



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

**Efecto del cambio climático sobre dos grupos de ectotermos:
Testudines (tortugas género *Kinosternon*) y Squamata (lagartijas
género *Xenosaurus*), basado en su conservadurismo del nicho
climático y térmico**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PRESENTA

Christian Said Berriozabal Islas

Director: Dr. Aurelio Ramírez Bautista

2018



Mineral de la Reforma, Hgo., a 31 de agosto de 2018.

Número de control: ICBI-D/726/2018
Asunto: Autorización impresión de tesis

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado “**Efecto del cambio climático sobre dos grupos de ectotermos: Testudines (tortugas género *Kinosternon*) y Squamata (lagartijas género *Xenosaurus*)**, basado en su conservadurismo del nicho climático y térmico”, que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **M. en C. Christian Said Berriozabal Islas**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

| | |
|------------|------------------------------|
| PRESIDENTE | Dr. Arturo Sánchez González |
| SECRETARIO | Dr. Rodrigo Macip Ríos |
| VOCAL | Dr. Aurelio Ramírez Bautista |
| SUPLENTE | Dr. Pablo Octavio Aguilar |



Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
 “Amor, Orden y Progreso”

Dr. Óscar Rodolfo Suárez Castillo
 Director de ICBI



GPS/LVCL

Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca - Tulancingo km. 4.5
 Colonia Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2231, Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx



www.uaeh.edu.mx

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado de manera muy especial a mi abuela Rosa Castillo Lara, que descansa en paz. Quien me enseñó a salir adelante por muy difícil que resultaran los obstáculos por medio de honestidad, compromiso y deseo de superación en todos los ámbitos

(1942-2014)

A mis hijas Lia Victoria Berriozabal Varela y Ana Paula Berriozabal Varela quienes son el motor de mi vida y que amo tanto

A mi madre María de los Milagros Islas Castillo porque gracias a ella cumpla una meta más en mi vida. Gracias por tu apoyo y cariño

A mi tía Rosa Martha Espinosa Durán y a Leticia Espinosa Durán por su paciencia y apoyo recibido durante todo este tiempo

A Dennis Varela Espinosa, mi compañera y madre de mis hijas por su apoyo y paciencia

Finalmente a mis hermanos Sebastián Islas Castillo y Jonathan David Berriozabal Islas

AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a mi profesor y amigo Aurelio Ramírez Bautista por su confianza y apoyo durante todo este tiempo, por ser parte importante en mi formación académica, profesional y personal, pero sobre todo por su amistad. Gracias por tus consejos, eres un gran ser humano.

Agradezco Al Dr. Arturo Sánchez González por su confianza y apoyo en todos los temas académicos, sus comentarios fueron muy importantes para este trabajo, así como sus buenos consejos.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por formar parte de mi comité tutorial, ya que sus aportaciones, comentarios y sugerencias permitieron mejorar mi proyecto de manera importante.

Al Dr. Rodrigo Macip Ríos por ser también parte de mi comité tutorial y por sus comentarios, consejos y correcciones que enriquecieron sustancialmente este proyecto.

A mis colegas y amigos que me ayudaron con mi trabajo de campo y en el laboratorio: José Daniel Lara Tufiño, Uriel Hernández Salinas, Diego Juárez Escamilla, Raciél Cruz Elizalde, Raquel Hernández Austría, Itzel Magno Benítez, Ismael Reaño Hernández, Luis Manuel Badillo, Ricardo Luría Manzano, Aron García Rosales, Abraham Lozano, Monserrat Ramírez, Cesar Díaz Marín y Paola Lazcano

Finalmente, todo este trabajo no hubiera sido posible sin el financiamiento del CONACyT a través del programa de Becas Nacionales (N. de apoyo: 414998).

Tabla de contenido

| | |
|--|----|
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| CAPÍTULO I..... | 4 |
| Effect of climate change in lizards of the genus <i>Xenosaurus</i> (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism..... | 4 |
| CAPÍTULO II..... | 16 |
| Efectos del cambio climático sobre las tortugas del género <i>Kinosternon</i> (Testudines: Kinosternidae): una evaluación de la adecuación del hábitat y la perspectiva del conservadurismo del lugar climático..... | 16 |
| CAPÍTULO III..... | 46 |
| Biología térmica de tres especies de lagartos <i>Xenosaurus</i> : Evidencia de la falta de conservadurismo en el nicho térmico, bajo una perspectiva de cambio climático global..... | 46 |
| CAPÍTULO IV..... | 70 |
| Ecología térmica de cuatro especies de tortugas <i>Kinosternon</i> (Testudines: Kinosternidae) y su vulnerabilidad ante las modificaciones de temperatura en su hábitat..... | 70 |
| DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL..... | 86 |

INTRODUCCIÓN GENERAL

Entender los procesos ecológicos y evolutivos responsables de la distribución geográfica de los diferentes grupos biológicos ha sido una de las preguntas más interesantes dentro de la biogeografía, biología evolutiva y la conservación (Grinnell, 1917; Letten *et al.*, 2013). En este sentido, se han propuesto diferentes hipótesis ecológicas y evolutivas para poder explicar los patrones de distribución (Soberón, 2007; Soberón y Nakamura, 2009); en este sentido, la teoría del conservadurismo del nicho climático toma relevancia porque permite entender la distribución de las especies y los procesos evolutivos involucrados en estos, debido a que este fenómeno ecológico-evolutivo está sustentado en que las especies tienden a mantener los nichos ecológicos ancestrales a través del tiempo y el espacio (Wiens y Graham, 2005; Wiens *et al.*, 2010). En otras palabras, el conservadurismo de nicho significa que las especies de un grupo filogenéticamente relacionado presentarán características ecológicas, etológicas, morfológicas y fisiológicas las cuales están determinadas por su nicho fundamental (Elíosa-León *et al.*, 2010).

Bajo este contexto, el concepto de nicho ecológico es clave para entender la dinámica de distribución de las especies y los mecanismos climático-ambientales que operan a escalas locales y regionales. A pesar de que el concepto de nicho ecológico ha tenido una importante relevancia a lo largo de la historia, éste ha sido confuso respecto a su definición, alcances, utilidad y operatividad (Soberón y Miller, 2009; Velasco *et al.*, 2015). Por ejemplo, Hutchinson (1978) lo definió como la sumatoria de todos los factores ambientales y biológicos que permiten la existencia indefinida de una especie, entendido como un hipervolumen de n-dimensiones. Adicionalmente, el mismo autor planteó el concepto de nicho fundamental, el cual se refiere únicamente a las condiciones ambientales que permiten la existencia de las especies (Soberón y Nakamura, 2009).

Por otra parte, para poder estimar el nicho ecológico de las especies se requiere de información detallada sobre su demografía, su historia natural y su distribución; sin embargo, esta información es escasa para la mayoría de las especies, por lo tanto se han propuesto diferentes aproximaciones conceptuales y metodológicas; por ejemplo, a través del uso de modelos estadísticos de tipo correlativos, que operan bajo una asociación estadística (basada en correlaciones) entre la presencia de una especie y el ambiente a

escala geográfica (Peterson *et al.*, 2011). Estos modelos correlativos son los más usados en ecología, evolución, biogeografía y conservación (Peterson *et al.*, 2011). Por otro lado, están los métodos mecanísticos, los que incorporan el vínculo causal entre los rasgos de los organismos, como las tolerancias térmicas y las temperaturas del ambiente donde viven. Por lo tanto, este modelo permite tener una aproximación más fina del nicho fundamental de los organismos (Kearney y Porter, 2009).

En este sentido, existe importante evidencia que sugiere que los nichos ecológicos evolucionan lentamente dentro y entre especies, lo que se ha nombrado conservadurismo del nicho ecológico (Peterson *et al.*, 1999; Wiens y Graham, 2005). Por lo tanto, los efectos del cambio climático puede ser vistos desde la perspectiva del conservadurismo del nicho climático (Wiens *et al.*, 2010), ya que si las tolerancias térmicas y climáticas de las especies no son lo suficientemente amplias (rangos mínimos y máximos) para aclimatarse a las nuevas condiciones ambientales de cambio climático, las especies con un fuerte conservadurismo deberán emigrar o extinguirse, mientras que las especies evolutivamente más lábiles y tolerantes pueden potencialmente adaptarse a las nuevas condiciones (Holt, 1990; Logan *et al.*, 2014).

Diferentes autores han mencionado que el conservadurismo del nicho es considerado como un patrón y un proceso al mismo tiempo (Wiens, 2008), en donde las especies más emparentadas son ecológicamente más similares basado en el modelo Ornstein-Uhlenbeck, el cual describe un proceso donde los atributos evolucionan hacia un óptimo selectivo y exhiben una fuerte restricción evolutiva (Losos, 2008; Nakazato *et al.*, 2010). Este modelo describe atributos que evolucionan bajo selección estabilizadora, como los atributos que exhiben conservadurismo (e.g., fisiología térmica, tamaño de la puesta o morfología; Butler y King, 2004) los cuales pueden estar determinados por rangos altitudinales y latitudinales (Velasco *et al.*, 2015).

Por lo anterior, se puede asumir que grupos taxonómicamente más ricos en especies exhiban menor solapamiento del nicho (similitud) que grupos con menor riqueza taxonómica, los que podrían presentar nichos similares (Cornell, 2013). Particularmente las tortugas del género *Kinosternon*, son acuáticas, terrestres, nocturnas y ovíparas. El género está compuesto actualmente por 14 especies y ocho subespecies las cuales, por lo general

presentan un patrón de distribución amplio, encontrándose desde el nivel del mar hasta los 2,300 msnm, lo que podría hacer suponer que existe un menor grado de solapamiento de nichos climáticos entre las especies de este género. Por lo contrario, el género de lagartijas *Xenosaurus*, son un grupo de hábitos saxícolas, con hábitos nocturnos y modo de reproducción vivíparo. Con 12 especies especies actualmente descritas, las cuales se distribuyen de manera alopátrica en regiones montañosas y está caracterizado por tener una distribución reducida.

Por lo tanto, se desea corroborar la hipótesis de que el grupo taxonómicamente más rico en especies (*Kinosternon*) presentan un solapamiento de nicho climático menor que el grupo menos diverso (*Xenosaurus*). Por lo tanto, se espera que el cambio climático afecte con mayor intensidad a las especies con una elevada similitud de nicho climático; mientras que, en los taxones menos similares, cada especie podrá responder de manera particular al cambio climático. Sin embargo, también dependerá de sus respuestas en base a su capacidad térmica, así como de la capacidad de dispersión de estas.

Por lo tanto, este trabajo pretende evaluar y comparar el grado de conservadurismo del nicho en ambos géneros *Xenosaurus* y *Kinosternon*, basado en la similitud de nicho climático y el efecto que el cambio climático tiene sobre la idoneidad del hábitat de los dos grupos de vertebrados ectotermos. Así, como de la exploración de los factores extrínsecos (clima), e intrínsecos (límites térmicos); como elementos que ayudarán a determinar la vulnerabilidad de dos grupos (tortugas y lagartijas) en México.

Capítulo I

Received: 12 December 2017 | Revised: 5 April 2018 | Accepted: 30 April 2018

DOI: 10.1002/ece3.4200

ORIGINAL RESEARCH

WILEY *Ecology and Evolution*

Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism

Christian Berriozabal-Islas¹  | João Fabrício Mota Rodrigues²  | Aurelio Ramírez-Bautista¹ | Jorge L. Becerra-López³  | Adrián Nieto-Montes de Oca⁴ 

¹Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad Universitaria (Ciudad del Conocimiento), Hidalgo, México

²Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brazil

³Laboratorio de Cambio Climático y Conservación de Recursos Naturales, Centro de Estudios Ecológicos, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango, Gómez Palacio, México

⁴Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México

Correspondence

Aurelio Ramírez-Bautista, Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad Universitaria (Ciudad del Conocimiento), Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, C. P. 42184, México.
Email: ramibautista@gmail.com

Funding information

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Grant/Award Number: 414999; Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Grant/Award Number: 465610/2014-5 and 380759/2017-9

Abstract

Accelerated climate change represents a major threat to the health of the planet's biodiversity. Particularly, lizards of the genus *Xenosaurus* might be negatively affected by this phenomenon because several of its species have restricted distributions, low vagility, and preference for low temperatures. No study, however, has examined the climatic niche of the species of this genus and how their distribution might be influenced by different climate change scenarios. In this project, we used a maximum entropy approach to model the climatic niche of 10 species of the genus *Xenosaurus* under present and future suitable habitat, considering a climatic niche conservatism context. Therefore, we performed a similarity analysis of the climatic niche between each species of the genus *Xenosaurus*. Our results suggest that a substantial decrease in suitable habitat for all species will occur by 2070. Among the most affected species, *X. tzucualtipantecus* will not have suitable conditions according to its climatic niche requirements and *X. phalaroanthereon* will lose 85.75% of its current suitable area. On the other hand, we found low values of conservatism of the climatic niche among species. Given the limited capacity of dispersion and the habitat specificity of these lizards, it seems unlikely that fast changes would occur in the distribution of these species facing climate change. The low conservatism in climatic niche we found in *Xenosaurus* suggests that these species might have the capacity to adapt to the new environmental conditions originated by climate change.

KEYWORDS

climatic variables, cloud forest, conservation, endemism, extinction, niche overlap, tropical, vulnerability

1 | INTRODUCTION

The climatic niche of a species is the set of climatic variables delimiting the necessary conditions for it to reproduce and survive (Bonetti & Wiens, 2014), which is determined by adaptation to its

environment (Zúñiga-Vega et al., 2017) and the legacy of ancestry (Ackerly & Reich, 1999). Considering this, studying the specialization to a limited set of climatic conditions of a species could be important for understanding its response to climate change (Deutsch et al., 2008). The changes in climate originated by anthropogenic activities

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2018 The Authors. *Ecology and Evolution* published by John Wiley & Sons Ltd.

can have serious potential consequences for most species (Albon et al., 2017), particularly those that strictly depend on specific conditions of habitat (Parmesan, 2006).

In this context, Wiens et al. (2010) and Liu et al. (2017) proposed that the threat of climate change can be analyzed by climatic niche conservatism. This concept refers to the retention of certain characteristics of the ancestral fundamental niche over time and space (Wiens et al., 2010). Accordingly, it has been suggested that if the climatic tolerance of a species is not extensive enough to face new environmental conditions, then those species with strong niche conservatism must migrate or become extinct (Jackson, Gergel, & Martin, 2015; Wiens et al., 2010). For example, some reports have shown that several lizard species tend to maintain similar thermal preferences despite inhabiting different types of environments (Andrews, 1998; Bogert, 1949; Díaz de la Vega-Pérez, Jiménez-Arcos, Manríquez-Morán, & Méndez-De la Cruz, 2013; Grigg & Buckley, 2013; Rocha & Vrcibradic, 1996; Schall, 1977). This represents strong evolutionary evidence of the presence of conservatism in optimal thermal preferences in these groups of vertebrates (Adolph, 1990; Menezes & Rocha, 2011; Pianka, 1970; Stevens, 1982; Winne & Keck, 2004).

Range-restricted species often are particularly vulnerable to extinction due to the climate change that is happening presently; therefore, endemic species could be strongly affected (Ballesteros-Barrera, Martínez-Meyer, & Gadsden, 2007; Malcolm, Liu, Neilson, Hansen, & Hannah, 2006). This condition could be even more problematic if these species tend to conserve their climatic niche (Wiens et al., 2010). Many studies have used species distribution modeling to predict habitat suitability of endemic species in the future (García, Ortega-Huerta, & Martínez-Meyer, 2013; Thuiller et al., 2006).

However, evaluating whether these studied species conserve their niche has not been performed commonly. Therefore, besides evaluating the availability of areas with suitable climatic conditions for species in the future, it is also important to evaluate whether species show a tendency to conserve their climatic niche, which would help provide more information to better understand their capacity of response to climate change; these data could be obtained from reptiles, because as ectothermic organisms, they are good models to use to assess the impacts of climate change (Huey & Kingsolver, 1993; Valenzuela-Ceballos, Castañeda-Gaytán, Rioja-Paradela, Carrillo-Reyes, & Bastiaens, 2015).

Lizards of the genus *Xenosaurus* comprise a group of northern forms of Laurasian origin with a diversification in North America; therefore, they are considered as one of the oldest groups of lizards (Macey et al., 1999; Bhullar, 2011; Figure 1). Currently, distribution of the *Xenosaurus* species is associated with mountain chains that occur from northeastern Mexico to Alta Verapaz, Guatemala (Bhullar, 2011). Species of *Xenosaurus* occur in a broad altitudinal range of approximately 500–2,360 m, and they can be found in a wide variety of habitats, ranging from xerophytic tropical scrub to tropical montane cloud forest, and tropical rain forest (King & Thompson, 1968). Most species of the genus share behavioral and physiological characteristics, such as being thermoconformists and thigmotherms with preferences for relatively low temperatures (García-Rico, Díaz de la Vega-Pérez, Smith, Lemos-Espinal, & Woolrich-Piña, 2015). Some authors have suggested that the entire genus *Xenosaurus* might be very susceptible to rapid environmental changes (Nieto-Montes de Oca, 1999; Sinervo et al., 2010), which could be supported by the fact that most of these species are microendemic and have



FIGURE 1 Some species of *Xenosaurus* included in this study (a) *Xenosaurus agrenon*, (b) *X. mendozai*, (c) *X. newmanorum*, (d) *X. phalaroanthereon*, (e) *X. platyceps*, and (f) *X. tzacualtipantecus*

restricted dispersal abilities (Zamora-Ábrego & Ortega-León, 2016). No study, however, has properly evaluated how climate changes might influence this group of lizards; therefore, the following question becomes relevant: how would lizard species of *Xenosaurus* respond if the conditions of their climatic niche are modified because of climate change?

In this project, we evaluated: (a) the extent of areas with suitable climatic conditions for the occurrence of the *Xenosaurus* species in the near future (2070), considering that these lizards conserve their climatic niche; and (b) whether the various species of *Xenosaurus* have different climatic niches, which could be evidence of lack of niche conservatism, favoring taxa with reduced areas with suitable living conditions in the future.

2 | METHODS

2.1 | Taxon sampling

The genus *Xenosaurus* is composed of 12 described species: *Xenosaurus agrenon*, *X. arboreus*, *X. grandis*, *X. mendozai*, *X. newmanorum*, *X. penai*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rackhami*, *X. rectocollaris*, *X. sanmartinensis*, and *X. tzacualtipantecus* (Niño-Montes de Oca, García-Vázquez, Zúñiga-Vega, & Schmidt-Ballardo, 2013). Additionally, six more species were recognized but not described by Niño-Montes de Oca et al. (2017). We included 10 species of *Xenosaurus* in this study, following the taxonomy proposed by Niño-Montes de Oca et al. (2017) in a phylogenetic analysis of the genus based on RADseq data: *X. agrenon*, *X. grandis*, *X. mendozai*, *X. newmanorum*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rackhami*, *X. rectocollaris*, *X. sanmartinensis*, and *X. tzacualtipantecus*. The species *X. arboreus*, *X. penai*, and the other six species mentioned

but not described by Niño-Montes de Oca et al. (2017) were not included in this analysis because available information is scarce. Occurrence data of the *Xenosaurus* species were obtained from three sources: (a) field geographic records collected by the authors in a period of more than 10 years, since 2006, (b) published records (Ballinger, Lemos-Espinal, Sanoja-Sarabia, & Coady, 1995; Ballinger, Lemos-Espinal, & Smith, 2000; García-Rico et al., 2015; Lemos-Espinal & Smith, 2005; Lemos-Espinal, Smith, & Ballinger, 2003a,b; Niño-Montes de Oca, 1999; Rojas-González, Jones, Zúñiga-Vega, & Lemos-Espinal, 2008; Woolrich-Piña, Lemos-Espinal, Oliver-López, & Smith, 2012; Zamora-Ábrego & Ortega-León, 2016), and (c) unpublished data of ANMO. The number of occurrence records collected for each species was *X. agrenon* (25), *X. grandis* (110), *X. mendozai* (60), *X. newmanorum* (40), *X. phalaroanthereon* (12), *X. platyceps* (62), *X. rackhami* (70), *X. rectocollaris* (31), *X. sanmartinensis* (41), and *X. tzacualtipantecus* (40). The database for this study consisted of 491 geographic records (Figure 2).

Specimen sampling was performed on public and private lands, with the corresponding permission of the owners. Fieldwork was carried out under the scientific collecting permit SGPA/DGVS/02419/13, granted by the Mexican Secretary for Environment and Natural Resources (SEMARNAT). We only obtained records based on observation and invasive procedures were not performed on the lizards.

2.2 | Selection of climatic variables

Climatic information was obtained from the 19 current climatic layers available in WorldClim (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005). These were used to describe the climatic niche of each *Xenosaurus* species. These climatic layers contain annual means of the

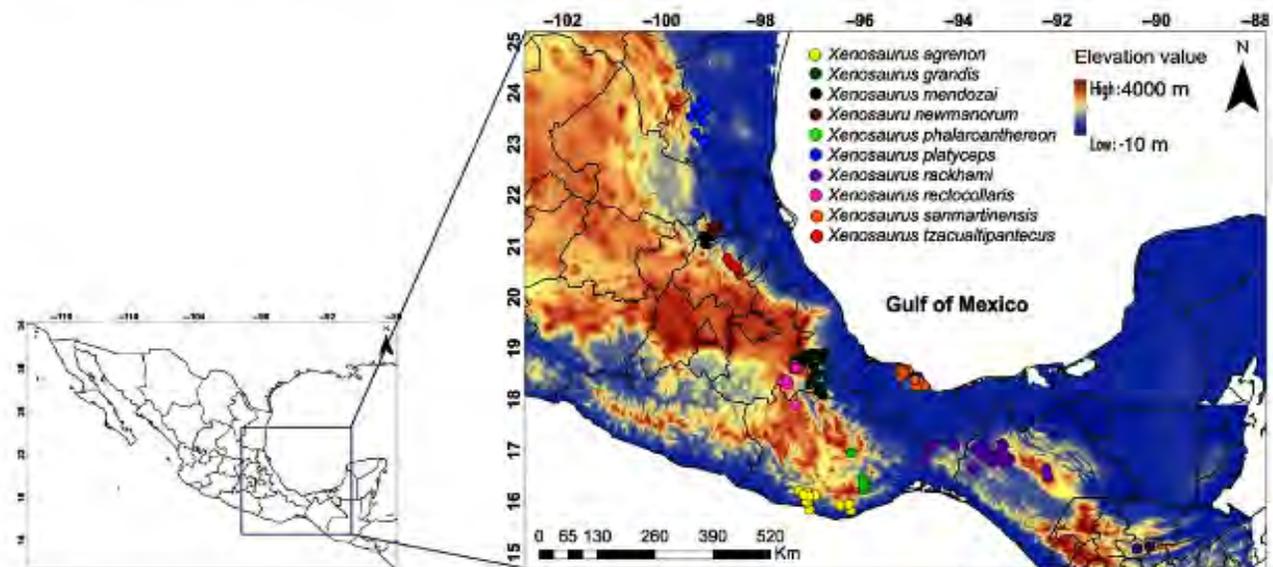


FIGURE 2 Distribution of the records of the 10 species of *Xenosaurus*. Map showing the records evaluated in our study

meteorological conditions recorded from the period 1950–2000 with a spatial resolution of 2.5 arc-minutes. We trimmed the spatial extent of the variables in ArcGIS to include the area from Mexico and Guatemala and included the resolution of our data in one km² (ESRI 2014).

Subsequently, to identify the variables with the greatest contribution in explaining the spatial-environmental variation for each species, an analysis of bivariate correlation of Pearson was performed among all the environmental variables pairs to check for collinearity among the input variables in the program STATISTICA ver 10 (StatSoft Inc, 2004; Merow, Smith, & Silander, 2013; Varela, Anderson, García-Valdés, & Fernández-González, 2014), and only variables with correlation values of less than 0.7 ($r < 0.7$) were retained. Seven climatic variables were selected when performing this procedure: bio1 (annual mean temperature), bio7 (annual range temperature), bio11 (annual mean temperature of the coldest quarter), bio12 (annual precipitation), bio 14 (precipitation of the driest month), bio17 (precipitation of the driest quarter), and bio18 (precipitation of the warmest quarter).

2.3 | Climatic niche modeling (habitat suitability)

We used the Maximum Entropy modeling method (Phillips, Anderson, & Schapire, 2006) implemented in the software MaxEnt version 3.3.1 (Phillips, Dudik, & Schapire, 2004), to develop niche models of habitat suitability for each *Xenosaurus* species. MaxEnt is a maximum entropy-based program that estimates the probability distributions of a species in a geographic space using occurrence records and environmental data (Phillips et al., 2006). This modeling algorithm only requires presence data and has relatively good performance when compared to other presence-only methods (Elith et al., 2006). To establish the areas that maintain the environmental conditions of the species and that could be occupied by them (Burgman & Fox, 2003; Elith et al., 2011), MaxEnt generates habitat suitability maps scaling from zero (low suitability) to 1 (high suitability; Elith et al., 2011). Data of the seven bioclimatic variables used for the study were collected for the whole background using the software ArcMap version 10.3.

Successful calibration is important for datasets that suffer from sampling bias and for studies that require transfer models through space or time, for example, climate change response (Elith, Kearney, & Phillips, 2010; Moreno-Amat et al., 2015). Therefore, for the construction of the models, the dataset used in MaxEnt was randomly divided as follows: 75% of the data was used for the model construction or calibration, and the remaining 25% was used to evaluate the adjustment of the model (Cianfrani, Lay, Hirzel, & Loy, 2010).

Information obtained from each model was projected in order to identify potential areas under current climatic conditions and the scenario of the climate change RCP85-2070. We used projections to the year 2070 employing the environmental variables records available on the WorldClim database, which are calculated from future climate projections of General Circulation Models (Hijmans et al., 2005). The RCP 85 assumes that global greenhouse gas concentration trajectories will continue to rise throughout the XXI century and will stabilize in the year 2100 (Meinshausen et al.,

2011). We evaluated MaxEnt model performance using a fifteen-fold cross-validation of the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic curve (ROC). Models with an AUC score of 0.5 indicated a model performing randomly, while models with an AUC score of 1 indicated a perfect model (Lobo, Jiménez-Valverde, & Real, 2007; Phillips, Dudik, & Schapire, 2004). The best model among the 15 cross-validations for each species (the model with the highest AUC) was converted into a binary map (presence-absence), using the logistic threshold considering maximum training sensitivity plus specificity, which had the best characteristics for each model. These conversions were performed in ArcMap version 10.3. Finally, to assess the impact of climate change in *Xenosaurus*, the percentage of change between current and future conditions was obtained using the formula: % of change = $[(S1-S0)/S0]*100\%$, where S0 is the suitable area for each species according to the baseline scenario and S1 is the suitable area for each species under future climatic conditions (Gutiérrez & Trejo, 2014).

2.4 | Similarity of climatic niche

Comparison of climatic niche among the 10 species of the genus was carried out using the analytical framework developed by Broennimann et al. (2012) available in the library ecospat (Di Cola et al., 2017) for R version 3.3.2 R Core Team, including the environmental variables retained in the analyses of bivariate correlation. We used the Principal Component Analysis Approach (PCA-environmental), where we extracted the first two axes of a PCA including the seven bioclimatic variables selected in our study to represent the climatic niche. Environmental space was divided in a grid of 100 × 100 cells, and each cell represented a single vector of the environmental conditions that occur in one or more sites in the geographic space (Broennimann et al., 2015; Hu et al., 2016). A Kernel density function was employed to calculate the density of occurrence of each species and number of sites, with particular environmental conditions for each cell of the environmental space.

Niche overlap between species in the environmental space was measured by the Schoener D metric (Schoener, 1970), and niche similarity tests were performed according to Warren, Glor, and Turelli (2008), using 100 randomizations in the null model. When the observed niche overlap value was significant ($p < 0.05$) based on this two-way test (similarity of species A vs. B and of species B vs. A), the climatic niches of both species were considered similar, indicating that one species predicts the climatic niche of the other better than would be expected by chance under a specific null model.

