

# UN ANÁLISIS CUANTITATIVO DEL ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LA ECOFISIOLOGÍA TÉRMICA DE REPTILES EN MÉXICO

## A QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE STATE OF KNOWLEDGE OF THE THERMAL ECOPHYSIOLOGY OF REPTILES IN MEXICO.

Rafael Alejandro Lara-Resendiz

Department of Ecology and Evolutionary Biology, Earth and Marine Sciences Building, University of California, Santa Cruz, CA, 95064, U.S.A.

Corresponding author: rafas.lara@gmail.com

RECIBIDO: 10 / 06 / 2017

### RESUMEN

ACEPTADO: 21 / 06 / 2017

#### PALABRAS CLAVE:

ecología térmica  
ectotermos  
revisión bibliográfica  
termo-fisiología  
termorregulación

El conocimiento acerca de la termorregulación de los reptiles en México ha crecido considerablemente desde principios de la década de 1990 y se ha enfocado en múltiples ecosistemas, taxones y temáticas, pero la información está dispersa. Por lo tanto, en este ensayo se realizó una revisión de la literatura sobre la ecofisiología térmica de los reptiles en México. Los objetivos fueron concentrar la información publicada y hacer una evaluación cuantitativa del conocimiento de la termorregulación de los reptiles, así como identificar los vacíos en este campo de estudio y proponer nuevas líneas de investigación. El análisis sobre la información que se ha generado sugiere que hay grupos taxonómicos, ecosistemas y enfoques científicos escasamente estudiados. La perspectiva de los trabajos se agrupó en cinco grandes categorías: ecológicas, fisiológicas, evolutivos, conductuales y desde un enfoque de cambio climático.

#### KEYWORDS:

ectotherms  
literature review  
thermal ecology  
thermo-physiology  
thermoregulation

### ABSTRACT

Knowledge about thermoregulation of reptiles in Mexico has grown considerably since the early 1990's, and has focused on multiple ecosystems, taxa, and topics, but the information is dispersed. Therefore, a review of the literature on the thermal ecophysiology of reptiles in Mexico was carried out here. The objectives were to focus on the published information and to make a quantitative evaluation of the knowledge of reptile thermoregulation, as well as to identify gaps in this field of study and to propose new lines of research. Analysis of the available information suggests that there are poorly studied taxonomic groups, ecosystems, and scientific approaches. The perspective on the work has been divided into five categories: ecological, physiological, evolutionary, behavioral and climate change approaches.

### INTRODUCCIÓN

La idea de que la temperatura es un factor clave en la ecología y fisiología de los reptiles fue abordada en la literatura desde la década de 1930 (e.g., Bogert, 1939; Cowles, 1939). Enseguida, utilizando a los reptiles de ambientes desérticos como modelo de estudio, se demostró la importancia de la conducta y los mecanismos fisiológicos en el control de la temperatura corporal (Cowles, 1940, 1941, 1942; Cowles y Bogert, 1944), así como los factores evolutivos (Bogert, 1949a) y la variación de la temperatura corporal entre especies o en diferentes ecosistemas (Bogert, 1949b; Brattstrom, 1965; Cunningham, 1966). A partir de estos trabajos pioneros se mantuvo un considerable

interés por describir la compleja interacción entre las variables biofísicas, bióticas y filogenéticas con respecto a la termorregulación (Heath, 1962; Heath, 1964; Templeton, 1970; Huey y Slatkin, 1976).

Desde entonces, los herpetólogos y ecofisiólogos han generado una gran cantidad de datos sobre la termorregulación de reptiles en el campo y laboratorio. Particularmente, los trabajos se han realizado desde diferentes perspectivas e incluso niveles biológicos, los que han sido: fisiológicos, ecológicos, evolutivos y conductuales (Bennett, 1980; Bartholomew, 1982; Gans y Pough, 1982a; Angilletta et al., 2002). Estas contribuciones han sido compiladas en revisiones exhaustivas como la de Avery (1979) y el destacado

volumen 12 del libro *Biology of the Reptilia (Physiological Ecology)* publicado en 1982 que contiene revisiones detalladas sobre la ecofisiología térmica (Gans y Pough, 1982b). Particularmente, algunas de las revisiones más recientes se han realizado desde una perspectiva adaptativa (Angilletta, 2009), resumiendo los mecanismos fisiológicos de la termorregulación (Seebacher y Franklin, 2005) o integrando los rasgos de la variación de la temperatura desde múltiples escalas (Clusella-Trullas y Chown, 2014). Incluso se han publicado glosarios con los términos sobre este tema (Pough y Gans, 1982; IUPS Thermal Commission, 2003).

Particularmente, se han respondido múltiples preguntas de cómo la temperatura puede afectar la biología de los reptiles desde diferentes enfoques, por ejemplo en la reproducción (Angilletta et al., 2006), tasas de crecimiento (Sinervo y Adolph, 1989), coloración (Sherbrooke, 1997), conducta, patrones y estrategias de termorregulación (Heath, 1962; Licht, 1965; Huey y Pianka, 1977; Huey, 1982), entre otros. Además, el avance tecnológico ha permitido describir ampliamente las temperaturas corporales y su relación con las temperaturas micro-ambientales (e.g., aire y/o sustrato; Huey y Slatkin, 1976), también para determinar los niveles térmicos óptimos o para establecer los límites críticos (mínimos y máximos) en campo o bajo condiciones controladas de laboratorio con pruebas de rendimiento en función de la temperatura corporal (Bennett y Huey, 1990; Angilletta, 2006). Incluso se han diseñado metodologías para evaluar, por un lado, la precisión y eficiencia en la termorregulación de los organismos, y por otro lado, la calidad térmica del hábitat utilizando modelos operativos, considerando la perspectiva de los organismos (Hertz et al., 1993; ver también Blouin-Demers y Nadeau, 2005). A su vez, este tipo de estudios han sido englobados bajo los enfoques ecofisiológicos y evolutivos que han sido revisados en numerosas ocasiones (Gans y Pough, 1982a; Angilletta et al., 2002; Seebacher y Franklin, 2005; Angilletta, 2009).

Actualmente, el estudio de la ecología térmica en reptiles ha crecido de forma exponencial sobre múltiples ecosistemas y taxones (Clusella-Trullas y Chown, 2014). Una de las principales razones, como se mencionó anteriormente, es debido a la importancia de la temperatura en su biología y en consecuencia, la alteración de su nicho térmico debido al cambio en las condiciones climáticas que puede afectar la fenología reproductiva, su distribución o incluso causar la extinción local de sus poblaciones (López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011). Por ejemplo, se ha documentado que durante las últimas décadas en México se ha extinto el 12% de 200 poblaciones de lagartijas del género *Sceloporus* (todas con hábitats intactos). Con base en estos resultados se han realizado proyecciones a escala global, las cuales predicen que cerca del 39% de las poblaciones de lagartijas a nivel mundial estarán extintas

para el 2080 (Sinervo et al., 2010; Sinervo et al., 2011). En este caso, México es uno de los países con mayor diversidad herpetofaunística y ecosistémica, por lo cual ha representado un excelente modelo base para proyectar escenarios de riesgo de extinción a nivel global (e.g., Huey et al., 2010; Sinervo et al., 2010; Kearney, 2013; Sinervo et al., en revisión). Es por esto que los estudios ecofisiológicos acerca de los niveles de tolerancia térmica, adaptación, aclimatación y desempeño son fundamentales para realizar proyecciones precisas de cómo las especies responderán a los cambios en las condiciones ambientales bajo un enfoque mecanicista, es decir incorporando los mecanismos y procesos clave que son relevantes para las especies en los ecosistemas (Buckley et al., 2010).

