

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Efecto del cambio climático en la
distribución potencial de *Heloderma
alvarezii* (Sauria: Helodermatidae)

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

AARÓN GÓMEZ CRUZ

Director

Dr. José Antonio de Fuentes Vicente

LABORATORIO DE INVESTIGACIÓN Y DIAGNÓSTICO MOLECULAR

Asesores

Dr. José Alberto Cruz Silva

LABORATORIO DE PALEONTOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS,
BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

M.Sc Daniel Ariano Sánchez

CENTRO DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y BIODIVERSIDAD
UNIVERSIDAD DEL VALLE DE GUATEMALA

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

26 de agosto del 2020



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo, sin duda, no existiría de no ser por el apoyo de forma directa e indirecta de un gran número de personas.

En primer lugar, quiero hacer mención a mis padres y familia, por brindarme incondicionalmente todo el apoyo necesario en cada momento de mi vida tanto personal como académicamente y por enseñarme que el conocimiento vale más que el oro.

Quiero, además, hacer mención al C. Antonio Ramírez Velázquez por enseñarme sobre este carismático y enigmático reptil. Asimismo, al M. en C. José Manuel Aranda Coello, por ser mi amigo y maestro, ayudándome a crecer mucho profesionalmente; al Dr. Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla por preguntarme en todo momento.

- ¿Qué pasó con la tesis?

A mis asesores el M. en C. Daniel Ariano Sánchez y el Dr. José Alberto Cruz Silva por aceptar incondicionalmente y de forma tan amable a brindarme su apoyo y dedicar gran parte de su tiempo a ayudarme a concluir este trabajo.

Al Dr. José Antonio De Fuentes Vicente por apostar en mí en el breve tiempo en que nos conocemos, y a su esposa la M. en C. Nancy Gabriela Santos Hernández quien junto con la M. en C. Christian Ruiz Castillejos estuvieron en todo momento, al pendiente de esta gran Odisea

Y a todos los amigos que conocí durante mi formación, en especial a mi más grande amigo Oscar Miguel Mendoza Velázquez.

Este trabajo no es solo mío, sino de todos ustedes. Por el apoyo, inspiración y paciencia... a todos y cada uno de ustedes:

Gracias totales

Índice

I.	INTRODUCCIÓN.....	1
II.	MARCO TEÓRICO	4
2.1	Taxonomía.....	4
2.2	Morfología.....	5
2.3	Ecología	7
2.4	Distribución	7
2.5	Tipo de vegetación	9
2.6	Microhábitat y ocupación	9
2.7	Dieta	11
2.8	Comportamiento.....	11
2.9	Uso y amenazas.....	12
2.10	Estado de conservación.....	13
2.11	Situación actual	13
2.12	Cambio climático.....	14
2.13	Modelado de distribución espacial	15
2.14	MaxEnt	16
V.	JUSTIFICACIÓN.....	23
VI.	OBJETIVOS.....	24
6.1	OBJETIVO GENERAL.....	24
6.2	OBJETIVOS PARTICULARES	24
VII.	ÁREA DE ESTUDIO.....	25
VIII.	MATERIALES Y MÉTODO.....	27
8.1	Registro de la especie.....	27
8.2	Variables ambientales	27
8.3	Modelado e identificación de las variables.....	29
8.4	Modelación del impacto del cambio climático en la distribución de <i>H. alvarezi</i>	31
IX.	RESULTADOS.....	32
X.	DISCUSIÓN.....	44
XI.	CONCLUSIÓN	50
XII.	LITERATURA CITADA.....	52

Índice de Figuras

Cuadro 1. Clasificación actual de la familia Helodermatidae y las cinco especies válidas según Reiserer, Scuett y Beck, 2013.....	5
Figura 1. Individuos adultos de <i>Heloderma alvarezi</i> cautivos en el Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZooMAT), Chiapas, México.	6
Figura 2. Distribución de algunas especies del género <i>Heloderma</i> en México y Centroamérica (Reiserer, Scuett y Beck, 2013).	8
Figura 3. Área de Estudio considerada para la elaboración del modelo de distribución potencial.	25
Cuadro 2. Tabla con las 19 variables ambientales obtenidas de WorldClim utilizadas para el modelaje de distribución potencial.	28
Figura 4. Registros de <i>Heloderma alvarezi</i> presencia utilizados para la realización del modelado de distribución potencial.	32
Cuadro 3. Variables ambientales utilizadas para la realización del modelo de distribución potencial.	33
Figura 5. Gráfica del área de omisión y predicción del modelo 8 de los 55 modelos generados (a), y valor del área bajo la curva (AUC) (b).	34
Figura 6. Análisis de la prueba de jackknife para determinar la importancia de cada variable en la predicción de la distribución.	35
Figura 7. Curvas de respuestas de las variables con alto porcentaje de contribución en la elaboración del modelo.	37
Figura 8. Mapa de probabilidad de ocurrencia de <i>H. alvarezi</i>	37
Figura 9. Mapa de distribución potencial de <i>H. alvarezi</i>	38
Figura 10. Efecto de la huella humana en el 2009 (verde) sobre la distribución potencial de <i>H. alvarezi</i> (rojo).	39
Figura 11. Distribución potencial de <i>H. alvarezi</i> (rojo) dentro (amarillo) de las ANP's (gris). .	40
Figura 12. Cambios en la distribución potencial de <i>H. alvarezi</i> (rojo) con registros actuales de colecta (puntos amarillos) para el 2050 (B) y el 2070 (C) con un forzamiento radiativo de 4.5 W/m ²	41
Figura 13. Cambios en la distribución potencial de <i>H. alvarezi</i> (rojo) para el 2050 (B) y el 2070 (C) con un forzamiento radiativo de 7 W/m ²	42

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Clasificación actual de la familia Helodermatidae y las cinco especies válidas.....	
Cuadro 2. Tabla con las 19 variables ambientales obtenidas de WorldClim utilizadas para el modelaje de distribución potencial.	28
Cuadro 3. Variables ambientales utilizadas para la realización del modelo de distribución potencial.	33
Cuadro 4. Porcentaje de cobertura de cada una de las ANP's en diferentes escenarios de cambio climático.	43

RESUMEN

Con el cambio climático la diversidad de climas puede verse modificada, así como la composición de los ecosistemas que incluirían alteraciones en la distribución. Los organismos ectotermos son excelentes modelos para evaluar el potencial efecto del cambio climático. Con ello los modelos de distribución potencial resultan ser una herramienta útil para determinar los cambios en el tamaño de la distribución de las especies ya que esta cambia con el tiempo debido a diferentes efectos bióticos y abióticos. En el presente estudio se determinó el efecto del cambio climático en la distribución potencial de *Heloderma alvarezii*, este reptil se caracteriza por poseer glándulas venenosas además de tener un comportamiento muy aletargado lo cual dificulta el avistamiento de estos organismos. Lamentablemente la cantidad de estudios que se han realizado acerca de esta especie son escasos, siendo en México la mayoría de estudios realizados para helodermátidos enfocados a *H. horridum*. Para la realización del presente estudio se utilizaron registros de presencia y variables ambientales actuales y futuras para la elaboración de los mapas potenciales actuales y proyectados a los años 2050 y 2070 bajo un escenario optimista (4.5 W/m^2) y uno pesimista (7 W/m^2) de cambio climático. Las distribuciones fueron en los programas MaxEnt y Wallace; aplicando una prueba de Jackknife para identificar cuáles son las variables ambientales que predicen de manera más efectiva la presencia de *H. alvarezii* en diferentes periodos de tiempo. Los resultados obtenidos sugieren una distribución potencial para la especie concentrada en los valles de la depresión central de Chiapas y su continuidad con el valle de Huehuetenango en Guatemala, con un estimado de $11\,218.63 \text{ Km}^2$ de los cuales únicamente un área aproximada de 474.12 Km^2 se encuentran dentro de ANP's, lo que equivale a un 4.2% de la distribución total. Adicionalmente una gran parte de esta distribución se encuentra dentro de una cantidad considerable de asentamientos humanos, lo que incrementaría el riesgo de cacería y la fragmentación del hábitat. Se observó que las variables ambientales que afectan en la distribución de *H. alvarezii* son la temperatura media del trimestre más cálido, la estacionalidad de precipitación, la precipitación del trimestre más seco y el

rango medio diurno de temperatura. Con respecto a las proyecciones futuras se observaron dos escenarios diferentes, en el primero con un escenario optimista se puede observar que para el 2070 las áreas con las características ambientales propicias para albergar a la especie asciende a 18 150.89 Km², por otra parte bajo un escenario pesimista esta desciende a los 3 880.98 Km². En el primero de ellos es probable que los individuos puedan disponer del tiempo suficiente para la dispersión, desplazándose hacia sitios con ambientes térmicos favorables, contrariamente en el escenario pesimista el tiempo de cambio puede ser demasiado acelerado y no dar el tiempo suficiente para la adaptación, culminando en un colapso demográfico seguido de la extinción. Por lo que es necesario implementar mayores esfuerzos para realizar estudios que nos ayuden a comprender mejor los requerimientos de esta especie y así diseñar estrategias para su conservación.

Palabras Clave: *Heloderma alvarezi*, Conservación, Extinción, Distribución potencial, Cambio climático

I. INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies y los factores bióticos y abióticos que la determinan constituyen un tema central en diferentes disciplinas de la biología. Los primeros estudios biológicos se han enfocado en conocer la distribución de diferentes especies, basándose en identificar cuáles son los factores causales que determinan los límites del área de distribución (Sánchez-Cordero, Townsend y Escalante-Pliego, 2001). Recientemente, se ha notado un creciente interés en realizar modelos de distribución potencial de las especies, principalmente desde una perspectiva enfocada a su conservación (*Ibidem*). Es por ello que la elaboración de este tipo de modelos resultan ser una herramienta útil para determinar los hábitats propicios para la presencia de la especie en cuestión (Sánchez-Cordero, Townsend y Escalante-Pliego, 2001; Briones-Salas, Lavariega y Lira-Torres, 2012).

Diferentes eventos tales como la deforestación, actividades extractivas descontroladas, especies invasoras, contaminación, cambio climático, entre otros; han incrementado la presión sobre la biodiversidad (Timaná y Cuentas, 2015). Se sabe además que el incremento en la temperatura afecta directamente la biodiversidad a diferentes escalas y de diversas formas; tales como las modificaciones en el rango de su distribución y en la composición de las comunidades, por lo que las variaciones ambientales podrían alterar drásticamente los patrones conocidos de la biota en la tierra, lo cual muy probablemente afectará la distribución natural de muchas especies (Mejía Tonón y Abad, 2018).

Beaumont y Hughes (2002) sugieren que los efectos del cambio climático no ejercerán las mismas presiones en todos los taxones, ni en todas las zonas geográficas, sino que más bien esto dependerá de la tolerancia fisiológica de cada organismo (Diele-Viegas *et al.*, 2020). En este caso los organismos poiquiloterms son particularmente sensibles, puesto que cambios en la temperatura pueden afectar procesos biológicos tales como tiempo de actividad, lo cual afectaría el tiempo de

reproducción y afectar negativamente las poblaciones (Díaz de la Vega, Lara y Méndez de la Cruz, 2014).

Debido al efecto que pueda ejercer el incremento de la temperatura en las poblaciones de los organismos poiquilotermos surge el interés por estudiar como el cambio climático puede afectar la distribución de *Heloderma alvarezii*, pues se ha observado que en reptiles del género *Heloderma* una prolongada exposición a temperaturas ambientales elevadas puede llegar a incrementar la temperatura corporal de los individuos, lo cual conlleva a problemas fisiológicos (Bogert y Martín del Campo, 1956).

En México, el género *Heloderma* comprende un grupo de lagartijas venenosas y las especies de este género se distribuyen principalmente a lo largo de toda la costa del Pacífico, desde Sinaloa hasta las costas de Chiapas, aunque se cree que puede estar en simpatria con *H. alvarezii* en zonas cercanas a Cintalapa, Chiapas (Campbell y Vannini, 1988; Domínguez-Vega *et al.*, 2012). Se conoce que en México la mayor parte de su distribución se encuentra fuera de las Áreas Naturales Protegidas (ANP's), ocupando principalmente una vegetación de selva baja caducifolia con un rango de desplazamiento de aproximadamente 21.6 ha (Beck y Lowe, 1991; Domínguez-Vega *et al.*, 2012). *Heloderma alvarezii* es una especie que se distribuye en principalmente en la depresión central de Chiapas y costas de Oaxaca (García-Grajales *et al.*, 2020).

Los individuos de *H. alvarezii* suelen mantener una temperatura interna de $27 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$ (Aranda-Coello *et al.*, 2019), en especies como *H. horridum* se sabe que temperaturas superiores a los 40°C causan problemas fisiológicos (Bogert y Martín del Campo, 1956) y en *H. charlesbogerti* se ha observado que el aumento de la temperatura influye en la eclosión de los huevos (Ariano-Sánchez y Salazar, 2015). Sin embargo, no se han realizado estudios que establezcan el espacio ocupado por esta *H. alvarezii* ni los cambios en la distribución que puedan ocurrir como consecuencia del cambio climático.

Frente a este reto, surge la necesidad de desarrollar técnicas analíticas que nos permitan evaluar la distribución potencial y futura de la biodiversidad (Timaná y Cuentas, 2015). Por todo lo anterior, este trabajo tiene como objetivo realizar por

primera vez un modelo de la distribución potencial actual, su proyección para los años 2050 y 2070 y riesgos en la conservación de *H. alvarezi*, especie que hasta la fecha ha sido escasamente estudiada y amenazada por la cacería y extracción para su venta como mascotas y en la industria peletera (Beck, 2009).

II. MARCO TEÓRICO

2.1 Taxonomía

La descripción más cercana de un helodermátido es la de Hernández en 1615 (Figueroa, 2000), quien describe al “Acaltetepon” en los campos de Cuernavaca, Morelos. En una publicación en la distribución geográfica de lagartijas, Wiegmann (1829) aplicó el nombre de *Trachyderma horridum* a un espécimen colectado en México. El describe los dientes ranurados y se pregunta cómo puede dirigirse el veneno desde la parte inferior de la mandíbula hacia arriba. Posteriormente Wiegmann (1829) señala que el animal es el mismo al referido por Hernández como “Acaltetepon” y consecuentemente propone el nombre de *Heloderma* para el género (Bogert y Martín del Campo, 1956).

Actualmente, la familia Helodermatidae se encuentra integrada por el único género viviente *Heloderma* (Cuadro 1). El género cuenta con una especie extinta (*Heloderma texanum*) la cual fue una especie pequeña del Eoceno Medio, siendo morfológicamente muy similar a las especies actuales (Campbell y Lamar, 1989; Molnar, 2004; Mead *et al.*, 2012).

Anteriormente el género se conformaba únicamente por dos especies: *H. horridum* (Wiegmann, 1829) y *H. suspectum*, descrito por Cope en 1869 (Beck, 2009); ambas especies contaban con diferentes subespecies, siendo estas: 1) *H. horridum horridum*, *H. h. exasperatum*, *H. h. alvarezii*, *H. h. charlesbogerti* y 2) *H. suspectum suspectum* y *H. s. cinctum*. Sin embargo, Reiserer, Schuett y Beck (2013) proponen a través de diversos análisis (moleculares, morfológicos, mapa de análisis de características (CMA) y distribución) ascender a categoría de especie a las subespecies de *H. horridum*. Por lo que actualmente esta familia se encuentra integrada por cinco especies vivientes (*H. horridum*, *H. alvarezii*, *H. exasperatum*, *H. charlesbogerti* y *H. suspectum*).

Cuadro 1. Clasificación actual de la familia Helodermatidae y las cinco especies válidas según Reiserer, Scuett y Beck, 2013.

Clase	Orden	Familia	Género	Especie
				<i>H. suspectum</i>
				<i>H. exasperatum</i>
Reptilia	Squamata	Helodermatidae	<i>Heloderma</i>	<i>H. horridum</i>
				<i>H. alvarezi</i>
				<i>H. charlesbogerti</i>

2.2 Morfología

La familia Helodermatidae es la única familia de saurios que poseen glándulas productoras de veneno, las cuales están conformadas por numerosos lóbulos glandulares a lo largo de ambos lados del maxilar inferior; de cada lóbulo parte un conducto separado cuyo orificio de salida está situado en la base de los dientes (Köhler, 2003). Los dientes de hasta 6 mm de largo, se encuentran adaptados para la inoculación, pues al morder y por medio de la presión muscular el veneno fluye hasta la herida producida a través de los surcos dentales, ante todo por acción capilar (Boguert y Martín del Campo, 1956; Köhler, 2003).

