

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Tesis

Ecología térmica y comportamiento termorregulador
del escorpión Chiapaneco (*Heloderma alvarezii*)
Sauria: Helodermatidae

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE
ECOSISTEMAS TROPICALES

PRESENTA
AARÓN GÓMEZ CRUZ

Director

Dr. Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla
Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH

Codirector

Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz
Instituto de Biología, UNAM

Asesor

Dr. José Antonio De Fuentes Vicente
Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Agosto del 2023



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA ACADÉMICA
DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 04 de agosto de 2023

Oficio No. SA/DIP/642/2023

Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Aarón Gómez Cruz

CVU: 1105897

Candidato al Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y

Conservación de Ecosistemas Tropicales

Instituto de Ciencias Biológicas

UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado **Ecología térmica y comportamiento termorregulador del escorpión Chiapaneco (*Heloderma alvarezii*)** Sauria: Helodermatidae cuyo Director de tesis es el Dr. Eduardo Estanislao Espinoza Medinilla (CVU: 201471) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el **Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales**.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
“Por la Cultura de mi Raza”

Dra. Carolina Orantes García
Directora



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Archivo/minutario.

RJAG/COG/ep/gtr

2023 AÑO DE FRANCISCO VILLA
EL REVOLUCIONARIO DEL PUEBLO



Dirección de Investigación y Posgrado
Libramiento Norte Poniente No. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel:(961)6170440 EXT.4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

**¡Oh, capitán, mi capitán! Nuestro azaroso viaje ha terminado;
El barco capeó los temporales, el premio que buscamos se ha ganado;
Cerca está el puerto, ya oigo las campanas, todo el mundo se muestra alborozado,
la firme quilla siguen con sus ojos, el adusto velero tan audaz.**

Walt Whitman

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no me pertenece solamente a mí, sino a todos aquellos que me brindaron su apoyo a lo largo de este camino. Mencionar a todos y cada uno de ellos implicaría un gran número de páginas en este escrito, por lo que trataré de extractar en la medida de lo posible el presente apartado.

A mi familia por todo el valimiento brindado a lo largo de este proyecto, a mi pareja la Biol. Magdalena Hernández Álvarez y a mis amigos el Biol. Oscar Miguel Mendoza Velázquez y el Arq. Wilder Amauri Ruiz Álvarez por toda la ayuda durante el trabajo de campo de este proyecto.

Al Zoológico Miguel Álvarez del Toro por la oportunidad y facilidad de poder realizar el presente estudio en sus instalaciones, con especial énfasis al C. Antonio Ramírez Velázquez y al C. Carlos Eduardo Gómez López por sus consejos y aportaciones.

Al Laboratorio de Investigación y Diagnóstico Molecular de la UNICACH sobre todo a las M. en C. Christian Ruiz Castillejos y Nancy Gabriela Santos Hernández por haber seguido este proyecto desde sus inicios, cuando era solo una idea.

A los miembros de mi comité, a los Dres. Fausto R. Méndez de la Cruz, Eduardo E. Espinoza Medinilla y José A. De Fuentes Vicente por aceptar tan amablemente y de manera incondicional ser parte de esto, así como a los miembros revisores de esta tesis. Al CONACyT por el apoyo económico que hizo posible el que este proyecto pudiese llevarse a cabo.

A todos y cada uno de ustedes...

Gracias totales

Índice

I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO	4
2.1. Taxonomía	4
2.2. Morfología	4
2.3. Diferenciación de sexos	6
2.4. Sistema venenoso	7
2.5. Veneno	8
2.6. Reproducción	8
2.7. Distribución	10
2.8. Comportamiento	11
2.9. Dieta	12
2.10. Ecología	13
2.11. Ocupación y microhábitat	13
2.12. Usos	15
2.13. Amenazas	15
2.14. Pérdida de hábitat	16
2.15. Estado de Conservación	18
2.16. Termorregulación	19
2.17. Ecología térmica	20
III. ANTECEDENTES	21
IV. JUSTIFICACIÓN	25
V. HIPOTESIS	26
VI. OBJETIVOS	27
VII. ÁREA DE ESTUDIO	28
VIII. MATERIALES Y MÉTODO	31
8.1. Monitoreo y comportamiento	31
8.2. Temperatura corporal (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s)	32
8.3. Temperatura operativa (T_e)	33
8.4. Temperatura seleccionada (T_{sel})	35
8.5. Índice de termorregulación	36
8.6. Extrapolación a campo	37
8.7. Horas de restricción	37

IX. RESULTADOS	38
X. DISCUSIÓN	50
XI. CONCLUSIONES	57
XII. LITERATURA CITADA	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Individuo joven de <i>Heloderma alvarezii</i> , donde aún se aprecias los patrones de coloración característicos de la etapa.	5
Figura 2. Individuo adulto de <i>Heloderma alvarezii</i> con la pigmentación totalmente negra.	6
Figura 3. Sistema venenoso de los helodermátidos (Beck, 2005).....	7
Figura 4. Combates entre machos de <i>Heloderma alvarezii</i> llevados a cabo durante la temporada reproductiva	9
Figura 5. Probabilidad de presencia en la distribución actual de <i>Heloderma alvarezii</i> (izquierda), y efecto de la huella humana sobre la distribución de la especie (Gómez-Cruz et al., 2021).	11
Figura 6. Uso de madrigueras en las cuales pasan mayor parte del tiempo.	14
Figura 7. A) individuo sacrificado de <i>Heloderma alvarezii</i> y b) oviposiciones confundidas con el veneno supuestamente escupido por el escorpión.	16
Figura 8. Situación actual de las selvas bajas en Chiapas, reflejando la pérdida de hábitat para muchas especies como <i>Heloderma alvarezii</i>	17
Figura 9. Encierro a cielo abierto de los individuos de <i>Heloderma alvarezii</i> , el encierro es triangular con la parte frontal de 16 m, 10 m de fondo y 13.5 m en la parte trasera.	28
Figura 10. Sitios de monitoreo para determinar la ecología térmica de <i>Heloderma alvarezii</i> en campo, el punto rojo representa la ubicación del modelo de To expuesto a sol directo, mientras que el punto azul representa la ubicación del modelo de To expuesto a sombra.	29
Figura 11. Etograma empleado como material auxiliar para documentar el comportamiento observado de <i>Heloderma alvarezii</i> (Aranda-Coello et al., 2019).... ¡Error! Marcador no definido.	
Figura 12. Toma de temperatura corporal mediante el uso de termómetro infrarrojo. ..	33
Figura 13. Calibración de los modelos de temperatura operativa (Te), exponiendo a los individuos a sol y sombra junto con los modelos.....	34

Figura 14. Modelo de temperatura operativa (T_e) simulando ser un individuo de <i>Heloderma alvarezi</i> expuesto a sol directo.....	35
Figura 15. Gradiente térmico dividido en tres carriles donde los individuos se desplazan en búsqueda de la temperatura preferente.	36
Figura 16. Temperatura corporal de <i>Heloderma alvarezi</i> y su relación con la temperatura ambiental durante la temporada seca (a) y húmeda (b).....	39
Figura 17. Relación entre a) la temperatura corporal de <i>H. alvarezi</i> y la temperatura del sustrato y b) la temperatura corporal y la temperatura ambiental.	41
Figura 18. Temperatura operativa para <i>Heloderma alvarezi</i> en dos sitios (sol y sombra dentro del ZooMAT y sol y sombra en campo).	42
Figura 19. Distribución de la temperatura corporal (T_b) de <i>Heloderma alvarezi</i> y de las temperaturas operativas (T_e) en a) el sitio de sombra en el ZooMAT y b) el sitio bajo sol en el ZooMAT. La barra vertical punteada indica el rango de temperatura preferida (T_{sel}) dentro del gradiente, y la flecha invertida indica el promedio de T_b y T_e	43
Figura 20. Distribución de la temperatura corporal (T_b) de <i>Heloderma alvarezi</i> y de las temperaturas operativas (T_e) en a) el sitio de sombra en campo y b) el sitio bajo sol en campo. La barra vertical punteada indica el rango de la temperatura preferida (T_{sel}) dentro del gradiente, y la flecha invertida indica el promedio de T_b y T_e	44
Figura 21. Frecuencia de avistamiento de los individuos durante a) la temporada seca y b) temporada húmeda, las barras indican la frecuencia de individuos, mientras que la línea oscura indica la temperatura ambiental.....	46
Figura 22. a) individuo adulto de <i>H. alvarezi</i> termorregulando con las extremidades en contacto directo con el sustrato y bajo sol directo y b) individuo inmerso dentro del depósito de agua.....	47
Figura 23. a) individuos adultos machos de <i>H. alvarezi</i> combatiendo y b) Individuos de <i>H. alvarezi</i> y <i>Ctenosaura acanthura</i> compartiendo madriguera.	48
Figura 24. Horas de restricción para <i>Heloderma alvarezi</i> durante los meses de a) septiembre y b) octubre.	49

RESUMEN

La temperatura es el factor ambiental que más influye en la biología de los ectotermos debido a la importancia de este recurso para poder llevar a cabo distintas funciones biológicas, por lo que para poder obtener calor los reptiles emplean diferentes estrategias, alternando periodos de actividad, selección de sitios entre sol y sombra, posturas, cambios en su coloración, entre otros. Por ello, el estudio de los efectos de la temperatura sobre los ectotermos es crucial para comprender distintos procesos ecológicos y biológicos. La ecología térmica se encarga de estudiar la relación de los seres vivos con su medio ambiente térmico. Dentro de esta ciencia, los helodermátidos han sido escasamente estudiados en México y para *Heloderma alvarezii* estos estudios únicamente se han llevado a cabo de manera superficial, desconociéndose cómo los cambios en su nicho térmico pueden afectar diferentes procesos biológicos de la especie. El presente estudio tuvo como objetivos evaluar mediante el protocolo propuesto por Hertz *et al.* (1993) la calidad térmica del hábitat, comportamiento precisión y eficiencia termorreguladora de individuos en el ZooMAT y en campo; así como las horas de restricción térmica. Se encontró que *H. alvarezii* presenta temperaturas corporales de 27.9 ± 2.9 °C con temperaturas preferidas de entre 25.9 y 28.7 °C, mostrando precisión y eficacia termorreguladora. Además de ello, la especie se comporta como moderadamente termoconformista durante el día y como termorreguladora activa durante la noche. La calidad térmica del hábitat sugiere que diferencia entre sitios con base en la disponibilidad de sol y sombra, donde aquellos sitios con temperaturas altas o subóptimas fueron térmicamente desfavorables. Dentro del ZooMAT el sitio en sombra presentó la calidad térmica más favorable, contrario al sitio en campo. La obtención de calor se lleva a cabo por medio de la tigmotermia, manteniendo la totalidad del cuerpo en contacto directo con el sustrato. Además de ello presentan otros medios de termorregulación como la inmersión en los depósitos de agua, lo que les permite mantener una temperatura corporal más baja y estable que aquellos individuos en la superficie, sobre todo durante temperaturas altas. Las horas de restricción térmica ocurren principalmente entre las 10:00 y las 18:00 horas, lo que en el futuro podría

implicar una modificación en el comportamiento de la especie, incrementando la actividad hacia periodos nocturnos con la finalidad de evitar las temperaturas elevadas.

Palabras clave: Calidad térmica, Termorregulación, Termoconformismo, Restricción térmica, Catemeral.

ABSTRACT

Temperature is the environmental variable that most influences the biology of ectotherms due to the importance of this resource to carry out different biological functions. Therefore, in order to obtain heat, reptiles use different strategies alternating periods of activity, selection of places between sun and shade, postures, changes in their coloration, among others. Therefore, the study of the effects of temperature on ectotherms is crucial to understand different ecological and biological processes. Thermal ecology is responsible for studying the relationship of living beings with their thermal environment. Within this science, helodermatids have been scarcely studied in Mexico and for *Heloderma alvarezii* these studies have only been carried out superficially. Not knowing how changes in its thermal niche can affect different biological processes of the species. That is why the present study had as objectives to evaluate, through the protocol proposed by Hertz et al (1993), the thermal quality of the habitat, precision behavior and thermoregulatory efficiency of individuals in the ZooMAT and field; as well as the hours of thermal restriction. It was found that *H. alvarezii* presents body temperatures of 27.9 ± 2.9 °C with preferred temperatures between 25.9 and 28.7 °C, showing thermoregulatory precision. In addition, the species behaves as a moderate thermoconformist during the day and as an active thermoregulator at night. The thermal quality of the habitat suggests that it differentiates between sites based on the availability of sun and shade, where those sites with high or suboptimal temperatures were thermally unfavorable. Within the ZooMAT, the shaded site presented the most favorable thermal quality, contrary to the field site. Heat is obtained by means of tigmothermia, keeping the entire body in direct contact with the substrate. In addition to this, they present other means of thermoregulation such as immersion in water tanks, which allows them to maintain a lower and more stable body temperature than those individuals on the surface, especially during high temperatures. The hours of thermal restriction occur mainly between 10:00 a.m. and 6:00 p.m., which in the future could imply a change in the species' behavior, increasing activity towards nocturnal periods to avoid high temperatures.

Key Word: Thermal quality, Thermoregulation, Thermoconformism, Thermal restriction, Cathemeral

I. INTRODUCCIÓN

La temperatura es el factor ambiental que más influye en la biología de organismos ectotermos, debido a la capacidad insuficiente para la producción insuficiente de calor corporal. Esto hace que sean dependientes de fuentes térmicas externas y absorción calor por medio de convección, conducción y radiación (Richard *et al.*, 1992; DeNardo *et al.*, 2004; Lara-Reséndiz, 2015). Adicionalmente a estos métodos de obtención de calor, los ectotermos presentan diversas estrategias conductuales para promover la termorregulación, como lo son el cambio en la coloración, horarios de actividad, posturas, sitios de percha, etc. (Avery, 1982). En conjunto, estas estrategias les permiten mantener una temperatura corporal relativamente constante, lo que a su vez determina sus actividades biológicas (Díaz de la Vega *et al.*, 2014; Zug *et al.*, 2001).

