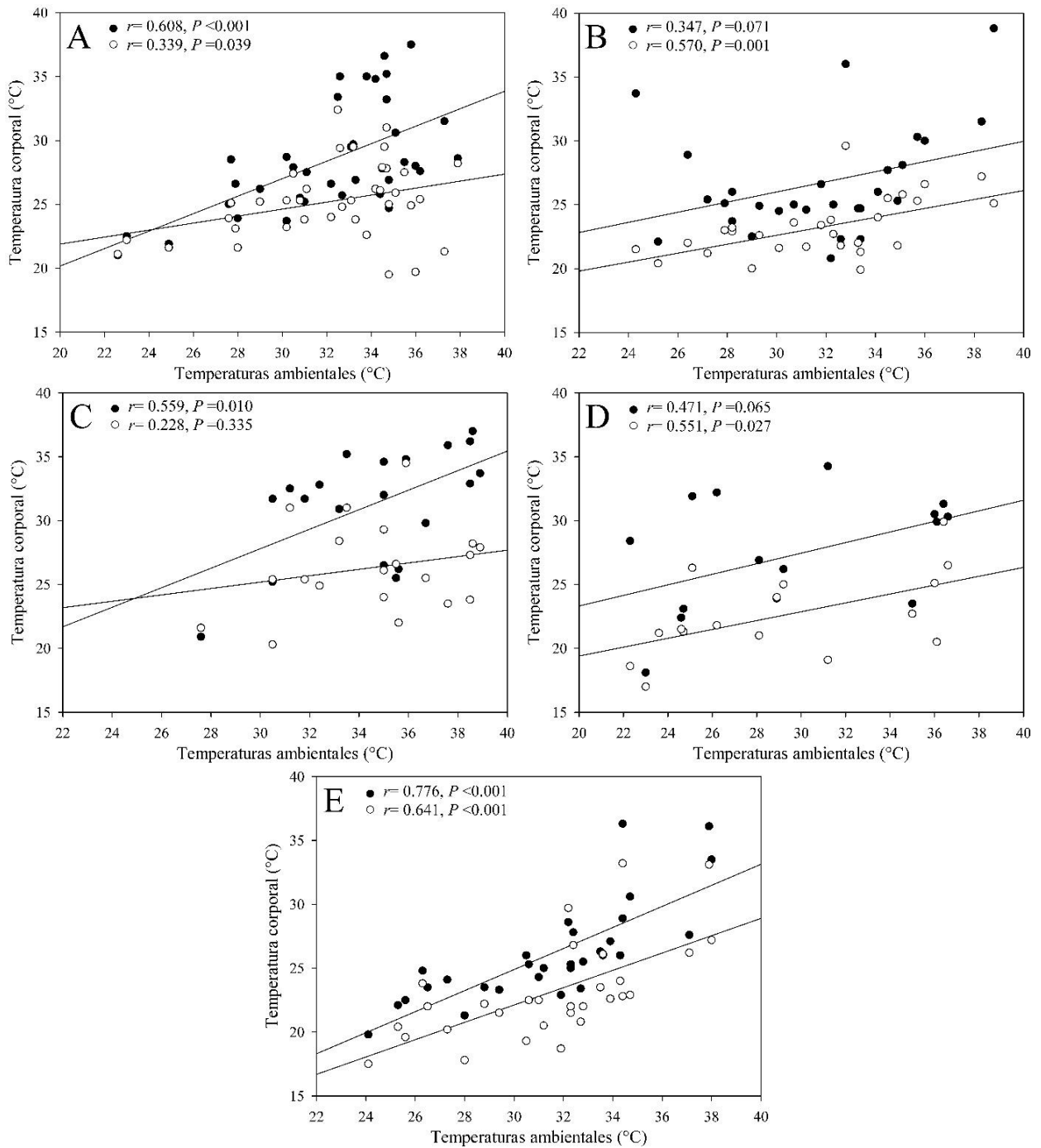


Figura 4. Gráficas de los resultados de las correlaciones de Pearson entre la temperatura corporal (T_b) y temperaturas ambientales (T_s y T_a). Los puntos negros representan la correlación T_b-T_s y los puntos blancos T_b-T_a . A) Machos de secas, B) machos de lluvias, C) hembras no preñadas de secas, D) hembras no preñadas de lluvias, E) hembras preñadas de lluvias.

Temperaturas operativas ambientales (T_e)

El valor medio de T_e del área fragmentada durante la temporada seca fue $34.98 \pm 8.67^\circ\text{C}$ (14.03–63.65; $n= 3709$; Figura 5A) y durante lluvias de $28.13 \pm 7.05^\circ\text{C}$ (14.17–52.93; $n= 4870$; Figura 5A). Mientras que en el bosque de encino durante secas fue $31.05 \pm 8.05^\circ\text{C}$ (12.07–61.85; $n= 2621$; Figura 5B) y en lluvias de $24.78 \pm 5.92^\circ\text{C}$ (14.43–47.55; $n= 3358$; Figura 5B). Al comparar las T_e considerando el efecto del sitio ($\chi^2 = 809.88$, DF = 1, $P = < 0.001$) y de la temporada ($\chi^2 = 2940.09$, DF = 1, $P = < 0.001$) se encontró que éstas fueron estadísticamente diferentes.

Es importante resaltar que únicamente fueron utilizados los datos de T_e durante el horario de actividad de los organismos (09:00 – 16:00 horas).

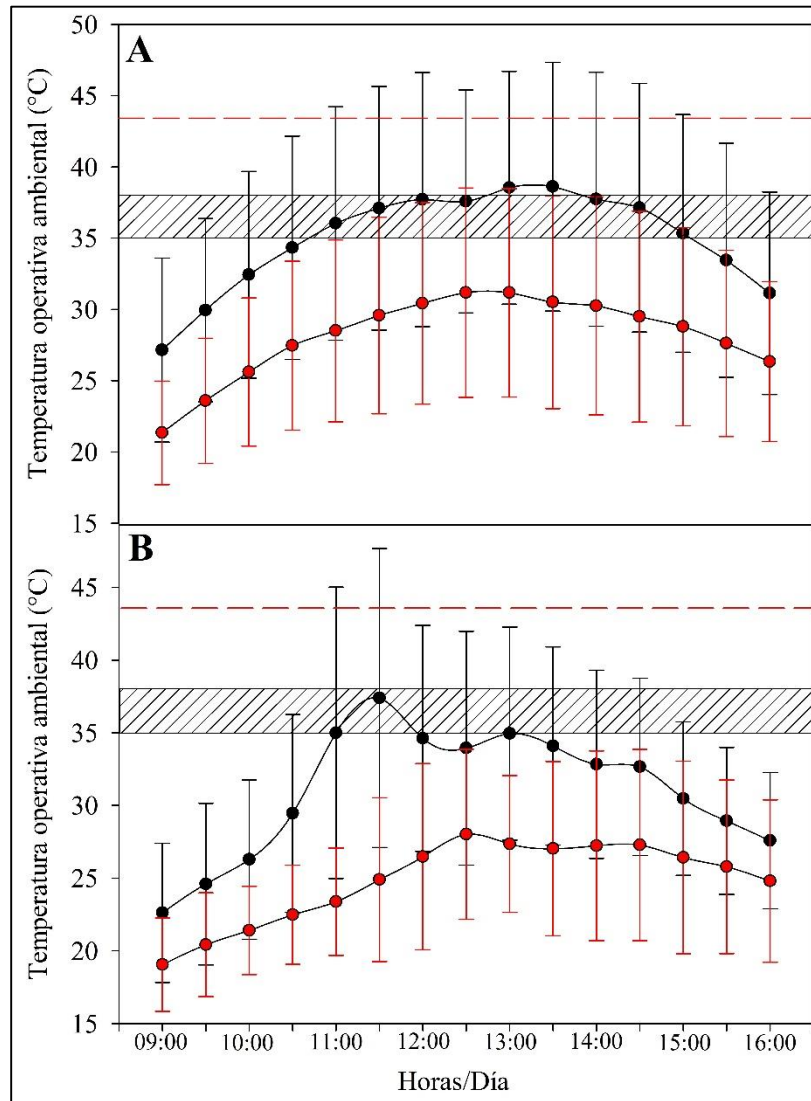


Figura 5. Se muestran los valores medios \pm la desviación estándar de las temperaturas operativas (T_e) durante el horario de actividad de los organismos. A) Área fragmentada durante secas (círculos negros) y en lluvias (círculos rojos), y B) bosque de encino durante secas (círculos negros) y en lluvias (círculos rojos); la barra horizontal rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ de manera general, y la línea horizontal roja rayada el valor medio de la temperatura crítica máxima (CT_{max}).

En las figuras 6 y 7 se muestran la frecuencia relativa de la variación de las T_e en ambos sitios y temporadas. Se puede apreciar que en ambos sitios y temporadas las T_e pueden llegar a superar la CT_{max} , y en menor cantidad pueden estar por debajo de la CT_{min} .

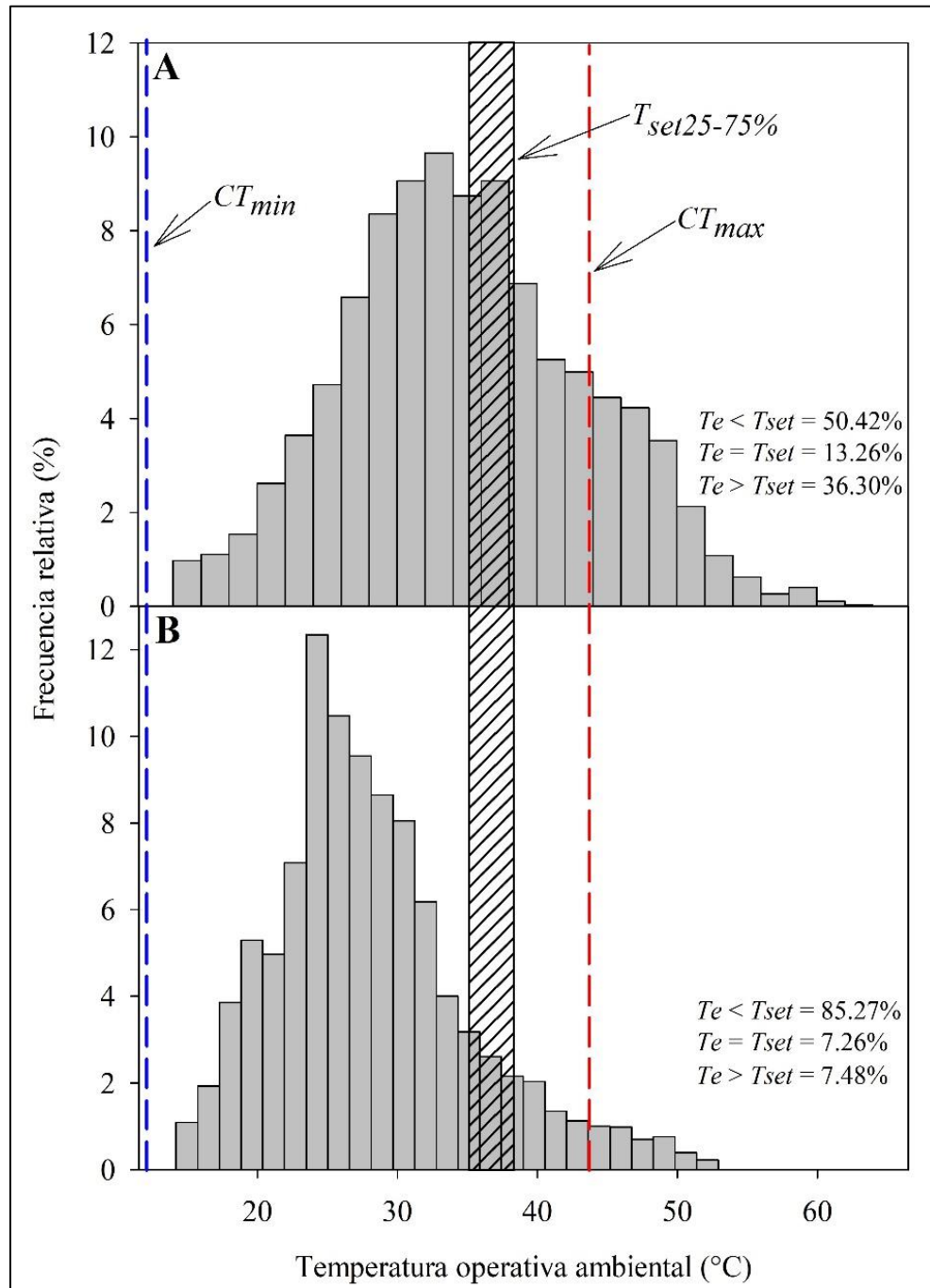


Figura 6. Histogramas de la variación y fluctuación de las temperaturas operativas ambientales (T_e) durante A) la temporada seca y, B) en lluvias en el área fragmentada. La barra vertical rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ de manera general. Las líneas rayadas verticales representan el valor medio de la temperatura crítica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}).

