



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

Thermal quality along an altitudinal gradient for a lizard community in Sierra del Ajusco and Pedregal de San Ángel, Mexico

Rafael A. Lara-Reséndiz^{1,2✉}, Bárbara C. Larraín-Barrios³, Aníbal H. Díaz de la Vega-Pérez^{1,3} y Fausto R. Méndez-De la Cruz¹

¹Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-515, 04510 México, D. F., México.

²Department of Ecology and Evolutionary Biology, Earth and Marine Sciences Building A316, University of California. Santa Cruz, CA. 95064, USA.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología-Unidad Hermosillo, Universidad Nacional Autónoma de México. Blvd. Luis Donaldo Colosio y Sahuaripa s/n, Col. Los Arcos, 83250 Hermosillo, Sonora, México.

✉ rafas.lara@gmail.com

Resumen. Se evaluó y comparó la calidad térmica del hábitat para una comunidad de lagartijas (9 especies) en un gradiente altitudinal (2 320-3 530 m) en la sierra del Ajusco y Pedregal de San Ángel para determinar si los ambientes térmicos diferentes pueden definir límites de distribución y termorregulación. Se seleccionaron 6 sitios diferentes en altitud y tipo de vegetación para monitorear la temperatura operativa ambiental. Se calculó la calidad térmica mediante la desviación de la temperatura operativa con respecto al intervalo de temperaturas seleccionadas por las lagartijas. Los resultados sugieren 3 tendencias: 1) la temperatura operativa y calidad térmica fueron más altas en los sitios más bajos (2 320 y 2 540 m) con matorral xerófilo; 2) los valores más bajos fueron registrados en los sitios con cobertura vegetal densa con bosque de pino (2 870 y 3 220 m); 3) las zonas abiertas (3 000 y 3 530 m) de pastizal alpino tuvieron valores medios de temperatura operativa y calidad. Estos resultados sugieren que la altitud y el tipo de vegetación tienen influencia en la calidad térmica y los trabajos sobre ecología térmica deben realizarse en varias escalas espaciales para entender los factores involucrados en el nicho térmico y en la termorregulación.

Palabras clave: alta elevación, ambiente templado, nicho térmico, oferta térmica, temperatura corporal seleccionada, temperatura operativa.

Abstract. We evaluated and compared the thermal quality for a lizard community (9 species) in Sierra del Ajusco and Pedregal de San Ángel (central Mexico) along an altitudinal gradient (2 320-3 530 m) to determine whether different thermal environments may be influencing species distribution and thermoregulatory behavior. Six areas that differ in elevation and vegetation type are chosen to survey environmental operative temperatures. Habitat thermal quality is estimated from the mean deviation of operative temperatures from lizards' selected thermal range. Results indicate 3 key findings: 1) operative temperature and thermal quality are higher at lower elevations (2 320 and 2 540 m), where xeric scrub vegetation was abundant; 2) thermal quality is lowest in closed-canopy pine forest (2 870 and 3 220 m); and 3) intermediate values of operative temperature and thermal quality are observed in open grassland habitat (3 000 and 3 530 m). These results support our hypothesis that elevation and vegetation type affect thermal quality and we conclude that thermal ecology studies should be conducted at multiple spatial scales to gain a better understanding of factors influencing the thermal niche and thermoregulatory profiles.

Key words: high elevation, temperate environment, thermal niche, thermal offer, selected body temperature, operative temperature.

Introducción

El hábitat ha sido definido como la suma de factores bióticos y abióticos que una especie requiere para perpetuar su presencia; asimismo, la calidad del hábitat es la capacidad del ambiente para proveer las condiciones apropiadas para la persistencia de un individuo y de su población (Hall et al., 1997). Las variables que influyen directamente en la calidad del hábitat se dividen en bióticas (interacciones intra e interespecíficas; e.g., tipo de vegetación o la cantidad de presas y depredadores) y abióticas o físicas (e.g., sitios de percha, porcentaje de rocas, pendiente del terreno, disponibilidad de refugios, pH, salinidad, temperatura, etc.). En esta última categoría, los factores térmicos en la escala espacio-temporal influyen sobre la calidad de los ambientes que utilizan los organismos ectotermos debido a su dependencia térmica (Huey, 1991; Díaz, 1997; Angilletta, 2009).

Estudios previos en reptiles sugieren que si la temperatura ambiental difiere de los umbrales máximos o mínimos de tolerancia, ésta puede afectar diversos rasgos relacionados con la reproducción (Cowles y Burleson, 1944; Licht, 1965; Beuchat, 1988), la morfología (Andrews et al., 2000; Ji et al., 2002), la conducta (Wapstra et al., 2004; Cadena y Tattersall, 2009), el rendimiento fisiológico (Huey, 1991; Huey 2003), la distribución (Deutsch et al., 2008; Chen et al., 2011; López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011), e incluso, en casos extremos, causar la extinción de poblaciones (Sinervo et al., 2010). Por lo tanto, es importante evaluar la calidad térmica del hábitat con métodos eficientes que permitan cuantificar la regulación de la temperatura corporal (T_c) con mayor precisión (Hertz et al., 1993; Kearney y Predavec, 2000; Seebacher y Shine, 2004; Blouin-Demers y Nadeau, 2005) y explorar la oferta térmica disponible en los distintos microhábitats (Huey, 1991; Díaz, 1997). Un procedimiento eficaz consiste en calcular el índice de calidad térmica (d_e) propuesto por Hertz et al. (1993) mediante el uso de variables ecofisiológicas. Primero, empleando el intervalo de temperatura corporal “preferida” o seleccionada (T_{sel}) por los organismos, bajo condiciones de laboratorio en ausencia de limitantes ambientales (Dawson, 1975). Además, este protocolo utiliza la distribución de temperaturas operativas (T_o) del ambiente a nivel de microhábitats; las cuales predicen la T_c experimentada por animales no termorreguladores en el hábitat (Bakken, 1992). La T_o puede medirse con modelos biofísicos similares en forma y tamaño al organismo de estudio y, de esta forma, estimar la transferencia de calor por convección, conducción y radiación entre el medio físico y el animal (Dzialowski, 2005). Por lo tanto, el índice de calidad térmica d_e indica el grado en que la T_o del hábitat difiere de la T_{sel} del individuo.

Actualmente, los patrones de distribución de las especies de ectotermos han sido afectados por el cambio climático global, debido al aumento en la temperatura máxima diaria (Deutsch et al., 2008; Chen et al., 2011; López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011). En consecuencia de ello, 2 respuestas naturales compensatorias son esperadas: las especies pueden migrar hacia ambientes térmicamente más favorables o pueden adecuarse a los cambios mediante procesos de plasticidad conductual, fisiológica, o bien, por nuevas adaptaciones. No obstante, si ninguna de estas respuestas se desarrolla de forma exitosa, la falta de ajuste con el ambiente producirá la reducción de la adecuación, con el subsecuente colapso demográfico y la extinción local (Sinervo et al., 2010). Como resultado de esta variabilidad en las respuestas, hoy se conocen evidencias de cambios en la distribución de varias especies de reptiles mexicanos (Ballesteros-Barrera et al., 2007; Barrows, 2011; Sinervo et al., 2011; Gadsden et al., 2012; Güizado-Rodríguez et al., 2012; Sinervo et al., 2010).

