

Ecología

Ecología térmica de dos especies de lagartijas del género *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) en México

Thermal ecology of two species of lizards genus Xenosaurus (Squamata: Xenosauridae) in Mexico

Victoria E. Cardona-Botero ^{a, *}, Guillermo A. Woolrich-Piña ^b y Héctor Gadsden ^c

^a Instituto de Ecología, A.C., Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México

^b Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla, Carretera Acuaco Zacapoaxtla Km. 8, Totoltepec, 73680 Zacapoaxtla, Puebla, México

^c Instituto de Ecología, A.C., Av. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México

*Autor para correspondencia: victoriaecardonab@gmail.com (V.E. Cardona-Botero)

Recibido: 21 marzo 2018; aceptado: 15 agosto 2019

Resumen

La temperatura es uno de los factores abióticos más importantes que afectan a los ectotermos, por lo que el estudio de la ecología térmica se ha convertido en un aspecto relevante en el conocimiento acerca de la fisiología y ecología de estos organismos. En el presente trabajo se analizaron aspectos básicos de la ecología térmica de 2 especies del género *Xenosaurus* (*X. grandis* y *X. fractus*) y su relación con variables ambientales como la temperatura del aire y del sustrato, en la región centro-oriente de México. Para ello, se realizaron salidas de campo en época cálida seca y de lluvia. A cada organismo se le registró la temperatura corporal (T_c), temperatura del aire (T_a) y temperatura del sustrato (T_s). Se encontró que la T_c de las 2 especies estuvo relacionada con la T_a y T_s . También se observaron diferencias en la T_c de las 2 especies entre épocas. Además, se encontró una T_c mayor en las hembras preñadas comparadas con las no preñadas de *X. fractus*. Las 2 especies son termoconformes y presentan diferencias en su ecología térmica debido a la relación con el hábitat contrastante.

Palabras clave: Termoconforme; Termorregulación; Estado reproductivo; Lagartijas de escamas tuberculares; Puebla; Veracruz

Abstract

Temperature is an important abiotic factor that affect ectotherms, so the study of thermal ecology has become a relevant aspect in the knowledge about the physiology and ecology of these organisms. Basic aspects on the thermal ecology for 2 species of the genus *Xenosaurus* (*X. grandis* and *X. fractus*) and their relationship with environmental variables such as air and substrate temperature in the central-eastern region of Mexico were analyzed. Field trips were made in the dry-warm and rainy season. Body temperature (T_b), air temperature (T_a) and substrate temperature (T_s) were recorded for each organism. Both T_b was correlated to the T_a and T_s . Differences in T_b of the 2 species between

seasons were observed. A higher T_b was found in pregnant females compared with non-pregnant females of *X. fractus*. Both species are thermoconformers and present differences in their thermal ecology related to the contrasting habitat.

Keywords: Thermoconformer; Thermoregulation; Reproductive stage; Knob-scaled lizard; Puebla; Veracruz

Introducción

La temperatura es uno de los factores abióticos más importantes que afectan a las especies y quizá sea el más agudo de todos (Allee y Park, 1939; Angilletta et al., 2002; Huey et al., 2010; Hutchinson, 1976; Hutchinson y Maness, 1979; Sinervo et al., 2010) debido a que afecta todos los aspectos de su rendimiento fisiológico (Hutchinson y Dupré, 1992). La temperatura puede influir en la distribución y ecología de los ectotermos, ya que ciertas especies durante su actividad regulan su temperatura dentro de un intervalo relativamente estrecho que corresponde al óptimo para su metabolismo, locomoción y otras funciones fisiológicas (Angilletta et al., 2002; Bowker y Johnson, 1980). Los ectotermos obtienen el control de la temperatura corporal combinando tanto el comportamiento como la fisiología (Bowker, 1984; Hertz et al., 1982; Huey, 1982). Por ello, los impactos de la variabilidad de temperatura ambiental sobre los individuos, dependen de la aclimatación, comportamiento termorregulador, selección del hábitat, cambio en los patrones de actividad diaria, cambios en reproducción y fenología (Deutsch et al., 2008; Huey y Slatkin, 1976; Huey et al., 2009; Kearney et al., 2009), y de su capacidad de dispersión para migrar debido a los cambios de su nicho térmico (Lara-Reséndiz et al., 2015). Por ésto, el estudio de la ecología térmica se ha convertido en un aspecto notable en el conocimiento sobre la fisiología y ecología de los ectotermos (Angilletta, 2009; Avery, 1982; Bartholomew, 1982; Sinervo et al., 2010).

Las estrategias de termorregulación en los reptiles van en un continuo desde el termoconformismo hasta la termorregulación activa (Huey y Slatkin, 1976). Algunas especies de lagartijas son predominantemente termoconformes, es decir, que mantienen temperaturas corporales similares a las del ambiente (Hertz et al., 1993; Huey y Slatkin, 1976), y otras son termorreguladoras precisas, las cuales pueden mantener sus temperaturas corporales por encima de la temperatura ambiental y cercanas a su temperatura preferida (Huey 1982). Incluso dentro de los géneros de lagartijas *Anolis* y *Liolaemus*, se presenta variación intragenérica en el comportamiento de termorregulación, con algunas especies termorreguladoras y otras termoconformes (Piantoni et al., 2016). De esta forma, se ha observado un patrón de distribución de la termorregulación, en el que cerca del ecuador y en altitudes bajas aumenta el termoconformismo, que lleva

a una capacidad limitada de adaptación a los cambios climáticos (Huey et al., 2009, 2012).