Como consecuencia de la dependencia térmica de los reptiles, la temperatura influye en diversos aspectos como la distribución y ecología de los organismos, ya que muchas de las especies regulan su temperatura mediante patrones de actividad para optimizar procesos fisiológicos (Anguilleta *et al.*, 2002; Bowker y Johnson, 1980). Como resultado de la estrecha relación entre el ambiente y la temperatura de los ectotermos, los impactos del ambiente sobre los individuos dependerán de la capacidad de aclimatación, comportamientos termorreguladores, disponibilidad y selección de hábitat, además de cambios en los periodos de actividad (Deutsch *et al.*, 2008; Huey y Slatkin, 1976; Huey *et al.*, 2009; Kearney *et al.*, 2009).

Las estrategias de termorregulación implican diferentes maneras de controlar la temperatura corporal, desde el termoconformismo hasta la termorregulación activa. Las especies termoconformistas usualmente mantienen temperaturas corporales similares a la temperatura del ambiente; por el contrario, los organismos termorreguladores pueden mantener temperaturas corporales por encima de la temperatura ambiental y cercanas a la temperatura preferida (Huey, 1982). Debido a la heterogeneidad térmica, los reptiles pueden clasificarse en dos grupos: 1) los estenotermos son aquellos que a pesar de los cambios en la temperatura ambiental mantienen su temperatura corporal casi constante

(rangos estrechos), y 2) los euritermos que toleran rangos más amplios de variación térmica (Eliosa y Silva, 2011).

Otra variable importante para considerar en el estudio de los reptiles y su medio ambiente es la calidad térmica, que hace referencia a la capacidad del ambiente para proveer las condiciones adecuadas para asegurar la persistencia de un individuo y de su población (Hall *et al.*, 1997). La evaluación de dicha variable mediante el uso de métodos eficientes como el propuesto por Hertz *et al.*, (1993) permite cuantificar la regulación de la temperatura corporal con mayor precisión y explorar la oferta térmica en los sitios de estudio (Lara-Resendiz *et al.*, 2014).

Gran parte de las especies de reptiles presentan límites de tolerancia hacia las altas temperaturas, por lo que deben recurrir a la termorregulación para evitar el sobrecalentamiento en las horas o épocas más cálidas y así comprometer sus necesidades biológicas (Helmuth *et al.*, 2005; Sunday *et al.*, 2014). Aquellas temperaturas que superan la temperatura óptima de los reptiles son conocidas como horas de restricción térmica (Lara-Resendiz, 2015).

Los estudios sobre la ecología térmica tratan de explicar las interacciones de los organismos ectotermos con el medio que los rodea, lo que la ha convertido en un aspecto notable para la comprensión sobre diversos procesos ecológicos y fisiológicos (Angilletta, 2009; Avery, 1982; Bartholomew, 1982; Sinervo *et al.*, 2010), cobrando gran relevancia cuando se llevan a cabo con especies poco estudiadas y/o amenazadas. Aunque se han resuelto múltiples preguntas sobre cómo la temperatura afecta diferentes aspectos de la biología de los reptiles, en México uno de los grupos menos estudiados en aspectos de ecología térmica son los miembros del género *Heloderma* quienes no representan ni el 4 % de investigaciones realizadas ligadas a estudios térmicos.

Los estudios dirigidos a *Heloderma alvarezii* son limitados y dejan un vacío de información en muchos aspectos ecológicos, por lo que no es extraño que se desconozcan aspectos térmicos de la especie. Como consecuencia de ello, no se sabe cómo esta especie puede responder ante diferentes presiones ambientales como la pérdida de hábitat y el cambio climático (Sinervo *et al.*, 2010; Domínguez *et al.*, 2017). Se ha sugerido que esta especie es un importante indicador de la calidad del hábitat,

desafortunadamente habita uno de los ecosistemas más amenazados en Chiapas. Con base en la problemática que enfrenta esta especie tanto en conservación como en falta de aspectos básicos para su conservación. El presente estudio determina los requerimientos térmicos de *H. alvarezii*; con esto se pretende dar a conocer información preliminar que sienta las bases para un mejor entendimiento sobre la ecología térmica de esta especie para futuros planes de conservación.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. Taxonomía

La descripción más antigua que se tiene de un helodermátido es la Hernández en 1615 (Figueroa, 2000), quien describe al “Acaltepeon” en los campos de Cuernavaca, Morelos. Posteriormente Wiegman (1829) aplicó el nombre de *Trachyderma horridum* a un espécimen colectado en México señalando que el individuo colectado es el mismo referido por Hernández como “Acaltepeon” y consecuentemente propone el nombre de *Heloderma* para el género (Bogert y Martín del Campo, 1956). Actualmente la familia Helodermatidae se conforma por un único género viviente (*Heloderma*) el cual se encuentra integrado por *H. suspectum*, *H. exasperatum*, *H. horridum*, *H. alvarezii* y *H. charlesbogerti* (Reiserer *et al.*, 2013).

2.2. Morfología

El escorpión chiapaneco (*H. alvarezii*) es de complexión robusta y llega a alcanzar una longitud total de hasta 70 cm. Se caracteriza por presentar el cuerpo rollizo y robusto con una cabeza triangular, masiva y aplanada dorsoventralmente, el hocico es redondeado y grueso mientras que los ojos son pequeños y con parpados móviles (Álvarez del Toro, 1972). Posee extremidades robustas, provistas de dedos fuertes y largos que terminan en grandes uñas en forma de garras, la cola es corta y gruesa y su lengua es bífida y retráctil (Beck y Lowe, 1991). Se distingue por su lepidosis tan particular conformada por escamas granulares redondeadas no imbricadas y delineadas por pequeños elementos óseos (semejantes a las chaquiras) en la cabeza, cuerpo y cola, con excepción de las escamas ventrales que son aplanadas (Beck y Lowe, 1991).

Otro distintivo de estos saurios son sus llamativas bandas o manchas amarillas (Figura 1), las cuales tienden a variar entre las diferentes poblaciones además de encontrarse sujeta a cambios ontogénicos (Bogert y Martín del Campo, 1956). *H. alvarezii* es también conocido como escorpión negro, debido a que los patrones de coloración van desapareciendo durante los primeros cuatro años, obteniendo una coloración totalmente negra cuando alcanza la adultez (Figura 2). Lo anterior es causado probablemente por

hormonas asociadas al crecimiento (Bogert y Martín del Campo, 1956; Reiserer, Scutt y Beck, 2013). 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, un área clara sobre la región sacral y de cuatro siete bandas oscuras en la cola (Bogert y Martín del Campo, 1956).



Figura 1. Individuo joven de *Heloderma alvarezii*, donde aún se aprecias los patrones de coloración característicos de la etapa.



Figura 2. Individuo adulto de *Heloderma alvarezii* con la pigmentación totalmente negra.

2.3. Diferenciación de sexos

Los helodermátidos en general son especies que poseen dimorfismo sexual sumamente discretos, por lo que a los ojos inexpertos la determinación entre machos y hembras puede llegar a ser sumamente difícil. Los estudios realizados por Gienger y Beck (2007) indican que los machos presentan una cabeza y cola más grande que las hembras. Asimismo, puede llegar a observarse en los machos adultos una cola con la punta roma o chata. Esto como consecuencia del desgaste que puede llegar a ocurrir a causa de los combates ocurridos entre ellos. Debido a la dificultad que la determinación de los sexos conlleva, se ha optado por implementar diferentes tipos de técnicas que faciliten esta labor.

Entre las técnicas más comunes se encuentran: 1) las inyecciones salinas para eversión del hemipene, las cuales requieren de mucho cuidado debido al uso de anestesia; 2) Laparoscopia; 3) Sondeo; 4) Radiografía y 5) Detección de hormonas en la sangre (González, 2013).

2.4. Sistema venenoso

Uno de los rasgos más particulares de la familia es quizás la presencia de glándulas productoras de veneno, las cuales se encuentran conformadas por glándulas alargadas y lobuladas que están alojadas en la porción frontal de la mandíbula inferior. Los canales secretores se abren en la mucosa de la encía, en la base de los dientes acanalados de hasta seis milímetros (Figura 3) (Bogert y Martín del Campo, 1956; Köhler, 2013). Los dientes presentan un par de canales desde la base hasta la punta por donde el veneno se desplaza por medio de capilaridad. El sistema venenoso no es tan especializado en proceso de inoculación como el de algunas serpientes, por lo que para lograr el cometido necesita retener de manera persistente la mordedura durante un periodo de tiempo prolongado.

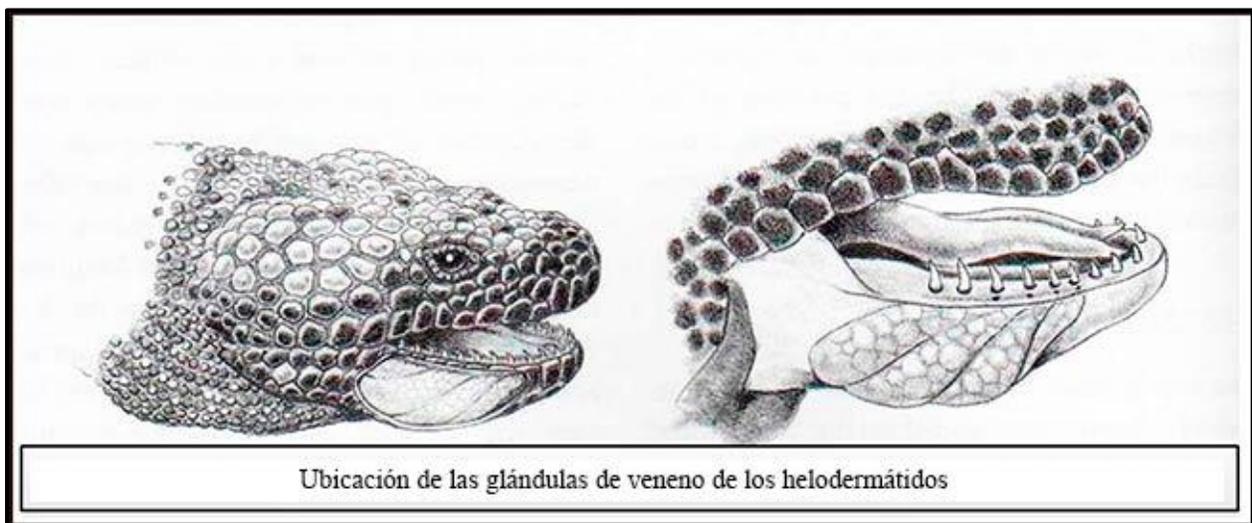


Figura 3. Sistema venenoso de los helodermátidos (Beck, 2005).

En *H. charlesbogerti* se ha documentado que una mordida de quince segundos bastó para causar severos síntomas de intoxicación en un sujeto adulto (Ariano, 2007). Los casos de intoxicación por el veneno de *H. alvarezi* son sumamente escasos, y solo se conocen dos casos (com pers.). A pesar de ello Álvarez del Toro (1972) reporta que el veneno de esta especie es mucho más ponzoñoso que el del resto de las especies, además de ser más agresiva. Los casos severos de intoxicación causan parálisis de los centros respiratorios, debilidad del corazón, trombosis y finalmente la muerte, siendo la dosis letal entre 5 y 7 mg.

2.5. Veneno

Aún se desconoce de forma particular la composición del veneno de *H. alvarezi*, pero se sabe que la composición es similar a la de *H. horridum* encontrándose conformado por al menos 18 proteínas con actividad enzimática como phospholipase A y hyaluronidase (Alagon *et al.*, 1982). Estudios más profundos con especies como *H. horridum* y *H. suspectum* señalan que el veneno se encuentra compuesto por cinco péptidos: Helospectin I y II, helodermin, exedin-3 y exedin-4 (Hoshino *et al.*, 1984; Parker *et al.*, 1984; Eng *et al.*, 1990; Eng *et al.*, 1992). Como resultado el veneno de estas especies ha sido ampliamente estudiado, y se observa que algunos compuestos aislados poseen propiedades terapéuticas, especialmente empleadas para el tratamiento de la diabetes tipo II y usos potenciales en el tratamiento del Alzheimer (Beck, 2005; Kiwanja, 2008; Iglesias *et al.*, 2014). Sin embargo, a la fecha aún no se han realizado estudios que caractericen de manera detallada la composición del veneno de *H. alvarezi*, ya que a pesar de las similitudes compartidas con *H. horridum*, en los reptiles existe variación en los perfiles de veneno debido a diferencias geográficas, ontogenia, dieta, etc. (Beck, 2005; labrdov *et al.*, 2014).

2.6. Reproducción

Los aspectos reproductivos en vida libre para la especie han sido estudiados de manera muy superficial, siendo mayormente llevados a cabo con individuos en cautiverio. Para el caso de *H. alvarezi* se sabe que la temporada reproductiva tiene inicios durante finales

de septiembre e inicios de octubre, coincidiendo con el fin de la temporada húmeda. Después de esto, se da inicio a una serie de combates entre los machos (Figura 4). Los combates tienen como objetivo someter al contrincante a base de forcejeos y mordidas, durante este evento el macho busca ubicarse en el dorso del adversario formando arcos entre los dos miembros (Ramírez y Guichard, 1989).



Figura 4. Combates entre machos de *Heloderma alvarezii* llevados a cabo durante la temporada reproductiva

El apareamiento se lleva a cabo entre octubre y noviembre, aunque en algunos casos este puede anticiparse algunos días. Durante el evento reproductivo, el macho persigue a la hembra hasta alcanzarla e intenta ubicarse sobre el dorso de esta, sujetándola con las extremidades y realizando pequeños roces con su cabeza. Una vez que la hembra acepta llevar a cabo la copulación con el macho, esta eleva ligeramente la cola y el macho se desplaza ligeramente hacia la atrás para facilitar la copulación e intentar

introducir el hemipene, este evento puede llegar a durar hasta dos horas (Álvarez del Toro, 1972).

Finalmente, la puesta de huevos ocurre entre noviembre y diciembre, con un periodo de incubación de alrededor de 149 días con una temperatura de 26.36 ± 1.09 y humedad relativa de 82.16 ± 9.76 %. Por otra parte, en la superficie la temperatura fue de 24.99 ± 5.79 °C con una humedad relativa de 16.97 ± 2.08 °C, mostrando ser sumamente variables en comparación con las condiciones internas del nido, la incubación concluye durante el mes de abril (Álvarez del Toro, 1972; Ramírez y Guichard, 1989; Beck, 2005; Ariano-Sánchez y Salazar, 2015).

2.7. Distribución

Los helodermátidos se distribuyen desde el Sureste 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 sureste 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; Domínguez *et al.*, 2017).