En otros estudios se ha propuesto que los reptiles son más sensibles a temperaturas extremas durante la reproducción, debido a que el periodo de actividad se acorta cuando la T_o es superior a la T_{sel} , y en consecuencia, la ganancia neta de energía es insuficiente para las hembras en la época de reproducción (Dunham, 1993; Huey et al., 2010, ver Kearney, 2013); también, porque el desarrollo embrionario óptimo sucede en intervalos de temperatura específicos (Beuchat, 1988; Mathies y Andrews, 1997). Asimismo, se ha propuesto que las especies más afectadas por el cambio climático podrían ser aquellas que se distribuyen en zonas de gran altitud o “islas”, donde el cambio climático es más rápido y la migración hacia nuevos hábitats favorables está limitada por la altitud de las montañas y por la capacidad de dispersión de las especies (Sinervo et al., 2010). También se ha documentado que el incremento en la temperatura ambiental puede favorecer rasgos de historia de vida en lagartijas de grandes altitudes, como incrementar el tamaño corporal en todas las clases de edad (Chamailé-Jammes et al., 2006). Atendiendo estas consideraciones, es fundamental evaluar la calidad térmica en ambientes de alta montaña, sobre todo, para organismos ectotermos tomando en cuenta la variación espacio-temporal, con el objeto de determinar el potencial de migración y/o movilidad entre los diferentes pisos altitudinales.

Desafortunadamente, son pocos los estudios sobre biología térmica que se han centrado en describir las características térmicas del hábitat y microhábitat tomando en cuenta la variación espacial, por ejemplo, en gradientes altitudinales (Carothers et al., 1998; Gvozdk y Castilla, 2001; Huey et al., 2003; Ibarguengoytia et al., 2008). Como consecuencia, es difícil determinar los efectos potenciales de la modificación del hábitat en términos

de su calidad térmica. Por esta razón, en este estudio se explora el efecto de la calidad térmica del hábitat sobre la distribución altitudinal de una comunidad de lagartijas con diferentes intervalos de altitud en un ambiente de alta montaña. En conjunto, la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel representan un buen modelo de estudio debido a su gradiente altitudinal y térmico, a la variabilidad de microhábitat y vegetación (Castillo-Argüero et al., 2009; Siebe, 2009), a los cambios en los regímenes climáticos (García-Aguirre et al., 2007; Velázquez et al., 2010) y por su alta abundancia y diversidad herpetofaunística (Uribe-Peña et al., 1999; Méndez-De la Cruz et al., 2009; Ramírez-Bautista et al., 2009). Estas condiciones proporcionan la oportunidad de examinar la calidad térmica del hábitat para diferentes especies de lagartijas, quienes presentan patrones de distribución altitudinal bien definidos y requerimientos térmicos específicos. En consecuencia, los objetivos fueron: *a*) cuantificar la calidad térmica del hábitat a lo largo de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas, y *b*) comparar la calidad térmica disponible en diferentes altitudes con el fin de identificar distintos niveles de calidad dentro de las áreas de distribución de las especies.

Materiales y métodos

Sitios de estudio y tipos de vegetación. El trabajo de campo se llevó a cabo en la ladera noreste de la sierra del Ajusco (19°12'24.58" N, 99°16'41.13" O) hasta el Pedregal de San Ángel (19°19'15.30" N, 99°11'27.66" O) al suroeste

de la Ciudad de México (Fig. 1). El área forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana, la cual cruza el país de oeste a este en la latitud 19 Norte (Siebe, 2009). El clima es templado y húmedo, con promedio de precipitación anual de 1 340 mm y la temperatura anual media de 8.1° C (García, 1973; García-Aguirre et al., 2007).

Se seleccionaron 6 sitios de estudio separados por ~200 m de altitud en un gradiente desde los 2 320 hasta 3 530 m snm (Fig. 1). Las características físicas y geográficas de cada uno se muestran en el Cuadro 2, así como sus altitudes correspondientes. Todos los sitios se ubicaron en la ladera noreste de la sierra del Ajusco ya que ésta es más húmeda, debido a factores ambientales como exposición a la radiación solar (Auslander et al., 2003), mayores precipitaciones provocadas por el efecto de sombra orográfica del volcán y a los vientos predominantes del noreste (Rzedowski, 2006; García-Aguirre et al., 2007). En todos los sitios hay rocas basálticas y derrames volcánicos que sirven como refugio a la herpetofauna local. La vegetación está constituida de diferentes comunidades vegetales con respecto a la exposición, pendiente y altitud. El zacatonal alpino se presenta entre los 3 300 y 3 900 m. y dominan las gramíneas *Festuca amplissima* y *Muhlenbergia macroura*. Los bosques de coníferas se presentan sobre los 2 400 m de altitud, al igual que los bosques mixtos de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. (Velázquez et al., 2010). La composición de especies dominantes en la zona de bosque zacatonal que dominan los estratos bajos de la vegetación. Las principales especies son *Calamagrostis tolucensis*,

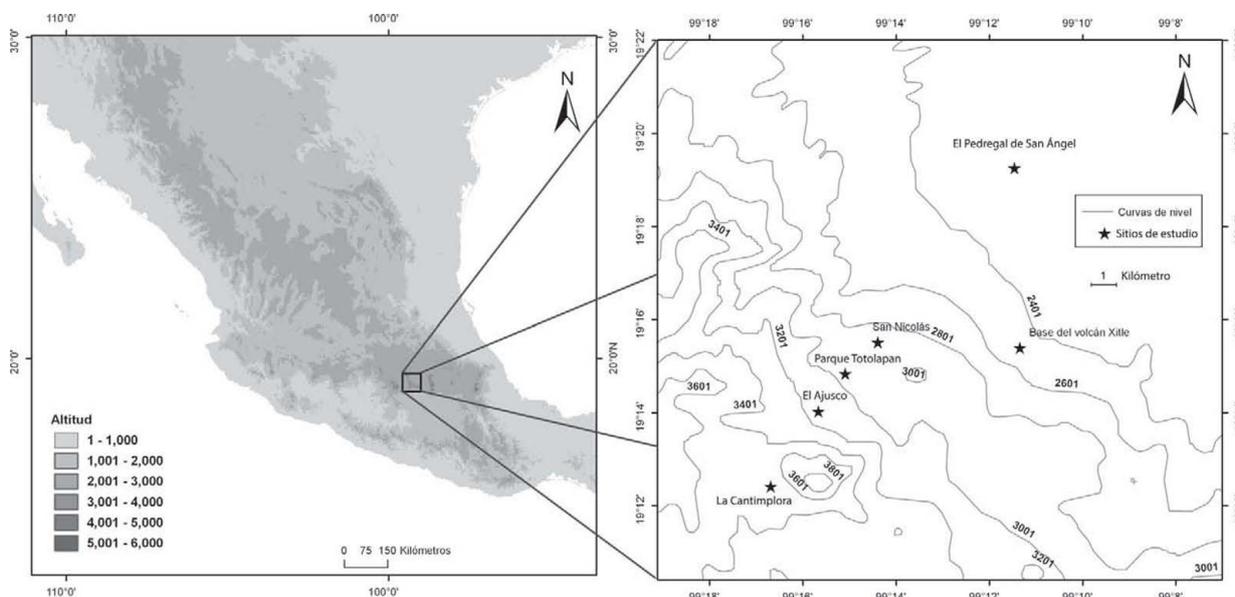


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la sierra del Ajusco y Pedregal de San Ángel, Distrito Federal, México.