Por lo anterior, la finalidad de esta revisión es analizar la información que se ha producido en México sobre la ecofisiología térmica de reptiles, la cual será útil en estudios analíticos y comparados. Así, los objetivos del presente trabajo son: 1) proveer una evaluación cuantitativa sobre el conocimiento de la ecofisiología térmica de los reptiles mexicanos; 2) concentrar la literatura y trabajos publicados; 3) identificar los vacíos en este campo de estudio; y 4) proponer nuevas líneas de investigación sobre este tópico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda bibliográfica en *Web of Science* para los artículos que investigaron la termorregulación en reptiles. El principal criterio para la búsqueda de artículos fue utilizando las palabras clave: “*thermal ecology*”, “*thermal biology*”, “*thermoregulation*”, “*body temperature*”, “*Mexico*”, “*reptiles*” y sus variantes en español. Esta búsqueda inicial dio una lista de 115 artículos. Además de las palabras clave, también se realizó una búsqueda en *Google Scholar* (<http://scholar.google.com>) con los nombres de los principales investigadores en el campo (e.g., Ballinger Royce, Robin Andrews). También se incluyeron estudios que se encontraron en el proceso de contacto con autores y lectura de otros artículos. Únicamente se incluyeron los estudios que cumplieran los siguientes criterios de selección: a) trabajos realizados en el campo y/o en condiciones controladas de laboratorio; b) trabajos realizados únicamente en México o especies mexicanas, c) que los datos hayan sido colectados por lo menos una estación; d) artículos donde se detalla la metodología empleada; e) los estudios originales hayan reportado los estadísticos necesarios para tener un escenario para esta revisión; f) no hubo un filtro con respecto al año de publicación ya que el enfoque del artículo no justifica la publicación por año. Finalmente, sólo los artículos que cumplieron los criterios de selección fueron incluidos en el análisis (n=92). Posteriormente, los artículos se ordenaron y catalogaron en grupos por características comunes. Para la propuesta de este análisis, se midió el conocimiento sobre la termorregulación en reptiles

como el número de publicaciones por géneros o especies, por periodos específicos de tiempo y bajo temáticas específicas.

## RESULTADOS

**Síntesis cronológica de la investigación de termorregulación en México.** Los primeros artículos publicados en el tema de termorregulación sobre especies mexicanas fueron publicados entre 1949 y 1966, donde sobresalen los trabajos de Bogert (1949b), Soulé (1963) y Brattstrom (1965), en los cuales se reportan algunos aspectos de termorregulación, pero sobre todo las temperaturas corporales de ~164 especies de reptiles. De las anteriores se distinguen 95 especies de lagartijas, de las que en su mayoría fueron de las familias Phrynosomatidae (e.g., *Callisaurus*, *Sceloporus*, *Urosaurus* y *Uta*) y Teiidae (e.g., *Aspidoscelis*); 56 especies de serpientes principalmente de las familias Colubridae (e.g., *Thamnophis*) y Viperidae (e.g., *Crotalus*) y 13 especies de tortugas, sobresaliendo la familia Emydidae (e.g., *Terrapene*) y Testudinidae (e.g., *Gopherus*). Los tres artículos incluyen un gran esfuerzo sobre el conocimiento de las temperaturas corporales en campo, “preferidas” o seleccionadas en laboratorio, incluso los intervalos de temperaturas voluntarias, críticas y letales. Estos trabajos fueron seguidos por investigaciones más puntuales para describir el comportamiento termorregulador en determinadas especies (e.g., *Iguana iguana*; McGinnis y Brown, 1966), pero de forma dispersa y con grandes vacíos en la investigación. Fue hasta principios de los noventa que continuaron los trabajos sobre ecología de lagartijas, donde se abordaron los periodos de actividad y la biología térmica (e.g., Beck y Lowe, 1991; Ballinger et al., 1995; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995). A partir de entonces, los trabajos han incrementado considerablemente a lo largo del tiempo (Figura 1A). Sobresale que después del 2010, se ha publicado el 56.9% de los trabajos en el tema (Sinervo et al., 2010; Clusella-Trullas et al., 2011; Clusella-Trullas y Chown, 2014).

**Síntesis por grupos taxonómicos.** Un tema relevante, que representa el 10% de los trabajos recopilados, ha sido la determinación sexual en tortugas por la temperatura de incubación (e.g., Vogt y Flores-Villela, 1986; Vogt y Flores-Villela, 1992). También sobresalen los trabajos sobre la influencia de la temperatura en cocodrilos (5.6%), la cual ha sido investigada recientemente (Charruau, 2012; López-Luna et al., 2015; Escobedo-Galván et al., 2016; González-Desales et al., 2016). En el caso de las serpientes, es el grupo con menos atención ya que es únicamente el 3.3% de los estudios (e.g., Lemos-Espinal et al., 1997c; Castañeda-Gonzalez et al., 2011; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2016). Así mismo, es importante mencionar que en estos trabajos, únicamente describen sus temperaturas corporales en campo y con bajos números de colecta. Finalmente, la mayor parte de los trabajos aquí recabados (80%), han sido realizados con lagartijas como modelo de estudio. De los cuales la gran mayoría han sido realizados con

lagartijas diurnas (95.9%; Lara-Resendiz, 2013) y muy pocos han investigado a las lagartijas nocturnas (4.1%; e.g., Lara-Resendiz et al., 2013a; Jiménez-Arcos et al., 2016). La tabla 1 muestra los géneros y especies de reptiles estudiadas bajo este tópico y los porcentajes con respecto al total de especies y géneros de México.

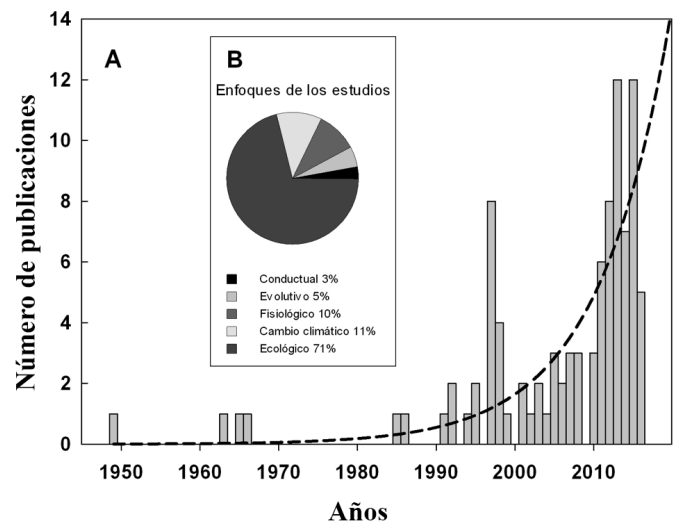


Figura 1. A) Número anual de estudios de termorregulación realizados en México y publicados entre 1949 y 2016. La curva representa la función exponencial ajustada para el periodo 1949-2015 ( $r^2 = 0.73$ ; línea punteada). Los estudios de 2016 no se incluyeron en el análisis de regresión debido a que probablemente el número de referencias encontradas del último año en las bases de datos de internet subestimen el número real de publicaciones. B) Enfoque y porcentajes de los estudios de termorregulación en México.

Dentro del grupo de las lagartijas, el taxa más estudiado dentro de la ecología térmica ha sido *Sceloporus* con el 42% (e.g., Andrews et al., 1997a; Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Woolrich-Piña et al., 2012b), después *Aspidoscelis* 9.4% (e.g., Woolrich-Piña et al., 2011; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Güizado-Rodríguez et al., 2014), seguido por *Phrynosoma* y *Xenosaurus* ambos con 8.4% (e.g., Ballinger et al., 1995; Lemos-Espinal et al., 1998b; Woolrich-Piña et al., 2012c; Lara-Resendiz et al., 2015b), después sobresalen los géneros *Anolis* y *Urosaurus*, ambos con 5.2% (e.g., Lemos-Espinal et al., 1997e; García, 2008; Medina et al., 2016), otros géneros como *Callisaurus*, *Crotaphytus*, *Uma*, *Uta* (e.g., Soulé, 1963; García-De la Peña et al., 2007; Gadsden et al., 2012), *Ctenosaura* (e.g., Blázquez y Rodríguez-Estrella, 1997; Valenzuela-Ceballos et al., 2015), *Barisia*, *Elgaria* (e.g., Lemos-Espinal et al., 1998a; Valdez-Villavicencio y Galina-Tessaro, 2014) y *Heloderma* (Beck y Lowe, 1991) presentan menos de cuatro trabajos (>4%), al igual que los géneros nocturnos *Phyllodactylus* (Lara-Resendiz et al., 2013a) y *Xantusia* (Cruz-Sáenz y Lazcano, 2012; Gadsden et al., 2015b), pero que en total suman el 34% de los trabajos realizados en México. La tabla 2 muestra una lista de las especies de reptiles, donde se estudió su ecofisiología térmica.