En la zona de Centroamérica se encuentra el escorpión chiapaneco (*H. alvarezii*) que habita los bosques secos en la depresión central de Chiapas desde los municipios de Jiquipilas y Cintalapa hasta la región de Nentón, Guatemala entre los 400 y los 1 000 msnm (Ramírez y Guichard, 1989; Gómez-Cruz *et al.*, 2021). Con un área potencial estimada de 11 218.63 km² que se encuentra restringido por barreras geográficas como grandes cadenas montañosas que rodean el valle de la depresión central chiapaneca (Figura 5) (Gómez-Cruz *et al.*, 2021). Sin embargo, Campbell y Vannini (1988) proponen la probabilidad de áreas de simpatría entre *H. horridum* y *H. alvarezii* entre el Istmo de Tehuantepec y Cintalapa, Chiapas (Reiserer, Scuettt y Beck, 2013). A pesar de que la información de integración entre ambas especies es aún inconclusa, recientemente

García- Grajales *et al.*, (2020) señalan el registro de individuos en la costa oeste de Oaxaca, lo que enfatiza la necesidad de realizar estudios en esa región.

Por otra parte, se encuentra el escorpión guatemalteco (*H. charlesbogerti*), el cual es endémico de Guatemala y habita el Valle del Rio Motagua (Campbell y Vannini, 1988; Ariano, 2003).

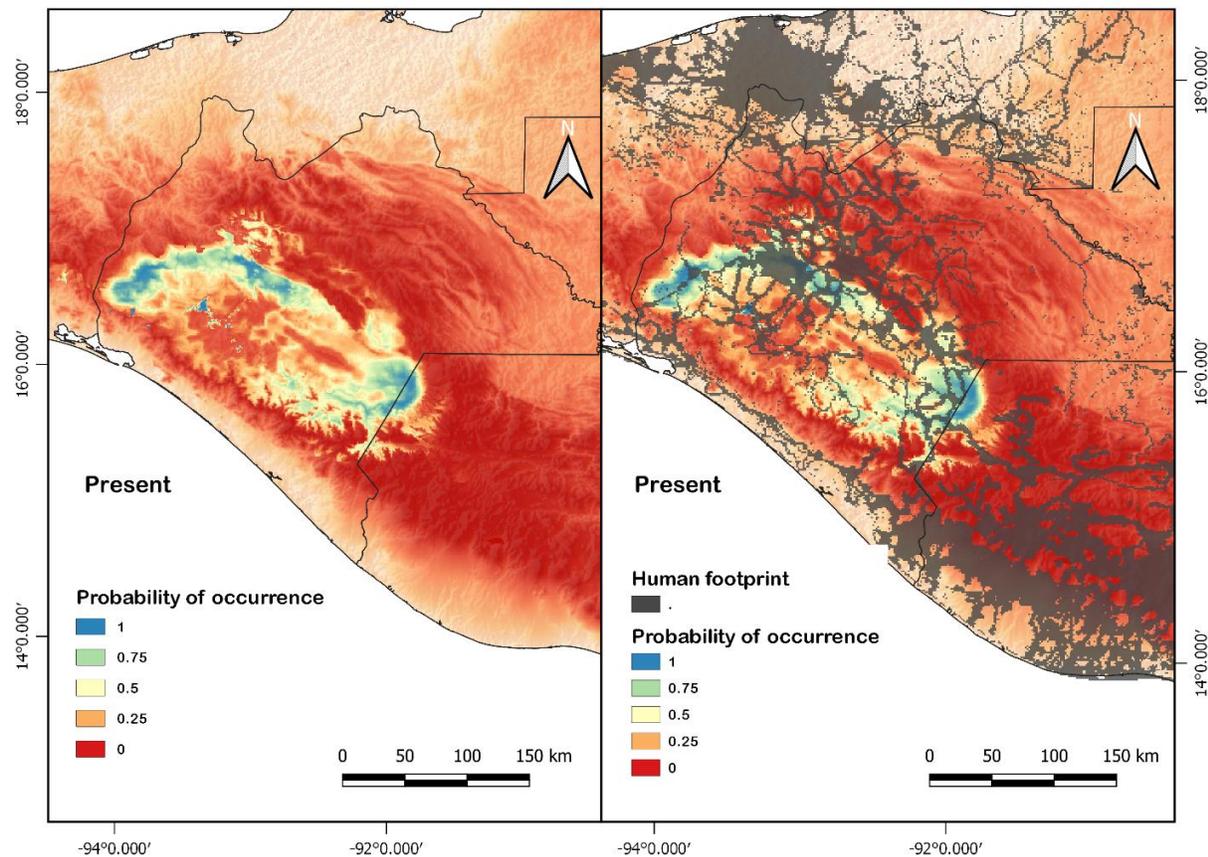


Figura 5. Probabilidad de presencia en la distribución actual de *Heloderma alvarezii* (izquierda), y efecto de la huella humana sobre la distribución de la especie (Gómez-Cruz *et al.*, 2021).

2.8. Comportamiento

Son individuos con actividad limitada, por lo que pasan gran parte de su tiempo dentro de madrigueras, lo que dificulta la observación en campo. Usualmente son observados de manera frecuente después de las lluvias, coincidiendo con la temporada de nidación

de *Ctenosaura pectinata* debido a que se alimentan de sus nidadas (Beck y Lowe, 1991). En la mayoría de las observaciones de campo se les encuentra en el suelo, donde pasan la mayor parte del tiempo, aunque también se les puede observar trepando árboles en búsqueda de refugio y alimento (Álvarez del Toro, 1972). En promedio suelen desplazarse 3.5 m/min, pasando cerca de 67 min en la superficie y estando activos cerca de 18 días por mes, sumando un total de 120 horas por año. Por ello se les ha llegado a catalogar como uno de los reptiles más lentos del mundo (Beck y Lowe, 1991; Beck, 2005; Ramírez, 2009). En *H. charlesbogerti* la actividad se ve fuertemente influenciada por la estacionalidad, ya que durante las temporadas secas el ámbito hogareño suele ser mucho menor en comparación al de la temporada húmeda. Probablemente, esto sea una estrategia para reducir el gasto de energía durante la temporada seca (Ariano-Sánchez *et al.*, 2020)

Son animales de carácter tranquilo y poco temperamental, pero durante la temporada reproductiva de *H. alvarezii* los machos llevan a cabo una serie de combates ritualizados basados en una serie de forcejeos, los cuales tienen como objetivo someter al oponente y obtener un éxito reproductivo sobre los rivales (Ramírez y Guichard, 1989; Gienger y Beck, 2007; Ramírez, 2009). Se ha observado cierta afinidad a los cuerpos de agua, donde los individuos se sumergen durante las horas de alta temperatura como una estrategia termorreguladora, además de evitar activamente las temperaturas más elevadas resguardándose en sus madrigueras (Aranda-Coello *et al.*, 2019).

2.9. Dieta

La alimentación del género *Heloderma* suele ser oportunista y consiste principalmente de nidadas de aves y reptiles especialmente de *Ctenosaura pectinata*. Al ser buenos trepadores también se alimentan de huevos y crías de aves como *Ortalis poliocephala* y *Trogon citreolus* (Beck y Lowe, 1991). Además de ello, en restos fecales se han encontrado residuos de otros reptiles, mamíferos pequeños e insectos (coleópteros, ortópteros, tenebrios, cucarachas, etc.), los cuales son ingeridos de manera intencional (Beck y Lowe, 1991; Ariano, 2003). En *H. alvarezii* se ha reportado que los individuos incluso pueden alimentarse de huevos y crías de su misma especie (Álvarez de toro,

1972). A pesar de que pierden un gran porcentaje de su masa corporal durante los periodos de hibernación pueden llegar a recuperarse rápidamente tras pocas cacerías exitosas (Álvarez de Toro, 1972; Beck y Lowe, 1991).

2.10. Ecología

Los helodermátidos han mostrado ser de gran importancia ecológica al ocupar un nicho especializado no comparable a los de otras especies de lagartijas en el mundo, habitando grandes extensiones de espacio las cuales varían con la estacionalidad (Bogert y Martín del Campo, 1956; Beck y Lowe, 1991; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). Esto se debe a que la estacionalidad juega un rol muy importante en los periodos de actividad, afectando su ámbito hogareño y selección del hábitat, restringiendo la presencia a sitios con buen estado de conservación, por lo que han sido sugeridos como bioindicadores (Beck y Lowe, 1991; Domínguez *et al.*, 2017; Holcomb, 2017; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020). 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).

2.11. Ocupación y microhábitat

El género *Heloderma* habita principalmente lugares con un clima tipo Awi, cálido subhúmedo con lluvias en el verano, también están presentes en climas tipo Aw1 cálido húmedo con 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). Llegan a mantener cierta preferencia hacia sitios con un rango de temperatura de entre 28 y 30 ° C y precipitaciones de entre 110 y 120 mm, disminuyendo la probabilidad de presencia a mediada que lo hace esta variable (Gómez-Cruz *et al.*, 2021). Suelen habitar frecuentemente arroyos y pendientes rocosas-arenosas, los cuales proveen un sustrato adecuado para las madrigueras, que caracterizan su hábitat de manera importante (Figura 6). (Beck y Lowe, 1991; Ramírez-Bautista y Beck, 1996; Ariano, 2003).



Figura 6. Uso de madrigueras en las cuales pasan mayor parte del tiempo.

Las madrigueras se basan en estructuras con características específicas que determinan su microclima con variaciones en la estacionalidad, siendo rocoso y orientados al sur en invierno y arenoso con variaciones en la orientación durante el verano (Beck y Jennings, 2003). Dentro de las madrigueras la humedad y el déficit en la presión de vapor son los dos factores más importantes en la selección del microhábitat debido a que estas condiciones evitan la pérdida de agua, por lo que una madriguera puede ser ocupada por varios individuos (Beck y Jennings, 2003; Aranda-Coello *et al.*, 2019). Al hacer uso de madrigueras con estas características pueden beneficiarse de temperaturas corporales bajas y consecuentemente reducir el gasto energético durante largos periodos de estibación (Beck y Lowe, 1991).

La disponibilidad de los refugios juega un papel importante en la selección del

hábitat y en parte influye en los patrones de dispersión local, pues se ha observado que *H. suspectum* pasa mayor parte del tiempo en áreas con una mayor densidad de sitios que pueden ser potencialmente utilizados como madrigueras (Beck y Jennings, 2003). Debido a que los refugios son un recurso limitado algunos comportamientos como el uso de hábitat, patrones de distribución, dispersión y distribución pueden verse afectados. Esto puede ser de gran interés ecológico para entender el rol de los refugios en la historia natural de los organismos y consecuentemente su implicación en la conservación (Beck y Jennings, 2003).

2.12. Usos

El veneno de los helodermátidos ha sido ampliamente estudiado debido a que algunos componentes como la exenatida han demostrado poseer propiedades terapéuticas, utilizadas principalmente para el tratamiento de la diabetes tipo dos, además de presentar actividad contra otros trastornos como el Alzheimer (Kiwanja, 2008; Iglesias, Heras y Díez, 2014). Se sabe además que su piel es utilizada en la industria petelera para la elaboración de calzado, bolsos y también en la elaboración de artesanías en ciertos estados como Michoacán, Guanajuato entre otros (Ramírez-Bautista y Beck, 1996).

2.13. Amenazas

Desafortunadamente en México durante varios años los helodermátidos han sido sacrificados indiscriminadamente a causa del desconocimiento, principalmente por los pobladores de comunidades quienes le temen a causa de su veneno y los mitos que se han generado alrededor de estos individuos (González, 2013; Janzen, 1988). En algunos lugares de la Depresión central de Chiapas se cree que la única manera eficaz de matar a estos organismos es atravesándolos con una estaca y dejándolos clavados en el suelo, además de llegar a confundir las oviposiciones de algunos invertebrados con la saliva del escorpión (Figura 7).

Además, se les ha explotado comercialmente tanto legal como ilegalmente debido a la alta demanda de coleccionistas a nivel nacional e internacional, llegando a ser

valuados hasta en \$ 2 000 USD, lo cual pone en riesgo el tamaño de las poblaciones (Ariano, 2003; Beck, 2005). Otra gran amenaza es el cambio de suelo y climático pues los bosques secos donde habitan constituyen uno de los ecosistemas más amenazados en la actualidad además se ha observado que los huevos son muy sensibles a las variaciones de humedad y temperatura, y que estos factores afectan negativamente el porcentaje de eclosión, lo que compromete la viabilidad de las poblaciones (Murphy y Lugo, 1986; Janzen, 1988; Ariano, 2003; González, 2013).



Figura 7. A) individuo sacrificado de *Heloderma alvarezii* y b) oviposiciones confundidas con el veneno supuestamente escupido por el escorpión.

2.14. Pérdida de hábitat

Actualmente en México las selvas bajas son uno de los ecosistemas más amenazados y con mayor pérdida de biodiversidad, anteriormente este ecosistema comprendía cerca del 10.8 % de la vegetación del país, sin embargo, se estima que ahora dentro de esa totalidad únicamente un 5 % se encuentra en buen estado de conservación debido a causas antrópicas (Maass, 1995; Ceballos y García, 1996; Massera *et al.*, 1997; Trejo y

Dirzo, 2000; Rocha-Loredo *et al.*, 2010). Solamente en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas donde presumiblemente la especie era abundante, entre 1986 a 2014 la mancha urbana aumentó anualmente un 3 %, lo que equivale a una pérdida aproximada de 5 000 hectáreas de selvas bajas (Álvarez del Toro, 1976; Silva, García y Hernando, 2015). Esto la ha convertido en un mosaico entre remanentes de vegetación primaria, vegetación sucesional, agricultura y ganadería; y debido al ámbito hogareño relativamente amplio de los helodermátidos (21.6-75.9 ha) el desplazamiento entre estos parches aumenta la probabilidad de avistamientos, y con ello el riesgo de cacería aversiva (Beck y Lowe, 1991; Rodríguez *et al.*, 2019; Ariano-Sánchez *et al.*, 2020).



Figura 8. Situación actual de las selvas bajas en Chiapas, reflejando la pérdida de hábitat para muchas especies como *Heloderma alvarezii*.