Este saurio es de complexión robusta llegando a alcanzar una longitud total de 70 cm, se caracteriza por presentar el cuerpo robusto y rollizo, con una cabeza triangular, masiva y aplanada dorsoventralmente, el hocico es redondeado y grueso y los ojos son pequeños con párpados móviles (Álvarez del Toro, 1972). Posee extremidades robustas y provistas de dedos fuertes y largos que terminan en grandes uñas en forma de garras (Beck y Lowe, 1991). La lengua es bífida y retráctil y la cola es corta y gruesa (*Ibidem*). Se distingue por sus llamativas bandas o manchas amarillas y por sus escamas granulares redondeadas, no imbricadas y delineadas por pequeños elementos óseos llamados osteodermos (semejantes a las chaquiras) en la

cabeza, cuerpo y cola, con excepción de las escamas ventrales que son aplanadas (Beck y Lowe, 1991).

El patrón de coloración del género *Heloderma* varía entre las diferentes poblaciones y está sujeta a cambios ontogénicos, pues en la mayoría de las poblaciones el patrón juvenil se pierde casi por completo en los primeros años; cuando están presentes, los patrones de coloración consisten básicamente en un área oscura regular sobre el cuello seguido por cuatro áreas oscuras sobre el tronco (encerrando manchas y bandas claras), un área clara sobre la región sacral y de cuatro a siete bandas oscuras en la cola (Bogert y Martín del campo, 1956). Sin embargo, *H. alvarezii* es también conocido como escorpión negro (Figura 1), esto se debe a que los patrones de coloración van desapareciendo durante los primeros cuatro años de vida, obteniendo una coloración totalmente negra cuando alcanza la adultez (Reiserer, Scutt y Beck, 2013).



Figura 1. Individuos adultos de *Heloderma alvarezii* cautivos en el Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZooMAT), Chiapas, México.

2.3 Ecología

Los Helodermatidos son importantes ecológicamente porque ocupan un nicho especializado no comparable a los de otras especies de lagartijas del mundo (Bogert y Martín del Campo, 1956), ocupando extensiones grandes de espacio (21.6 ha) aunque existen diferencias sustanciales entre los individuos, en promedio se encuentran cerca de 67 minutos fuera de los refugios y se mueven 236 m en cada periodo de actividad, (aproximadamente 120 horas por año (Beck y Lowe 1991). Asimismo, al ser un depredador especializado en nidos de vertebrados (huevos y crías), ejerce un efecto de control sobre las poblaciones naturales de fauna con las que comparte su área de distribución (Ariano-Sánchez, 2003; Beck, 2005).

2.4 Distribución

El género *Heloderma* se distribuye desde el Suroeste de Estados Unidos y la franja del Pacífico Mexicano hasta el Sureste de Guatemala (Campbell y Lamar, 1989, 2004). En México, *H. exasperatum* se encuentra al norte de Sinaloa, sur de Sonora y suroeste de Chihuahua, *H. horridum* es la especie más ampliamente distribuida, encontrándose principalmente en bosques secos desde el sur de Sinaloa hasta el sur de Oaxaca por toda la costa del pacífico; incluyendo los estados de Jalisco, Nayarit, Colima, Michoacán, Guerrero, y tierra adentro en los estados de México y Morelos (Campbell y Lamar 2004; Beck 2005); en la zona de Centroamérica se encuentra el escorpión chiapaneco (*H. alvarezii*) que habita bosques secos en la depresión central de Chiapas desde los municipios de Jiquipilas y Cintalapa hasta la zona limítrofe con Guatemala, y el escorpión guatemalteco (*H. charlesbogerti*) que habita el Valle del Río Motagua en Guatemala (Campbell y Vannini, 1988; Ramírez y Guichard, 1989; Figura 2).

Álvarez del Toro (1972) señaló individuos de *H. horridum* que fueron encontrados en la región desde Cintalapa al Istmo de Tehuantepec, así como en áreas secas a lo largo de la costa de Arriaga (Cerca del Istmo de Tehuantepec) a Huixtla (Cerca del límite con Guatemala). Así mismo Campbell y Vannini (1988), indican la probabilidad de áreas de integración entre *H. horridum* y *H. alvarezii* entre el Istmo de

Tehuantepec y Cintalapa, Chiapas. Sin embargo, la información bibliográfica sobre la integración de estas dos especies es inconclusa y, por lo tanto, requerirá futuras investigaciones (Reiserer, Scuetz y Beck, 2013).

Por otra parte, la distribución de *H. horridum* coincide con los bosques tropicales secos, los cuales representan uno de los ecosistemas más amenazados, por lo que esta especie puede ser usada para proponer áreas de protección en este tipo de ecosistemas; sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados (Janzen, 1988; Domínguez-Vega *et al.*, 2012).

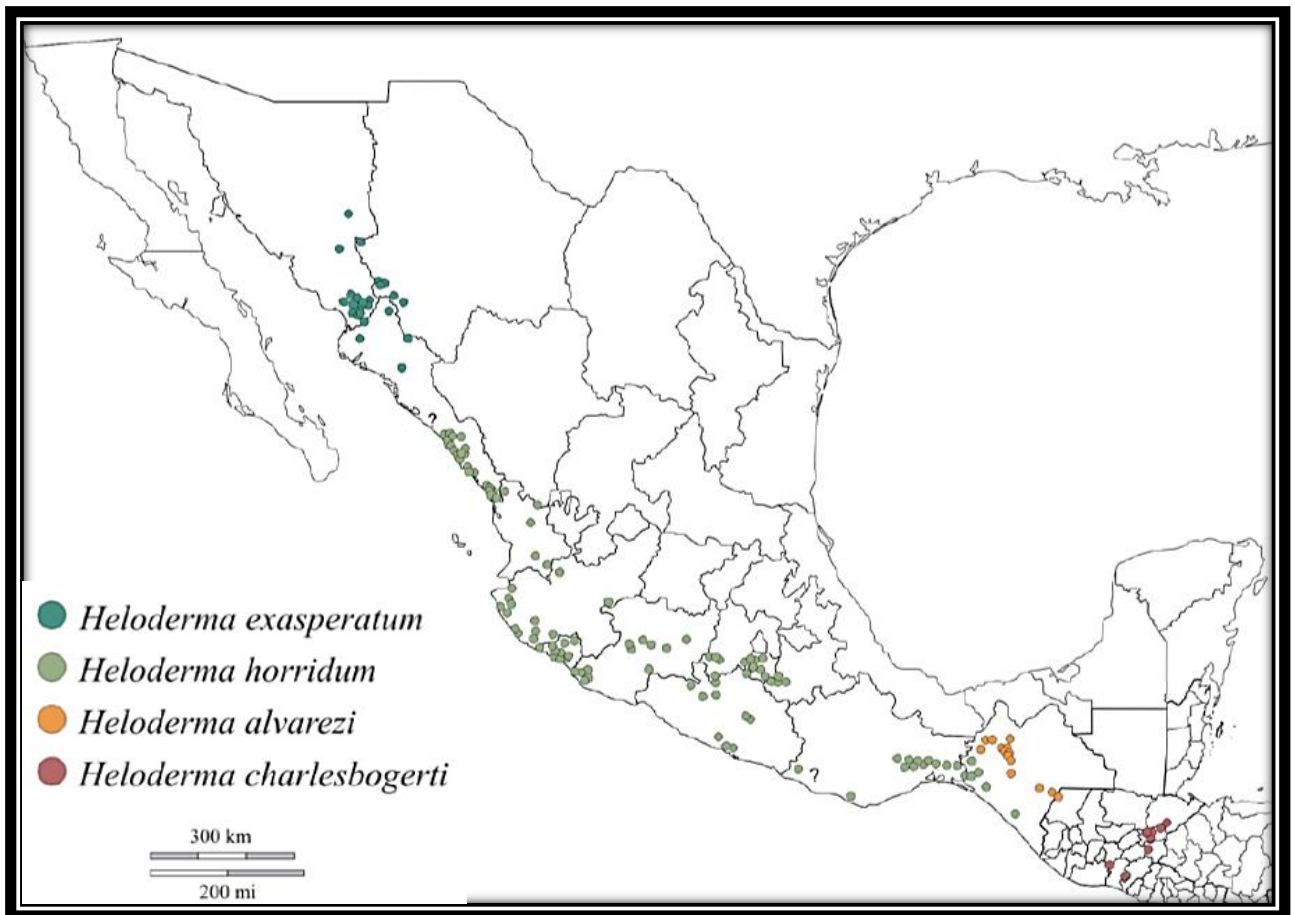


Figura 2. Distribución de algunas especies del género *Heloderma* en México y Centroamérica (Reiserer, Scuetz y Beck, 2013).

2.5 Tipo de vegetación

En México el escorpión habita desde el nivel del mar hasta los 1,600 msnm en las asociaciones vegetales de selva baja caducifolia, bosque espinoso, matorral xerófilo, bosque de pino encino y en zonas con vegetación desértica (Boguert y Martín del campo, 1956; Campbell y Lamar, 2004; Lemos-Espinal *et al.*, 2004).

El estado de conservación de la vegetación ha sido sugerido como un factor determinante para la presencia de estos reptiles, debido a los patrones alimenticios, patrones de actividad y capacidades de desplazamiento restringido (Beck y Lowe, 1991). Domínguez-Vega *et al.*, (2017), ya que proveen información que da soporte a esta hipótesis y sugiere que los escorpiones pueden ser valiosos indicadores de la calidad del hábitat. Demostrando que el número de parches de vegetación son las características más importantes relacionadas a la ausencia de individuos y las diferencias ambientales, pues la frecuencia de avistamientos ha sido negativa en relación a zonas fragmentadas (Domínguez-Vega *et al.*, 2017). Por lo que se espera que los escorpiones sean más comunes en ambientes homogéneos (*Ibidem*).

2.6 Microhábitat y ocupación

El género *Heloderma*, habita principalmente lugares con un clima de Tipo Awi, cálido subhúmedo con lluvias en verano, 5.6% de lluvias invernal y con un régimen isotermal (sitios con la misma temperatura). También está presente en climas de tipo Aw1 cálido húmedo, tiene un índice de humedad de Lang (P/T) mayor a 43.2%, y en climas semicálidos de tipo Acw, con lluvias en verano (García, 1988).

Los helodermátidos habitan frecuentemente arroyos y pendientes rocosas-arenosas (situadas sobre pequeños drenajes), los cuales proveen un sustrato adecuado para las madrigueras que caracterizan su hábitat de manera importante (Beck y Lowe, 1991; Ramírez-Bautista y Beck, 1996; Ariano, 2003). El refugio típico del escorpión lo constituyen cavidades y madrigueras abandonadas con una apertura de unos 15 cm de diámetro, los cuales ocasionalmente son modificados por los individuos (Beck y Jennings, 2003).

Complementariamente se sabe que *H. suspectum* pasa mayor parte del tiempo en áreas con una mayor densidad de sitios que pueden ser potencialmente usados como madrigueras, las cuales no son seleccionadas aleatoriamente sino que se basan en estructuras específicas y características microambientales (Beck y Jennings, 2003). Generalmente tienen una profundidad de 55 cm, con una composición del sustrato rocoso en invierno y arenoso en verano (*Ibidem*). La orientación de la madriguera es otra característica que influye en la selección, a causa de la estacionalidad durante el otoño e invierno la entrada de las madrigueras se encuentra orientada hacia el sur, por otra parte, durante la primavera se encuentran preponderadamente orientadas hacia el este, mientras que en verano las orientaciones son variables (*Ibidem*).

Las características físicas de las madrigueras influyen en su microambiente, llegando a intervenir en la temperatura y humedad, por lo que los helodermátidos pueden beneficiarse también de temperaturas corporales bajas, y consecuentemente reducir el gasto energético, durante largos periodos albergados dentro de las madrigueras (Beck y Lowe, 1994). La humedad y el déficit en la presión de vapor son unos de los factores más importantes en la selección del microhábitat por parte de *H. suspectum* debido a que un bajo déficit de presión de vapor, proveen un gradiente reducido para la pérdida de agua, facilitando así la conservación de agua en el cuerpo, por lo que aquellas madrigueras que cuentan con las características óptimas para ser ocupadas pueden ser usadas incluso por más de dos individuos, este último comportamiento ha sido observado también en *H. alvarezi* (Beck y Jennings, 2003; Aranda-Coello *et al.*, 2019).

La disponibilidad de los refugios juega un papel importante en la selección de hábitat del género *Heloderma* y en parte, influye en los patrones de dispersión local; los refugios pueden ser un recurso limitado, el cual puede ser de interés ecológico, afectando el uso del hábitat y patrones de actividad, dispersión y distribución (Beck y Jennings, 2003). Por lo que entender la importancia ecológica y el rol de los refugios en la historia natural de los organismos tiene implicaciones en su conservación (Beck y Jennings, 2003).

2.7 Dieta

La alimentación de *Heloderma* consiste principalmente de nidadas de aves y reptiles, especialmente de *Ctenosaura pectinata*, debido a que son buenos trepadores también se alimentan de huevos y crías de aves como *Ortalis poliocephala* y *Trogon citreolus*. En restos fecales se han encontrado residuos de otros reptiles, mamíferos pequeños (e.g. roedores) e insectos (coleópteros ortópteros, tenebrios, cucarachas). Anteriormente se creía que estos eran ingeridos de manera accidental durante la alimentación en los nidos (Beck y Lowe, 1991), hasta el estudio realizado por Ariano, (2003) se descubrió que estos son ingeridos a propósito, consecuentemente se sabe que esta especie es de hábitos alimentarios oportunistas (Beck y Lowe, 1991). Pueden perder un gran porcentaje de su masa corporal y recuperarla rápidamente después de pocas caserías exitosas, incluso se ha demostrado que en ocasiones suelen alimentarse de crías de su propia especie (Álvarez del Toro, 1972; Beck y Lowe, 1991).

2.8 Comportamiento

En México, son observados frecuentemente después de las lluvias de verano; la temporada de actividad coincide con la época de nidación de *C. pectinata* debido a la alimentación de las nidadas; suelen usar y compartir con *C. pectinata* los nidos como madrigueras en las que se resguardan la mayor parte del tiempo, lo cual dificulta mucho su observación en campo (Beck y Lowe, 1991). Cuando se les encuentra pasan la mayor parte del tiempo sobre el suelo; aunque también se les puede observar trepando árboles en búsqueda de refugio y alimento (*Ibidem*). Estos reptiles son de carácter sosegado, llegando a desplazarse en promedio 3.5 m/min y se ha observado que pueden estar activos cerca de 18 días por mes; en promedio pasan cerca de 67 min en la superficie cada que se encuentran activos, sumando un total de 120 hr por año, por lo que se les ha llamado en algunos casos como los reptiles más lentos (Beck y Lowe, 1991; Beck, 2005; Ramírez, 2009).

Son animales de carácter tranquilo y poco temperamental, por lo que los casos de accidente por mordedura son muy escasos; éstos solo adoptan una conducta ofensiva cuando son perturbados (Ramírez, 2009). Aunque suele creerse que son

capaces de escupir su veneno mediante sus bufidos (por lo que también se les suele conocer como “lagarto bufador”) esto no presenta ningún tipo de riesgo puesto que el veneno debe de ser inoculado para generar algún tipo de daño (Ramírez, 2009).

Durante la temporada reproductiva los machos llevan a cabo una serie de combates ritualizados a base de forcejeos, los cuales tienen como objetivo someter a él oponente y obtener un éxito reproductivo sobre los rivales, estos combates pueden durar desde unos minutos hasta varias horas, el tipo de combate difiere en *H. suspectum* y *H. horridum* (Ramírez y Guichard, 1989; Gienger y Beck, 2007).

2.9 Uso y amenazas

El veneno del escorpión ha sido ampliamente estudiado durante los últimos años debido a que algunos de sus componentes como péptidos naturales (exenatida y lixisenatida) aislados de la saliva de *H. suspectum* poseen propiedades terapéuticas, especialmente en el tratamiento de la diabetes tipo dos, ya que estimula la producción de insulina e inhibe la liberación de glucosa del hígado después de ingerir alimentos (Kiwanja, 2008; Iglesias, Heras y Díez, 2014). La versión sintética de la exenatida fue aprobada por la U.S. Food and Drug Administration en 2005, después de varios años de intensas investigaciones y pruebas en seres humanos (Kiwanja, 2008).

A los escorpiones se les ha explotado comercialmente en México y se les ha capturado y matado indiscriminadamente por años (González, 2013). Se sabe que su piel es utilizada en la industria peletera para la elaboración de calzado, bolsos, y también en la elaboración de artesanías en ciertos estados de la República Mexicana, como Michoacán, Guanajuato entre otros (Ramírez-Bautista y Beck, 1996).