Tabla I. Estudios de ecofisiología térmica en reptiles mexicanos. Géneros presentes en México (GM); Géneros estudiados (GE); Especies presentes en México (EM); Especies Estudiadas (EE); Número de trabajos realizados (NT). GM y EM se tomaron de Flores-Villela y García-Vázquez (2014). Nota: únicamente se muestran las familias con las especies estudiadas en esta revisión, para las familias no mostradas en la tabla no hay información sobre este tópico. \* = Total de géneros (159) y especies (864) en México.

\*\* = el tamaño de muestra fue de 92, sin embargo varias especies fueron estudiadas en diferentes trabajos y enfoques.

	Familia	GM	GE	EM	EE	NT	Géneros estudiados por familia (%)	% de especies estudiados por familia	
<b>Tortugas</b>	Cheloniidae	4	4	6	5	8	100	83.4	
	Dermatemydidae	1	1	1	1	2	100	100	
	Dermochelyidae	1	1	1	1	1	100	100	
	Kinosternidae	2	2	15	2	4	100	13.4	
	Staurotypidae	2	1	3	1	1	50	33.4	
<b>Lagartijas</b>	Anguidae	7	2	49	2	3	28.6	4.1	
	Corytophanidae	3	1	6	1	1	33.4	16.7	
	Crotaphytidae	2	1	10	1	1	50	10	
	Dactyloidae	1	1	48	3	6	100	6.3	
	Helodermatidae	1	1	4	1	1	100	25	
	Iguanidae	4	2	19	4	7	50	21.1	
	Phrynosomatidae	10	7	138	47	86	70	34.1	
	Phyllodactylidae	2	1	16	2	2	50	12.5	
	Scincidae	4	1	30	1	2	25	3.4	
	Teiidae	2	1	43	14	15	50	32.6	
	Xantusiidae	2	1	26	2	2	50	7.7	
	Xenosauridae	1	1	8	6	6	100	75	
	<b>Serpientes</b>	Colubridae	35	1	133	2	2	2.9	1.6
		Viperidae	10	1	60	1	1	10	1.7
	<b>Cocodrilos</b>	Crocodylidae	1	1	2	2	4	100	100
<b>Total</b>		<b>159*</b>	<b>32</b>	<b>864*</b>	<b>99</b>	<b>155**</b>	<b>20.2</b>	<b>11.5</b>	

Por otro lado, considerando el tipo de ambiente en el que se estudió la termorregulación, se simplificaron únicamente en tres tipos: tropical, árido y templado. La mayor cantidad de estudios se realizaron en zonas tropicales con un 44.5% (e.g., García, 2008; Navarro-García et al., 2008; Siliceo-Cantero y García, 2015), por otro lado, en zonas áridas y desérticas se llevó a cabo el 34.6% (e.g., García-De La Peña et al., 2005; Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007; Woolrich-Piña et al., 2012b; Gadsden et al., 2015a; Gadsden et al., 2015c; Lara-Resendiz et al., 2015b) y por último, los estudios en zonas templadas o de alta montaña con únicamente el 20.8% (e.g., Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Güizado-Rodríguez et al., 2011; Ávila-Bocanegra et al., 2012; Lara-Resendiz et al., 2014c). Un bajo porcentaje (<2%) incluyeron los trabajos que no cumplieron con los criterios de agrupación. Por otro lado, el 68.5% de los trabajos estudiaron detalladamente a una sola especie (e.g., Woolrich-Piña et al., 2006; Navarro-García et al., 2008; Ruiz et al., 2010; Sandoval et

al., 2011), 22.8% estudiaron entre 2 y 9 especies en estudios comparativos o a escala de comunidad (e.g., Soulé, 1963; Lemos-Espinal et al., 1997c; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Pike, 2013; Lara-Resendiz et al., 2015a) y 8.7% hicieron estudios a nivel de género (e.g., Andrews, 1998; Hodges, 2004) o analizando una temática en particular en múltiples grupos (e.g., Escobedo-Galvan, 2013).

**Síntesis por temas de interés.** Con respecto a las temáticas, enfoques y objetivos de los trabajos, se delimitaron cinco categorías: 1) ecológicos, 2) evolutivos, 3) fisiológicos, 4) conductuales y 5) cambio climático (Figura 1B). Cada categoría fue establecida por la naturaleza del estudio, es decir, si el título, palabras claves u objetivos hacen referencia a una determinada categoría, como por ejemplo, *thermal ecology*, *ecological aspects*, *nesting ecology*, *ecological niche*, en estos casos el trabajo fue catalogado bajo la temática ecológica; lo mismo para las otras categorías.

Tabla II. Especies de reptiles estudiadas bajo el enfoque de ecofisiología térmica por familia y sus referencias.

	Familia	Especies estudiadas (n)	Referencias
Tortugas	Cheloniidae	<i>Caretta caretta</i> , <i>Chelonia mydas</i> , <i>Eretmochelys imbricata</i> , <i>Lepidochelys kempii</i> y <i>L. olivacea</i> (5)	McMichael et al., 2008; Sandoval et al., 2011; Pike, 2013; Lamont y Fujisaki, 2014
	Dermatemydidae	<i>Dermatemys mawii</i> (1)	Vogt y Flores-Villela, 1992; Ruiz et al., 2010
	Dermochelyidae	<i>Dermochelys coriacea</i> (1)	Pike, 2013
	Kinosternidae	<i>Claudius angustatus</i> y <i>Kinosternon leucostomum</i> (2)	Vogt y Flores-Villela, 1992
	Staurotypidae	<i>Staurotypus triporcatus</i> (1)	Vogt y Flores-Villela, 1992
Lagartijas	Anguidae	<i>Barisia imbricata</i> y <i>Elgaria paucicarinata</i> (2)	Lemos-Espinal et al., 1998a; Lara-Resendiz et al., 2014c; Valdez-Villavicencio y Galina-Tessaro, 2014
	Corytophanidae	<i>Basiliscus vittatus</i> (1)	Brattstrom, 1965
	Crotaphytidae	<i>Crotaphytus antiquus</i> (1)	Gadsden et al., 2012
	Dactyloidae	<i>Anolis allisoni</i> , <i>A. nebulosus</i> y <i>A. uniformis</i> (3)	Ramírez-Bautista y Benabib, 2001; García, 2008; Lara-Resendiz et al., 2013c; Siliceo-Cantero y García, 2015; Woolrich-Piña et al., 2015; Medina et al., 2016
	Helodermatidae	<i>Heloderma horridum</i> (1)	Beck y Lowe, 1991
	Iguanidae	<i>Ctenosaura hemilopha</i> , <i>C. oaxacana</i> , <i>C. pectinata</i> y <i>Iguana iguana</i> (4)	Bogert, 1959; Soulé, 1963; Brattstrom, 1965; McGinnis y Brown, 1966; Dupré et al., 1989; Blázquez y Rodríguez-Estrella, 1997; Valenzuela-Ceballos et al., 2015; Piantoni et al., 2016
	Phrynosomatidae	<i>Callisaurus draconoides</i> , <i>Petrosaurus thalassinus</i> , <i>Phrynosoma asio</i> , <i>P. blainvillii</i> , <i>P. braconnieri</i> , <i>P. cornutum</i> , <i>P. goodei</i> , <i>P. hernandesi</i> , <i>P. modestum</i> , <i>P. orbiculare</i> , <i>P. sherbrookei</i> , <i>P. solare</i> , <i>Phrynosoma taurus</i> , <i>Sceloporus adleri</i> , <i>S. aeneus</i> , <i>S. anahuacus</i> , <i>S. bicanthalis</i> , <i>S. clarkii</i> , <i>S. cyanostictus</i> , <i>S. gadoviae</i> , <i>S. grammicus</i> , <i>S. grandaevus</i> , <i>S. horridus</i> , <i>S. jarrovii</i> , <i>S. magister</i> , <i>S. melanorhinus</i> , <i>S. merriami</i> , <i>S. mucronatus</i> , <i>S. ochoterenae</i> , <i>S. orcutti</i> , <i>S. palaciosi</i> , <i>S. poinsettii</i> , <i>S. serrifer</i> , <i>S. siniferus</i> , <i>S. spinosus</i> , <i>S. squamosus</i> , <i>S. torquatus</i> , <i>S. undulatus</i> , <i>S. utiformis</i> , <i>S. variabilis</i> , <i>S. woodi</i> , <i>Uma exsul</i> , <i>Urosaurus bicarinatus</i> , <i>U. nigricaudus</i> , <i>Uta stejnegeri</i> y <i>U. stansburiana</i> (47)	Bogert, 1949b; Soulé, 1963; Benabib y Congdon, 1992; Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Andrews et al., 1997a; Andrews et al., 1997b; Lemos-Espinal et al., 1997a; Lemos-Espinal et al., 1997c; Lemos-Espinal et al., 1997d, b, e; Andrews, 1998; Andrews et al., 1999; Lemos-Espinal et al., 2001, 2002; Lemos-Espinal et al., 2003b; García-De La Peña et al., 2005; Smith y Lemos-Espinal, 2005; Woolrich-Piña et al., 2006; Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007; García-De la Peña et al., 2007; García, 2008; Güizaño-Rodríguez et al., 2011; Sinervo et al., 2011; Avila-Bocanegra et al., 2012; Gadsden et al., 2012; Valdez-Villavicencio y Peralta-García, 2012; Woolrich-Piña et al., 2012b; Woolrich-Piña et al., 2012c; Bustos-Zagal et al., 2013; Kearney, 2013; Lara-Resendiz y Díaz de la Vega-Pérez, 2013; Lara-Resendiz y García-Vázquez, 2013; Lara-Resendiz et al., 2014a; Lara-Resendiz et al., 2014b; Lara-Resendiz et al., 2014c; López-Alcaide et al., 2014; Gadsden et al., 2015a; Gadsden et al., 2015c; Lara-Resendiz et al., 2015a; Lara-Resendiz et al., 2015b; Martínez-Méndez et al., 2015
	Phyllodactylidae	<i>Phyllodactylus bordai</i> y <i>P. tuberculosis</i> (2)	Lara-Resendiz et al., 2013a; Lara-Resendiz et al., 2013b
	Scincidae	<i>Plestiodon copei</i> (1)	Lemos-Espinal et al., 1997c; Lara-Resendiz et al., 2014c
	Teiidae	<i>Aspidoscelis angusticeps</i> , <i>A. calidipes</i> , <i>A. ceralbensis</i> , <i>A. costata</i> , <i>A. cozumela</i> , <i>A. deppii</i> , <i>A. hyperythra</i> , <i>A. lineatissima</i> , <i>A. marmorata</i> , <i>A. maslini</i> , <i>A. parvisocia</i> , <i>A. rodecki</i> , <i>A. sackii</i> y <i>A. tigris</i> (14)	Soulé, 1963; Lemos-Espinal et al., 1997c; García-De la Peña et al., 2007; Navarro-García et al., 2008; Woolrich-Piña et al., 2011; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Lara-Resendiz et al., 2013d; Güizaño-Rodríguez et al., 2014; Jacome-Flores et al., 2015
Xantusiidae	<i>Xantusia extorris</i> y <i>X. sanchezi</i> (2)	Cruz-Sáenz y Lazcano, 2012; Gadsden et al., 2015b	
Xenosauridae	<i>Xenosaurus agrenon</i> , <i>X. grandis</i> , <i>X. newmanorum</i> , <i>X. platyceps</i> , <i>X. rectocollaris</i> y <i>X. tzacualtipantecus</i> (6)	Ballinger et al., 1995; Lemos-Espinal et al., 1998b, 2003a, 2004; Woolrich-Piña et al., 2012a; García-Rico et al., 2015	
Serpientes	Colubridae	<i>Conopsis biserialis</i> , <i>C. lineata</i> y <i>Geophis semidoliatus</i> (3)	Brattstrom, 1965; Castañeda-Gonzalez et al., 2011
	Viperidae	<i>Crotalus estebanensis</i> (1)	Díaz de la Vega-Pérez et al., 2016
Cocodrilos	Crocodylidae	<i>Crocodylus acutus</i> y <i>C. moreletii</i> (2)	Charruau, 2012; López-Luna et al., 2015; Escobedo-Galván et al., 2016; González-Desales et al., 2016