Los reptiles son uno de los grupos que ha sido afectado por el calentamiento global con cambios de distribución y desaparición de poblaciones locales (Barrows, 2011; Sinervo et al., 2010). Muchos reptiles tienen límites de tolerancia al calor más bajos que las temperaturas ambientales máximas en el sol y por lo tanto deben usar la termorregulación conductual para evitar el sobrecalentamiento en las horas o épocas más cálidas (Helmuth et al., 2005; Sunday et al., 2014). La mayoría de estos organismos dependerán cada vez más de la termorregulación conductual y disponibilidad de hábitats frescos para evitar el estrés por calor (Sunday et al., 2014). Aunque los refugios pueden favorecer la aclimatación en corto tiempo, comprometen el tiempo de actividad y la condición a largo tiempo de las especies (Piantoni et al., 2016). Los impactos del cambio climático, dependerán no solo del grado de calentamiento, sino también del número de especies en riesgo, su sensibilidad fisiológica y sus opciones para compensar por medio de comportamiento (Helmuth et al., 2005; Huey et al., 2003; Kearney et al., 2009). Conocer la ecología térmica de las especies y sus estrategias de termorregulación es de gran importancia para predecir las respuestas de los organismos al cambio climático (Lara et al., 2015; Williams et al., 2008).

En este proyecto, se estudiaron 2 especies de *Xenosaurus*, que es un género de lagartijas que habita en grietas u oquedades, principalmente de rocas sedimentarias, distribuido en montañas del este y sur de México en elevaciones de 200 a 2,600 m y presenta una estrategia de termorregulación termoconforme (Ballinger et al., 2000). Estas lagartijas tienen distribución fragmentada o insular, microendemismo, temperatura corporal que tiende a ser significativamente baja (con respecto a otras lagartijas), maduración sexual tardía, tamaño de camada pequeño, baja vagilidad (capacidad reducida para dispersarse) (Ballinger et al., 2000; Lemos-Espinal et al., 2012; Woolrich-Piña y Smith, 2012), áreas de actividad puntuales y son vulnerables ante la deforestación y cambio de uso de suelo, por lo que algunas de las especies y poblaciones han sido clasificadas por el gobierno mexicano como en peligro de extinción o amenazadas (Zúñiga-Vega et al., 2007).

En los últimos 20 años, el conocimiento sobre *Xenosaurus* en México se ha incrementado, especialmente sobre su ecología (Lemos-Espinal et al., 2003b, 2004;

Woolrich-Piña et al., 2012), demografía (Lemos-Espinal et al., 2003a; Rojas-González, Jones et al., 2008; Zamora-Ábrego et al., 2010), historia natural (Lemos-Espinal y Smith, 2005), crecimiento (Zúñiga-Vega et al., 2005), reproducción (Rojas-González, Zúñiga-Vega et al., 2008; Zamora-Ábrego et al., 2007; Zúñiga-Vega, 2011), dieta, dimorfismo sexual (García-Rico et al., 2015), ecología térmica (Gadsden y Woolrich-Piña, 2017; García-Rico et al., 2015) y evolución (Bhullar, 2010, 2011; Canseco-Márquez, 2005; Nieto-Montes de Oca et al., 2017, 2018). Sin embargo, las poblaciones tienen una distribución fragmentada y se requiere con premura más información de la ecofisiología de las especies de este género, que permita el mejor entendimiento de las estrategias de termorregulación que presentan distintas especies en diferentes hábitats y épocas del año, de manera que este conocimiento oriente los planes sobre la conservación de poblaciones potencialmente vulnerables (Ballinger et al., 2000). Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue analizar la temperatura corporal y su relación con variables ambientales, como la temperatura del aire y del sustrato de 2 especies de lagartijas vivíparas del género *Xenosaurus* (*Xenosaurus grandis* y *Xenosaurus fractus*) en la región oriente de México, teniendo en cuenta que se encuentran en diferentes hábitats y elevaciones. Además, para cada especie se evaluó si existe diferencia en las temperaturas corporales entre las épocas cálida seca y de lluvia, entre sexos y estados reproductivos.

Materiales y métodos

Xenosaurus grandis es una lagartija mediana (120 mm, longitud hocico-cloaca máxima (LHC)), distribuida en las zonas altas de Veracruz, Puebla y en Oaxaca al oeste del istmo de Tehuantepec (Nieto-Montes de Oca et al., 2017). Por otra parte, *X. fractus* (94.2-122.9 mm LHC) se distribuye en los municipios de Huehuetla y Xochitlán en las laderas de la sierra Madre Oriental, en la sierra Norte de Puebla, y se sugiere que su distribución se extiende más al sur hasta el municipio de Tlatlauquitepec, Puebla (Nieto-Montes de Oca et al., 2018). Las áreas de estudio para las especies fueron, para *X. grandis*, la localidad de Cuautlapan, en el municipio de Ixtaczoquitlan, Veracruz entre 1,050 y 1,150 m de elevación en bosque mesófilo secundario con relictos de cafetales; y para *X. fractus* fue en la localidad del Cerro Cabezón en Tlatlauquitepec, Puebla, entre los 1,900 y 2,170 m de elevación en un bosque de pino-encino. La figura 1 muestra la ubicación de los 2 sitios de muestreo.