3 | RESULTS

3.1 | Habitat suitability modeling

Distribution models showed an AUC value above 0.74 for the 10 species of *Xenosaurus*, thus suggesting that the obtained models had high quality and the bioclimatic variables that most contribute

TABLE 1 Comparison of the top model runs for each species. Values of area under the receiver operating curve (AUC), maximum training sensitivity plus specificity of the models of habitat suitability of the 10 species of the genus *Xenosaurus* are represented. The bioclimatic variables that contributed the most to their construction for each species of *Xenosaurus* were: Bio1 (annual mean temperature), bio7 (annual range temperature), bio11 (annual mean temperature of the coldest quarter), bio12 (annual precipitation), bio 14 (precipitation of the driest month), bio17 (precipitation of the driest quarter), and bio18 (precipitation of the warmest quarter)

| Species | Highest AUC current/Maximum test sensitivity plus specificity threshold | Four more important variables and percent of contribution |
|-------------------------------------|---|---|
| <i>Xenosaurus agrenon</i> | 0.79/0.7 | Bio 7(44.2), bio 12(35), bio 14(13.8), bio 1(6) |
| <i>Xenosaurus grandis</i> | 0.93/0.3 | Bio 12(41.7), bio 14(27), bio 7(9.4), bio 11(9.2) |
| <i>Xenosaurus mendozai</i> | 0.96/0.09 | Bio 14(47.5), bio 7(31.2), bio 12(20.1), bio 11(0.5) |
| <i>Xenosaurus newmanorum</i> | 0.91/0.8 | Bio 14(63.1), bio 18(22.5), bio 7(11.9), bio 17(2.3) |
| <i>Xenosaurus platyceps</i> | 0.94/0.7 | Bio 14(36.7), bio 7(29.8), bio 18(13.5), bio 17(13.3) |
| <i>Xenosaurus phalaroanthereon</i> | 0.86/0.5 | Bio 7(75.3), bio 17(15.2), bio 12(4.3), bio 1(4.1) |
| <i>Xenosaurus rackhami</i> | 0.88/0.4 | Bio 7(67.4), bio 12(19.3), bio 14(7.2), bio 18(2.3) |
| <i>Xenosaurus rectocollaris</i> | 0.74/0.5 | Bio 7(36.9), bio 1(35.3), bio 12(25.3), bio 17(2.5) |
| <i>Xenosaurus sanmartinensis</i> | 0.95/0.9 | Bio 14(42.5), bio 7(34), bio 12(21.2), bio 11(2.3) |
| <i>Xenosaurus tzacualtipantecus</i> | 0.83/0.8 | Bio 14(80.8), bio 11(18.7), bio 18(1), bio 17(0.5) |

to the models' calibration were Bio7 = Temperature Annual Range, Bio12 = Annual precipitation, and Bio14 = Precipitation of driest month (Table 1).

Considering a scenario of climatic niche conservatism, all *Xenosaurus* species showed a decrease in their areas of habitat suitability in the future. *Xenosaurus tzacualtipantecus* showed the smallest suitable area (55.13 km²), whereas the model obtained for *X. rackhami* had the largest suitable area (16,203.11 km²) under current climatic conditions. On the other hand, the projected models for the year 2070 showed a 100% area loss for *X. tzacualtipantecus*, whereas *X. rackhami* maintained the largest suitable area (11,333.18 km²) (Table 2; Figure 3).

3.2 | Similarity of climatic niche (conservatism)

The results of the analyses of climatic niche similarity are presented in Table 3. In general, the values of climatic niche similarity among *Xenosaurus* species were low, suggesting low niche conservatism in this genus. Only the following species pairs showed climatic niche similarity ($p \leq 0.05$): *X. grandis*-*X. platyceps*, *X. mendozai*-*X. platyceps*, *X. platyceps*-*X. rackhami*, *X. phalaroanthereon*-*X. rackhami*, and *X. rackhami*-*X. sanmartinensis*. Finally, *X. agrenon*, *X. rectocollaris*, *X. newmanorum*, and *X. tzacualtipantecus* were not significantly similar to any of the other nine species of the genus (Table 3; Figure 4).

4 | DISCUSSION

Most of the *Xenosaurus* species studied in this research showed a decrease in habitat suitability in the future considering a climatic niche conservatism scenario (Díaz de la Vega-Pérez et al., 2013; Rocha & Vrcibradic, 1996). Thus, it would be expected that the species of lizards of this genus should be vulnerable to climate change because this will modify the environmental parameters of the climatic niche where the species occur (Gabriel, Robock, Xia, Zambri, & Kravitz, 2017). For example, the results of the niche models for species *X. grandis*, *X. mendozai*, *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, and *X. tzacualtipantecus*, which inhabit temperate and cold ecosystems, showed a dramatic decrease in their habitat suitability by 2070. Similar patterns have been reported by Espinosa and Ocegueda (2008) and Villers-Ruiz and Trejo-Vázquez (1997), who mentioned that the distribution range of vegetation of ecosystems with Nearctic affinities (associated with cold climates) will decrease due to climatic change. Therefore, on the basis of the aforementioned evidence, it is reasonable to infer that the genus *Xenosaurus* will be exposed to a high vulnerability risk due to climatic change. In this sense, Lemos-Espinal et al. (2003a) pointed out that *X. grandis* might persist in croplands that provide the minimum requirements of microhabitat and native vegetation cover. However, the areas predicted by its habitat suitability model in the future, include croplands and urban settlements, which reduce the

TABLE 2 Area with suitable climatic conditions in the present and projected future and rate of change of habitat suitability

| Species | Current suitable area (km ²) | 2070 projected area (km ²) | Change rate (%) |
|-------------------------------------|--|--|-----------------|
| <i>Xenosaurus agrenan</i> | 8,356.33 | 6,754.87 | -19.17 |
| <i>Xenosaurus grandis</i> | 10,693.59 | 2,654.21 | -75.18 |
| <i>Xenosaurus mendazai</i> | 13,539.78 | 6,444.62 | -52.40 |
| <i>Xenosaurus newmanorum</i> | 70.10 | 40.67 | -41.99 |
| <i>Xenosaurus phalaroanthereon</i> | 75.65 | 10.78 | -85.75 |
| <i>Xenosaurus platyceps</i> | 2,168.36 | 1,601.22 | -26.15 |
| <i>Xenosaurus rackhami</i> | 16,203.11 | 11,333.18 | -30.6 |
| <i>Xenosaurus rectocollaris</i> | 1,102.33 | 402.59 | -63.47 |
| <i>Xenosaurus sanmartinensis</i> | 134.29 | 75.63 | -43.68 |
| <i>Xenosaurus tzacualtipantecus</i> | 55.13 | 0 | -100 |

possibility of occupying these sites due to the particular ecological characteristics of this species, such as high microhabitat specificity and low dispersion capacity, and therefore, the future survival of its populations will be at high risk (King & Thompson, 1968).

On the other hand, habitat suitability area for species with tropical affinities (tropical montane cloud forests), such as *X. agrenan*, *X. newmanorum*, *X. platyceps*, *X. rackhami*, and *X. sanmartinensis* (Lemos-Espinal, Smith, & Woolrich-Piña, 2012), diminishes to a lesser extent than that of species of temperate and cold environments. Important portions of the climatic niche of these, however, are lost. For example, for the species *X. newmanorum*, the suitable habitat to live in the north of the state of Hidalgo will disappear. An analysis of potential future ecosystem distributions in South America suggests that large extensions of Amazonian rainforest could be replaced by tropical savannahs due to the increase in temperature and decreased rainfall (Lapola, Oyama, & Nobre, 2009). Even if environmental conditions were maintained in the future, changes in vegetation structure could affect these tropical species negatively (Turner, 1996).

According to the variables that contributed the most to the climatic niche models (see Table 1), it is evident that precipitation regime is very important for *Xenosaurus* lizards; also, our results indicate that a decline in precipitation conditions for this species in the area they inhabit is expected under all scenarios, causing more hostile environments for the lizards. For example, Lavergne, Mouquet, Thuiller, and Ronce (2010) noted that organisms might not be able to adapt to climate change if the rate of change is too rapid and the demography is not sufficiently dynamic. Therefore, one of the crucial questions in the debate on ecological effects of climate change is whether species will be able to adapt rapidly enough to keep up with the rapid pace of changing climate (Parmesan, 2006; Wiens et al., 2010).

Our results show that members of the genus *Xenosaurus* have a low similarity among their climatic niches, suggesting low niche conservatism and a tendency to niche shift. Such patterns have been found already in other animal species (Pyrón & Burbrink, 2009;

Rodrigues, Pacheco Coelho, & Diniz-Filho, 2016; Strubbe, Beauchard, & Matthysen, 2015). This also might explain the high environmental variability reported for most of the species of *Xenosaurus* (King & Thompson, 1968; Nieto-Montes de Oca, Campbell, & Flores-Villela, 2001). Besides, according to the lack of conservatism, *Xenosaurus* species presenting strong reductions in their habitat suitability area in the future, such as *X. phalaroanthereon*, *X. rectocollaris*, and *X. tzacualtipantecus*, might not have the ability to successfully adapt quickly to different conditions imposed by climatic change (Wiens et al., 2010).

The similarity of the climatic niche found in this study does not show a grouping pattern similar to those reported in the recent phylogeny of the *Xenosaurus* lineage proposed by Nieto-Montes de Oca et al. (2017). Therefore, these results might represent clear evidence that lizard species of *Xenosaurus* do not conserve their ancestral climatic niche. For instance, our results showed that there is only similarity of the climatic niche among the species *X. grandis*, *X. mendazai*, *X. phalaroanthereon*, *X. platyceps*, *X. rackhami*, and *X. sanmartinensis*. If we compare our results with the recent phylogeny, however, only the species *X. platyceps* and *X. mendazai* that belong to the most northern clade (clade *newmanorum*), and the species *X. rackhami* and *X. sanmartinensis* of the most southern clade (clade *rackhami*) present niche similarity among closely related species, reflecting the little similarity of the climatic niche among the species in this study. Therefore, our findings could be interpreted in light of the group's evolutionary history, considering that *Xenosaurus* taxa are found in independent evolutionary trajectories (Nieto-Montes de Oca et al., 2017). For example, each species presents different strategies and thermal needs that could also be promoting the variation of life histories presented by each of the species, determined in turn by local adaptations that characterize the populations (Zúñiga-Vega et al., 2017).

Even the lack of niche conservatism, might not be enough for *Xenosaurus* to successfully adapt in the future. For example, there is evidence that most of the species of *Xenosaurus* need a dense vegetation

FIGURE 3 Habitat suitability area from models projected in current and future (2070 RCP85) climatic conditions. Gray color areas represent the climatic niche projected for the species (a) *Xenosaurus agrenan*, (b) *X. grandis*, (c) *X. mendazai*, (d) *X. newmanorum*, (e) *X. phalaroanthereon*, (f) *X. platyceps*, (g) *X. rackhami*, (h) *X. rectocollaris*, (i) *X. sanmartinensis*, and (j) *X. tzacualtipantecus*

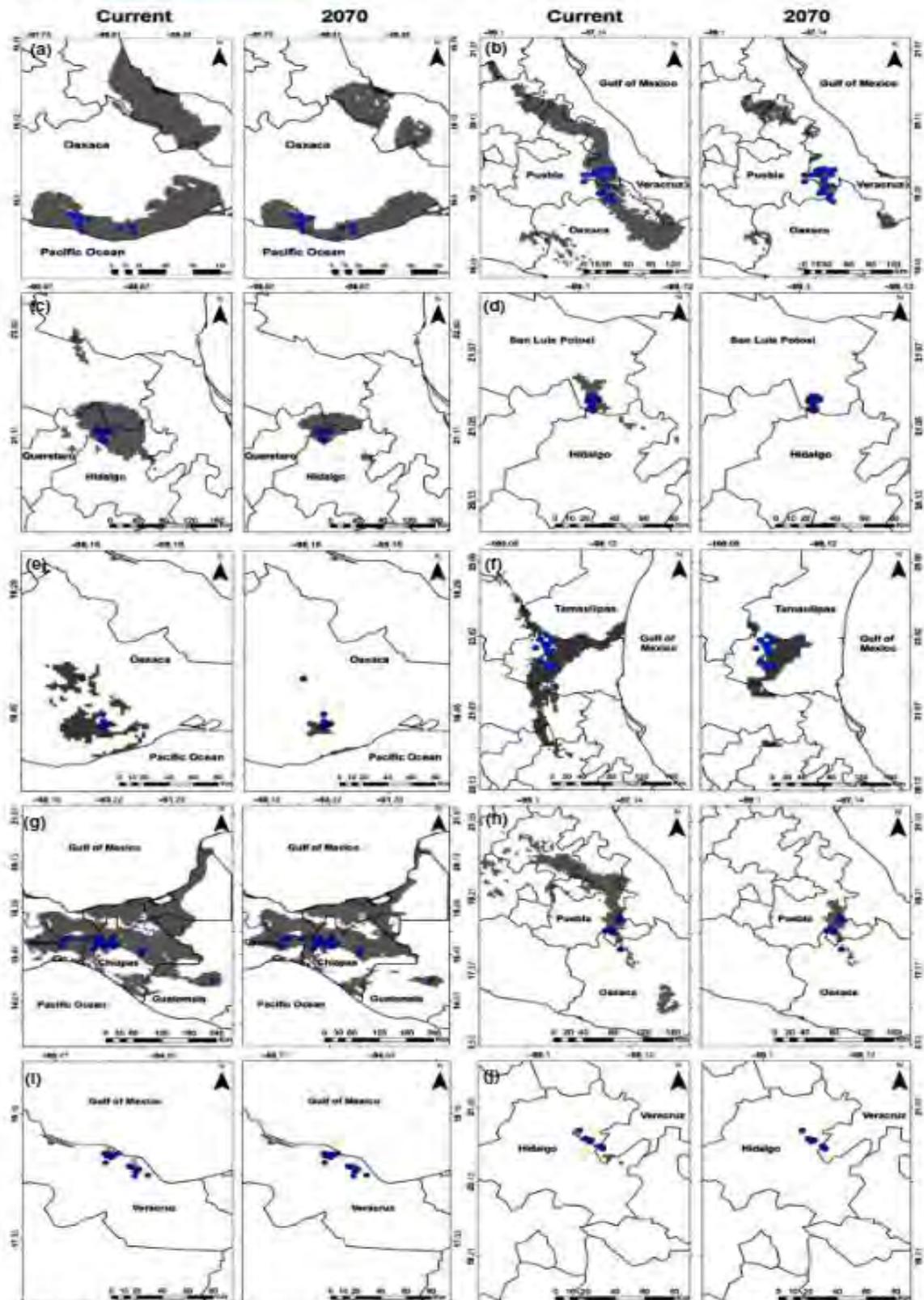


TABLE 3 Similarity indices (overlap) of the climatic niche of the species (D) and significance (PD). Species abbreviations are: *Xerosaurus agranon* (sp1), *X. grandis* (sp2), *X. mesdoza* (sp3), *X. newmanorum* (sp4), *X. platycaps* (sp5), *X. phloxantharum* (sp6), *X. rockhami* (sp7), *X. rectorioris* (sp8), *X. sarmanthensis* (sp9), and *X. izocaltipantecus* (sp10)

| Species | Sp2 | Sp3 | Sp4 | Sp5 | Sp6 | Sp7 | Sp8 | Sp9 | Sp10 |
|---------|-------------------|-------------------|-------------------|--------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------------------|
| Sp1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.217 PD = 0.207-0.009 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp2 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.019 PD = 0.019-0.019* | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.172 PD = 0.772-0.029 | D = 0.060 PD = 0.009-0.485 | D = 0.127 PD = 0.009-0.485 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp3 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.229 PD = 0.029-0.029* | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.042 PD = 0.475-0.009 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp4 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.022 PD = 0.732-0.009 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp5 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.068 PD = 0.772-0.009 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp6 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.218 PD = 0.009-0.019* | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp7 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0.013 PD = 0.72-0.01 | D = 0.349 PD = 0.009-0.019* | D = 0.013 PD = 0.72-0.01 | D = 0.349 PD = 0.009-0.019* | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp8 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp9 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |
| Sp10 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 | D = 0 PD = 1-1 |

Note. *Climatic similarity.

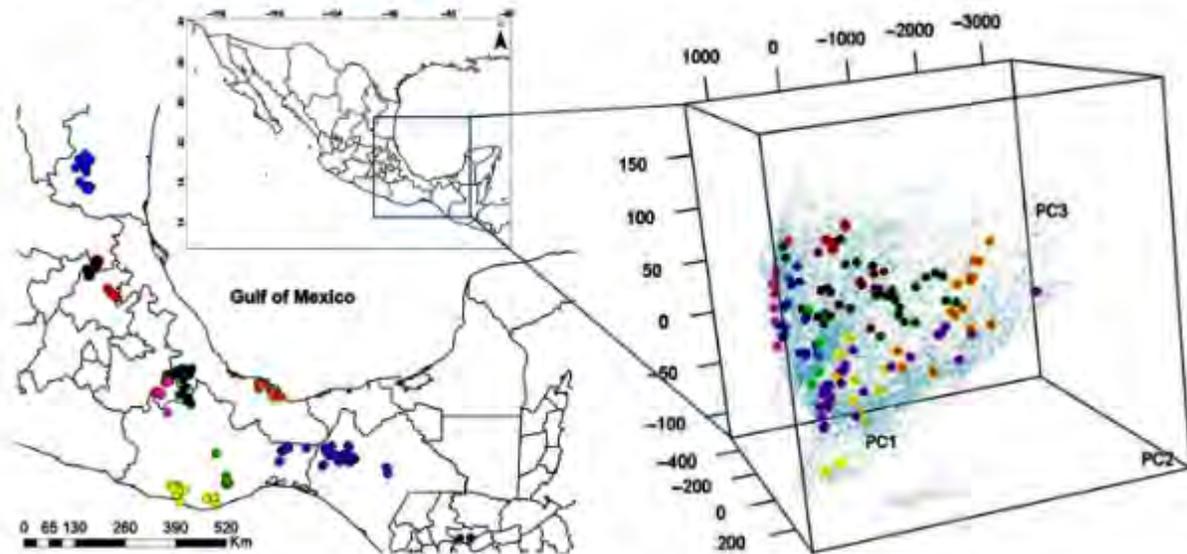


FIGURE 4 Distribution of the genus *Xenosaurus* in the PCA of climatic space. The figure shows the environmental space of *Xenosaurus agrenon* (yellow dots), *X. grandis* (dark green dots), *X. mendocai* (black dots), *X. newmanorum* (brown dots), *X. phalaroantheon* (light green dots), *X. platyceps* (sharp blue dots), *X. rackhami* (purple dots), *X. rectocollaris* (pink dots), *X. sanmartinensis* (orange dots), and *X. tzacualtipantecus* (red dots). Small dots in blue color show the climatic space

cover to survive and reproduce. Authors such as Nieto-Montes de Oca (1999), Lemos-Espinal and Smith (2005), and Lara-Tufiño, Ramírez-Bautista, Hernández-Austria, Wilson, and Berriozabal-Islas (2013) pointed out that native vegetation cover provides suitable conditions of humidity and temperature for thermoregulation; therefore, these factors are necessary for the persistence of the species. Thus, if vegetation is disturbed by anthropogenic activities or by climate change, *Xenosaurus* species might lose most of their needed micro-climatic conditions.

In conclusion, we found that *Xenosaurus* species will face strong reductions in their suitable climatic area due to climate change and that the low values obtained from the indices of climatic similarity among the *Xenosaurus* species suggest that they could respond to local environmental changes. The persistence of the species of *Xenosaurus*, depends on several factors, such as speed of climate change, accessibility of areas to migrate, vegetation structure, dispersion rate, thermal tolerances, and the change in dimensions of the biotic niche (e.g., new predators and competitors; Loarie et al., 2009). Then, even our optimistic finding of niche shift might not be enough for these species to prevail. For example, species of *Xenosaurus* need micro-environmental conditions for survival and reproduction (Ballinger et al., 1995; Lemos-Espinal & Smith, 2005). Therefore, our models could have biases in their accuracy, because these models only consider environmental variables at macro-scale levels and do not take into account micro-environmental conditions and interactions (Mateo, Felicísimo, & Muñoz, 2011). Therefore, we propose to do more fine-scale studies of ethology and thermal ecology (López-Alcaide, Nakamura, Macip-Ríos, & Martínez-Meyer, 2014) in order to establish greater precision in our understanding of the response of these species to increase in the ambient temperature.

Finally, in order to cushion the effects of global climate change, we propose to maintain the remnants of native vegetation, as well as rocky outcrops where *Xenosaurus* populations live, in order to maintain specific habitat conditions. In addition, the conservation status of these lizards must be carefully reviewed in order to fulfill the central obligations of species conservation, particularly for such a vulnerable group.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Jonathan Campbell, Vicente Mata Silva, Miguel Ángel Martínez, Francisco Núñez de Cáceres González, and Larry David Wilson for reviewing this manuscript, and Vicente Mata-Silva, Luis Canseco-Márquez and Elf García Padilla for providing the photographs of *Xenosaurus agrenon*, *X. phalaroantheon*, and *X. platyceps*, respectively. This study is part of the PhD research of the senior author (CBI) in the program (000652) Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to CBI (Number 414998-273448) by CONACYT. JFMR thanks Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research fellowship supported in the context of National Institutes for Science and Technology (INCT) in Ecology, Evolution and Biodiversity Conservation (project MCTIC/CNPq grant # 465610/2014-5, grant # 380759/2017-9).

CONFLICT OF INTEREST

None declared.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

C.B.I., J.F.M.R., A.R.B., and J.L.B.L. conceived the study; C.B.I., A.R.B., and A.N.M. collated the data, and C.B.I. analyzed the data. All authors contributed to the writing, led by C.B.I.

DATA ACCESSIBILITY

The location data for the lizards are confidential, because the populations are at severe risk of extinction, due to factors of excessive scientific collection and traffic of species. If the data are required, one can contact C.B.I. and A.R.B. and we will provide the data.

ORCID

Christian Berriozabal-Islas  <http://orcid.org/0000-0002-3739-3990>

Jado Fabricio Mota Rodrigues  <http://orcid.org/0000-0002-1914-4093>

Jorge L. Becerra-López  <http://orcid.org/0000-0003-4510-5052>

Adrián Nieto-Montes de Oca  <http://orcid.org/0000-0002-8150-8361>

REFERENCES

- Ackerly, D. D., & Reich, P. B. (1999). Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: A comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, *86*, 1272–1281. <https://doi.org/10.2307/2636775>
- Adolph, S. C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, *71*, 315–327. <https://doi.org/10.2307/1940271>
- Albon, S. D., Irvine, R. J., Halvorsen, O., Langvatn, R., Loe, L., Ropstad, E., ... Lee, A. M. (2017). Contrasting effects of summer and winter warming on body mass explain population dynamics in a food-limited Arctic herbivore. *Global Change Biology*, *23*, 1374–1389. <https://doi.org/10.1111/gcb.13435>
- Andrews, R. M. (1998). Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology*, *23*, 329–334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7)
- Ballesteros-Barrera, C., Martínez-Meyer, E., & Gadsden, H. (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. <https://doi.org/10.1670/06-276.1>
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, J. A., Sanoja-Sarabia, S., & Coady, N. R. (1995). Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlan, Veracruz, Mexico. *Biotropica*, *27*, 128–132. <https://doi.org/10.2307/2388910>
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, J. A., & Smith, G. R. (2000). Reproduction in females of three species of crevice-dwelling lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, *35*, 179–183. <https://doi.org/10.1076/snfe.35.3.179.8857>
- Bhullar, B. A. S. (2011). The power and utility of morphological characters in systematics: A fully resolved phylogeny of *Xenosaurus* and its fossil relatives (Squamata: Anguimorpha). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, *160*, 65–181. <https://doi.org/10.3099/0027-4100-160.3.65>
- Bogert, C. M. (1949). Thermoregulation and ecdritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología, México*, *20*, 415–426.
- Bonetti, M. F., & Wiens, J. J. (2014). Evolution of climatic niche specialization: A phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society B*, *281*, 1–9.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., & Yoccoz, N. G. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 481–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>
- Broennimann, O., Petitpierre, B., Randin, C., Engler, R., Cola, V. D., Breiner, F., ... Guisan, A. (2015). *Ecospat: Spatial ecology miscellaneous methods*. R package version 1.1. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=ecospat>.
- Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003). Bias in species range estimates from minimum convex polygons: Implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation*, *6*, 19–28. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003044>
- Cianfrani, C., Lay, G. L., Hirtzel, A. H., & Loy, A. (2010). Do habitat suitability models reliably predict the recovery areas of threatened species? *Journal of Applied Ecology*, *47*, 421–430. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664>
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of the United States of America*, *105*, 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Di Cola, V., Broennimann, O., Petitpierre, B., Breiner, F. T., D'Amen, M., Randin, C., ... Guisan, A. (2017). Ecospat: An R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, *40*, 774–787. <https://doi.org/10.1111/ecog.02671>
- Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Jiménez-Arcos, V. H., Manríquez-Morán, N. L., & Méndez-De la Cruz, F. R. (2013). Conservatism of thermal preferences between parthenogenetic *Aspidoscelis cozumela* complex (Squamata: Teiidae) and their parental species. *Herpetological Journal*, *23*, 93–104.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., ... Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, *29*, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*, 330–342. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x>
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, *17*, 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Espinosa, D., & Ocegueda, S. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In J. Soberón, G. Halffter, & J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Conocimiento actual de la biodiversidad*, Vol. 1 (pp. 33–65). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- ESRI (2014). ArcGIS 10.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Gabriel, C. J., Robock, A., Xia, L., Zambri, B., & Kravitz, B. (2017). The G4Foam Experiment: Global climate impacts of regional ocean albedo modification. *Atmospheric Chemistry and Physics*, *17*, 595–613. <https://doi.org/10.5194/acp-17-595-2017>
- García, A., Ortega-Huerta, M. A., & Martínez-Meyer, E. (2013). Potential distributional changes and conservation priorities of endemic amphibians in western Mexico as a result of climate change. *Environmental Conservation*, *41*, 1–12.
- García-Rico, J., Díaz de la Vega-Pérez, A., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A., & Woolrich-Piña, G. A. (2015). Thermal ecology, sexual

- dimorphism, and diet of *Xenosaurus tzucaltipantecus* from Hidalgo, Mexico. *Western North American Naturalist*, 75, 209–217. <https://doi.org/10.3398/064.075.0209>
- Grigg, J. W., & Buckley, L. B. (2013). Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9, 20121056. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1056>
- Gutiérrez, E., & Trejo, I. (2014). Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 179–188. <https://doi.org/10.7550/rmb.37737>
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. [https://doi.org/10.1002/\(ISSN\)1097-0088](https://doi.org/10.1002/(ISSN)1097-0088)
- Hu, J., Broennimann, O., Guisan, A., Wang, B., Huang, Y., & Jianping, J. (2016). Niche conservatism in *Gyrnandropus* frogs on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 6, 32624. <https://doi.org/10.1038/srep32624>
- Huey, R. B., & Kingsolver, J. G. (1993). Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The American Naturalist*, 142, 21–46. <https://doi.org/10.1086/285521>
- Jackson, M. M., Gergel, S. E., & Martin, K. (2015). Effects of climate change on habitat availability and configuration for an endemic coastal alpine bird. *PLoS ONE*, 10, 0142110.
- King, W., & Thompson, F. G. (1968). A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. *Bulletin of the Florida State Museum*, 12, 93–123.
- Lapola, D. M., Oyama, M. D., & Nobre, C. A. (2009). Exploring the range of climate biome projections for tropical South America: The role of CO₂ fertilization and seasonality. *Global Biogeochemical Cycles*, 23, 93–123. <https://doi.org/10.1029/2008GB003357>
- Lara-Tufiño, D., Ramírez-Bautista, A., Hernández-Austria, R., Wilson, L. D., & Berriozabal-Islas, C. (2013). *Xenosaurus newmonorum* Taylor, 1949 (Squamata: Xenosauridae): Occurrence in the state of Hidalgo, Mexico. *Check List*, 9, 1101–1103. <https://doi.org/10.15560/9.5.1101>
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., & Ronce, O. (2010). Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics*, 41, 321–350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>
- Lemos-Espinal, J. A., & Smith, G. R. (2005). Natural history of *Xenosaurus phalaroanthereon* (Squamata, Xenosauridae), a knob-scale lizard from Oaxaca, Mexico. *Phyllomedusa*, 4, 133–137. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v4i2p133-137>
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Ballinger, R. E. (2003a). Ecology of *Xenosaurus grandis agrenoi*, a knob-scaled lizard from Oaxaca, Mexico. *Journal of Herpetology*, 37, 192–196. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2003\)037\[0192:EOXGAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2003)037[0192:EOXGAA]2.0.CO;2)
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Ballinger, R. E. (2003b). Variation in growth and demography of a knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmonorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica*, 35, 240–249.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., & Woolrich-Piña, G. A. (2012). *The family Xenosauridae in México*, 1st ed. China: ECO Herpetological publishing & distribution.
- Liu, X., Petitpierre, B., Broennimann, O., Li, X., Guisan, A., & Li, Y. (2017). Realized climatic niches are conserved along maximum temperatures among herpetofaunal invaders. *Journal of Biogeography*, 44, 111–121. <https://doi.org/10.1111/jbi.12808>
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., & Ackerly, D. D. (2009). The velocity of climatic change. *Nature*, 462, 1052–1055. <https://doi.org/10.1038/nature08649>
- Lobo, J. M., Jiménez-Valverde, A., & Real, R. (2007). AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145–151.
- López-Alcaide, S., Nakamura, M., Macip-Ros, R., & Martínez-Meyer, E. (2014). Does behavioural thermoregulation help pregnant *Sceloporus adleri* lizards in dealing with fast environmental temperature rise? *Herpetological Journal*, 24, 41–47.
- Macey, J. R., Schulte, J. A. II, Larson, A., Tuniyev, B. S., Orlov, N., & Papenfuss, T. J. (1999). Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in Anguillid lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 250–272. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0615>
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilson, R. P., Hansen, L., & Hannah, L. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 20, 538–548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>
- Mateo, R. G., Felicísimo, Á. M., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84, 217–240. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000200008>
- Meinshausen, M., Smith, S. J., Calvin, K., Daniel, J. S., Kainuma, M., Lamarque, J. F., ... van Vuuren, D. P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic Change*, 109, 213–241. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0156-z>
- Menezes, V. A., & Rocha, C. F. D. (2011). Thermal ecology *Cnemidophorus* species (Squamata: Teiidae) in east of Brazil. *Journal of Thermal Biology*, 10, 10–16.
- Merow, C., Smith, M. J., & Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36, 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Moreno-Amat, E., Mateo, R. G., Nieto-Lugilde, D., Morueta-Holme, N., Svenning, J. C., & García-Amorena, I. (2015). Impact of model complexity on cross-temporal transferability in Maxent species distribution models: An assessment using paleobotanical data. *Ecological Modelling*, 312, 308–317. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.05.035>
- Nieto-Montes de Oca, A. (1999). *Sistemática y biogeografía del género Xenosaurus (Squamata: Xenosauridae)*. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Departamento de Biología Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Reporte final No.: SNIB-CONABIO. Contract No.: H245.
- Nieto-Montes de Oca, A., Barley, A. J., Meza-Lázaro, R. N., García-Vázquez, U. O., Zamora-Abrego, J. G., Thomson, R. C., & Leaché, A. D. (2017). Phylogenomics and species delimitation in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 106, 241–253. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.001>
- Nieto-Montes de Oca, A., Campbell, J. A., & Flores-Villela, O. (2001). A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica*, 57, 32–47.
- Nieto-Montes de Oca, A., García-Vázquez, U. O., Zúñiga-Vega, J. J., & Schmidt-Ballardo, W. (2013). A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Gorda Biosphere Reserve of Querétaro, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 485–498. <https://doi.org/10.7550/rmb.35733>
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637–669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In R. Greiner & D. Schuurmans (Eds.), *Proceedings of the twenty-first international conference on machine learning* (pp. 655–662). New York, NY: Association for Computing.