Desde el enfoque ecológico se ha publicado alrededor del 71% de los trabajos. Dentro de esta temática sobresale la investigación sobre ecología general, pero donde se aborda la termorregulación (e.g., Beck y Lowe, 1991; Lemos-Espinal et al., 2003a; Lemos-Espinal et al., 2003b; Gadsden y Estrada-Rodríguez, 2007; Castañeda-Gonzalez et al., 2011; Woolrich-Piña et al., 2012a). También se incluyen los trabajos sobre ecología o biología térmica, donde se tratan cuestiones específicas sobre termorregulación (e.g., Lemos-Espinal et al., 1997a; Lemos-Espinal et al., 1997d, 1998b; Woolrich-Piña et al., 2012b; García-Rico et al., 2015). Asimismo, sobresalen los trabajos donde se reportan las temperaturas corporales en campo (e.g., Brattstrom, 1965; Lemos-Espinal et al., 1997b; Woolrich-Piña et al., 2011; Woolrich-Piña et al., 2012c), bajo condiciones controladas de laboratorio (e.g., Andrews et al., 1999; Lara-Resendiz et al., 2015a) o incluso estudiando su relación con las temperaturas ambientales, por ejemplo con el aire, sustrato (e.g., Lemos-Espinal y Ballinger, 1995; Woolrich-Piña et al., 2006; Woolrich-Piña et al., 2011; García-Rico et al., 2015) o con las temperaturas ambientales utilizando modelos operativos (e.g., Navarro-García et al., 2008; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Lara-Resendiz et al., 2014c). También se han integrado diversas variables térmicas bajo el enfoque de modelado de nicho ecológico para evaluar la distribución de diversas especies (Sinervo et al., 2010; Sinervo et al., 2011; Kearney, 2013; Lara-Resendiz, 2013). Finalmente, un bajo porcentaje de trabajos, dentro de esta categoría, se han enfocado exclusivamente en la ecología térmica de anidación, de los cuales la mayoría fueron en tortugas (Sandoval et al., 2011; Zavaleta-Lizarraga y Morales-Mavil, 2013; Lamont y Fujisaki, 2014), cocodrilos (Charruau, 2012; López-Luna et al., 2015; Escobedo-Galván et al., 2016) y mucho menos en lagartijas (Lara-Resendiz et al., 2013d).

Desde la perspectiva de cómo el cambio climático podría afectar a los reptiles se catalogó el 11% de los trabajos. Este tipo de estudios se han producido a partir del 2010 (Sinervo et al., 2010), principalmente con lagartijas, donde combinan variables de ecología térmica con diversos escenarios de cambio climático (Lara-Resendiz et al., 2015b; Medina et al., 2016; Piantoni et al., 2016). Los trabajos que se han desarrollado para determinar cuál será la respuesta de las especies a este fenómeno climático han sido en ambientes áridos (Gadsden et al., 2012; Lara-Resendiz et al., 2015b), tropicales (Martínez-Méndez et al., 2015; Valenzuela-Ceballos et al., 2015) y en altas elevaciones (Sinervo et al., 2011). Además del tipo de hábitat, también algunos trabajos (Sinervo et al., 2010; Sinervo et al., 2011) han considerado variables como el modo reproductor (ovíparo, vivíparo), hábitos (arborícola, saxícola, fosorial, diurno, nocturno) y las estrategias de termorregulación (heliotérmico, tigmotérmico, termoconformista, termorregulador activo, etc); ver una revisión para reptiles en este tema en Winter et al. (2016). En este tema, las lagartijas,

principalmente las especies del género *Sceloporus*, han sido un buen modelo de estudio (ver tabla 2) ya que comparten atributos fisiológicos con otros organismos ectotérmicos, son un grupo marcadamente diverso en su geografía, fisiología, conducta y hábitats, además son relativamente abundantes, fáciles de encontrar en campo y de mantener en condiciones de laboratorio (Huey et al., 2010).

Desde la perspectiva fisiológica se clasificó el 10% del total de los trabajos revisados. Por ejemplo, en esta categoría hubo trabajos que han determinado el efecto de la temperatura de incubación en la determinación sexual y desarrollo embrionario (Vogt y Flores-Villela, 1986; Vogt y Flores-Villela, 1992), el estrés térmico durante la reproducción (Andrews et al., 1997a; Andrews et al., 1997b), la influencia en la tasa de crecimiento (McMichael et al., 2008) y en la estimación de la tasa metabólica (Benabib y Congdon, 1992; Sandoval et al., 2011).