M. macroura, *Pinus hartwegi*, *Abies religiosa*, *Pinus montezumae*, *Solanum cermtessi*, *Senecio angulifolius* y *Senecio barba-johannis*, siendo las 2 últimas indicadoras de perturbación (García-Aguirre et al., 2007). Bajo los 2 500 m, las comunidades cambian para dar paso al matorral xerófilo. Este sistema de matorral, propio del Pedregal de San Ángel, se encuentra dominado por especies herbáceas, principalmente anuales, pocos arbustos y en menor medida elementos arbóreos, que no superan los 4 m de altura (Castillo-Argüero et al., 2009; Velázquez et al., 2010). Entre las especies más representativas se encuentran *Buddleia cordata*, *Echeveria gibbiflora*, *Bromus carinatus*, *Verbesina virgata*, *Muhlenbergia robusta* y varias especies de herbáceas exóticas y nativas, aunque la composición florística del Pedregal de San Ángel es altamente variable dadas las condiciones topográficas propias de la formación (Rzedowski, 2006; Castillo-Argüero et al., 2009).

Especies consideradas en el estudio. En este trabajo se incluyen a las siguientes 9 especies presentes en la región: *Barisia imbricata*, *Phrynosoma orbiculare*, *Sceloporus aeneus*, *S. anahuacus*, *S. grammicus*, *S. mucronatus*, *S. palaciosi*, *S. torquatus* y *Plestiodon copei* (Uribe-Peña et al., 1999; Méndez-De la Cruz et al., 2009; Ramírez-Bautista et al., 2009). Todas son diurnas, insectívoras y con patrones de distribución bien definidos (Fig. 2). En general, se clasifican por la manera que captan el calor ambiental como: *a*) heliotermos, mediante la radiación solar directa (convección) y *b*) tigmotermos, por contacto con el sustrato (conducción). En el Cuadro 1 se muestran las estrategias de termorregulación, los periodos reproductores

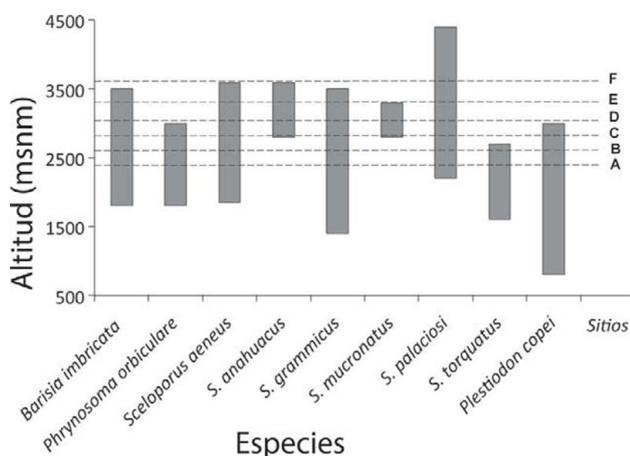


Figura 2. Distribución altitudinal de las especies de lagartijas en la sierra del Ajusco y Pedregal de San Ángel, según Ramírez-Bautista et al. (2009). Las líneas horizontales indican los sitios de estudio: A, Pedregal de San Ángel; B, base del volcán Xitle; C, San Nicolás; D, Parque Totolapan; E, El Ajusco y F, La Cantimplora.

(cortejo, apareamiento, gestación/preñez, incubación, parto/eclosión) y la distribución altitudinal.

Monitoreo de la temperatura operativa (T_o). La T_o fue monitoreada desde noviembre de 2010 hasta junio 2011, durante este periodo suceden los eventos críticos de reproducción de las especies estudiadas (Guillette y Casas-Andreu, 1987; Méndez-De la Cruz et al., 1988; Méndez-De la Cruz y Villagrán-Santa Cruz, 1998; Méndez-De la Cruz et al., 1998; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-De la Cruz, 1999; Feria-Ortiz et al., 2001; Ramírez-Bautista et al., 2009). Seis registradores de temperatura (*data loggers* HOBO®ProV2), con 2 sensores cada uno, fueron instalados en los microhábitats ocupados por las lagartijas a lo largo del gradiente altitudinal y se obtuvieron registros de la temperatura cada 30 minutos. Cada sensor fue instalado dentro de un modelo biofísico de tubo de policloruro de vinilo (PVC) sellado con silicón y pintado de gris 33 (ver detalles en material de apoyo en línea en Sinervo et al., 2010). Trabajos previos han utilizado diferentes materiales para medir la T_o (ver Bakken, 1992; Hertz et al., 1993; Dzialowski, 2005), sin embargo, recientemente se han validado y calibrado los modelos de PVC con lagartijas de los géneros *Barisia*, *Phrynosoma* y *Sceloporus* en campo y laboratorio y en todos los casos midieron adecuadamente la temperatura corporal de las lagartijas ($r \geq 0.82$; Sinervo et al., 2010; Sinervo et al., 2011; Lara-Reséndiz et al., 2014). Debido a la variabilidad morfológica de las distintas especies, se utilizaron modelos de 120 mm de largo y 15 mm de ancho, porque estas medidas representan el tamaño promedio de la longitud del hocico a la cloaca de las lagartijas consideradas en el estudio. Todos los modelos fueron colocados en la misma orientación con respecto a la salida del sol; en cada sitio, uno de los modelos fue situado en un microhábitat soleado todo el tiempo y el otro modelo en un microhábitat en la sombra. Ambos casos representan los extremos de las temperaturas en cada sitio y altitudes designadas.

Únicamente se analizó la T_o desde las 7:30 h de la mañana (salida del sol) hasta las 21:30 h, debido a que la temperatura ambiental fuera de ese periodo es considerablemente más baja que la temperatura mínima de actividad para ánguidos, phrynosomátidos y escincidos (Sinervo et al., 2010; Lara-Reséndiz et al., 2014). Este criterio se fundamenta en observaciones previas en campo y registros de literatura sobre los patrones de actividad de las lagartijas en la sierra del Ajusco (Heath, 1962; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Woolrich-Piña et al., 2006; Jiménez-Arcos, 2008; Lara-Reséndiz, 2008; Arias-Balderas, 2011; Moreno-Gutiérrez, 2011; Valencia-Tapia, 2011; Muñoz-Brito, 2013).

Temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{se}). Para analizar las temperaturas corporales de las lagartijas

Cuadro 1. Periodo reproductor, hábitos, intervalo altitudinal, temperatura seleccionada (T_{sel} ; T_{sel25} y T_{sel75}) de las especies de lagartijas de la sierra del Ajusco y del Pedregal de San Ángel. El modo de termorregulación dominante: tigmotermo (*) o heliotermo (**). Modo reproductor: ovíparo (O) o vivíparo (V)