Las principales amenazas para el escorpión son el cambio de uso de suelo y la muerte directa por parte de los pobladores de comunidades locales, quienes los temen y sacrifican al ser un animal temido por su veneno y los mitos que se han generado alrededor de estos individuos (Janzen, 1988). Otra gran amenaza es el cambio climático, pues es sabido que los huevos de las especies del género *Heloderma* son muy sensibles a las variaciones de humedad y temperatura, y que estos factores afectan negativamente el porcentaje de eclosión (Ariano, 2003). Asimismo, los

bosques secos donde habitan, constituyen uno de los ecosistemas más amenazados en la actualidad (Murphy y Lugo, 1986; Janzen, 1988; González, 2013). La extracción en vida silvestre para satisfacer la demanda de coleccionistas nacionales e internacionales exige gran demanda de estas especies, llegando a ofrecer cifras de hasta \$ 2,000 USD por ejemplar, lo cual pone en riesgo el tamaño de las poblaciones (Ariano, 2003; Beck, 2005).

2.10 Estado de conservación

En México todos los miembros de la familia Helodermatidae se encuentran bajo la categoría de amenazados (A) por la NOM-059SEMARNAT-2010, mientras que en La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) (2020), están clasificados en la categoría de preocupación menor (Lc). Las especies de *H. horridum*, *H. alvarezii* y *H. exasperatum* se encuentran enlistadas en el apéndice II del CITES desde 1957 por lo que la comercialización en estos individuos se debería encontrar estrictamente regulada (Beck, 2009).

2.11 Situación actual

Es reconocido que la pérdida y fragmentación del hábitat son las principales amenazas, debido a que los helodermatidos se encuentran restringidos a ambientes en buen estado de conservación y la mayor parte de su distribución se encuentra fuera de áreas protegidas (Beck, 2005; Domínguez-Vega *et al.*, 2012). Teniendo una mayor frecuencia de avistamientos en áreas tropicales de bosque seco dominado por una vegetación nativa (Domínguez-Vega *et al.*, 2017). Aunado a que estos ecosistemas (el bosque seco) son uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial, lo que implica que los escorpiones también se encuentran en peligro; debido a lo anterior el escorpión es considerado por las leyes mexicanas como “amenazada”, con excepción de *H. charlesbogerti*, el cual está en verdadero “peligro de extinción” (Domínguez-Vega *et al.*, 2018).

Beaumont y Hughes (2002) sugieren que los efectos del cambio climático no ejercerán las mismas presiones en todos los taxones, ni en todas las zonas geográficas, sino que más bien esto dependerá de la tolerancia fisiológica de cada

organismo. En este caso los organismos poiquilotermos son particularmente sensibles, puesto que cambios en la temperatura pueden afectar procesos biológicos tales como tiempo de exposición, lo cual afectaría el tiempo de reproducción y afectar negativamente las poblaciones (Díaz de la Vega, Lara y Méndez, 2014).

2.12 Cambio climático

El cambio climático afecta a los organismos en todos los biomas y ecosistemas a diferentes escalas (Sinervo *et al.*, 2010; Puga *et al.*, 2020). Con el cambio climático la diversidad de climas puede verse modificada, así como la composición de los ecosistemas que incluirían alteraciones en la distribución, fenología y aumento de riesgo de especies en peligro de extinción (Vale, Alvez y Lorini, 2009). Desafortunadamente en años recientes se ha observado que los niveles de escorrentía anuales han venido reduciéndose desde 1980, acompañado de reducciones medianamente significativas en la precipitación, esto en los últimos años ha generado que las temporadas secas sean más prolongadas a causa del cambio climático (Hidalgo *et al.*, 2013). Mientras que en el periodo de 1901 al 2018 se ha observado un incremento en la temperatura global de 1.1 °C y considerando que las emisiones producidas no reducirán hasta el final del siglo, las estimaciones futuras indican un incremento potencial de la temperatura cercano a 4.8 °C para el 2100 (Field *et al.*, 2014; IPCC, 2018).

En los organismos ectotermos como los lepidosaurios muchos aspectos de su historia de vida se encuentran estrechamente influenciados por la variación en la temperatura ambiental, convirtiéndolos en excelentes modelos para evaluar el potencial efecto del cambio climático en los ectotermos terrestres (Diele-Viegas y Rocha, 2018). Los lepidosaurios se verán afectados negativamente por el cambio climático, es probable que en un pasado los lepidosaurios fueran capaces de adaptarse a los cambios climáticos naturales que ocurren durante largo periodo de tiempo, pero es probable que ahora estén en peligro debido a la rápida variación de la temperatura (Diele-Viegas *et al.*, 2020).

2.13 Modelado de distribución espacial

Actualmente, el modelado de distribución espacial se ha convertido en una de las herramientas más poderosas para los biogeógrafos e investigadores en conservación, lo que ha permitido examinar con mayor precisión el rango de las especies sobre la Tierra (Timaná y Cuentas, 2015). Los modelos de distribución son representaciones cartográficas de la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar dicha representación (Mateo, Felicísimo y Muñóz, 2011; Timaná y Cuentas, 2015).

Los modelos de distribución se generan usando dos tipos de fuentes de información: los datos de presencia o ausencia de las especies que se desea modelar y las variables descriptoras que definirán el espacio ambiental, donde se distribuirá en el espacio geográfico (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). Sin embargo, los trabajos relacionados a exponer los datos de ausencia son escasos o inexistentes en algunos casos particulares (*Ibidem*). Por lo que generalmente se emplean modelos que utilicen únicamente datos de presencia (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011; Cartaya *et al.*, 2016). Una de las estrategias de selección más utilizadas es trabajar con un set de variables bioclimáticas predefinidas, como es el caso de las 19 variables bioclimáticas disponibles en la base de datos global de superficies climáticas WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017).

Es necesario ser muy cauteloso durante la realización de modelos de distribución espacial, ya que la fiabilidad de los modelos puede verse afectada por sesgos como las falsas ausencias en zonas insuficientemente muestreadas y distribuciones sesgadas cuando los registros ocurren cerca de vías de acceso (Varela *et al.*, 2014). Por lo que el área estimada puede ser sensible a los errores en los datos de calibración, sobre todo si estos contienen falsas presencias fuera del rango real de la especie utilizando puntos fuera del nicho fundamental (condiciones ambientales muy diferentes de las condiciones reales de presencia de la especie), de igual forma el número de variables que se incluyen en los modelos afecta a las predicciones finales (Varela *et al.*, 2014). Pese a estas limitaciones, las modelaciones de distribuciones ha demostrado sus capacidades en campos difíciles de abordar con otras técnicas, como

la predicción de localizaciones de especies aún no descritas, la distribución de especies invasoras, las distribuciones pretéritas de especies, o la previsión de los impactos potenciales del cambio climático en la distribución de las especies (Varela *et al.*, 2014).

Los modelos de distribución de especies representan una información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios (Mateo, Felicísimo y Muñoz, 211). Por lo tanto, estos modelos deben de considerarse como un acercamiento útil y mejorable, y como una herramienta aplicable a otros problemas actuales como, por ejemplo, la previsión de los potenciales impactos del cambio climático en la distribución de las especies (Pearson y Dawson, 2004; Mateo, Felicísimo y Muñoz, 2011)

En cuanto a técnicas de modelación pueden distinguirse cuatro grandes familias: a) las relacionadas a modelos estadísticos de regresión como los Modelos Lineales Generalizados (GLM) y Modelos Aditivos Generalizados (GAM); b) los métodos de clasificación como Random Forest (RF), Boosted regression trees (BRT); c) los métodos jerárquicos (BIOCLIM, ENFA) y d) aquellos basados en algoritmos específicos como MaxEnt. En los últimos años las técnicas basadas en algoritmos específicos como lo es MaxEnt han tomado fuerza en el campo del modelamiento de especies (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011; Timaná y Cuentas, 2015; Mejía y Abad, 2018; Giermanoski, Ryan y Latella, 2018).

2.14 MaxEnt

MaxEnt (Máxima Entropía) es un programa que permite analizar la relación que existe entre la especie y las diferentes variables ambientales que determinan el entorno que generan la idoneidad de hábitat para una especie (Cartaya, Anchundia y Mantuano, 2016). Este programa genera modelos que facilitan la determinación de la distribución espacial con base en los nichos ecológicos (Rocha, 2018).

En Maxent la distribución de los datos respecto a las variables pueden desplazarse significativamente cuando se incorporan sesgos, y consecuentemente la respuesta del modelo cambiará, y el resultado obtenido será peor, por el mismo motivo cabe esperar

que maxent no sea muy sensible a los errores (Varela *et al.*, 2014). Por lo que resulta conveniente tener en cuenta la distribución de todos los puntos a la hora de calibrar sus parámetros, de esta manera un único punto localizado fuera del rango no debería modificar el resultado final, a pesar de esto resulta ser un método robusto ante datos que contengan tanto sesgos como errores (Varela *et al.*, 2014).

La idea básica de MaxEnt es la de estimar una distribución de probabilidad usando aquella distribución más uniforme (Mejía Tonón y Abad, 2018). Funciona implementando el principio de máxima entropía (medida de la cantidad de opciones que existen en la selección de un evento), la cual busca encontrar la distribución con la mayor uniformidad posible, dadas las limitaciones impuestas por la información disponible sobre la distribución observada (puntos de colecta) de las especies y las condiciones ambientales en el área de estudio (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). MaxEnt logra resultados robustos en términos de la proyección espacial de la distribución, especialmente cuando se cuenta con pocos registros de presencia (Martínez, 2010; Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011). Además de esto, MaxEnt genera sus propias ausencias, denominadas “Background” por lo cual no es necesario introducir externamente datos de ausencia en el programa (Mateo *et al.*, 2011).

III. ANTECEDENTES

Bogert y Martín Del Campo (1956) mencionan que las especies del género *Heloderma* no son totalmente nocturnos, aunque la actividad diurna se encuentra restringida principalmente a periodos fríos; a pesar de que *Heloderma* habita en regiones cálidas no son termofílicos (que requieren temperaturas elevadas) en comparación con muchos otros lacértidos. Observaron a tres individuos de *H. suspectum* durante cuatro meses en una cámara térmica bajo condiciones de laboratorio. Demostrando que el límite crítico máximo de tolerancia es de 44° C, punto en el que el individuo muestra parálisis total del cuerpo y respiración acelerada. Determinaron también que el límite corporal tolerado voluntariamente es de 33.7° C, mientras que la media para la actividad normal es de 28.7° C (con una preferencia marcada entre los 29 y 30° C). Por otra parte, la temperatura mínima tolerada presentada en los individuos es de 24.2° C.

Uno de los trabajos ecológicamente más relevantes sobre la ecología de los helodermátidos es el realizado por Beck y Lowe (1991) en la estación biológica Chamela (EBCH), Jalisco. En donde durante cuatro años monitorearon 15 individuos de *H. horridum* por medio de telemetría. Observaron que a menudo los individuos se trasladaron por las pendientes y el fondo de pequeños desagües que recorren los bosques. Aunque se trasladaron muy despacio (un promedio de 3.5 m/min), se desplazaron una distancia aproximada de 25.3 km a lo largo del año; con cinco individuos ocupando un rango de hábitat de 21.6 ha. Observaron que el punto máximo de actividad ocurre en la tarde a partir de las 16:00 hasta las 20:00 h y en la mañana desde las 07:00 hasta las 10:00 h, llegando en un año a estar activos en superficie menos de 150 h, pasando un 95% de su tiempo en las madrigueras. Mencionan que la temperatura fue significativamente más baja durante la temporada de lluvias en comparación con la temporada de seca. Manteniendo una temperatura media de 19.9 °C en diciembre y 28.5 °C en julio dentro de las madrigueras, mientras que la

temperatura durante la actividad osciló entre los 22.5 a 36.0 °C, con un promedio de 29.5 ± 3.2 °C.

La actividad como la temperatura corporal se ven influenciados por la estacionalidad, al final de la temporada de seca e inicios de la temporada lluviosa los individuos se muestran más activos, llegando a tener una temperatura corporal promedio de 29.5°C, la cual puede ser inferior durante la temporada de lluvias (Beck y Lowe, 1991). Los individuos salen a la superficie después de la lluvia, posiblemente a causa de que la temperatura del aire es inferior al terminar las lluvias (Beck y Lowe, 1991). Observaron también que la temperatura corporal se veía afectada por la temperatura de las madrigueras, de manera que adquirirían la temperatura de los nuevos refugios, sin embargo, la temperatura corporal se encuentra más relacionada con la temperatura del aire y la del suelo (Beck y Lowe, 1991).

Beck y Jennings (2003) investigaron el uso de hábitat de ocho individuos de *H. suspectum* por medio de radiotelemetría durante diez años, con la finalidad de determinar cómo estos responden a la variación temporal y espacial en la disponibilidad y calidad de los refugios, la preferencia por sitios específicos y el papel que estos juegan en la ecología de estos reptiles. Observaron que existe selectividad en las madrigueras utilizadas con base a las características que estas poseen (orientación de la madriguera, tipo de suelo, profundidad y presión de vapor), en la mayoría de los casos los individuos usaron madrigueras preferentemente rocosas y profundas (55 cm) con presiones de vapor con un promedio de 0.253 kPa. Variando la orientación y profundidad de las madrigueras conforme las distintas estaciones, encontrándose mayormente orientados hacia el sur y siendo generalmente más profundas durante el invierno, otoño y veranos secos.

Durante el verano los refugios seleccionados fueron más fríos y húmedos, mientras que los seleccionados durante el invierno fueron más cálidos. Mencionan también que es habitual el uso compartido de las madrigueras con otros miembros de la especie, teniendo una mayor presencia en sitios con una mayor disponibilidad y calidad de refugios. En conclusión, Beck y Jennings, (2003) mencionan que las madrigueras son seleccionadas específicamente por sus estructuras y características

microambientales, por lo que entender la importancia ecológica y rol de las madrigueras en la historia natural de los organismos puede tener consecuencias importantes en la conservación.

Domínguez-Vega *et al.*, (2012) realizaron un trabajo sobre la distribución potencial de *H. horridum* e identificaron las zonas prioritarias para la conservación de esta especie. Es importante señalar que en este estudio ellos englobaron a (*H. exasperatum*, *H. alvarezii* y *H. charlesbogerti* como subespecies de *H. horridum*). Utilizaron registros desde 1990 hasta 2010 a través de bases de datos y registros visuales en México y Guatemala, sumado a 15 variables ambientales para la elaboración de los modelos usando una resolución de 1 km².

Determinaron que *H. horridum* ocupa una distribución de 370,474 km², distribuyéndose en los estados de Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Durango, Nayarit, Colima, Zacatecas, Aguascalientes, Guanajuato, Michoacán, Guerrero, Estado de México, Morelos, Puebla, Oaxaca, Chiapas y el Valle Motagua en Guatemala. Sin embargo, la distribución dentro de las ANP's corresponde únicamente a 5,576 km² lo cual representa un 1.5% de la distribución potencial. Las variables más importantes que determinan la distribución corresponden a cobertura de suelo desnudo, porcentaje anual de precipitación durante la temporada seca, cobertura de vegetación perenne, porcentaje de precipitación anual durante la temporada lluviosa y precipitación mínima durante la temporada lluviosa.

Ariano-Sánchez y Salazar (2015) observaron durante dos años los ámbitos hogareños y patrones de movimiento de 32 individuos de *H. charlesbogerti* en el valle de Motagua, Guatemala. El tamaño del ámbito hogareño se determinó por el método de Kernel, con la ayuda de data loggers registraron aspectos térmicos de la especie. En sus resultados observaron que el ámbito hogareño es de 55.5 ± 73.3 ha, aunque el tamaño del ámbito hogareño varía con la estacionalidad, siendo más grande en la época lluviosa (94.3 ± 121 ha) en comparación con la época seca (16.6 ± 25 ha). *H. charlesbogerti* presentó una mayor actividad durante los meses de junio y octubre, mostrando una disminución de actividad a medida que la temporada de lluvia decrecía.

Asimismo, observaron que la temperatura es un factor importante para la incubación de los huevos, puesto que el promedio de incubación en los nidos fue de $26.4 \pm 1.1^{\circ}\text{C}$, con un promedio de humedad relativa de $82.2 \pm 9.8\%$. Los resultados generados durante este estudio pueden ser utilizados para la generación de futuros programas de conservación de *H. charlesbogerti* y su hábitat, debido a los requerimientos de esta especie (uso de hábitat y vegetación) puede ser considerada como una especie sombrilla (Ariano y Salazar, 2015).

Domínguez *et al.*, (2017) analizaron durante tres años por medio de avistamientos y entrevistas, la frecuencia de observaciones y cacería de *H. horridum* con el objetivo de cuantificar y analizar la relación existente entre la frecuencia de observación-cacería y la estructura del hábitat. Generaron entrevistas a personas adultas en siete localidades del centro y sur de México (Arcelia, Malinalco, Nanchititla, Tetecala, Tuxtla Gutiérrez, Villa flores y Yautepec). Determinaron que los pobladores presentan aversión hacia los individuos, generando una frecuencia de caza del 50 % debido a la idea de que estos animales son potencialmente peligrosos para los pobladores.