Dentro del enfoque evolutivo se catalogó únicamente al 5% de los trabajos. Por ejemplo, se incluyen los trabajos que estudian la variación geográfica en la temperatura corporal de las lagartijas del género *Sceloporus*, donde los requerimientos térmicos pueden ser conservativos en gradientes altitudinales (Andrews et al., 1999) o latitudinales (Andrews, 1998). También se ha abordado el tema del conservadurismo de las preferencias térmicas entre las especies de complejos partenogenéticos del género *Aspidoscelis* (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013). Por otro lado, resaltan los trabajos donde han abordado la evolución de la viviparidad en frinosomátidos asociada al ambiente térmico (Méndez-de la Cruz et al., 1998; Hodges, 2004).

Por último, son pocos los trabajos que han abordado directamente un enfoque conductual, los cuales incluyen solo el 3% de los trabajos, donde se combina la conducta con los aspectos de la termorregulación. Por ejemplo, las variaciones en las respuestas conductuales, posturas y selección de microhábitats de *Iguana iguana* en un gradiente de temperatura en campo y laboratorio (McGinnis y Brown, 1966). Otro ejemplo es el trabajo donde se estudió la relación entre las estrategias de escape en lagartijas con las temperaturas corporales y micro-ambientales (Smith y Lemos-Espinal, 2005). Por último, también se ha explorado en lagartijas el tema de las estrategias conductuales de termorregulación durante la preñez para evitar el sobrecalentamiento (López-Alcaide et al., 2014). Los trabajos que combinan el enfoque ecológico y conductual, sólo se consideraron en la primer categoría.

## TENDENCIAS Y DIRECCIONES FUTURAS

En los trabajos previos se ha respaldado la importancia de la temperatura en procesos ecofisiológicos y en la biología de reptiles. Por mencionar algunos ejemplos en un escenario a largo plazo, la temperatura juega un

papel importante en la tasa de crecimiento corporal, la recuperación de enfermedades o lesiones, la tasa y producción de huevos, el éxito en la tasa de eclosión y en la proporción de sexos; mientras que en el mediano plazo, es fundamental en la eficiencia y tasa digestiva, así como aprendizaje; mientras que al corto plazo, podría considerarse el éxito de depredación o evasión, aceleración, velocidad, agilidad, resistencia, capacidad aeróbica, recuperación del agotamiento, desplantes de conductas, sensibilidad auditiva, metabolismo, pérdida de agua por evaporación y balance hídrico (Huey, 1982 y sus referencias). Esta lista es aún mayor si se consideran particularidades dentro de los grupos. Es por esto que resulta fundamental realizar curvas de rendimiento/desempeño térmico en un amplio espectro de temperaturas, con el objetivo de conocer la temperatura óptima fisiológica (Angilletta, 2006). Los cuales han sido pobremente estudiados en especies mexicanas.

Asimismo resulta fundamental conocer los diferentes umbrales de temperatura (mínimos y máximos), por ejemplo: temperatura letal, crítica, voluntaria y preferida. Con el objetivo de conocer los niveles de sensibilidad y vulnerabilidad. En este caso, la tolerancia térmica podría estar relacionada con la distribución de las especies, es decir, especies con requerimientos térmicos con límites muy estrechos (estenotérmicas) podrían estar restringidas geográficamente, mientras que especies generalistas (euritérmicas), podrían estar presente en una gran gama de ambientes (Lara-Resendiz, 2013). Sin embargo, este campo ha sido poco explorado aunque existe una gran cantidad de trabajos donde describen estas variables incluso a nivel de familia (Sinervo et al., 2010; Clusella-Trullas et al., 2011; Clusella-Trullas y Chown, 2014; también ver sus materiales suplementarios). Existen grupos que aún no han sido estudiados como especies nocturnas (gecos, *Xantusia*, *Lepidophyma*), pero sobre todo en serpientes, en las cuales existen muy pocos estudios (e.g., Lemos-Espinal et al., 1997c; Castañeda-Gonzalez et al., 2011; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2016). Es probable que estas contribuciones sigan siendo importantes para probar hipótesis evolutivas alrededor de los requerimientos térmicos de los reptiles (Andrews, 1998; Méndez-de la Cruz et al., 1998; Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013), también para delimitar los requerimientos y tolerancias de las especies y predecir los riesgos de los organismos ectotérmicos en un ambiente cambiante.

Los estudios sobre el riesgo de extinción en poblaciones o especies deben ser considerados de alta prioridad a escala regional para reducir las amenazas de extinción en la diversidad biológica. Varios modelos han sido desarrollados para pronosticar los efectos biológicos del cambio climático, pero todos ellos tienen grandes limitaciones. Algunos están basados en efectos convergentes del clima, pero no han sido calibrados con extinciones locales observadas. Otros modelos correlativos o multivariados utilizan la asociación del

clima contemporáneo para predecir la distribución actual y futura. Sin embargo, estos modelos ignoran los impactos de otros factores bióticos (i.e., adaptación local, enfermedades, competencia, fisiología, entre otros). Análisis previos muestran que los modelos de riesgo pueden ser confiables, sin embargo carecen de la integración de datos ecofisiológicos e interacciones entre especies, ya que ambas influyen en su riesgo de extinción. Estas limitaciones han generado mucho debate acerca de la magnitud de los impactos del cambio climático sobre las especies de reptiles (López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011; Winter et al., 2016).

Basado en lo anterior, para proyectar y modelar la respuesta de los organismos a cambios climáticos extremos, se requiere una comprensión de los factores fisiológicos, conductuales, ecológicos y evolutivos que se relacionan con la distribución de las especies. Por ejemplo, la mayoría de los estudios han utilizado el enfoque correlativo (e.g., Garp, Maxent; Ballesteros-Barrera et al., 2007; Guizado-Rodríguez et al., 2012), que se basa en la asociación estadística entre los datos de presencia de las especies con las variables ambientales bajo múltiples escenarios climáticos; mientras que pocos trabajos se han enfocado en los modelos mecanicistas, que se construyen a partir de rasgos funcionales como datos biofísicos, fisiológicos (Lara-Resendiz et al., 2015b) o demográficos (Sinervo et al., en revisión). En este último enfoque, la relación entre las variables ambientales y las métricas como la ganancia de energía o la preferencia térmica podrían ser fácilmente proyectadas a través del paisaje en escenarios actuales, pasados o futuros (Sinervo et al., 2010; Kearney, 2013; Martínez-Méndez et al., 2015). Por lo tanto, los modelos mecanicistas podrían ser más apropiados que los de enfoque correlativo para aislar el efecto del ambiente abiótico sobre el rendimiento y la distribución potencial de los organismos (Buckley et al., 2010). Sin embargo, los modelos mecanicistas requieren una comprensión precisa de las relaciones ecofisiológicas y pueden requerir información difícil de obtener o que consume mucho tiempo, limitando por el momento el uso más amplio de estos modelos.

Sin duda, existen muchos trabajos que han documentado que el comportamiento termorregulador podría disminuir el efecto de las variaciones climáticas extremas sobre las poblaciones de reptiles (Kearney et al., 2009; López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011; López-Alcaide et al., 2014; Valenzuela-Ceballos et al., 2015). Sin embargo, aún no se ha explorado con gran detalle cual será la respuesta de organismos con características de historia de vida contrastantes, por ejemplo: estrategias reproductivas (ovíparo-vivíparo), hábitos (diurno-nocturno-crepuscular), hábitats (e.g., árido, desértico, bosque, etc), modos de termorregulación (euritérmico, tigmotérmico, termorregulador activo/pasivo). Sinervo et al. (2010) siguieron este enfoque, sin embargo fue realizado bajo una escala global. Por lo tanto, estudios comparados entre grupos taxonómicos y

comunidades deben ser considerados bajo este enfoque de estudio y a escala regional. Además, según la revisión de Winter et al. (2016) hace falta realizar estudios sobre los efectos del cambio climático en grupos y especies particulares, ya que únicamente se han estudiado 22 de las 88 familias de reptiles, las cuales representan solo el 1.5% del total de especies descritas.

Finalmente, este tipo de trabajos son necesarios para conocer la vulnerabilidad, predecir extinciones, identificar potenciales contracciones y cambios futuros en la distribución de las especies, así como priorizar áreas naturales protegidas, corredores y microrefugios, donde prevalecerá el tipo de hábitat o las condiciones necesarias de hábitat, incluso para determinar los lugares donde las especies podrían ser trasladadas (Sinervo et al., en revisión) y contar con estrategias de manejo, planes de conservación y acciones de adaptación ante el cambio climático (López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011).