De abril de 2016 a septiembre de 2017 se realizaron 4 salidas de campo, 2 en época cálida seca (marzo-mayo) y 2 en lluvias (junio-octubre). Se capturaron a mano un

total de 54 individuos de *X. grandis* y 54 de *X. fractus*, todas las lagartijas fueron liberadas después del registro de datos. A cada organismo se le registró la temperatura corporal (T_c) durante los primeros 20 segundos después de su captura, con un termómetro digital Fluke modelo 51-II con un sensor tipo K (± 0.1 °C) insertado 1 cm dentro de la cloaca. También se midió la temperatura del aire (T_a) a la sombra (1 cm arriba del sustrato donde el individuo fue observado por primera vez), la temperatura del sustrato (T_s) a la sombra (donde el individuo fue visto por primera vez), hora, LHC (mm), peso (g), sexo (macho o hembra adultos), estado reproductivo (hembra no preñada o hembra preñada), condición climática (nublado o soleado) y coordenadas geográficas con un sistema de posicionamiento global GPSmap 60CSx GARMIN.

Para analizar la relación de la T_c con la LHC y la masa corporal, así como la relación entre la T_s y T_a con la T_c se usaron regresiones lineales simples. Para comprobar las tendencias termorreguladoras o termoconformistas, se aplicó el criterio de Huey y Slatkin (1976), en el que una especie es termorreguladora cuando el valor de la pendiente de la regresión lineal de la T_c sobre la temperatura ambiental (T_a o T_s) es = 0 o cercano a éste; por otro lado, cuando una especie es termoconformista, el valor de la pendiente es 1 o cercano a este valor. Además, si la correlación de T_c vs. T_a es mayor en comparación con la correlación de T_c vs. T_s , entonces se asume que hay una tendencia del organismo a ser heliatermo, es decir, que captan el calor ambiental mediante la radiación solar directa. Si ocurre lo contrario, la tendencia es una estrategia de tigmotermia, captan el calor ambiental por contacto con el sustrato (conducción).

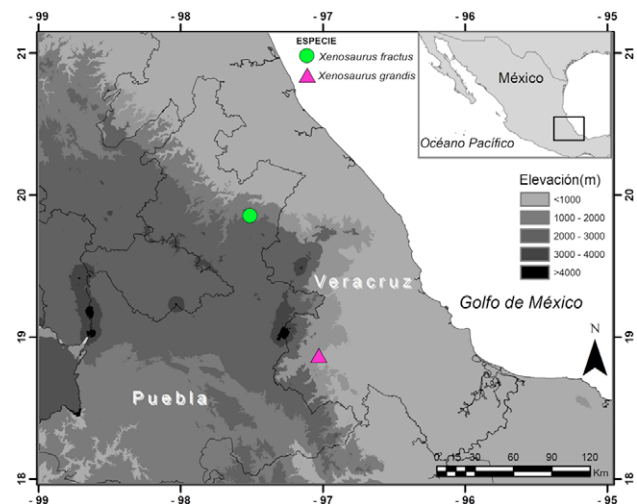


Figura 1. Distribución geográfica de las 2 poblaciones de *X. grandis* y *X. fractus*.

Las diferencias significativas de T_c entre los factores se probaron con un análisis de covarianza (Ancova). Se hicieron 3 modelos lineales: el primero incluyó a la especie como factor de efecto fijo y la T_a como covariable continua, para analizar diferencia entre especies; los otros 2 modelos incluyeron la época, sexo, estado reproductivo y condiciones climáticas como factores de efectos fijos y la T_a como covariable continua. Los resultados muestran los promedios \pm error estándar (EE), tamaño de muestra (n) y el intervalo entre el valor mínimo y máximo. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se probaron gráficamente con los residuales de los modelos. Todos los análisis fueron realizados usando el software R (R Development Core Team, 2017).

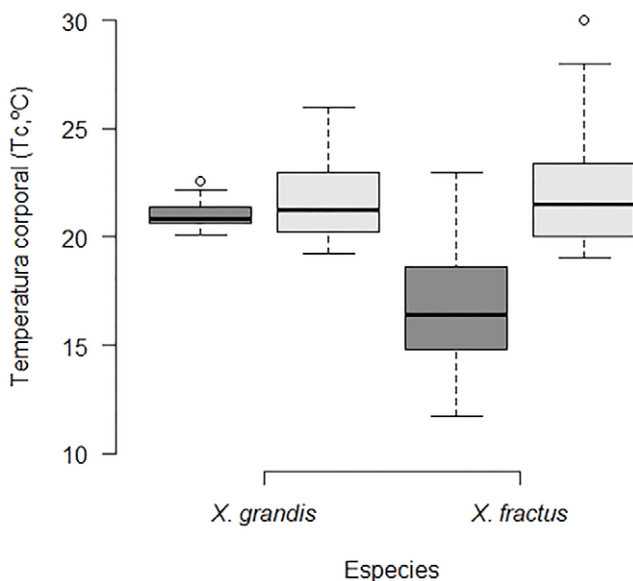


Figura 2. Boxplot de la temperatura corporal (T_c) en época de lluvia (gris oscuro) y época seca (gris claro) en las 2 especies *X. grandis* y *X. fractus*. La línea en el boxplot indica la mediana.