Mencionan que la localidad de Tuxtla Gutiérrez presenta la frecuencia de avistamiento más baja y de acuerdo a las entrevistas no encontraron relaciones significativas entre los avistamientos y la cacería. El análisis mostró diferencias ambientales significativas entre las localidades con diferente intensidad de eventos de observación, concluyendo que los avistamientos de *H. horridum* son más comunes en ambientes homogéneos; ocurriendo en áreas de bosque tropical seco dominado por vegetación nativa.

IV. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Se sabe que el cambio climático puede llegar a afectar en los reptiles la fenología reproductiva, modificar la distribución e incluso causar la extinción local de sus poblaciones (López y Macip, 2011; Mateo *et al.*, 2011; Timaná y Cuentas, 2015). Dentro de este grupo, los helodermátidos son particularmente sensibles a los cambios en la temperatura del ambiente (Beck y Lowe, 1991; Beck y Jennings, 2003; Aranda-Coello *et al.*, 2019). Actualmente, los mapas de distribución en los que se representa a *H. alvarezii* no son específicos para la especie, sino que se engloba como una subespecie de *H. horridum*, integrando así la distribución de diferentes especies en una sola. Es por ello que no existe información que represente la extensión de la distribución potencial de *H. alvarezii*, ni los cambios que puedan ocurrir en su distribución bajo los efectos del cambio climático, incluso dentro de la IUCN no se encuentra representada la distribución de la especie.

V. JUSTIFICACIÓN

Debido a que se desconocen diferentes aspectos de la biología y conservación de *H. alvarezi*, la importancia de conocer su distribución potencial y los efectos que el cambio climático pueda ejercer sobre esta en los años 2050 y 2070 radica en que la información generada puede ser de utilidad para identificar el nivel de riesgo que esta especie presente y así ejercer estrategias para su conservación. Debido a esto, es importante realizar estudios que coadyuven a incrementar y mejorar el conocimiento actual que se tiene de *H. alvarezi*. Conocer la distribución potencial representara una herramienta importante que permita entender cómo ocurren los cambios espaciotemporales en el patrón de distribución, mejorando así planes de manejo para la conservación de *H. alvarezi*.

VI. OBJETIVOS

6.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar los efectos a futuro del cambio climático en la distribución potencial de *Heloderma alvarezi*

6.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Estimar la distribución potencial de *H. alvarezi*
- b) Identificar las variables ambientales que predicen de manera más efectiva la probabilidad de presencia de *H. alvarezi*.
- c) Comparar la distribución potencial de *H. alvarezi* con las áreas naturales protegidas donde habita y el impacto antropogénico en su distribución
- d) Proyectar los efectos del cambio climático en la distribución potencial de *H. alvarezi* para los años 2050 y 2070.

VII. ÁREA DE ESTUDIO

Heloderma alvarezii habita en la depresión central de Chiapas y hasta la zona limítrofe con Guatemala (Ramírez y Guichard, 1989). Así mismo Campbell y Vannini (1988), indican la probabilidad de *H. alvarezii* entre el Istmo de Tehuantepec y Chiapas. Sin embargo, la información bibliográfica sobre la integración de estas dos especies es inconclusa (Reiserer, Scuett y Beck, 2013). Por lo que se tomó en cuenta las ecorregiones de selvas cálido-secas y sierras templadas del Sureste de México y oeste de Guatemala, dentro de las cuales se encuentra la Depresión Central de Chiapas (Figura 3).

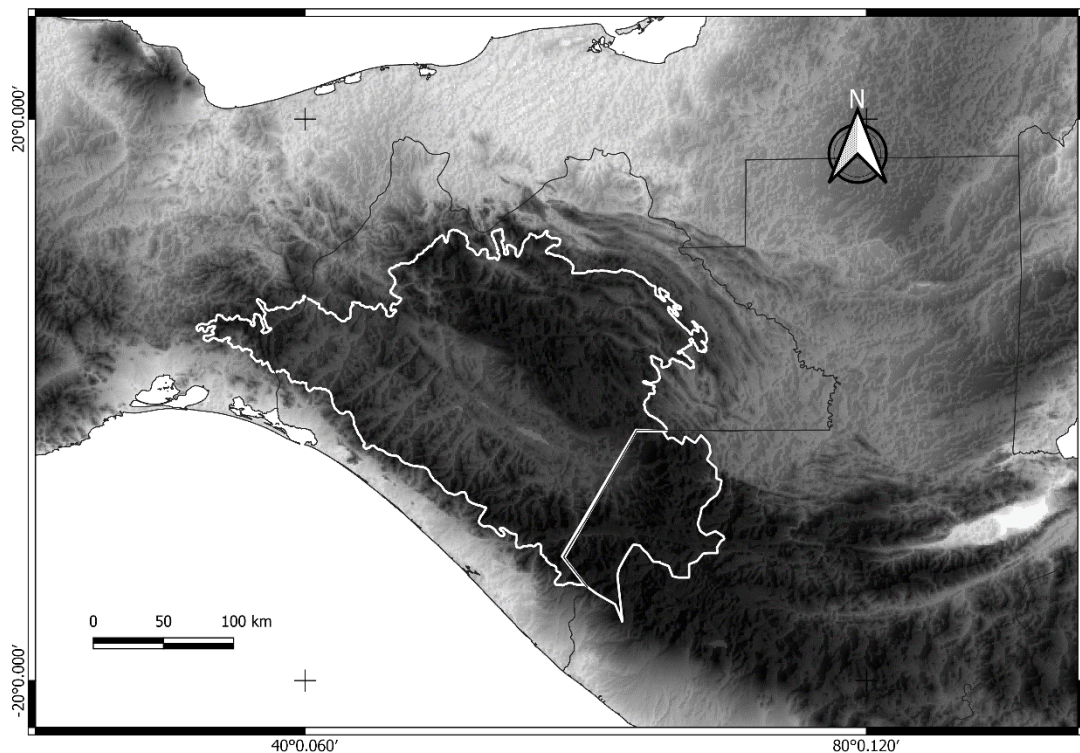


Figura 3. Área de Estudio considerada para la elaboración del modelo de distribución potencial.

Las selvas cálido-secas son comunidades vegetales dominadas por árboles pequeños que pierden sus hojas durante la época seca del año. Son propias de climas cálidos con lluvias escasas. Tienen una diversidad única con gran cantidad de

especies endémicas. Se ubican en zonas muy frágiles y en condiciones climáticas que favorecen la desertificación. Se desarrolla en clima seco con temperatura mínima extrema de 0° en los días más fríos, pero en promedio varían entre 20 a 29°C. La precipitación varía entre los 300 y 1,200 mm (1,800 como máximo) de lluvia con 5 a 8 meses secos entre diciembre y mayo. A pesar de estar en un clima seco, la franja de territorio que ocupa no es tan seca como las grandes planicies del norte (CONABIO, 2020)

Por otra parte las sierras templadas son comunidades dominadas por árboles altos mayormente pinos y encinos acompañados por otras varias especies habitan en zonas montañosas con clima templado a frío. Se desarrollan en zonas con temperaturas promedio entre 12 y 23°C, aunque en invierno la temperatura puede llegar debajo de los cero grados. Son ecosistemas de subhúmedos a templado húmedos, con una precipitación anual entre 600 y 1,000 mm. Crecen sobre suelos muy variados desde limosos a arenosos y moderadamente ácidos, por lo general con abundante materia orgánica y hojarasca (CONABIO, 2020).

VIII. MATERIALES Y MÉTODO

8.1 Registro de la especie

Se generó una base de datos en el programa Excel dentro del paquete Microsoft Office (2013) con formato .csv (texto delimitado por comas) en la cual se depositó la totalidad de los registros de presencia de la especie. La tabla se conformó por seis columnas: a) nombre de la especie; b) longitud; c) latitud; d) fecha del registro; e) localidad y f) fuente del registro. Los registros de presencia se obtuvieron de bases de datos en línea como los son GBIF (www.gbif.org), Naturalista (www.naturalista.mx), VertNet (www.vertnet.org), HerpNet (www.herpnet.org) y en publicaciones científicas en las cuales se registró la presencia de la especie (Ariano-Sánchez, 2013). La información obtenida fue procesada en el software Wallace 1.0.6.1 con la finalidad de descartar los registros fuera de la posible zona de distribución (ubicados en el mar, fuera de la distribución conocida o en otros países). Se eliminaron además todos aquellos registros que se encontraban a una distancia <1 Km entre sí, ya que de esta forma se impedirá que se forme un sesgo de presencia en las capas climáticas las cuales se encontraron a una resolución de 1 Km².

8.2 Variables ambientales

Los datos que se ingresaron para la realización de los modelos de distribución son un conjunto de diferentes variables físicas y ambientales, las cuales son necesarias para determinar la distribución geográfica de la especie en estudio. Para la modelación climática se obtuvo la información de WorldClim-Global Climate Data publicada en enero del 2020 (WorldClim, 2020), la información obtenida constó de 19 variables ambientales (Cuadro 2) que van desde los años 1950-2000 a una resolución de 30 segundos de arco. Siguiendo las recomendaciones de Cruz-Cárdenas et al., (2014) y Elith et al., (2011) se realizó un análisis para eliminar la autocorrelación entre variables y de esta manera evitar la inestabilidad en el modelado. La selección de las variables

se realizó por medio del programa ArcMap 10.5, eliminando así las variables que se encuentran fuertemente correlacionadas entre sí. Todas las capas utilizadas, tanto para la selección de variables como para la realización del modelo se recortaron a nivel ecorregión, abarcando las selvas cálido-secas y sierras templadas del Sureste de México y oeste de Guatemala.

Cuadro 2. Tabla con las 19 variables ambientales obtenidas de WorldClim utilizadas para el modelaje de distribución potencial.

Acrónimo	Descripción de la variable
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango medio diurna (media mensual de máxima temperatura-mínima temperatura)
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) x 100
BIO4	Temperatura estacional (Desviación estándar x 100)
BIO5	Temperatura máxima del mes más caliente
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura media del estado más húmedo
BIO9	Temperatura media del estado más seco
BIO10	Temperatura media del estado más caliente
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO18	Precipitación del trimestre más cálido
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

8.3 Modelado e identificación de las variables

Para la elaboración de modelos de distribución se utilizaron los programas Wallace 1.0.6.1 (Kass et al., 2018) con soporte en R y MaxEnt 3.4.1 (Phillips, Anderson y Schapire, 2006), ya que su modelo de predicción es mejor en comparación a otros métodos, como BIOCLIM y DOMAINE (Pliscoff y Fuentes-Castillo, 2011) debido a su fuerte base estadística para discriminar vacíos en el espacio de análisis, además que se ha demostrado que este resulta muy eficiente en el modelamiento espacial de especies cuando hay un número limitado de puntos de colecta (Elith *et al.*, 2011; Timaná y Cuentas, 2015).

La información ingresada en ambos programas determinó la relación que existe entre las variables ambientales y los registros de presencia. Las variables climáticas funcionaron como un sistema de calibración para proponer un modelo probabilístico entre la presencia de la especie y el clima. Debido a esto la base de datos con registros de presencia se trabajó de dos maneras diferentes. En el programa Wallace se realizó una partición espacial dividiendo los registros en cuatro grupos, mientras que en MaxEnt un 90 % de los datos se utilizaron como puntos de entrenamiento para la construcción del modelo, mientras que el 10 % restante se utilizaron como puntos de evaluación del modelo.

En MaxEnt se generaron un total de 30 réplicas, mientras que en Wallace se generaron un total de 25 con múltiplos de regularización que van de 0.5 a 2.5. En ambos casos se utilizó un formato de salida Cloglog y deshabilitando la opción “Do Clamping” debido a que de esta forma se evitan extrapolaciones o acotaciones artificiales en los valores externos de las variables ecológicas (Elith *et al.*, 2011). Con la finalidad de identificar las variables que más influyen en la elaboración de los modelos, se habilitaron las opciones “Create Response Curves” y “Do jackknife to measure variable importance”.

Al análisis realizado se aplicó la prueba de Jackknife con la finalidad de determinar la distribución relativa de cada variable a los modelos generados y de esta manera medir la importancia de cada variable. Esta evaluación expresa los resultados

con una medida conocida como “ganancia”, la cual evidencia los requerimientos ecológicos de la especie (Ibarra-Montoya *et al.*, 2012). El valor de este resultado es importante debido a que puede determinar el área de distribución potencial (*Ibidem*). En la prueba de Jackknife se crearon un conjunto de modelos en los cuales, en cada oportunidad se excluyó una variable y se creó un modelo con las remanentes. De esta manera se creó un modelo usando cada variable de manera aislada; adicionalmente se creó un modelo utilizando todas las variables, estos resultados son expresados en una gráfica (Phillips, 2017).

Para estimar la capacidad de predicción de cada modelo se analizó el área bajo la curva (AUC), el cual es el parámetro más utilizado para evaluar la capacidad de predicción de los modelos generados por MaxEnt y es equivalente al estadístico U de Mann-Whittney (Mateo *et al.*, 2011; Santillan, 2013). En esta prueba se puede observar la capacidad de discriminación de una presencia (sensitividad) y la capacidad de discriminación de una ausencia (especificidad). El valor de AUC se encuentra comprendido entre 0 y 1; un valor de 1 indica que todos los casos se han clasificado correctamente y uno de 0.5 que el modelo no es diferente de clasificar los casos al azar; valores menores a 0.5 indican que el modelo es deficiente ya que clasifica erróneamente más casos al azar (Felicísimo y Muñoz, 2011; Mateo *et al.*, 2011; Santillan, 2013).

De esta manera se eligió el modelo que presentó el valor estadístico de AUC más alto. Los mapas obtenidos se exportaron al programa QGIS 3.6.3 en donde se generaron los mapas finales de distribución potencial, Mejía, Tonón y Abad, (2018) propone realizar una reclasificación (Reclass), para la cual se utilizó el valor del “10 percentile training presence” obtenido en el modelo de distribución actual, de esta manera se representaron los valores con el nicho climático óptimo para la presencia de la especie en un sistema binario indicando el área no óptima (0) y el área óptima (1).

8.4 Modelación del impacto del cambio climático en la distribución de *H. alvarezi*

En la elaboración de los mapas actuales de distribución se utilizaron variables climáticas actuales que comprendieron desde el año 1970 al 2000, mientras que en los escenarios a futuro se utilizaron las variables ambientales de los años comprendidos entre 2041 a 2060 y para el 2061-2080 a una resolución de 2.5 minutos de arco. Para la selección de los datos climáticos futuros se utilizó la información proporcionada por WorldClim-General Circulation Models (GCM), la cual facilita información climática que contiene datos del modelo. Se utilizaron los modelos MIROC 6 con un forzamiento radiativo de 4.5 y 7.0 W/m², el primero de ellos comprendió proyecciones optimistas, mientras que el segundo comprendió proyecciones pesimistas (Mejía, Tonón y Abad, 2018).

Los modelos obtenidos se interpretaron con base en cuatro posibles situaciones: a) áreas de alto impacto: áreas en las que la especie probablemente ocurra en las condiciones climáticas actuales, pero que dejarán de ser adecuadas en el futuro; b) áreas por fuera del nicho realizado: áreas que no son adecuadas, ni con las condiciones actuales ni con las condiciones futuras; c) áreas de bajo impacto: áreas que la especie probablemente ocurra tanto en las condiciones climáticas actuales, como en las condiciones climáticas futuras; y d) nuevas áreas adecuadas: áreas en las que la especie tendría probabilidades de ocurrencia, pero que no son idóneas para la ocurrencia natural en las condiciones actuales (Mejía, Tonón y Abad, 2018).

IX. RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 56 registros de presencia, de los cuales tras la depuración se utilizaron únicamente un total de 27 registros para la realización de los modelos (Figura 4), un 10% de estos registros fueron utilizados para la validación (Random Test Percentage), mientras que el 90% restante fue usado para la modelación.