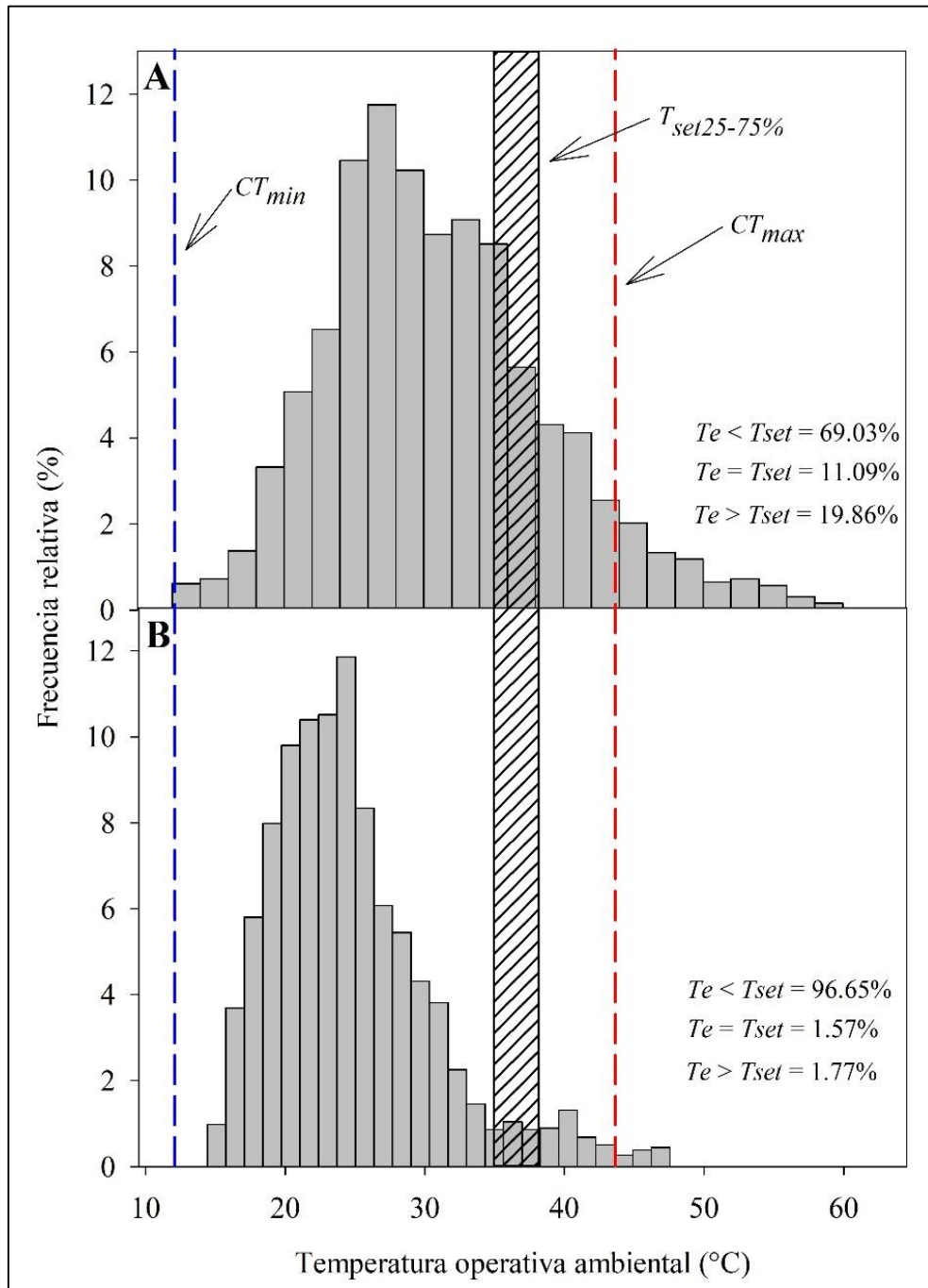


Figura 7. Histogramas de la variación y fluctuación de las temperaturas operativas ambientales (T_e) durante A) la temporada seca y, B) en lluvias dentro de bosque de encino. La barra vertical rayada en ambas graficas representa el intervalo de los intercuantiles $T_{set25-75\%}$ de manera general. Las líneas rayadas verticales representan el valor medio de la temperatura crítica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}).

Índices de termorregulación

Los resultados del índice d_b entre todas las categorías fueron estadísticamente diferentes ($H_{4,10000} = 14.829$, $P = 0.005$), particularmente las hembras de secas fueron las más precisas para termorregular (Tabla 2).

Por otro lado, la d_e difirió significativamente entre todos los grupos de datos ($H_{9,10000} = 9896.580$, $P < 0.001$). Siendo más alta la calidad termica durante secas para todas las categorías en ambos sitios y decreciendo en lluvias (Tabla 2). En el caso de las hembras preñadas únicamente se usaron datos de la temporada de lluvias que es cuando ocurre la preñez en la especie (Santos, 2015).

Por lo que respecta a la eficiencia termorreguladora, fueron encontradas diferencias estadísticamente significativas entre todos los grupos de datos para E ($H_{9,10000} = 9798.699$, $P < 0.001$) y d_e-d_b ($H_{9,10000} = 9712.240$, $P < 0.001$). Para el caso de los machos, estos resultaron ser más eficientes para termorregular durante lluvias en ambos sitios, mientras que en las hembras ocurrió lo contrario, estas fueron más eficientes durante secas en ambos sitios (Tabla 2). En el caso de las hembras preñadas, estas presentaron mayor eficiencia en el bosque de encino.

Debido a que no se encontraron organismos en el bosque de encino los resultados de los índices E y d_e-d_b para este sitio fueron hipotéticos, y para calcularlos se empleó el mismo valor de d_b de cada categoría en el área fragmentada. Por lo que los resultados para este sitio deben ser tomados con cautela y bajo esta consideración.

Tabla 2. Se muestran los resultados de los índices de termorregulación propuestos por Hertz et al. (1993), precisión termorreguladora (d_b), calidad térmica ambiental (d_e) y eficiencia termorreguladora (E) y el índice de eficiencia termorreguladora (d_e-d_b) propuesto por Blouin-Demers y Weatherhead (2002). Los valores se presentan por categorías y temporadas para ambos sitios y los resultados son expresados en °C, a excepción de E .

Categoría/Temporada	d_b	d_e		E		d_e-d_b	
		Bosque de encino	Área fragmentada	Bosque de encino	Área fragmentada	Bosque de encino	Área fragmentada
Machos / lluvias	4.33	11.48	8.90	0.62	0.51	7.15	4.57
Machos / secas	3.28	6.86	5.88	0.52	0.44	3.58	2.60
Hembras / lluvias	5.58	10.07	7.64	0.45	0.27	4.49	2.06
Hembras / secas	1.40	6.42	5.60	0.78	0.75	5.02	4.20
Hembras Preñadas / lluvias	3.89	10.83	8.37	0.64	0.54	6.94	4.48

Tolerancias térmicas (CT_{min} y CT_{max}) y desempeño locomotor

Fue determinado que la CT_{min} media de los machos es de $12.02 \pm 1.87^\circ\text{C}$ (9.20–15; $n= 17$) y la CT_{max} de $43.47 \pm 1.05^\circ\text{C}$ (42.4–45.1; $n= 10$).

La velocidad de carrera, decrece cercana a las CT_{min} y CT_{max} y se optimiza cerca de la T_{set} (Tabla 3; Figura 8). Con respecto a esta variable el LMM únicamente determinó que existen diferencias estadísticamente significativas por categorías pero no por tratamientos ($\chi^2 = 390.11$, $DF = 2$, $P = < 0.001$), específicamente, entre machos y hembras preñadas (Figura 8), siendo los machos más rápidos en comparación de estas.

Para el caso de los machos el mejor modelo GAMM mostró que la T_{opt} fue de 35.74°C , con una amplitud termica de desempeño de $B_{85} = 33.05\text{--}38.27^\circ\text{C}$, velocidad promedio de 0.40 ± 0.31 m/s y velocidad máxima de 0.97 m/s ($AIC = 207.726$, $\Delta AIC = 0$, $BIC = 186.288$) (Figura 10). Para las hembras no preñadas la T_{opt} . Fue de 35.74°C con una amplitud $B_{85} = 32.89\text{--}38.27^\circ\text{C}$, velocidad promedio de 0.38 ± 0.28 m/s y velocidad máxima de 0.89 m/s ($AIC = 209.8924$, $\Delta AIC = 0$, $BIC = 196.039$). Mientras que para las hembras preñadas los

valores fueron T_{opt} . 35.74°C, B_{85} = 32.89–38.27°C, velocidad promedio de 0.34± 0.27 m/s y velocidad máxima de 0.85 m/s (AIC = 149.216, Δ AIC = 0, BIC = 137.432) (Figura 10).

Tabla 3. Se muestran los resultados de los seis tratamientos de temperatura al cuál se realizaron las pruebas de desempeño locomotor, evaluando la velocidad máxima de carrera. Los datos muestran el valor medio ± la desviación estándar, entre paréntesis el valor mínimo y máximo y el tamaño de muestra. Los resultados son mostrados en m/s.