El nivel de amenaza es cada vez mayor ya gran parte de la distribución del escorpión chiapaneco se encuentra fuera de las Áreas Naturales Protegidas (ANP's), debido a que tan solo el 4.2 % de su distribución se encuentra dentro de algunas de estas, siendo el Parque Nacional Cañón del Sumidero el que integra un mayor porcentaje de protección (Gómez-Cruz *et al.*, 2021). Por otra parte, en las zonas sin protección, cada año durante los meses de enero a marzo en la región central de Chiapas se provocan incendios con

finés agrícolas, que pueden llegar a salirse de control (Figura 8). El uso de estas prácticas tan invasivas indiscutiblemente pone en riesgo a las poblaciones de *H. alvarezi*, pues al tratarse de un reptil que tiene una capacidad de desplazamiento limitada (3.5 m/min) puede llegar a quedar atrapado dentro de estos incendios. Sin mencionar que los huevos son particularmente sensibles a cambios ambientales externos, y las elevadas temperaturas ambientales causadas por incendios pueden afectar considerablemente la viabilidad de los huevos y poblaciones (Beck y Lowe, 1994; Ariano, 2015).

2.15. Estado de Conservación

Los helodermátidos son particularmente cotizados como especies exóticas para muchos coleccionistas del mundo, llegando a ofrecerse hasta \$ 20 000 USD por ejemplar (Beck, 2005), esto hace que en ocasiones los individuos sean obtenidos de manera ilegal comprometiendo a las poblaciones, razón por lo que especies como *H. alvarezi* se encuentran en el apéndice dos del CITES desde 1957. Durante mucho tiempo el escorpión chiapaneco permaneció como una subespecie de *H. horridum* por lo que no se encontraba bajo ninguna categoría de riesgo, actualmente en las normas mexicanas (NOM- 059-SEMARNAT-2010) aún carece de una categoría propia y se sigue tomando en cuenta la de *H. horridum* como amenazado (A). Estudios más recientes (Reiserer *et al.*, 2013) evalúan a *H. alvarezi* y le otorgan un Environmental Vulnerability Score (EVS) de 15 dentro de la clasificación de Wilson *et al.*, villa (2013), siendo una especie con alta categoría de vulnerabilidad después de *H. horridum* y *H. charlesbogerti* (EVS= 17). Y posteriormente Aranda-Coello y Gómez- Cruz (2021) asignan la categoría de vulnerable (Vu) para *H. alvarezi* en la lista de la IUCN.

Debido a que los helodermátidos se encuentran restringidos a ambientes en buen estado de conservación y gran parte de su distribución se encuentra fuera de áreas naturales protegidas la pérdida y fragmentación del hábitat son las principales amenazas (Beck, 2005; Domínguez-Vega *et al.*, 2012; Gómez-Cruz *et al.*, 2021).

Desafortunadamente este ecosistema es uno de los más amenazados a nivel mundial lo que pone en peligro a los escorpiones, pues esta es una de las causas principales por las que *H. charlesbogerti* se encuentra en peligro de extinción (Ariano y

Salazar, 2015; Domínguez-Vega *et al.*, 2018).

2.16. Termorregulación

La temperatura es un factor ambiental que influye directamente en la biología de los reptiles, por lo que dependen de fuentes externas de calor, adaptaciones morfofisiológicas y de estrategias conductuales que les permitan mantener constante su temperatura corporal (Bennett y Dawson, 1976; Huey y Stalkin, 1976). Para ello requieren de un conjunto de procesos fisiológicos que involucren la detección térmica del ambiente y el procesamiento pineal de esta información para posteriormente controlar la temperatura corporal exitosamente (Firth y Turner, 1982). Así la termorregulación depende de estrategias conductuales (e.g. posturas, coloración, altura de percha), factores extrínsecos como la oferta térmica y complejidad del hábitat y factores intrínsecos como los requerimientos térmicos y tolerancia del calor (Bennett y Dawson, 1976; Firth y Turner, 1982; Huey, 1982).

El balance entre los costos y beneficios para mantener su temperatura corporal cercana a un rango determinado definirá la eficacia con la que se lleva a cabo la termorregulación. Generalmente aquellos organismos que mantienen su temperatura corporal cercana a las temperaturas ambientales suelen comportarse como organismos termoconformistas. Por el contrario, aquellos que muestran una mayor independencia de la temperatura corporal respecto a la temperatura del ambiente suelen comportarse como termorreguladores activos (Huey y Slatkin 1976, Huey 1982). Los primeros son frecuentes de encontrar en sitios con poca disponibilidad térmica, ya que los costos para termorregular son demasiado altos. La termorregulación puede ser clasificada en dos categorías con base en la forma de obtención de calor, en una termorregulación tigmotérmica la obtención de calor se obtiene por convección entre el cuerpo del individuo y el sustrato. Mientras que en una termorregulación heliotérmica, el calor es obtenido por medio de la radiación (Labra *et al.*, 2008).

Esta compleja interacción conductual y ambiental conducen a una serie de beneficios (e.g. alimentación, digestión crecimiento y reproducción), sin embargo, también implica un costo que se encuentra ligado a la disponibilidad de recursos térmicos

en el espacio (Huey, 1982). Por ejemplo, en sitios donde los microclimas son abundantes los costos energéticos suelen ser bajos ya que la distancia recorrida entre sol y sombra es menor, por el contrario, cuando el espacio implica un gran costo energético suelen ser termoconformistas más que termorreguladores (Sears *et al.*, 2016; Basson *et al.*, 2017).

Saber que tan cuidadosamente los reptiles controlan su temperatura es fundamental para entender diversos procesos ecológicos y fisiológicos, sin embargo, para ello se requiere responder preguntas distintas, difíciles y complementarias (Hertz *et al.*, 1993). Como determinar qué tan extenso es el abanico de comportamientos o ajustes fisiológicos para regular la temperatura, qué tan variable es la temperatura corporal (precisión), la variación donde la temperatura corporal se empareja con la temperatura seleccionada y saber si los comportamientos termorreguladores realmente mejoran la precisión de la temperatura (Hertz *et al.*, 1993).

2.17. Ecología térmica

La ecología térmica es una parte de la biología que se encarga de estudiar la relación de los seres vivos con su medio ambiente térmica. En los reptiles las características asociadas con ecología térmica pueden ser abordadas en dos categorías, fisiológicas y conductuales (Lara-Resendiz, 2015; Refsnider *et al.*, 2019). Siendo las conductuales las orientadas a la termorregulación, la cual usualmente es evaluada mediante variables como la temperatura corporal (T_b), temperatura seleccionada (T_{sel}), temperatura operativa (T_e), calidad térmica del ambiente (d_e), precisión termorreguladora (db), efectividad termorreguladora (E) y horas de restricción (H_r) por mencionar algunas (Hertz *et al.*, 1993; Dzialowski, 2005; Bakken y Anguilletta, 2014; Lara-Reséndiz *et al.*, 2014; Refsnider *et al.*, 2019; Taylor *et al.*, 2020).

Con todo ello actualmente el estudio de la ecología térmica de diversos taxones ha crecido exponencialmente debido a la importancia de la temperatura en su biología, y en consecuencia la alteración de su nicho térmico. Pues es sabido que el cambio en las condiciones climáticas puede afectar la fenología reproductiva, su distribución e incluso causar la extinción local de sus poblaciones (Lara-Resendiz, 2017).

III. ANTECEDENTES

Uno de los primeros trabajos que describen aspectos relacionados con la temperatura y comportamiento de los helodermátidos es el realizado por Bogert y Martín del Campo (1956), donde se menciona que no son totalmente nocturnos, mientras que la actividad diurna se restringe a periodos fríos y a pesar de habitar zonas cálidas no son termofílicos. Bajo condiciones de laboratorio determinaron que el límite corporal tolerado voluntariamente para *H. suspectum* fue de 33.7 °C, mientras que la media para la actividad fue de 28.7 °C (con una preferencia entre los 29 y 30 °C), por otra parte, el límite mínimo y máximo fue de 24.2 y 44 °C, momento cuando ocurre la inhabilitación locomotora.

En *H. horridum* Beck y Lowe (1991) registraron que durante la temporada húmeda el tiempo en las madrigueras disminuye, mientras la actividad en la superficie aumenta. Sin embargo, aún en superficie la actividad es limitada, desplazándose alrededor de 3.5 m/min y cerca de 25.3 km al año. Los horarios con mayor actividad ocurren en horarios crepusculares de 07:00 a 10:00 am y de 04:00 a 08:00 pm, teniendo una actividad en superficie de aproximadamente 120 horas durante el año. Durante la temporada húmeda la temperatura corporal es de 29.5 °C, siendo menor a la temporada seca, esto se debe a que la temperatura del aire es inferior tras las lluvias pues se ha observado que la temperatura corporal se encuentra relacionada con la temperatura del ambiente, principalmente la del sustrato. 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

Posteriormente Beck y Lowe (1994) evaluaron la tasa metabólica de *H. horridum* y *H. suspectum* bajo condiciones de laboratorio observando que la tasa metabólica de ambas especies ocurre cuando están expuestos a temperaturas cercanas a los 25 °C, sin diferencias entre ambas especies. Señalando que los helodermátidos tienen una de las tasas metabólicas más bajas en comparación con otros reptiles.

En aspectos relacionados a la selección de temperatura Gienger *et al.*, (2013) evaluaron en un gradiente térmico bajo condiciones de laboratorio la respuesta térmica

a la alimentación de 10 individuos de *H. suspectum*. Reportando que durante condiciones de ayuno la temperatura corporal se mantiene en 25.2 °C, una vez que son alimentados suelen seleccionar temperaturas cercanas a los 30 °C. Asimismo a medida que aumenta el tamaño de la presa también lo hace la temperatura corporal, conduciendo a cambios en la preferencia térmica, lo que puede conducir a un comportamiento termorregulador y de esta manera regular su temperatura corporal para facilitar la digestión.

Posiblemente el primer trabajo relacionado a la ecología térmica de un helodermátido es el realizado por Holcomb (2017) con *H. horridum*. En él señala que la estacionalidad modifica la actividad, ya que durante la temporada húmeda la actividad suele ocurrir entre la 01:00 pm y 05:00 pm y permanece entre cinco y diez horas en la superficie mientras que durante la temporada seca la actividad suele ser de tres horas. Por el contrario, la temperatura corporal no mostró cambios, oscilando entre los 26.1 y 30.1 °C con un promedio de 29.5 °C, siendo menos que la temperatura operativa (T_e). Esto sugiere que esta temperatura relativamente constante es posible únicamente mediante estrategias termorreguladoras, ya que suelen refugiarse en las madrigueras cuando la T_e disponible en la superficie no es óptima evitando además la pérdida de agua. Posteriormente cuando la T_e está decayendo hacia la tarde es cuando los individuos salen a la superficie.

Por otra parte, con *H. alvarezii* se encuentra el trabajo de Ramírez y Guichard (1989) donde reportan por primera vez los combates ritualizados durante finales de septiembre e inicios de octubre. Observaron que durante esa temporada la actividad en machos inicia a partir de las 05:30 pm cuando las condiciones ambientales eran secas, sin embargo, en presencia de lluvia los individuos se resguardan en sus madrigueras hasta que la lluvia cesa. Señalan que en condiciones donde la lluvia es ligera se les puede ver activos, o bien en la entrada de sus madrigueras gustando de humedecerse cuando el clima es cálido (22 a 28 °C) y hay llovizna.

Desde el estudio realizado por Ramírez y Guichard (1989) pasaron cerca de 30 años hasta el próximo trabajo realizado por Aranda-Coello *et al.*, (2019) quienes reportan que la temperatura corporal es de 27 ± 2.2 °C además de señalar que el cuerpo y las

extremidades están siempre en contacto con el sustrato para facilitar la transferencia de calor por medio de la conducción para posteriormente poder retornar a sus madrigueras.

Posteriormente Gómez-Cruz *et al.*, (2021) determinó que *H. alvarezi* es particularmente sensible al cambio climático, esto se debe en gran medida a que la distribución se encuentra determinada por la temperatura y la precipitación. Principalmente en sitios con temperaturas entre los 28 y 30 °C con niveles de precipitación entre los 11 y 120 mm, reduciendo la probabilidad de presencia a medida que la temperatura y precipitación se alejan de estos valores.

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, ellos mencionan que las madrigueras lejos de ser seleccionadas aleatoriamente son seleccionadas específicamente por sus estructuras y características microambientales y el entender la importancia ecológica y rol de las madrigueras en la historia natural de los organismos puede tener consecuencias importantes en la conservación.

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 ± 1.1 °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.

IV. JUSTIFICACIÓN

Debido a que la temperatura tiene un papel fundamental en la biología de los reptiles estos han resultado ser un buen modelo para estudiar múltiples aspectos ecológicos. Actualmente se desconocen los requerimientos térmicos del escorpión chiapaneco y ambiente que puede proporcionarlos. Sin embargo, se ha sugerido que la presencia de este reptil es un excelente indicador de la calidad del hábitat, generando así un dilema dada la falta de información y los riesgos a la conservación de la especie. Por otra parte, en múltiples ocasiones se ha mencionado que el trabajo en campo con los helodermátidos requiere esfuerzos de muestreo elevados, por lo que el trabajo con individuos *ex situ* puede ser una alternativa para compensar las deficiencias por el bajo tamaño de muestra en vida libre. A causa de ello se pretende determinar los rangos térmicos corporales y ambientales de los espacios utilizados por el escorpión chiapaneco en el Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZooMAT), aportando así información hacia la carencia de datos existentes.

V. HIPOTESIS

Debido a que la actividad de *Heloderma alvarezi* se encuentra asociada a horarios crepusculares y temporada húmeda, se espera que la especie se comporte como termorregulador activo, con alta precisión y eficacia termorreguladora.

La especie regulará su temperatura corporal principalmente mediante la selección de microhábitats con temperaturas adecuadas.

Las temperaturas diurnas serán superiores a la temperatura optima de *Heloderma alvarezi*, por lo que las horas de restricción estarán distribuidas principalmente durante el día.

VI. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la ecología térmica y comportamiento termorregulador de *Heloderma alvarezii* en condiciones de semicautiverio en el Zoológico Miguel Álvarez del Toro, y extrapolar los datos a un escenario de vida libre en Venustiano Carranza, Chiapas.