- Pianka, E. R. (1970). Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51, 703–720. <https://doi.org/10.2307/1934053>
- Pyron, R. A., & Burbrink, F. T. (2009). Lineage diversification in a widespread species: Roles for niche divergence and conservatism in the common kingsnake. *Lampropeltis getula*, 18, 3443–3457.
- Rocha, C. F. D., & Vrcibradic, D. (1996). Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology*, 21, 110–113. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1996.tb00590.x>
- Rodrigues, J. F. M., Pacheco Coelho, M. T., & Diniz-Filho, J. A. F. (2016). Exploring intraspecific climatic niche conservatism to better understand species invasion: The case of *Trachemys darwini* (Testudines, Emydidae). *Hydrobiologia*, 779, 127–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2805-8>
- Rojas-González, R. V., Jones, C. P., Zúñiga-Vega, J. J., & Lemos-Espinal, J. A. (2008). Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): A comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia*, 29, 245–256. <https://doi.org/10.1163/15685380808784124992>
- Schall, J. J. (1977). Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, 33, 261–272.
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51, 408–418. <https://doi.org/10.2307/1935376>
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa, C. M., ... Sites, J. W. Jr (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894–899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Stevens, T. R. (1982). Body temperatures of montane *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia: Teiidae). *Southwestern Naturalist*, 27, 232–234. <https://doi.org/10.2307/3671164>
- Strubbe, D., Beauchard, O., & Matthysen, E. (2015). Niche conservatism among non-native vertebrates in Europe and North America. *Ecography*, 38, 321–329. <https://doi.org/10.1111/ecog.00632>
- Thuiller, W., Midgley, G. F., Hughes, G. O., Bamhard, B., Drew, G., Rutherford, M. C., & Woodward, F. I. (2006). Endemic species and ecosystem sensitivity to climate change in Namibia. *Global Change Biology*, 12, 759–776. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01140.x>
- Turner, I. M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 33, 200–209. <https://doi.org/10.2307/2404743>
- Valenzuela-Ceballos, S., Castañeda-Gaytán, G., Ríoja-Paradela, T., Carrillo-Reyes, A., & Bastiaans, E. (2015). Variation in the thermal ecology of an endemic iguana from Mexico reduces its vulnerability to global warming. *Journal of Thermal Biology*, 46, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.12.011>
- Varela, S., Anderson, R. P., García-Valdés, R., & Fernández-González, F. (2014). Environmental filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche models. *Ecography*, 37, 1084–1091.
- Villers-Ruiz, L., & Trejo-Vázquez, I. (1997). Assessment of the vulnerability of forest ecosystems to climate change in Mexico. *Climate Research*, 9, 87–93. <https://doi.org/10.3354/cr009087>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62, 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., ... Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Winne, C. T., & Keck, M. B. (2004). Daily activity patterns of Whiptail Lizards (Squamata: Teiidae: *Aspidoscelis*): A proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Functional Ecology*, 18, 314–321. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00819.x>
- Woolrich-Piña, G. A., Lemos-Espinal, J. A., Oliver-López, L., & Smith, G. R. (2012). Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 57, 157–161. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-57.2.157>
- Zamora-Abrego, J. G., & Ortega-León, A. M. (2016). Ecología trófica de la lagartija *Xenosaurus mendocai* (Squamata: Xenosauridae) en el estado de Querétaro, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.011>
- Zúñiga-Vega, J. J., Fuentes-G, J. A., Zamora-Abrego, J. G., García-Vázquez, U. O., Nieto-Montes de Oca, A., & Martins, E. P. (2017). Evolutionary patterns in life-history traits of lizards of the genus *Xenosaurus*. *Herpetological Journal*, 27, 346–360.

How to cite this article: Berriozabal-Islas C, Rodrigues JFM, Ramírez-Bautista A, Becerra-López JL, Nieto-Montes de Oca A. Effect of climate change in lizards of the genus *Xenosaurus* (Xenosauridae) based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Ecol Evol*. 2018;8:6860–6871. <https://doi.org/10.1002/ece3.4200>

Capítulo II

Climate change effects on turtles of the genus *Kinosternon* (Testudines: Kinosternidae): An assessment of habitat suitability and climate niche conservatism perspective

Christian Berriozabal-Islas¹, Aurelio Ramírez-Bautista^{1*}, Ferdinand Torres-Ángeles¹, João Fabrício Mota Rodrigues², Rodrigo Macip-Ríos³ and Pablo Octavio-Aguilar¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.

²Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Campus Samambaia, CP 131, Goiânia, GO 74001-970, Brazil

³Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México.

³Laboratorio Nacional de Síntesis Ecológica y Conservación de Recursos Genéticos, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México.

Corresponding Author:

Aurelio Ramírez-Bautista¹

Email address: ramibautistaa@gmail.com

Abstract

Climate change is a potential threat for global biodiversity. Most freshwater turtles of the genus *Kinosternon* are microendemic, with many aspects of their life history influenced by temperature and their thermoregulatory performance. Chelonian lineage has been exposed to several climate change events along its evolutionary history; however, the rapid change in climate patterns has the potential to erode turtle populations. That is why this study focuses on (1) to evaluate the climatically suitable area available for these species in the near future considering different climate change scenarios, and (2) to evaluate whether or not these species seem to conserve their climatic niche. We collected occurrence data for 15 *Kinosternon* species from several sources and model suitable future areas for these species using Maxent algorithm and WorldClim bioclimatic variables. We also performed climatic niche overlap analyses between species pairs in order to evaluate whether they conserve their niche. We found that most species of *Kinosternon* will lose a high proportion of their suitable habitat in the future. *Kinosternon chimalhuaca*, *K. abaxillare*, *K. sonoriense*, *K. scorpioides*, *K. oaxacae*, *K. herrerae*, *K. creaseri*, and *K. hirtipes* will be the most affected species. Most *Kinosternon* species pairs seem to conserve their climatic niche, suggesting prevalent niche conservatism in the group. Finally, our results indicate that several mud turtles could be at severe risk of disappearing over the next few decades due to the loss of climatically suitable areas and the conservation of their climatic niche.

Introduction

Global climate change caused by human activities has affected various aspects of many organisms that inhabit the planet; among those aspects are: migratory patterns, biotic interactions, and distribution patterns (Pearson & Dawson, 2003; Stempniewicz *et al.*, 2017). Climate change is considered as one of the most important factors threatening biodiversity and ecosystems function (Thomas *et al.*, 2004; IPCC, 2014; Tanaka *et al.*, 2017). Freshwater ecosystems are among the most affected due climate change (Lukasiewicz, Pittock & Finlayson, 2016), and the freshwater turtles are an important component of aquatic ecosystems biomass (Iverson, 1982; Vogt & Guzmán-Guzmán, 1988;

Macip-Ríos *et al.*, 2010). According with Roll *et al.* (2017) turtles seems to be one the most threatened group of reptiles in the world due to climate change related factors such as the drying out of water bodies, change of thermal and rain patterns, as others common conservation threats like pollution, overexploitation, and predators (Mitchell & Klemens, 2000; Rhodin *et al.*, 2011; Macip-Ríos *et al.*, 2015). The movement patterns and home range of freshwater turtles is limited because many species are restricted to water bodies with specific conditions of abiotic (temperature, pH, salinity, oxygen, among others) and biotic factors (food, place for reproduction; Molina-Martínez & León-Cortés, 2006; Ultsch, 2006; Reyes-Velasco, Iverson & Flores-Villela), making these organisms particularly susceptible when their environments change rapidly.

Species of the genus *Kinosternon*, popularly known as “mud turtles”, inhabit highly diverse environments such as streams, lagoons, rivers, and seasonal or perennial ponds throughout its distribution in the Americas (Iverson, Le & Ingram, 2013); mud turtles also inhabit and have large populations in man-made habitats such irrigation channels, dams, cattle tanks, and other water repositories. Mud turtles have their highest diversity along Mexican water ecosystems (Macip-Ríos *et al.*, 2015). This group of turtles also shows microendemic distributions in several basins along the country (Legler & Vogt, 2013; Reyes-Velasco, Iverson & Flores-Villela; Macip-Ríos *et al.*, 2015), and has particular characteristics that contribute to their threat potential, such as limited dispersal (Gibbons *et al.*, 2000; Pérez-Pérez *et al.*, 2017), specific diet, reduced activity time, and temperature dependent sex determination (Burke & Calichio, 2014). Consequently, if these features are influenced by global climate change, we would expect that populations of mud turtles could be strongly affected at different scales of time and space (Mitchell & Janzen, 2010; Sirois *et al.*, 2014).

In relation with the impact of climate change on reptiles, an increase in average temperature may affect their spatial distribution, physiological performance, reproductive biology, and behavior (Bickford *et al.*, 2010; Barrows, 2011). As reptiles depend of external heat sources to regulate their body temperature climate is a key factor influencing the distribution and abundance of species (Hertz, 1981; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014). Araujo, Thuiller & Pearson (2006) suggest that a continuous increase in temperature could cause a

long-term contraction in suitable habitat for lizards and therefore increases the risk of local extinction, because, when organisms are exposed to higher environmental temperatures than their preferred body temperatures, activities such as foraging, courtship and reproduction are restricted by extreme temperatures (Sinervo *et al.*, 2010; Barrows, 2011).

Currently, there is only one study which evaluates the effect of the climate change on turtles of the genus *Kinosternon* under different climate change scenarios (Butler *et al.*, 2016). The results of this study showed that climate change can influence habitat suitability and consequently the distribution of some species in North America (Butler *et al.*, 2016). However, the effects of climate changes on the distribution of *Kinosternon* is still poorly known, and the following question become relevant: how would turtle species of the genus *Kinosternon* respond if the conditions of their climatic niche (habitat suitability) are modified (increasing or decreasing) because of climate change?

Mud turtles have experienced several events of climate change throughout its evolutionary history (Cadena, Jaramillo & Paramo, 2007). Fossil record has shown that the environmental niche of this genus has gradually decreased over the past several million years (Iverson, Le & Ingram, 2013). However, it is known that current climate change is being dramatically accelerated by anthropic effects (Gian-Reto *et al.*, 2002; Cleland *et al.*, 2006; Loarie *et al.*, 2009). In this context, Lavergne *et al.* (2010) and Wiens *et al.* (2010) suggested that if the species cannot geographically track their climatic niche, they would have to adapt to new environmental conditions or disappear. Because of this, the kinosternids that live under a restricted set of climate conditions could be negatively influenced by climate changes, while others with large distribution ranges and acknowledged dispersion potential could show resilience to climate change (Pérez-Pérez *et al.*, 2017). Based on this concern, we characterize and assess the climatic niche of the turtle species within the genus *Kinosternon* and expect that species of the genus *Kinosternon* lose a large part of their climatic niche during the next decades. Besides we expect that these species show high climate niche conservatism due to their strong dependence and affinity of the environmental characteristics of the habitats in which they live. The aims of this study are to determine the changes in habitat suitability through time by using ecological niche models under three different climate change scenarios (present, 2050, and 2070), and

to evaluate whether species of the genus *Kinosternon* conserve or not their climatic niches by using an analysis of niche similarity for species occurring throughout the Western Hemisphere.

Materials & Methods

Taxon sampling

For this study, we recorded the occurrence data of 15 *Kinosternon* species. This information was obtained from three basic sources: (i) geographic records collected in the field over a 10 year period, (ii) online databases, such as: Global Biodiversity Information Facility (GBIF, available at www.gbif.org), HerpNet (<http://www.herpnet.org/portal.html>), and CONABIO (http://www.conabio.gob.mx/remib/cgi-bin/clave_remib.cgi?lengua=es-MX), and (iii) directly from the specialized literature (Iverson, 1992; Aguirre-León & Aquino-Cruz, 2004; Berry, Seidel & Iverson, 1997; Macip-Ríos *et al.*, 2009; Legler & Vogt, 2013; van Dijk *et al.*, 2014). Later, all data were individually reviewed and those records that seem not reliable for a particular type of information were eliminated from the database. The selected records were georeferenced with the free software GoogleEarth TM (version 7.0.3.8542) and configured in decimal degrees using the WGS84 datum. Our final database included 5,153 records from 15 different species: *Kinosternon abaxillare* (19 records), *K. acutum* (131), *K. alamosae* (33), *K. arizonense* (27), *K. chimalhuaca* (72), *K. creaseri* (97), *K. durangoense* (100), *K. flavescens* (453), *K. herrerae* (245), *K. hirtipes* (701), *K. integrum* (2,067), *K. leucostomum* (329), *K. oaxacae* (21), *K. scorpioides* (760), and *K. sonoriense* (98) (Figure 1).

Determination of accessible distribution area

Since bodies of water are very important for the presence of the turtles, we determined accessible areas for each species of turtle from digital layers of watersheds for the American Continent at 30 arc-seconds resolution (Lehner, Verdin & Jarvis, 2006). For each species, we selected only those localities that coincided with a known body of water distribution according with Iverson (1992) and Rhodin *et al.* (2017).

Climatic variables

We downloaded data from present and future (2050 and 2070) conditions of 19 bioclimatic variables available in the WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; <http://www.worldclim.org/>) at 2.5 arc minutes spatial resolution (approximately 25 km²). Future projections were estimated using the model CCSM-GCM for years 2050 and 2070 under the two greenhouse concentration scenarios: RCP2.6 and RCP8.5, which represent an optimistic (RCP2.6 = +2.6 W/m²) and pessimistic scenario (RCP8.5 = +8.5 W/m²). Subsequently, to identify the variables with the greatest contribution in explaining the variation of the spatial-environmental for each species, the values of each variable associated to the occurrence records of each species were extracted and used in a factorial analysis in STATISTICA (ver. 10; StatSoft Inc, 2004). The variables with greater explanatory power (inferred from the eigenvalues) were selected. The variables with little explanatory power or with high correlation values were eliminated. This process avoids the multicollinearity between the environmental predictors used (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). The selected variables were BIO1 = Annual Mean Temperature, BIO2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)), BIO4 = Temperature Seasonality (standard deviation *100), BIO6 = Min Temperature of Coldest Month, BIO7 = Temperature Annual Range (BIO5-BIO6), BIO8 = Mean Temperature of Wettest Quarter, BIO9 = Mean Temperature of Driest Quarter, BIO12 = Annual Precipitation, BIO15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation), and the layers of bodies of water of the Americas.

Climatic niche modeling

We used the Maximum Entropy modeling method (Phillips, Anderson & Schapire, 2006) implemented in the software MaxEnt (version 3.3.3; Phillips, Dudik & Schapire, 2004), which generates habitat suitability maps to scale from zero (low) to one (high) suitability (Elith *et al.*, 2011). Models were generated with the default configurations of MaxEnt using the species occurrence and climatic data described above. We used 20% of the data for testing (evaluation of each model) and 80% for training (calibration of the model; Urbina-Cardona & Flores-Villela, 2010). The accuracy of the models was evaluated in MaxEnt (version 3.3.3; Phillips, Dudik & Schapire, 2004) using the area under the curve

(AUC) metric. The models with AUC values between 0.5 and 0.7 were considered with low precision, while values between 0.7 and 0.9 represent models with good precision, and models with $AUC > 0.9$ were considered with high precision (Pliscoff & Fuentes-Castillo, 2011).

The probabilistic maps were issued in an ASCII output format; they were imported into the program ArcMap GIS 10.3 (ESRI, 2006) and transformed into binary maps showing areas where the species are most likely present and absent. These were produced using the criterion of “equal training sensitivity and specificity logistic threshold”, which was applied as a cut-off threshold, because it equates the commission and omissions of errors in order to equilibrate these errors (Pearson *et al.*, 2007). Finally, to assess the impacts of climate change in each species of the genus *Kinosternon*, the percentage change between current and future conditions was obtained by the formula: % of change = $[(S1 - S0) / S0] * 100\%$, where S0 is the area with suitable climatic conditions for the species according to the reference scenario (current), and S1 is the climatically suitable area for the species under future climatic conditions (Gutiérrez & Trejo, 2014).

Climatic niche conservatism (similarity of climatic niche)

Comparisons of the climatic niche among the studied 15 species of the genus *Kinosternon* were performed using the analytical framework proposed by Broennimann *et al.* (2012) using the Ecospat library (Broennimann *et al.*, 2015) in the statistical software R (R Core Team, 2014). The environmental variables obtained from the factorial analysis previously mentioned were used in these niche comparisons. In this study, we used the approach of principal component analysis (PCA-environmental), where the first two axes of a PCA including the 10 bioclimatic variables selected in order to represent the climatic niche of each species were extracted. These axes were represented in an environmental space divided into a grid of 100 x 100 cells (Broennimann *et al.*, 2015; Hu *et al.*, 2016). The Kernel simple density function was used to calculate the density of the number of occurrences and number of each site with particular environmental conditions for each cell within the environmental space (Broennimann *et al.*, 2012).

Climatic niche overlap between species pairs in the environmental space was measured using the Schoener's D which varies between 0 (no overlap) to 1 (total overlap) (Warren, Glor & Turelli, 2008). Niche similarity tests were performed according to the methodology proposed by Warren, Glor & Turelli. (2008), which is based on 100 randomizations in both directions (A vs. B and B vs. A) in a null model. When the observed overlap value is significant ($p < 0.05$) based on two-way test, the climatic niches of both species are considered similar, indicating that the climatic niche predicts the climate niche of the other species better than expected by a specific null model.

Results

Ecological niche models

Ecological niche models of the *Kinosternon* species showed high AUC values (> 0.70). The bioclimatic variables that most contributes to the models' calibration were bio 8 (Mean Temperature of Wettest Quarter), bio 12 (Annual Precipitation), and bio 15 (Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)) (See Table 1).

The ecological niche models showed that most of the species will lose areas with suitable conditions of their climatic niche under different scenarios of climatic change. The species that likely will lose the most suitable areas are *Kinosternon chimalhuaca*, *K. abaxillare*, *K. sonoriense*, *K. scorpioides*, and *K. oaxacae*. The principal reduction occurs under the scenarios with the highest concentrations of greenhouse gases for 2050 RCP85 and 2070 RCP85. While that *K. abaxillare* and *K. creaseri* will have a significant increase in their distribution areas by the year 2050 RCP85 (Table 2; Figure 2).

Similarity of the climatic niche (conservatism)

The results of similarity analyses of climatic niche are shown in Table 2. In general, similarity values of the climatic niche among species of the genus *Kinosternon* were moderately high and significant ($P \leq 0.05$), which suggests that there is climatic niche conservatism among the species of this genus (Table 3; Figure 3). Only a few species had

low values of niche similarity *K. abaxillare*, *K. chimalhuaca*, *K. alamosae*, *K. durangoense*, and *K. oaxacae* (Table 3; Figure 3).

Discussion

According with the variables that contributed the most to the climatic niche models (See Table 1), it is evident that seasonality is very important for *Kinosternon* turtles, also our results indicate that a decline in precipitation and the extent of seasonality conditions for kinostenids is expected under all scenarios. Butler *et al.* (2016) mention that the conditions of habitat suitability will decline between 81% and 95% in the southeastern United States by 2050. Therefore, we would expect that species of this genus might be vulnerable to climate change, because one of its effects would be the alteration of seasonal patterns where these species occur (Gabriel *et al.*, 2017). By this way, it is expected that such environmental modifications will have an impact on some life-history traits, such activity patterns and reproduction, which leads to local extinctions (Brown, Valone & Curtin, 1997; Ihlow *et al.*, 2012). In addition, it is known that kinosternids have seasonal activity patterns and temperature sex determination which are also affected by changes in climatic patterns (Vogt & Flores-Villela, 1986; Tuma, 2006; Macip-Ríos *et al.*, 2017). Although, freshwater turtles show behavioral plasticity in searching microhabitats that generates shade for nesting sites, which may buffer for warmer nesting conditions (Refsnider & Janzen, 2012). Turtles have faced climate change before, nevertheless the current pace of the climatic change will pose a unique challenge for turtles due to their accelerated trend, with direct impacts on population dynamics in the incoming decades (Butler *et al.*, 2016).

Fossil evidence has shown that kinosternid turtles have a Mesoamerican origin dating from the Cretaceous with a posterior radiation to North America (Iverson, Le & Ingram, 2013). However, throughout the evolutionary history of the genus *Kinosternon*, it has been documented that the climatic niche of these species has diminished over time (Rödger *et al.*, 2013, Joyce & Bourque, 2016). Our results show that habitat suitability will continue to decrease considerably for most species, particularly in medium and high latitudes where the environment become drier, temperate, and highly seasonal (see Table 2). Seager *et al.* (2007) pointed out that in the arid regions of southwestern North America,

environmental conditions will be more extreme and will have longer periods of drought. Kinosternids inhabit from southern Canada to Northern Argentina, and along its distribution, their environments can reach lethal temperatures during some months of the year. As such, they have evolved diverse ecological and physiological strategies to face extreme temperatures and dry conditions (Ultsch, 2006; Iverson, Le & Ingram, 2013; Pérez-Pérez *et al.*, 2017). However, how plastic they could be in longer periods of drought and extreme temperatures may be beyond their tolerance rates and likely to cause diminishing of population sizes that could lead to local extinctions (Ligon & Peterson, 2002). For example, Duda, Krzysik & Freilich. (1999) and Ligon & Peterson. (2002) pointed out that drought conditions reduce activity, metabolic and reproductive rates of the turtles that inhabit the desert, despite the behavioral and physiological adaptations that they have developed in extreme climates.

Environmental niche models also suggest that habitat suitable for *Kinosternon abaxillare*, *K. chimalhuaca*, *K. creaseri*, *K. durangoense*, *K. herrerae*, *K. hirtipes*, *K. oaxacae*, and *K. sonoriense* will decrease considerably during the next decades (see Table 2). For example, the models reveal that by the years 2050 and 2070 important suitable conditions will be lost within the distribution of *Kinosternon hirtipes*. Three of their subspecies: *K. h. chapalense* from Chapala Lake and Presa Zapotlán, *K. h. magdalense* from Presa San Juanico, and *K. h. hirtipes* from the Valley of Mexico will be drastically imperiled by the reduction of suitable habitat. On the other hand, areas with suitable climatic conditions for the species *K. acutum*, *K. alamosae*, *K. arizonense*, *K. flavescens*, and *K. integrum* will be less affected. In part, these results coincide with those reported by Butler *et al.* (2016), who maintains that the habitat suitable for the species *K. hirtipes* will decrease during the next decades. However, our results differ with theirs for *K. flavescens* and *K. sonoriense*. Butler *et al.* (2016) suggest that habitat suitability in these species will increase considerably, but in our studies, we detected a decrease of 17.68 and 34.82% for these two species respectively. On the other hand, we found expansion in the suitable habitat for six species, for example, *K. abaxillare*, *K. creaserie* and to a lesser extent *K. leucostomum* and *K. oaxacae*, this shift was more obvious in the low-concentration scenario than in the high-concentration scenarios. However, even when the range of the species is

predicted to increase, the chelonians may not be able to expand its range in concordance with the shift in suitable habitat (Butler *et al.*, 2016; Waterson *et al.*, 2016).

Additionally, Ihlow *et al.* (2012) point out that in some regions of the planet, during the next decades, habitat suitable would be present for a great diversity of chelonians, while in other places, adequate conditions would be lost. These authors also raised the question of whether turtle species could face the new environmental conditions generated by climate change in the future? In this sense, the climate niche conservatism results suggest that species of the genus *Kinosternon* will not be able to face the new environmental conditions generated by climate change, because this group of turtles continues to maintain their ancestral niche.

Our results suggest that mud turtles conserve their climatic niche, mainly species from tropical and northern semi-arid areas. It is important to mention that *K. hirtipes* and *K. integrum* have climatic niches similar to tropical and semi-arid species since these species inhabit a great variety of environments throughout their geographical distribution (Legler & Vogt, 2013). Our results are supported by other authors such as Cooper, Freckleton & Jetz. (2011) and Olalla-Tárraga *et al.* (2011), who found greater niche conservatism in tropical mammals and amphibians than in temperate regions. Finally, micro-endemic species such *K. abaxillare*, *K. chimalhuaca*, *K. alamosae*, *K. durangoense*, and *K. oaxacae* showed low similarity of the climatic niche with respect to other mud turtles. This pattern may be due to the fact that each of these species has had unique local adaptations to a particular environmental niche different from all other species, a pattern observed in other vertebrates (Waldron *et al.*, 2006; Bonetti & Wiens, 2014; Maik *et al.*, 2015).

The conservatism of the climatic niche evidenced in this study had a grouping pattern similar to that reported on the phylogeny of the *Kinosternon* lineage proposed by Iverson, Le & Ingram. (2013). This supports the evidence that species of the genus *Kinosternon* still conserve their ancestral climatic niche. For example, our results showed that there is climatic niche similarity among *K. acutum*, *K. creaseri*, *K. herrerae*, *K. scorpoides*, and *K. leucostomum*. These same species are also grouped in one of the clades proposed by Iverson, Le & Ingram. (2013), which are composed of species from southern tropical affinity. The climatic niche similarity among species such *K. alamosae*, *K.*

arizonense, *K. hirtipes*, *K. sonoriense*, *K. durangoense*, and *K. integrum*, which are also found within a second but larger clade in the phylogeny proposed by Iverson, Le & Ingram. (2013), reinforces the climatic niche conservatism. This group includes northern species with affinities to drier climates.

Conclusions

In conclusion, our ecological niche models and climate niche conservatism results suggest that species of the genus *Kinosternon* could be at severe risk of disappearing over the next few decades due to the loss of climatically suitable areas in their distribution and conservation of their climatic niche. Furthermore, loss mud turtles could heavily impact the water bodies where they inhabit, which in turn could ultimately impact negatively on human well-being (Iverson, 1982; Chapin *et al.*, 2000; Buhlmann *et al.*, 2009).