### AGRADECIMIENTOS

Agradezco el financiamiento otorgado por parte de CONACyT, UC-MEXUS y UC-Mexico Initiative. También agradezco a los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias al manuscrito.

### LITERATURA CITADA

Andrews, R.M., Méndez-de La Cruz, F.R. y Villagrán-Santa Cruz, M. 1997a. Body temperatures of female *Sceloporus grammicus*: thermal stress or impaired mobility? *Copeia* 1997: 108-115.

Andrews, R.M., Qualls, C.P. y Rose, B.R. 1997b. Effects of low temperature on embryonic development of *Sceloporus* lizards. *Copeia* 1997: 827-833.

Andrews, R.M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *J. Therm. Biol.* 23: 329-334.

Andrews, R.M., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. y Rodríguez-Romero, F. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *J. Herpetol.* 33: 93-100.

Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. y Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27: 249-268.

Angilletta, M.J. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *J. Therm. Biol.* 31: 541-545.

Angilletta, M.J., Oufiero, C.E. y Leaché, A.D. 2006. Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: An information-theoretic approach. *Am. Nat.* 168: E123-E135.

Angilletta, M.J. 2009. Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press. New York, USA. 285 p.

Avery, R.A. 1979. Lizards - a study in thermoregulation.

University Park Press. Baltimore. 56 p.

Ávila-Bocanegra, L.E., Smith, G.R., Woolrich-Piña, G.A. y Lemos-Espinal, J.A. 2012. Body temperatures of *Sceloporus anahuacus* from a montane zone of northeastern Estado de México, México. *Herpetol. Bull.* 121: 27-29.

Ballesteros-Barrera, C., Martínez-Meyer, E. y Gadsden, H. 2007. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two microendemic lizards, genus *Uma*, of Northern Mexico. *J. Herpetol.* 41: 733-740.

Ballinger, R.E., Lemos-Espinal, J.A., Sanoja-Sarabia, S. y Coady, N.A. 1995. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica* 27: 128-132.

Bartholomew, G.A. 1982. Physiological control of temperature. En *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York. 167-211 p.

Beck, D.D. y Lowe, C.H. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *J. Herpetol.* 25: 395-406.

Benabib, M. y Congdon, J.D. 1992. Metabolic and water-flux rates of free-ranging tropical lizards *Sceloporus variabilis*. *Physiol. Zool.* 65: 788-802.

Bennett, A.F. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.* 28: 752-762.

Bennett, A.F. y Huey, R.B. 1990. Studying the evolution of physiological performance. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 7: 251-284.

Blázquez, M.C. y Rodríguez-Estrella, R. 1997. Factors influencing the selection of basking perches on cardon cacti by spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Biotropica* 29: 344-348.

Blouin-Demers, G. y Nadeau, P. 2005. The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86: 560-566.

Bogert, C.M. 1939. Reptiles under the sun. *Nat. Hist.* 24: 26-37.

Bogert, C.M. 1949a. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.

Bogert, C.M. 1949b. Thermoregulation and ecritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México* 20: 415-426.

Bogert, C.M. 1959. Iguana round-up. *Animal Kingdom.* 62: 82-87.

Brattstrom, B.H. 1965. Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73: 376-422.

Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J. y Sears, M.W. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecol. Lett.* 13: 1041-1054.

Bustos-Zagal, M.G., Manjarrez, J. y Castro-Franco, R. 2013. Uso de microhábitat y termorregulación



- en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zool. Mex.* 29: 153-163.
- Castañeda-Gonzalez, O., Manjarrez, J., Goyenechea, I. y Fajardo, V. 2011. Ecology of a population of the earthsnake *Conopsis biserialis* in the Mexican Transvolcanic Axis. *Herpetol. Conserv. Biol.* 6: 364-371.
- Charruau, P. 2012. Microclimate of American crocodile nests in Banco Chinchorro biosphere reserve, Mexico: Effect on incubation length, embryos survival and hatchlings sex. *J. Therm. Biol.* 37: 6-14.
- Clusella-Trullas, S., Blackburn, T.M. y Chown, S.L. 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *Am. Nat.* 177: 738-751.
- Clusella-Trullas, S. y Chown, S.L. 2014. Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *J. Comp. Physiol., B* 184: 5-21.
- Cowles, R.B. 1939. Possible implications of reptilian thermal tolerance. *Science* 90: 465-466.
- Cowles, R.B. 1940. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperature. *Am. Nat.* 75: 542-561.
- Cowles, R.B. 1941. Winter activities of desert reptiles. *Ecology* 22: 125-140.
- Cowles, R.B. 1942. Critical thermal levels and thermal regulation in desert reptiles. In Meeting Amer. Soc. Ichthyologist and herpetologist. *Amer. Mus. Nat. Hist.*
- Cowles, R.B. y Bogert, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 263-296.
- Cruz-Sáenz, D. y Lazcano, D. 2012. Biological and ecological aspects of *Xantusia sanchezi*, an endangered lizard in an oak forest in the state of Jalisco, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 83: 129-132.
- Cunningham, J.D. 1966. Additional observations on the body temperatures of reptiles. *Herpetologica* 22: 184-189.
- Díaz de la Vega-Pérez, A., Jimenez-Arcos, V.H., Lara-Resendiz, R., Méndez-de la Cruz, F. y Rabatsky, A. 2016. *Crotalus estebanensis*, activity and thermoregulation. *Mesoam. Herpetol.* 3: 739-741.
- Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H., Manríquez-Morán, N.L. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2013. Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata: Teiidae) and their parental species. *Herpetol. J.* 23: 93-104.
- Dupré, R.K., Hicks, J.W. y Wood, S.C. 1989. Effect of temperature on chemical control of ventilation in Mexican black iguanas. *Am. J. Physiol.* 257: 1258-1263.
- Escobedo-Galvan, A.H. 2013. Temperature-dependent sex determination in an uncertain world: advances and perspectives. *Rev. Mex. Biodiv.* 84: 727-730.
- Escobedo-Galván, A.H., López-Luna, M.A. y Cupul-
- Magaña, F.G. 2016. Thermal fluctuation within nests and predicted sex ratio of Morelet's Crocodile. *J. Therm. Biol.* 58: 23-28.
- Flores-Villela, O.A. y García-Vázquez, U.O. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Rev. Mex. Biodiv.* 85: S467-S475.
- Gadsden, H. y Estrada-Rodríguez, J.L. 2007. Ecology of the spiny lizard *Sceloporus jarrovi* in the central Chihuahuan Desert. *Southwest. Nat.* 52: 600-608.
- Gadsden, H., Ballesteros-Barrera, C., Hinojosa de la Garza, O., Castañeda, G., García-De la Peña, C. y Lemos-Espinal, J.A. 2012. Effects of land-cover transformation and climate change on the distribution of two endemic lizards, *Crotaphytus antiquus* and *Sceloporus cyanostictus*, of northern Mexico. *J. Arid Environ.* 83: 1-9.
- Gadsden, H., Castañeda, G. y Huitrón-Ramírez, R.A. 2015a. *Sceloporus cyanostictus* (Yarrow's blue-spotted spiny lizard) field and preferred body temperature. *Herpetol. Rev.* 46: 436-437.
- Gadsden, H., Castañeda, G. y Olivo-Rodríguez, R.I. 2015b. *Xantusia extorris* (Durango night lizard) field and preferred body temperature. *Herpetol. Rev.* 46: 440-441.
- Gadsden, H., Ruíz, S. y Castañeda, G. 2015c. *Sceloporus jarrovi* (Yarrow's spiny lizard) and *Sceloporus poinsettii* (crevice spiny lizard) preferred body temperature. *Herpetol. Rev.* 46: 261-262.
- Gans, C. y Pough, F.H. 1982a. Physiological Ecology: Its Debt to Reptilian Studies, Its Value to Students of Reptiles. En *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York. 1-13 p.
- Gans, C. y Pough, F.H. 1982b. *Biology of the Reptilia, Physiology C: Physiological Ecology*. Vol. 12. Academic Press. New York. 536 p.
- García, A. 2008. The use of habitat and time by lizards in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 43: 107-115.
- García-De la Peña, C., Gadsden, H., Lopez-Corrujedo, H. y Lazcano, D. 2005. *Uma exsul* (Coahuila fringe-toed sand lizard). Body temperature. *Herpetol. Rev.* 36: 66-67.
- García-De la Peña, C., Gadsden, H., Contreras-Balderas, A.J. y Castañeda, G. 2007. Daily and seasonal activity patterns of a lizard guild in the sand dunes of Viesca, Coahuila, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 78: 141-147.
- García-Rico, J., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A. y Woolrich-Pina, G.A. 2015. Thermal ecology, sexual dimorphism, and diet of *Xenosaurus tzacualtipantecus* from Hidalgo, Mexico. *West. N. Am. Nat.* 75: 209-217.
- González-Desales, G.A., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M.M. y Charruau, P. 2016. Nesting ecology of the American crocodile in La Encrucijada Biosphere Reserve, Mexico. *Amphibia-Reptilia* 37: 261-271.
- Güizado-Rodríguez, A., García-Vázquez, U.O. y Solano-Zavaleta, I. 2011. Thermoregulation by a