Objetivos particulares

- a) Conocer la precisión y eficacia termorreguladora de *H. alvarezii* en semicautiverio y en campo.
- b) Identificar las variaciones en el comportamiento de los individuos en semicautiverio con aspectos relacionados a la temperatura
- c) Determinar las horas de restricción durante los periodos de actividad de los individuos en semicautiverio

VII. ÁREA DE ESTUDIO

El Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZooMAT) forma parte de la reserva El Zapotal incluida en la Depresión Central de Chiapas, ubicada en el sureste de Tuxtla Gutiérrez ($16^{\circ}43'0''$ y $16^{\circ}43' 40''$ N y los $93^{\circ}05'33''$ y $93^{\circ}06'08''$ O). La elevación dentro del área va desde los 600 hasta los 850 msnm con vegetaciones predominantes de selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia (Palacios-Espinoza et al., 2016). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano y una marcada estacionalidad, sobre todo durante la temporada seca, con temperaturas medias anuales de 24.5°C con un máximo promedio de 29.5°C , una mínima de 18.6°C y una precipitación promedio de 1129.1 mm (Rodríguez-López et al., 2019). La zona de estudio se encuentra constituida por un encierro al aire libre con algunos refugios artificiales conformados por rocas y madrigueras realizadas por los individuos, además de disponibilidad de sol y sombra debido a la vegetación (Figura 9). Además de ello es sitio se encuentra dentro de la distribución natural de la especie (Álvarez del Toro, 1972; Kholer, 2003; Gómez-Cruz et al., 2021).



Figura 9. Encierro a cielo abierto de los individuos de *Heloderma alvarezii*, el encierro es triangular con la parte frontal de 16 m, 10 m de fondo y 13.5 m en la parte trasera.

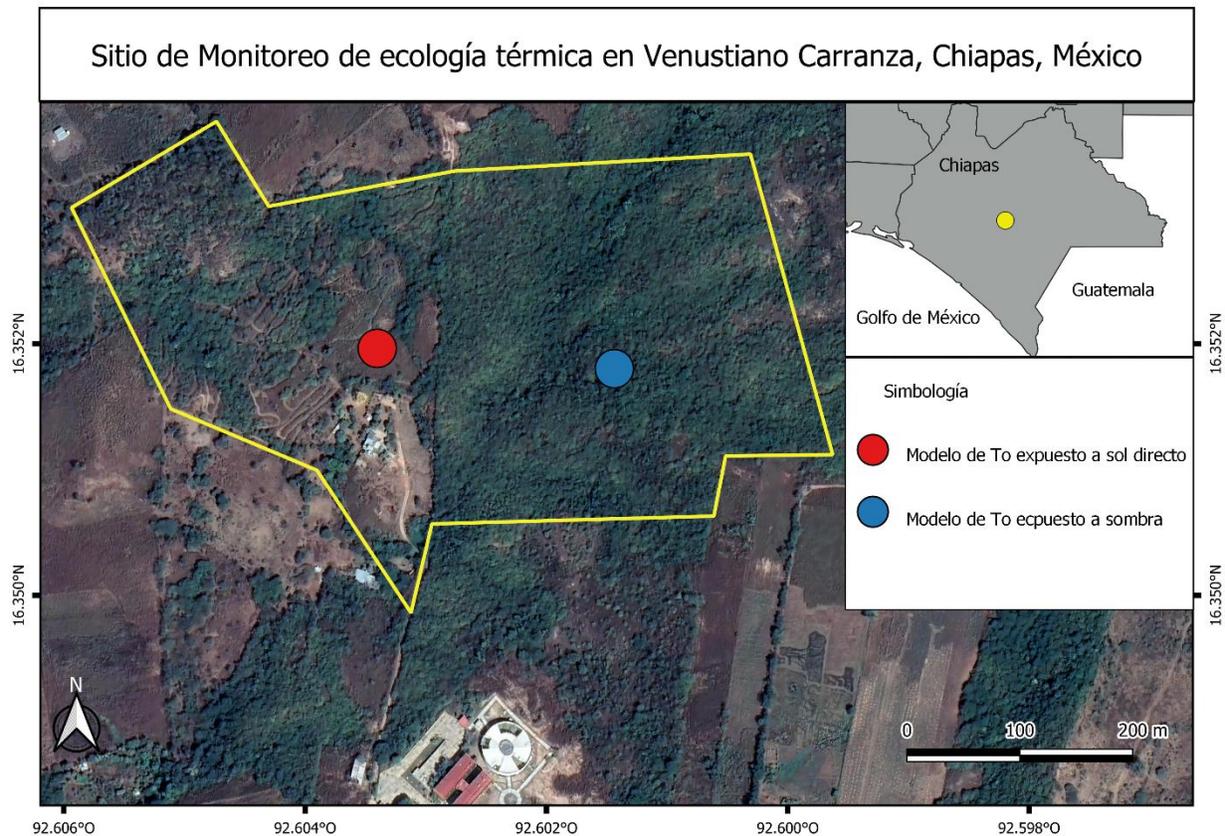


Figura 10. Sitios de monitoreo para determinar la ecología térmica de *Heloderma alvarezii* en campo, el punto rojo representa la ubicación del modelo de *To* expuesto a sol directo, mientras que el punto azul representa la ubicación del modelo de *To* expuesto a sombra.

El segundo sitio de estudio se encuentra en el municipio de Venustiano Carranza, Chiapas (Figura 10), ubicado en la Depresión central, el sitio presenta clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, semicálido subhúmedo con lluvias en verano y templado subhúmedo con lluvias en verano; y precipitaciones que oscilan entre los 1 000 y 1 500 mm, con una vegetación nativa predominante de selva baja caducifolia, aunque actualmente el aumento de las actividades antrópicas ha modificado el paisaje convirtiéndolo en uso agrícola. Dicha modificación ha ocurrido de la siguiente manera agricultura (53.83%), pastizal cultivado (3.47%), zona urbana (0.58%), mientras que la vegetación se presenta en menor proporción, pastizal inducido (13.51%), selva (12.79%) y bosque (6.52%; INEGI, 2020). Dentro del sitio de estudio se ubicaron los sitios de sol

conformados principalmente por pastizales o suelo de uso agrícola destinado al cultivo de maíz. Por otra parte, los sitios de sombra se encuentran conformados principalmente por bosques de nangaño (*Tremelloscypha gelatinosa*) con algunas especies arbóreas como palo mulato (*Bursera simaruba*), guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*) y cuaulote (*Guazuma ulmifolia*).

VIII. MATERIALES Y MÉTODO

8.1. Monitoreo y comportamiento

El estudio se realizó en las instalaciones del Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZooMAT), Tuxtla Gutiérrez, Chiapas durante los meses de abril a septiembre del 2022. Se monitorearon un total de doce individuos de *Heloderma alvarezii*, los cuales se encuentran en semicautiverio (*i.e.* un encierro expuesto a cielo abierto), lo que permite que las condiciones ambientales sean similares a los individuos en vida libre ya que el ZooMAT se encuentra dentro de la distribución natural de la especie. Los individuos fueron monitoreados de 07:00 a 19:00 hrs abarcando así los periodos de actividad registrados en la literatura (Beck y Lowe, 1991; Holcomb; 2017; Aranda-Coello *et al.*, 2019), donde se tomaron registros de temperatura de los individuos y del ambiente. Del mismo modo, aunque en menor frecuencia (ocho días por estación) se realizaron muestreos de 24 hrs para tener registros de temperatura tanto de día como de noche.

Cuadro 1. Etograma empleado de manera auxiliar para documentar el comportamiento de *Heloderma alvarezii* (modificado de Aranda-Coello *et al.*, 2019).

Comportamiento	Descripción
Tigmotermia	Cuerpo y extremidades en contacto directo con el sustrato
Cuerpo elevado	El individuo se encuentra erguido con el cuerpo sin contacto con el sustrato
Exploratorio	Al acercarse otro organismo los individuos realizan movimientos laterales de la cabeza y cambian de postura
Comportamiento hogareño	Los individuos regresan a sus madrigueras orientando la cabeza hacia fuera de las mismas
Comportamiento gregario	Los individuos comparten las mismas madrigueras ubicándose uno arriba del otro
Termorregulación	Los individuos se sumergen en depósitos de agua, salen de sus madrigueras cuando han sido alcanzadas por el sol y se refugian cuando la temperatura es alta

Los comportamientos observados fueron documentados mediante notas, registro fotográfico y grabaciones, describiendo aquellos que se encuentren asociados a la termorregulación (e.g. posturas, periodo de exposición al sol, selección de sustrato, etc.) Todas las observaciones fueron realizadas a un radio de 3 m para evitar alteraciones en el comportamiento tomando como base el trabajo realizado por Aranda-Coello et al., (2019) (Cuadro 1) para identificar los diferentes comportamientos presentados por *H. alvarezi*.

8.2. Temperatura corporal (T_b), del aire (T_a) y del sustrato (T_s)

La temperatura corporal (T_b) de los individuos se registró mediante un termómetro clínico infrarrojo (Bercom), ya que el uso de esta herramienta permite la toma de la temperatura sin alterar a los individuos, evitando así errores por la continua manipulación (Bakken y Angilletta, 2014; Taylor *et al.*, 2020). El registro de temperatura se realizó en la modalidad “temperatura interna” a intervalos de 15 min a una distancia de 5 cm en la porción media dorsal del cuerpo (Figura 12). Del mismo modo se registró la temperatura del sustrato (T_s) circundante del sitio donde se encontraban reposando los individuos. Por otra parte, la temperatura del aire (T_a) fue tomada mediante el uso de un termopar tipo k (Gain Express ©) a una distancia de 10 cm del sitio circundante donde se encontraban los individuos.



Figura 11. Toma de temperatura corporal mediante el uso de termómetro infrarrojo.

8.3. Temperatura operativa (T_e)

Para la medición de la temperatura operativa (T_e) se diseñaron modelos físicos que asemejaron a un individuo adulto, los cuales previamente fueron calibrados para poder ser utilizados. Se utilizaron cuatro modelos de 40 cm de largo, elaborados de policloruro de vinilo (PVC) y uno de cartón con los siguientes diámetros: 41.1, 50.8, 72.2 y 78 mm los cuales fueron pintados de color negro mate (Aero Comex ®) para simular la coloración de los individuos. Cada uno de los modelos fue expuesto a sol y sombra a intervalos de 15 minutos durante siete horas junto con un individuo de *H. alvarezii*, realizando cuatro repeticiones y cambiando de individuos. De manera que cada uno de los individuos fuera probado con cada uno de los modelos durante siete horas. La temperatura de ambos fue registrada mediante un termopar tipo k (Gain Express ©). Para la selección del modelo adecuado se realizó un análisis de regresión lineal, optando por utilizar aquel con el valor más alto de relación entre la temperatura corporal y la del modelo (Figura 13).



Figura 12. Calibración de los modelos de temperatura operativa (T_e), exponiendo a los individuos a sol y sombra junto con los modelos.

El modelo de PVC de 41.1 mm fue el que tuvo un mayor desempeño al momento de registrar la T_e con el valor más elevado de correlación ($r= 0.97$, $p< 0.05$), por lo que se optó por realizar cuatro réplicas del mismo equipados cada uno con un datalogger Elitech RC-5+ ®, el cual registró la T_e de los modelos cada 15 minutos desde los meses de abril a septiembre del 2022. Dos de ellos fueron ubicados en el encierro del ZooMAT, uno en sol directo y el otro en sombra, por otra parte, los otros dos modelos restantes fueron ubicados en campo en el municipio de Venustiano Carranza, en sitios similares para evaluar la calidad térmica del hábitat de ambos sitios. Los modelos fueron ubicados en el municipio de Venustiano Carranza ya que se ha tenido el registro previo de la especie en dicho sitio (Figura 14).



Figura 13. Modelo de temperatura operativa (T_e) simulando ser un individuo de *Heloderma alvarezii* expuesto a sol directo.

8.4. Temperatura seleccionada (T_{sel})

Para determinar la temperatura seleccionada (T_{sel}) se utilizó una recámara de 1.16 x 4 x 1.80 m de largo, ancho y alto respectivamente, la cual fue modificada para obtener un gradiente térmico de los 20 a los 40 ° (Figura 15). C. En uno de los extremos se ubicaron dos focos de 100 W a 60 cm de altura sobre el sustrato, mientras que en el otro extremo se instalaron sustitutos de hielo. El gradiente fue dividido en tres carriles para evitar sesgo por el comportamiento una vez que los individuos estén dentro, así mismo los individuos estarán en ayuno 24 hrs previas para evitar sesgo en la selección de la temperatura debido al metabolismo o presencia de alimento (Gienger *et al.*, 2013). Una vez dentro del gradiente se dio un lapso de una hora para que los individuos exploren el gradiente, posteriormente se inició con la toma de registro de la T_{sel} durante cada 15 minutos mediante el uso de termopares tipo k (Gain Express ©). Se utilizaron un total de nueve individuos que estuvieron dentro del gradiente ocho horas.



Figura 14. Gradiente térmico dividido en tres carriles donde los individuos se desplazan en búsqueda de la temperatura preferente.

8.5. Índice de termorregulación

Mediante los datos obtenidos (T_a , T_e y T_{sel}) se calcularon los índices de termorregulación (E) por medio del protocolo propuesto por Hertz *et al.*, (1993), el cual utiliza dos índices biofísicos: calidad térmica del hábitat (de) y la precisión termorreguladora (db). El índice de eficiencia térmica (E) se obtuvo por medio de la formula:

$$E = 1 - \frac{db}{de}$$

Si la T_b o T_e fueron inferiores al rango de T_{sel} (*i.e.* $T_{sel}25$ y $T_{sel}75$) entonces se determinó que: 1) $db = T_{sel}25 - T_b$ y 2) $de = T_{sel}25 - T_e$. Por otra parte, si la T_b o T_e son superiores al rango de T_{sel} entonces: 1) $db = T_b - T_{sel}75$ y 2) $de = T_e - T_{sel}75$ considerándose solamente los valores absolutos. Cuando la T_b o T_e encuentren dentro del rango de

la T_{sel} (T_{sel25} a T_{sel75}) se consideró a db y de iguales a cero. Valores altos de db y de indicarán baja precisión termorreguladora y calidad térmica del hábitat, mientras que un valor igual o cercano a cero significará que los organismos son altamente precisos y con sitios térmicamente óptimos. Es decir, un valor de E cercano a uno indica termorregulación activa, mientras que un resultado igual o cercano a cero indica termorregulación pasiva.