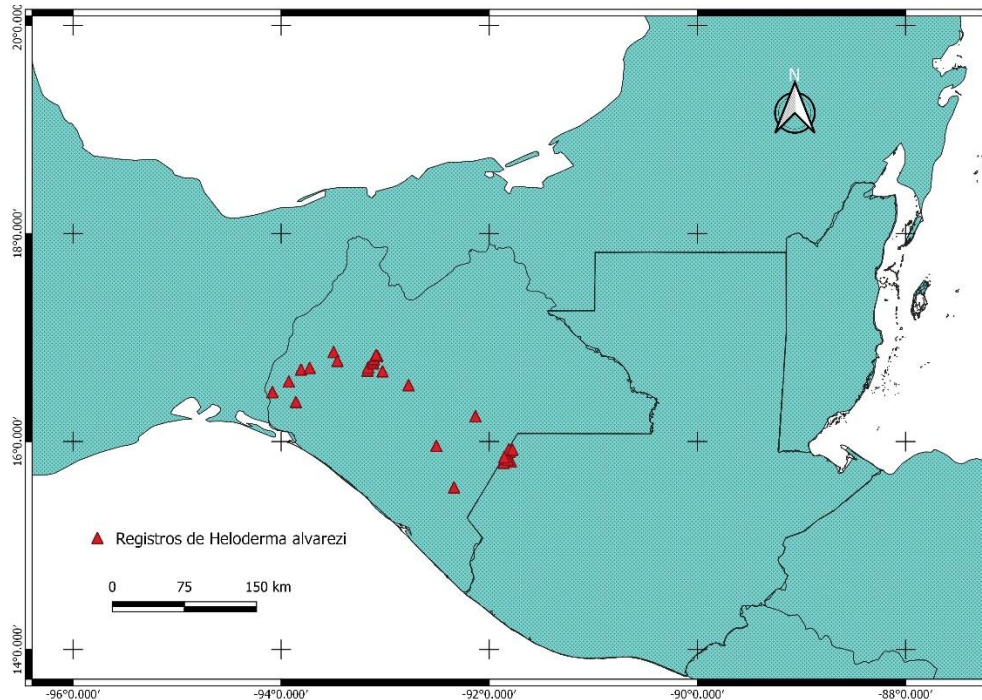


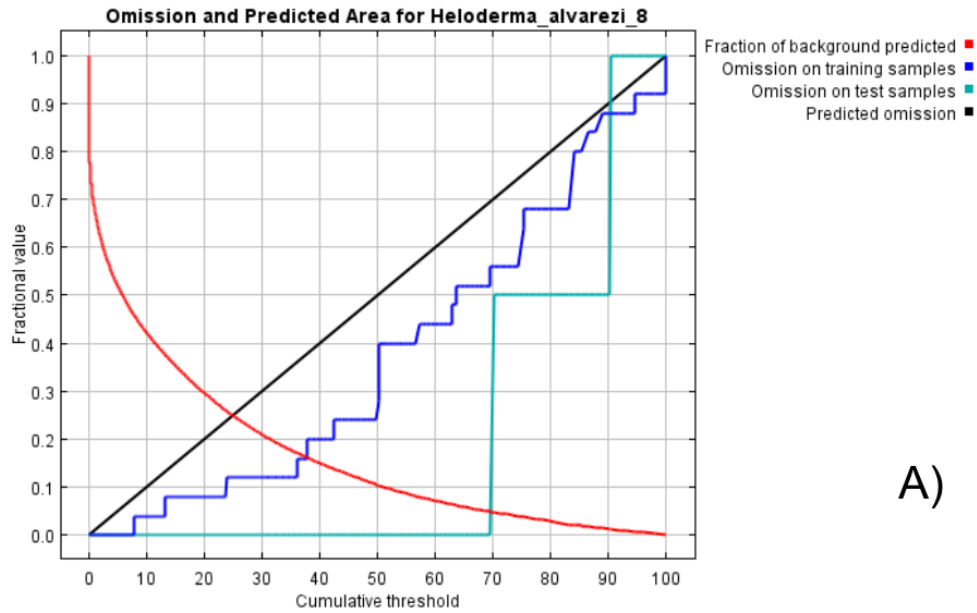
Figura 4. Registros de *Heloderma alvarezii* presencia utilizados para la realización del modelado de distribución potencial.

De acuerdo con los resultados obtenidos mediante el análisis de correlación de Pearson para eliminar a las variables que se encontraban correlacionadas entre sí, se seleccionaron únicamente las variables Bio2, Bio3, Bio4, Bio10, Bio15, Bio17 y Bio18 (Cuadro 3) las cuales fueron utilizadas para la construcción de los modelos.

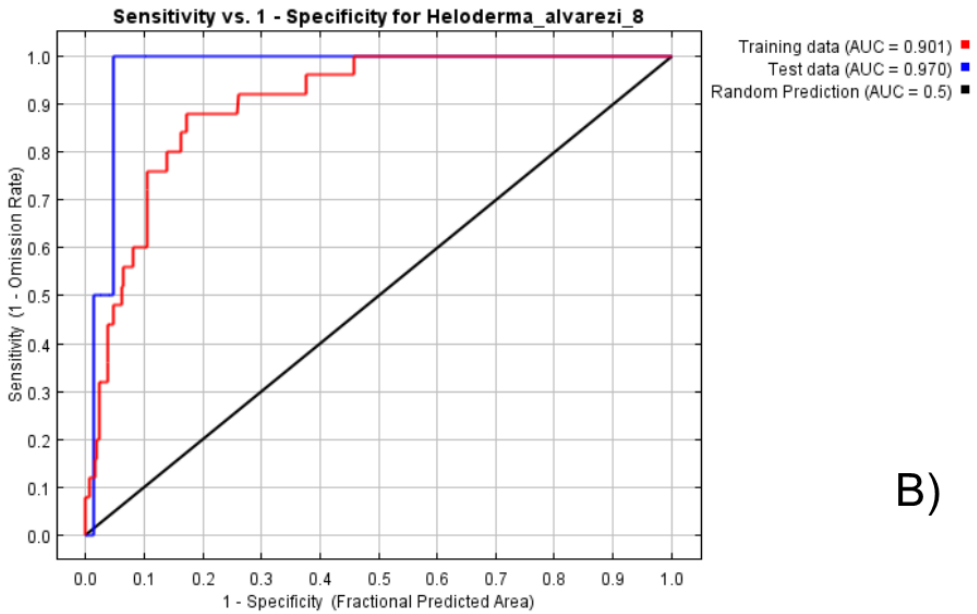
Cuadro 3. Variables ambientales utilizadas para la realización del modelo de distribución potencial.

Variable	Porcentaje de contribución	importancia de la permutación
Temperatura media del trimestre más cálido	31.1	34.2
Estacionalidad de precipitación	30	4.7
Precipitación del trimestre más seco	20.9	46.2
Rango diurno medio	15.4	12.6
Isotermalidad	1.9	0.2
Estacionalidad de temperatura	0.7	1.9
Precipitación del trimestre más cálido	0.1	0.3

Se generaron un total de 55 réplicas, de las cuales se optó por seleccionar el modelo 8 realizado por MaxEnt, debido a que este fue el más indicado por tener un valor estadístico cercano a 1 (0.970) en la prueba de entrenamiento AUC (Figura 5 b). Esto indica que los datos fueron clasificados de forma correcta y que es factible identificarlo como un modelo con alta significancia estadística.



A)



B)

Figura 5. Gráfica del área de omisión y predicción del modelo 8 de los 55 modelos generados (a), y valor del área bajo la curva (AUC) (b).

En el análisis de omisión/comisión (Figura 5 a) se observa como la omisión de prueba y entrenamiento varían con la elección del umbral acumulativo, de esta manera se obtuvo un modelo en el cual la omisión sobre las muestras predicha es baja, dejando únicamente un registro fuera del área de distribución predicha, generando así

un modelo robusto. Adicionalmente en la omisión de prueba se observa un ligero ajuste con la omisión de entrenamiento; con lo que puede observarse que existe un buen ajuste en la omisión de muestras de entrenamiento, manteniéndose cercano a la omisión prevista.

Con el fin de estimar que variables son importantes para determinar de manera más efectiva la distribución de la especie, se realizó la prueba de Jackknife (Figura 6), creando un modelo de manera que cada variable es evaluada de manera aislada; adicionalmente se creó un modelo utilizando todas las variables. Puede observarse que las variables Bio10, Bio15, Bio17 y Bio2 permitieron un buen ajuste del modelo. Siendo las variables Bio10 (Temperatura media del trimestre más cálido) y Bio15 (Estacionalidad de precipitación) las que predicen de manera más efectiva la probabilidad de presencia de *H. alvarezii* (Cuadro 3).

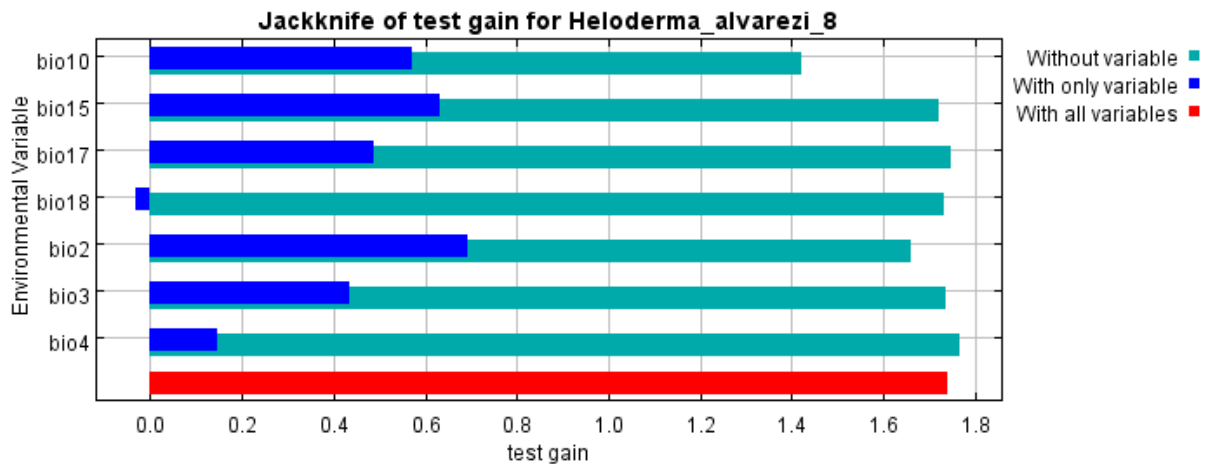


Figura 6. Análisis de la prueba de jackknife para determinar la importancia de cada variable en la predicción de la distribución.

Las curvas de respuesta generadas indican que dentro de la variable Bio10 (Temperatura media del trimestre más cálido) los sitios con rangos de temperatura que oscilan entre los 28 y los 30°C son aquellos que presentan las condiciones apropiadas para albergar a la especie, observándose un rango de temperatura estrecho en la

selección de los lugares habitables; siendo la temperatura media del trimestre más cálido la variable que predice de mejor manera la probabilidad de presencia de *H. alvarezii* debido al gran porcentaje de contribución (Cuadro 3) sobre el modelo. Así mismo se observó que los niveles de precipitación óptimos correspondientes a Bio15 (Estacionalidad de la precipitación) se encuentran entre los 110 y 120 mm, a medida que los niveles de precipitación disminuyen, también lo hace la probabilidad de que la zona tenga las condiciones óptimas para albergar a la especie (*i. e.* a menor precipitación existe menos probabilidad de presencia de *H. alvarezii*).

Por otra parte Bio17 (Precipitación del trimestre más seco) sugiere que el rango de precipitación en esta temporada es muy específico, limitándose a los 50 mm, demostrando así que la precipitación juega un rol importante para conformar las áreas idóneas para que la especie pueda estar presente. Por el contrario, variables como la Isotermalidad, Temperatura estacional y Precipitación del trimestre más cálido (Bio3, Bio4 y Bio18 respectivamente) tienen un porcentaje de contribución muy bajo hacia el modelo, incluso cuando son utilizados de manera independiente.

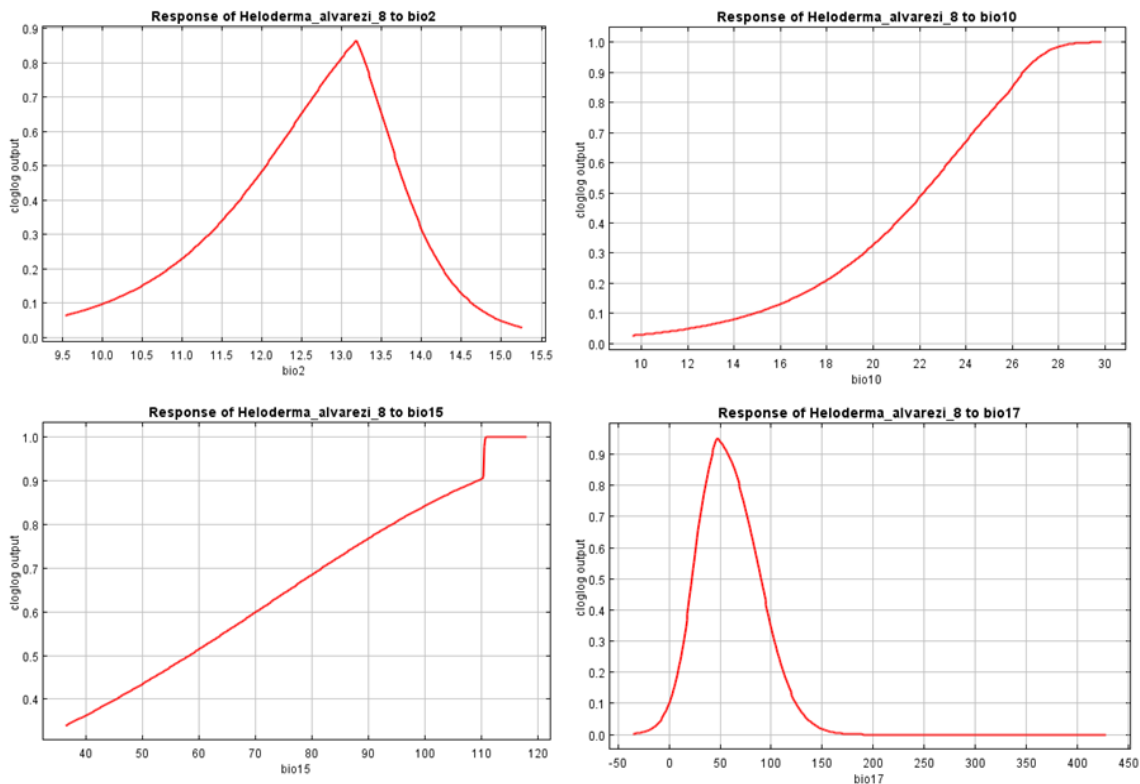


Figura 7. Curvas de respuestas de las variables con alto porcentaje de contribución en la elaboración del modelo.

Con base a la especificidad de los rangos de cada una de las características ambientales, los mapas resultantes sugieren una distribución potencial predominante de la especie en los valles de la Depresión Central de Chiapas y su continuación con la zona limítrofe oeste de Guatemala (Figura 8). Anteriormente se han confirmado registros de presencia de *H. alvarezii* en estas regiones, principalmente en zonas con vegetación conformada por selvas bajas caducifolias. El mapa representado indica las condiciones climáticas óptimas de presencia de *H. alvarezii* en los cuales los colores cálidos indican una alta probabilidad de presencia, disminuyendo a medida que los colores se van acercando al color azul.

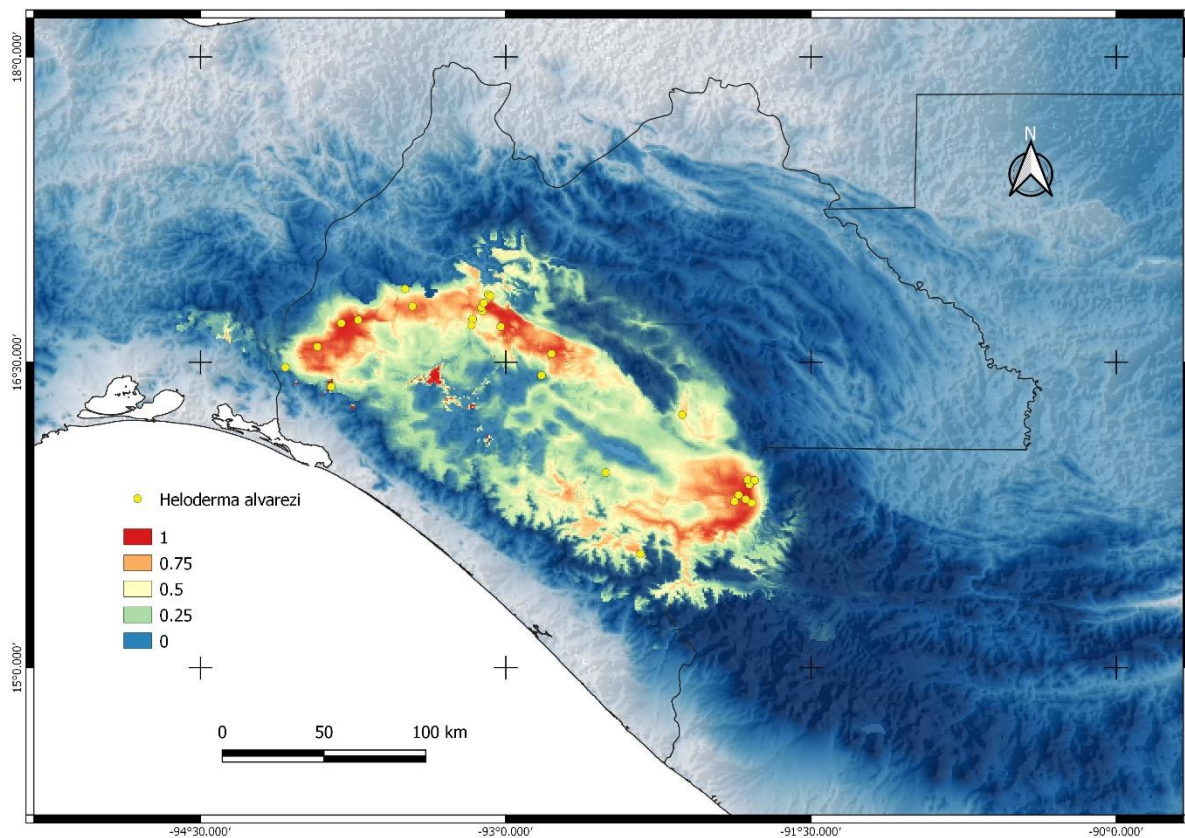


Figura 8. Mapa de probabilidad de ocurrencia de *H. alvarezii*.