Acknowledgements

We thank to Jonathon Marshall for his review and comments of this manuscript and Mirsha Rojas Domínguez for her help in the laboratory. This study is part of the PhD research of the senior author (CBI), in the program (000652) Biodiversidad y Conservación at the Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. A scholarship was granted to CBI (Number 414998) by CONACyT. The authors also thank the project PAPIIT (No IA200216). JFMR is currently supported by EEC-INCT/CNPq (Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Ecologia, Evolução e Conservação da Biodiversidade).

References

- Aguirre-León G, Aquino-Cruz O. 2004. Hábitos alimentarios de *Kinosternon herrerae* Stejneger 1925 (Testudines: Kinosternidae) en el centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* 20:83-98.
- Araujo MB, Thuiller W, Pearson RG. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33:1712-1728. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x.

- Barrows CW. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments* 75:629-635.
DOI.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.018.
- Berry JF, Seidel ME, Iverson JB. 1997. A new species of mud turtle (genus *Kinosternon*) from Jalisco and Colima, Mexico, with notes on its natural History. *Chelonian Conservation and Biology* 2:329-337.
- Bickford D, Howard SD, Ng DJJ, Sheridan JA. 2010. Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation* 19:1043-1062.
- Bonetti MF, Wiens JJ. 2014. Evolution of climatic niche specialization: a phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 281:20133229. DOI.org/10.1098/rspb.2013.3229.
- Broennimann O, Fitzpatrick MC, Pearman PB, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz NG. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21:481-497. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x.
- Broennimann O, Petitpierre B, Randin C, Engler R, Cola VD., Breiner F, D'Amen M, Pellissier L, Pottier J, Pio D, Mateo RG, Hordijk W, Dubuis A, Scherrer D, Salamin N, Guisan A. 2015. Ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 1.1. URL <http://CRAN.R-project.org/package=ecospat>.
- Brown JH, Valone TJ, Curtin CG. 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:9729-9733.
- Buhlmann KA, Akre TSB, Iverson JB, Karapatakis D, Mittermeier RA, Georges A, Rhodin AGJ, van Dijk PP, Gibbons JW. 2009. A global analysis of tortoise and freshwater turtle distributions with identification of priority conservation areas. *Chelonian Conservation and Biology* 8:116-149. DOI.org/10.2744/CCB-0774.1.

- Butler CJ, Stanila BD, Iverson JB, Stone PA, Bryson M. 2016. Projected changes in climatic suitability for *Kinosternon* turtles by 2050 and 2070. *Ecology and Evolution* 6:7690-7705. DOI:10.1002/ece3.2492.
- Burke RL, Calichio AM. 2014. Temperature-dependent sex determination in the diamond-backed terrapin (*Malaclemys terrapin*). *Journal of Herpetology* 48:466-470. DOI.org/10.1670/13-188.
- Cadena ER, Jaramillo CM, Paramo M. 2007. The first late Pleistocene record of *Kinosternon* (Cryptodira: Kinosternidae) turtles for northern South America, Pubenza Locality, Colombia. *South American Journal of Herpetology* 2:201–205. DOI.org/10.2994/1808-9798(2007)2[201:TFLPRO]2.0.CO;2.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242. DOI:10.1038/35012241.
- Cleland EE, Chiariello NR, Loarie SR, Mooney HA, Field CB. 2006. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103:13740-13744. DOI: 10.1073/pnas.0600815103.
- Cooper N, Freckleton RP, Jetz W. 2011. Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings of the Royal Society B*. DOI:10.1098/rspb.2010.2207.
- Cruz-Cárdenas G, Villaseñor JL, López-Mata L, Martínez-Meyer E, Ortiz E. 2014. Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en maxent. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20:187-200. DOI.org/10.5154/r.rchscfa.2013.09.034.
- Duda JJ, Krzysik AJ, Freilich JE. 1999. Effects of drought on desert tortoise movement and activity. *The Journal of Wildlife Management* 63:1181-1192. DOI:10.2307/3802836.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17:43–57. DOI:10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x.

- ESRI. 2006). ArcGIS 10.3. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA, USA.
- Gabriel CJ, Robock A, Xia L, Zambri B, Kravitz B. 2017. The G4Foam Experiment: global climate impacts of regional ocean albedo modification. *Atmospheric Chemistry and Physics* 17:595-613. DOI.org/10.5194/acp-17-595-2017.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). 2010. *Kinosternon* spp.<http://data.gbif.org/species/>; última consulta: 31V.2010.
- Gian-Reto W, Post E, Covey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Frometin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395. DOI:10.1038/416389a.
- Gibbons JW, Scott, DE, Ryan T J, Buhlmann KA, Tuberville TD, Metts BS, Greene JL, Mills T, Leiden Y, Poppy S, Winnie CT. 2000. The global decline of reptiles, déjàvu amphibians. *BioScience* 50:653–666. DOI.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0653:TGDORD]2.0.CO;2.
- Gutiérrez E, Trejo I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:179-188. DOI.org/10.7550/rmb.37737.
- Hertz PE. 1981. Adaptation to altitude in two west indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *Journal of Zoology* 195:25–37. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1981.tb01891.x.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978. DOI: 10.1002/joc.1276.
- Hu J, Broennimann O, Guisan A, Wang B, Huang Y, Jianping J. 2016. Niche conservatism in *Gynandropaa* frogs on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports* 6:32624. DOI:10.1038/srep32624.
- Ihlow F, Dambach J, Engler JO, Flecks M, Hartmann T, Nekum S, Rajaei H, Rödder D. 2012. On the brink of extinction? How climate change may affect global chelonian

- species richness and distribution. *Global Change Biology* 18:1520-1530. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02623.x.
- Iverson JB. 1982. Biomass in turtle populations. A neglected subject. *Oecologia* 55:69-79. DOI: 10.1007/BF00386720.
- Iverson JB. 1992. A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. Private Published, Richmond, Indiana.
- Iverson JB, Le M, Ingram C. 2013. Molecular phylogenetics of the mud and musk turtle family *Kinosternidae*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:929-939. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.06.011.
- Joyce WG, Bourque JR. 2016. A review of fossil records of turtles of the clade Pan-Kinosternoidea. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 57:57–95. DOI.org/10.3374/014.057.0104.
- Lara-Reséndiz RA, Díaz de la Vega-Pérez AH, Jiménez-Arcos VH, Gadsden H, Méndez-De la Cruz FR. 2014. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) in Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:875-884. DOI.org/10.7550/rmb.36603.
- Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O. 2010. Biodiversity and climate change: Integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics* 41:321–350. DOI.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628.
- Legler J, Vogt RC. 2013. The turtles of Mexico land and freshwater forms. 416 p.
- Lehner B, Verdin K, Jarvis A. 2006. HydroSHEDS Technical Documentation. World Wildlife Fund US, Washington, DC. Available at <http://hydrosheds.cr.usgs.gov>.
- Ligon DB, Peterson CC. 2002. Physiological and behavioral variation in estivation among mud turtles (*Kinosternon* spp.). *Physiological and Biochemical Zoology* 75:283-293. DOI: 10.1086/342000.

- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB, Ackerly DD. 2009. The velocity of climate change. *Nature* 462:1052-1055. DOI:10.1038/nature08649.
- Lukasiewicz A, Pittock J, Finlayson CM. 2016. Are we adapting to climate change? A catchment-based adaptation assessment tool for freshwater ecosystems. *Climatic Change* 138:641-654. DOI:10.1007/s10584-016-1755-5.
- Macip-Ríos R., Arias Cisneros Ma de L, Aguilar-Miguel XS., Casas-Andreu G. 2009. Population ecology and reproduction of the Mexican turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de México. *Western North American Naturalist* 69:501–510.
- Macip-Ríos R, Ontiveros RN, López-Alcaide S, Casas-Andreu G. 2015. The conservation status of the freshwater and terrestrial turtles of Mexico: a critical review of biodiversity conservation strategies. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:1048-1057. DOI.org/10.1016/j.rmb.2015.09.013.
- Macip-Ríos R, Ontiveros RN, Sánchez-León AT, Casas-Andreu G. 2017. Evolution of reproductive effort in mud turtles (Kinosternidae): the role of environmental predictability. *Evolutionary Ecology Research* 18:539-554.
- Macip-Ríos R, Sustaita-Rodríguez VH, Barrios-Quiroz G, Casas-Andreu G. 2010. Alimentary habits of the mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in Tonatico, Estado de Mexico. *Chelonian Conservation and Biology* 9:90-97. DOI.org/10.2744/CCB-0782.1
- Maik JM, Streicher JW, Lawing AM, Flores-Villela O, Fujita MK. 2015. Limitations of climatic data for inferring species boundaries: Insights from speckled rattlesnakes. *PLoS ONE* 10:e0131435. DOI:10.1371/journal.pone.0131435.
- Mitchell NJ, Janzen FJ. 2010. Temperature-dependent sex determination and contemporary climate change. *Sexual Development* 4:129–140. DOI: 10.1159/000282494.
- Mitchell JC, Klemens MW. 2000. Primary and secondary effects of habitat alteration. P. 5-32. In: Turtle Conservation. M. W. Klemens (Ed). Smithsonian Institution Press. Washington D.C.

- Molina-Martínez A, León-Cortés JL. 2006. Movilidad y especialización ecológica como variables que afectan la abundancia y distribución de lepidópteros papilionidos en el sumidero, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* 22:29-52.
- Olalla-Tárraga MA, McInnes L, Bini LM, Diniz-Filho JAF, Fritz SA, Hawkins BA, Hortal J, Orme CDL, Rahbek C, Rodríguez MA, Purvis A. 2011. Climatic niche conservatism and the evolutionary dynamics in species range boundaries: global congruence across mammals and amphibians. *Journal of Biogeography* 38:2237-2247. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02570.x.
- Pearson RG, Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361-371. DOI: 10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT. 2007. Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x.
- Pérez-Pérez A, López-Moreno AE, Suárez-Rodríguez O, Rheubert JL, Hernández-Gallegos O. 2017. How far do adult turtles move? Home range and dispersal of *Kinosternon integrum*. *Ecology and Evolution* 7:8220-8231. DOI: 10.1002/ece3.3339.
- Phillips SJ, Dudik M, Schapire RE. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In Greiner R, Schuurmans D, eds. *Proceedings of the twenty-first international conference on machine learning*. New York, NY: Association for Computing Machinery Press, 655–662.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-256. DOI.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026.
- Pliscoff P, Fuentes-Castillo T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande* 48:61-79. DOI.org/10.4067/S0718-34022011000100005.

- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Refsnider JM, Janzen FJ. 2012. Behavioural plasticity may compensate for climate change in a long-lived reptile with temperature-dependent sex determination. *Biological Conservation* 152:90-95. DOI.org/10.1016/j.biocon.2012.03.019.
- Reyes-Velasco J, Iverson JB, Flores-Villela O. 2013. The conservation status of several endemic mexican Kinosternid turtles. *Chelonian Conservation and Biology* 12:203:208. DOI.org/10.2744/CCB-1017.1.
- Rhodin AGJ, Walde AD, Horne BD, van Dijk PP, Blanck T, Hudson R. 2011. Turtles in trouble: The World's 25+ most endangered tortoises and freshwater turtles. Lunenburg, MA: Turtle Conservation Coalition, IUCN Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group, Turtle Conservation Fund, Turtle Survival Alliance, Turtle Conservancy, Chelonian Research Foundation, Conservation International, Wildlife Conservation Society, and SanDiego Zoo Global.
- Rhodin AGJ, Iverson JB, van Dijk PP, Saumure RA, Buhlmann KA, Pritchard PCH, Mittermeier RA. (Eds.). Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. *Chelonian Research Monographs* 7:1–292. DOI: 10.3854/crm.7.checklist.atlas.v8.2017.
- Rödder D, Lawing AM, Flecks M, Ahmadzadeh F, Dambach J, Ahmadzadeh F, Dambach J, Engler JO, Habel JC, Hartmann T, Hörnes D, Ihlow F, Schidelko K, Stiels D, Polly PD. 2013. Evaluating the significance of paleophylogeographic species distribution models in reconstructing quaternary range-shifts of Nearctic chelonians. *PLoS One* 8: e72855. DOI:10.1371/journal.pone.0072855.
- Roll U, Feldman A, Novosolov M, Allison A, Bauer AM, Bernard R, Böhm M, Castro-Herrera F, Chirio L, Collen B, Colli GR, Dabool L, Das I, Doan TM, Grismer LL, Hoogmoed M, Itescu Y, Kraus F, LeBreton M, Lewin A, Martins M, Maza E, Meirte D, Nagy ZT, Nogueira C de C, Pauwels OSG, Pincheira-Donoso D, Powney GD, Sindaco R, Tallowin OJS, Torres-Carbajal O, Trape JF, Vidan E, Uetz P, Wagner P,

- Wang Y, Orme CDL, Grenyer R, Meiri S. 2017. The global distribution of tetrapods reveals a need for targeted reptile conservation. *Nature Ecology & Evolution* 1:1677-1682. DOI:10.1038/s41559-017-0332-2.
- Seager R, Ting M, Held I, Kushnir Y, Lu J, Vecchi G, Huang , Harnik, N, Leetmaa A, Lau N, Li C, Velez J, Naik N. 2007. Model predictions of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science* 316:1181-1184. DOI: 10.1126/science.1139601.
- Sinervo B, Méndez de la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán- Santa Cruz. M, Lara-Resendiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa L, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva IJ, Sepulveda PV, Duarte Rocha CF, Iburgüengoytia N, Aguilar Puntriano C, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J, Sites Jr, JW. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899. DOI: 10.1126/science.1184695.
- Sirois AM, Gibbs JP , Whitlock AL, Erb LA. 2014. Effects of habitat alterations on bog turtles (*Glyptemys muhlenbergii*): A comparison of two populations. *Journal of Herpetology* 48:455-460. DOI.org/10.1670/12-250.
- StatSoft, Inc. 2004. Statistica. (data analysis software system), version 10
www.statsoft.com.
- Stempniewicz L, Goc M, Kidawa D, Urbański J, Hadwiczak M, Zwolicki A. 2017. Marine birds and mammals foraging in the rapidly deglaciating Arctic fjord - numbers, distribution and habitat preferences. *Climatic Change* 140:533-548.
- Tanaka A, Takahashi K, Shiogama H, Hanasaki N, Masaki Y, Ito A, Noda H, Hijioka Y, Emori S. 2017. On the scaling of climate impact indicators with global mean temperature increase: a case study of terrestrial ecosystems and water resources. *Climatic Change* .
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Ferreira de Siqueira M, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT , Phillips OL,

- Williams SE. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148. DOI:10.1038/nature02121.
- Tuma MW. 2006. Range, habitat use, and seasonal activity of the yellow mud turtle (*Kinosternon flavescens*) in northwestern Illinois: Implications for site-specific conservation and management. *Chelonian Conservation and Biology* 5:108-120. DOI.org/10.2744/1071-8443
- Ultsch GR. 2006. The ecology of overwintering among turtles: where turtles overwinter and its consequences. *Biological Reviews* 81:339-367. DOI: 10.1017/S1464793106007032.
- Urbina-Cardona LN, Flores-Villela O. 2010. Ecological-niche modeling and prioritization of conservation-area networks for Mexican herpetofauna. *Conservation Biology* 24:1031-1041. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2009.01432.x.
- van Dijk PP, Iverson JB, Rhodin AGJ, Shaffer HB, Bour R. 2014. Turtles of the world, 7th edition: Annotated checklist of taxonomy, Synonymy, distribution with maps, and conservation status. *Chelonian Research Monographs* 5:329-479.
- Vogt RC, Flores-Villela OA. 1986. Determinación del sexo en tortugas por la temperatura de incubación de los huevos. *Ciencia* 37:21-32.
- Vogt RC, Guzmán-Guzmán S. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. *Copeia* 1988:37-47. DOI: 10.2307/1445920.
- Waldron JL, Bennett SH, Welch SM, Dorcas ME, Lanham JD, Kalinowsky W. 2006. Habitat specificity and home-range size as attributes of species vulnerability to extinction: a case study using sympatric rattlesnakes. *Animal Conservation* 9:414-420. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2006.00050.x.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x.

Waterson AM, Schmidt DN, Valdes PJ, Holroyd PA, Nicholson DB, Farnsworth A, Barret PM. 2016. Modelling the climatic niche of turtles: a deep-time perspective. *Proceedings of the Royal Society B* 283:20161408. DOI.org/10.1098/rspb.2016.1408.

Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies TJ, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt R D, McCain CM, Stephens PR. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310-1324. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.

FIGURES

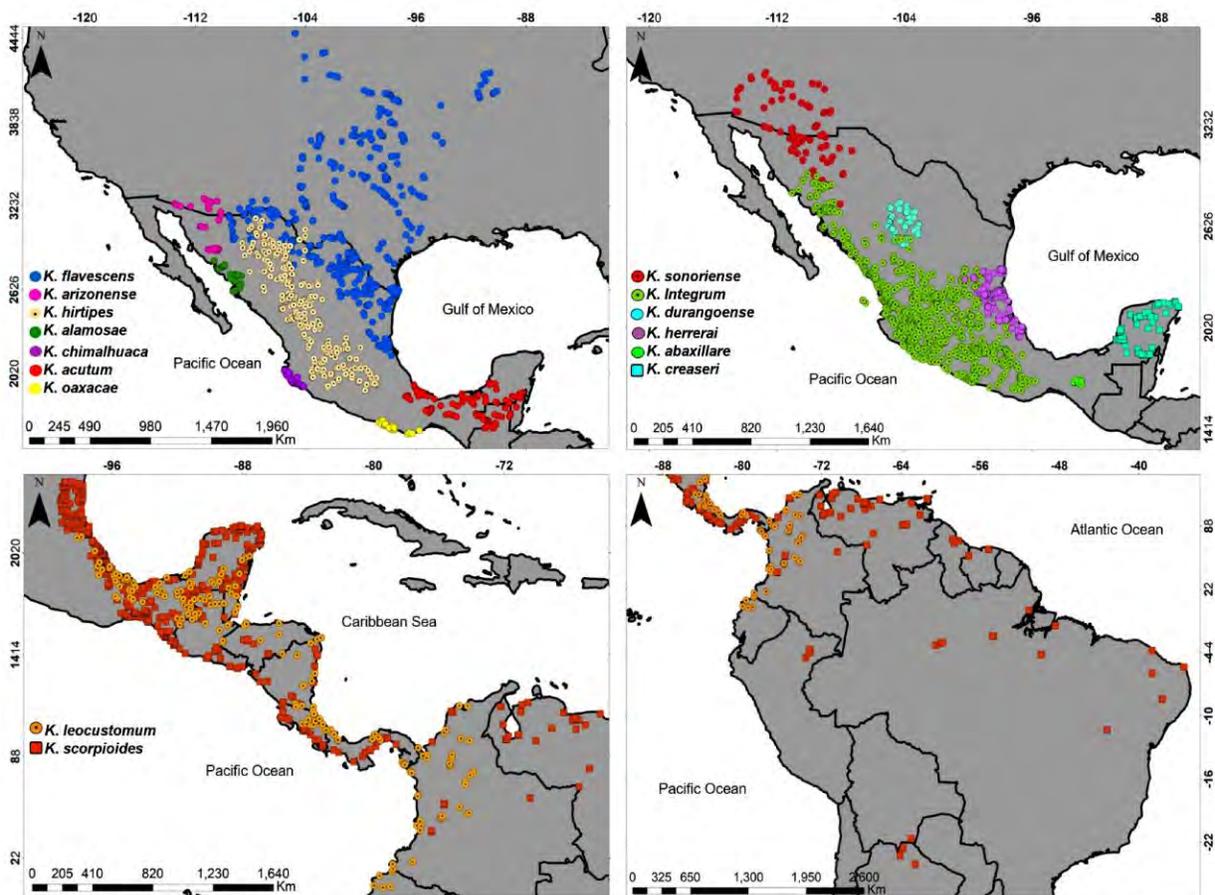
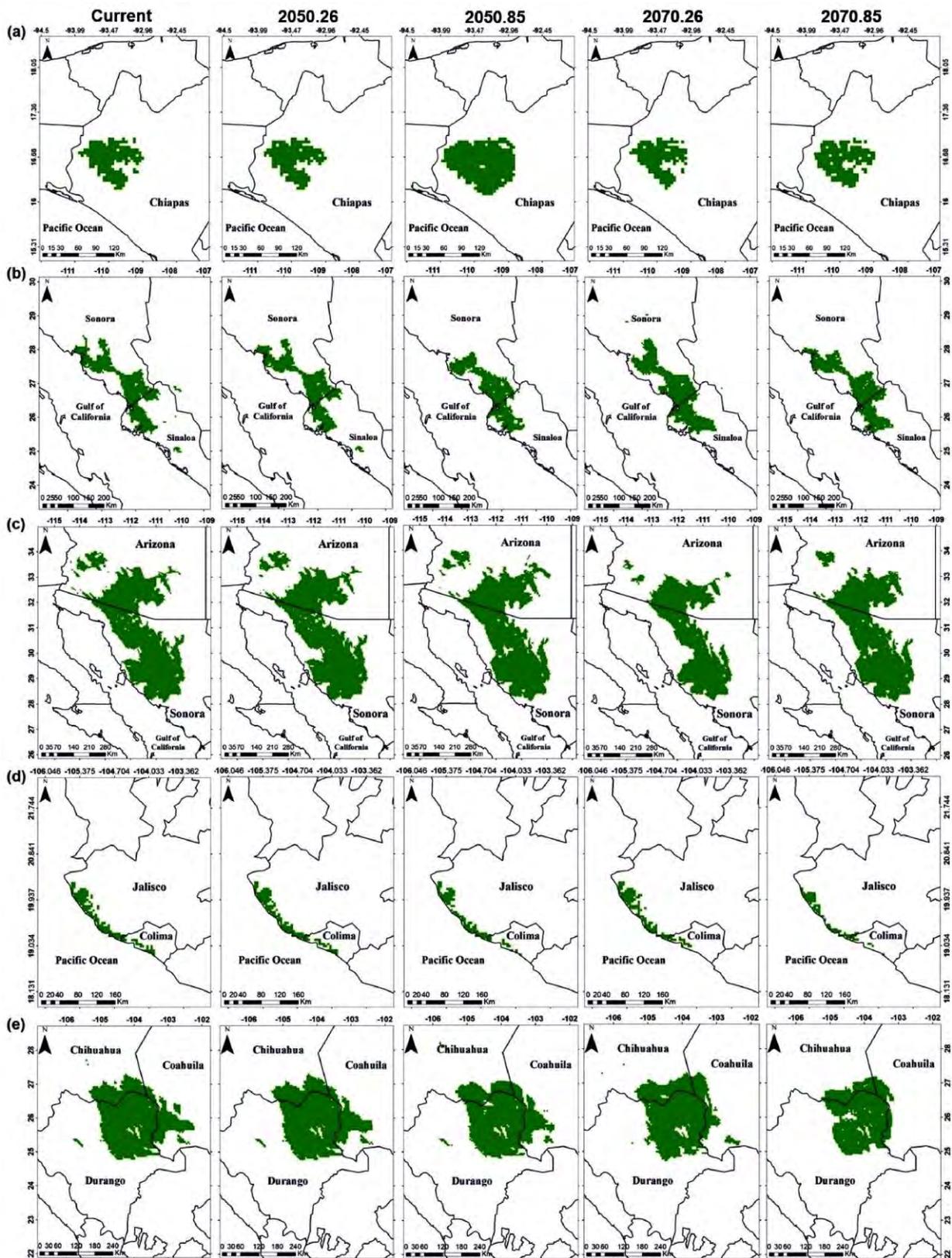


Figure 1. Records compiled for this study of the turtle species of the genus *Kinosternon* in America.



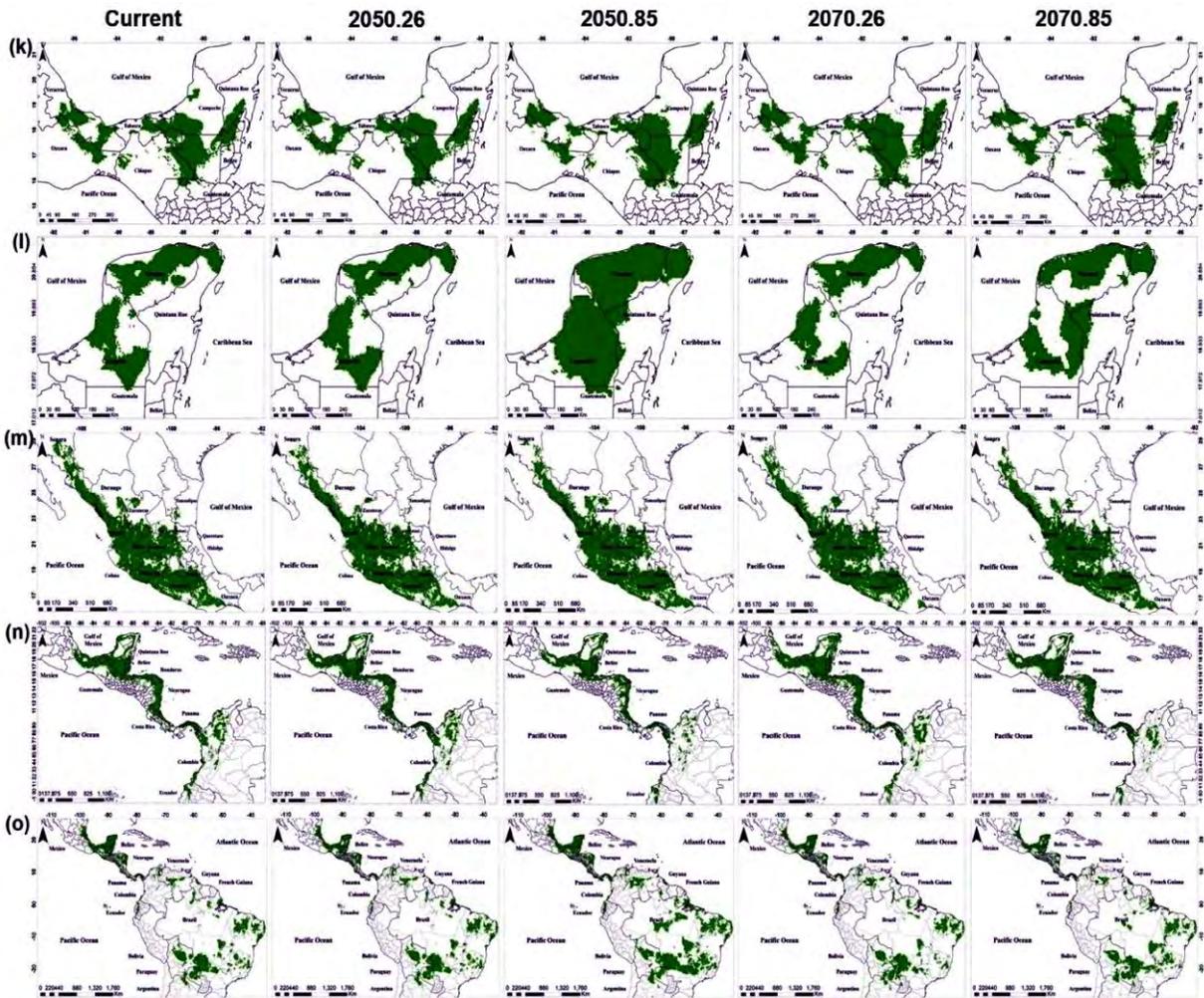
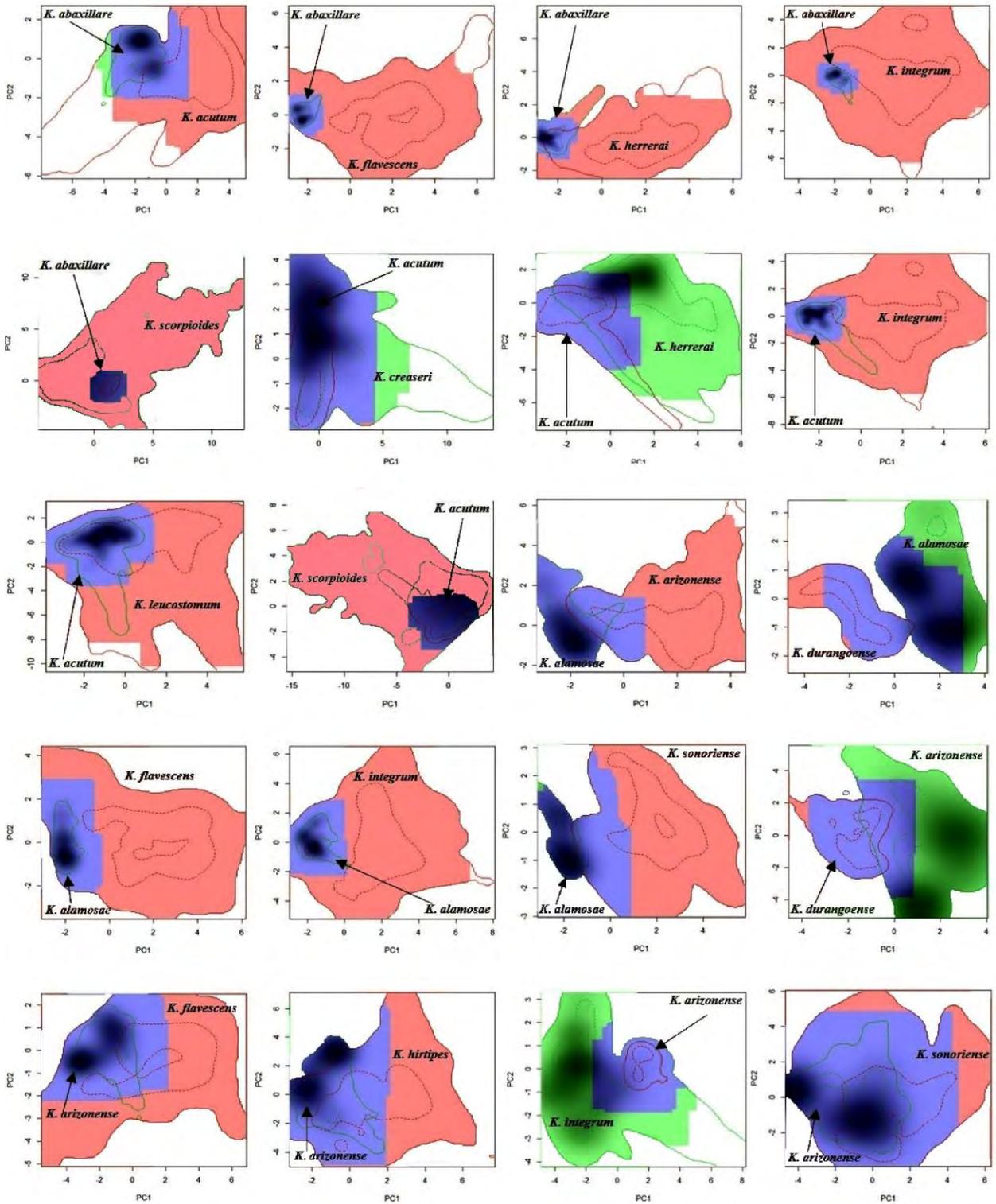


Figure 2. Habitat suitability area from models for the species analysed. *Kinosternon abaxillare* (a), *K. acutum* (k), *K. alamosae* (b), *K. arizonense* (c), *K. chimalhuaca* (d), *K. creaseri* (l), *K. durangoense* (e), *K. flavescens* (f), *K. herrerae* (g), *K. hirtipes* (h), *K. integrum* (m), *K. leucostomum* (n), *K. oaxacae* (i), and *K. scorpioides* (o).