Categoría	Tratamientos de temperatura					
	$Vel_{15^{\circ}C}$	$Vel_{20^{\circ}C}$	$Vel_{25^{\circ}C}$	$Vel_{30^{\circ}C}$	$Vel_{35^{\circ}C}$	$Vel_{40^{\circ}C}$
General	0.09 ± 0.01 (0.07–0.14; n= 45)	0.15 ± 0.04 (0.08–0.28; n= 45)	0.25 ± 0.05 (0.15–0.37; n= 45)	0.42 ± 0.09 (0.26–0.65; n= 45)	0.96 ± 0.17 (0.73–1.45; n= 45)	0.55 ± 0.10 (0.38–0.75; n= 45)
Machos	0.10 ± 0.02 (0.07–0.14; n= 20)	0.16 ± 0.05 (0.10–0.28; n= 20)	0.24 ± 0.04 (0.15–0.31; n= 20)	0.43 ± 0.10 (0.29–0.65; n= 20)	1.02 ± 0.20 (0.73–1.45; n= 20)	0.58 ± 0.12 (0.38–0.74; n= 20)
Hembras no preñadas	0.10 ± 0.02 (0.07–0.14; n= 15)	0.16 ± 0.02 (0.13–0.20; n= 15)	0.25 ± 0.06 (0.19–0.37; n= 15)	0.42 ± 0.07 (0.26–0.52; n= 15)	0.94 ± 0.15 (0.80–1.30; n= 15)	0.54 ± 0.05 (0.45–0.65; n= 15)
Hembras preñadas	0.09 ± 0.01 (0.08–0.11; n= 10)	0.11 ± 0.03 (0.08–0.20; n= 10)	0.22 ± 0.04 (0.17–0.32; n= 10)	0.38 ± 0.08 (0.27–0.56; n= 10)	0.87 ± 0.05 (0.79–0.93; n= 10)	0.53 ± 0.11 (0.39–0.75; n= 10)

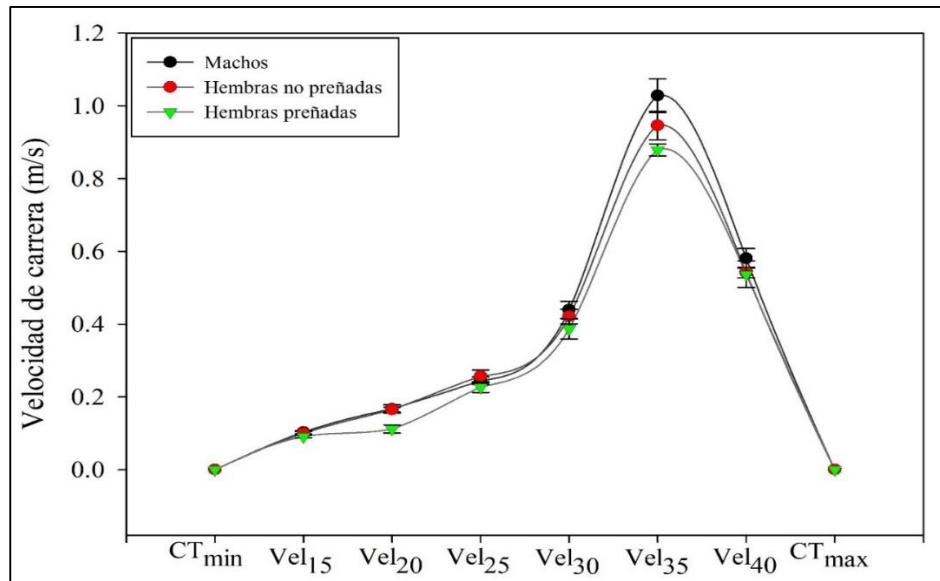


Figura 8. Curvas de desempeño locomotor por categorías y tratamientos. Los puntos negros representan a los machos, los rojos a las hembras no preñadas y el triángulo verde a las hembras preñadas. Los valores medios de cada tratamiento son representados por los puntos y el triángulo, y la barra superior e inferior muestran la desviación estándar. La medida de velocidad de carrera máxima es representada en m/s y la temperatura de los tratamientos en °C.

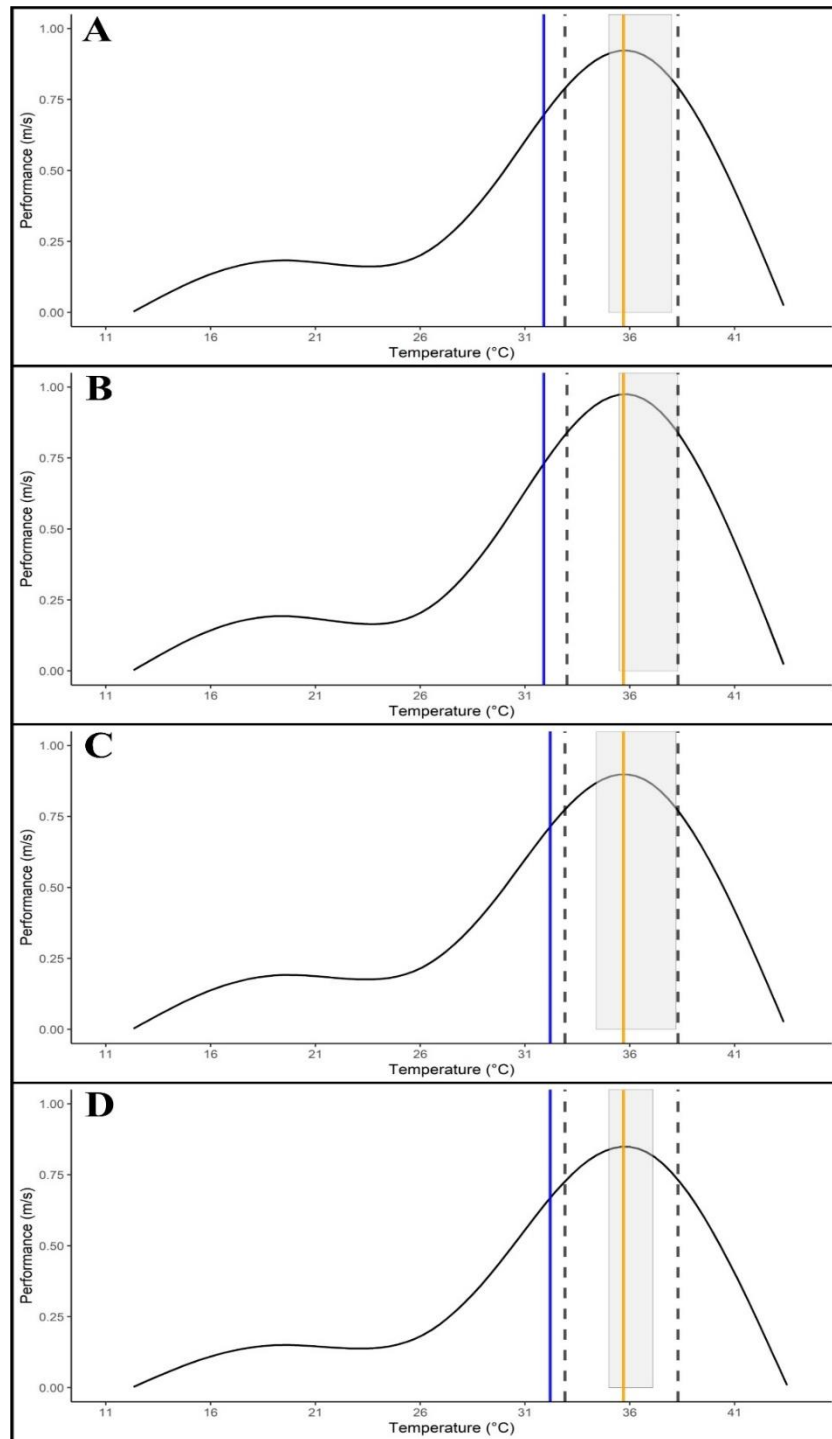


Figura 9. Curvas de desempeño térmico (TPC) ajustadas mediante modelos GAMM. A) Todas las categorías, B) los machos, C) las hembras no preñadas, y D) las hembras preñadas. Las líneas grisáceas punteadas representan el intervalo de amplitud de desempeño térmico (B_{85}); la línea naranja la temperatura óptima del desempeño (T_{opt}); la barra grisácea el intervalo $T_{set25-75\%}$. La medida de velocidad de carrera máxima es representada en m/s y la temperatura de los tratamientos en °C.

Modelación de la vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global

Se obtuvieron un total de 49 puntos de presencia de la especie, correspondientes a 12 localidades (Tabla 4). Las h_a presentaron problemas de colinealidad con respecto a las otras dos variables predictoras (h_r y precipitación) por lo que fueron descartadas para el modelado de riesgo de extinción. Por lo que respecta a las h_r , estas mostraron una tendencia de aumento con respecto a las h_r del presente en las poblaciones que se distribuyen entre los 1466 y 1791 metros, mientras que en las poblaciones por encima de esta cota altitudinal la mayoría se mantuvieron constantes, con excepción de los valores en el escenario 2070 8.5 (Tabla 4).

Tabla 4. Horas de restricción (h_r) al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5y 8.5) de cada localidad registrada para *Phrynosoma sherbrookei*. En el caso de la localidad de Tenexatlajco se muestra el valor medio y entre los paréntesis el intervalo mayor y menor de las h_r .

Localidad	Municipio	Altura	Horas de restricción				
			Presente	2050 4.5	2050 8.5	2070 4.5	2070 8.5
Tenexatlajco ($n=37$)	Chilapa de Álvarez	1890–2113	6	6	6	6	6.10 (6–7)
El peral ($n= 2$)	Chilapa de Álvarez	1834	6	6	6	6	7
Chilapa ($n= 1$)	Chilapa de Álvarez	1491	6	7	7	7	7
Lazamintla ($n= 1$)	Chilapa de Álvarez	1795	6	6	6	6	7
Zoyapexco ($n= 1$)	Atlixac	1523	6	7	7	7	7
Lucerito ($n= 1$)	Atlixac	2233	6	6	6	6	6
1.3 km NE de Nuevo Paraíso ($n= 1$)	Olinalá	2184	6	6	6	6	6
3.7 km NE de Ocotitlán ($n= 1$)	Olinalá	1791	6	7	7	7	7
Xixila ($n= 1$)	Olinalá	1676	6	7	7	7	7
3.9 km NE San Andrés ($n= 1$)	Olinalá	1484	6	7	7	7	7
Temalacatzingo ($n= 1$)	Olinalá	1466	6	7	7	7	7
Chiepetlán ($n= 1$)	Tlapa de Comonfort	1555	6	7	7	7	7
		promedio	6	6.14 ±0.35 (6–7)	6.14 ±0.35 (6–7)	6.14 ±0.35 (6–7)	6.28 ±0.45 (6–7)

La probabilidad de permanencia para las poblaciones que se distribuyen entre los 1466 y 1791 metros mostró una tendencia de disminución drástica hasta 0 con respecto al valor del

presente. Mientras que para las poblaciones entre los 1795 y 2184 metros el decremento fue gradual pero con nula probabilidad en el escenario 2070 8.5. La población ubicada en el Lucerito (2233 metros) fue la única que mantuvo una probabilidad de permanencia constante en todos los escenarios (Tabla 5 y Figura 10). Al conjuntar los valores de probabilidad de permanencia para todas las poblaciones fue determinado que la altitud esta estadísticamente relacionada con la permanencia en el presente ($r^2 = 0.150$, $P = 0.006$) y con los escenarios 2050 8.5 ($r^2 = 0.365$, $P < 0.001$), 2070 4.5 ($r^2 = 0.109$, $P = 0.021$) y 2070 8.5 ($r^2 = 0.088$, $P = 0.039$). Pero no con el escenario 2050 4.5 ($r^2 = 0.013$, $P = 0.432$). Los valores de probabilidad de permanencia al contrastar todos los escenarios fueron estadísticamente diferentes ($H_{3,245} = 156.024$, $P < 0.001$).

Tabla 5. Probabilidad de presencia al presente y bajo dos escenarios de cambio climático (2050 y 2070; RCP 4.5y 8.5) de cada localidad registrada para *Phrynosoma sherbrookei*. En el caso de la localidad de Tenexatlajco se muestra el valor medio y entre los paréntesis el intervalo mayor y menor.