Se obtuvo un mapa reclasificado de 0 a 1, en el cual se presenta la distribución potencial de *H. alvarezii* (Figura 9), la cual ocurre principalmente en zonas con elevaciones que oscilan entre los 400 hasta los 1600 msnm, siendo esta última en una menor medida. Gran parte de la distribución de *H. alvarezii* se encuentra dentro de la Depresión Central de Chiapas y su continuación con la zona de Huehuetenango en Guatemala, albergándose principalmente en zonas que van desde los 500 a los 1 000 msnm. Observándose que dentro de la región sureste de Chiapas existen zonas con las características ambientales adecuadas para albergar a la especie; estas zonas se ubican en las cuencas que conforman los linderos altitudinales hacia la Sierra Madre de Chiapas.

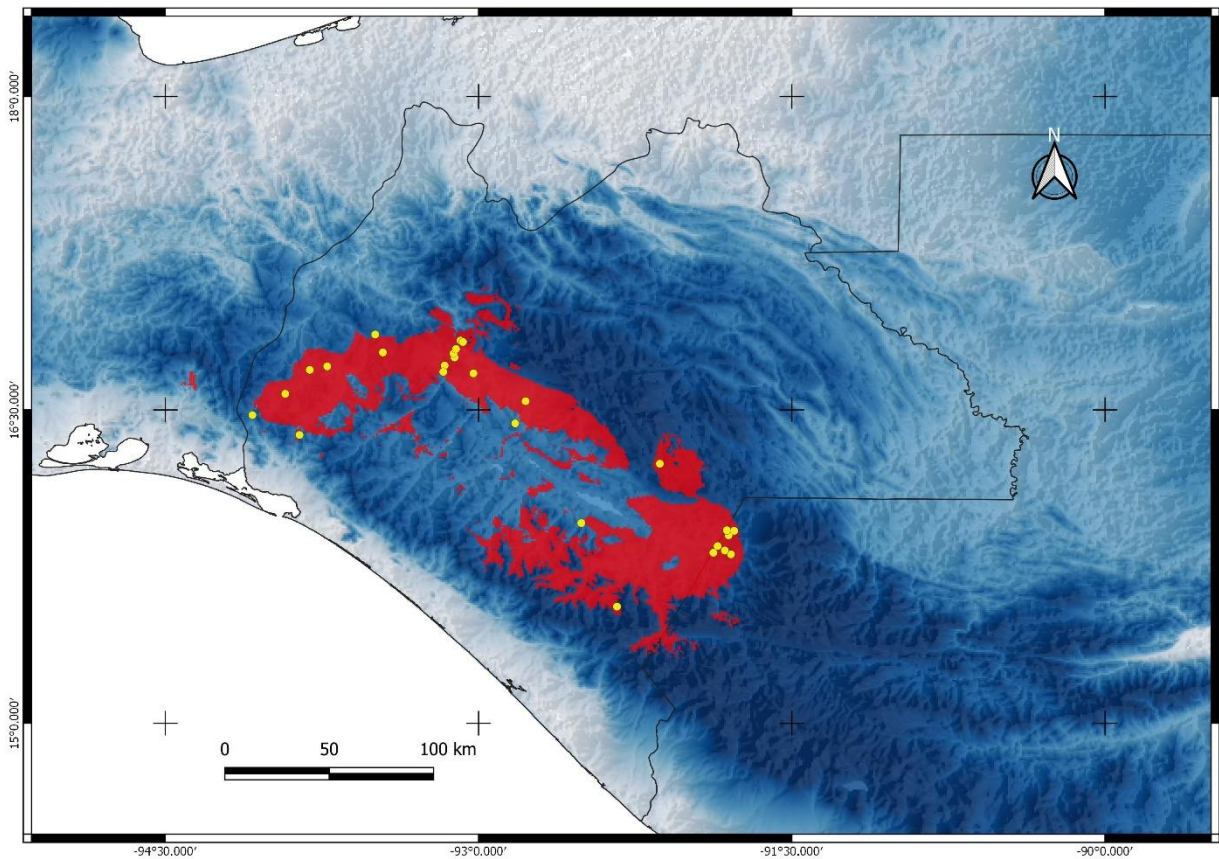


Figura 9. Mapa de distribución potencial de *H. alvarezii*.

El área de distribución potencial comprende un aproximado de 11 218.63 Km², sin embargo, es importante señalar el hecho de que gran parte de esta área de distribución se encuentra dentro de un gran número de asentamientos humanos (Figura 10). Es posible observar el efecto de la presión humana acumulativa en el 2009, la cual engloba distintas variables tales como: densidad de población, infraestructura de energía eléctrica, tierras de cultivo, pastizales, carreteras y ferrocarriles. Esto indudablemente ha generado una fragmentación en la mayoría de los sitios en los que *H. alvarezii* pueda llegar a estar presente, por lo que es muy probable que el área comprendida en la actualidad sea inferior a las señaladas por los modelos. Además de esto, el riesgo de protección para la especie aumenta con la probabilidad de encuentros por parte de pobladores cercanos, lo cual implicaría un aumento en la cacería aversiva de estos organismos e incluso el riesgo de captura para su comercio.

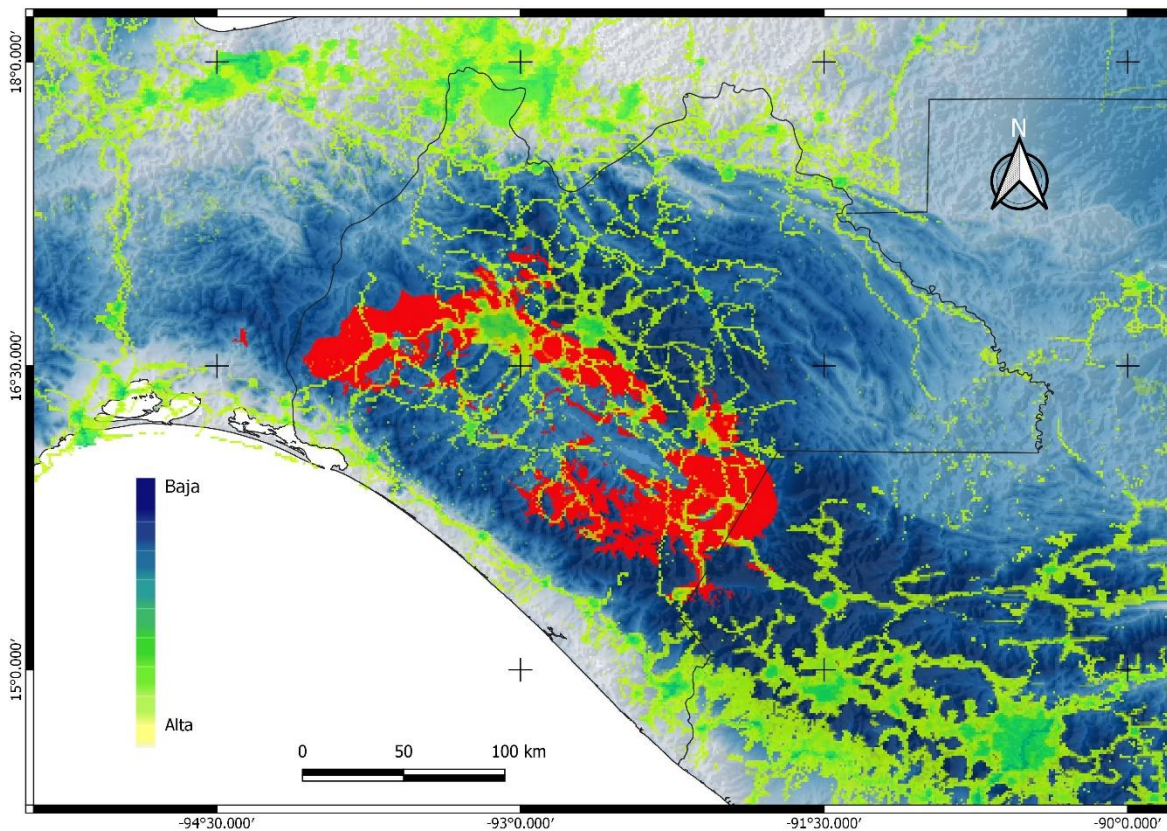


Figura 10. Efecto de la huella humana en el 2009 (verde) sobre la distribución potencial de *H. alvarezii* (rojo).

Aunado a la amenaza que implica la fragmentación del espacio y la cacería; únicamente un área aproximada de 474.12 Km² se encuentran dentro de áreas naturales protegidas, esto equivale al 4.2% de la distribución potencial de la especie (Figura 11). El Parque Nacional Cañón del Sumidero es el que comprende un área de mayor amplitud para albergar y proteger a la especie con una superficie de 181.70 Km², lo cual equivale al 1.6% del área total de la distribución de la especie; seguido de la Reserva de la Biosfera La Sepultura con 109.21 Km² con 0.97%. Seguidamente se encuentran las reservas El Ocote, El triunfo y la Zona de Protección Forestal de La Concordia con 0.72, 0.47 y 0.43% respectivamente.

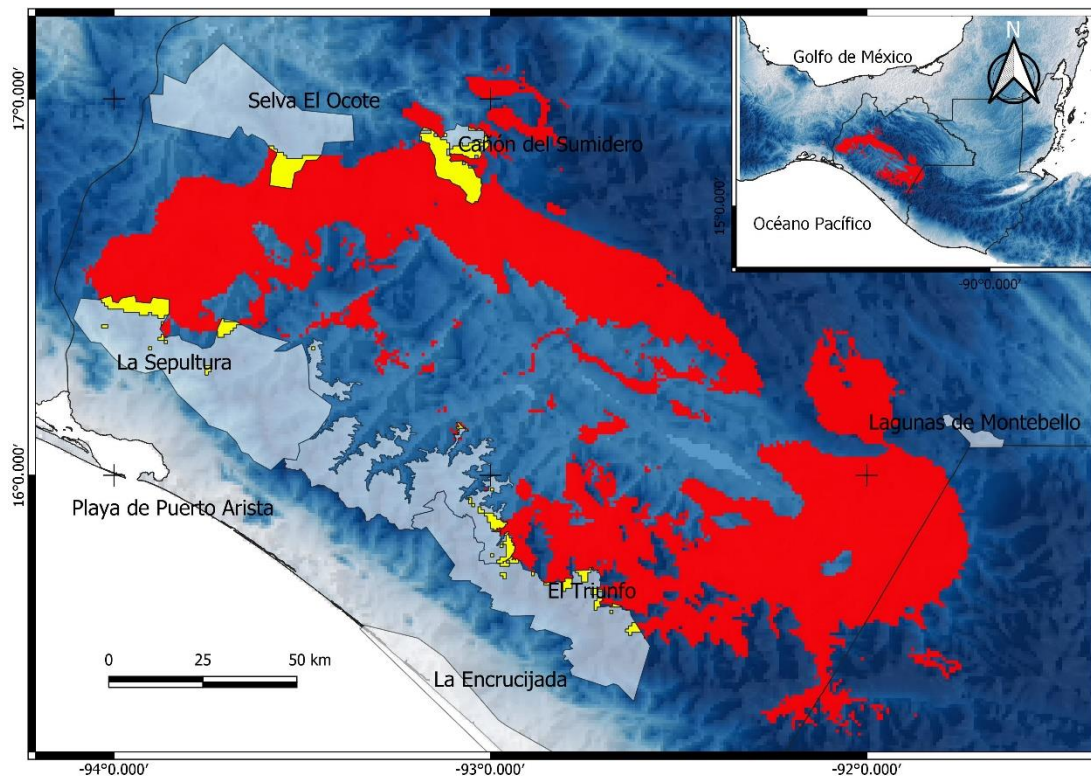


Figura 11. Distribución potencial de *H. alvarezii* (rojo) dentro (amarillo) de las ANP's (gris).

Las proyecciones a futuro muestran dos escenarios diferentes para la especie. En los modelos realizados con una predicción para un forzamiento radiativo en la

corteza terrestre de 4.5 W/m^2 (escenario optimista) puede observarse para el año 2050 una ligera disminución en la cantidad de área habitable para la especie (Figura 12 B), con una superficie total de aproximadamente $9\,855.45 \text{ Km}^2$. Los sitios con las condiciones ambientales adecuadas tienden a incrementar para el año 2070, alcanzando un área aproximada de $18\,150.89 \text{ Km}^2$ (Figura 12 C). Esto se debe en gran parte medida a que conforme la temperatura va incrementando, las regiones altas con climas templados alcanzarán las condiciones ambientales adecuadas para *que H. alvarezii* pueda habitar en ellas.

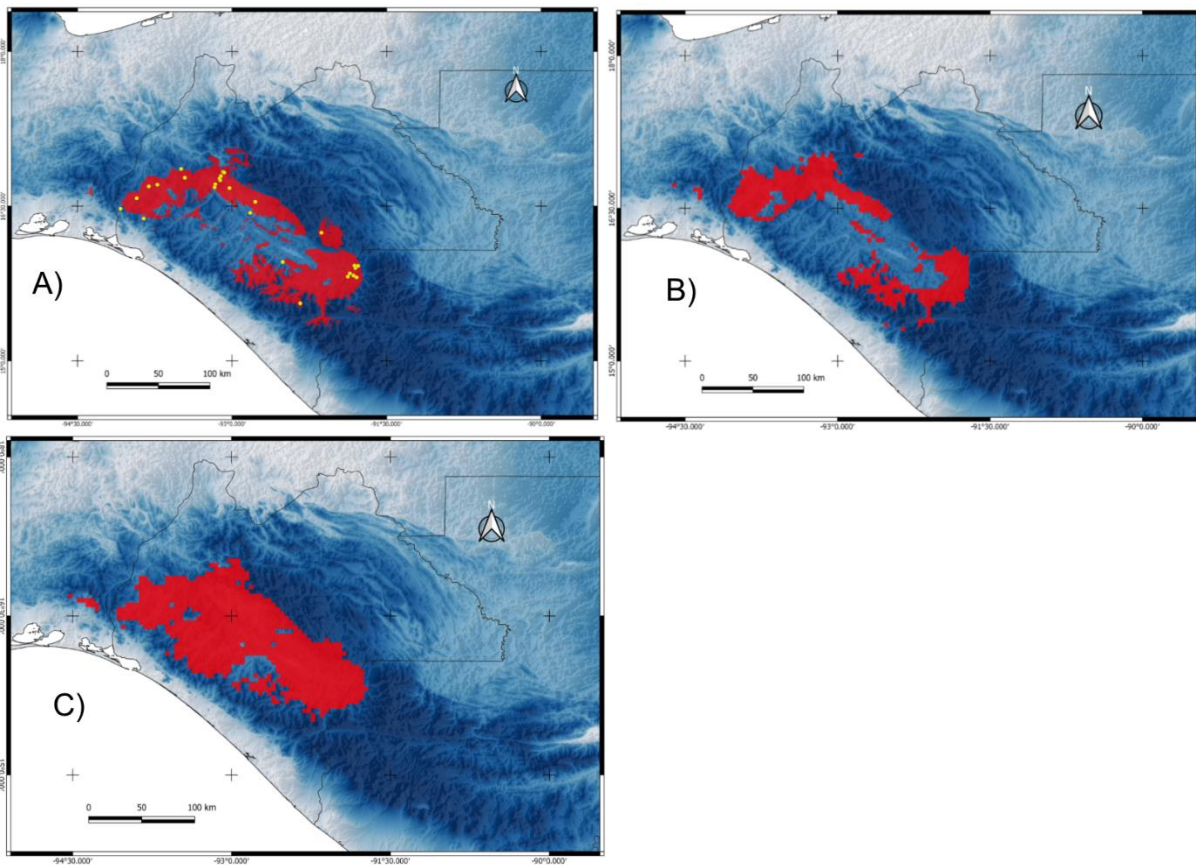


Figura 12. Cambios en la distribución potencial de *H. alvarezii* (rojo) con registros actuales de colecta (puntos amarillos) para el 2050 (B) y el 2070 (C) con un forzamiento radiativo de 4.5 W/m^2 .