Resultados

El promedio de T_c de *X. grandis* en general fue de 21.4 ± 0.19 °C (intervalo 19.2-26 °C, n = 52), en lluvias fue de 21.0 ± 0.11 °C (intervalo 20.1-22.6 °C, n = 29) y en época de seca fue de 21.8 ± 0.42 °C (intervalo 19.2-26.0 °C, n = 23). Por otro lado, la T_c promedio de *X. fractus* en general fue de 19.12 ± 0.53 °C (intervalo 11.7-30 °C, n = 52), en época de lluvia fue de 16.9 ± 0.50 °C (intervalo 11.7-23 °C, n = 30) y en época de seca fue de 22.2 ± 0.62 °C (intervalo 19-30 °C, n = 22) (fig. 2).

La T_c de *X. grandis* fue significativamente mayor que la T_c de *X. fractus* ($F_{1,100} = 79.87$, $p < 0.0001$). Además, se encontraron diferencias significativas de las T_c entre las 2 épocas, para *X. grandis* ($F_{1,44} = 8.93$, $p = 0.005$) y *X. fractus* ($F_{1,46} = 122.14$, $p < 0.0001$). En *X. grandis* no se encontraron diferencias significativas de la T_c entre sexos ($F_{1,41} = 0.94$, $p = 0.34$) ni en la condición climática ($F_{1,44} = 2.09$, $p = 0.15$). En *X. fractus* no se encontraron diferencias significativas de la T_c entre sexos ($F_{1,36} = 0.58$, $p = 0.45$), pero si entre las hembras no preñadas y las hembras preñadas ($F_{1,21} = 73.03$, $p < 0.0001$) y en condición climática ($F_{1,46} = 63.46$, $p < 0.0001$). La tabla 1 muestra los promedios de T_c de los sexos y estados reproductivos de las 2 especies.

No se encontró una relación de T_c con LHC en ninguna de las especies (*X. grandis*: $T_c = 21.77 - 0.004LHC$, $R^2 = 0.0012$, $p = 0.81$; *X. fractus*: $T_c = 12.53 + 0.07LHC$, $R^2 = 0.05$, $p = 0.11$) o peso (*X. grandis*: $T_c = 21.41 - 0.002\text{peso}$, $R^2 = 0.0003$, $p = 0.91$; *X. fractus*: $T_c = 19.22 - 0.0005\text{peso}$, $R^2 = 0.0013$, $p = 0.99$). La T_c de *X. grandis* presentó una relación positiva y significativa con la T_a ($T_c = 3.88 + 0.83T_a$, $R^2 = 0.58$, $p < 0.0001$, fig. 3A) y con la T_s ($T_c = 4.52 + 0.80T_s$, $R^2 = 0.58$, $p < 0.0001$, fig. 3C) del microhábitat ocupado por las lagartijas. De igual manera, se encontró una relación positiva y significativa de la T_c de *X. fractus* con la T_a ($T_c = 3.33 + 0.87T_a$, $R^2 = 0.84$, $p < 0.0001$, fig. 3B) y con la T_s ($T_c = 2.63 + 0.91T_s$, $R^2 = 0.78$, $p < 0.0001$, fig. 3D).

Tabla 1

Promedios de T_c de los sexos y estados reproductivos de *X. grandis* y *X. fractus*. Se presentan los promedios \pm error estándar.

Especie	<i>X. grandis</i>				<i>X. fractus</i>			
	T_c	Intervalo T_c	T_a	T_s	T_c	Intervalo T_c	T_a	T_s
Macho	21.1 ± 0.29	(19.2-25.2)	20.9 ± 0.24	21.1 ± 0.23	19.2 ± 0.78	(14.2-23.6)	17.9 ± 0.87	17.9 ± 0.86
Hembra no preñada	21.5 ± 0.34	(20-26)	20.9 ± 0.31	21.0 ± 0.34	18.8 ± 0.8	(11.7-28)	18.3 ± 0.89	18.5 ± 0.83
Hembra preñada	-	-	-	-	27.1 ± 1.45	(25.5-30)	25.3 ± 2.43	23.1 ± 1.58