- population of *Sceloporus palaciosi* from Sierra del Ajusco, Distrito Federal, Mexico. *Southwest. Nat.* 56: 120-124.
- Güizado-Rodríguez, M.A., Ballesteros-Barrera, C., Casas-Andreu, G., Barradas-Miranda, V.L., Téllez-Valdés, O. y Salgado-Ugarte, I.H. 2012. The Impact of global warming on the range distribution of different climatic groups of *Aspidoscelis costata costata*. *Zool. Sci.* 29: 834-843.
- Güizado-Rodríguez, M.A., Reyes-Vaquero, L. y Casas-Andreu, G. 2014. Thermoregulation by a population of *Aspidoscelis calidipes* from Apatzingan, Michoacan, Mexico. *Southwest. Nat.* 59: 132-135.
- Heath, J.E. 1962. Temperature-independent morning emergence in lizards of the genus *Phrynosoma*. *Science* 138: 891-892.
- Heath, J.E. 1964. Reptilian thermoregulation: evaluation of field studies. *Science* 146: 784-785.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. y Stevenson, R.D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *Am. Nat.* 142: 796-818.
- Hodges, W.L. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *J. Evol. Biol.* 17: 1230-1237.
- Huey, R.B. y Slatkin, M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51: 363-384.
- Huey, R.B. y Pianka, E.R. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 58: 1066-1075.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York. 25-91 p.
- Huey, R.B., Losos, J.B. y Moritz, C. 2010. Are lizards toast? *Science* 328: 832-833.
- IUPS Thermal Commission. 2003. Glossary of terms for thermal physiology. *J. Therm. Biol.* 28: 75-106.
- Jacome-Flores, M.E., Blazquez, M.C., Sosa, V.J. y Maya, Y. 2015. Type of soil and temperature range explain the preferred habitat and current distribution of the endemic lizard *Aspidoscelis hyperythra* in southern Baja California peninsula. *J. Arid Environ.* 113: 126-133.
- Jiménez-Arcos, V.H., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Lara-Resendiz, R.A., Rabatsky, A. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2016. *Phyllodactylus xanti*. Thermoregulatory activity. *Mesoam. Herpetol.* 3: 1011-1012.
- Kearney, M., Shine, R. y Porter, W.P. 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3835-3840.
- Kearney, R.M. 2013. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecol. Lett.* 16: 1470-1479.
- Lamont, M.M. y Fujisaki, I. 2014. Effects of ocean temperature on nesting phenology and fecundity of the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). *J. Herpetol.* 48: 98-102.
- Lara-Resendiz, R.A. 2013. Ecología térmica de lacertilios mexicanos: implicaciones de su distribución y modo reproductor. Thesis Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México. 119 p.
- Lara-Resendiz, R.A., Arenas-Moreno, D.M. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2013a. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86: 127-135.
- Lara-Resendiz, R.A., Arenas-Moreno, D.M. y Valle-Jiménez, F.I. 2013b. *Phyllodactylus tuberculatus* (Yellow-Bellied Gecko). Body temperature. *Herpetol. Rev.* 44: 327-328.
- Lara-Resendiz, R.A. y Díaz de la Vega-Pérez, A.H. 2013. *Sceloporus grammicus* (Mesquite Lizard). Selected body temperature. *Herpetol. Rev.* 44: 328-329.
- Lara-Resendiz, R.A., Díaz de la Vega-Pérez, A.H. y Charruau, P. 2013c. *Anolis uniformis* (Lesser Scaly Anole). Selected body temperature. *Herpetol. Rev.* 44: 662.
- Lara-Resendiz, R.A., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2013d. Aspectos morfológicos y térmicos del nido de *Aspidoscelis costata* en Guerrero, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 84: 701-704.
- Lara-Resendiz, R.A. y García-Vázquez, U.O. 2013. *Sceloporus anahuacus* (Anahuacan Graphic Lizard). Selected body temperature. *Herpetol. Rev.* 44: 682-683.
- Lara-Resendiz, R.A., Díaz de la Vega-Pérez, A.H., Jiménez-Arcos, V.H., Gadsden, H. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2014a. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas: *Sceloporus poinsettii* y *Sceloporus lineolateralis* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 85: 875-884.
- Lara-Resendiz, R.A., Jezkova, T., Rosen, P.C. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2014b. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia* 35: 161-172.
- Lara-Resendiz, R.A., Larrain-Barrios, B.C., Díaz de la Vega-Pérez, A.H. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2014c. Calidad térmica a través de un gradiente altitudinal para una comunidad de lagartijas en la sierra del Ajusco y el Pedregal de San Angel, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 85: 885-897.
- Lara-Resendiz, R.A., Arenas-Moreno, D.M., Beltrán-Sánchez, E., Gramajo, W., Verdugo-Molina, J., Sherbrooke, W.C. y Méndez de la Cruz, F.R. 2015a. Selected body temperature of nine species of Mexican horned lizards (*Phrynosoma*). *Rev. Mex. Biodiv.* 86: 275-278.
- Lara-Resendiz, R.A., Gadsden, H., Rosen, P.C., Sinervo, B. y Méndez-de la Cruz, F. 2015b. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J. Therm. Biol.* 48: 1-10.