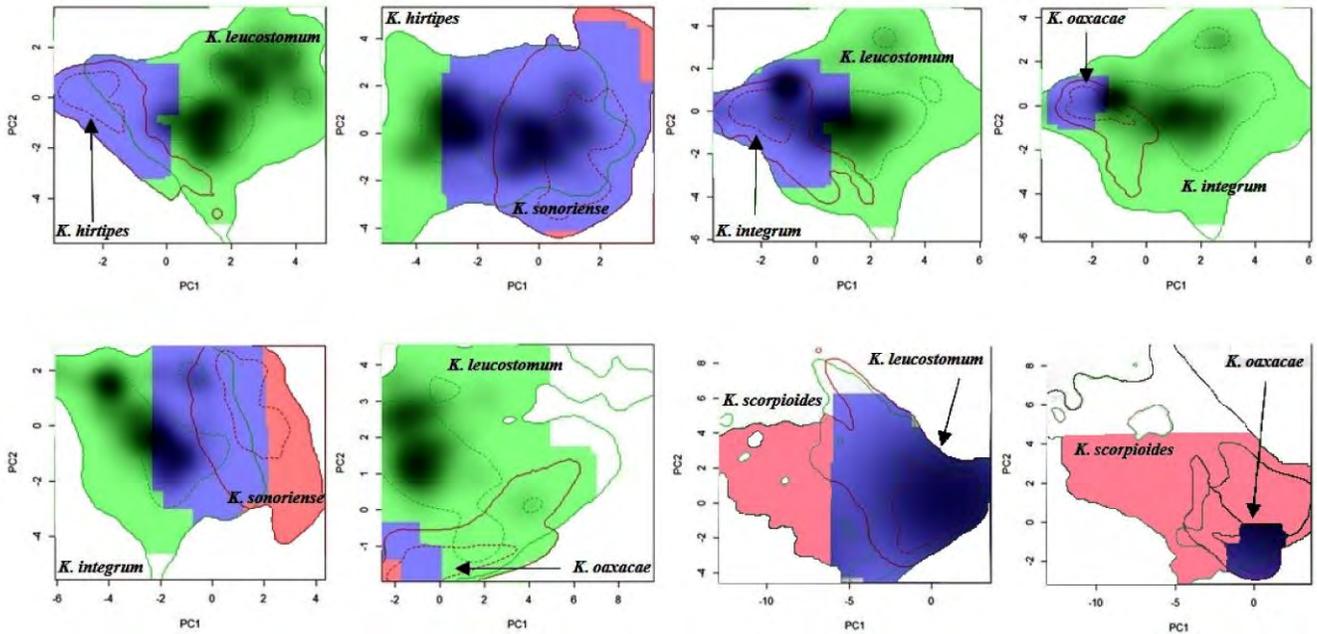


Figure 3. Pairs of species that showed similar climatic niches in the environmental space according to principal components analysis (PCA-environmental). The panels represent the niche of species pairs along the first two axes of the PCA. Solid contour lines illustrate the full range (100%) of climate space, and discontinuous contour lines represent the available environment (background). Shading shows the density of species occurrences per grid cell. Blue pixels show niche stability (conservatism of climate conditions occupied in both species), red and green pixels show parts of climate niche which are not overlapped.

Table 1. Values of area under the curve (AUC) of the models and the five bioclimatic variables that contributed the most to their construction for each species of *Kinosternon*. Bio1 = Annual Mean Temperature, Bio2 = Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)), Bio4 = Temperature Seasonality (standard deviation *100), Bio6 = Min Temperature of Coldest Month, Bio7 = Temperature Annual Range (Bio5-Bio6), Bio8 = Mean Temperature of Wettest Quarter, Bio9 = Mean Temperature of Driest Quarter, Bio12 = Annual Precipitation, Bio15 = Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation).

| Species | AUC vuales | Five more important variables and percent of contribution |
|--------------------------------|------------|--|
| <i>Kinosternon abaxillare</i> | 0.98 | Bio 15 (53.2%), bio 12(27.4%), bio 4(19%), bio 2(1%), bio 1(.2%) |
| <i>Kinosternon acutum</i> | 0.77 | Bio 8(35%), bio 6(24%), bio 15(15%), bio 4(12%), bio 1(6%) |
| <i>Kinosternon alamosae</i> | 0.95 | Bio 9(47.2%), bio 1(21.9%), bio 6(8%), bio 8(7.3%), bio 15(6.1%) |
| <i>Kinosternon arizonense</i> | 0.95 | Bio 8(50%), bio 15(24%), bio 1(14%), bio 12(9%), bio 9(1.5%) |
| <i>Kinosternon chimalhuaca</i> | 0.91 | Bio 9(33.6%), bio 2(11%), bio 1(8%), bio 8(5%), bio 7(4%) |
| <i>Kinosternon creaseri</i> | 0.78 | Bio 4(23%), bio 15(22%), bio 12(19%), bio 8(13%), bio 9(8%) |
| <i>Kinosternon durangoense</i> | 0.95 | Bio 9(28%), bio 2(24%), bio 4(19%), bio 7(13.6%), bio 15(13.5%) |
| <i>Kinosternon flavescens</i> | 0.85 | Bio 8(70.1), bio 4(7.7%), bio 9(7.7%), bio 1(4.6%), bio 12(4%) |
| <i>Kinosternon herrerae</i> | 0.90 | Bio 6(58.9%), bio 12(10.2%), bio 15(6.8%), bio 2(6%), bio 4(6%) |
| <i>Kinosternon hirtipes</i> | 0.85 | Bio 15(42%), bio 4(14%), bio 9(11.5%), bio 2(9%), bio 1(8.7%) |
| <i>Kinosternon integrum</i> | 0.80 | Bio 15(32%), bio 4(28%), bio 6(20%), bio 12(10%), bio 1(4.8%) |
| <i>Kinosternon leucostomum</i> | 0.80 | Bio 4(23.7%), bio 9(20.5%), bio 12(19%), bio 7(11%), bio 15(7%) |
| <i>Kinosternon oaxacae</i> | 0.94 | Bio 8(60%), bio 6(15.8%), bio 9(13.8%), bio 4(8.7%), bio 1(1.3%) |
| <i>Kinosternon scorpioides</i> | 0.85 | Bio 4(23%), bio 8(30.4%), bio 15(15.4%), bio 2(11%), bio 9(9.2%) |
| <i>Kinosternon sonoriense</i> | 0.85 | Bio 15(58.3%), bio 6(13.9%), bio 2(7%) bio 8(4.2%), bio 12(5%), |

Table 2. Geographical area with suitable climatic conditions for the *Kinosternon* species according to current and future conditions and rate of change in habitat suitability between the present and the future.

| Species | Scenario | Current area (Km ²) | % change rate current/scenario |
|--------------------------------|--------------|---------------------------------|--------------------------------|
| <i>Kinosternon abaxillare</i> | Current | 4,800.65 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 4,360.88 | -9.16 |
| | 2050-RCP 8.5 | 7,885.08 | +64.25 |
| | 2070-RCP 2.6 | 3,858.58 | -19.62 |
| | 2070-RCP 8.5 | 2,300.77 | -47.90 |
| <i>Kinosternon acutum</i> | Current | 100,385.4 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 93,201.78 | -7.15 |
| | 2050-RCP 8.5 | 95,867.92 | -4.50 |
| | 2070-RCP 2.6 | 99,881.2 | -.5 |
| | 2070-RCP 8.5 | 85,901.34 | -14.42 |
| <i>Kinosternon alamosae</i> | Current | 21,345.22 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 17,400.22 | -18.48 |
| | 2050-RCP 8.5 | 16,333.7 | -23.47 |
| | 2070-RCP 2.6 | 19,513.44 | -8.58 |
| | 2070-RCP 8.5 | 16,205.19 | -24.8 |
| <i>Kinosternon arizonense</i> | Current | 105,664.83 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 101,901.7 | -3.56 |
| | 2050-RCP 8.5 | 106,738.59 | +1.1 |
| | 2070-RCP 2.6 | 99,567.31 | -5.77 |
| | 2070-RCP 8.5 | 89,304.11 | -15.48 |
| <i>Kinosternon chimalhuaca</i> | Current | 2,300.35 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 2,860.6 | -1.37 |
| | 2050-RCP 8.5 | 2,211.07 | -23.76 |
| | 2070-RCP 2.6 | 2,388.48 | -17.64 |
| | 2070-RCP 8.5 | 1,150.35 | -60.33 |
| <i>Kinosternon creaseri</i> | Current | 50,300.12 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 48,080.5 | -4.41 |
| | 2050-RCP 8.5 | 83,367.47 | +65.74 |
| | 2070-RCP 2.6 | 41,842.19 | -16.81 |
| | 2070-RCP 8.5 | 38,401.3 | -23.65 |
| <i>Kinosternon durangoense</i> | Current | 48,201.4 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 44,128.13 | -8.45 |
| | 2050-RCP 8.5 | 43,324.38 | -10.11 |
| | 2070-RCP 2.6 | 40,319.11 | -16.35 |
| | 2070-RCP 8.5 | 33,427.18 | -30.65 |
| <i>Kinosternon flavescens</i> | Current | 1,231,104.11 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 1,022,031.02 | -16.98 |
| | 2050-RCP 8.5 | 1,147,116.68 | -6.82 |
| | 2070-RCP 2.6 | 1,221,241.76 | -.8 |
| | 2070-RCP 8.5 | 1,013,354.13 | -17.68 |
| <i>Kinosternon herrerae</i> | Current | 40,128.48 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 35,421.92 | -11.72 |
| | 2050-RCP 8.5 | 36,385.29 | -9.32 |

| | | | |
|--------------------------------|--------------|--------------|--------|
| | 2070-RCP 2.6 | 37,111.46 | -7.51 |
| | 2070-RCP 8.5 | 27,132.12 | -32.38 |
| <i>Kinosternon hirtipes</i> | Current | 389,669.48 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 349,113.98 | -10.40 |
| | 2050-RCP 8.5 | 351,549.13 | -9.78 |
| | 2070-RCP 2.6 | 317,519.46 | -18.51 |
| | 2070-RCP 8.5 | 302,120.54 | -22.46 |
| <i>Kinosternon integrum</i> | Current | 489,667.28 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 422,205.53 | -13.77 |
| | 2050-RCP 8.5 | 455,301.18 | -7.01 |
| | 2070-RCP 2.6 | 400,382.2 | -18.23 |
| | 2070-RCP 8.5 | 450,354.68 | -8.02 |
| <i>Kinosternon leucostomum</i> | Current | 616,365.12 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 556,385.17 | -9.73 |
| | 2050-RCP 8.5 | 586,462.11 | -45.05 |
| | 2070-RCP 2.6 | 689,365.19 | +11.84 |
| | 2070-RCP 8.5 | 601,421.1 | -22.51 |
| <i>Kinosternon oaxaca</i> | Current | 3,021.19 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 3,139.24 | +3.90 |
| | 2050-RCP 8.5 | 3,561.12 | +17.87 |
| | 2070-RCP 2.6 | 2,873.95 | -4.87 |
| | 2070-RCP 8.5 | 2,113.12 | -30.5 |
| <i>Kinosternon scorpioides</i> | Current | 1,987,641.98 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 1,900,539.21 | -4.38 |
| | 2050-RCP 8.5 | 1,356,300.59 | -31.76 |
| | 2070-RCP 2.6 | 1,420,344.77 | -28.54 |
| | 2070-RCP 8.5 | 1,308,678.49 | -34.15 |
| <i>Kinosternon sonoriense</i> | Current | 284,101.28 | |
| | 2050-RCP 2.6 | 234,111.31 | -17.59 |
| | 2050-RCP 8.5 | 298,361.19 | +5.1 |
| | 2070-RCP 2.6 | 225,167.45 | -20.74 |
| | 2070-RCP 8.5 | 185,167.33 | -34.82 |

Table 3. Climatic niche overlap (D) between species of the genus *Kinosternon* and the significance value (P) * = species with significant similarity between their climatic niche.

| Species | <i>K. carolinum</i> | <i>K. olivaceum</i> | <i>K. arizonense</i> | <i>K. chimalhuaca</i> | <i>K. creaseri</i> | <i>K. dirangeense</i> | <i>K. flavescens</i> | <i>K. herreraei</i> | <i>K. hirtipes</i> | <i>K. integrum</i> | <i>K. leucostomum</i> | <i>K. oaxacae</i> | <i>K. scorpioides</i> | <i>K. sonoriense</i> |
|-----------------------|----------------------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|
| <i>K. axacilame</i> | D=0.0788* P=0.005-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.0016 P=0.9702-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.0514* P=0.0195-0.009 | D=0.0644* P=0.0297-0.0516 | D=0.0025 P=0.2079-0.594 | D=0.0322* P=0.0594-0.009 | D=0.0289 P=0.6237-0.0198 | D=0 P=1-1 | D=0.0035* P=0.0217-0.0198 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. carolinum</i> | | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.1278 P=0.009-0.1594 | D=0.2537* P=0.009-0.0277 | D=0 P=1-1 | D=0.1608 P=0.1881-0.009 | D=0.2439* P=0.009-0.0592 | D=0.027 P=0.4536-0.009 | D=0.0922* P=0.0594-0.009 | D=0.5055* P=0.03069-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0.0437* P=0.03168-0.009 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. olivaceum</i> | | | D=0.0993* P=0.009-0.0178 | D=0.1278 P=0.009-0.15148 | D=0.1116 P=0.4257-0.0594 | D=0.0174* P=0.009-0.0198 | D=0.0587* P=0.0495-0.009 | D=0.0441 P=0.891-0.0198 | D=0.0441 P=0.891-0.0198 | D=0.0422* P=0.0261-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.0456* P=0.009-0.0592 |
| <i>K. arizonense</i> | | | | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.0149* P=0.009-0.0593 | D=0.1611* P=0.0195-0.009 | D=0.1288* P=0.009-0.0168 | D=0.1288* P=0.009-0.0168 | D=0.0694* P=0.0495-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.1673* P=0.046-0.009 |
| <i>K. chimalhuaca</i> | | | | | D=0.296* P=0.009-0.0592 | D=0 P=1-1 | D=0.0284 P=0.009-0.8118 | D=0.0362* P=0.0198-0.009 | D=0.0123 P=0.5247-0.009 | D=0.0307* P=0.0495-0.009 | D=0.0953 P=1.1485-0.0198 | D=0 P=1-1 | D=0.0036 P=0.0891-0.009 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. creaseri</i> | | | | | | D=0 P=1-1 | D=0.0841* P=0.0297-0.009 | D=0.1155* P=0.009-0.009 | D=0.0132 P=0.5445-0.009 | D=0.0917* P=0.0297-0.009 | D=0.0538* P=0.02079-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0.0038* P=0.0257-0.009 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. dirangeense</i> | | | | | | | D=0.0629* P=0.078-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0.0662* P=0.0316-0.009 | D=0.0169 P=0.603-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0 P=1-1 | D=0.1638* P=0.0376-0.009 | |
| <i>K. flavescens</i> | | | | | | | | D=0.2543* P=0.009-0.0594 | D=0.2486* P=0.0108-0.0445 | D=0.2916* P=0.009-0.0198 | D=0.1291 P=0.1188-0.0396 | D=0 P=1-1 | D=0.103* P=0.0297-0.0108 | D=0.2248* P=0.0396-0.0396 |
| <i>K. herreraei</i> | | | | | | | | D=0.631 P=0.1534-0.6435 | D=0.631 P=0.1534-0.6435 | D=0.3303* P=0.009-0.009 | D=0.256* P=0.02574-0.009 | D=0 P=1-1 | D=0.1716* P=0.0336-0.0198 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. hirtipes</i> | | | | | | | | | | D=0.3897* P=0.0198-0.05364 | D=0.1033* P=0.0396-0.009 | D=0.0115 P=0.6435-0.0297 | D=0.1017 P=0.0198-0.5445 | D=0.2799* P=0.0287-0.009 |
| <i>K. integrum</i> | | | | | | | | | | | D=0.308* P=0.009-0.0297 | D=0.0538* P=0.0594-0.009 | D=0.0033 P=0.1188-0.792 | D=0.0893* P=0.059-0.0118 |
| <i>K. leucostomum</i> | | | | | | | | | | | | | D=0.1642* P=0.0396-0.009 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. oaxacae</i> | | | | | | | | | | | | | D=0.0535* P=0.0198-0.009 | D=0 P=1-1 |
| <i>K. scorpioides</i> | | | | | | | | | | | | | D=0.0198-0.009 | D=0 P=1-1 |

Capítulo III

Thermal biology of three species of *Xenosaurus* lizards: Evidence no conservatism in thermal niche, under a perspective of global climate change

Christian Berriozabal-Islas¹, Aurelio Ramírez-Bautista¹, Carlos Maciel-Mata¹, Saúl

Domínguez Guerrero², Luis. A Alanís-Hernández¹, M. A Flores-Hernández¹, and Arturo Sánchez-González¹

Aurelio Ramírez Bautista: ramibautistaa@gmail.com

1. Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad Universitaria (Ciudad del Conocimiento), Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, C. P. 42184, México.

2. Museo de Zoología and Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, Del. Coyoacán, México 04510, Ciudad de México, México

Abstract

El conocimiento de la ecología térmica de las especies es muy importante porque puede ayudar a entender de mejor manera su vulnerabilidad, ante el aumento de la temperatura de su hábitat a causa del cambio climático. Particularmente, los organismos ectotermos con distribuciones restringidas. Nosotros utilizamos un enfoque multifacético para cuantificar e integrar la ecología térmica y las propiedades del hábitat térmico de tres especies de lagartijas del género *Xenosaurus* en México *Xenosaurus mendozai*, *X. newmanorum* y *X. tzacualtipantecus*. Nosotros encontramos que la ecología térmica de las tres especies difiere significativamente entre estas. Además, la especie tropical *X. newmanorum* pudiera ser la más vulnerable, debido a que esta se encuentra en los límites térmicos de temperatura crítica máxima. Consideramos que las especies de lagartijas *Xenosaurus* podrían ser

altamente vulnerables debido a que estas necesitan de la cobertura vegetal con el fin de mantener sus óptimos térmicos.

Introducción

El cambio climático global generado por el ser humano se ha acelerado durante las últimas décadas (Smith *et al.*, 2015), mucho más rápido que las tasas adaptativas de las especies animales y vegetales (Loarie *et al.*, 2009; Wiens *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2015). En este sentido, Holt y Gomulkiewicz (2004), mencionan que las respuestas adaptativas pueden desarrollarse en gradientes ambientales menos drásticos. Por lo tanto, los cambios en los patrones climáticos y el aumento de la temperatura podrían comprometer la supervivencia de una gran diversidad especies, particularmente, las que dependen de la temperatura ambiental como son los ectotermos (Huey, 1982; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014; Vidal *et al.*, 2017). Por ejemplo, se ha demostrado una relación directa entre el aumento de la temperatura global y la desaparición de aproximadamente 65 especies de anfibios en América (McCallum, 2007). Así también, en lagartijas se ha documentado que cuando el aumento de la temperatura es demasiado drástico pueden ocurrir extinciones locales a lo largo de su distribución (Sinervo *et al.*, 2010), esto se debe porque cuando los organismos están expuestos a temperaturas ambientales operativas (T_o) mayores que sus temperaturas corporales preferidas, las actividades como el forrajeo, el cortejo y la reproducción se ven restringidos por las altas temperaturas (Sinervo *et al.*, 2010; Barrows, 2011). Por ejemplo, las lagartijas tropicales y subtropicales pueden ser particularmente más susceptibles debido a que viven muy cerca de sus límites térmicos máximos (Huey, *et al.*, 2009; Sinervo *et al.*, 2010; Gunderson and Leal 2012). Además, las especies más vulnerables comparten rasgos ecológicos e historia de vida como la especialización del hábitat, comportamiento, poblaciones reducidas, abundancias fluctuantes y bajas tasas reproductivas (Williams and Hero, 1998; Reed and Shine, 2002; Bonetti and Wiens, 2014).

En este sentido, Wiens *et al.* (2010) mencionan que las especies que tienden conservar su nicho climático serán más vulnerables debido a que aún mantienen sus requerimientos bióticos y abióticos ancestrales a través del tiempo y espacio. Por ejemplo, Lara-Reséndiz *et al.* (2014) mencionan que las especies de lagartijas estrechamente emparentadas muestran preferencias térmicas y características ecológicas similares. Por lo tanto, estas

tenderán a conservar su nicho térmico (Bogert, 1949; Rocha y Vrcibradic, 1996; Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2013; Grigg y Buckley, 2013), a pesar de habitar en diferentes ambientes y ecosistemas (Schall, 1977; Andrews, 1998; Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2013). De acuerdo con estos estudios, existe importante evidencia de la presencia de conservadurismo en las preferencias térmicas en saurios (Pianka, 1970; Stevens, 1982; Adolph, 1990; Winne y Keck, 2004; Menezes y Rocha, 2011).

De esta manera, la similitud y dependencia de la temperatura ambiental conlleva a que las lagartijas sean particularmente vulnerables cuando sus óptimos térmicos se ven modificados por el cambio climático, sin embargo, la mayoría de los lagartos tienen que termorregular para mantener su temperatura corporal (T_b) dentro de un rango óptimo (Sinervo *et al.*, 2010). Por ejemplo, los reptiles son capaces de regular su temperatura corporal a través de diferentes estrategias etológicas y fisiológicas (Ligon and Peterson, 2002; Ultsch, 2006) así, las horas de actividad, el cortejo, la estivación, la elección de microhábitats, sitios de percha y sitios de anidamiento pueden verse modificados con el fin de aprovechar las condiciones ambientales favorables a lo largo del tiempo y espacio (Jenssen *et al.*, 1996). Por ello, la termorregulación de las lagartijas es una estrategia compleja que depende de numerosos factores intrínsecos y extrínsecos (Huey and Stevenson, 1979).

Por otra parte, el desempeño fisiológico depende en gran medida de la conducta, la condición reproductiva, el sexo y la edad (Jenssen *et al.*, 1996; Hertz, 1974, 1981; Hertz and Huey, 1981), mientras que la distribución geográfica, la heterogeneidad ambiental, la estacionalidad y las horas del día son factores que en conjunto condicionan y modifican la capacidad termorreguladora de los individuos (Hertz *et al.*, 1993; Kerr and Bull, 2004; McConnachie *et al.*, 2009). Por lo tanto, se espera que el cambio climático antropogénico genere entornos térmicos más hostiles y comprometa la eficiencia termorreguladora de los saurios (Huey *et al.*, 2012). Por ejemplo, se ha demostrado que las lagartijas del género *Xenosaurus* son susceptibles al cambio climático (Berriozabal-Islas *et al.*, 2018), debido a que son un grupo de lagartijas antiguo, asociado a cadenas montañosas. Por otra parte, son altamente especializadas en vivir exclusivamente en grietas y tienen preferencia por temperaturas bajas (Ballinger *et al.*, 2000; Bhullar, 2011). Por lo tanto, nuestra hipótesis

parte de que estas especies muestran una similitud en el nicho térmico a pesar de habitar en ecosistemas diferentes. Así, también esperamos que las especies tropicales resulten ser más susceptibles, debido a que se encuentran cerca de los límites térmicos máximos donde ocurren las especies.

En este trabajo, nos enfocamos en tres especies de lagartos del género *Xenosaurus* que presentan distribución alopatrica y restringida (Ballinger *et al.*, 2000), *Xenosaurus mendozai*, *X. newmanorum* y *X. tzacualtipantecus* que habitan a lo largo de la Sierra Madre Oriental en el Centro de México (Nieto-Montes de Oca, 2001; Bhullar, 2011), estas especies se encuentran fuertemente emparentadas, debido a que pertenecen al clado norte propuesto en la filogenia de Nieto-Montes de Oca *et al.* (2017). Por lo tanto, estas lagartijas pueden ser un buen modelo de estudio debido a que tienen distribución microendémica y requerimientos altamente especializados de hábitat (Zúñiga-Vega *et al.*, 2017).

Por lo tanto, este trabajo tiene los objetivos de evaluar la ecología térmica de estas tres especies de lagartijas, así como determinar si estas mantienen conservadurismo del nicho térmico en tres diferentes ecosistemas de la Sierra Madre Oriental de México, con el fin de determinar su vulnerabilidad ante el cambio climático.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se ubica en el centro de la región biogeográfica de la Sierra Madre Oriental en México. Entre los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro y Veracruz (Figura 1). Debido a que la región es altamente accidentada se presenta un gradiente altitudinal heterogéneo y térmico que van desde las zonas bajas con un rango de temperatura promedio anual de 30 a 37°C, hasta las zonas más altas que presentan un promedio de temperatura de 17 a 20°C (Figura 1).

Historia natural de las especies

Las especies del género *Xenosaurus*, son un grupo de lagartijas vivíparas que habitan grietas de rocas y están asociadas a hábitats templados como bosques de pino, encino, bosques de niebla, matorrales y en menor grado bosques tropicales (King and Thompson,

1968). Estas lagartijas poco conocidas tienen distribución alopátrica y están asociadas serranías (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2001). *Xenosaurus newmanorum* y *X. mendozai* presentan la distribución más norteña del género y forman parte del clado llamado *newmanorum*, mientras que *X. tzacualtipantecus* pertenece a un único clado llamado *tzacualtipantecus* (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2017). Aunque las especies corresponden a diferentes clados estas comparten varios aspectos de su biología, por ejemplo, la preferencia por temperaturas bajas y los tipos de microhábitats que estas ocupan, su morfología y el tipo de alimentación (Lara-Tufiño *et al.*, 2013; García-Rico *et al.*, 2015).