<i>Especies</i>	<i>Periodo reproductor</i>	<i>Hábitos</i>	<i>Intervalo altitudinal (m snm)</i>	T_{sel} (n); T_{sel25} - T_{sel75} (°C)	<i>Referencias</i>
<i>Barisia imbricata</i> (*, V)	Julio-abril	Terrestre	1 800-3 500	28.4 (45); 26.0-30.5	Ramírez-Bautista et al., 2009; Muñoz-Brito, 2013
<i>Phrynosoma orbiculare</i> (**, V)	Mayo-julio	Terrestre	1 800-3 000	33.0 (57); 29.5-35.5	Ramírez-Bautista et al., 2009; Arias-Balderas, 2011; Woolrich-Piña et al., 2012
<i>Sceloporus aeneus</i> (**, O)	Junio-agosto	Terrestre	1 850-3 600	34.4 (61); 33.8-35.3	Lara-Reséndiz, 2008; Ramírez-Bautista et al., 2009
<i>S. anahuacus</i> (**, V)	Abril-mayo	Arborícola	2 800-3 600	32.6 (10); 32.1-34.2	Ramírez-Bautista et al., 2009; Ávila-Bocanegra et al., 2012; Lara-Reséndiz y García-Vázquez, 2013
<i>S. grammicus</i> (**, V)	Mayo-abril	Arborícola	1 400-3 500	32.9 (15); 30.8-35.0	Woolrich-Piña et al., 2006; Ramírez-Bautista et al., 2009; Lara-Reséndiz y Díaz de la Vega-Pérez, 2013
<i>S. mucronatus</i> (**, V)	Junio-mayo	Saxícola	2 800-3 300	31.5 (44); 29.9-33.4	Ramírez-Bautista et al., 2009; Sinervo et al., 2011
<i>S. palaciosi</i> (**, V)	Junio-abril	Arborícola	2 200-4 400	31.2 (48); 29.8-32.3	Ramírez-Bautista et al., 2009; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Valencia-Tapia, 2011
<i>S. torquatus</i> (**, V)	Noviembre-junio	Saxícola	1 600-2 700	31.9 (39); 30.2-32.0	Jiménez-Arcos, 2008; Ramírez-Bautista et al., 2009
<i>Plestiodon copei</i> (*, V)	Agosto-mayo	Terrestre y fosorial	3 000-3 200	33.6 (104); 32.1-35.1	Ramírez-Bautista et al., 2009; Moreno-Gutiérrez, 2011

Cuadro 2. Descripción de los sitios de estudio en un gradiente altitudinal entre la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel. Las temperaturas operativas (T_o) fueron tomadas con los modelos biofísicos por medio de registradores de temperatura (Promedio±desviación estándar)

<i>Sitios</i>	<i>Altitud (m snm)</i>	<i>Coordenadas geográficas</i>	<i>Vegetación representativa</i>	T_o promedio (°C)	T_o mínima (°C)	T_o máxima (°C)
Pedregal de San Ángel	2 320	19°19'15.30" N, 99°11'27.66" O	Matorral xerófilo	24.4±10.0	6.2	60.0
Base del volcán Xitle	2 540	19°15'23.70" N, 99°11'20.65" O	Matorral xerófilo	20.9±3.9	10.2	33.6
San Nicolás	2 870	19°15'30.69" N, 99°14'23.27" O	Bosque de pino	13.1±6.3	-5.8	45.4
Parque Totolapan	3 000	19°14'50.03" N, 99°15'5.30" O	Pradera y pastizal alpino	18.2±9.1	-8.3	51.1
El Ajusco	3 220	19°14'1.35" N, 99°15'40.00" O	Bosque de pino	17.4±14.5	-8.5	68.4
La Cantimplora	3 530	19°12'24.58" N, 99°16'41.13" O	Pastizal alpino y bosque de pino	16.4±9.4	-0.19	59.8

bajo condiciones de laboratorio, se realizó una revisión bibliográfica (Cuadro 1). Si más de un conjunto de datos de T_{sel} estuvo disponible para la misma especie, se seleccionó el mejor conjunto de datos considerando el mayor tamaño de la muestra y la proximidad al sitio de estudio. Se tomaron sólo los datos de poblaciones provenientes de organismos adultos y factores como el estado físico de los organismos; el sexo o condición reproductora no fueron tomados en cuenta con la finalidad de mantener condiciones similares en los datos para los análisis. Se utilizó el intervalo de T_{sel} registrado en los cuartiles del 25 y 75% (T_{sel25} y T_{sel75}) para cada especie (Hertz et al., 1993) y otro tipo de intervalo fue descartado. Se consideró que las T_{sel} en condiciones de laboratorio no tienen cambios entre las diferentes poblaciones y estaciones (Andrews, 1998). Para *P. copei* se utilizó la T_{sel} en gradiente térmico observada en *P. brevisrostris*, debido a que especies cercanas o pertenecientes al mismo grupo comparten características ecomorfológicas (Feria-Ortiz et al., 2011; Moreno-Gutiérrez, 2011); además, se ha documentado que especies cercanamente relacionadas mantienen requerimientos térmicos similares (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Grigg y Buckley, 2013).

Índice de calidad térmica (d_e) y análisis estadísticos. Se calcularon los índices d_e , por medio del protocolo de Hertz et al. (1993), considerando la T_o ambiental registrada en cada altitud ($n= 13\ 506$ registros por sitio) y los intervalos de T_{sel} de cada especie de lagartija. En cada caso, si la T_o fue menor que la T_{sel} , entonces el cálculo fue $d_e= T_o - T_{sel25}$, en los casos cuando la T_o fue mayor que la T_{sel} , entonces fue $d_e= T_o - T_{sel75}$. Cuando la T_o estuvo dentro del intervalo de T_{sel} se consideró d_e igual a 0 (*sensu* Hertz et al., 1993; sólo se consideraron valores absolutos). Los valores promedio altos de d_e indican una calidad térmica baja y un valor igual o cercano a 0, representa ambientes térmicamente adecuados. Adicionalmente, se calculó el índice d_e promedio para todas las especies en todos los sitios, a pesar de que estuvieran fuera de su intervalo altitudinal, con la finalidad de encontrar posibles restricciones térmicas o sitios potencialmente adecuados para las especies.

La comparación de los índices de calidad térmica para cada especie en cada sitio se realizó utilizando todos los valores de d_e obtenidos del total de los datos de T_o de cada sitio ($n= 13\ 506$ registros por sitio). Se usó una prueba de Kruskal-Wallis, debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Ya que el índice de calidad térmica d_e se calcula con base en los requerimientos térmicos propios de las especies, este índice es especie-específico, por lo tanto, únicamente se comparó la calidad térmica entre sitios para una misma especie y no entre especies. Se utilizaron los programas

JMP versión 10 (SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007) y SigmaPlot versión 10 (Systat Software, San José, CA) para los análisis estadísticos y elaboración de gráficas. El valor de significancia para las pruebas fue de $\alpha < 0.05$. En el texto y figuras se muestran los promedios \pm una desviación estándar y el tamaño de muestra.

Resultados

La distribución de la T_o en las diferentes altitudes en la sierra del Ajusco y en el Pedregal de San Ángel se muestra en la figura 3 y los promedios en el Cuadro 2. La T_o mínima se registró en los sitios de San Nicolás, Parque Totolapan y El Ajusco ($\sim 7.5^\circ\text{C}$), donde predomina el bosque de pino. Por otro lado, los registros máximos de T_o se detectaron en el Pedregal de San Ángel, El Ajusco y La Cantimplora ($\sim 60^\circ\text{C}$). Con respecto a los promedios, la T_o fue mayor en la base del volcán Xitle y el Pedregal de San Ángel (20.9° y 24.4°C , respectivamente), en los sitios con la menor altitud y donde la vegetación dominante es matorral xerófilo. Es importante resaltar que el sitio con T_o más variable fue El Ajusco (-8.5° - 68.4°C) y el sitio con menor variabilidad térmica fue la base del volcán Xitle (10.2° - 33.6°C).