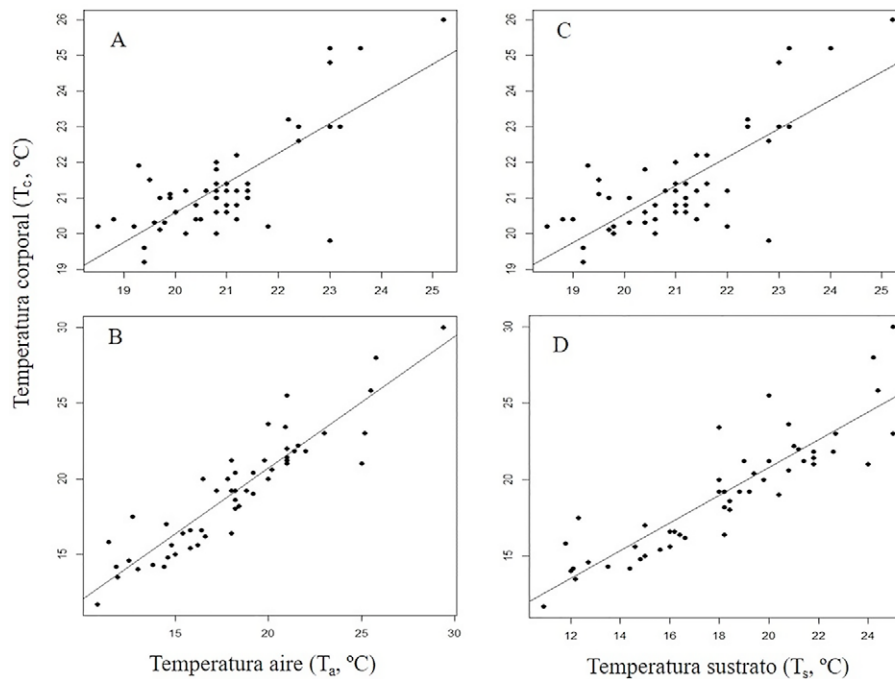


Figura 3. Regresiones lineales. Temperatura corporal vs. temperatura del aire para *X. grandis* (A) y para *X. fractus* (B). Temperatura corporal vs. temperatura del sustrato para *X. grandis* (C) y para *X. fractus* (D).

Discusión

De acuerdo con lo encontrado en este trabajo, *Xenosaurus grandis* y *X. fractus* se comportan como especies termoconformes, con una marcada relación en la T_c de las 2 especies con las temperaturas ambientales (T_a y T_s), como ha sido reportado para este género (Ballinger et al., 2000; Lemos-Espinal et al., 2012; Woolrich-Piña y Smith, 2012). La T_c promedio de *X. grandis* en las 2 épocas fue similar a la T_c reportada para *X. platyceps* (Lemos-Espinal et al., 2004) y *X. rectocollaris* (Alvarado-Hernández, 2017; Woolrich-Piña et al., 2012). El promedio de T_c de *X. fractus* en época de lluvia (16.9 °C) es uno de los más bajos que se han reportado para el género, junto

con *X. tzacualtipantecus* (García-Rico et al., 2015) y *X. phalaroanthereon* (Lemos-Espinal y Smith, 2005) (tabla 2).

Las 2 especies ganan calor tanto por tigmotermia como por heliotermia, ya que tienen una relación significativa de la T_c con la T_a y T_s (Huey y Slatkin, 1976). Esto se puede deber a que la T_a y T_s son muy similares en el microhábitat de estos reptiles, debido a que las condiciones de temperatura en la grieta se mantienen estables por las características físicas, como el ancho (entre 1-2cm) (Lemos-Espinal et al., 2004). Además, la T_c de *Xenosaurus* parece estar limitada por el sol que llega a la grieta y por la posición del cuerpo de la lagartija en la grieta (completamente adentro, cabeza afuera, extremidades anteriores afuera) (Lemos-Espinal et al., 1997, 2003b).

Tabla 2

Promedios e intervalos de temperatura corporal (T_c) de 4 especies de *Xenosaurus*.

Especie	Temperatura corporal T_c (°C)	Referencia
<i>X. platyceps</i>	20.6 (16.2-26.4)	Lemos-Espinal et al. (2004)
<i>X. rectocollaris</i>	23.2 (11.8-33.6).	Woolrich-Piña et al. (2012)
<i>X. tzacualtipantecus</i>	18.1 (14.6-26.8)	García-Rico et al. (2015)
<i>X. phalaroanthereon</i>	20.3 (14.6-32.8)	Lemos-Espinal y Smith (2005)

La T_c de *X. grandis* fue mayor que la de *X. fractus* en las 2 épocas, lo que se relaciona con las temperaturas microclimáticas (T_a y T_s) más baja en el hábitat de *X. fractus*. Sin embargo, *X. fractus* tiene un intervalo mayor de T_c de actividad que *X. grandis* que es más estrecho y estable. Esta diferencia se puede explicar por las condiciones del hábitat de cada especie debido a que la cobertura vegetal en las grietas del área de estudio de *X. fractus* es menor que el de *X. grandis*, por lo que el microclima en las grietas es más inestable y cambiante. Lo anterior se evidencia también por las diferencias significativas presentadas en las T_c de *X. fractus* según la condición climática (nublado, soleado). Se ha registrado que la altitud, la composición y estructura de la vegetación son determinantes en la calidad térmica del hábitat de las lagartijas y aunque la heterogeneidad térmica podría beneficiar la termorregulación de las lagartijas, en el caso de *X. fractus*, se debe tener en cuenta que esta variación de la temperatura también puede ser perjudicial, pues la T_c está influenciada en gran medida por la cobertura vegetal y estas lagartijas son menos comunes en grietas donde el bosque se ha perdido (Ballinger et al., 1995; Huey y Slatkin, 1976; Lara-Reséndiz et al., 2014; Lemos et al., 2003b).