- Lemos-Espinal, J., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1998a. Temperature relationships of the lizard, *Barisia imbricata*, from Mexico. *Amphibia-Reptilia* 19: 95-99.
- Lemos-Espinal, J.A. y Ballinger, R.E. 1995. Comparative thermal ecology of the high-altitude lizard *Sceloporus grammicus* on the eastern slope of the Iztaccihuatl Volcano, Puebla, Mexico. *Can. J. Zool.* 73: 2184-2191.
- Lemos-Espinal, J.A., Ballinger, R.E., Sarabia, S.S. y Smith, G.R. 1997a. Thermal ecology of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus* in Sierra del Ajusco, Mexico. *Southwest. Nat.* 42: 344-347.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1997b. Body temperatures of the Mexican lizard *Sceloporus ochoteranae* from two populations in Guerrero, Mexico. *Herpetol. J.* 7: 74-76.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1997c. Observations on the body temperatures and natural history of some Mexican reptiles. *Bull. Maryland Herpetol. Soc.* 33: 159-164.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1997d. Thermal ecology of the lizard, *Sceloporus gadoviae*, in an arid tropical scrub forest. *J. Arid Environ.* 35: 311-319.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1997e. Temperature relationships of the tropical tree lizard (*Urosaurus bicarinatus*) from the Canon del Zopilote, Guerrero, Mexico. *Herpetol. J.* 7: 26-27.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 1998b. Thermal ecology of the crevice-dwelling lizard, *Xenosaurus newmanorum*. *J. Herpetol.* 32: 141-144.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 2001. Sexual dimorphism and body temperatures of *Sceloporus siniferus* from Guerrero, Mexico. *West. N. Am. Nat.* 61: 498-500.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 2002. Body temperature and sexual dimorphism of *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus palaciosi* from Mexico. *Amphibia-Reptilia* 23: 114-119.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 2003a. Ecology of *Xenosaurus grandis agrenon*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, Mexico. *J. Herpetol.* 37: 192-196.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Ballinger, R.E. y Smith, H.M. 2003b. Ecology of *Sceloporus undulatus speari* (Sauria: Phrynosomatidae) from North-Central Chihuahua, México. *J. Herpetol.* 37: 722-725.
- Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R. y Ballinger, R.E. 2004. Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Queretaro, Mexico. *Amphibia-Reptilia* 25: 204-210.
- Licht, P. 1965. Effects of temperature on heart rates of lizards during rest and activity. *Physiol. Zool.* 38: 129-135.
- López-Alcaide, S. y Macip-Ríos, R. 2011. Effects of climate change in amphibians and reptiles. En Biodiversity loss in a changing planet. InTech, Rijeka, Croacia. 163-184 p.
- López-Alcaide, S., Nakamura, M., Macip-Ríos, R. y Martínez-Meyer, E. 2014. Does behavioural thermoregulation help pregnant *Sceloporus adleri* lizards in dealing with fast environmental temperature rise? *Herpetol. J.* 24: 41-47.
- López-Luna, M.A., Hidalgo-Mihart, M.G., Aguirre-León, G., González-Ramón, M.D. y Rangel-Mendoza, J.A. 2015. Effect of nesting environment on incubation temperature and hatching success of Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in an urban lake of Southeastern Mexico. *J. Therm. Biol.* 49-50: 66-73.
- Martínez-Méndez, N., Mejía, O. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2015. The past, present and future of a lizard: The phylogeography and extinction risk of *Sceloporus serrifer* (Squamata: Phrynosomatidae) under a global warming scenario. *Zool. Anz.* 254: 86-98.
- McGinnis, S.M. y Brown, C.W. 1966. Thermal behavior of the green Iguana, *Iguana iguana*. *Herpetologica* 22: 189-199.
- McMichael, E., Seminoff, J. y Carthy, R. 2008. Growth rates of wild green turtles, *Chelonia mydas*, at a temperate foraging habitat in the northern Gulf of Mexico: assessing short-term effects of cold-stunning on growth. *J. Nat. Hist.* 42: 2793-2807.
- Medina, M., Fernández, J.B., Charruau, P., Méndez-de la Cruz, F. y Ibarquengoytia, N. 2016. Vulnerability to climate change of *Anolis allisoni* in the mangrove habitats of Banco Chinchorro Islands, Mexico. *J. Therm. Biol.* 58: 8-14.
- Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M. y Andrews, R.M. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54: 521-532.
- Navarro-García, J.C., García, A. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2008. Seasonality, thermoregulation effectiveness of *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) and the thermal quality of a seasonally dry tropical forest in Chamela, Jalisco, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 79: 413-419.
- Piantoni, C., Navas, C.A. y Ibarquengoytia, N.R. 2016. Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology. *Anim. Conserv.* 19: 391-400.
- Pike, D.A. 2013. Climate influences the global distribution of sea turtle nesting. *Global Ecol. Biogeogr.* 22: 555-566.
- Pough, F.H. y Gans, C. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. En *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York. 17-23 p.
- Ramírez-Bautista, A. y Benabib, M. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of Mexico: effect of the reproductive season. *Copeia* 2001: 187-193.
- Ruiz, C.E.Z., Macias, E.B., Bello-Gutierrez, J. y Ochoa-Gaona, S. 2010. Caracterización espacio-temporal del hábitat y presencia de *Dermatemys mawii* (Testudines: Dermatemydidae) en la cuenca del Grijalva-Usumacinta, Tabasco, México. *Rev. Biol.*

*Trop. 58*: 1247-1260.

Sandoval, S., Gómez-Muñoz, V., Gutiérrez, J. y Porta-Gándara, M.A. 2011. Metabolic heat estimation of the sea turtle *Lepidochelys olivacea* embryos. *J. Therm. Biol.* 36: 138-141.

Seebacher, F. y Franklin, C.E. 2005. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. *J. Comp. Physiol., B* 175: 533-541.

Sherbrooke, W.C. 1997. Physiological (rapid) change of color in horned lizards (*Phrynosoma*) of arid habits: hormonal regulation, effects of temperature, and role in nature. *Amphibia-Reptilia* 18: 155-175.

Siliceo-Cantero, H.H. y García, A. 2015. Activity and habitat use of an insular and a mainland populations of the lizard *Anolis nebulosus* (Squamata: Polychrotidae) in a seasonal environment. *Rev. Mex. Biodiv.* 86: 406-411.

Sinervo, B. y Adolph, S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth-rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia* 78: 411-419.

Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepulveda, P.V., Rocha, C.F.D., Ibargüengoytia, N., Puntriano, C.A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J. y Sites, J.W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.

Sinervo, B., Miles, D.B., Martínez-Méndez, N., Lara-Resendiz, R. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2011. Response to comment on "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches". *Science* 332: 537.

Sinervo, B., Miles D., Lovich, J.E., Ennen, J.R., Müller, J., Cooper, R.D., Rosen, P.C., Stewart, J.A.E., Lara-Resendiz, R.A., Santos, J.C., Sites, J.W.J., Chatenever, S., Fox, L., Vaughn, M., Meléndez-Torres, C., Valle Jiménez, F.I., Arenas Moreno, D.M., Méndez de la Cruz, F.R., Casteñada Gaytán, G., Gadsden, H., Colli, G.R., Caetano, G., Simões de Bello Soares, A.H., Juvik, J., Currylow, A., Gibbons, P.M., Goode, E.V., McLuckie, A., Welton, L., Agha, M., Sterli, J., McCord, R., Hillard, L.S., Sloan, L.C., Snyder, M., Sewall, J.O., Salazar, E., Pelegrin, N., Van Dijk, P.P., Acosta, J.C. y Huey, R.B. en revisión. Desert tortoises race against climate change. *Science*. Smith, G.R. y Lemos-Espinal, J.A. 2005. Comparative escape behavior of four species of Mexican phrynosomatid lizards. *Herpetologica* 61: 225-232.

Soulé, M. 1963. Aspects of thermoregulation in nine species of lizards from Baja California. *Copeia* 1963: 107-115.

Templeton, J.R. 1970. Reptiles. En *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Academic Press, New York. 167-221 p.

Valdez-Villavicencio, J.H. y Peralta-García, A. 2012. *Sceloporus clarkii* (Clark's Spiny Lizard). Body Temperature. *Herpetol. Rev.* 43: 651.

Valdez-Villavicencio, J.H. y Galina-Tessaro, P. 2014. *Elgaria paucicarinata*: Field and preferred body temperatures. *Herpetol. Rev.* 45: 495.

Valenzuela-Ceballos, S., Castañeda, G., Rioja-Paradela, T., Carrillo-Reyes, A. y Bastiaans, E. 2015. Variation in the thermal ecology of an endemic iguana from Mexico reduces its vulnerability to global warming. *J. Therm. Biol.* 48: 56-64.

Vogt, R.C. y Flores-Villela, O.A. 1986. Sex determination in turtles by the incubation temperature of their eggs. *Ciencia (Ciudad de México)* 37: 21-32.

Vogt, R.C. y Flores-Villela, O. 1992. Effects of incubation-temperature on sex determination in a community of neotropical fresh-water turtles in southern Mexico. *Herpetologica* 48: 265-270.

Winter, M., Fiedler, W., Hochachka, W.M., Koehncke, A., Meiri, S. y De la Riva, I. 2016. Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. *R. Soc. Open Sci.* 3: 160158.

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

Woolrich-Piña, G.A., Smith, G.R. y Lemos-Espinal, J.A. 2011. Body temperatures of two species of *Aspidoscelis* from Zapotitlán Salinas, Puebla, Mexico. *Herpetol. Notes* 4: 387-390.

Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., Oliver-López, L. y Smith, G.R. 2012a. Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *Southwest. Nat.* 57: 157-161.

Woolrich-Piña, G.A., Lemos-Espinal, J.A., Smith, G.R., Oliver-López, L., Correa-Sánchez, F., Altamirano-Alvarez, T.A. y Montoya-Ayala, R. 2012b. Thermal ecology of the lizard *Sceloporus gadoviae* (Squamata: Phrynosomatidae) in a semiarid region of southern Puebla, Mexico. *Phyllomedusa* 11: 21-27.

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

Woolrich-Piña, G.A., Smith, G.R., Lemos-Espinal, J.A. y Ramírez-Silva, J.P. 2015. Do gravid female *Anolis nebulosus* thermoregulate differently than males and non-gravid females? *J. Therm. Biol.* 52: 84-89.

Zavaleta-Lizarraga, L. y Morales-Mavil, J.E. 2013. Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.* 84: 927-937.