Los modelos realizados con un forzamiento radiativo de 7 W/m^2 (escenario pesimista) se observa un decremento acelerado en las zonas con las características

ambientales adecuadas para hospedar a *H. alvarezii*. Se prevé que para el año 2050 ya se habrá alcanzado el punto máximo para las zonas habitables, con una superficie de 14 839.73 Km² (Figura 13 B). A partir de esa fecha y para el año 2070 se espera una abrupta reducción en las zonas habitables, llegando a abarcar una superficie no mayor a los 3 880.98 Km² (Figura 13 C). Se estima que a un forzamiento radiativo mayor, incrementa o disminuye las zonas habitables con mayor rapidez, llegando a generar cambios drásticos en la composición de las zonas habitables en un lapso de tan solo 20 años.

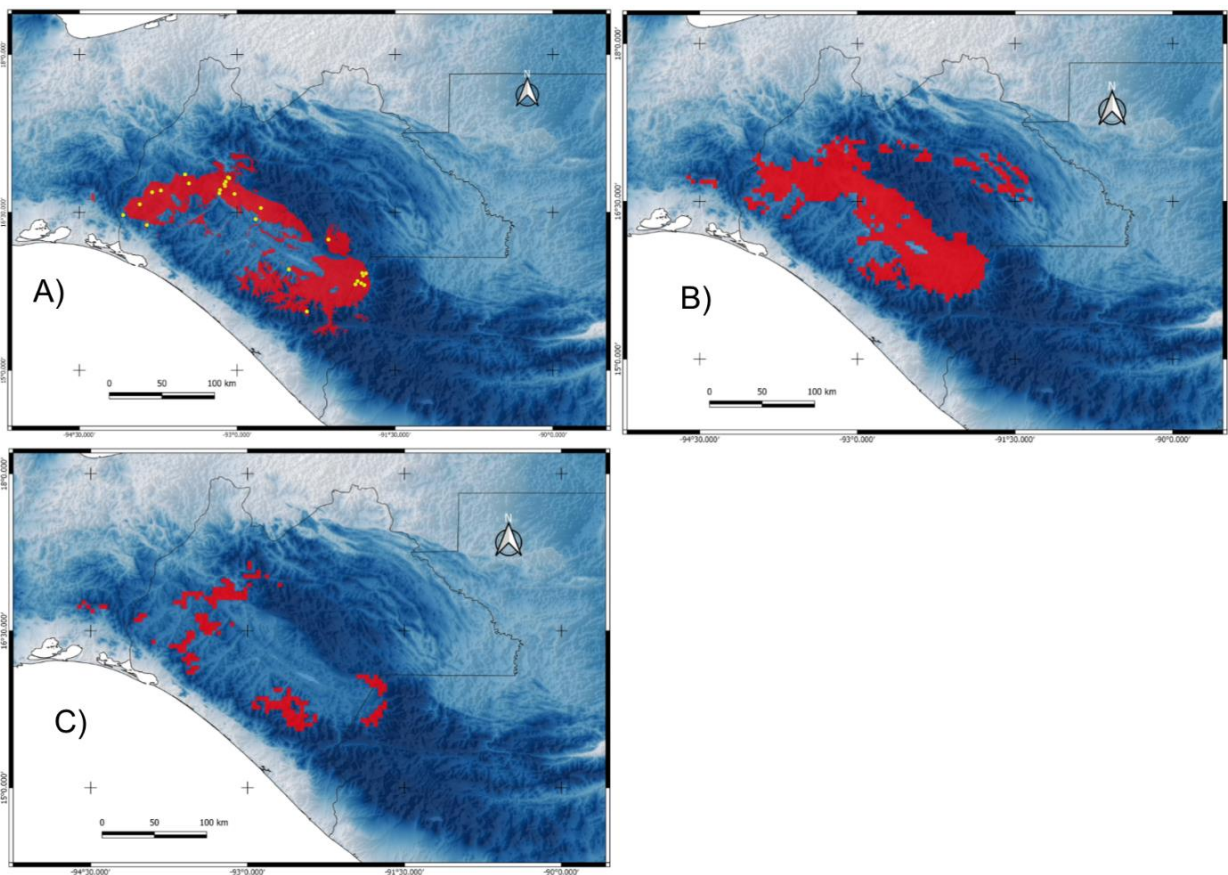


Figura 13. Cambios en la distribución potencial de *H. alvarezii* (rojo) para el 2050 (B) y el 2070 (C) con un forzamiento radiativo de 7 W/m².

A medida que la distribución se ve alterada a causa de los diferentes escenarios, los niveles de cobertura que ejercen cada una de las ANP's se ven modificados. En

ambas proyecciones futuras (optimista y pesimista) el porcentaje de cobertura se ve incrementado (Cuadro 4). Esto se debe en gran medida a una tendencia del aumento de la distribución potencial hacia el pacífico, ascendiendo por la zona norte de la cadena montañosa que conforma la sierra madre de Chiapas. La ampliación de las zonas habitables se desplazan a elevaciones que entre los 800 y 1 000 msnm, sin embargo en ciertas regiones de la altiplanicie central podrían encontrarse incluso en alturas de entre 1 800 a 2 000 msnm; alturas en las cuales no se tiene registro de ocurrencia de *H. alvarezii* actualmente.

Cuadro 4. Porcentaje de la distribución potencial de *H. alvarezii* que se encuentra dentro de cada una de las ANP's en diferentes escenarios de cambio climático.

ANP	2020	2050		2070	
		optimista	optimista	pesimista	pesimista
<i>El Ocote</i>	0.72	1.35	1.03	1.34	0.54
<i>Cañón del Sumidero</i>	1.60	1.86	1.93	1.93	1.12
<i>La Sepultura</i>	0.97	1.12	3.08	1.17	3.15
<i>El Triunfo</i>	0.47	0.24	0	0.04	0.22
<i>Z.P.F.</i>	0.43	0.42	7.23	0.36	0.15
Total	4.2	4.9	13.2	4.8	5.1

X. DISCUSIÓN

Los modelos realizados representan una distribución potencial de *H. alvarezi* limitada al estado de Chiapas, México y la región oeste de Guatemala, debido a que gran parte de ella se encuentra delimitada por barreras geográficas como lo son cadenas montañosas, las cuales rodean los valles de la Depresión Central, observándose que no se limitan únicamente hacia esta región fisiográfica, sino que pueden llegar a encontrarse en terrenos con elevaciones prominentes. A pesar de ello, García-Grajales *et al.* (2020) reportan el avistamiento de tres ejemplares en la costa oeste de Oaxaca, a una distancia ~300 km de los registros más cercanos en Chiapas. Adicionalmente Domínguez-Vega *et al.* (2012; 2017) señalan áreas de distribución potencial para *Heloderma* en el Istmo de Tehuantepec y la región este de la Sierra Madre del Sur en México. Mientras que Álvarez del Toro (1972) y Campbell y Vannini (1988) reportan la probabilidad de áreas de simpatria entre *H. alvarezi* y *H. horridum* dentro del Istmo de Tehuantepec y Cintalapa, Chiapas, desafortunadamente hasta la fecha la literatura de integración entre estas dos especies es aún inconclusa, por lo que requiere esfuerzos de monitoreo que corroboren esta información.

La probabilidad de que los registros reportados en las costas de Oaxaca correspondan a *H. alvarezi* es cuestionable, ya que en ninguno de los escenarios realizados en este estudio se observó un incremento de la distribución potencial de esta especie hacia dicha zona, debido a la diferencia altitudinal que existe entre ambas regiones además de las barreras geográficas. Anteriormente Bogert y Martín del campo (1956) reportaron el avistamiento en Chilpancingo, Guerrero de un individuo de *H. horridum* con una coloración casi uniformemente negra conformado por una o dos escamas claras muy similar a *H. alvarezi*, señalando también que esta última especie se caracteriza por ocupar las regiones más húmedas en comparación con otros helodermátidos. Es importante señalar también que *H. alvarezi* se distribuye a elevaciones superiores a los 400 msnm, por lo que muy probablemente los registros de la costa de Oaxaca se traten de una población disyunta de *H. alvarezi*; o bien de individuos de *H. horridum* con un aumento en el melanismo ya que el hábitat potencial en las costas de Oaxaca parece ser muy escasas y cualquier población que se

encuentre puede estar muy aislada (Domínguez-Vega *et al.*, 2012). En adición a esto Maciel-Mata *et al.* (2015) indican que, en ocasiones se obtienen registros únicos y aislados a varios kilómetros del área de distribución de una especie, esto no significa que deban ser considerados como parte de la distribución, sobre todo cuando la explicación de estos hallazgos sea de tipo antropogénico o simplemente un hecho aleatorio.

En especies como *H. horridum* se ha reportado un ámbito hogareño pequeño (21.6 ha), mientras que para *H. charlesbogerti* Ariano-Sánchez *et al.* (2020) reportan que el ámbito hogareño es más extenso (75.9 ha) además de variar entre las estaciones, señala que en las estaciones secas el ámbito hogareño suele ser más pequeño en proporción con las estaciones húmedas. Actualmente se desconoce el tamaño del ámbito hogareño para *H. alvarezii*, el cual aportaría información sustancial a los modelos realizados, pues se sabe que el tamaño de la distribución de una especie se encuentra estrechamente relacionado con su ámbito hogareño, asimismo se plantea que para algunos saurópsidos la distribución suele ser muchas veces mayor al ámbito hogareño (Maciel-Mata *et al.*, 2015).

H. alvarezii presenta una distribución de aproximadamente 11 218.63 Km², la cual en su mayoría coincide con selva baja caducifolia, este ecosistema ha sido reconocido como el más amenazado a nivel mundial, y en gran parte de Chiapas esta misma vegetación ha prácticamente desaparecido y únicamente se mantiene menos del 30% de la superficie original (Trejo, 2005; Aranda-Coello *et al.*, 2019). En la superposición de los mapas es posible observar también que el impacto de la huella humana sobre el área de distribución ha generado un gran impacto de fragmentación en la mayoría de las zonas en las que la especie pueda llegar a estar presente. Si se utilizaran datos actuales sobre la presión de la huella humana, con toda seguridad esta ejercería un impacto aún mayor sobre la distribución potencial de la especie, generando un alto grado de fragmentación, lamentablemente la información disponible más reciente de la huella humana corresponde al año de 2009. Así mismo la presencia de una especie depende de muchas otras limitantes como la dispersión y la interacción con otras especies, por lo que no siempre se presentará en todas las áreas potenciales

(Maciel-Mata *et al.*, 2015). Debido a todo esto es muy probable que la distribución de *H. alvarezii* sea mucho menor a la estimada, incrementando el riesgo de extinción en un lapso corto de tiempo.

Anteriormente Domínguez-Vega *et al.* (2012), calcularon un área aproximada para *H. horridum* (considerando a *H. exasperatum*, *H. alvarezii* y *H. charlesbogerti* como subespecies) en México y Guatemala de 370 474 Km², generalizando así la distribución. En contraste con los resultados obtenidos en este estudio, *H. alvarezii* ocupa únicamente un 3% de la distribución reportada hasta entonces por Domínguez-Vega *et al.* (2012), convirtiéndose en la segunda especie con la distribución más restringida después de *H. charlesbogerti* (Ariano 2003). Teniendo en cuenta que se trata de una especie que tiene una distribución reducida, y que gran parte de su distribución se encuentra en áreas fragmentadas, las cuales aumentan el riesgo de reducir la extensión de áreas habitables, limitar la dispersión y el forrajeo e incrementar la mortalidad por carreteras (Beck 2005). El hecho de que únicamente un 4.2% de su distribución se encuentre dentro de alguna ANP indica que es necesario implementar mayores esfuerzos para realizar estudios que nos ayuden a comprender mejor los requerimientos de esta especie y así diseñar estrategias para su conservación, pues Domínguez-Vega *et al.* (2017) reportan que Tuxtla Gutiérrez y Villaflores, Chiapas presentan los porcentajes de cacería más elevados para todo el país. Esto último resulta alarmante, ya que en los resultados obtenidos se observó que la distribución en Villaflores es muy limitada, conjuntamente la comunidad de Venustiano Carranza, Chiapas parece ser uno de los sitios con mayor presión de cacería para este reptil.

El género *Heloderma* ha demostrado ser un grupo de organismos con hábitos muy marcados por la estacionalidad, presentando periodos de estivación sumamente largos, los cuales terminan con la llegada de las lluvias (Beck y Lowe, 1991; Domínguez-Vega *et al.*, 2012; Aranda-Coello *et al.*, 2019; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). En los resultados obtenidos a través de la prueba de Jackknife se encontraron cuatro variables como las principales indicadoras para la probabilidad de presencia para *H. alvarezii*. Entre ellas se encontraron variables relacionadas a la precipitación (Estacionalidad en la precipitación y precipitación del trimestre más seco), esto

concuera con lo reportado por Domínguez-Vega *et al.* (2012) y Giermakowski, Ryan y Latella (2018) para algunos helodermátidos, quienes reportaron que las variables correspondientes a la precipitación influyen en la selección del hábitat.

En este estudio la precipitación del trimestre más seco es la tercer variable que mejor predice la presencia de la especie en el área de distribución potencial con un 20.9%, es decir que en los diferentes espacios geográficos esta variable es importante al momento de ser ocupada por la especie, esto cual concuerda con lo reportado por Domínguez-Vega *et al.* (2012) para *H. horridum*, quienes señalan la precipitación de la estación seca con un porcentaje de contribución de 19.6%. Los resultados muestran que *H. alvarezi* hace uso activo de ciertas características en el hábitat, en los cuales los sitios que presentan una estacionalidad bien definida son aquellas que pueden llegar a ser ocupadas por la especie. Demostrando que, las variables relacionadas a la precipitación son aquellas que predicen de manera más efectiva las zonas en las que *H. alvarezi* pueda ocurrir; lo cual sustenta la información de que la estacionalidad juega un papel importante en la selección del hábitat (Domínguez *et al.*, 2012; Giermakowski, Ryan y Latella, 2018).

El incremento del ámbito hogareño durante la temporada de lluvias puede incrementar el tiempo de forrajeo y, con ello las hembras pueden llegar a aumentar los requerimientos necesarios para la puesta de huevos y los machos la búsqueda de pareja (Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). En *H. suspectum* la precipitación de finales de primavera resulta ser la variable que más información aporta al momento de realizar el modelo (Giermakowski, Ryan y Latella, 2018), mientras que Domínguez-Vega *et al.* (2012) reporta a la precipitación anual de la estación más seca como una de las variables que más influyen en la realización de los modelos.

Desafortunadamente en años recientes se ha observado que los niveles de escorrentía anuales han venido reduciéndose desde 1980, acompañado de reducciones medianamente significativas en la precipitación, esto en los últimos años ha generado que las temporadas secas sean más prolongadas a causa del cambio climático (Hidalgo *et al.*, 2013); lo cual trae como consecuencia una reducción en la

precipitación y *per se* una reducción en los periodos de actividad para los helodermátidos.

Debido a que los patrones de movimiento y por ende el ámbito hogareño se ven afectados por la estacionalidad, presentando un ámbito hogareño más amplio en la temporada húmeda (Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). Los cambios en la precipitación pueden llegar a disminuir la actividad de *H. alvarezi* y con ello el tiempo utilizado para la alimentación y búsqueda de parejas, lo cual puede conllevar a una reducción demográfica de la población. Fooden *et al.* (2007) plantean que, las especies no se adaptan rápidamente o tienen intervalos de tolerancia restringidos, por lo que deberán desplazarse a nuevos sitios para encontrar condiciones ambientales idóneas, dando lugar a un proceso de colonización/extinción, el cual se vería determinando por la disponibilidad del hábitat que cumpla con los requerimientos necesarios para albergar a la especie. En los escenarios realizados para proyecciones futuras puede observarse que un incremento de la distribución hacia el pacífico, el cual podría tomar lugar con la colonización de la Sierra madre de Chiapas, sin embargo el tiempo juega un papel importante, ya que actualmente la probabilidad de que la especie se encuentre en riesgo es alta, debido a la rápida variación de la temperatura (Diele-Viegas *et al.*, 2020).