Localidad	Altura	Probabilidad de permanencia				
		Presente	2050 4.5	2050 8.5	2070 4.5	2070 8.5
Tenexatlajco ($n=37$)	1890–2113	0.779 ±0.043 (0.779–0.916)	0.146 ±0.212 (0.074–0.804)	0.214 ±0.060 (0.123–0.553)	0.155 ±0.096 (0.107–0.577)	0.003 ±0.008 (0–0.05)
El peral ($n= 2$)	1834	0.935	0.736	0.485	0.672	0.001
Chilapa ($n= 1$)	1491	0.957	0	0	0	0
Lazamintla ($n= 1$)	1795	0.794	0.787	0.106	0.263	0
Zoyapexco ($n= 1$)	1523	0.536	0	0	0	0
Lucerito ($n= 1$)	2233	0.873	0.808	0.713	0.797	0.820
1.3 km NE de Nuevo Paraiso ($n= 1$)	2184	0.807	0.328	0.324	0.398	0.005
3.7 km NE de Ocotitlán ($n= 1$)	1791	0.965	0.034	0.002	0.006	0
Xixila ($n= 1$)	1676	0.973	0.016	0	0.001	0
3.9 km NE San Andrés ($n= 1$)	1484	0.940	0	0	0	0
Temalacatzingo ($n= 1$)	1466	0.920	0	0	0	0
Chiepetlán ($n= 1$)	1555	0.850	0.071	0	0.009	0
Promedio		0.802 ±0.080 (0.539–0.973)	0.182 ±0.260 (0–0.808)	0.204 ±0.134 (0– 0.713)	0.175 ±0.176 (0– 0.797)	0.019 ±0.116 (0–0.820)

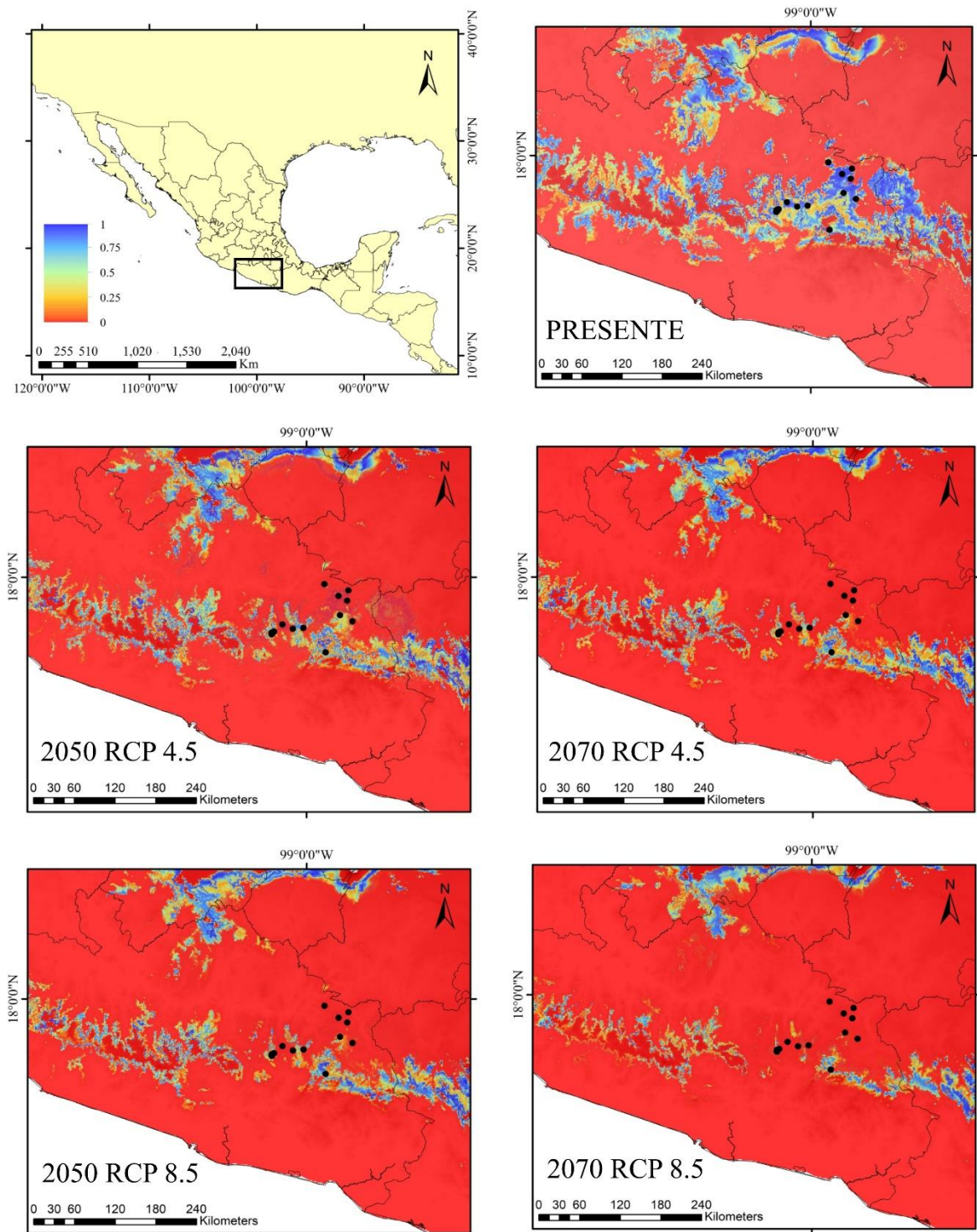


Figura 10. Escenarios de probabilidad de permanencia de *Phrynosoma sherbrookei* en el presente y bajo escenarios de cambio climático en el futuro (2050 y 2070, RCP 4.5 y 8.5). Los puntos negros representan los registros de presencia de la especie. El rectángulo negro en el mapa de referencia, muestra el área proyectada.

DISCUSIÓN

Los estudios que involucran la descripción y evaluación de la termorregulación en reptiles ha recibido una increíble atención en décadas recientes, diversificándose los enfoques de estos en muchas líneas de investigación relacionadas con la temperatura (Lara-Reséndiz, 2017). Sin embargo, los trabajos que evalúan la vulnerabilidad de lagartijas en México ante el incremento de la temperatura como consecuencia del CCG desde una perspectiva ecofisiológica utilizando una combinación de enfoques correlativos y mecanicistas aún son escasos (Sinervo et al., 2017). Particularmente, algunas especies del género *Phrynosoma* han sido modelo biológico de estos análisis (e.g., Sinervo et al., 2010; Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b; Hernández, 2016).

De manera similar, el presente trabajo aborda una evaluación para una población de *P. sherbrookei* utilizando estos enfoques. Además, provee los primeros datos sobre algunos parámetros e índices térmicos y fisiológicos para esta especie. Siendo algunos resultados complementarios con los datos previamente publicados por Nieto-Montes de Oca et al. (2014) y Lara-Reséndiz et al. (2015a).

Patrón de actividad

En el género *Phrynosoma* han sido definidos dos patrones de actividad (unimodal y bimodal) independientemente del modo reproductor (Pianka y Parker, 1975; Hodges, 2002). Y estos pueden variar como consecuencia de factores bióticos y abióticos (Hodges, 2002; Arias, 2011). Entre los factores abióticos, la temperatura ambiental es determinante sobre estos patrones (Huey, 1982).

En la población de estudio los organismos de *Phrynosoma sherbrookei* presenta un patrón de actividad unimodal, los organismos sin importar el sexo y condición reproductora no

cesan actividad durante las horas en las cuales las T_e son elevadas y sobrepasan el intervalo de intercuartiles $T_{set25-75\%}$ e inclusive la CT_{max} (Figura 5). Esto podría ser una estrategia para termorregular adecuadamente durante el corto periodo de actividad que tienen, debido a que en el área pasando las 17:00 horas las T_e empiezan a disminuir drásticamente, haciendo más costosa la termorregulación y limitando la actividad de los individuos considerablemente. Esto fue fácil de evidenciar debido a que los últimos organismos que fueron observados en campo después del mediodía (aproximadamente 16:40 horas) fueron encontrados posados en refugios (laderas cubiertas con abundantes macollos). Inclusive este comportamiento fue observado durante los experimentos de gradiente térmico, ya que después de las 16:00 h los organismos seleccionaban sitios alejados de los focos de luz en el extremo frío y se colocaban en una posición característica que evidencia inactividad (Sherbrooke, 2003). Tampoco fue evidenciada actividad nocturna, debido a las características ambientales del área, ya que durante la noche las T_e llegan a estar por debajo de la CT_{min} de los organismos, limitando su actividad durante este periodo. Este comportamiento ocurre como respuesta a temperaturas altas durante el día, por lo que los organismos presentan actividad durante la noche, cuando las T_e son más favorables, esto ha sido documentado principalmente en especies de *Phrynosoma* que habitan desiertos (e.g., Lara-Reséndiz et al., 2013, 2016).

Temperaturas corporales, seleccionadas y tolerancias térmicas

Ambos parámetros, T_b y T_{set} , son fundamentales en los estudios de ecología térmica en reptiles, ya que a partir de estos se pueden describir las estrategias o evaluar la capacidad de los organismos para termorregular adecuadamente (Huey y Slatkin, 1976; Hertz et al., 1993;). Recientemente Lara-Reséndiz y colaboradores (2015a) hicieron públicos datos de

T_{set} para varias especies de *Phrynosoma*, facilitando diversos puntos de comparación en relación a este parámetro térmico y para posteriores análisis. El presente estudio provee datos adicionales a los publicados por Nieto-Montes de Oca et al. (2014) y Lara-Reséndiz et al. (2015a), principalmente en cantidad y categorizados con base en el sexo, condición reproductora y temporadas a diferencia de los estudios anteriores que abordan la información de manera general. Además de que provee intervalos más amplios en ambos parámetros. Sin embargo, los datos aquí obtenidos son consistentes con los intervalos publicados para la familia Phrynosomatidae (Sinervo et al., 2010).

T_b y T_{set} fueron categorizadas con la finalidad de buscar patrones de temperaturas asociados con el sexo, condición reproductora o temporada del año, como ocurre en otras especies de lagartijas, y que están influenciados por la selección y uso del hábitat, horarios de actividad o la preñez (Mathies y Andrews, 1997; Mathies y Martin, 2008; Woolrich-Piña et al., 2006, 2012, 2015; Díaz-Marín et al., 2019). Sin embargo, en *P. sherbrookei* no fue observado que las T_b difirieran entre categorías, lo cual puede estar atribuido a que no existen o al menos no fueron observados patrones de selección en el uso de hábitats para termorregular, y la distribución de los organismos en el sitio de estudio es aleatoria, es decir, cualquier organismo sin importar el sexo o condición reproductora puede tener acceso a todos los microhábitats disponibles (montículos de rocas o arena, macollos de pastos, o bases de herbáceas). Uno de los atributos biológicos que apoyarían esta aseveración es la nula territorialidad por parte de los machos en el género *Phrynosoma* por la selección y defensa de microhábitats (Pianka y Parker, 1975; Sherbrooke, 2003). También, lo anterior fue sustentado con observaciones personales durante el trabajo de campo. Esta similitud en las T_b de los organismos de una misma población ocurre en otras especies del género independientemente del modo reproductor y el sitio de estudio (e.g., Powell y Russell,

1985; Arias, 2011; Woolrich-Piña et al., 2012; Lara-Reséndiz et al., 2014a; Arenas, 2014; Hernández, 2016).

Por lo que respecta a las T_{set} , tampoco fueron diferentes estadísticamente en relación al sexo, condición reproductora o temporada del año, lo cual es consistente con otras especies del género (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2014a). Sin embargo, los machos mostraron valores ligeramente mayores en comparación a las demás categorías. Un punto que es importante señalar con respecto a este parámetro térmico fueron los cambios de estrategias que ocurren cuando se consideran los intervalos de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$, los cuales representan el 50% de la variación de los datos obtenidos por cada categoría (Lara-Reséndiz et al., 2014b; Hertz et al., 1993). Primero, fue observado que las hembras no preñadas en secas, e inclusive las no preñadas en lluvias mostraron una estrategia euritérmica, es decir, un intervalo de temperaturas más amplio (3.47 y 3.40°C respectivamente), mientras que las hembras preñadas mostraron una estrategia estenotérmica, estrechando su intervalo de temperaturas seleccionadas (2.1°C). Este cambio de estrategias podría ser considerada como una respuesta por parte de las hembras preñadas a requerimientos térmicos más específicos que demanda la preñez, y desde un punto de vista fisiológico, con la finalidad de no tener efectos deletéreos que comprometan el desarrollo embrionario de las crías, siempre y cuando termorregulen adecuadamente (Andrews et al., 1997; Mathies y Andrews, 1997). Este patrón de temperaturas más bajas durante la preñez ha sido documentado en otras especies de lagartijas no emparentadas filogenéticamente con el género *Phrynosoma*, por lo que podría considerarse una estrategia en lacertilios como respuesta a la preñez (Mathies y Andrews, 1997; Seebacher y Franklin, 2005; Woolrich et al., 2006, 2015). Hasta cierto punto este cambio de estrategia en los intervalos de temperaturas relacionadas a la condición reproductora apoya parcialmente la

segunda predicción que fue realizada sobre los resultados esperados, aunque no totalmente, debido a que las T_b no fueron diferentes según la condición reproductora.