Los intervalos de T_{sel} por familia se muestran en la figura 3 y los valores promedio por especie en el cuadro 1. De acuerdo con la revisión bibliográfica, la especie con el intervalo de T_{sel} más bajo fue *B. imbricata* (26.0° - 30.5°C). *Phrynosoma orbiculare* fue la especie con la mayor amplitud en el intervalo de T_{sel} ($\sim 6^\circ\text{C}$), mientras que las especies que seleccionan intervalos estrechos de T_{sel} , fueron *S. aeneus*, *S. torquatus* y *S. anahuacus* ($\leq 2.1^\circ\text{C}$).

Los valores del índice de calidad térmica en los diferentes sitios, por especie y tomando en cuenta los límites de distribución, se muestran en el cuadro 3. Las pruebas de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas entre los índices de calidad térmica dentro de cada sitio para las especies y se indica la formación de grupos por el método *post hoc* de Dunn (Cuadro 3). Los sitios con matorral xerófilo ubicados en altitudes bajas (Pedregal de San Ángel y base del volcán Xitle) tuvieron la mayor calidad térmica 5.4-12.9, seguidos por los sitios de pastizal y pradera (Parque Totolapan y La Cantimplora) con valores entre 9.6-18.7. Finalmente, los sitios ubicados en bosque de pino (San Nicolás y El Ajusco) tuvieron las calidades térmicas más bajas con valores de 13.1-20.7.

Discusión

Las características del paisaje, como el tipo de vegetación y su cobertura influyen directamente en las propiedades térmicas del hábitat. Estas particularidades

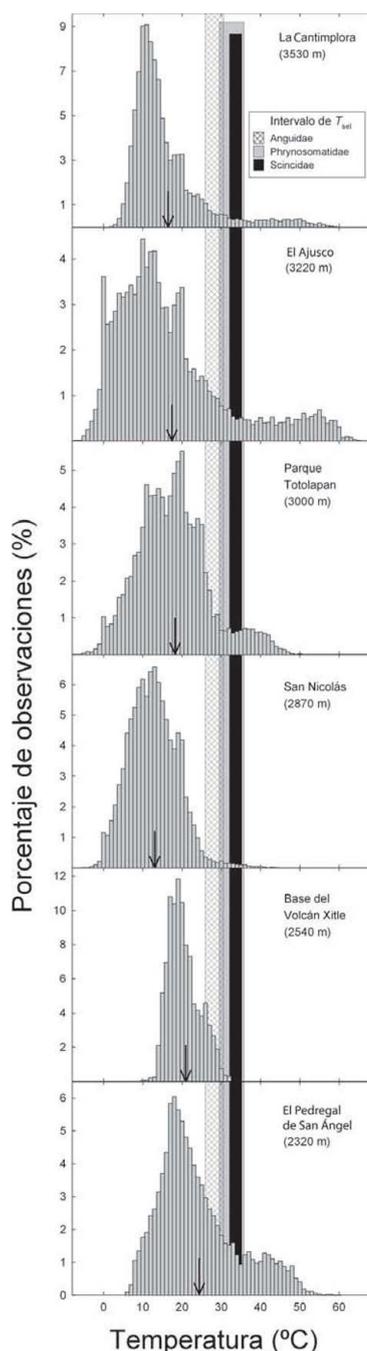


Figura 3. Distribución de las temperaturas operativas (T_o) en la sierra del Ajusco y Pedregal de San Ángel, en relación con el porcentaje de observaciones en un gradiente altitudinal (nótese la diferencia de escalas). Las 3 áreas sombreadas indican el intervalo de temperaturas seleccionadas en gradiente térmico (T_{sel}) para lagartijas de las familias Anguidae (*Barisia imbricata*), Phrynosomatidae (*Phrynosoma orbiculare*, *Sceloporus aeneus*, *S. anahuacus*, *S. grammicus*, *S. mucronatus*, *S. palaciosi*, *S. torquatus*) y Scincidae (*Plestiodon copei*). La flecha indica el promedio de la T_o .

están asociadas, en gran medida, a la cantidad de radiación solar que reciben los sitios de percha (Jennings et al., 1999; Pringle et al., 2003). Esta heterogeneidad en la oferta térmica representa costos y beneficios en la termorregulación de las lagartijas, por lo que las estrategias conductuales de las especies de alta montaña están ligadas a la estructura del hábitat y la disponibilidad de sitios para termorregular (Huey y Slatkin, 1976; Huey, 1991). En este trabajo se observó que la composición y estructura de la vegetación son determinantes en la calidad térmica del hábitat para las lagartijas. En general, todos los sitios proporcionan diferentes niveles de calidad térmica, lo cual tiene diversas implicaciones ecológicas.

En primer lugar, las áreas con bosques de coníferas de 15 a 20 m de altura presentan mayor cubrimiento (San Nicolás y El Ajusco) y proporcionan baja calidad térmica a todas las especies, principalmente para las lagartijas heliotermas de los géneros *Sceloporus* y *Phrynosoma*. Generalmente, las estrategias termorreguladoras de los phrynosomátidos de alta montaña están relacionadas con la selección de percha como rocas, árboles o en parches soleados en el suelo, aunque siempre ligados a lugares con radiación solar alta (Lara-Reséndiz, 2008; Arias-Balderas, 2011; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Valencia-Tapia, 2011; Ávila-Bocanegra et al., 2012). Por otro lado, las especies tigmotermas como *B. imbricata* y *P. copei* tuvieron T_{sel} relativamente más bajas (Cuadro 1; Moreno-Gutiérrez, 2011; Muñoz-Brito, 2013); por lo tanto, la calidad térmica para los tigmotermos fue ligeramente más alta que para heliotermos. Esto es congruente con los trabajos previos donde se contrastan las estrategias termorreguladoras de lagartijas en diferentes condiciones ambientales (Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Mathies y Andrews, 1995; Díaz, 1997; Lara-Reséndiz, 2008; Sinervo et al., 2011).

En segundo lugar, las condiciones térmicas que proporcionan las áreas abiertas de pastizal o praderas en alta montaña tienen una calidad térmica mayor con respecto a las áreas cerradas de bosque. Se ha propuesto que la temperatura del aire disminuye con el aumento en la altitud a una tasa de $0.6^\circ \text{C}/100 \text{ m}$ (Bouverot, 1985). En este sentido, el aire se rarifica en altitudes mayores y absorbe menor radiación; en consecuencia, el suelo recibe directamente los rayos solares y se calienta más rápidamente cuando está expuesto al sol. En contraste, el aire en sitios de altitud menor es más denso y absorbe mayor radiación, por lo tanto, el aire es más caliente y el suelo recibe menos calor y se calienta más lentamente. Las áreas de pastizal estudiadas (Parque Totolapan y La Cantimplora) tuvieron mayor T_o y calidad térmica que los sitios de bosque. Los phrynosomátidos de hábitos terrestres como *P. orbiculare* y *S. aeneus* fueron beneficiados térmicamente en las zonas

Cuadro 3. Calidad térmica (d_c) para las especies de lagartijas en un gradiente altitudinal entre la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Ángel (Promedio±una desviación estándar) indicando las diferencias significativas entre los sitios de estudio. Los sitios con la misma letra no son estadísticamente diferentes. Las letras en mayúsculas representan el nivel de calidad térmica, A= mayor calidad y F= menor calidad térmica. La calidad térmica subrayada representa el límite altitudinal más cercano de su distribución según Ramírez-Bautista et al. (2009) para el Valle de México. ND= no determinado