Xenosaurus mendozai (Figura 2 A) es una especie recientemente descrita por lo que, se sabe muy poco sobre su biología (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2013). *X. mendozai* se distribuye entre los estados de Hidalgo y Querétaro, aunque las poblaciones de Hidalgo se encuentran en bosque de Juniperus (*Juniperus flaccida*), encinos (*Quercus mexicana*, *Q. laeta* y *Q. castanea*) y pinos (*Pinus* sp), a una altitud de 1,400 m (Figura 2A). El clima es templado con lluvias en entre los meses de junio y octubre, la temperatura media anual es de 20°C y la precipitación total anual media es de 740 mm (Rzedowski, 2006). Sin embargo, el área de estudio está bajo fuertes presiones humanas debido a la tala inmoderada y la introducción de ganado vacuno.

Xenosaurus newmanorum (Figura 2B) es considerada la especie más basal del género y una de las más grandes, esta especie se distribuye entre los estados de Hidalgo y San Luis Potosí, aunque las poblaciones de estudio se encuentran en el bosque tropical perennifolio dominado por las especies *Brosimum alicastrum*, *Celtis monoica*, *Bursera simaruba*, *Dendropanax arboreus*, *Protium copal*, *Pimienta dioica* entre otras (Rzedowski, 2006; Figura 2B). La precipitación media anual oscila entre los 1,500 y 3,000 mm. Sin embargo, el impacto de las actividades humanas de la región es intenso, debido a la agricultura, la ganadería y la implementación de cafetales que convierte la vegetación en un mosaico formado por comunidades vegetales secundarias (Rzedowski, 2006; Lara-Tufiño *et al.*, 2013).

Finalmente, *X. tzacualtipantecus* (Figura 2C), se distribuye al este entre los estados de Hidalgo y Veracruz (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2017; Berriozabal-Islas *et al.*, 2018), donde se encuentran aún pequeñas porciones de bosque de niebla (Rzedowski, 2006). Las

poblaciones de estudio se encuentran en una región fría dominada por la especie de árbol *fagus grandifolia*, helechos arborescentes y una gran cantidad de especies epifitas (Rzedowski, 2006). Sin embargo, la vegetación de la región se encuentra bajo fuertes presiones de uso de suelo, como la apertura de carreteras, cultivos y potreros que fragmentan el bosque (Figura 2C).

Trabajo de campo

El trabajo de campo fue realizado en el año 2017 durante los meses de marzo, junio y octubre con el fin de abarcar la mayor estacionalidad posible. Solo se capturaron lagartijas adultas, las cuales fueron colectadas directamente con las manos de cada una de las grietas donde estas se encontraban, durante las horas de actividad de estas. Las horas de actividad fueron determinadas simplemente observado si las lagartijas tenían todo o la mitad del cuerpo afuera de la grieta, los horarios de actividad se estandarizaron par las tres especies de 10:00 am hasta las 20:00 pm hrs. Una vez capturados, inmediatamente se tomó la temperatura corporal T_b , la temperatura del sustrato T_s y la temperatura del ambiente T_a a un cm de distancia de cada una de las lagartijas usando un termómetro digital (Fluke™ model 51-II) insertando el sensor en la cloaca, durante los primeros 30 s después de la captura (Lara-Reséndiz *et al.*, 2014). Se recolectaron 30 individuos adultos de *X. newmanorum*, 37 de *X. mendozai* y 34 de *X. tzacultipantecus*.

Posteriormente, todas las lagartijas fueron transferidas al laboratorio de Ecología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, con el fin de realizar los estudios de fisiología térmica. Simultáneamente, se registró la temperatura operativa T_o por medio del uso de modelos nulos de Polyvinyl chloride (PVC) los cuales fueron calibrados de acuerdo a la longitud hocico cloaca de cada una de las especies por medio de correlaciones significativas entre la T_b y el modelo de PVC para su calibración ($r= 0.93$; $n=70$; $p< 0.0001$). Donde se asume que los modelos equilibran la misma temperatura de cada una de las especies dentro de cada tipo de ecosistemas (Hertz, 1992). En cada modelo se introdujo un ibitton para registrar las temperaturas operativas T_o de cada tipo de vegetación, posteriormente cada modelo se introdujo dentro de cada una de las grietas donde habitan las lagartijas.

Trabajo de laboratorio

Las lagartijas capturadas fueron colocadas en un gradiente térmico durante las horas de actividad de cada una de estas, permitiendo antes de las mediciones una hora de aclimatación para posteriormente tomar el primer registro de temperatura seleccionada T_{sel} (Fernández and Ibarquengoytía, 2012). El gradiente térmico fue diseñado de acuerdo a los requerimientos ecológicos de las lagartijas *Xenosaurus* por ejemplo, a lo largo del gradiente se simuló grietas con lajas de roca separadas cada 15 cm con el fin de permitir a las lagartijas seleccionar la grieta con la temperatura óptima. El gradiente térmico consiste de ocho tubos de PVC independientes con un largo de 1.50 m y cinco pulgadas de ancho. El gradiente se mantuvo dentro de una habitación aislada fresca, debido a que estas lagartijas tienen preferencia por las temperaturas bajas, en el extremo frío colocamos bolsas con hielo con el fin de mantener temperaturas bajas 9°C. En el otro extremo del gradiente colocamos lámparas de 100 y 50 watts a una altura de 40 cm de altura, de esta manera obtuvimos un gradiente térmico lineal de 50 a 9°C en todos los carriles. Cada una de las temperaturas seleccionadas se obtuvieron con el termómetro de lectura rápida cada hora durante el periodo de actividad de las lagartijas. El intervalo de temperaturas seleccionadas fue calculado para cada especie con los intercuartiles 25 y 75% T_{sel} inferior y superior utilizando todas las temperaturas registradas en el gradiente.

Análisis de datos

Los índices de termorregulación se obtuvieron por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), mediante el empleo de tres índices: Calidad térmica del hábitat (d_e), precisión térmica (d_b) y eficiencia (E) en la termorregulación. Los índices fueron calculados con tres variables térmicas (1) la distribución de las temperaturas corporales de las lagartijas en campo T_b durante los periodos de actividad (2) la T_{sel} obtenida por medio de los gradientes térmicos y la distribución de las temperaturas operativas T_o de los ambientes ocupados por las lagartijas. Así, cuando la T_b o T_o estuvo dentro del intervalo de las T_{sel} se consideró d_b y d_e igual a 0. Valores altos de d_b y d_e indican precisión y calidad térmica baja, un valor igual o cercano a 0 significa que los organismos son altamente precisos y representa ambientes térmicamente óptimos. Finalmente, el índice E se calculó con la ecuación:

$$E = 1 - \left(\frac{d_b}{d_e} \right)$$

Un valor de E cercano a uno referirá a un organismo con termorregulación activa, mientras que igual o cercano a cero indica termorregulación pasiva (Hertz *et al.*, 1993). Se calculó el índice de E para las poblaciones de cada especie suponiendo que la T_b no varía de un día a otro, ni entre estaciones o sexos. El procedimiento y análisis de datos se realizó en el paquete office Excel. Finalmente, para determinar las temperaturas críticas mínimas y máximas para cada especie solo se sometieron los individuos machos. Para obtener las temperaturas críticas mínimas cada individuo se metió a una bolsa de plástico, la cual fue cubierta con hielo y se registró la temperatura hasta que el individuo ya no se incorporó sobre sus cuatro extremidades. Y para encontrar la temperatura crítica máxima cada individuo se introdujo a un bote de plástico y se expuso a la luz de una lámpara de 50 watts, cuando las lagartijas comenzaron a tener un comportamiento evasivo y latiguo de la cola registramos inmediatamente la temperatura cloacal del organismo. Todos los organismos capturados se regresaron exactamente a la grieta donde se encontraban. El trabajo de campo fue realizado por medio del permiso de colecta científica otorgado por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales SEMARNAT (SGPA/DGVS/06183/17).

Conservadurismo del nicho climático (similitud del nicho térmico)

La comparación del nicho climático entre las tres especies se llevó a cabo utilizando el marco analítico propuesto por Broennimann *et al* (2012). Empleando la librería ecospat (Broennimann *et al.*, 2015) en el software estadístico R. Para ello utilizamos la información climática obtenida de las 19 variables bioclimáticas actuales de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005). Las cuales describen el nicho climático de las especies. Con el fin de evitar la redundancia de información de las 19 variables, identificamos las variables con mayor poder explicativo y variación ambiental para las especies, para esto realizamos un análisis de correlación bivariada de Pearson el cual verifica la colinealidad entre todos los pares de variables, este procedimiento se realizó en el programa STATISTICA ver 10 (StatSoft Inc, 2004; Merow, Smith, & Silander, 2013; Varela, Anderson, García-Valdés, & Fernández-González, 2014), y solo las variables con valores de correlación menores de 0.7 ($r < 0.7$)

fueron usadas. De este procedimiento solo seis variables bioclimáticas resultaron óptimas para hacer el análisis de similitud de nicho climático: Bio1 (annual mean temperature), bio7 (annual range temperature), bio11 (annual mean temperature of the coldest quarter), bio12 (annual precipitation), bio17 (precipitation of the driest quarter), and bio18 (precipitation of the warmest quarter).

Posteriormente, utilizamos el enfoque de Análisis de Componentes Principales (PCA-ambiental) donde se extrajeron los dos primeros ejes de un PCA incluyendo las seis variables bioclimáticas seleccionadas con el fin de representar el nicho climático de cada especie, este análisis divide el espacio ambiental en una cuadrícula de 100 x100 celdas, y cada celda representa un solo vector de las condiciones ambientales que se producen en uno o más sitios geográficos donde ocurren las especies (Broennimman *et al.*, 2015; Hu *et al.*, 2016). La función de densidad de Kernel fue empleada para calcular la densidad del número de ocurrencias y número de cada sitio con condiciones ambientales particulares para cada celda dentro del espacio ambiental. Posteriormente, el solapamiento de nicho en el espacio ambiental es medido utilizando la métrica D (Schoener, 1970). Para finalmente llevar a cabo las pruebas de similitud de nicho de acuerdo a lo propuesto por Warren *et al.* (2008).

La superposición climática entre un par de especies en el espacio ambiental se midió por medio de la métrica D de Schoener y la prueba de similitud de nicho se realizó de acuerdo a la metodología propuesta por Warren *et al.* (2008) la cual se determina en 100 aleatorizaciones en ambas direcciones (A vs B y B vs A) en un modelo nulo. Cuando el valor de solapamiento observado fue significativo ($p < 0.05$) basado en esta prueba de dos vías los nichos climáticos de ambas especies se consideran similares indicando que el nicho climático predice el nicho climático de la otra especie mejor de lo que se esperaba por casualidad bajo un modelo nulo específico.

Resultados

Ecología térmica

Los resultados muestran que las especies presentan nula eficiencia termorreguladora, así, como los valores de precisión térmica para las tres especies. Finalmente, las T_a , T_s y T_o se

muestran en el (Cuadro 1). Por otra parte, *X. newmanorum* muestra los valores de (d_b), por otra parte, la distribución de las (T_o) muestran que esta especie se encuentra habitando bajo estrés térmico (Figura 3).

Conservadurismo del nicho climático (similitud del nicho térmico)

Los resultados del análisis de similitud del nicho climático muestran que los valores de nicho climático entre las tres especies son nulos, lo que sugiere la falta de conservadurismo del nicho climático en estas especies (Figura 4).

Discusión

Los índices de termorregulación obtenidos en este trabajo permiten tener un panorama amplio y completo sobre la biología térmica de especies poco conocidas como son los *Xenosaurus*. Por ejemplo, nuestros resultados permitieron demostrar que las lagartijas del género *Xenosaurus* tienen preferencia por temperaturas muy bajas (valor medio de 22.18-24.64°C), estas preferencias actualmente son las más bajas reportadas en comparación con todas las especies de lagartijas estudiadas hasta el momento (Patterson and Davies, 1978; Díaz *et al.*, 2006; Zamora-Camacho *et al.*, 2015; Ortega *et al.*, 2016). Este patrón, podría estar reflejando la historia evolutiva del género *Xenosaurus* la cual tiene un origen norteamericano asociado a climas fríos (King and Thompson, 1968; Bhullar, 2011). Así mismo, diferentes autores han mencionado que las lagartijas *Xenosaurus* tienen preferencia por bajas temperaturas (Woolrich-Piña *et al.*, 2012; García-Rico *et al.*, 2015). Por ejemplo, *Xenosaurus tzacualtipantecus* obtuvo una media T_b de (18.26°C) una temperatura muy similar a lo reportado anteriormente por García-Rico *et al.* (2015) quienes reportan una temperatura de (18.1°C). Por otra parte, las especies aquí evaluadas mostraron diferencias significativas en las temperaturas preferidas. Por lo tanto, estas variaciones observadas probablemente se deban a las adaptaciones locales ambientales térmicas (Berriozabal-Islas *et al.*, En prensa; Zúñiga-Vega *et al.*, 2017). Y al aporte térmico de cada uno de los ecosistemas evaluados bosque de pino-encino, selva mediana y bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 2006). Por lo tanto, nuestros resultados deben resaltar los efectos de las condiciones térmicas microambientales de tres especies de lagartijas con fisiologías térmicas diferentes, pero morfología y comportamientos iguales.

Por otra parte, se descubrió que las lagartijas *Xenosaurus* tienen baja precisión térmica, lo cual hace referencia a que se encuentran muy alejadas de las temperaturas de actividad en campo y las temperaturas seleccionadas en el laboratorio. Particularmente, la especie *X. mendozai* la cual habita en el ecosistema más frío, esto probablemente se deba que el ambiente donde habita esta especie no brinda una alta calidad térmica ya que en este tipo de bosque se obtuvo la menor calidad térmica, lo cual pudiera estar promoviendo que la especie tenga que aprovechar las condiciones microclimáticas más favorables del día.

Por otra parte, nuestro trabajo refuerza lo ya se había mencionado por diferentes autores que mencionan que las lagartijas de este género son termoconformistas (Lemos-Espinal et al., 1996; Woolrich-Piña et al., 2012; García-Rico et al., 2015). Debido a que los valores de eficiencia termorreguladora arrojaron valores de cero o muy cercanos a cero. Además, al parecer los valores de T_s y T_b se encuentran correlacionados con las temperaturas del sustrato y del aire. Considerando que, diferentes autores han concluido que las lagartijas *Xenosaurus* son termoconformistas y sus temperaturas están fuertemente correlacionadas con las temperaturas del aire y del sustrato. Se han realizado diferentes propuestas para tratar de explicar este patrón, por ejemplo, García-Rico et al. (2015) mencionan que la incapacidad de las lagartijas para termoregular eficientemente se debe a que la cobertura vegetal donde habitan no permite la incidencia de luz, la cual propicia bajas temperaturas en los microhábitats donde se encuentran las lagartijas. Sin embargo, nosotros diferimos con esta conclusión debido a que estas lagartijas de este estudio prefieren las temperaturas bajas que el interior del bosque proporciona. Algo que ya se había reportado para lagartijas de tierras bajas (Huey et al., 2009). Esto probablemente se deba a que las temperaturas críticas máximas obtenidas para las tres especies no supera los (33°C) aun para la especie más tropical. Esto nos lleva a reforzar la idea de que las lagartijas *Xenosaurus* necesitan de cobertura vegetal para poder realizar sus funciones ecológicas y metabólicas.

Los límites fisiológicos en las tolerancias térmicas de las lagartijas a menudo son excedidos por las temperaturas del aire donde habitan, esto implica que las especies tengan un alto grado de precisión térmica (Sunday et al., 2014). Sin embargo, las especies aquí analizadas presentaron bajos valores en su precisión térmica. Particularmente, *Xenosaurus newmanorum* fue la especie que presentó la menor precisión térmica. Esto le confiere

probablemente una mayor vulnerabilidad al aumento de temperatura en su hábitat. Debido a que el lugar donde habita es cálido durante todo el año, por ejemplo, nuestros análisis indican que *X. newmanorum* son activos solo a bajas temperaturas corporales y no toleran las temperaturas cálidas. Debido a que el sitio donde habita es selva tropical mediana en verano se pueden llegar a alcanzar temperaturas de hasta 37°C (Figura 1), temperatura que supera por mucho a las temperaturas preferidas por la especie. Esto indica que las lagartijas probablemente ya se encuentren experimentando temperaturas corporales estresantes durante los veranos. De ahí que, la presencia de cobertura arbórea para las especies de *Xenosaurus* resulte de vital importancia (Lara-Tufiño *et al.*, 2013). Este patrón es consistente con lo reportado por Huey *et al.* (2009) y Sinervo *et al.* (2010) quienes mencionan que las especies tropicales son más vulnerables al calentamiento global, debido a que estas se encuentran más cercanas a sus temperaturas críticas máximas.

Por otra parte, debido a que la ecología térmica es muy dinámica y variable en niveles intraespecífico e interespecífico las comparaciones y resultados en algunos casos pueden ser contradictorios. Por ejemplo, la precisión térmica y la calidad térmica pueden variar con la altitud (Buckley and Huey, 2016). Y en otros casos puede no diferir, por ejemplo, entre poblaciones separadas de lagartijas *Sceloporus undulatus* (Crowley, 1985). Por lo tanto, la prueba de similitud del nicho climático toma importante relevancia, debido a que esta prueba permite saber si existen similitudes o diferencias significativas del nicho térmico donde las especies ocurren y si estas mantiene similitud en su nicho térmico a pesar de habitar en ecosistemas diferentes (Berriozabal-Islas *et al.*, En prensa). Por ejemplo, nuestros resultados muestran que no existe conservadurismo del nicho térmico entre las especies de *Xenosaurus* aquí evaluadas. Esto coincide con lo reportado por Berriozabal-Islas *et al.* (En prensa), quienes mencionan que existe poco conservadurismo del nicho climático en 10 especies de *Xenosaurus*. Esto probablemente se deba a las especies han evolucionado bajo condiciones específicas microambientales, además de que existe una variación ambiental que es propiciada por los tipos de vegetación donde estas se encuentran estas lagartijas. De acuerdo con esto existe importante evidencia de que las lagartijas *Xenosaurus* pueden de cierta manera enfrentar las condiciones del aumento de la temperatura. Sin embargo, dependerá de diversos factores ecológicos y fisiológicos como el

comportamiento, la tasa de dispersión, la tasa de adaptación térmica, estructura de las poblaciones, las especies invasoras, competidores y la presencia del alimento.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Xplora reptilia por el apoyo económico para la realización de los gradientes térmicos. También, a las personas que nos permitieron visitar las áreas donde se encuentran las especies de estudio.

Literatura citada

Adolph, S. C. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus lizards*. *Ecology*, 71: 315-327.

Andrews, R. M. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus lizards*. *Journal of Thermal Biology*. 263: 329-334.

Ballinger, R. E., Smith, G. R., and Lemos-Espinal, J. A. 2000. *Xenosaurus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*. 712: 1-3.

Barrows, C. W. 2011. Sensitivity to climate change for two reptiles at the Mojave-Sonoran Desert interface. *Journal of Arid Environments*. 75: 629-635.

Berriozabal-Islas, C., Mota-Rodrigues, J. F., Ramírez-Bautista, A., Becerra-López, J y Nieto-Montes de Oca, A. En revisión. Effects of climate change in lizards of genus *Xenosaurus* based on projected changes in climatic suitability and climatic niche conservatism. *Diversity and Distributions*.

Bhullar, B. A. S. 2011. The power and utility of morphological characters in systematics: A fully resolved phylogeny of *Xenosaurus* and its fossil relatives (Squamata: Anguimorpha). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 160: 65-181.

- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation and ecritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 20: 415-426.
- Bonetti, M. F., and Wiens, J. J. 2014. Evolution of climatic niche specialization: a phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences*. 281: 281:20133229. doi.org/10.1098/rspb.2013.3229.
- Broennimann, O., M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, and N. G. Yoccoz. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 481-497.
- Buckley, L. B., and R. B. Huey. 2016. Temperature extremes: geographic patterns, recent changes, and implications for organismal vulnerabilities. *Global Change Biology*. 22: 3829-3842.
- Díaz, J. A., P. Iraeta, C. Monasterio. 2006. Seasonality provokes a shift of thermal preferences in a temperate lizard, but altitude does not. *Journal of Thermal Biology*. 31: 237-242.
- 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. *Herpetological Journal*. 23: 93-104.
- García-Rico J., Vega-Pérez, A., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A, and Woolrich-Piña, G. A. 2015. Thermal ecology, sexual dimorphism, and diet of *Xenosaurus tzacualtipantecus* from Hidalgo, Mexico. *Western North American Naturalist*. 75: 209-217.
- Grigg, J. W. y Buckley, L. B. 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9: 20121056.
- Gunderson, A. R., and M. Leal. 2012. Geographic variation in vulnerability to climate warming in a tropical Caribbean lizard. *Functional Ecology*. 26:783–793.

- Hertz, P. E. 1974. Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepis*. *Journal of Herpetology*. 8: 323–327.
- Hertz, P. E. 1981. Adaptation to altitude in two west indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *Journal of Zoology*. 195: 25–37.
- Hertz, P. E., and Huey, R. B. 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology*. 62: 515–521.
- Hertz, P. E., Raymond, B. H., Stevenson, R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*. 142: 796-818.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.
- Holt, R. D., and Gomulkiewicz, R. 2004. Conservation implications of niche conservatism and evolution in heterogeneous environments. In: *Evolution Conservation Biology* (Eds.). Ferrière, R., Dieckmann, U., & Couvet, D. pp. 244-264. Cambridge University Press. International Institute for Applied Systems Analysis.
- Huey, R. B. M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess, and S. E. Williams. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 367: 1665-1679.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. In *Biology of the reptilia*, C. Gans y F. H. Pough (eds.). Academic Press, New York p. 25-91.
- Huey, R. B., and Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*. 19: 357-366.
- Jenssen, T. A., Congdon, J. D., Fischer, R. U., Estes, R., Kling, D., Edmands, S, y Berna, H. 1996. Behavioural, thermal, and metabolic characteristics of a wintering lizard (*Anolis carolinensis*) from South Carolina. *Functional Ecology*. 10: 201–209.

- Kerr, G. D., Bull, C. M. 2004. Microhabitat use by the scincid lizard *Tiliqua rugosa*: exploiting natural temperature gradients beneath plant canopies. *Journal of Herpetology*. 38 (4), 536–545.
- King, W, and Thompson, F. G. 1968. A review of the American lizards of the genus *Xenosaurus* Peters. Bulletin of the Florida State Museum. 12: 93-123.
- Lara-Reséndiz, R. A., Díaz de la Vega-Pérez, A. H., Jiménez-Arcos, V. H., Gadsden, H, and Méndez-De la Cruz, F. R. 2014. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) in Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 875-884.
- Lara- Reséndiz, R. A., Gadsden, H., Rosen, P. C., Sinervo, B, and Méndez-De la Cruz, F. R. 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology*. 48: 1-10.
- Lara-Tufiño D., Ramírez-Bautista, A., Hernández-Austria, R., Wilson, L. D, and Berriozabal-Islas, C. 2013. *Xenosaurus newmanorum* Taylor, 1949 (Squamata: Xenosauridae): Occurrence in the state of Hidalgo, Mexico. *Check List*. 9: 1101-1103.
- Lemos-Espinal, J. A., G. R. Smith, and R. E. Ballinger. 1996. Natural history of the Mexican knob-scaled lizard, *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetological Natural History* 4: 151-154.
- Ligon, D. B., and Peterson, C. C. 2002. Physiological and behavioral variation in estivation among mud turtles (*Kinosternon* spp.). *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 283-293.
- Loarie, S. R., Duffy, P. B., Hamilton, H., Asner, G. P., Field, C. B., and Ackerly, D. D. The velocity of climate change. *Nature*. 462: 1052-1057.

- McCallum, M. L. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology*. 41: 483-491.
- McConnachie, S., Graham, J. A., Whiting, M. J. 2009. Selected body temperature and Thermoregulatory behavior in the sit-and-wait foraging lizard *Pseudocordylus melanotus*. *Herpetological Monographs* .23 (1), 108–122.
- Medina, M., Fernández, J. B., Charruau, P., Méndez de la Cruz, F, and Ibargüengoytía, N. 2016. Vulnerability to climate change of *Anolis allisoni* in the mangrove habitats of Banco Chinchorro Islands, Mexico. *Journal of Thermal Biology*. 58: 8-14.
- Menezes, V. A., and Rocha, C. F. D. 2011. Thermal ecology of five *Cnemidophorus* species (Squamata: Teiidae) in east coast of Brazil. *Journal of Thermal Biology*, 10: 10-16.
- Nieto-Montes de Oca, A., Campbell, J. A., Flores-Villela, O. 2001. A new species of *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) from the Sierra Madre del Sur of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica*. 57: 32-47.
- Nieto-Montes de Oca, A., Barley, A. J., Meza-Lázaro, R. N., García-Vázquez, U. O., Zamora-Abrego, J. G., Thomson, R. C, and Leaché, A. D. 2017. Phylogenomics and species delimitation in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 106: 241-253.
- Ortega, Z., A. Mencía, and V. Pérez-Mellado. 2016. Adaptive seasonal shifts in the thermal preferences of the lizard *Iberolacerta galani* (Squamata, Lacertidae). *Journal of Thermal Biology*. 62: 1-6.
- Patterson, J. W., P. M. C. Davies. 1978. Preferred body temperature: seasonal and sexual differences in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Thermal Biology*. 3: 39-41.
- Pianka, E. R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*. 51: 703–720.

- Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., Cruz-Elizalde, R., Berriozabal-Islas, C., Lara-Tufiño, D., Goyenechea Mayer-Goyenechea, I., and Castillo-Cerón, J. 2014. Los anfibios y reptiles de Hidalgo, México: diversidad, biogeografía y conservación. Pachuca: Sociedad Herpetológica Mexicana, A.C.
- Reed, R. N., and Shine R. 2002. Lying in wait for extinction? Ecological correlates of conservation status among Australian elapid snakes. *Conservation Biology*, 16: 451-461.
- Rocha, C. F. D., and Vrcibradic, D. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology*. 21: 110-113.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Mexico City, México: CONABIO.
- Schall, J. J. 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*. 33: 261-272.
- Sinervo B1, 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., Victoriano Sepulveda, P., Rocha, C. F., Iburgüengoytía, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J, y Sites, J. W. Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328: 1354.
- Smith, S. J., Edmonds, J., Hartin, C. A., Mundra, A, and Calvin, K. 2015. Near-term acceleration in the rate of temperature change. *Nature climate change*. 5: 333-336.
- Stevens, T. P. 1982. Body temperatures of montane *Cnemidophorus inornatus* (Reptilia: Teiidae). *Southwestern Naturalist*. 27: 232–234.
- Taylor, E. H. 1949. A preliminary account of the herpetology of the state of San Luis Potosi, Mexico. *University of Kansas Science Bulletin*. 33: 169-215.

- Ultsch, G. R. 2006. The ecology of overwintering among turtles: where turtles overwinter and its consequences. *Biological Reviews*, 81: 339-367.
- Vidal, M. A., Novoa-Muñoz, F., Werner, E., Torres, C, and Nova, R. 2017. Modeling warming predicts a physiological threshold for the extinction of the living fossil frog *Calyptocephalella gayi*. *Journal of Thermal Biology*. 69: 110-117.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., and Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*.13: 1310-1324.
- Williams, S. E. and Hero, J. M. 1998. Rainforest frogs of the Australian wet tropics: guild classification and the ecological similarity of declining species. *Proceedings of the Royal Society of London*. 265: 597-602.
- Winne, C. T., and Keck, M. B. 2004. Daily activity patterns of Whiptail Lizards (Squamata: Teiidae: *Aspidoscelis*): a proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Functional Ecology*. 18: 314-321.
- Woolrich-Piña, G. A., J. A. Lemos-Espinal, L. Oliver-López, and G. R. Smith. 2012. Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 57: 157-161.
- Zamora-Camacho, F. J., M. V. Rubiño-Hispán, S. Reguera, and G. Moreno-Rueda. 2015. Thermal dependence of sprint performance in the lizard *Psammmodromus algirus* along a 2200-meter elevational gradient: Cold-habitat lizards do not perform better at low temperatures. *Journal of Thermal Biology*. 52: 90-96.
- Zúñiga-Vega, J. J, Fuentes-G, J. A., Gastón Zamora-Abrego, J, García-Vázquez, U. O., Nieto-Montes de Oca, A, y Martins, E- P. 2017. Evolutionary patterns in life-history traits of lizards of the genus *Xenosaurus*. *Herpetological Journa*. 27: 346-360.