8.6. Extrapolación a campo

Para realizar la extrapolación de la ecología térmica en campo se empleó el mismo índice de Hertz *et al.*, (1993), utilizando los valores de T_{sel} y T_b obtenidos de los individuos en el ZooMAT, y por ende el valor de la precisión termorreguladora (db). Por otra parte, para obtener la calidad térmica del hábitat (de) se emplearon los valores de temperatura operativa (Te) registrada por los modelos en campo. Finalmente, para determinar el valor de E se utilizó la precisión termorreguladora en el ZooMAT y la calidad térmica obtenida en campo.

8.7. Horas de restricción

Para determinar las horas de restricción (*i.e.* cuando la temperatura supera las temperaturas óptimas de las lagartijas) se siguió la metodología propuesta por Sinervo *et al.*, (2010). Para lo que se usaron las temperaturas ambientales registradas mediante un datalogger Elitech RC-5+ ® dentro del intervalo de actividad de los individuos. Se determinó la cantidad de horas con temperaturas por encima de la T_b min y el número de horas que presentan una temperatura mayor a la T_b min, pero inferior a la T_{sel} prom. Al primer valor obtenido se le restó en segundo valor y con esto se obtuvo el promedio de horas de restricción (H_r) para cada día estudiado dentro de la temporada de reproducción, la cual comprende finales de septiembre e inicios de octubre.

$$H_r = T_o > T_{sel}$$

IX. RESULTADOS

9.1. Precisión y eficacia termorreguladora

Se monitoreó la temperatura de doce individuos de *Heloderma alvarezi* durante los meses de abril a septiembre, comprendiendo los meses de mayor actividad de la especie. Durante la temporada seca los individuos presentaron una temperatura corporal (T_b) de 27.9 ± 2.9 °C, mientras que durante el periodo que comprende a la temporada húmeda la temperatura corporal registrada fue de 26.4 ± 2 °C. Observándose que existen diferencias en la T_b durante las estaciones ($W = 16476$, $p < 0.05$), siendo ligeramente mayor durante la temporada seca. Del mismo modo se encontraron diferencias entre las temperaturas corporales mínimas y máximas de los organismos, la T_b min fue de 23.9 °C durante la temporada seca y de 21.4 °C durante la temporada húmeda. Mientras que el registro más elevado para la T_b max durante la temporada seca fue de 33.7 °C, y de 32.8 °C durante la temporada húmeda. Generalmente los registros más bajos de temperatura se encontraron asociados al horario nocturno o a primeras horas de la mañana, mientras que los valores más elevados se encontraron cercanos al medio día, cuando la temperatura ambiental es mayor.

Los organismos comienzan a incrementar su temperatura corporal cerca de las 10:00 hrs, alcanzando el límite máximo entre las 12:00 y 13:00 hrs (Figura 16). Los análisis de correlación de Spearman señalan que la temperatura corporal de los individuos se encuentra ligada a factores externos como la temperatura del aire ($r = 0.78$, $p < 0.05$, $r^2 = 0.60$) y la temperatura del sustrato ($r = 0.83$, $p < 0.05$, $r^2 = 0.68$) (Figura 17). Siendo la temperatura del sustrato aquella con el valor de correlación más elevado, lo que sugiere que la especie obtiene calor principalmente mediante la convección o tigmotermia.

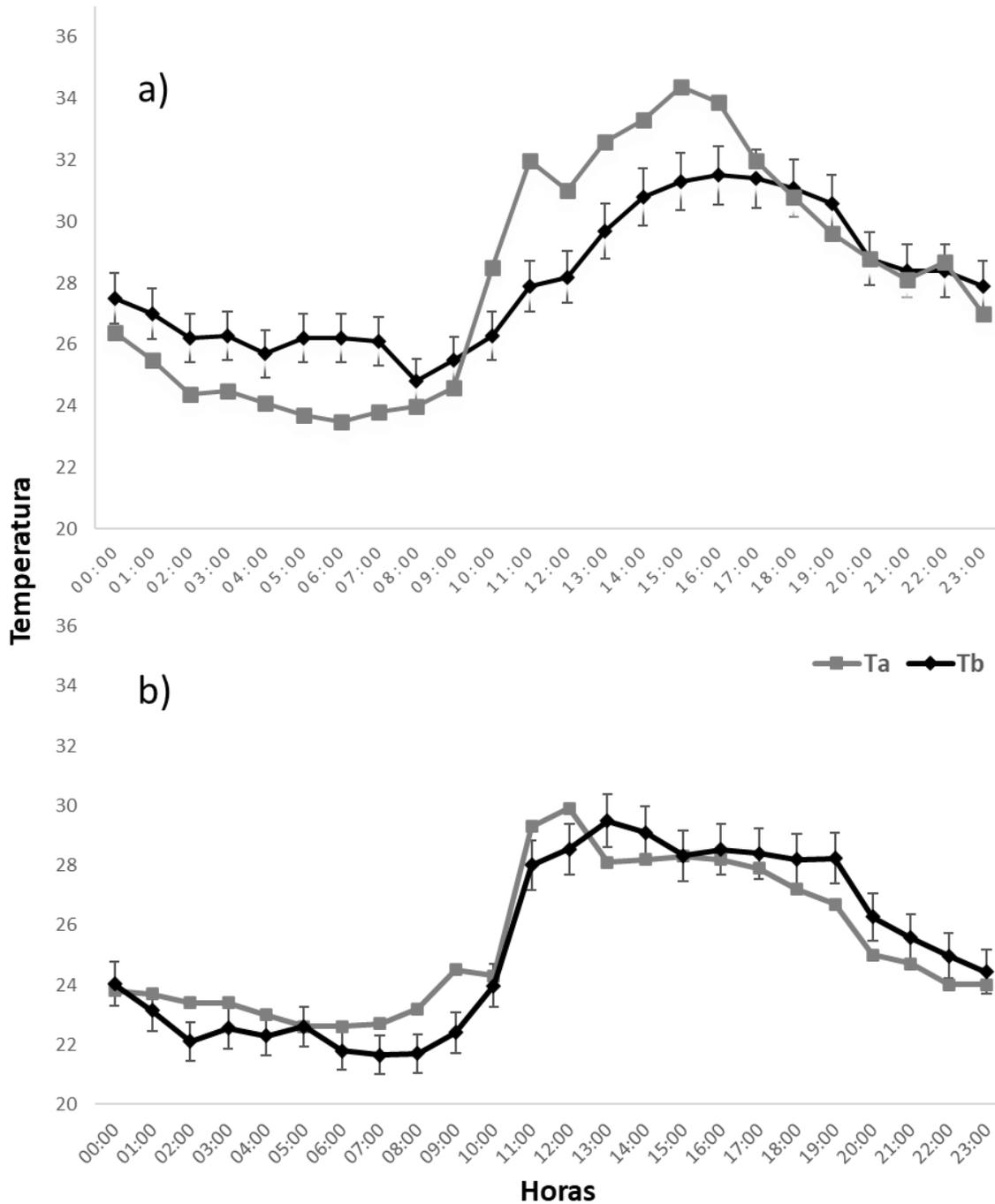


Figura 15. Temperatura corporal de *Heloderma alvarezii* y su relación con la temperatura ambiental durante la temporada seca (a) y húmeda (b).

Para estimar la precisión termorreguladora (db) se emplearon los valores de Tb a lo largo del estudio y los valores de $Tsel$ tomados en el gradiente térmico, esto para determinar qué tan cercana es la Tb respecto a los valores de la temperatura preferida.

La especie mostró una preferencia hacia los sitios con una T_{sel} promedio de 26.8 °C, sin embargo, también se tomaron en cuenta los valores de los cuartiles $T_{sel/25}$ (25.9°C) y $T_{sel/75}$ (28.7°C), tomando estos últimos como el rango de temperatura preferida. Tanto los valores de temperatura corporal en seca y húmeda se encuentran dentro de los valores de la temperatura preferida, sugiriendo precisión; sin embargo, junto con el índice de precisión termorreguladora se estableció que la especie presenta diferencias en la precisión termorreguladora entre el día y la noche. Durante la noche la precisión termorreguladora es ligeramente mayor ($db = 0.73$) a la observada durante el día ($db = 1.01$), por lo que la temperatura corporal varía poco respecto a la temperatura preferida (cuadro 1).

Con respecto a la calidad térmica del hábitat (de) se emplearon los valores de $T_{sel/25}$ y $T_{sel/75}$, además de los registros térmicos de temperatura operativa (Te) tomados en los diferentes sitios y trabajándolos de manera independiente en periodos diurnos y nocturnos debido al comportamiento bimodal de la especie. Dentro del ZooMAT el sitio con disponibilidad de sombra fue el que presentó una calidad térmica moderada, siendo las más favorables para el sitio tanto de día como de noche ($de = 2.14 \pm 2$ y 2.33 ± 1.35) (cuadro 2). Mientras que el sitio expuesto al sol presenta una baja calidad térmica durante el día ($de = 3.65 \pm 4.84$).

Para los sitios estudiados en campo se observó lo contrario, ya que el sitio expuesto a sol demostró ser el sitio térmicamente más favorable ($de = 1.32 \pm 1.52$) durante el día, incluso comparándolo con los sitios del ZooMAT. Por el contrario, el sitio en campo expuesto a sombra presentó la calidad térmica más baja durante la noche ($de = 4.33 \pm 1.48$) ya que la Te promedio registrada para el sitio presentó valores subóptimos para la especie (17.9 °C). Los resultados obtenidos mediante la prueba de Kruskal-Wallis con ajuste de Holm post-hoc indican que existen diferencia entre los sitios estudiados ($\chi^2 = 4590.2$ $p < 0.05$) (Figura 18).

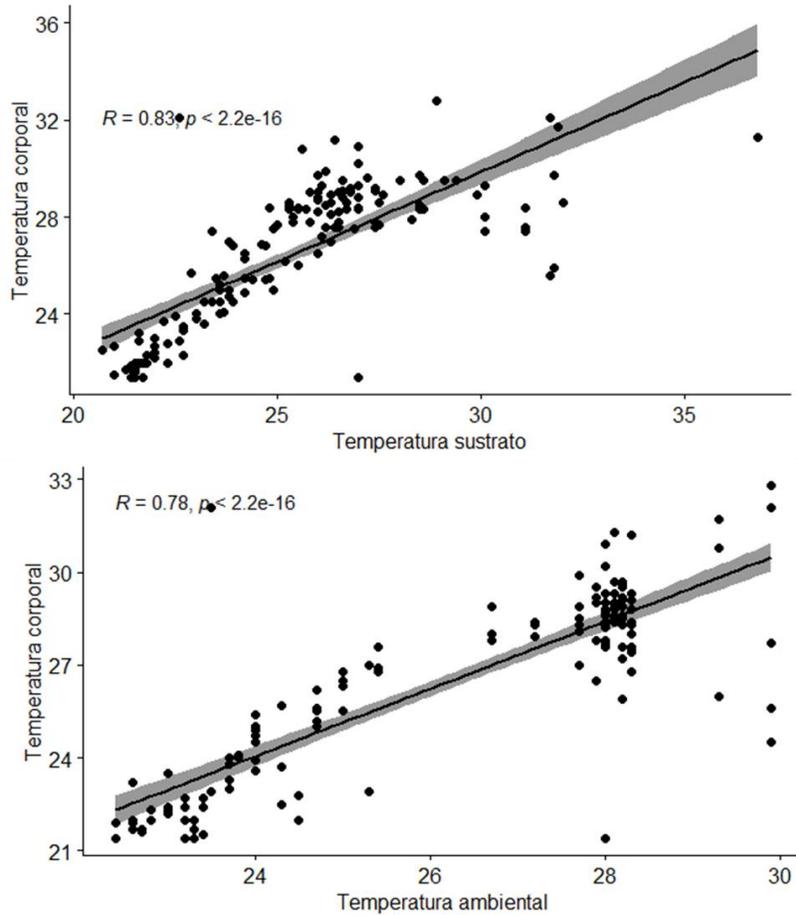


Figura 16. Relación entre a) la temperatura corporal de *H. alvarezii* y la temperatura del sustrato y b) la temperatura corporal y la temperatura ambiental.

Cuadro 2. Precisión termorreguladora (*db*), calidad térmica del hábitat (*de*) y eficiencia termorreguladora (*db/de* y *E*).

	Zoo sombra		Zoo sol		Campo sombra		Campo sol	
	<i>Día</i>	<i>Noche</i>	<i>Día</i>	<i>Noche</i>	<i>Día</i>	<i>Noche</i>	<i>Día</i>	<i>Noche</i>
<i>db</i>	1.01	0.73	1.01	0.73	1.01	0.73	1.01	0.73
<i>de</i>	2.14	2.23	3.65	2.52	2.04	4.33	1.32	2.73
	±2.00	±1.35	±4.84	±1.42	±1.87	±1.48	±1.52	±1.17
<i>db/de</i>	0.47	0.33	0.28	0.29	0.50	0.17	0.77	0.27
<i>E</i>	0.53	0.67	0.72	0.71	0.50	0.83	0.23	0.73

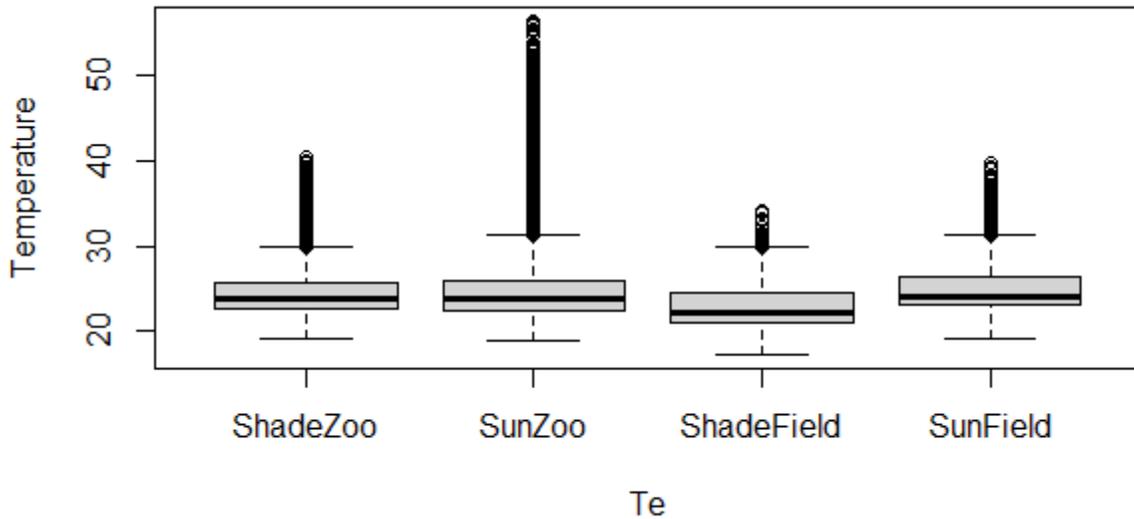


Figura 17. Temperatura operativa para *Heloderma alvarezii* en dos sitios (sol y sombra dentro del ZooMAT y sol y sombra en campo).