Acerca de los datos obtenidos de las CT_{min} y CT_{max} , poca información ha sido publicada sobre estos parámetros térmicos en *Phrynosoma* (e.g., Cowles y Bogert, 1944; Brattstrom, 1965; Ballinger y Schrank, 1970; Prieto y Whitford, 1971; Phillips y Harlow, 1981). Además, comparaciones directas de los resultados de estos trabajos con los datos aquí obtenidos deben realizarse con cautela.

En primera instancia, se debe aclarar que estos datos presentan un sesgo, ya que fueron obtenidos a partir de organismos machos únicamente, y es factible que los valores varíen en relación al sexo y condición reproductora (Virens y Cree, 2019), a pesar de que algunos estudios demuestren lo contrario (e.g., QU et al., 2011). Sin embargo, no fue considerado someter a las hembras a estos experimentos debido a los niveles de estrés que pueden causarles, en especial a las preñadas, para no comprometer el desarrollo embrionario (Mathies y Andrews, 1997). Segundo, los resultados aquí obtenidos pueden estar influenciados también por el tiempo en que fueron medidos y no reflejan la variación de estos parámetros a lo largo del año. Esto es importante porque se ha demostrado que las tolerancias térmicas pueden modificarse mediante fenómenos de aclimatación (plasticidad térmica) durante periodos de tiempo (e.g., días, meses, estaciones), como respuesta a las temperaturas ambientales del hábitat (Ballinger y Schrank, 1970; Seebacher y Franklin, 2005; Clusella-Trullas y Chown, 2014). Por lo que se recomienda en próximos estudios documentar estos parámetros considerando la variación temporal. Por último, debe ser considerada la variación en los métodos de obtención de estos parámetros entre los diversos trabajos, ya que pueden limitar o sesgar las comparaciones directas entre especies (Camacho et al., 2018).

Temperaturas operativas ambientales y calidades térmicas

El monitoreo de T_e mediante modelos biofísicos, ha sido ampliamente utilizado para describir la variación de la oferta térmica de un hábitat (e.g., Lara-Reséndiz et al., 2014a, b; 2015b). Estas temperaturas en conjunto con el intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ son empleados para calcular la d_e . Este índice es considerado especie-específico, porque depende de parámetros relacionados con los organismos y el hábitat en el que se desarrollan. En el sentido estricto se define como la desviación de las T_e del intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ (Hertz et al., 1993). La d_e puede estar influenciada por factores bióticos como la estructura y tipo de vegetación (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b), o abióticos como el tipo de sustrato o la nubosidad (Powell y Russell, 1985; Lara-Reséndiz et al., 2014b; Hernández, 2016).

Los resultados obtenidos fueron concordantes con lo planteado en la tercer predicción, es decir, se esperaba que las diferencias en las T_e y por ende, en los valores de la d_e estuvieran influenciados por la temporada y el sitio. Esto porque en gran parte de México, este cambio en las características climáticas entre secas y lluvias está bien definido. Ocasionando que, durante la temporada seca, en el área fragmentada y el bosque de encino la d_e sea más favorable para que los organismos termorregulen adecuadamente a bajo costo energético, pues el porcentaje de T_e entro del intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ aumenta considerablemente. Por el contrario, durante la temporada de lluvias la d_e disminuye drásticamente a causa de que la mayoría de las T_e estuvieron por debajo del intervalo en ambos sitios (Tabla 2 y Figura 6–7). La heterogeneidad en las T_e y la d_e en el área de estudio está relacionada también con la estructura y presencia de la vegetación, particularmente con el papel que desempeña la cobertura del dosel, ya que como fue mencionado antes, el bosque de encino en esta zona es caducifolio y la perdida de hojas

está marcada por la temporalidad (Hernández, 2008). Durante la temporada de lluvias la amplia cobertura de dosel actúa como amortiguadora de T_e elevadas a nivel del suelo que es donde se podrían encontrar a los organismos dentro de este hábitat, ocasionando que la d_e sea baja, mientras que en la temporada seca, la ausencia de cobertura de dosel hace que la d_e sea mayor, por que las temperaturas a nivel de suelo aumentan. Caso contrario ocurrió en el área fragmentada, donde la ausencia de vegetación a nivel de dosel provoca que la d_e no cambien abruptamente durante ambas temporadas a pesar de que si es estadísticamente diferente (Tabla 2). En ambos casos, secas y lluvias, la calidad térmica del área fragmentada es mayor en comparación al bosque de encino, lo cual puede explicar la abundancia de organismos en este sitio.

Las diferencias en la calidad térmica entre sitios y temporadas reflejaron la presencia y abundancia de organismos de *P. sherbrookei* en cada sitio. Por ejemplo, más del 90% de los individuos fueron encontrados en el área fragmentada que es donde la d_e fue más alta e implica menores costos energéticos asociados con la termorregulación (Huey y Slatkin, 1976; Scott Newbold y MacMahon, 2014). Esta variación en la calidad térmica causada por la temporalidad y la estructura de la vegetación también han sido documentada para otras especies del género que habitan bajas elevaciones dentro del bosque tropical caducifolio (Arenas, 2014), o matorral xerófilo (Lara-Reséndiz et al., 2014a); e inclusive a mayores elevaciones en bosques templados (Lara-Reséndiz et al., 2014b; Hernández, 2016). Mientras que en especies que habitan mayores latitudes la d_e esta influenciada principalmente por las estaciones del año. Durante los meses con temperaturas bajas extremas como el invierno, los organismos seleccionan sitios de hibernación con T_e elevadas e incluso enterrándose unos cuantos centímetros en el sustrato y emergiendo a

principios de primavera cuando las temperaturas son más favorables (Pianka y Parker, 1975; Mathies y Martin, 2008).

También, estas diferencias en la d_e entre temporadas podrían ayudar a explicar desde un punto de vista térmico el cambio en la fenología de la reproducción de la especie, ya que la gestación en *P. sherbrookei* ocurre durante la temporada de lluvias a diferencia de sus especies hermanas filogenéticamente (Santos, 2015), cuando las temperaturas ambientales son menores y hay bajo porcentaje de T_e por encima de las CT_{max} (Figura 6–7), favoreciendo la selección de temperaturas bajas o idóneas por parte de las hembras preñadas con mayor facilidad con base en sus requerimientos térmicos y con la finalidad de evitar efectos negativos en los embriones (Andrews et al., 1997; Mathies y Andrews, 1997), aunque esto ocasione que se prolongue la gestación a cinco meses durante toda la temporada de lluvias.

Índices y estrategias de termorregulación

Se ha determinado que las especies del género *Phrynosoma* son heliotérmicas, obteniendo la energía calorífica a través de la exposición directa al sol (radiación) o por el movimiento de calor a través del aire (convección) (Heath, 1962; Pianka y Parker, 1975), mediante estrategias conductuales o fisiológicas (Sherbrooke, 2003). Además, estas estrategias están relacionadas con la oferta térmica del hábitat con la finalidad de minimizar los costos asociados con la termorregulación (Huey, 1982).

En este estudio fue determinado que *P. sherbrookei* es una especie heliotérmica, con base en los resultados y las observaciones realizadas en campo. Además, esto explica la abundancia de organismos en el área fragmentada, ya que la oportunidad de exposición directa a la radiación solar es mayor. Pero también obtienen calor a través del sustrato,

mediante la conducción (Figura 4). Particularmente esta estrategia fue variable entre categorías, y fueron las hembras preñadas las que exhibieron mayor dependencia de las temperaturas del sustrato donde se posan. Lo anterior puede ser explicado mediante dos perspectivas: (i) morfológicamente los organismos de esta especie son de tamaño corporal pequeño y extremidades cortas, ocasionando que no puedan elevar totalmente el cuerpo del sustrato (Nieto-Montes de Oca et al., 2014); y (ii) fisiológicamente, debido a los altos valores de masa relativa de la camada que llegan alcanzar las hembras preñadas, lo cual aumenta su peso corporal considerablemente y ocasiona que el espacio abdominal sea utilizado en su totalidad y una mayor superficie corporal este en contacto directo con el sustrato (Figura 4E; Santos, 2015). Para cualquiera de las categorías de los aquí estudiadas esto puede ser favorable, pues los organismos pueden elevar su T_b indirectamente cuando realizan cualquier otra actividad biológica (e.g., forrajeo, reproducción). Este patrón ha sido observado en otras especies del género (e.g., Powell y Russell, 1985; Hernández, 2016; Díaz-Marín et al., 2019). Por lo que podría ser considerado una estrategia termorreguladora indirecta como respuesta a las características físicas de los microhábitats.

Con la finalidad de evidenciar la segunda predicción, la cual está asociada con requerimientos térmicos específicos durante la preñez, fueron calculados y evaluados los índices d_b , E y d_e-d_b (Hertz et al., 1993; Blouin-Demers y Weatherhead, 2002). Sin embargo, los resultados mostraron un comportamiento contrario a lo esperado, ya que todos los organismos en esta población independientemente del sexo y condición reproductora fueron precisos para termorregular independientemente del sexo, condición reproductora y temporada, aunque las hembras no preñadas durante secas fueron las que presentaron valores más altos de precisión termorreguladora (Tabla 2). Desde un punto de vista matemático se esperaba que este índice no variará dado la ausencia de diferencias en los

valores de T_b entre todas las categorías y a que los intervalos de $T_{set25-75\%}$ en las categorías se traslapan hasta cierto punto, lo cual resultaría en valores de d_b similares. También, lo anterior atrae la atención dados los cambios de estrategias termorreguladoras que fueron evidenciadas en este estudio y que podrían estar asociadas hasta cierto punto a la condición reproductora, ya que las hembras preñadas exhibieron una estrategia estenotérmica en contraste a las no preñadas que mantienen una estrategia euritérmica. El hecho de determinar que los organismos de esta población son eficientes para termorregular, refleja que en vida silvestre podrían tener la capacidad de aprovechar en la medida de lo posible las T_e que son benéficas durante el corto periodo de actividad, dada la heterogeneidad térmica que fue observada en ambos sitios durante secas y lluvias. Además, denota que podrían evitar las T_e que resulten deletéreas, al estar no solo fuera del intervalo de los intercuartiles $T_{set25-75\%}$ sino por debajo y encima de las CT_{min} y CT_{max} (Figura 6–7).