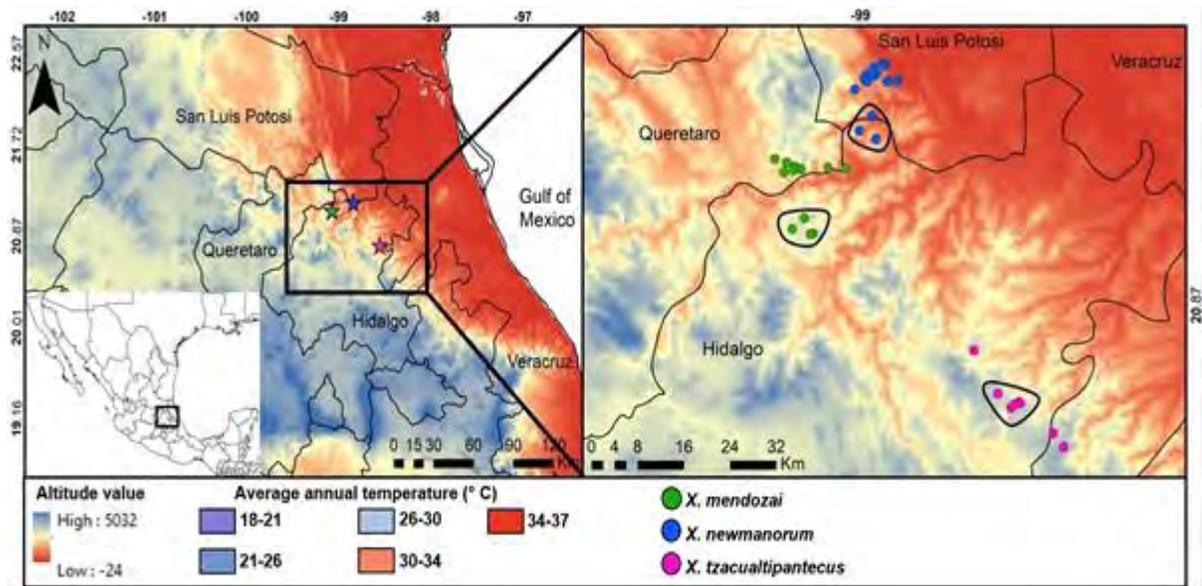


Figura 1. Mapa donde se muestra el gradiente de altitud y temperatura promedio anual. Las estrellas muestran la distribución de las especies, mientras que los puntos bordeados por un círculo negro representan a las poblaciones que se analizaron en el presente trabajo.

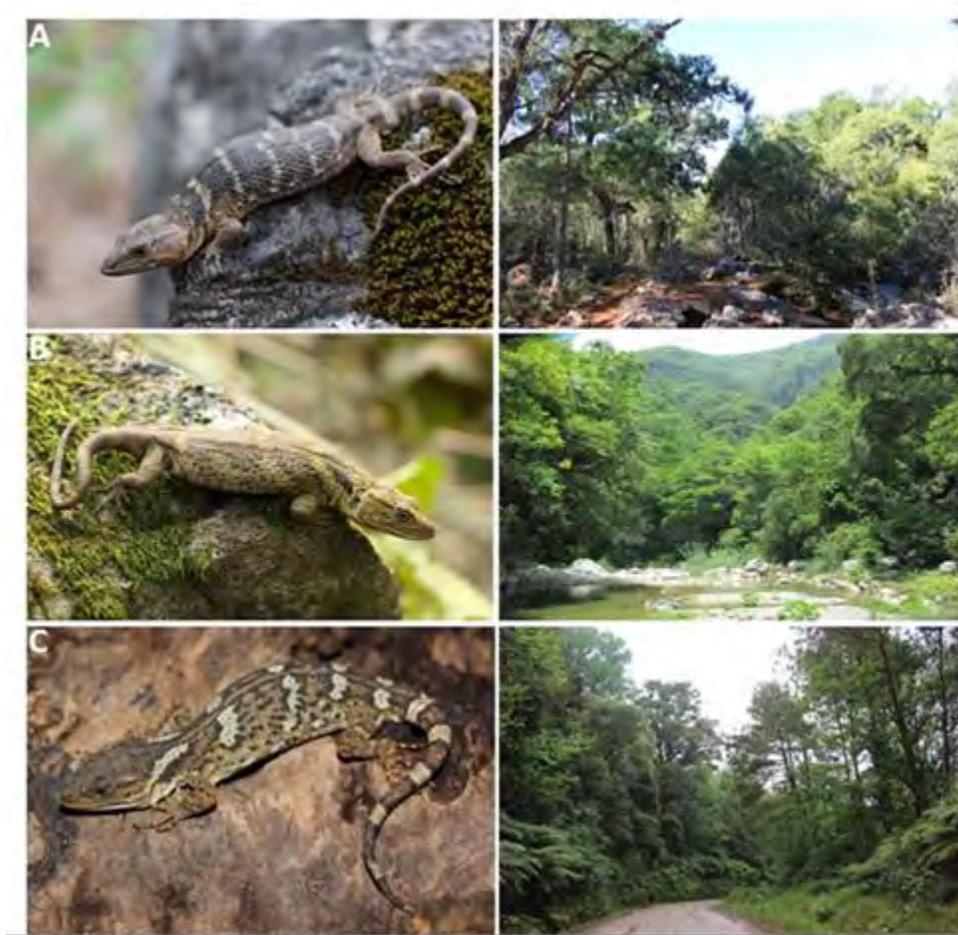


Figura 2. Especies de *Xenosaurus* analizadas. A) *Xenosaurus mendozai*, Jacala de Ledezma, Hidalgo, B) *X. newmanorum*, Pisa Flores, Hidalgo y C) *X. tazualtipantecus*, Zacualtipán, Hidalgo. Fotos de CBI.

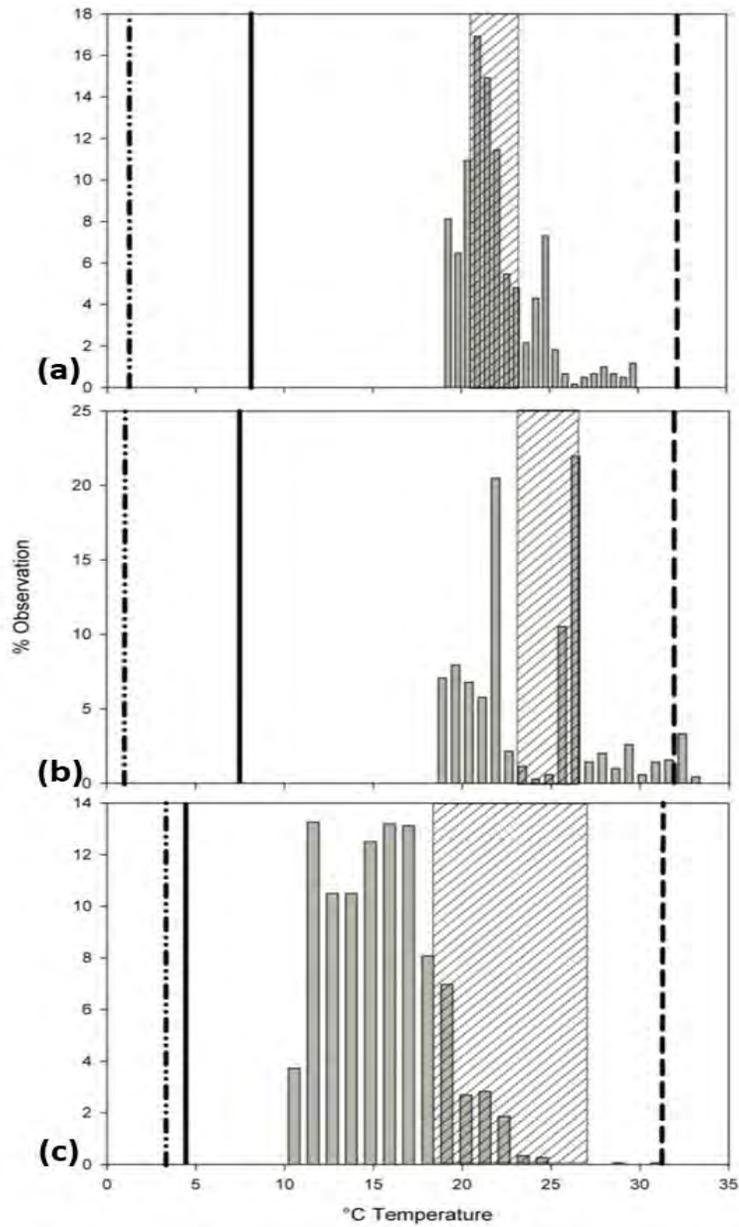


Figura 3. Distribución de las temperaturas operativas (T_o) para los tres ecosistemas. La columna con líneas diagonales representa las temperaturas seleccionadas (T_{sel}) dentro de los intercuartiles, mientras que la línea negra sólida representa el promedio de la temperatura crítica mínima (T_{min}) y la línea discontinua representa el promedio de la temperatura crítica máxima (T_{max}). Finalmente, las líneas con puntos representan índice de precisión térmica (d_b). *Xenosaurus mendozai* (a), *X. newmanorum* (b) y *X. tzacualtipantecus* (c).

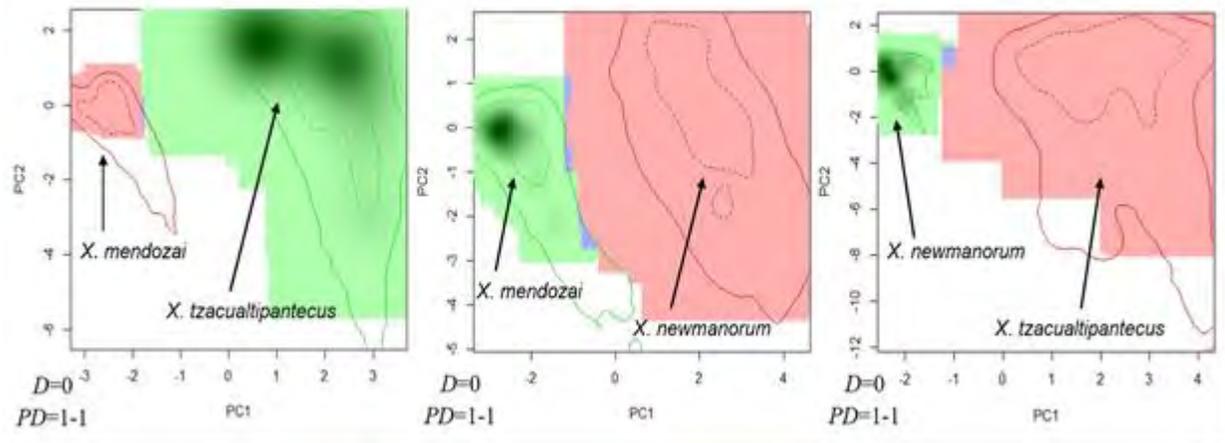


Figura 4. Índices de similitud (solapamiento) del nicho climático de las especies (D) y su significancia (PD). Espacio ambiental de las tres especies de acuerdo con el análisis de componentes principales (PCA-ambiental). Los paneles representan el nicho climático de pares de especies a lo largo de los dos primeros ejes del PCA. Las líneas continuas solidas ilustran la gama al 100% del espacio climático. Y las líneas discontinuas representan el entorno (fondo). Las partes sombreadas muestran la densidad de ocurrencia de las especies por celda de la gradilla 100 x 100. Los pixeles azules muestran estabilidad del nicho (conservadurismo en las condiciones climáticas ocupadas entre ambas especies), los pixeles rojos y verdes muestran partes del nicho climático que no están superpuestas.

Cuadro 1. Temperaturas medias del cuerpo (T_b), temperatura del sustrato (T_s), temperatura ambiental (T_a), temperatura operativa (T_o), temperaturas seleccionadas en el laboratorio del gradiente (T_{sel}), precisión térmica (d_b), calidad térmica (d_e), eficiencia termorreguladora (E), temperatura crítica máxima (T_{max}) y temperatura crítica mínima (T_{min}).

| Especie | T_b | T_s | T_a | T_o | T_{sel} | d_b | d_e | E | T_{max} | T_{min} |
|-----------------------------|-------|-------|-------|-------|-----------|-------------|-------------|------------|-----------|-----------|
| <i>X. mendozai</i> | 23.39 | 21.78 | 21.5 | 22.02 | 22.18 | 1.23 | 0.51 | 0 | 32.95 | 8.04 |
| <i>X. newmanorum</i> | 23.00 | 22.42 | 22.40 | 23.83 | 24.65 | 0.93 | 1.67 | 0.4 | 31.9 | 7.51 |
| <i>X. tzacualtipantecus</i> | 18.26 | 23.45 | 23.67 | 15.44 | 24.06 | 3.36 | 6.19 | 0.4 | 32.26 | 8.81 |

Capítulo IV

Ecología térmica de cuatro especies de tortugas *Kinosternon* (Testudines: Kinosternidae) y su vulnerabilidad ante las modificaciones de temperatura en su hábitat

Introducción

A pesar de la creciente preocupación por el impacto del cambio climático global, hay poca evidencia de los efectos directos que este fenómeno causa sobre las interacciones bióticas, ecología térmica y la distribución de las especies animales (Pearson y Dawson, 2003). En este sentido, si la distribución geográfica de una especie es la expresión compleja de su ecología y de su historia evolutiva (Brown *et al.*, 1996), entonces se esperaría que en la actualidad ésta esté siendo restringida y modificada por los factores antrópicos, como es el uso de suelo, contaminación y el cambio climático, que son considerados como los factores más importantes que afectan la biodiversidad hoy en día (Sinervo *et al.*, 2010).

Por ejemplo, se ha documentado que el aumento de la temperatura global ha provocado la extinción de poblaciones de diferentes especies de lagartijas (Sinervo *et al.*, 2010), estas extinciones se deben porque cuando las temperaturas operativas (T_o) que ofrece el ambiente son más elevadas que las temperaturas preferidas por las especies, el comportamiento, el forrajeo, las horas de actividad y la reproducción de las mismas se ven directamente afectados por las altas temperaturas (Jones, 1981; Sinervo *et al.*, 2010). Además, se ha demostrado que las especies que habitan en regiones tropicales son más vulnerables al aumento de las temperaturas, debido a que estas viven cerca de sus temperaturas críticas máximas (Huey *et al.*, 2012). Sin embargo, el desplazamiento de las especies hacia lugares más favorables (donde existen los requerimientos óptimos) es muy limitado o nulo, ya que la mayoría de las especies de reptiles están restringidas a ciertos hábitats que brindan condiciones particulares para su supervivencia (Molina-Martínez y León-Cortés, 2006).

Particularmente, los *Testudines*, a nivel mundial, en la actualidad enfrentan disminuciones dramáticas en sus poblaciones, provocadas por los factores antes mencionados (Rhodin *et al.*, 2011). Por ejemplo, las tortugas de la familia *Kinosternidae* enfrentan grandes

amenazas debido a la contaminación, desecación de los cuerpos de agua y el tráfico de especies (Reyes-Velasco et al., 2013; Sirois *et al.*, 2014). Por lo tanto, los estudios enfocados en la ecología térmica son indispensables pues de esta manera se pueden predecir posibles extinciones a nivel local de este grupo de tortugas, en base a los efectos que el aumento de la temperatura puede ejercer sobre su hábitat.

Por ejemplo, Buttler et al. (2017), mencionan que el nicho climático de cinco especies de tortugas *Kinosternon* de Norteamérica se modificara durante las siguientes décadas. Así también, Berriozabal-Islas et al. (En revisión) mencionan que el nicho climático de las especies de *Kinosternon* que se encuentran en América disminuirá considerablemente para el año 2070 y estas se encuentran en severo riesgo, debido a que estas presentan conservadurismo del nicho climático de su hábitat.

En este sentido, el conocer los límites térmicos de las especies toma relevancias debido, a que si las condiciones climáticas se modifican, no se sabe con certeza si las tortugas serán capaces de soportar las nuevas condiciones climáticas. De esta manera, el estudio de la ecología térmica es una herramienta indispensable que podría ayudar a predecir las posibles respuestas de las tortugas, como sus fluctuaciones geográficas o extinciones futuras, en base a sus requerimientos térmicos. Sin embargo, las tortugas también presentan una gran diversidad de rasgos que les permiten hacer frente a las condiciones ambientales adversas, por ejemplo, largos periodos de estivación y adaptaciones fisiológicas (Clobert *et al.*, 1994; Vitt y Caldwell, 2009), les han permitido soportar periodos de estrés hídrico y térmico. Sin embargo, los estudios que abordan el efecto del cambio climático con este grupo de vertebrados son pocos y existe una gran incertidumbre respecto a la magnitud esperada de las extinciones causadas por el cambio climático. Por lo tanto, en este trabajo esperamos que las tortugas de este género resulten altamente vulnerables al aumento de las temperaturas en sus hábitats, debido a que la mayoría de estas habitan en lugares tropicales, lo cual propicia que estas se encuentren bajo condiciones de estrés térmico. Por lo tanto, este trabajo tiene los objetivos de describir la ecología térmica de cuatro especies de Kinosternidos con distribución restringida que se encuentran en diferentes ecosistemas. Así, como evaluar sus límites térmicos, con el fin de predecir posibles extinciones en su área de distribución.

Métodos

Área de estudio

Las especies de estudio presentan distribución restringida, por ejemplo, la especie *Kinosternon chimalhuaca* se encuentra al sur oeste de México, entre en los estados de Jalisco y Colima. *K. herrerae* se distribuye en el Golfo de México en los estados de Veracruz, Tamaulipas, Puebla e Hidalgo, *K. magdalense* se encuentra en la presa San Juanico en el estado de Michoacán y *K. oaxacae* se distribuye en las costas del estado de Oaxaca (Legler and Vogt, 2013; Figura 1).

Historia natural de las especies

Sobre la especie *K. chimalhuaca* se sabe muy poco y aún menos sobre su ecología, se trata de una especie endémica que se distribuye a lo largo de 150 km de la costa del Pacífico con poblaciones restringidas a cuerpos de agua dulce. Dentro de su rango de distribución, habita pequeños riachuelos y estanques que se encuentran en las selvas secas de los estados Jalisco y Colima (Legler y Vogt, 2014; Figura 2A).

Kinosternon herrerae se encuentra más ampliamente distribuida en la vertiente del Golfo de México desde Tamaulipas hasta el sur de Veracruz (Legler y Vogt, 2014). Es una especie de afinidad tropical pero también se encuentra en los cuerpos de agua de la Sierra Madre Oriental. Donde los tipos de vegetación esta dominados por selva perennifolia y bosque mesófilo de montaña (Ramírez-Bautista *et al.*, 2014). *K. herrerae* se encuentra asociada a cuerpos de agua como riachuelos, aunque ocasionalmente, se puede encontrar en potreros y áreas periurbanas durante la temporada reproductiva (Figura 2B).

Kinosternon magdalense solo se encuentra distribuida en la presa San Juanico que pertenece al estado de Michoacán. Es la especie más restringida, sin embargo, su hábitat está siendo destruido y contaminado por la implementación de diferentes tipos de cultivos que se encuentran a los alrededores de la presa. La región se caracteriza por ser subtropical dominada por selva baja caducifolia y selva espinosa (Figura 2C).

Finalmente, la tortuga *K. oaxacae* se encuentra distribuida en las costas del estado de Oaxaca (Figura 2D). Es una especie que se le suele ver solo en el verano y durante las lluvias particularmente. El tipo de vegetación donde se distribuye la especie es salva baja caducifolia, sin embargo, esta región es altamente alterada por diferentes factores como el turismo y la ganadería extensiva.

Trabajo de campo

El trabajo de campo fue realizado durante los años 2016 y 2017 durante los meses de mayo a julio. En donde solo se capturaron tortugas adultas. En cada uno de los sitios se utilizaron dos tipos de técnicas de captura 1) búsqueda activa en la orilla de los cuerpos de agua y fueron colectadas directamente con las manos donde estas se encontraban y 2) por medio de la colocación de trampas tipo NASA con red de desvío durante las horas de actividad de estas en los estanques permanentes. Una vez capturadas inmediatamente se tomaron las temperaturas cloacales (T_b), la temperatura del agua o sustrato, donde se realizó la observación en el momento, así como la temperatura del aire a cinco cm de lugar donde se encontraron las tortugas (Shen *et al.*, 2013). Las temperaturas se registraron con un termómetro cloacal de lectura rápida (Miller & Weber). Las horas de actividad de la especie se estandarizaron de 11:00 am a 21:00 horas pm. insertando el termómetro en la cloaca, durante los primeros 30 segundos después de la captura (Lara-Reséndiz *et al.*, 2014).

Posteriormente, las tortugas fueron transferidas al laboratorio, con el fin de realizar los estudios de fisiología térmica. Simultáneamente, se registró la temperatura operativa (T_o) por medio del uso de modelos nulos de cobre los cuales fueron calibrados de acuerdo con la longitud hocico cloaca de cada una de las especies por medio de correlaciones significativas entre la T_b y el modelo de cobre para su calibración ($r= 0.93$; $n=60$; $p< 0.0001$). Donde se asume que los modelos equilibran la misma temperatura de cada una de las especies dentro de cada tipo de ecosistema (Hertz, 1992). En cada modelo sellado se introdujo un *ibitton* para registrar las temperaturas operativas T_o de cada tipo de vegetación, posteriormente cada modelo se colocó en cada uno de los microhábitats de cada una de las tortugas, por ejemplo, agujeros, hojarasca y orilla de los cuerpos de agua bajo sombra donde se visualizaron a las tortugas.

Trabajo de laboratorio

Para analizar nuestros datos nos basamos en el protocolo de Hertz (1993) y se adaptaron a las metodologías de Shen et al. (2013) para tortugas dulceacuícolas. Las tortugas capturadas fueron colocadas en un gradiente térmico durante las horas de actividad de cada una de estas, permitiendo antes de las mediciones una hora de aclimatación para posteriormente tomar el primer registro de temperatura seleccionada T_{sel} (Fernández and Ibarguengoytía, 2012; Shen et al., 2013). El gradiente térmico fue diseñado de acuerdo con los requerimientos ecológicos de las tortugas *Kinosternon*, por ejemplo, se les proporcionó arena como sustrato el espesor de este fue de 20 mm y 50 mm de nivel de agua (Shen et al., 2013). El gradiente térmico consiste en ocho tubos de PVC independientes con un largo de 1.50 m y cinco pulgadas de ancho sellados en los extremos. El gradiente se mantuvo dentro de una habitación aislada y fresca, debido a que estas tortugas tienen preferencia por las temperaturas bajas, en el extremo frío colocamos bolsas con hielo en la parte exterior del carril con el fin de mantener temperaturas de 10°C. En el otro extremo del gradiente se colocó un termostato de 200 watts sepultado en el sustrato con el fin de evitar quemaduras en las tortugas, de esta manera obtuvimos un gradiente térmico lineal de 47 a 10°C en todos los carriles (Shen et al., 2013). Cada una de las temperaturas seleccionadas se obtuvieron con el termómetro cloacal de lectura rápida cada hora durante el periodo de actividad de las tortugas. El intervalo de temperaturas seleccionadas fue calculado para cada especie con los intercuartiles 25 y 75% T_{sel} inferior y superior utilizando todas las temperaturas registradas en el gradiente.

Análisis de datos

Los índices de termorregulación se obtuvieron por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), mediante el empleo de tres índices: Calidad térmica del hábitat (d_e), precisión térmica (d_b) y eficiencia (E) en la termorregulación. Los índices fueron calculados con tres variables térmicas (1) la distribución de las temperaturas corporales de las tortugas en campo T_b durante los periodos de actividad (2) la T_{sel} obtenida por medio de los gradientes térmicos y la distribución de las temperaturas operativas T_o de los ambientes ocupados por las tortugas. Así, cuando la T_b o T_o estuvo dentro del intervalo de las T_{sel} se consideró d_b y d_e igual a 0. Valores altos de d_b y d_e indican precisión y calidad térmica baja, un valor igual

o cercano a 0 significa que los organismos son altamente precisos y representa ambientes térmicamente óptimos. Finalmente, el índice E se calculó con la ecuación:

$$E = 1 - \left(\frac{d_b}{d_e} \right)$$

Un valor de E cercano a uno referirá a un organismo con termorregulación activa, mientras que igual o cercano a cero indica termorregulación pasiva (Hertz *et al.*, 1993). Se calculó el índice de E para las poblaciones de cada especie suponiendo que la T_b no varía de un día a otro, ni entre estaciones o sexos. El procedimiento y análisis de datos se realizó en el paquete office Excel. Finalmente, para determinar las temperaturas críticas mínimas y máximas para cada especie solo se sometieron los individuos machos. Para obtener las temperaturas críticas mínimas cada individuo se metió a una bolsa de plástico, la cual fue cubierta con hielo y se registró la temperatura hasta que el individuo mostrara letargo en sus movimientos. Y para registrar las temperaturas críticas máximas cada individuo se introdujo a un bote de plástico con agua 80 mm y se expuso a la temperatura del termostato, cuanto las tortugas comenzaron a tener un comportamiento evasivo registramos inmediatamente la temperatura cloacal del organismo. También, se realizaron regresiones lineales entre la temperatura corporal T_b y la temperatura del sustrato, agua y aire para saber si existe relación entre éstas (Shen *et al.*, 2013). Esto con el fin de conocer si trata de especies heliotérmicas, poiquilotérmicas o hidrotérmicas. El trabajo de campo fue realizado por medio del permiso de colecta científica otorgado por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales SEMARNAT (SGPA/DGVS/06183/17).

Resultados

Los resultados mostraron que las especies presentan baja eficiencia termorreguladora, así, como los valores de precisión térmica para las cuatro especies. Finalmente, se muestra el promedio de las temperaturas medias del cuerpo (T_b), temperatura del sustrato (T_s), temperatura ambiental (T_a), temperatura operativa (T_o), temperaturas seleccionadas en el laboratorio del gradiente (T_{sel}), precisión térmica (d_b), calidad térmica (d_e), eficiencia termorreguladora (E), temperatura crítica máxima (T_{max}) y temperatura crítica mínima (T_{min}) (Cuadro 1).

Discusión

Nuestros resultados permitieron conocer un panorama más amplio sobre la ecología térmica de las tortugas *Kinosternon*, ya que hasta el momento no existe ningún estudio que haya evaluado a fondo la fisiología térmica de estas. Por otra parte, se descubrió que las tortugas del género *Kinosternon* tiene una preferencia por temperaturas bajas (17–22°C), que, en conjunto, se encuentran dentro de los rangos de temperaturas preferidas de las especies *Macrolemys temminckii* (12.21–27.76°C; Fitzgerald and Nelson, 2011) y *Platysternon megacephalum* (19.3–22.2°C; Shen *et al.*, 2013).

En este sentido, las tortugas del género *Kinosternon* habitan una gran variedad de ecosistemas y cuerpos de agua a lo largo de su distribución los cuales pueden ser arroyos, lagos, presas, ríos y canales que presentan diversos abanicos y gradientes térmicos (Legler and Vogt, 2013). Sin embargo, nuestros resultados demuestran que las tortugas *Kinosternon* tienen preferencias por temperaturas de bajas a moderadas. Por ejemplo, *K. chimalhuaca*, *K. herrerae* y *K. oaxacae* son especies meramente tropicales, sin embargo, estas tienen preferencias por temperaturas moderadas 20 a 22°C. Por otra parte *K. magdalense* obtuvo los valores de temperaturas preferidas más bajos y esto probablemente se debe a las condiciones donde la especie se ha adaptado. Por ejemplo, la presa San Juanico es un cuerpo de agua que se encuentra inmerso en la Faja Volcánica Transversa, esto le confiere a la región temperaturas templadas a lo largo del año. Este mismo patrón lo documentaron Shen *et al.* (2013) en la especie *Platysternon megacephalum* la cual es una especie que habita en los riachuelos de las montañas del sureste de China. Los autores mencionan que la especie tiene preferencia por temperaturas bajas y la temperatura corporal de *P. megacephalum* está fuertemente correlacionada con la temperatura del agua y del sustrato.