Finalmente, una vez obtenidos los valores db y de , se obtuvo el índice de eficiencia termorreguladora (E) de manera independiente para cada sitio entre día y noche, con la finalidad de observar como las condiciones térmicas del ambiente influyen en el éxito de la termorregulación. *Heloderma alvarezii* se comportó como una especie con estrategia termorreguladora de tipo bimodal comportándose como moderadamente termorreguladora y termoconformista en algunos casos. En sitios donde la calidad térmica es más baja, los individuos muestran una tendencia hacia la termorregulación, como lo es el sitio en campo durante la noche ($E = 0.83$). Por el contrario, en aquellos sitios que presentan valores óptimos de calidad térmica la especie presenta estrategia termoconformista, como los sitios en campo durante el día ($E = 0.50$ y 0.23). Durante el periodo diurno en campo la especie presentó valores similares de precisión termorreguladora ($db = 1.01$) y calidad térmica ($de=1.32$), sugiriendo termoconformismo. Por el contrario, la especie termorregula activamente cuando la precisión termorreguladora suele ser menor ($db = 0.73$) que la calidad térmica del hábitat ($de = 4.33$).

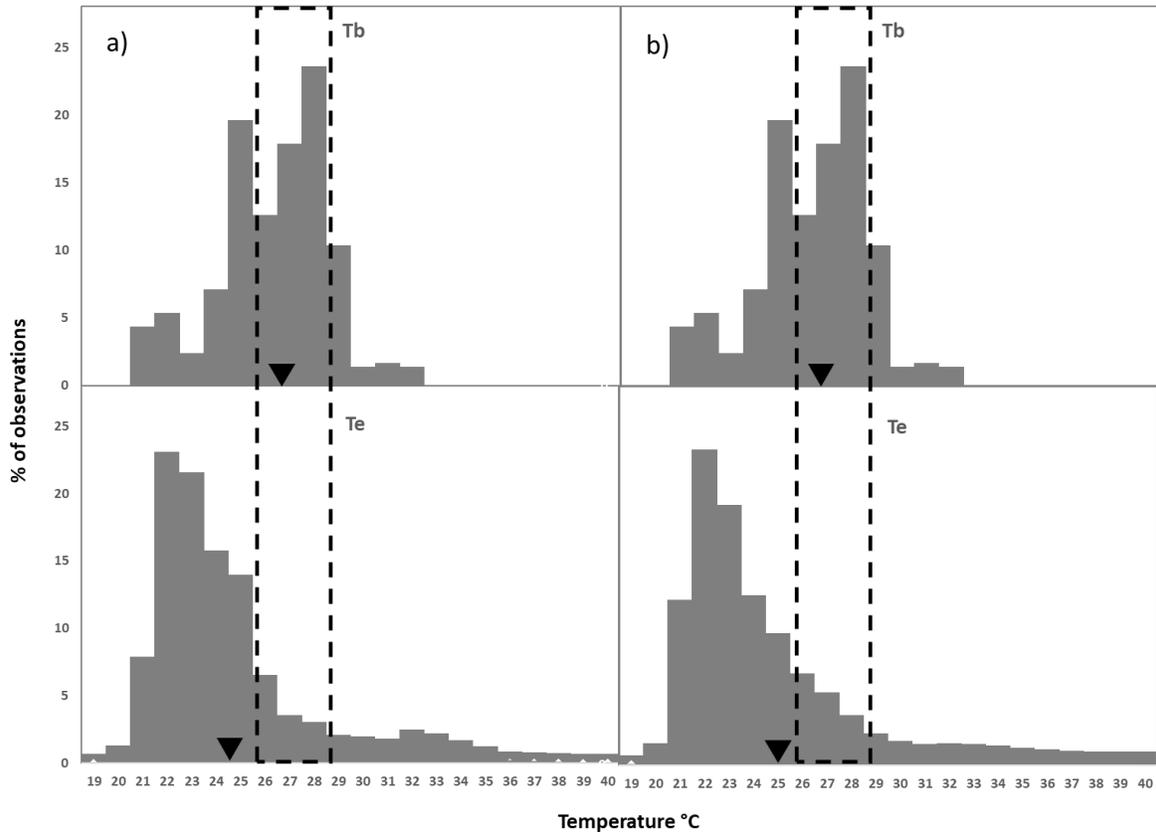


Figura 18. Distribución de la temperatura corporal (T_b) de *Heloderma alvarezii* y de las temperaturas operativas (T_e) en a) el sitio de sombra en el ZooMAT y b) el sitio bajo sol en el ZooMAT. La barra vertical punteada indica el rango de temperatura preferida (T_{sel}) dentro del gradiente, y la flecha invertida indica el promedio de T_b y T_e .

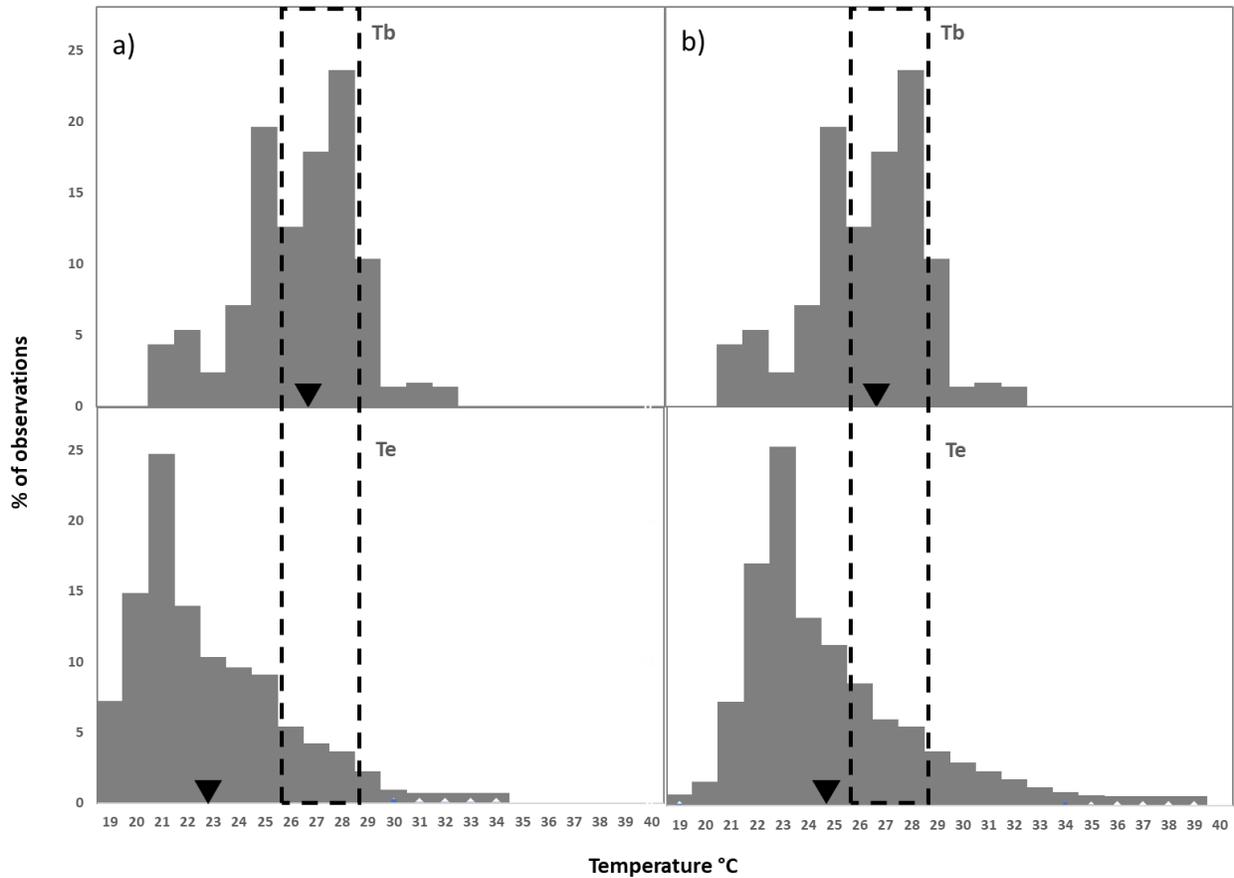


Figura 19. Distribución de la temperatura corporal (T_b) de *Heloderma alvarezii* y de las temperaturas operativas (T_e) en a) el sitio de sombra en campo y b) el sitio bajo sol en campo. La barra vertical punteada indica el rango de la temperatura preferida (T_{sel}) dentro del gradiente, y la flecha invertida indica el promedio de T_b y T_e .

En las Figuras 19 y 20 puede observarse en la parte superior la precisión de la temperatura corporal ya que la mayoría de las frecuencias se encuentran dentro o cercanas al rango de T_{sel} , al mismo tiempo se observa que la especie es termorreguladora ya que se encuentran más T_b 's dentro de la T_{sel} de lo que las T_e 's están. Es posible observar además que en aquellos sitios donde la calidad térmica fue alta (Figura 19a y 20b) las frecuencias de T_e se acercan más al rango de T_{sel} , coincidiendo con los valores bajos de E .

9.2. Comportamiento termorregulador

Dentro del ZooMAT *Heloderma alvarezii* se caracterizó por ser una especie catemeral con periodos de actividad sumamente restringidos, la mayor parte del tiempo suelen pasarlo dentro de sus madrigueras. Mientras que aquellos pocos que pueden observarse se encuentran parcialmente dentro de las madrigueras generalmente exponiendo únicamente la cabeza, o bien bajo sitios totalmente cubiertos de sombra, Cuando da inicio la temporada húmeda pueden llegar a observarse una mayor cantidad de individuos, incluso mostrándose más activos. Durante la temporada seca, cerca del mediodía los pocos individuos regresan a sus madrigueras para permanecer allí el resto del día, encontrándose únicamente cerca de tres individuos en superficie totalmente inmóviles. Durante la temporada húmeda es posible llegar a ver una mayor cantidad de individuos en la superficie, incluso después del mediodía, durante las 08:00 y 12:00 hrs los individuos se desplazan activamente entre los diferentes sitios de sol y sombra con fines de termorregular.

Cuando la temperatura ambiental es inferior a los 24 °C los individuos se encuentran dentro de sus madrigueras y rara vez salen a la superficie, por el contrario, cuando la temperatura ambiental supera los 24 °C se muestran más dispuestos a estar en el exterior. Resulta importante señalar el hecho que este comportamiento únicamente se observa durante la temporada húmeda, ya que durante la temporada seca cerca del 50% de los individuos nunca salieron de sus madrigueras (Figura 21). Durante la temporada seca se encontraron un máximo de cinco individuos en la superficie, mientras que durante la temporada húmeda pudieron observarse hasta 11 individuos.

Los individuos pueden mostrarse activos durante periodos nocturnos, aunque en una menor medida a los horarios diurnos, si bien es posible observar individuos en la superficie durante la temporada seca estos generalmente se encuentran en reposo, mientras que durante la temporada húmeda los individuos pueden encontrarse explorando el territorio o bien trepando árboles y rocas.

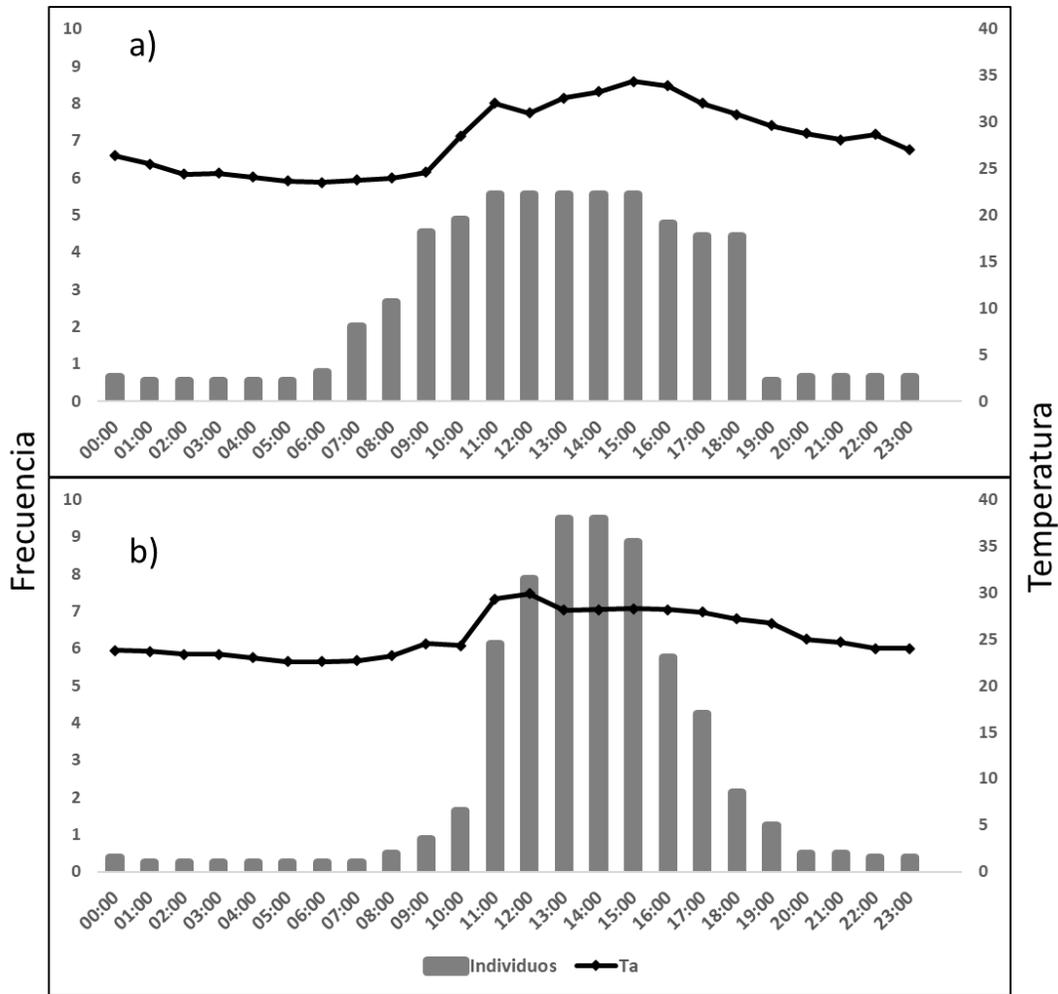


Figura 20. Frecuencia de avistamiento de los individuos durante a) la temporada seca y b) temporada húmeda, las barras indican la frecuencia de individuos, mientras que la línea oscura indica la temperatura ambiental.