Por lo que respecta a los valores obtenidos en los índices de eficiencia termorreguladora (E y d_e-d_b) es claro que al existir diferencias en las d_b de cada categoría y que la calidad térmica varíe entre y temporadas y sitios, se esperaría que los resultados de estos índices variaran también, aunque es claro que los resultados de la eficiencia termorreguladora estuvieron más influenciados por los cambios drásticos en los valores de la calidad térmica. Aunque también es difícil establecer un criterio estandarizado para interpretar los resultados de E , ya que los valores como se mencionó anteriormente dependen de las variaciones en las magnitudes de d_b y d_e (ver discusión detallada en Blouin-Demers y Weatherhead, 2002), En cuanto al índice d_e-d_b , se han definido criterios para su interpretación (Blouin-Demers y Weatherhead, 2002). Por lo que en este estudio para la interpretación y discusión de los resultados de ambos índices se asume que los valores de eficiencia termorreguladora están asociados directamente con los costos y beneficios de la

termorregulación (Huey y Slatkin, 1976), las diferentes estrategias de termorregulación que fueron observadas en esta población y el hecho de que es un índice especie específico (Hertz et al., 1993). Por ejemplo considerando los valores de ambos índices de eficiencia termorreguladora durante secas, fue encontrado que los machos en el área fragmentada son moderadamente eficientes e hipotéticamente dentro del bosque de encino ocurriría lo mismo, y esto puede ser explicado por qué un buen porcentaje de las T_e están dentro o cercanas al intervalo óptimo de temperaturas de estos organismos, reduciendo de este modo costos asociados a la termorregulación, ya que podrían tener acceso a temperaturas idóneas durante el periodo de actividad. Por el contrario, durante lluvias en ambos sitios los valores de E aumentan, reflejando una mayor eficiencia, y esto ocurre porque teóricamente los organismos deberían esforzarse más, ya sea invirtiendo mayor cantidad de horas para asolearse o seleccionando activamente sitios con temperaturas idóneas, aumentando el riesgo de ser depredados o disminuyendo horas para el forrajeo, debido a que un elevado porcentaje de las T_e están por debajo de intervalo óptimo haciendo más costosa la termorregulación (Figura 6 y 7, Tabla 2). Ahora bien, Cuando se comparan los valores de eficiencia termorreguladora entre sitios y temporadas, hipotéticamente dentro del bosque de encino, todos los organismos de la población deberían presentar valores de eficiencia mayores en contraste a los valores mostrados en el área fragmentada (Tabla 2), debido a que la calidad térmica es más baja para todas las categorías sin importar la temporadas, así pues, los organismos destinarían más tiempo a termorregular que a realizar otras actividades. El que los organismos en este sitio deban esforzarse más a termorregular y la baja calidad térmica en conjunto ayudarían a entender por qué los organismos no son abundantes aquí.

Por otra parte las comparaciones de los resultados de estos índices pueden estar sesgadas y no reflejar patrones reales entre diferentes poblaciones de una misma especie o entre especies. Tampoco pueden emplearse completamente para hacer inferencias o extrapolaciones, dado que son considerados índices especie-específicos que dependen principalmente de los valores de cada parámetro térmico (T_b , T_{set} y T_e) de la población estudiada, su ubicación geográfica, el modo reproductor e inclusive la temporalidad o estacionalidad (Clusella-Trullas y Chown, 2014). Por lo que se sugiere que en próximos estudios se describan los diversos parámetros térmicos y se evalúen estos índices para otras poblaciones de *P. sherbrookei*, de este modo podrían conocerse más a detalle las estrategias de termorregulación y la influencia de la variación en la oferta térmica (d_e) sobre cada población.

Dependencia térmica sobre el desempeño locomotor

Ha sido ampliamente documentado que en organismos ectotermos la temperatura desempeña un papel fundamental para la optimización de diversos procesos fisiológicos (Huey, 1982) que impactan directamente la adecuación de estos (Huey y Stevenson, 1979). Diversos estudios han examinado la dependencia térmica que existe sobre el desempeño locomotor en lagartijas (e.g., Cooper et al., 1990; Shine, 2003a, b; Vanhooydonck y Van Damme, 2003). Sin embargo, ha sido poco explorado en especies del género *Phrynosoma* (e.g., Scott Newbold, 2005; Sherbrooke, 2008; Cooper y Sherbrooke, 2010; Scott Newbold y MacMahon, 2014) debido a que esta no es la principal estrategia para evitar eventos de depredación (Sherbrooke, 2003).

Los resultados obtenidos en este estudio muestran evidencias de que el desempeño locomotor, evaluado como la velocidad de carrera depende directamente de la temperatura

corporal de cada organismo, incrementándose conforme aumenta la temperatura y decrece considerablemente entre más cercano este de las CT_{min} y CT_{max} . Este comportamiento de la curva de desempeño térmico es considerado normal (Gilbert y Miles, 2016), dado que entre más cercano este un organismos de sus límites térmicos la optimización de procesos se ralentiza drásticamente (Huey y Stevenson, 1979). El hecho de que únicamente se encontrarán diferencias a nivel categórico entre machos y hembras preñadas no apoya del todo la predicción de que la preñez influiría sobre el desempeño locomotor, por lo que los datos deben interpretarse con cautela. El no existir diferencias estadísticamente significativas entre todas las categorías, puede ser atribuible a la naturaleza de los datos, ya que los intervalos de cada tratamiento entre las tres categorías hasta cierto punto se traslapan, y tal y como se muestra en la tabla 3 se observa que las hembras preñadas en varios tratamientos presenten valores medios menores pero solo en relación a los machos pero no a las hembras no preñadas por lo tanto no puede ser atribuido por completo al efecto de la preñez como ocurre en otras especies de lagartijas (Cooper et al., 1990; Shine, 2003a, b). Adicionalmente cuando se observan los valores de la T_{opt} , estos fueron similares entre las tres categorías y en el caso de los intervalos de amplitud de desempeño térmico B_{85} también se traslapan, aunque es mayor en machos. Los únicos valores que mostraron cambios fueron la velocidad media y máxima de carrera.

Con base en los resultados obtenidos del desempeño locomotor de la especie, se puede inferir que los organismos sin importar el sexo o condición reproductora tienen la capacidad de desplazarse entre ambos sitios de estudio, dada la cercanía que tienen y con la finalidad de seleccionar microhábitats adecuados donde la oferta térmica sea más favorable. También para mitigar los efectos del incremento de la temperatura migrando al bosque de encino, que es donde fueron registradas T_e más bajas con base en los requerimientos

térmicos de la especie. Se sugiere que en próximos estudios se explore el papel que desempeña la inclinación o la estructura de la vegetación del sitio de estudio sobre la velocidad de carrera, puesto que podría representar una limitante para el desplazamiento de los organismos (Jayne y Ellis, 1998; Pinch y Claussen, 2003; Scott Newbold, 2005; Scott Newbold y MacMahon, 2014). Inclusive, poner a prueba el efecto que tiene la morfología, específicamente el tamaño de las extremidades sobre la velocidad de carrera, ya que estas variables desempeñan un papel muy importante en la locomoción en otras especies (Vanhooydonck y Van Damme, 2003).

Vulnerabilidad ante el Cambio Climático Global

En décadas recientes, los estudios sobre los efectos de las alteraciones climáticas sobre organismos ectotermos han recibido mucha atención, debido principalmente a la dependencia térmica que muestran estos grupos taxonómicos (Diele-Viegas y Duarte-Rocha, 2018). Varios de estos estudios muestran escenarios catastróficos a corto plazo, mientras que otros asumen posturas más conservadoras (e.g., Deutsch et al., 2008; Kearney et al., 2009; Sinervo et al., 2010, 2017). Uno de los modelos más empleados en la actualidad para evaluar la vulnerabilidad ante el incremento de temperatura como consecuencia del CCG, es el diseñado por Sinervo et al. (2010). Este modelo ha sido empleado para evaluar la vulnerabilidad en diversas especies de *Phrynosoma*, mostrando que independientemente del modo reproductor, ubicación geográfica o tipo de vegetación que habiten las especies, estas son altamente susceptibles a la alteración de los nichos térmicos (e.g., Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b; Hernández, 2016; Sinervo et al., 2017).

Con base en los resultados de las horas de restricción (6–7 h_r) obtenidas en este estudio se podría decir que todas las poblaciones de *P. sherbrookei* se encuentran en grave riesgo de extinción. En primera instancia si se toma como base lo planteado por Sinervo et al. (2010), quienes mencionan que las lagartijas de la familia Phrynosomatidae se verán afectadas cuando el valor de h_r sobrepase las 3.9 horas durante el periodo reproductivo. Para las poblaciones de *P. sherbrookei* las h_r variaron en función de la altitud, por ejemplo en las poblaciones entre 1466 y 1791 metros las h_r aumentaron de 6 horas en el presente a 7 en todos los escenarios de cambio climático en el futuro. Mientras que para las poblaciones entre 1795 y 2233 metros, el número de horas en el presente se mantuvo constante y solo aumento a 7 en el escenario RCP 8.5 del año 2070. A excepción de las poblaciones del Lucerito (2233 m) y la población cercana al Nuevo Paraíso (2184 m) las cuales se mantuvieron en 6 horas en todos los escenarios. Estos resultados son concordantes con el intervalo generado a partir de las evaluaciones hechas para otras especies del mismo género (Arenas, 2014; Lara-Reséndiz et al., 2015b), aunque se debe considerar también que estos son datos de hábitats, fluctuaciones térmicas y elevaciones contrastantes a los de *P. sherbrookei*. Algo que resalta la atención es que en las poblaciones más elevadas de la especie las h_r y la probabilidad de permanencia fueron constantes en todos los escenarios, esto abre la interrogante sobre si a mayores elevaciones en poblaciones que aún no se han documentado o inclusive en poblaciones que habiten dentro de bosques suceda algo similar a lo que reporta Hernández (2016) para una población de *P. braconnieri* en Oaxaca, donde no hay h_r , debido a las bajas temperaturas ambientales, de hecho, contrariamente el incremento de temperaturas podría resultar benéfico ya que mejoraría la calidad térmica del área.

Con respecto a la probabilidad de permanencia, se determinó que esta variable estaba estadísticamente relacionada con la altitud, es decir, a mayores elevaciones, mayor es la probabilidad de permanencia, este patrón ha sido documentado que ocurre en organismos heliotermos ante escenarios RCP 4.5 y 8.5 (Sinervo et al., 2017), Aunque también en organismos termoconformistas (Altamirano-Benavides et al., 2019). De hecho, este patrón fue similar al observado con las h_r para la especie, específicamente, las siete poblaciones que se distribuyen entre los 1466 y 1791 metros mostraron una tendencia de disminución drástica hasta 0 en todos los escenarios, mientras que en las poblaciones entre los 1795 y 2184 el decremento fue gradual pero con nula probabilidad en el escenario 2070 8.5. Cabe señalar que la única población que se mantendría ante escenarios de cambio climático sería la del Lucerito (2233 metros). Cuando se consideran los valores de probabilidad a nivel de especie, los resultado está muy por debajo de los valores promedio para los escenarios 2070 4.5. y 2070 8.5 establecidos por Sinervo et al. (2017) para la familia Phrynosomatidae, únicamente son concordantes cuando se utilizan los valores obtenidos para la población del Lucerito. En conjunto, los resultados del aumento en las h_r y la reducción en la probabilidad de permanencia para la mayoría de las poblaciones de *P. sherbrookei* sustentan la cuarta predicción planteada para este estudio, ya que los resultados obtenidos se traducen en una alta vulnerabilidad para esta especie antes escenarios de incrementos de temperaturas en el futuro.

A pesar de lo anterior, los organismos no son materia inerte y se ha planteado que estos podrían responder a los cambios de las temperaturas mediante la modificación de su área de distribución geográfica o adaptarse mediante modificaciones de rasgos fisiológicos, morfológicos y conductuales a los nuevos nichos térmicos (López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011; Diele-Viegas y Duarte-Rocha, 2018). Una de las posibles estrategias conductuales

que los organismos de la población de estudio (Tenexatlajco) podrían llevar a cabo es ampliar su periodo de actividad, pasando de un patrón unimodal a bimodal, presentando picos de actividad durante las horas cuando las T_e son favorables en el día y tarde, como ocurre en otras especies del género como respuesta altas temperaturas durante el mediodía (Arenas, 2014; Díaz-Marín et al., 2019). Inclusive realizar actividades durante o después del crepúsculo (e.g., Lara-Reséndiz et al., 2013, 2016), cuando las temperaturas comienzan a descender en el área fragmentada, aunque para esto último, también tendrían que ampliar su tolerancia al frío, pues durante la noche hay T_e por debajo de la CT_{min} .