En las proyecciones realizadas para el 2050 y 2070 pueden examinarse dos escenarios posibles, en el primero de ellos puede observarse que la distribución de *H. alvarezi* tenderá a incrementar hacia el Pacífico, debido a que las zonas elevadas alcanzarán las condiciones ambientales adecuadas. En el primero de ellos al tratarse de un escenario optimista con un forzamiento radiativo de 4.5 W/m^2 , es probable que los individuos puedan disponer del tiempo suficiente para la dispersión, desplazándose hacia sitios con ambientes térmicos favorables. De esta manera podrían adaptarse a nuevos ambientes mediante modificaciones del comportamiento, plasticidad fisiológica o adaptación (Sinervo *et al.*, 2010). Contrariamente en el escenario pesimista con un forzamiento radiativo de 7 W/m^2 , el tiempo de cambio puede ser demasiado acelerado y no dar el tiempo suficiente para la adaptación, culminando en un colapso demográfico seguido de la extinción.

En *H. suspectum* Giermakowski, Ryan y Latella (2018), han estimado una reducción en la distribución potencial del 22.5 % para el 2070 en Nuevo México, U.S.A. Adicionalmente Sinervo *et al.*, (2010) sugieren que para los helodermátidos el riesgo de extinción para el 2080 es sumamente alto, calculando un 91% de probabilidad, esto concuerda con los resultados obtenidos en este estudio, ya que en las proyecciones realizadas para el 2070 con un alto forzamiento radiativo se puede observar en comparación a la distribución actual una reducción aproximada del 65.5% de los sitios con ambientes térmicos favorables, esto traería consigo la formación de diferentes poblaciones aisladas.

XI. CONCLUSIÓN

A pesar de que el área estimada para la distribución de *Heloderma alvarezii* es relativamente amplia, distribuyéndose principalmente en la depresión central y a elevaciones que se encuentran entre los 500 y 1 000 msnm; hay que tener en cuenta que una gran parte de ella se encuentra dentro de una gran cantidad de asentamientos humanos, generando un gran impacto de fragmentación, aunado a esto se encuentra la presión de la cacería debido a la animadversión generada y que cuentan con densidades poblacionales bajas. Es debido a esto que muy probablemente la distribución potencial de *H. alvarezii* sea aún inferior a la presentada en este estudio. Adicionalmente el hecho de presentar un porcentaje sumamente bajo (4.2%) dentro de las ANP's enfatiza la necesidad de realizar estudios que nos ayuden a comprender diversos aspectos biológicos de esta especie, y con base en ello poder generar diferentes estrategias que permitan conservar a este carismático y enigmático reptil

Heloderma alvarezii es una especie que se ve fuertemente influenciada por los cambios estacionales que ocurren en el ambiente, pues se observó que variables ambientales como la temperatura media del trimestre más cálido, la estacionalidad de la precipitación y la precipitación del trimestre más seco son las variables que predicen de manera más efectiva la probabilidad de presencia para la especie. Lo cual indica que el hábitat ocupado por esta especie debe de cumplir con requerimientos estrictos de precipitación y una estacionalidad bien definida.

Pese a que en las proyecciones realizadas a 2050 con ambos escenarios (optimista y pesimista) se observa un aumento en la distribución potencial y en las ANP's, esto no necesariamente indica un futuro ideal, pues debemos de tener en cuenta que los modelos de distribución potencial no predicen la presencia de la especie, si no que representan las áreas que cuentan con las características ambientales idóneas en los que la especie puede llegar a estar presente.

Generar sincretismo entre los pobladores puede llegar a ser una herramienta útil para la conservación de *H. alvarezii*, pues en Guatemala se ha observado con *H. charlesbogerti* que esto tiene resultados positivos. En conjunto con los trabajos de

investigación son actividades que debería ser realizadas *ipso facto* pues, probablemente para el 2050 ya sea con un escenario optimista o pesimista las poblaciones de *H. alvarezi* se encuentren en un estado crítico al borde de la extinción.

Debido a esto es recomendable realizar estudios espaciotemporales o enfocados a conocer el ámbito hogareño de *H. alvarezi*, ya que este puede ayudarnos a comprender de manera más concisa la distribución de la especie, así como identificar el nivel de fragmentación que ocurre en los sitios disponibles. Igualmente los estudios enfocados a conocer los diferentes aspectos térmicos requeridos por *H. alvarezi* podrían sentar las bases para desarrollar estrategias de conservación en un futuro.

XII. LITERATURA CITADA

- Álvarez del Toro, M. 1972. Los reptiles de Chiapas. Publicación del Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Aranda-Coello, J. M., Gómez, A., Mendoza, O.M. y Reyes, E. 2019. Termorregulación en el comportamiento de *Heloderma alvarezii* (Squamata: Helodermatidae) en cautiverio. *Revista Latinoamericana de Herpetología*. 2(2): 41-46.
- Ariano-Sánchez, D. 2003 Distribución e historia natural del Escorpión *Heloderma horridum charlesbogerti* Cambell y Vannini, (Sauria: Helodermatidae) en Zacapa, Guatemala y caracterización de su veneno. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- Ariano-Sánchez, D. 2013. Distribución, ecología, evaluación y desarrollo de estrategias para la conservación del escorpión negro (*Heloderma horridum alvarezii*) en los bosques secos de Guatemala. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 72 pp.
- Ariano-Sánchez, D. y Salazar, G. 2015. Spatial ecology of *Heloderma charlesbogerti* (Sauria: Helodermatidae), in a tropical dry forest of the Motagua valley, Guatemala. *Mesoamerican Herpetology*. 2 (1): 64-74.
- Ariano-Sánchez, D. Mohr, R. Reinhardt, S. y Rossel, F. 2020. Escaping drought: Seasonality effects on home range, movement patterns and habitat selection of the Guatemalan Beaded Lizard. *Global Ecology and conservation*. 23: 1-13.
- Beaumont L. J. y Hughes, L. 2002. Potential changes in the distributions of latitudinally restricted Australian butterfly species in response to climate change. *Global Change Biology*. 8: 954-971.
- Beck, D. D. y Lowe, C. H. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, México. *Journal of Herpetology*. 25, 395-406.

- Beck, D. D. y Lowe, C. H. 1994. Resting metabolism of helodermatid lizards: allometric and ecological relationships. *Journal of Comparative Physiology B*. 164: 124-129.
- Beck, D. D. y Jennings, R. D. 2003. Habitat use by Gila Monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs*, 17, 111-129.
- Beck, D. D. 2005. Biology of Gila Monster and Beaded Lizards. University of California Press, California.
- Beck, D. D. 2009. Monstruos de Gila y lagartos enchaquirados, la revaloración de los Helodermas. *Herpetófilos*. 7: 4-9
- Bogert, C. M. y Martín del Campo, R. 1956. The Gila monster and its allies, the relationships, habits, and behavior of the lizards of the family Helodermatidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 109: 1-238.
- Briones-Salas, M., Lavariega, M. C. Y Lira-Torres, I. 2012. Distribución potencial del jaguar (*Panthera onca*) en Oaxaca, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 240-267
- Campbell, J. A. y Vannini, J. P. 1988. A new subspecies of beaded lizard, *Heloderma horridum*, from the Motagua Valley of Guatemala. *Journal of Herpetology*. 22 (4): 457-468.
- Campbell, J. A. y Lamar, W. L. 1989. The Venomous Reptiles de Latin America. Comostoc. Cornell University Press, Ithaca y Londres. 425 pp.
- Campbell, J. A. y Lamar W. L. 2004. The venomous Reptiles of the Western Hemisphere, Vol 1. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Cartaya, S., Anchundia, C. y Mantuano, R. 2016. Distribución geográfica potencial de la especie *Cuniculus paca* en el Occidente de Ecuador. La granja. *Revista de Ciencias de la Vida*. 24 (2): 134.149.

- Díaz de la Vega, A., Lara, R. y Méndez, F. 2014. Comportamiento de lagartijas: Termorregulación y Antidepredación. En: *Biología del Comportamiento*. 239-250 pp.
- Diele-Viegas, L. M., Vitt, L.J., Sinervo, B., Colli, G. R., Werneck, F. P., Miles, D. B. Magnusson, W. E., Santos, J. C., Sette, C. M., Caetano, G. H., Pontes, E. y Ávila-Pires, T. C. S. 2018. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia:Squamata). *PLoS One* 13(3): 23 pp.
- Diele-Viegas, L., Figueroa, R. T., Viela, B. y Duarte, C. F. 2020. Are reptiles toast? A worldwide evaluation of Lepidosauria vulnerability to climate change. *Climatic Change*. 19 pp.
- Domínguez-Vega, H., Monroy-Vilchis, O., Balderas-Valdivia, C. J., Gienger, C. M. y Ariano-Sánchez, D. 2012. Predicting the potential distribution of the beaded lizard and identification of priority areas for conservation. *Journal for Conservation*. 20: 247-253.
- Domínguez, H., Monroy, O., Manjarrez, J. y Balderas, C. J. 2017. Aversive hunting and sight frequency ecology of Beaded lizards (Squamata: Helodermatidae). *Perspectives in Ecology and Conservation*. 15: 47-51.
- Domínguez-Vega, H., Balderas-Valdivia, C. J., Manjarrez, J. y Monroy Vilchis, O. 2018. Conociendo al lagarto escorpión: leyendas, realidad y potencial de una rareza biológica. *CIENCIA ergo-sum*. 25(2): 1-8.
- Elith J., Phillips, S. J., Dudík, T., Chee, Y. E. y Yates, C. J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*. 17(1): 43-57.
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. 2017. WorldClim 2: new 1-Km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37: 4302-4315.
- Field, C., Barros, V., Mach, K. y Mastrandrea, M. 2014. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. II contribution to the IPCC.

- Figuroa, M. 2000. HALLAZGO DE UN MANUSCRITO INÉDITO DEL DOCTOR FRANCISCO HERNÁNDEZ: MATERIA MEDICINAL DE LA NUEVA ESPAÑA. *Relaciones. Estudios de Historia y Sociedad*. 21(81): 129-159.
- Foden, M. Midgley, G.F., Hughes, G., Bond, W.J., Thuiller, W., Hoffman, M.T., Kaleme, P. Underhill, L.G., Rebelo, A. y Hannah, L. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions*, 13 (5): 645-653.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Quinta edición. Offset Larios. México, D.F.
- García-Grajales, J., Arrazola, R., Penguilly, M. A. y Buenrostro, A. 2020. New records of *Heloderma alvarezii* (Wiegmann, 1829) (Sauria: Helodermatidae) on the coast of Oaxaca and increases to its distribution in Mexico. *Journal of Threatened Taxa*. 12 (4): 15495-15498.
- Gienger, C. M. y Beck, D. D. 2007. Heads or tails? Sexual dimorphism in Helodermatid lizards. *Canadian Journal of Zoology*. 85: 92-98.
- Giermakowski, J. T., Ryan M. J. y Latella, I. M. 2018. Evaluation of the distribution and conservation status of the Gila Monster (*Heloderma suspectum*) in southwestern New Mexico.
- González, R. 2013. Lagarto enchaquirado *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae) Wiegmann, 1829. Monografía. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México.
- Hidalgo, H. G., Amador, J. A., Alfaro, E. J., Quesada, B. 2013. Hydrological climate change projections for Central America. *Journal of Hydrology*. 495, 94-112.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25: 1965-1978.

- Ibarra-Montoya, J. L., Rangel-Peraza, G., González-Frias, F. A., De Anda, J. Martínez-Meyer, E. y Macias-Cuellar, H. 2012. Uso del modelado de nicho ecológico como una herramienta para predecir la distribución de *Microcystis sp* (cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México. 7(1): 218-234.
- Iglesias, P., Heras, M. y Díez, J. J. 2014. Diabetes mellitus y enfermedad renal en el anciano. *Revista Nefrología*. 34(3): 258-292.
- IPCC (2018) Global warming of 1.5°C. summary for policymakers.
- Janzen, D. 1988. Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137. En: Wilson, E. y F. Peter (eds.). Biodiversity. National Academy Press. Washington D.C.
- Kass J. M., Vilela B., Aiello-Lammens M. E., Muscarella R., Merow C., Anderson R. P. 2018. *Wallace*: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution*. 9:1151–1156. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>
- Kiwanja. 2008. El Monstruo de Gila. Universidad Iberoamericana. México.
- Köhler, G. 2003. Reptiles de Centroamérica. Herpeton Elke Köhler. Offenbach, Germany. 360 pp.
- Lemos-Espinal, J. E., Smith, H. M. y Chiszar, D. 2004. Introducción a los anfibios y reptiles del estado de Chihuahua. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México.
- López, S. y Macip, R. 2011. Effects of climate change in amphibians and reptiles. En: Biodiversity loss in a changing planet. InTech, Rijeka, Croacia. 163-184.
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P. y Sánchez-Rojas G. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*. 25(2), 3-19.
- Martínez, E. 2010. Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos. México D.F. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

- Mateo, R. G., Felicísimo, A. M. y Muñóz, J. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista Chilena de historia Natural*. 48: 217-240.
- Mead, I. J., Schubert, B. W., Wallace, S. C. y Swift, S. L. 2012. Helodermatid Lizard from the Mio-Pliocene Oak-Hickory Forest of Tennessee, Eastern USA, and a Review of Monstersaurian Osteoderms. *Acta Paleontológica Polónica*. 57(1): 111-121.
- Mejía, D., Tonón, M. y Abad, L. 2018. Distribución potencial del género *Polylepis* en la Cuenca del río Paute bajo un escenario de cambio climático. *Revista de la Facultad de Ciencias Químicas*. 19: 21-37.
- Molnar, R. E. 2004. Monstersauria en Varanoid lizard of the world. Pp. 28-31. En: Pianka, E.R., King, D. y King, R.A. (eds.), *Varanoid lizards of the world*. Pp. 68-76. Indiana University Press. El género *Heloderma*. Monstruos de Gila y lagartos de lentejuelas.
- Murphy, P. y Lugo, A. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 17: 67-88.
- Palma-Ordaz, S. y Delgadillo-Rodríguez, J. 2014. Distribución de ocho especies exóticas de carácter invasor en el estado de Baja California, México. *Botanical Sciences* 92(4): 587-597.
- Pearson, R. G. y Dawson, T. P. 2004. Bioclimate envelope models: What they detect and what they hide – Response to Hampe. *Global Ecology and Biogeography*. 13: 469-476.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, and R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**:231-259.
- Pliscoff, P. y 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.

- Ramírez, A. 2009. Monstruo horrible y venenoso... tímido, apacible y en peligro de extinción. *Herpetófilos* 7:13-17.
- Ramirez, A. y Guichard, C. A. 1989. El escorpión negro: Combates ritualizados. Combates ritualizados del escorpión negro, *Heloderma horridum alvarezii*, en cautividad. Instituto de Historia Natural. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 20 pp.
- Ramírez-Bautista, A. y Beck, D. D. 1996. El “escorpión”, lagartija venenosa de México. *Información científica y tecnológica*, 18 (232): 24-28.
- Reiserer, S. S., Schuett, G. W. y Beck, D. D. 2013. Taxonomic reassessment and conservation status of the beaded lizard, *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae). *Amphibian & Reptile Conservation*. 7(1): 74-96.
- Rocha, F. I. 2018. Distribución potencial de las especies de batoideos de mayor importancia pesquera en el golfo de México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 73 pp.
- Sánchez-Cordero, V., Townsend, A. y Escalante-Pliego, P. 2001. El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. 359-379 pp.
- Santillan, V. 2013. Aplicación de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para la Elaboración de Modelos Zoogeográficos: un Estudio de Caso. Universidad del Azuay. Cuenca
- Sinervo, B., Méndez de la Cruz, F., Miles, D. B, Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Ávila, L. J., Morando, M., De la Riva, I. J., Sepúlveda, P. V., Duarte-Rocha, C. F., Ibarquengoytía, N., Aguilar-Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Branch, W. R., Clobert, J. y Sites Jr, J. W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328: 894–899.

- Timaná, M. y Cuentas, M. A. 2015. Biogeografía predictiva: Técnicas de modelamiento de distribución de especies y su aplicación en el impacto del cambio climático. *Espacio y Desarrollo*. 27: 159-179.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. Pp. 111-122. En *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, SEA, Vol. 4, Zaragoza, España.
- Vale, M. M., Alves, M. A. S. y Lorini, M. L. 2009. Mudanças climáticas: desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade brasileira. *Oecol Bras*. 13:518-535.
- Varela, S., Mateo, R. G., García-Valdés, R. y Fernández-González, F. 2014. Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. *Ecosistemas* 23(1): 46-53.
- Villalobos, G. 2013 El contexto físico y su importancia para la preservación de la biodiversidad. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). *La biodiversidad de Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas, México. 27-40 pp.
- Wiegmann, A. F. A. 1829. Ueber das Acaltetepan oder Temaculcahua des Hernandez, eine neue Gattung der Saurer, *Heloderma*. *Isis von Oken*. 22 (6): 624-629.