Así mismo, las temperaturas corporales en campo, de la especie *K. magdalense* se ajustan en gran medida a las temperaturas del agua en donde vive. De acuerdo con Shen *et al.* (2013), esto se debe probablemente a la ausencia de altas temperaturas ambientales a lo largo del año y a los altos costos que conlleva la termorregulación en sitios con abundante materia vegetal. Por ejemplo, *K. magdalense* habita en cuerpos de agua con materia vegetal

dispersa en el agua y turbia, por lo tanto, es limitada la termorregulación bajo estas condiciones (Figura 2C).

Por otra parte, se descubrió que las tortugas *Kinosternon* tienen baja precisión térmica, particularmente, las especies *K. chimalhuaca* y *K. oaxacae* las cuales habitan en ecosistemas más cálidos, esto probablemente se debe que el ambiente donde habitan estas especies no brinda calidad térmica ya que en estos tipos de ambientes obtuvieron los menores valores de calidad térmica (Ver cuadro 1), lo cual pudiera estar promoviendo que las especies tengan que aprovechar las condiciones de temperatura más favorables durante las tardes y noches que son más frescas. En este sentido, Fitzgerald and Nelson (2011), mencionan que los ectotermos acuáticos experimentan tasas de transferencia de calor por lo menos dos órdenes de magnitud mayores que en el aire. Este fenómeno físico pudiera limitar en gran medida las capacidades de termoregular con precisión en las tortugas *Kinosternon*. A pesar de que, los hábitats de las tortugas *Kinosternon* por lo regular tiene una gran variedad de sitios que pueden utilizar para termoregular como asoleaderos, a estas raramente se les suele ver en estos sitios. Sin embargo, en el agua estas pueden ejercer control sobre su temperatura corporal, a través de comportamientos tales como la elección de microhábitats y las horas de actividad (Fitzgerald and Nelson, 2011; Shen *et al.*, 2013).

Además, este comportamiento generalizado de las tortugas *Kinosternon* pudiera estar asociado a su tamaño, ya que son consideradas tortugas de tamaño pequeño (promedio de 90-170 mm). Por ejemplo, Fitzgerald and Nelson (2011), mencionan las tortugas de gran tamaño eligen microhábitats más cálidos debido a que estas tienen una menor transferencia de calor que las tortugas pequeñas en un medio acuático. En nuestro caso esto también puede estar promoviendo la elección de bajas temperaturas para las cuatro especies. Estos resultados sugieren que si bien, la fisiología y el tamaño de las tortugas pueden afectar la temperatura del cuerpo, la elección de los microhábitats pueden ser el único mecanismo por el cual las tortugas controlan su temperatura corporal.

Los valores de eficiencia termorreguladora (E) arrojaron valores de cero o muy cercanos a cero. Además, al parecer los valores de T_{agu} y T_s se encuentran muy cercanos a las temperaturas corporales. Esto resultados demuestran que las tortugas *Kinosternon* son termoconformistas. Este mismo patrón se encontró en la especie *P. megacephalum* que

tiene ecología similar a las tortugas *Kinosternon*. De acuerdo con estos resultados se ha inferido que el termoconformismo en tortugas acuáticas, se debe a la incapacidad las tortugas para termoregular eficientemente en un medio acuático con abundante materia vegetal dispersa en el agua y a su turbidez que no permiten la incidencia de luz y calor al cuerpo de agua, la cual propicia bajas temperaturas en los microhábitats donde se encuentran las tortugas (Shen *et al.*, 2013). Sin embargo, nosotros diferimos con esta conclusión debido a que las tortugas de este estudio prefieren las temperaturas bajas que sus hábitats les proporcionan. Esto nos lleva a reforzar la idea de que las tortugas termoconformistas necesitan de estas características del medio acuático para poder realizar sus funciones ecológicas y metabólicas (Anguileta *et al.*, 2002) “de ahí el correcto nombre de tortugas de fango”

En nuestro estudio los límites en las tolerancias térmicas de las tortugas son excedidos por las temperaturas del aire donde habitan, esto implica que las especies tengan un alto grado de precisión térmica (Sunday *et al.*, 2014). Sin embargo, las especies aquí analizadas presentaron bajos valores en su precisión térmica. Particularmente, las especies *Kinosternon chimalhuaca* y *K. oaxacae*, estas características les confieren probablemente una mayor vulnerabilidad al aumento de temperatura en su hábitat. Debido a que el lugar donde habitan es cálido durante todo el año, debido a que los sitios donde habitan estas especies por lo regular en verano pueden llegar a alcanzar temperaturas de hasta 44°C, temperatura que superan por mucho a las temperaturas preferidas por las tortugas. Esto indica que las tortugas probablemente experimenten temperaturas ambientales estresantes durante los meses más cálidos del año. De ahí que, las características del agua resulten de vital importancia. Este patrón es consistente con lo reportado por Huey *et al.* (2009) y Sinervo *et al.* (2010) quienes mencionan que las especies tropicales son más vulnerables al calentamiento global, debido a que estas se encuentran más cercanas a sus límites térmicos máximos.

Literatura citada

Aguirre-León, G., y O. Aquino-Cruz. 2004. Hábitos alimentarios de *Kinosternon herrerae* Stejneger 1925 (Testudines: Kinosternidae) en el centro de Veracruz, México. Acta Zoológica Mexicana (n. s.). 20(3): 83-98.

- Aguirre-León, G., y R. González-Trápaga. 2008. Guía de Procedimientos Para el Registro de Información de la Tortuga *Gopherus flavomarginatus*. Curso de Capacitación Para el Monitoreo de Tortuga del desierto y sus Madrigueras, 23-26 de junio, 2008. Instituto de Ecología, A.C. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Barbault, R., y Maury. M.E. 1981. Ecological organization of a Chihuahuan Desert lizard community. *Oecologia*. 51: 335-342.
- Beck, D.D. 2005. Biology of gila monsters and beaded lizards. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, and London. 211 p.
- Beck, D.D., y C.H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, México. *Journal of Herpetology*. 25: 395-406.
- Bell, K.E., y M.A. Donnelly. 2006. Influence of forest fragmentation on community structure of frogs and lizards in northeastern Costa Rica. *Conservation Biology*. 20: 1750-1760.
- Berry, J.F., M.E. Seidel, y J.B. Iverson. 1997. A new species of mud turtle (genus *Kinosternon*) from Jalisco and Colima, Mexico, with notes on its natural History. *Chelonian Conservation and Biology*. 2(3): 329-337.
- Booth, D.T., E. Burgess, J. McCosker, y J.M. Lanyon. 2004. The influence of incubation temperature on post-hatching fitness characteristics of turtles. *International Congress Series*. 1275: 226-233.
- Brown, G.W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a Box-Ironbark eucalypt forest of south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation*. 10: 161-176.
- Brown, J.H., G.C. Stevens, y D.M. Kaufman. 1996. The geographic range: Size, shape, Boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 27: 597-623.

- Catano, C.P., J.J. Angelo, e I.J. Stout. 2014. Sample Grain Influences the Functional Relationship Between Canopy Cover and Gopher Tortoise (*Gopherus polyphemus*) Burrow Abandonment. *Chelonian Conservation and Biology*. 13(2): 166-172.
- Clobert, J., M. Massot, J. Lecomte, G. Sorci, M. de Fraipont, y R. Barbault. 1994. Determinants of dispersal behavior: the common lizard as a case study: 183-206. (En): Vitt, L.J., and E.R. Pianka (Eds.). *Lizard Ecology Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Colman, L.P., C.L.S. Sampaio, M.I. Weber, y J.C. de Castilhos. 2014. Diet of olive ridley sea turtles, *Lepidochelys olivacea*, in the waters of Sergipe, Brazil. *Chelonian Conservation and Biology*. 13(2): 266-271.
- Dodd, K.L., C. Murdock, y T. Wibbels. 2006. Interclutch variation in sex ratios produced at pivotal temperature in the red-eared slider, a turtle with temperature-dependent sex determination. *Journal of Herpetology*. 40: 544–549.
- Fitzgerald, L. A., and R. E. Nelson. 2011. Thermal biology and temperature-based habitat selection in a large aquatic ectotherm, the alligator snapping turtle, *Macrolemys temminckii*. *Journal of Thermal Biology*. 36: 160-166.
- Galindo-González, J. 2007. Efectos de la fragmentación del paisaje sobre poblaciones de mamíferos; el caso de los murciélagos de los Tuxtlas, Veracruz. (En) Sánchez-Rojas, G., y A. Rojas-Mártinez (Eds). *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México. Pp 97-114.
- Hamann, M., M.H. Godfrey, J. A. Seminoff, K. Arthur, P.C.R. Barata, K.A. Bjorndal, A.B. Bolten, A.C. Broderick, L.M. Campbell, C. Carreras, P. Casale, M. Chaloupka, S.K.F. Chan, M.S. Coyne, L.B. Crowder, C.E. Diez, P.H. Dutton, S.P. Epperly, N.N. FitzSimmons, J.A. Mortimer, W.J. Nichols, R.D. Reina, K. Shanker, J.R. Spotila, J. Tomás, B.P. Wallace, T.M. Work, J. Zbinden y B.J. Godley. 2010. Global research priorities for sea turtles: informing management and conservation in the 21st century. *Endangered Species Research*. 11: 245-269.

- Hertz, P. E., Raymond, B. H., Stevenson, R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*. 142: 796-818.
- Huey, R.B., y E.R. Pianka. 1974. Ecological character displacement in a lizard. *American Zoologist*. 14: 1127-1136.
- Huey, R. B. M. R. Kearney, A. Krockenberger, J. A. M. Holtum, M. Jess, and S. E. Williams. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behavior, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 367: 1665-1679.
- Humason, G.L. 1972. *Animal tissue techniques*. WH Freeman, San Francisco, CA.
- James, C.D. 1991. Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia*. 85: 553-561.
- Jones, K.B. 1981. Effects of grazing on lizard abundance and diversity in Western Arizona. *The Southwestern Naturalist*. 26:107-115.
- Lara-Resendiz, 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.
- Legler, J., y R.C. Vogt. 2013. *The turtles of Mexico land and freshwater forms*. 416 p.
- Logan, M.L., C.E. Montgomery, S.M. Boback, R.N. Reed, y J.A. Campbell. 2012. Divergence in morphology, but not habitat use, despite low genetic differentiation among insular populations of the lizard *Anolis lemurinus* in Honduras. *Journal of Tropical Ecology*. 28:215-222.
- Merchant-Larios, J. 1999. Determining hatchling sex. (En): Eckert K.L., K.A. Bjorndal, F.A. Abreu-Grobois, y M. Donnelly (Eds.). *Research and management techniques for the conservation of sea turtles*. IUCN/SSC Marine Turtle Specialist Group Publication No. 4, p 130–135.

- Mesquita, D.O., G.R. Colli, F.G.R. França, y L.J. Vitt. 2006. Ecology of a Cerrado Lizard Assemblage in the Jalapão Region of Brazil. *Copeia*. 2006:460-471.
- Molina-Martínez, A., y J.L. León-Cortés. 2006. Movilidad y especialización ecológica como variables que afectan la abundancia y distribución de lepidópteros papilionidos en el sumidero, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.). 22(3): 29-52.
- Ortíz-Yusty, C., A. Restrepo, y V.P. Páez. 2014. Distribución potencial de *Podocnemis lewyana* (Reptilia: Podocnemididae) y su posible fluctuación bajo escenarios de cambio climático global. *Acta Biológica Colombiana*. 19(3): 471-481.
- Pearson, R.G., y T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*. 12(5): 361-371.
- Pellegrino, K.C.M., M.T. Rodrigues, y. Yonenaga-Yassuda. 2003. Triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology*. 37(1): 197–199.
- Pianka, E.R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*. 47: 1055-1059.
- Reyes-Velasco, J., Iverson, J. B, and O. Flores-Villela. 2013. The conservation status of several endemic Mexican kinosternid turtles. *Chelonian Conservation and Biology*. 12: 203-208.
- Rhodin, A. G. J., A. D. Walde, B. D. Horne, P. P. Van Dijk, T. Blanck y R. Hudson. 2011. *Turtles in trouble: The World's 25+ most endangered tortoises and freshwater turtles*. Lunenburg, MA: IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group, Turtle Conservation Fund, Turtle Survival Alliance, Turtle Conservancy, Chelonian Research Foundation, Conservation International, Wildlife Conservation Society, and San Diego Zoo Global, 54 pp.

- Shen, J., F. Meng, Y. Zhang, and W. Du. 2013. Field body temperature and thermal preference of the big-headed turtle *Platysternon megacephalum*. *Current Zoology*. 59: 626-632.
- Sirois, A. M., J. P. Gibbs, A. L. Whitlock, y L. A. Erb. 2014. Effects of habitat alterations on bog turtles (*Glyptemys muhlenbergii*): A comparison of two populations. *Journal of Herpetology*. 48(4): 455-460.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz, y M. Martínez-Ramos. 2008. Effects of conversion of dry tropical forest to agricultural mosaic on herpetofaunal assemblages. *Conservation Biology*. 22: 362-374.
- Troëng, S., y E. Rankin. 2005. Long-term conservation efforts contribute to positive green turtle *Chelonia mydas* nesting trend at tortuguero, Costa Rica. *Biological Conservation*. 121: 111-116.
- Viit, L.J. 1995. The ecology of tropical lizards in the Caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*. 1: 1-29.
- Vitt, L.J., y J.P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology*. 234: 463-476.
- Vogt, R. C., y O. A. Flores-Villela. 1986. Determinación del sexo en tortugas por la temperatura de incubación de los huevos. *Ciencia*. 37: 21-32.
- Witczak, L.R., J.C. Guzy, S.J. Price, J. Whitfield Gibbons, y M.E. Dorcas. 2014. Temporal and spatial variation in survivorship of diamondback terrapins (*Malaclemys terrapin*). *Chelonian Conservation and Biology*. 13(2): 146-151.
- Yntema, C.L., N. Mrosovsky. 1982. Critical periods and pivotal temperatures for sexual differentiation in loggerhead sea turtles. *Canadian Journal of Zoology*. 60: 1012-1016.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*, Fourth edition. Prentice Hall. Inc.

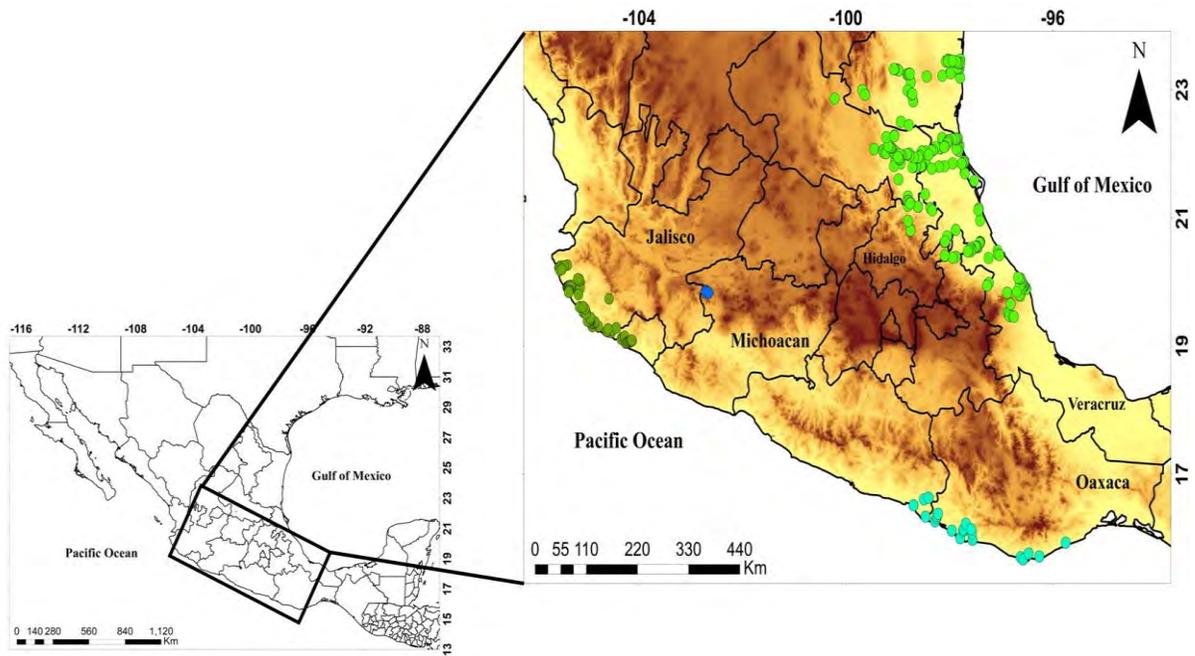


Figura 1. Mapa donde se muestran las especies de estudio para las tres especies. Círculos verdes oscuro representan *K. chimalhuaca*, círculos verdes claro *K. herrerae*, círculos azul oscuro *K. magdalense* y círculos azul claro *K. oaxacae*.

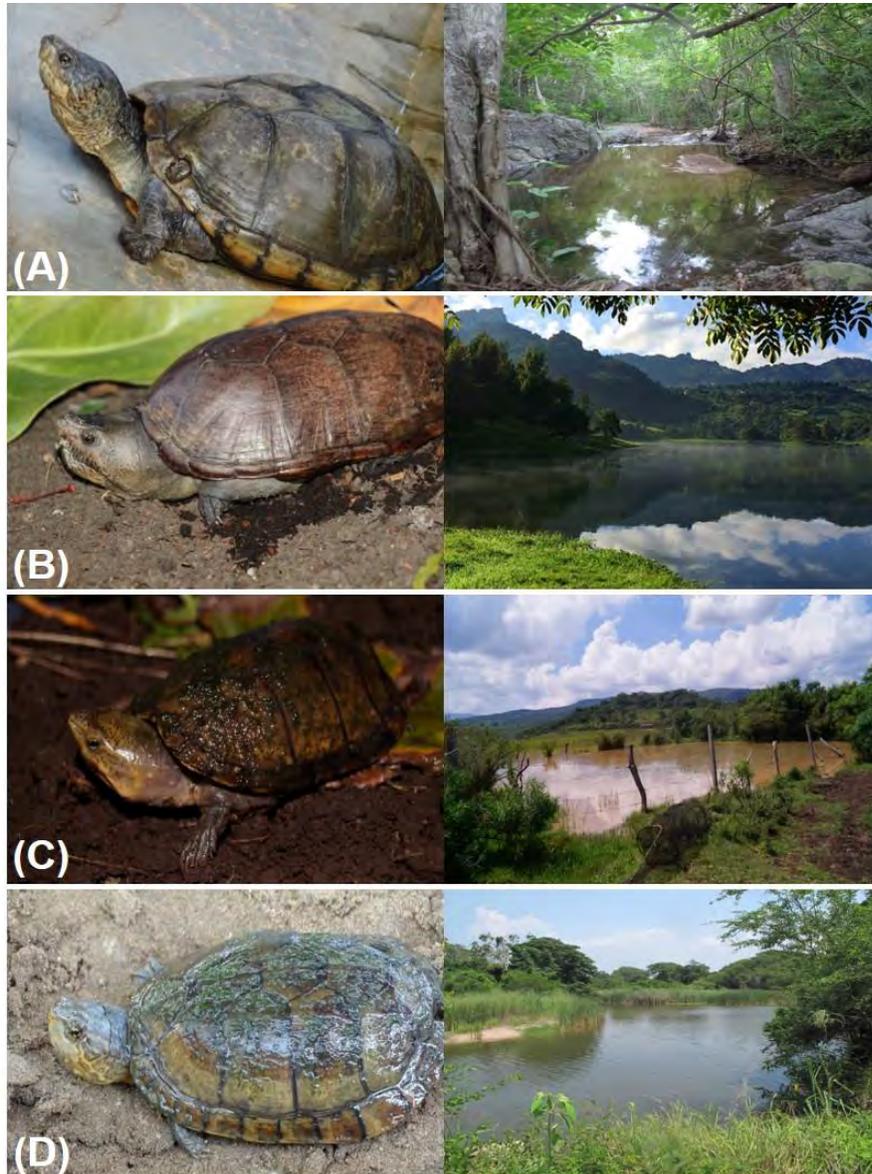


Figura 2. Especies de tortugas *Kinosternon* analizadas para este estudio. (A) *K. chimalhuaca*, (B) *K. herrerae*, (C) *K. magdalense* y (D) *K. oaxacae*. Fotos de CBI.

Cuadro 1. Temperaturas medias del cuerpo (T_b), temperatura del sustrato (T_s), temperatura ambiental (T_a), temperatura del agua (T_{agu}), temperatura operativa (T_o), temperaturas seleccionadas en el laboratorio del gradiente (T_{sel}), precisión térmica (d_b), calidad térmica (d_e), eficiencia termorreguladora (E), temperatura crítica máxima (T_{max}) y temperatura crítica mínima (T_{min}).

| Especie | T_b | T_s | T_{agu} | T_a | T_o | T_{sel} | d_b | d_e | E | T_{max} | T_{min} |
|-----------------------|-------|-------|-----------|-------|-------|-----------|-------------|-------------|-------------|-----------|-----------|
| <i>K. chimalhuaca</i> | 24.55 | 21.05 | 23.22 | 22.6 | 23.55 | 21.3 | 2.19 | 1.13 | 0.31 | 40.69 | 7.03 |
| <i>K. herrerae</i> | 23.00 | 20.19 | 21.42 | 22.40 | 23.83 | 20.56 | 1.88 | 2.92 | 0.4 | 40.23 | 6.19 |
| <i>K. hirtipes</i> | 19.28 | 18.87 | 19.11 | 19.04 | 20.01 | 19.2 | 0.99 | 1.21 | 0.69 | 37.29 | 5.87 |
| <i>K. oaxacae</i> | 24.79 | 22.11 | 23.39 | 24.39 | 23.12 | 21.34 | 1.69 | 1.05 | 0.3 | 40.49 | 8.13 |

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

Los estudios que han evaluado el conservadurismo filogenético del nicho hasta el momento se han enfocado en explicar principalmente los efectos que este ejerce sobre los patrones de diversificación de especies (Rodrigues *et al.*, 2016; Hu *et al.*, 2017). Sin embargo, no se ha probado específicamente la similitud de los nichos climáticos entre especies estrechamente relacionadas (Peixoto *et al.*, 2017). Por lo tanto, una pregunta hasta el momento sin respuesta es ¿saber si los nichos de especies estrechamente relacionados se parecen y se conservan entre sí en el tiempo y el espacio? Los resultados de este trabajo permitieron responder en gran medida esta interrogante a través de un enfoque integrativo, donde se combinaron aproximaciones conceptuales y metodológicas. Por ejemplo, este trabajo presenta un análisis de como el cambio climático puede afectar a dos grupos de ectotermos en un contexto climático-geográfico y fisiológico.

En términos generales se encontró que para las dos familias de reptiles Xenosauridae y Kinosternidae el nicho climático es dinámico, puede o no conservarse a través del tiempo y espacio, y puede diferir en magnitud. Además, al parecer este proceso depende en gran medida de las características inherentes del grupo de estudio que se esté analizando. Por lo tanto, la combinación de estos contextos geográfico y fisiológico permitieron abordar

cuestiones sobre la dinámica en los patrones de distribución y las respuestas adaptativas que estos dos grupos pudieran tener ante el cambio climático global.

Por lo tanto, para probar la existencia de conservadurismo del nicho y su dinámica en grupos de especies es importante tener en cuenta los rasgos del grupo en estudio. Por ejemplo, nuestra primera hipótesis no se cumplió, ya que nosotros esperábamos que las especies del género *Xenosaurus* presentaran conservadurismo del nicho climático. Debido a que sus patrones de distribución, altitud, ecología trófica, uso del microhábitat, preferencia por temperaturas bajas y fisiología térmica son similares. Sin embargo, esto no fue así. De acuerdo con Zúñiga-Vega *et al.* (2017), mencionan que las diferencias en las historias de vida de las especies de lagartijas *Xenosaurus* se deben a que estas están influenciadas por las presiones y condiciones locales bajo las cuales se encuentran las poblaciones de este género. Que al mismo tiempo promueven las adaptaciones ambientales en escalas locales.

Por otra parte, las especies de tortugas *Kinosternon* a pesar de que habitan en una gran variedad de ecosistemas, nosotros si esperábamos que estas presentaran conservadurismo del nicho climático, de acuerdo con nuestros resultados estas sí presentaron un arraigado conservadurismo de las características ambientales en las cuales el género ha evolucionado y diversificado. Una perspectiva que apoya nuestros resultados es la visión filogenética, por ejemplo, la filogenia más reciente propuesta por Iverson *et al.* (2013), agrupa especies de tortugas *Kinosternon* que también presentan similitud en sus nichos térmicos. Por lo tanto, nuestros resultados deben de visualizarse desde una perspectiva ecológico-evolutiva (Wiens *et al.*, 2010).

En este sentido, los resultados obtenidos sobre la fisiología térmica de estos dos grupos de reptiles de igual manera refuerzan los patrones de conservadurismo del nicho climático encontrados en nuestro estudio. Por ejemplo, las lagartijas del género *Xenosaurus* analizadas mostraron diferencias en su ecología y fisiología térmica. A pesar de que estas conforman un grupo filogenéticamente estrecho (Nieto-Montes de Oca *et al.*, 2017).

En este sentido, nuestros resultados difieren con lo reportado en otros trabajos que mencionan que existe importante evidencia de que las especies estrechamente relacionadas de reptiles tienden a conservar sus preferencias térmicas a pesar de habitar en ecosistemas

diferentes (Bogert, 1949; Schall, 1977; Rocha and Vrcibradic, 1996; Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2013; Grigg and Buckley, 2013; Shen *et al.*, 2013).

Sin embargo, la relación encontrada, entre el conservadurismo de los nichos climáticos y la fisiología térmica de los grupos, sugieren que el clima es un factor importante y determinante en la permanencia de las especies con distribución restringida que dependen de condiciones particulares para su supervivencia. Finalmente, lo que encontramos en este trabajo sugiere que las especies están muy adaptadas a las condiciones climáticas en sus áreas de distribución nativas y, por lo tanto, la capacidad de colonizar y mantener poblaciones viables en el futuro podría ser baja. Estos resultados refuerzan la hipótesis de que las especies con conservadurismo en su nicho climático ancestral serán más vulnerables al cambio climático global (Wiens *et al.*, 2010).

REFERENCIAS GENERALES

- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation and eccentric body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 20: 415-426.
- Hu, J., O. Broennimann, A. Guisan, B. Wang, Y. Huang, and J. Jiang. 2016. Niche conservatism in *Gynandropaa* frog on the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*. 6: 32624.
- Iverson, J. B., M. Le, and C. Ingram. 2013. Molecular phylogenetics of the mud and musk turtle family Kinosternidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69: 929-939.
- Nieto-Montes de Oca, A., Barley, A. J., Meza-Lázaro, R. N., García-Vázquez, U. O., Zamora-Abrego, J. G., Thomson, R. C, and A. D. Leaché. 2017. Phylogenomics and species delimitation in the knob-scaled lizards of the genus *Xenosaurus* (Squamata: Xenosauridae) using ddRADseq data reveal a substantial underestimation of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 106: 241-253.

- Peixoto, F. P., F. Villalobos, and M. V. Cianciaruso. 2016. Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography*. 26: 1055-1065.
- Rocha, C. F. D., and Vrcibradic, D. 1996. Thermal ecology of two sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in a Brazilian restinga habitat. *Australian Journal of Ecology*. 21: 110-113.
- Rodrigues, J. F. M., M. T. Pacheco Coelho, M., and J. A. F. Diniz-Filho. 2016. Exploring intraspecific climatic niche conservatism to better understand species invasion: the case of *Trachemys dorbigni* (Testudines, Emydidae). *Hydrobiologia*. 779: 127-134.
- Schall, J. J. 1977. Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*. 33: 261-272.
- Shen, J., F. Meng, Y. Zhang, and W. Du. 2013. Field body temperature and thermal preference of the big-headed turtle *Platysternon megacephalum*. *Current Zoology*. 59: 626-632.
- Velasco, J. A., E. Martínez-Meyer, O. Flores-Villela, A. García, A. C. Algar, G. Köhler, and J. M. Daza. 2016. Climatic niche attributes and diversification in *Anolis* lizards. *Journal of Biogeography*. 43: 134-144.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., and Stephens, P. R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*. 13: 1310-1324.
- Zúñiga-Vega, J. J., Fuentes-G, J. A., Gastón Zamora-Abrego, J, García-Vázquez, U. O., Nieto-Montes de Oca, A, y Martins, E- P. 2017. Evolutionary patterns in life-history traits of lizards of the genus *Xenosaurus*. *Herpetological Journal*. 27: 346-360.