<i>Especies/Sitios</i>	<i>Pedregal de San Ángel</i> (2 320 m)	<i>Base del volcán Xitle</i> (2 540 m)	<i>San Nicolás</i> (2 870 m)	<i>Parque Totolapan</i> (3 000 m)	<i>El Ajusco</i> (3 220 m)	<i>La Cantimplora</i> (3 530 m)	<i>Estadístico</i>
<i>Barisia imbricata</i>	7.1±5.29 B	5.4±3.39 A	13.1±5.88 E	9.6±6.62 C	14.0±8.0 F	<u>11.9±5.33 D</u>	H ₅ = 11 251.379, p≤ 0.001
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	8.6±5.62 B	8.6±3.86 A	16.4±6.08 F	<u>12.3±7.32 C</u>	16.2±8.38 E	14.7±5.78 D	H ₅ = 11 183.031, p≤ 0.001
<i>Sceloporus aeneus</i>	12.1±6.33 A	12.9±3.92 A	20.7±6.20 E	16.3±7.82 B	19.9±8.84 D	<u>18.7±6.22 C</u>	H ₅ = 10 887.948, p≤ 0.001
<i>S. anahuacus</i>	10.9±3.96 A	11.2±3.92 A	<u>19.0±6.14 E</u>	14.8±7.54 B	18.6±8.58 D	<u>17.2±5.98 C</u>	H ₅ = 11 101.576, p≤ 0.001
<i>S. grammicus</i>	9.7±5.83 A	9.9±3.90 A	17.7±6.12 E	13.5±7.45 B	17.4±8.50 D	<u>15.9±5.90 C</u>	H ₅ = 11 133.921, p≤ 0.001
<i>S. mucronatus</i>	9.3±5.61 B	9.0±3.88 A	<u>16.9±6.07 F</u>	12.8±7.23 C	<u>16.8±8.33 E</u>	15.2±5.72 D	H ₅ = 11 260.068, p≤ 0.001
<i>S. palaciosi</i>	9.4±5.56 B	8.9±3.87 A	16.8±6.05 D	12.8±7.14 C	16.9±8.28 D	15.2±5.66 E	H ₅ = 11 294.921, p≤ 0.001
<i>S. torquatus</i>	9.8±5.59 B	<u>9.3±3.88 A</u>	17.2±6.05 E	13.2±7.16 C	17.3±8.30 E	15.6±5.68 D	H ₅ = 11 292.330, p≤ 0.001
<i>Plestiodon copei</i>	10.7±6.04 A	11.2±3.92 A	19.0±6.16 E	<u>14.7±7.61 B</u>	<u>18.5±8.65 D</u>	17.1±6.04 C	H ₅ = 11037.621, P≤ 0.001
General	9.73	9.6	17.42	13.33	17.28	15.72	ND

abiertas, debido a las características de radiación en estos sitios y a las estrategias de termorregulación particulares de estas especies (Lara-Reséndiz, 2008; Arias-Balderas, 2011).

En tercer lugar, los 2 sitios donde la vegetación dominante fue el matorral xerófilo (el Pedregal de San Ángel y la base del volcán Xitle), tuvieron la mayor calidad térmica para todas las lagartijas. Conjuntamente, las características topográficas como el tipo de roca y el relieve proporcionan gran variedad de microclimas y heterogeneidad ambiental para la herpetofauna dentro del Pedregal de San Ángel y del derrame del Xitle. De acuerdo con Pianka (1966; 1967), un ambiente más heterogéneo proporciona mayor disponibilidad de microhábitats, lo cual se relaciona con una diversidad alta de lagartijas. Es importante notar que la herpetofauna del Pedregal de San Ángel está compuesta por 30 especies y representa el 60% de los anfibios y reptiles registrados para el Valle de México (Méndez-De la Cruz et al., 2009). Por lo tanto, desde el punto de vista térmico, geomorfológico y de vegetación, el Pedregal de San Ángel y el derrame del Xitle son sitios de gran importancia para la conservación de la biodiversidad, especialmente para la herpetofauna.

En términos generales, la calidad térmica de la sierra del Ajusco es relativamente baja ($d_c = 5.4-20.7$). Sin embargo, este resultado debe interpretarse con base en el intervalo de la T_{sel} de cada especie (Hertz et al., 1993) y depende de la heterogeneidad espacio-temporal de la T_o (e. g., variación térmica diaria, estacional, anual, altitudinal, latitudinal, etc.). Tomando en cuenta estos puntos, trabajos previos (ver Apéndice A en Blouin-Demers y Nadeau, 2005) en reptiles de alta montaña han sugerido valores de calidad térmica desde 3.4°C en estaciones térmicamente óptimas hasta 17.9°C en condiciones extremas de temperatura. Blouin-Demers y Nadeau (2005) registraron calidades térmicas entre 3.4 y 9.1 en bosques templados, sin embargo, se han registrado valores de hasta 16.8 para *S. aeneus* en el límite de su distribución altitudinal en el volcán Nevado de Toluca (Lara-Reséndiz, 2008). En este trabajo, la calidad térmica en los sitios de bosque denso (San Nicolás y El Ajusco) fue entre 13.1 y 20.7 y para los sitios de pastizal (Parque Totolapan y La Cantimplora) fue de 9.6 a 18.7. En el caso de la calidad térmica para las lagartijas de matorral xerófilo, Blouin-Demers y Nadeau (2005) registraron valores de 6.9 a 7.7, similares a los registrados en el presente trabajo, entre 5.4 y 12.8.

La calidad térmica del hábitat influye en múltiples rasgos fisiológicos y ecológicos de los reptiles, como el comportamiento termorregulador, rendimiento fisiológico y periodo de actividad (Huey et al., 2003; Ibarguengoytia et al., 2007; Aguilar y Cruz, 2010; Fernández et al., 2011; Kubisch et al., 2011; Lara-Reséndiz et al., 2013),

inclusive se ha sugerido que determina la abundancia relativa de las poblaciones (Díaz, 1997). En este estudio sólo se trataron aspectos de la ecología térmica de una comunidad de lagartijas y únicamente se evaluó la ladera noreste de la zona de estudio, donde la única variante fue el piso altitudinal y no las diferentes exposiciones de ladera que otorgan mayor heterogeneidad ambiental. Las laderas de exposición sur, en el hemisferio norte, reciben 6 veces más radiación solar que las laderas de exposición norte (Auslander et al., 2003), así, la exposición sur tiene un ambiente más caluroso, seco y climáticamente más variable que un ambiente más frío de exposición norte. De acuerdo con García-Aguirre et al. (2007), la ladera noreste de la sierra del Ajusco es más húmeda que la ladera sur, debido a la poca radiación solar, los vientos predominantes del noreste y una precipitación mayor. Esta singularidad hace que la orientación de la pendiente tenga una influencia importante en la composición florística y la estructura de la vegetación, y consecuentemente en la calidad térmica. Con base en lo anterior, es importante considerar en estudios futuros los siguientes aspectos: 1) incorporar pruebas de desempeño locomotor y rendimiento fisiológico; 2) analizar la densidad de las poblaciones; 3) determinar parámetros demográficos, y 4) caracterizar el microambiente lumínico en diferentes tipos de vegetación asociado a diferentes exposiciones de ladera.