Las diferencias significativas de la T_c entre épocas se pueden explicar porque los cambios estacionales en la temperatura ambiente influyen directamente en la temperatura corporal (Huey y Slatkin, 1976) y pueden influir en la eficiencia de la termorregulación (Piantoni et al., 2016). Además, debido al comportamiento termoconforme, las 2 especies cambian su T_c conforme cambia la temperatura del ambiente.

No se encontraron diferencias significativas entre las T_c de machos y hembras en ninguna de las especies. Solo se encontraron hembras preñadas de *X. fractus*, en donde se registraron diferencias significativas entre las T_c de hembras preñadas y no preñadas, presentando mayor T_c las hembras preñadas, como ha sido reportado para *X. rectocollaris* (Woolrich-Piña et al., 2012). Estos resultados sugieren que las hembras preñadas buscan microhábitats más cálidos y estables. En otras especies de lagartijas vivíparas, también ha sido reportado que las hembras preñadas mantienen T_c diferente a las hembras no preñadas, posiblemente para mejorar el ambiente de incubación, aumentar la sobrevivencia de su descendencia y evitar temperaturas críticas que conduzcan a anomalías en el desarrollo de la prole (Beuchat, 1986; Ji et al., 2007; Mathies y Andrews, 1997; Rock y Cree, 2003; Shine, 2006; Smith y Ballinger, 1994; Wapstra, 2000; Woolrich-Piña et al., 2012).

La termoconformidad mostrada por estas especies puede estar relacionada con su hábito de vivir en grietas, pues el

entorno térmico es homogéneo (García-Rico et al., 2015) y la T_c puede estar limitada por los rayos solares que llegan a la grieta (Lemos-Espinal et al., 1997, Woolrich-Piña et al., 2012). Esta característica de ser termoconformes y vivíparas, sugiere que pueden ser susceptibles al incremento de la temperatura por el cambio climático (Berriozábal-Islas et al., 2018; Huey et al., 2009; Piantoni et al., 2016; Sinervo et al., 2010). Debido a que altas T_c pueden comprometer el desarrollo del embrión causando muerte y deformidad, las hembras preñadas deben garantizar que los embriones estén expuestos a un intervalo adecuado de temperaturas durante el desarrollo, en ambientes térmicos ideales o manteniendo conductualmente la temperatura corporal, que depende de la disponibilidad de refugios (Andrews et al., 1997; Beuchat, 1988). Es importante considerar que estos organismos muestran un intervalo amplio de T_c , por lo que posiblemente están respondiendo al cambio de temperatura, siempre y cuando se conserve su hábitat con la cobertura vegetal adecuada. En este sentido, Berriozábal-Islas et al. (2018), en un análisis del nicho térmico para algunas especies del género *Xenosaurus*, en el presente y en escenarios futuros de cambio climático, sugieren que ocurrirá una disminución sustancial del hábitat adecuado para todas las especies hacia el año 2070.

En conclusión, las 2 especies son termoconformes y presentan diferencias en su ecología térmica que están relacionadas con el hábitat contrastante. La T_c fue diferente entre especies, épocas y estados reproductivos. Además, se encontró una T_c mayor en las hembras preñadas comparadas con las no preñadas de *X. fractus*. El intervalo de T_c presentado por las 2 especies y la variación de T_c entre los hábitats y épocas, es una evidencia de cómo responden las especies a los cambios en la temperatura ambiental y sugiere que estos organismos soportan un amplio intervalo de temperaturas, lo que podría ser positivo desde el punto de vista de la conservación de las especies, ante el cambio climático. Sin embargo, es necesario realizar más estudios fisiológicos y proyecciones de modelos de distribución de especies en los que se incluyan las temperaturas preferidas y críticas, para entender mejor cómo estos organismos pueden responder al calentamiento global. También es indispensable considerar el cambio del uso del suelo como una de las mayores amenazas para este grupo debido a que son organismos térmicamente especializados.

Agradecimientos

Al Conacyt por la beca otorgada a V. Cardona-Botero, por el proyecto 270547, TecNM proyecto 5293.19-P, y a los proyectos internos del ITSZacapoxtla PI-LB concedido a GAWP. Al Instituto de Ecología, A.C. y al Instituto Tecnológico Superior de Zacapoxtla por su

apoyo para la realización del proyecto. A Eduardo Pineda, Gamaliel Castañeda y Roger Guevara por sus aportes a este trabajo. A Rafael Lara y a los dos revisores anónimos por la revisión del artículo. Finalmente, al grupo de trabajo del laboratorio de herpetología y ecofisiología del Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla, en especial a Adán Alvarado, Jonathan Olvera y Sonia Márquez, y a la familia Cerón por su apoyo en el campo.