Otra de las estrategias, para esta misma población, sería colonizar el bosque de encino que se encuentra en el límite altitudinal del sitio y donde la d_e es menor debido a bajas temperaturas en el presente, pero que posiblemente en escenarios del futuro mejore. Así mismo, este bosque podría ser considerado como un “refugio térmico” en un futuro para esta población en ausencia de mayores elevaciones.

Por lo que respecta al resto de las poblaciones, por ejemplo, las que se distribuyen en el centro y sureste del estado entre los 1466 y 1795 metros (la mayoría de las poblaciones), aunque migrarán a mayores altitudes los escenarios de probabilidad son nulos, debido a la carencia de elevaciones por encima de los 2233 metros (probabilidad de permanencia es constante a esta altitud). Por lo tanto, una de las estrategias para estos organismos podría ser responder mediante ajustes fisiológicos, ampliando sus tolerancias térmicas máximas (VT_{max} o CT_{max}), como resultado de eventos de aclimatación continúa para soportar mayores temperaturas durante el día, o en su defecto también modificar o ampliar sus periodos de actividad. Esto es factible dado que este comportamiento de modificar sus tolerancias térmicas ocurre en especies del género en periodos cortos de tiempo (Ballinger y Schrank, 1970), e inclusive en otros reptiles (Clusella-Trullas y Chown, 2014).

Por último, para robustecer y afinar el potencial predictor de los modelos es importante, aumentar el esfuerzo de muestreo en zonas de potencial ocurrencia de la especie en cuestión y naturalmente documentarlas o ingresar registros a colecciones nacionales. Además, monitorear las T_e en la medida de lo posible y obtener parámetros térmicos básicos como las T_b , T_{set} , CT_{min} CT_{max} , VT_{min} y VT_{max} de las poblaciones restantes o nuevas, ya que estos parámetros ayudarían a brindar resultados que ofrezcan una resolución más exacta a nivel de especie y en caso de ser posible también integrar más variables fisiológicas dependientes de la temperatura, como las curvas de desempeño térmico o análisis de pérdida de agua evaporativa. Inclusive datos demográficos, sin embargo, es de entenderse que la obtención de estos datos demanda mayor tiempo y estrés para los organismos.

CONCLUSIONES

- A) Las temperaturas corporales y seleccionadas no están influenciadas por el sexo, condición reproductora y temporada, es decir, son similares entre todos los organismos de la población.
- B) La preñez de las hembras no necesariamente demanda requerimientos térmicos específicos en contraste a sus congéneres en esta población.
- C) La calidad termica varía entre sitios y temporadas, siendo más alta durante secas en el área fragmentada.
- D) La variación en la calidad térmica influyó directamente en los resultados de eficiencia termorreguladora de los organismos de esta población.
- E) La capacidad locomotora es dependiente de la temperatura, sin embargo, el sexo y la condición reproductora no son factores del todo determinantes de esta, en la población estudiada de *P. sherbrookei*.
- F) Las poblaciones de *P. sherbrookei* presentan un alto grado de vulnerabilidad debido al incremento de las temperaturas ambientales debido al CCG.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altamirano-Benavides, M. A., Domínguez-Guerrero, S. F., Muñoz-Nolasco, F. J., Arenas-Moreno, D. M., et al., (2019). Ecología térmica y riesgo de extinción ante el cambio climático de *Gonatodes concinnatus* (Squamata: Spherodactylidae), una lagartija endémica de la Amazonía Occidental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902824.
- Andrews, R. M., Méndez de la Cruz, F. R. y Villagrán Santa Cruz, M. (1997). Body temperatures of female *Sceloporus grammicus*: thermal stress or impaired mobility? *Copeia*, 1997, 108–115.
- Araújo, M. B., Pearson, R. G., Thuillers, W. y Erhard, M. (2005). Validation of species-climate impacts models under climate change. *Global Change Biology*, 11, 1504–1513.
- Arenas, D. M. (2014). *Termorregulación y riesgo de extinción de dos especies de Phrynosoma (Sauria: Phrynosomatidae) con diferente modo reproductor*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Arenas-Moreno, D. M., Santos-Bibiano, R., Muñoz-Nolasco, F. J., Charruau, P. y Méndez-de la Cruz, F. R. (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.
- Arenas-Moreno, D. M., Lara-Resendiz, R. A., Domínguez-Guerrero, S. F., Pérez-Delgadillo, A. G., Muñoz-Nolasco, F. J., Galina-Tessaro, P. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2021). Thermoregulatory strategies of three reclusive lizards (genus *Xantusia*) from the Baja California Peninsula, Mexico, under current and future microenvironmental temperatures.

Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology. 335, 499–511.

Arias, S. F. (2011). *Termorregulación y comportamiento forrajero de Phrynosoma orbiculare en el Arenal, Nicolás Romero, Estado de México*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Ballinger, R. E. y Schrank, G. D. (1970). Acclimation rate and variability of the critical thermal maximum in the lizard *Phrynosoma cornutum*. *Physiological Zoology*, 43, 19–22.

Bates, D., Macher, M., Bolker, B. M. y Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.

Bautista-del Moral, A. Palacios-Aguilar, R. y Santos-Bibiano, R. (2019). *Phrynosoma sherbrookei* (Sherbrooke’s Horned Lizard), Geographic Distribution. *Herpetological Review*, 50, 527–258.

Blouin-Demers, G. y Weatherhead, P. J. (2002). Habitat-specific behavioral thermoregulation by Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97, 59–68.

Brattstrom, B. H. (1965). Body temperatures of reptiles. *The American Midland Naturalist*, 73, 376–422.

Caetano, G., Santos, J. C. y Sinervo, B. (2017). Mapinguari. Recuperado el 20 de agosto, 2017 de: <http://github.com/gabrielhoc/Mapinguari>.

Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., et al. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 1–9.

Camacho, A., Rusch, T., Ray, G., Telemeco, R. S., Rodrigues, M. T. y Angilleta, M. J. (2018).

Measuring behavioral thermal tolerance to address hot topics in ecology, evolution, and conservation. *Journal of Thermal Biology*, 73, 71–79.

Ceballos, G., Ehrlich, P. R. y Dirzo, R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth

mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, 6089–6096.

Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. y Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts

of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024–1026.

Christian, K. A. (1998). Thermoregulation by the Short-Horned Lizard (*Phrynosoma douglassi*)

at high elevation. *Journal of Thermal Biology*, 23, 395–399.

Clusella-Trullas, S. y Chown, S. L. (2014). Lizard thermal trait variation at multiple scales: a

review. *Journal of Comparative Physiology B*, 184, 5–21.

Cooper, W. E., Vitt, L. J., Hedges, R. y Huey, R. B. (1990). Locomotor impairment and defense

in gravid lizards (*Eumeces laticeps*): behavioral shift in activity may offset costs of reproduction in an active forager. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 153–157.

Cooper, W. E., y Sherbrooke, W. (2010). Initiation of scape behavior by the Texas Horned

Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *Herpetologica*, 66, 23–30.

Cowles, R. B., y Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of

desert reptiles. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 83, 261–296.

- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. y Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6668–6672.
- Díaz de la Vega, A. H. (2006). *Estrategias de antidepredación y desempeño locomotor de dos especies hermanas de Sceloporus con diferente modo reproductor*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F.
- Díaz-Marín, C. A., Luría-Manzano, R. y Gutiérrez-Mayén, G. (2019). Body temperature of *Phrynosoma braconnieri* (Squamata: Phrynosomatidae) from a xeric scrubland in central Mexico. *Herpetological Review*, 50, 259–262.
- Diele-Viegas, L. M. y Duarte-Rocha, C. F. (2018). Unraveling the influences of Climate Change in Lepidosauria (Reptilia). *Journal of Thermal Biology*, 78, 401–414.
- Dzialowski, E. M. (2005). Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, 30, 317–334.
- García-Díaz, O., González-Hilario, S., Deloya, C. y Covarrubias-Melgar, D. (2014). Diversidad de escarabajos necrófagos del bosque templado: Chilapa. En C. Deloya y D. Covarrubias-Melgar (Eds.), *Escarabajos del estado de Guerrero (Coleoptera: Scarabaeoidea)* (pp. 117–124). D. F., México: S y G editores.
- Gilbert, A. L. y Miles, D. B. (2016). Food, temperature and endurance: effects of food deprivation on the thermal sensitivity of physiological performance. *Functional Ecology*, 30, 1790–1799.

- Guyer, C. y Linder, A. D. (1985). Thermal ecology and activity patterns of the Short-Horned Lizard (*Phrynosoma douglassi*) and the Sagebrush Lizard (*Sceloporus graciosus*) in southeastern Idaho. *Great Basin Naturalist*, 45, 607–614.
- Heath, J. E. (1962). Temperature-independent morning emergence in lizards of the genus *Phrynosoma*. *Science*, 138, 891–892.
- Hernández, A. (2008). *Inventario, uso y distribución del género Quercus en la Estacada, municipio de Tixtla, Guerrero*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero. Guerrero, Chilpancingo de los Bravo.
- Hernández, A. (2016). *Termorregulación y hábitat de Phrynosoma braconnieri en Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, CDMX.
- Hertz, P. E., Huey, R. B. y Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142, 796–818.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Hodges, W. L. (2002). *Phrynosoma systematics, comparative reproductive ecology, and conservation of a texas native*. Tesis de doctorado. The University of Texas at Austin. Texas, Austin.

- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology and the ecology of reptiles. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*, volumen 12 (pp. 25–92). London, New York, Paris, San Diego, San Francisco, São Paulo, Sydney, Tokyo y Toronto: Academic Press.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Álvarez Pérez, H. J. y Garland, T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceeding of the Royal Society B*, 276, 1939–1948.
- Huey, R. B. y Slantkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51, 363–384.
- Huey, R. B., y Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms—discussion of approaches. *American Zoologist*, 19, 357–366.
- Jayne, B. C. y Ellis, R. V. (1998). How inclines affect the escape behaviour of a Dune-Dwelling Lizard, *Uma scoparia*. *Animal Behaviour*, 55, 1115–1130.
- Kaufmann, J. S. y Bennett, A. F. (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. Shine, R. y Porter, W. P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 3835–3840.
- Kienast, F., Bolliger, J. y Zimmermann, N. E. (2012). Species distribution modeling (SDM) with GLM, GAM and CART. *Advanced Landscape Ecology*, 701: 1–16.

- Kubisch, E. L., Corbalán V., Ibarguengoytía, N. y Sinervo, B. (2015). Local extinction risk of three species of lizard from Patagonia as a result of global warming. *Canadian Journal of Zoology*, 94, 49–59.
- Lara-Reséndiz, R. A. (2017). Un análisis cuantitativo del estado de conocimiento de la ecofisiología térmica de reptiles en México. *Árido-Ciencia*, 1, 36–47.
- Lara-Reséndiz, R. A., Méndez-De la Cruz, F. R. y Gadsden, H. (2013). *Phrynosoma cornutum* (Texas Horned Lizard). Nocturnal activity behavior. *Herpetological Review*, 44, 326–327.
- Lara-Reséndiz, R. A., Jezkova, T., Rosen, P. C. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2014a). Thermoregulation during the summer season in the Goode’s Horned Lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia*, 35, 161–172.
- Lara-Reséndiz, R.A., Larraín-Barrios, B. C., Díaz de la Vega-Pérez, A. H. y Méndez-De la Cruz, F. R. (2014b). Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 885–897.
- Lara-Reséndiz, R. A., Arenas-Moreno, D. M., Beltrán-Sánchez, E., Gramajo, W., Verdugo-Molina, J., Sherbrooke, W. C. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2015a). Selected body temperature of nine species of Mexican Horned Lizards (*Phrynosoma*). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 275–278.
- Lara-Reséndiz, R. A., Gadsden, H., Rosen, P. C., Sinervo, B. y Méndez de la Cruz, F. R. (2015b). Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*, 48, 1–10.