Según el IPCC (2007) en su escenario más drástico (A2), la temperatura ambiental promedio en zonas altas en latitudes tropicales podría aumentar hasta 6°C en los próximos 100 años. Las altas temperaturas en sitios elevados podrían limitar el periodo de actividad, distribución y desarrollo embrionario de los organismos ectotermos de alta montaña (Dunham, 1993; Deutsch et al., 2008; Sinervo et al., 2010; Chen et al., 2011), sin embargo, la geomorfología y la cubierta vegetal podrían producir alta heterogeneidad térmica espacio-temporal a lo largo del gradiente altitudinal, y las especies podrían responder de manera diferencial ante el cambio de temperatura (Chamaillé-Jammes et al., 2006). Los resultados de este estudio confirman alta disponibilidad y variabilidad en la calidad térmica de los microhábitats para las lagartijas en las diferentes altitudes y tipos de vegetación. Por lo tanto, las respuestas de las especies al cambio climático dependerán en gran medida de su comportamiento termorregulador, periodo de actividad, requerimientos térmicos, modo de reproducción, historia de vida y calidad térmica ambiental; elementos que deben ser tomados en cuenta en las proyecciones de extinción debidas al cambio climático. Desde el punto de vista de la conservación, los datos analizados en este trabajo pueden proporcionar información útil sobre los mecanismos que vinculan los fenotipos de historia de vida de los reptiles con su medio

ambiente térmico, y contestar preguntas sobre cómo los organismos ectotermos podrían responder a cambios en la estructura térmica del hábitat.

En conclusión, los componentes abióticos del hábitat como la orientación de la pendiente y la altitud influyen en la calidad del hábitat. En los sitios de estudio fue posible observar que la variación térmica producto de la estructura y composición de la vegetación influyen en la cantidad de radiación solar, y ello es determinante en la oferta térmica a lo largo de un gradiente altitudinal. Por lo tanto, la calidad térmica del hábitat para esta comunidad de lagartijas está influenciada por múltiples factores espacio-temporales que determinan una alta heterogeneidad térmica. Esta heterogeneidad a nivel de micrositos proporciona una amplia gama de temperaturas durante el día, las cuales no reflejan la temperatura general del macrohábitat. Finalmente, los requerimientos térmicos y las estrategias de termorregulación son componentes importantes de la calidad térmica en diferentes altitudes, ya que los lacertilios regulan su T_c en función del ambiente térmico disponible para mantenerse dentro de intervalos adecuados y realizar sus actividades y procesos biológicos.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Conacyt por las becas de posgrado asignadas a R. A. Lara-Reséndiz (165066), B. C. Larrain-Barrios (231835) y A. H. Díaz de la Vega-Pérez (165067); a la Universidad Nacional Autónoma de México, mediante la DGAPA-PAPIIT (IN224208 e IN215011) quien proporcionó el financiamiento a F. R. Méndez-De la Cruz, así como el apoyo del programa Macrosystem Biology-National Science Foundation (EF-1241848) otorgado a B. Sinervo, D. Miles, J. Pittermann, J. Sites y A. Bauer. También agradecen al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA-UNAM) y al Dr. A. Lot por el apoyo brindado. R. Valencia-Tapia y L. Rivera-Hernández brindaron importante asistencia en el trabajo de campo; y V. Jiménez-Arcos y E. Centenero-Alcalá aportaron información valiosa sobre las especies. Finalmente, agradecen a R. Macip-Ríos, al revisor anónimo por las observaciones al manuscrito, así como a C. Blair y S. Hykin por la revisión del resumen en inglés.

Literatura citada

- Aguilar, R. y F. B. Cruz. 2010. Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology* 44:236-241.
- Andrews, R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 23:329-334.
- Andrews, R. M., T. Mathies y D. A. Warner. 2000. Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*. *Herpetological Monographs* 14:420-431.
- Angilletta, M. J. 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, New York. 285 p.
- Arias-Balderas, S. F. 2011. Termorregulación y comportamiento de 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. 52 p.
- Auslander, M., E. Nevo y M. Inbar. 2003. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments* 55:405-416.
- Ávila-Bocanegra, L. E., G. R. Smith, G. A. Woolrich-PinPa y J. A. Lemos-Espinal. 2012. Body temperatures of *Sceloporus anahuacus* from a montane zone of northeastern Estado de México, México. *Herpetological Bulletin* 121:27-29.
- Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32:194-216.
- Ballesteros-Barrera, C., E. Martínez-Meyer y H. Gadsden. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *Journal of Herpetology* 41:733-740.
- Barrows, C. W. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75:629-635.
- Beuchat, C. A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology* 13:135-142.
- Blouin-Demers, G. y P. Nadeau. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86:560-566.
- Bouverot, P. 1985. *Adaptation to altitude-hypoxia in vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin. 176 p.
- Cadena, V. y G. J. Tattersall. 2009. The effect of thermal quality on the thermoregulatory behavior of the bearded dragon *Pogona vitticeps*: influences of methodological assessment. *Physiological and Biochemical Zoology* 82:203-217.
- Carothers, J. H., P. A. Marquet y F. M. Jaksic. 1998. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:39-50.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J. A. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Núñez-Castillo, G. Santibáñez-Andrade y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. *In Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel, A. Lot y Z. Cano-Santana (eds.)*. Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 107-133.
- Chamaillé-Jammes, S., M. Massot, P. Aragón y J. Clobert. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain

- populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology* 12:392-402.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy y C. D. Thomas. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333:1024-1026.
- Cowles, R. B. y G. L. Bursell. 1944. The sterilizing effect of high temperatures on the male germ plasm of the yucca night-lizard, *Xantusia vigilis*. *The American Naturalist* 79:417-435.
- Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperature of reptiles. *In Perspectives of biophysical ecology, ecological studies*, D. M. Gates y R. B. Schmerl (eds.). Springer-Verlag, New York. p. 443-473.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6668-6672.
- Díaz de la Vega-Pérez, A. H., V. H. Jiménez-Arcos, N. L. Manríquez-Morán y F. R. Méndez-De la Cruz. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata: Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal* 23:93-104.
- Díaz, J. A. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11:79-89.
- Dunham, A. E. 1993. Population responses to environmental change: physiologically structured models, operative environments, and population dynamics. *In Biotic interactions and global change*, P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver y R. B. Huey (eds.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. p. 95-119.
- Działowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30:317-334.
- Feria-Ortiz, M., N. L. Manríquez-Morán y A. Nieto-Montes de Oca. 2011. Species limits based on mtDNA and morphological data in the polytypic species *Plestiodon brevirostris* (Squamata: Scincidae). *Herpetological Monographs* 25:25-51.
- Feria-Ortiz, M., A. Nieto-Montes de Oca e I. H. Salgado-Ugarte. 2001. Diet and reproductive biology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Journal of Herpetology* 35:104-112.
- Fernández, J. B., J. Smith, A. Sclaro y N. R. Ibarguengoytia. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36:15-22.
- Gadsden, H., C. Ballesteros-Barrera, O. Hinojosa-De la Garza, G. Castañeda, C. García-De la Peña y J. A. Lemos-Espinal. 2012. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *Journal of Arid Environments* 83:1-9.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 246 p.
- García-Aguirre, M. C., M. A. Ortiz, J. J. Zamorano y Y. Reyes. 2007. Vegetation and landform relationships at Ajusco volcano Mexico, using a geographic information system (GIS). *Forest Ecology and Management* 239:1-12.
- Grigg, J. W. y L. B. Buckley. 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters* 9:20121056.
- Guillette, L. J. y G. Casas-Andreu. 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43:29-38.
- Güizado-Rodríguez, M. A., U. O. García-Vázquez e I. Solano-Zavaleta. 2011. Thermoregulation by a population of *Sceloporus palaciosi* from sierra del Ajusco, Distrito Federal, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 56:120-124.
- Güizado-Rodríguez, M. A., C. Ballesteros-Barrera, G. Casas-Andreu, V. L. Barradas-Miranda, O. Téllez-Valdés e I. H. Salgado-Ugarte. 2012. The impact of global warming on the range distribution of different climatic groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zoological Science* 29:834-843.
- Gvozdik, L. y A. M. Castilla. 2001. A comparative study of preferred body temperatures and critical thermal tolerance limits among populations of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) along an altitudinal gradient. *Journal of Herpetology* 35:486-492.
- Hall, L. S., P. R. Krausmann y M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.
- Heath, J. E. 1962. Temperature-independent morning emergence in lizards of the genus *Phrynosoma*. *Science* 138:891-892.
- Hertz, P. E., R. B. Huey y R. D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142:796-818.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist* 137:S91-S115.
- Huey, R. B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey, R. B., P. E. Hertz y B. Sinervo. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist* 161:357-366.
- Huey, R. B., J. B. Losos y C. Moritz. 2010. Are lizards toast? *Science* 328:832-833.
- Ibarguengoytia, N. R., J. C. Acosta, J. M. Boretto, H. J. Villavicencio, J. A. Marinero y J. D. Krenz. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72:1620-1630.
- Ibarguengoytia, N. R., M. L. Renner, J. M. Boretto, C. Piantoni y V. E. Cussac. 2007. Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28:235-246.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. *Climate Change. The physical science basis: working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Jennings, S. B., A. G. Brown y D. Sheil. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72:59-73.
- Ji, X., Q. B. Qiu y C. H. Diong. 2002. Influence of incubation temperature on hatching success, energy expenditure for embryonic development, and size and morphology of hatchlings in the oriental garden lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Journal of Experimental Zoology* 292:649-659.
- Jiménez-Arcos, V. H. 2008. Biología térmica de la lagartija vivípara *Sceloporus torquatus* (Squamata: Phrynosomatidae) del Pedregal de San Ángel, D. F. México. Tesis, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 31 p.
- Kearney, R. M. 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecology Letters* 16:1470-1479.
- Kearney, M. y M. Predavec. 2000. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* 81:2984-2996.
- Kubisch, E. L., J. B. Fernández y N. R. Ibarguengoytia. 2011. Is locomotor performance optimised at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 36:328-333.
- Lara-Reséndiz, R. A. 2008. Eficiencia de la termorregulación y modelación del nicho ecológico de dos especies hermanas de *Sceloporus* con diferente modo reproductor. Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 61 p.
- Lara-Reséndiz, R. A., T. Jezkova, P. C. Rosen y F. R. Méndez-de la Cruz. 2014. 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., D. M. Arenas-Moreno y F. R. Méndez-De la Cruz. 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 86:127-135.
- Lara-Reséndiz, R. A. y A. H. Díaz de la Vega-Pérez. 2013. *Sceloporus grammicus* (Mesquite Lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review* 44:328-329.
- Lara-Reséndiz, R. A. y U. O. García-Vázquez. 2013. *Sceloporus anahuacus* (Anahuacan Graphic Lizard). Selected body temperature. *Herpetological Review* 44:682-683.
- Lemos-Espinal, J. A. y R. E. Ballinger. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Zoology* 73:2184-2191.
- Licht, P. 1965. The relation between preferred body temperatures and testicular heat sensitivity in lizards. *Copeia* 1965:428-436.
- López-Alcaide, S. y R. Macip-Ríos. 2011. Effects of climate change in amphibians and reptiles. In *Biodiversity loss in a changing planet*, O. Grillo y G. Venora (eds.). InTech, Rijeka. p. 163-184.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 1995. Thermal and reproductive-biology of high and low elevation populations of the lizard *Sceloporus scalaris*: implications for the evolution of viviparity. *Oecologia* 104:101-111.
- Mathies, T. y R. M. Andrews. 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.
- Méndez-De la Cruz, F., L. J. Jr., Guillette, M. Villagrán-Santa Cruz y G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 22:1-12.
- Méndez-De la Cruz, F. R., A. H. Díaz de la Vega-Pérez y V. H. Jiménez-Arcos. 2009. Herpetofauna. In *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*, A. Lot y Z. Cano-Santana (eds.). Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 243-260.
- Méndez-De la Cruz, F. R. y M. Villagrán -Santa Cruz. 1998. Asynchronic reproduction of *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) in Mexico, with comments about its advantages and regulation. *Revista de Biología Tropical* 46:1159-1161.
- Méndez-De la Cruz, F. R., M. Villagrán-Santa Cruz y R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54:521-532.
- Moreno-Gutiérrez, O. 2011. Ecología térmica de una población de *Plestiodon brevirostris indubitatus* (Squamata-Scincidae) al noroeste del estado de Morelos. Tesis, Fac. de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 56 p.
- Muñoz-Brito, A. 2013. Termorregulación en *Barisia imbricata* (Sauria: Anguillidae). Tesis de maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 39 p.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47:1055-1059.
- Pianka, E. R. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48:333-351.
- Pringle, R. M., J. K. Webb y R. Shine. 2003. Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84:2668-2679.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique y L. Canseco-Márquez. 2009. Herpetofauna del Valle de México, diversidad y conservación. Comisión Nacional para el Uso de la Biodiversidad, Universidad Autónoma de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo. 210 p.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 504 p.
- Seebacher, F. y R. Shine. 2004. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:688-695.

- Siebe, C. 2009. La erupción del volcán Xitle y las lavas del Pedregal hace 1670 +/- 35 años AP y sus implicaciones. *In* Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel, A. Lot y Z. Cano-Santana (eds.). Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 43-49.
- Sinervo, B., F. Méndez-De la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. V. Sepulveda, C. F. D. Rocha, N. Ibargüengoytia, C. A. Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. W. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Sinervo, B., D. B. Miles, N. Martínez-Méndez, R. Lara-Reséndiz y F. R. Méndez-De la Cruz. 2011. Response to comment on "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches". *Science* 332:537.
- Uribe-Peña, Z., A. Ramírez-Bautista y G. Casas-Andreu. 1999. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, México. Cuadernos del Instituto de Biología, No. 32, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 119 p.
- Valencia-Tapia, R. 2011. Requerimientos de termorregulación en algunas especies de reptiles del Parque Ejidal de San Nicolás Totolapan: implicaciones del calentamiento climático global sobre su biología. Tesis, Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. 32 p.
- Velázquez, A., C. Medina y D. Reygadas. 2010. Síntesis geobotánica de las sierras Ajusco-Chichinautzin. *Investigación Ambiental* 2:5-24.
- Villagrán-Santa Cruz, M. y F. R. Méndez-De la Cruz. 1999. *Corpus luteum* through the gestation of *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae). *Copeia* 1999:214-218.
- Wapstra, E., M. Olsson, R. Shine, A. Edwards, R. Swain y J. M. P. Joss. 2004. Maternal basking behaviour determines offspring sex in a viviparous reptile. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: S230-S232.
- Woolrich-Piña, G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, M. E. Calderón-Méndez, J. E. González-Espinoza, F. Correa-Sánchez y R. Montoya-Ayala. 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 22:137-150.
- Woolrich-Piña, G. A., G. R. Smith y J. A. Lemos-Espinal. 2012. Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology Notes* 5:361-364.