Referencias

- Allee, W. C. y Park, T. (1939). *Concerning ecological principles*. *Science*, 89, 166–169. <https://doi.org/10.1126/science.89.2304.166>
- Alvarado-Hernández, A. (2017). *Estudio comparativo sobre la ecología y eficiencia térmica de Xenosaurus*. cf. *tzacualtipantecus* y *Xenosaurus rectocollaris* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Puebla, México (Tesis). Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla. Puebla, México.
- 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. <https://doi.org/10.2307/1447845>
- Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, USA.
- Angilletta, M. J., Jr., Niewiarowski, P. H. y Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249–268. [https://doi.org/10.1016/s0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/s0306-4565(01)00094-8)
- Avery, R. A. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. En C. Gans y F. H. Pough (Eds). *Biology of the Reptilia* (pp. 93–166). New York: Academic press.
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, J. A., Sanoja-Sarabia, S. y Coady, N. A. (1995). *Ecological observations of the lizard, Xenosaurus grandis in Cuautlapan, Veracruz, Mexico*. *Biotropica*, 27, 128–132. <https://doi.org/10.2307/2388910>
- Ballinger, R. E., Smith, G.R. y Lemos-Espinal, J. A. (2000). *Xenosaurus* (Gray). *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 712, 1–3.
- Barrows, C. W. (2011). Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments*, 75, 629–635. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.018>
- Bartholomew, G. A. (1982). *Physiological control of temperature*. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia* (pp. 167–211). New York: Academic press.
- Berriozábal-Islas, C., Mota-Rodríguez, J. F., Ramírez-Bautista, A., Becerra-López, J. L. y Nieto-Montes de Oca, A. (2018). Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Ecology and Evolution*, 2018, 1–12. <https://doi.org/10.1002/ece3.4200>
- Beuchat, C. A. (1986). Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia*, 1986, 971–979. <https://doi.org/10.2307/1445294>
- Beuchat, C. A. (1988). Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13, 135–142. [https://doi.org/10.1016/0306-4565\(88\)90024-1](https://doi.org/10.1016/0306-4565(88)90024-1)
- Bhullar, B. A. S. (2010). Cranial osteology of *Exostinus serratus* (Squamata: Anguimorpha), fossil sister taxon to the enigmatic clade *Xenosaurus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159, 921–953. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00573.x>
- Bhullar, B. A. S. (2011). The power and utility of morphological characters in systematics: a fully resolved phylogeny of *Xenosaurus* and its fossil relatives (Squamata: Anguimorpha). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 160, 65–181. <https://doi.org/10.3099/0027-4100-160.3.65>
- Bowker, R. G. (1984). Precision of thermoregulation of some African lizards. *Physiological Zoology*, 57, 401–412. <https://doi.org/10.1086/physzool.57.4.30163342>
- Bowker, R. G. y Johnson, O. W. (1980). Thermoregulatory precision in three species of whiptail lizards (Lacertilia: Teiidae). *Physiological Zoology*, 53, 176–185. <https://doi.org/10.1086/physzool.53.2.30152581>
- Canseco-Márquez, L. (2005). *Filogenia de las lagartijas del género Xenosaurus Peters (Sauria: Xenosauridae) basada en morfología externa (Tesis de maestría)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Deutsch, C. A., Tewksbur, 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Gadsden, H. y Woolrich-Piña, G. (2017). *Xenosaurus* (Knobscaled lizards). Preferred body temperature. *Herpetological Review*, 48, 792–793.
- García-Rico, J., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A. y Woolrich-Piña, G. A. (2015). Thermal ecology, sexual dimorphism, and diet of *Xenosaurus tzacualtipantecus* from Hidalgo, Mexico. *Western North American Naturalist*, 75, 209–217. <https://doi.org/10.3398/064.075.0209>
- Helmuth, B., Kingsolver, J. G. y Carrington, E. (2005). Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annual Review of Physiology*, 67, 177–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.67.040403.105027>
- Hertz, P. E., Huey, R. B. y Nevo, E. (1982). Fight versus flight-body-temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, 30, 676–679. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(82\)80137-1](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(82)80137-1)
- 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. <https://doi.org/10.1086/285573>

- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia* (pp. 25–91). New York: Academic press.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Perez, H. J. A. et al. (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 1939–1948. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>
- Huey, R. B., Hertz, P. E. y Sinervo, B. (2003). Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, 161, 357–366. <https://doi.org/10.1086/346135>
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., Jess, M., Williams, S. E. et al. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 1665–1679. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>
- Huey, R. B., Losos, J. B. y Moritz, C. (2010). Are lizards toast? *Science*, 328, 832–833. <https://doi.org/10.1126/science.1190374>
- Huey, R. B. y Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51, 363–384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- Hutchinson, V. H. (1976). *Factors influencing thermal tolerance of individual organisms*. En G. W. Esch y R. W. McFarlane (Eds.), *Thermal ecology* (pp. 10–26). Georgia: U.S. National Technical Information Service.
- Hutchinson, V. H. y Dupré, R. K. (1992). Thermoregulation. En M. E. Feder y W. W. Burggren. *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 206–249). Chicago: University of Chicago Press.
- Hutchinson, V. H. y Maness, J. D. (1979). The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. *American Zoologist*, 19, 367–384.
- Ji, X., Lin, C. X., Lin, L. H., Qiu, Q. B. y Du, Y. (2007). Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1037–1045. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01296.x>
- 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>
- Lara-Reséndiz, R. A., Gadsden, H., Rosen, P. C., Sinervo, B. y Méndez-De La Cruz, F. (2015). Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*, 48, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.11.010>
- Lara-Reséndiz, R. A., Larraín-Barrios, B. C., Díaz de la Vega-Pérez, A. H. y Méndez-de la Cruz, F. R. (2014). 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. <https://doi.org/10.7550/rmb.42249>
- Lemos-Espinal, J. A. y Smith, G. R. (2005). Natural history of *Xenosaurus phalaroanthereon* (Squamata: Xenosauridae), a knob-scaled lizard from Oaxaca, Mexico. *Phyllomedusa*, 4, 133–137. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i2p133-137>
- Lemos-Espinal, J. A., Smith G. R. y Ballinger, R. E. (1997). Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice-dwelling lizard from Tamaulipas, México. *Herpetological Natural History*, 5, 181–186
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. y Ballinger, R. E. (2003a). Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in Mexico. *Biotropica*, 35, 240–249. <https://doi.org/10.1646/02090>
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. y Ballinger, R. E. (2003b). Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, México. *Journal of Herpetology*, 37, 192–196. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2003\)037\[0192:coxgaa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2003)037[0192:coxgaa]2.0.co;2)
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. y Ballinger, R. E. (2004). Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia*, 25, 204–210. <https://doi.org/10.1163/1568538041231166>
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. y Woolrich-Piña, G. A. (2012). *The family Xenosauridae in Mexico*. Rodeo, New Mexico: ECO Herpetological Publishing and Distribution.
- 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. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00119.x>
- Nieto-Montes de Oca, A., Barley, A. J., Meza-Lázaro, R. N. y García-Vázquez, U. O. (2017). Phylogenomics and species delimitation in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 106, 241–253. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.11.002>
- Nieto-Montes de Oca, A., Sánchez-Vega, H. y Durán-Fuentes, I. (2018). A new species of knob-scaled lizard (Xenosauridae, *Xenosaurus*) from the Sierra Madre Oriental of Puebla, Mexico. *Zookeys*, 737, 141–160. <https://doi.org/10.3897/zookeys.737.15095>
- Piantoni, C., Navas, C. A. e Ibarguengoytia, N. R. (2016). Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology. *Animal Conservation*, 19, 391–400. <https://doi.org/10.1111/acv.12255>
- R Core Team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Disponible en <https://cran.r-project.org/bin/windows/base>
- Rock, J. y Cree, A. (2003). Intraspecific variation in the effect of temperature on pregnancy in the viviparous gecko *Hoplodactylus maculatus*. *Herpetologica*, 59, 8–22. [https://doi.org/10.1655/0018-0831\(2003\)059\[0008:iviteo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1655/0018-0831(2003)059[0008:iviteo]2.0.co;2)

- Rojas-González, R. I., Jones, C. P., Zúñiga-Vega, J. J. y Lemos-Espinal, J. A. (2008). Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squatnata: Xenosauridae): a comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia*, 29, 245–256. <https://doi.org/10.1163/156853808784124992>
- Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J. y Lemos-Espinal, J. A. (2008). Reproductive variation of the lizard *Xenosaurus platyceps*: comparing two populations of contrasting environments. *Journal of Herpetology*, 42, 332–336. <https://doi.org/10.1670/07-258.1>
- Shine, R. (2006). Is increased maternal basking an adaptation or a pre-adaptation to viviparity in lizards? *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 305, 524–535. <https://doi.org/10.1002/jez.a.291>
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M. et al. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Smith, G. R. y Ballinger, R. E. (1994). Temperature relationships in the high-altitude viviparous lizard, *Sceloporus jarrovi*. *American Midland Naturalist*, 131, 181–189. <https://doi.org/10.2307/2426621>
- Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T. et al. (2014). Thermalsafety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 111, 5610–5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>
- Wapstra, E. (2000). Maternal basking opportunity affects juvenile phenotype in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, 14, 345–352. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00428.x>
- Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A. y Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *Plos Biology*, 6, 2621–2626. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060325>
- Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Oliver-López, L. y Smith, G. R. (2012). Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 57, 157–161. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-57.2.157>
- Woolrich-Piña, G. A. y Smith, G. R. (2012). A new species of *Xenosaurus* from the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Herpetologica*, 68, 551–559. <https://doi.org/10.1655/herpetologica-d-12-00018>
- Zamora-Ábrego, J. G., Ghang, Y. M., Zúñiga-Vega, J. J., Nieto-Montes de Oca, A. y Johnson, J. B. (2010). Demography of a knob-scaled lizard in northeastern Queretaro, Mexico. *Herpetologica* 66, 39–51. <https://doi.org/10.1655/09-005.1>
- Zamora-Ábrego, J. G., Zúñiga-Vega, J. J. y Nieto-Montes de Oca, A. (2007). Variation in reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *Journal of Herpetology*, 41, 630–637. <https://doi.org/10.1670/06-266.1>
- Zúñiga-Vega, J. J. (2011). Estimating potential reproductive costs in the survival of a xenosaurid lizard. *Herpetological Journal*, 21, 117–129.
- Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J.A. y Pérez-Trejo, M. E. (2005). Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, Mexico. *Journal of Herpetology*, 39, 433–443. <https://doi.org/10.1670/202-04a.1>
- Zúñiga-Vega, J. J., Valverde, T., Rojas-González, R. I. y Lemos-Espinal, J. A. (2007). Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia*, 2007, 324–335. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2007\)7\[324:aotpdo\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2007)7[324:aotpdo]2.0.co;2)