- Lara-Reséndiz, R. A., Galina-Tessaro, P., Pérez-Delgadillo, A. G., Valdez-Villavicencio, J. H. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2019). Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902888.
- Lara-Reséndiz, R. A., García-Figueroa, R. y Ochoa-Jara, R. F. (2016). *Phrynosoma solare*. Nocturnal activity. *Mesoamerican Herpetology*, 3, 1010–1011.
- Lemos-Espinal, J. A., Rojas-González, R. I. y Zúñiga-Vega, J. J. (2005). *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. D. F., México: UNAM-CONABIO.
- López-Alcaide, S. y Macip-Ríos, R. (2011). Effects of climate change in amphibians and reptiles. En O. Grillo y G. Venora (Eds.), *Biodiversity loss in a changing planet* (pp. 163–184). Rijeka, Croacia: InTech.
- Mathies, T. y Martin, D. J. (2008). Overwintering site selection by Short-Horned Lizard (*Phrynosoma hernandesi*) in Northeastern Colorado. *Journal of Herpetology*, 42, 163–171.
- Mathies, T. y Andrews, R. M. (1997). Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: Why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology*, 11, 498–507.
- Muñoz, M. M., Stimola, M. A., Algar, A. C., Conover, A., Rodriguez, A. J., Landestoy, M. A., Bakken, G. S. y Losos, J. B. (2014). Evolutionary stasis and lability in thermal physiology in a group of tropical lizards. *Proceeding of the Royal Society B*, 281, 20132433.
- Nieto-Montes de Oca, A., Arenas-Moreno, D. M., Beltrán Sánchez, E. y Leaché, A. D. (2014). A new species of horned lizard (genus *Phrynosoma*) from Guerrero, México, with an updated multilocus phylogeny. *Herpetologica*, 70, 241–257.

- Perez-Delgadillo, A. G., Lara-Reséndiz, R. A., Valdez-Villavicencio, J. H., Arenas-Moreno, D. M., Domínguez-Guerrero, S. F., Galina-Tessaro, P. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2021). Thermal ecology of a thermophilic lizard *Callisaurus draconoides* through a latitudinal gradient. *Journal of Arid Environments*, 195, 104634
- Phillips, A. J. y Harlow, H. J. (1981). Elevation of upper voluntary temperatures after shielding the parietal eye of horned lizards (*Phrynosoma douglassi*). *Herpetologica*, 37, 199–205.
- Pianka, E. R. y Parker, W. S. (1975). Ecology of horned lizards a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia*, 1, 141–162.
- Pinch, F. C. y Claussen D. L. (2003). Effects of temperature and slope on the sprint speed and stamina of the Eastern Fence Lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology*, 37, 679–686.
- Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W. E., Sinervo, B. R., Caetano, G. H., Miles, D. B., Colli, G. R., Diele-Viegas, L. M., Fenker, J., Santos, J. C. y Werneck, F. P. (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.
- Powell, L. G. y Russell, A. P. (1985). Field thermal ecology of the Eastern Short-Horned Lizard (*Phrynosoma douglassi brevirostre*) in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 228–238.
- Prieto, A. A. y Whitford, W. G. (1971). Physiological responses to temperature in the horned lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma douglassii*. *Copeia*, 1971, 498–504.

- QU, Y., LI, H., GAO, J., XU, X. y JI, X. (2011). Thermal preference, thermal tolerance and the thermal dependence of digestive performance in two *Phrynocephalus* lizards (Agamidae), with a review of species studied. *Current Zoology*, 57, 684–700.
- Quintero, I. y Wiens, J. J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic-niche evolution among vertebrates species. *Ecology Letters*, 16, 1095–1103.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G., Kindermann, G., Nakicenovic, N. y Rafaj, P. (2011). RCP 8.5 – A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic Change*, 109, 33–57.
- Romero-Báez, O., Santos-Bibiano, R., Domínguez-Godoy, M. A., Miles, D. B. y Muñoz-Nolasco, F. J. (2020). Thermal ecophysiology of a native and an invasive gecko species in a tropical dry forest of Mexico. *Journal of Thermal Biology*, 90, 102607.
- Santos, R. (2015). *Aspectos reproductores de Phrynosoma sherbrookei (Squamata: Phrynosomatidae) en la localidad de Tenexatlajco, Chilapa de Álvarez, Guerrero*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero. Guerrero, Chilpancingo de los Bravo.
- Seebacher, F. y Franklin, C. E. (2005). Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 175, 533–541.
- Scott Newbold, T. A. (2005). Desert horned lizard (*Phrynosoma platyrhinos*) locomotor performance: the influence of Cheatgrass (*Bromus tectorum*). *The Southwestern Naturalist*, 50, 17–23.

Scott Newbold, T. A. y MacMahon, J. A. (2014). Determinants of habitat selection by Desert Horned Lizard (*phrynosoma platyrhinos*): the importance of abiotic factors associated with vegetation structure. *Journal of Herpetology*, 48, 306–316.

Sherbrooke, W. C. (2003). *Introduction to Horned Lizards of North America*. California, USA: University of California Press.

Sherbrooke, W. C. (2008). Antipredator responses by Texas Horned Lizards to two snake taxa with different foraging and subjugation strategies. *Journal of Herpetology*, 42, 145–152.

Sherbrooke, W. C. y Frost, S. K. (1989). Integumental chromatophores of a color-change, thermoregulating lizard, *Phrynosoma modestum* (Iguanidae; Reptilia). *American Museum Novitates*, 2943, 1–14.

Shine, R. (2003a). Effects of pregnancy on locomotor performance: an experimental study on lizards. *Oecologia*, 136, 450–456.

Shine, R. (2003b). Locomotor speeds of gravid lizards: placing ‘costs of reproduction’ within an ecological context. *Functional Ecology*, 17, 526–533.

Sinervo, B., Lara-Reséndiz, R. A., Miles, D. B., et al., (2017). Climate change and collapsing thermal niches of mexican endemic reptiles. *White paper for the environmental working group of the UC-Mexico initiative*.

Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F. R., Miles, D. B., et al., (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894–899.

Smith, G. R. y Ballinger, R. E. (2001). The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*, 3, 1–13.

- Romero-Báez O., Santos-Bibiano, R., Domínguez-Godoy, M. A., Miles, D. B. y Muñoz-Nolasco, F. J. (2020). Thermal Ecophysiology of a native and a non-native gecko species in a tropical deciduous forest of Mexico. *Journal of Thermal Biology*, 90: 102607.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., et al., (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Thomson. A. M., Calvin, K. V., Smith, S. J., Kyle, G. P., Volke, A., Patel, P., Delgado-Arias, S., Bond-Lamberty, B., Wise, M. A., Clarke, L. E. y Edmonds, J. A. (2011). RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109: 77–94.
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R. y Breiner, F. (2016). Package “Biomod2”: ensemble platform for species distribution modeling, R package versión 3.5.1. Disponible en línea <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/index.html>
- Urzúa, E. (2008). *Termorregulación de la lagartija vivípara Phrynosoma orbiculare (Squamata: Phrynosomatidae) en zonas de alta montaña*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Vanhooydonck, B. y Van Damme, R. (2003). Relationship between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behavior in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17, 160–169.
- Vicenzi, N., Corbalán, V., Miles, D., Sinervo, B. y Ibarngüengoytía, N. (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.

Virens, J. y Cree, A. (2019). Pregnancy reduces critical thermal maximum, but not voluntary thermal maximum, in a viviparous skink. *Journal of Comparative Physiology B*, 189, 611–621.

Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R. y Lemos-Espinal, J. A. (2012). Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology Notes*, 5, 361–364.

Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Oliver-López, L., Calderón-Méndez, M. E., González-Espinoza, J. E., Correa-Sánchez, F. y Montoya-Ayala, R. (2006). Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 22, 137–150.

Zar, J. H. (2000). *Biostatistical analysis, 5th edition*. New Jersey, USA: Prentice-Hall Inc.

APÉNDICE

Tabla A1. Parámetros estadísticos de los Modelos Lineales Mixtos (LMM) generados para contrastar las temperaturas corporales (T_b). Dentro de los paréntesis se encuentran los factores aleatorios y fuera de ellos los factores fijos por cada modelo.

Modelos	DF	AICc	Δ AICc
categoría (temporada)	8	681.0501	21.947101
categoría + temporada (LHC)	10	668.2797	9.176685
categoría + temporada (T_s)	10	661.9352	2.832215
categoría + temporada (T_a)	10	663.4884	4.385383
categoría + temporada ($T_s + T_a$)	11	659.1030	4.545319
categoría + temporada (LHC + $T_s + T_a$)	12	661.5654	2.462385

Tabla A2. Parámetros estadísticos de los Modelos Lineales Mixtos (LMM) generados para contrastar las temperaturas seleccionadas (T_{set}). Dentro de los paréntesis se encuentran los factores aleatorios y fuera de ellos los factores fijos por cada modelo.

Modelos	DF	AICc	Δ AICc
categoría + toma + temporada (individuo)	13	2875.878	51.617432
categoría + toma + temporada (individuo + LHC)	14	2834.128	9.868185
categoría + temporada (toma + individuo)	9	2865.572	41.311499
categoría + temporada (toma + individuo + LHC)	10	2824.260	42.164273

Tabla A3. Se muestran los valores medios \pm la desviación estándar, entre paréntesis el valor mínimo y máximo y el número de muestra de las temperaturas corporales (T_b), del sustrato (T_s), del aire (T_a), seleccionadas (T_{set}) y el intervalo de los intercuartiles de las T_{set} ($T_{set25-75\%}$ de manera general, por sexos y condición reproductora sin separación por temporadas. Todos los resultados son expresados en °C.

Categoría	T_b	T_s	T_a	T_{set}	$T_{set25-75\%}$
General	31.88 \pm 4.07 (22.30–38.90; <i>n</i> = 131)	27.80 \pm 4.51 (18.10–38.80; <i>n</i> = 131)	24.14 \pm 3.44 (17–34.50; <i>n</i> = 131)	36.14 \pm 2.91 (23.10–40.60; <i>n</i> = 83)	35–38
Machos	31.92 \pm 3.72 (22.60–38.80; <i>n</i> = 65)	27.68 \pm 4.29 (20.80–38.80; <i>n</i> = 65)	24.34 \pm 2.89 (19.50–32.40; <i>n</i> = 65)	36.44 \pm 2.90°C (23.10–40.60; <i>n</i> = 46)	35.50–38.30
Hembras no preñadas	32.18 \pm 4.99 (22.30–38.90; <i>n</i> = 36)	29.44 \pm 4.90 (18.10–37; <i>n</i> = 36)	29.67 \pm 3.87 (17–34.50; <i>n</i> = 36)	35.76 \pm 3.34 (23.80–40.20; <i>n</i> = 18)	34.40–38.20
Hembras preñadas	31.43 \pm 3.68 (24.10–38; <i>n</i> = 30)	26.08 \pm 3.90 (9.80–36.30; <i>n</i> = 30)	23.09 \pm 3.89 (17.50–33.20; <i>n</i> = 30)	35.78 \pm 2.39 (24.30–39.50; <i>n</i> = 19)	35–37.10

Figura A4. Se muestran las gráficas de los resultados agrupados por categorías únicamente de las correlaciones de Pearson entre la temperatura corporal (T_b) y temperaturas ambientales (T_s y T_a). Los puntos negros representan la correlación T_b-T_s y los puntos blancos T_b-T_a . A) Correlación de manera general, B) de machos, C) de hembras no preñadas y C) de hembras preñadas.