Una vez que los individuos emergen de sus madrigueras se posan directamente en sitios bajo sol directo (Figura 22a), permaneciendo allí durante largos periodos de tiempo con la finalidad de incrementar su T_b desde 22 o 23 °C hasta los 29 °C (como temperatura máxima). Cuando la T_b alcanza o supera los 29 °C aquellos individuos que se encuentran en sitios con sol, se desplazan hacia sitios con sombra, madrigueras, o excavan para cubrirse del sol. La duración de la termorregulación de *H. alvarezii* bajo sol directo se encuentra determinada por el tiempo que lleva alcanzar una T_b óptima y no por las horas del día, ya que ello depende de las condiciones ambientales (nubosidad, temperatura ambiental, disponibilidad de sol y sombra y precipitación).

Los individuos permanecen largos periodos manteniendo las extremidades y cuerpo totalmente en contacto con el sustrato, esta postura incrementa la superficie de contacto entre el individuo y el sustrato, lo que a su vez aumenta la conducción de calor. Aquellos individuos ubicados bajo sombra parcial o directa pueden llegar a pasar gran parte del día en el mismo sitio sin desplazarse, mientras que aquellos expuestos a sol se desplazan continuamente un busca de sitios con temperaturas más bajas.

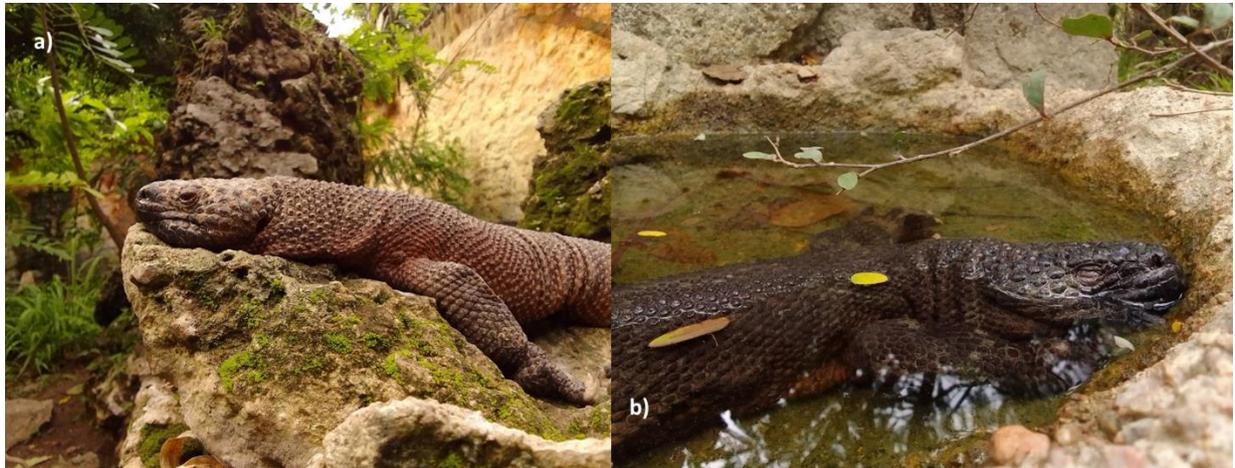


Figura 21. a) individuo adulto de *H. alvarezii* termorregulando con las extremidades en contacto directo con el sustrato y bajo sol directo y b) individuo inmerso dentro del depósito de agua.

Los periodos donde mayor actividad se observa (*i.e.* mayor desplazamiento de los individuos entre el entorno) son aquellos donde la T_b se encuentra entre los 26 y los 29 °C. Asimismo, es usual observar individuos inmersos en los depósitos de agua (Figura 22b), los cuales se ha observado mantienen temperaturas corporales 2 °C por debajo de la temperatura registrada para el resto de los individuos. Estos individuos pueden permanecer largos periodos dentro de los depósitos, incluso sin llegar a moverse durante todo el día. Cuando las condiciones ambientales presentan días lluviosos o con llovizna y un cielo nublado, los individuos regresan a sus madrigueras, o bien se mantienen dentro de las mismas hasta que la lluvia cesa. La actividad durante la temporada húmeda es más notoria, ya que los individuos se desplazan a lo largo de todo el encierro y son más sensibles a la proximidad por parte de otros miembros, lo que generalmente desencadena los combates entre machos (Figura 23a). Este comportamiento se observa

con mayor frecuencia a inicios de septiembre, encontrándose asociados a la temporada de reproducción.

Las madrigueras pueden ser compartidas por más de dos individuos, incluso con otras especies como el caso de *Ctenosaura acanthura* (Figura 23b). Se observó que, durante la temporada seca, las madrigueras seleccionadas se encuentran constituidas principalmente por rocas, mientras que durante la temporada húmeda los individuos se muestran activamente excavando en sitios arenosos. Realizando nuevas madrigueras donde se les puede observar reposando



9.3. Horas de restricción

Figura 22. a) individuos adultos machos de *H. alvarezii* combatiendo y b) Individuos de *H. alvarezii* y *Ctenosaura acanthura* compartiendo madriguera.

Las horas de restricción son todas aquellas que presentan temperaturas superiores a la temperatura óptima de los organismos, restringiendo así los periodos de actividad durante ese periodo de tiempo. La evaluación de horas de restricción dentro del ZooMAT durante la temporada reproductiva sugiere que durante el mes de septiembre un total de 177 horas presentan temperaturas elevadas, distribuidas desde las 10:00 hasta las 18:00 hrs. Impidiendo o limitando la actividad de los organismos durante la mayor parte del día. Del mismo modo, durante el mes de octubre se identificaron 161 horas distribuidas principalmente durante un horario de 10:00 a 18:00 hrs, lo que en conjunto equivale a un

total de 338 horas de restricción térmica (Figura 24). Es decir, que durante los meses que comprenden el ciclo de reproducción de *H. alvarezii* las temperaturas ambientales disponibles son superiores a las requeridas por la especie, implicando que durante ese lapso las actividades destinadas a la reproducción no puedan llevarse a cabo de manera eficiente. Durante la temporada de reproducción la actividad de *H. alvarezii* se encuentra distribuida principalmente entre las 12:00 y 17:00 hrs, coincidiendo con las horas observadas de restricción térmica, implicando un riesgo en la disminución de actividades para la especie. De las 24 horas del día ocho corresponden a horas de restricción distribuidas durante la fotofase, dejando un total de 16 horas con temperaturas favorables.

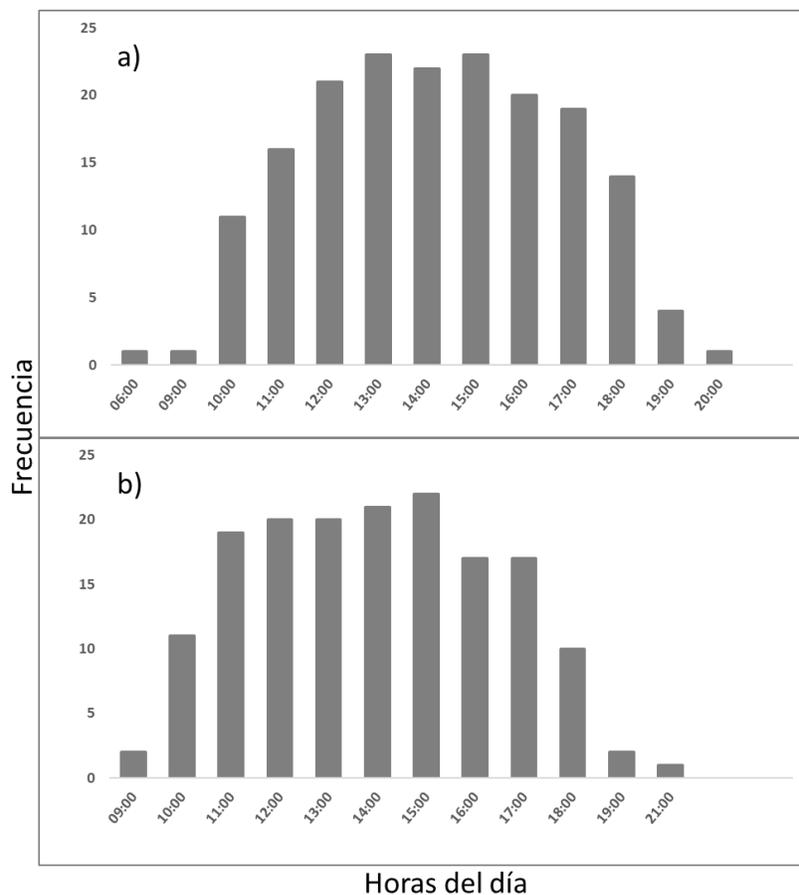


Figura 23. Horas de restricción para *Heloderma alvarezii* durante los meses de a) septiembre y b) octubre.

X. DISCUSIÓN

Los estudios que emplean animales que han sido mantenidos en cautiverio durante periodos prolongados de tiempo pueden llegar a presentar cambios en los valores de temperatura seleccionada y temperatura crítica máxima. Esto como resultado de la aclimatación que experimentan las especies, lo que puede cambiar rápidamente dichos valores (Ballinger y Schrank, 1970; Pintor, Schwarzkopf y Krockenberger, 2016). Sin embargo, en el presente estudios, pese a tratarse de un estudio *ex situ*, los individuos de *H. alvarezí* se encuentran en un entorno de semicautiverio, donde el sitio en cuestión se encuentra dentro de la distribución natural de la especie, lo que permite tener aproximaciones cercanas a las condiciones ambientales naturales, como ha sido el caso del estudio realizado por Yang *et al.*, (2020) con *Shinisaurus crocodilurus*.

A lo largo del estudio la temperatura corporal presentó diferencias significativas entre las estaciones, observándose durante la temporada seca una temperatura de 27.9 ± 2.9 °C, mientras que durante la temporada húmeda la temperatura corporal fue de 26.4 ± 2 °C. Asimismo el estudio realizado por Aranda-Coello *et al.*, (2019) con individuos del ZooMAT registra una temperatura corporal de 27.2 ± 2.2 durante un periodo de marzo a junio (abarcando la temporada seca). Pese a que dicho estudio fue llevado a cabo durante un periodo más reducido, los valores de la temperatura son similares a los resultados obtenidos en el presente estudio. Por otra parte, en Chamela, Jalisco se ha reportado que *H. horridum* suele presentar temperaturas corporales de 29.5 ± 3.2 , observándose también diferencia entre las estaciones, donde la temperatura corporal suele ser inferior en la temporada húmeda (Beck y Lowe, 1991). Mientras que el *H. suspectum* los registros de temperatura corporal son de 26.4 ± 0.8 (Davis y DeNardo, 2010), concordando con lo observado para *H. alvarezí*. Esto se debe a que especies del mismo género suelen presentar temperaturas corporales similares independientemente de donde habitan (Bogert, 1949).

La temperatura corporal presentó variaciones entre los individuos, tal es el caso de aquellos que se encontraron inmersos dentro de los depósitos de agua, quienes mantuvieron una temperatura corporal más baja que aquellos expuestos al sol. Debido

a la capacidad de calor específico del agua esta necesita altas cantidades de energía para elevar su temperatura, por lo que en ocasiones suele ser menor a la de otros sustratos. En especies de reptiles semiacuáticos se ha observado que aquellos que se encuentran inmersos en el agua presentan temperaturas corporales más bajas que aquellos que se encuentran en la superficie (Yang *et al.*, 2020). Lo que explica porque *H. alvarezi* utiliza este recurso con fines de termorregulación. Otros causantes de las variaciones entre los individuos pueden estar asociada a cambios en la postura, orientación, sitio de reposo y tamaño de los individuos, ya que los animales absorben y reflejan radiación solar de acuerdo con su superficie corporal y coloración. Además de ello, la cobertura vegetal también juega un papel importante en la cantidad de radiación que llega a los individuos, por lo que algunas especies pueden conducir su temperatura corporal hacia un rango más adecuado alternando el uso de microhábitat (Clusella-Trullas *et al.*, 2007; Bakken y Anguilleta, 2014; Diaz de la Vega *et al.*, 2014; Lara-Reséndiz, 2015; Yang *et al.*, 2020).

Se observó que existe relación entre la temperatura del sustrato y la ambiental con la temperatura corporal de los individuos. Algunos estudios sugieren que valores altos de relación entre estas variables son indicadores de termoconformismo (Huey, 1982; Villavicencio *et al.*, 2012; Fierro, 2013). Por lo que Aranda-Coello *et al.*, (2019) tras encontrar relación entre estas variables señalan que *H. alvarezi* se comporta como una especie termoconformista, no obstante, los coeficientes de determinación bajos que fueron obtenidos en este estudio señalan lo contrario, explicando únicamente el 30 % de la influencia ($r = 0.6$, $p < 0.05$, $r^2 = 0.3$). La relación entre las variables ambientales y la temperatura corporal también ha sido documentada para *H. horridum*, esto ocurre como consecuencia de la conducción del calor ambiental hacia el cuerpo, por lo que el individuo adopta rangos térmicos similares (Beck y Lowe, 1991; Labra *et al.*, 2008). Bajo este contexto, *H. alvarezi* mostró una mayor influencia de la temperatura del sustrato hacia la temperatura corporal, por lo que se considera como una especie con estrategia termorreguladora de tipo tigmoterma. Debido principalmente a la morfología de la especie, la cual siempre mantiene la totalidad del cuerpo en contacto directo con el sustrato, permitiendo la conducción de calor desde el sustrato hacia el cuerpo, además

de ello la superficie corporal y la coloración negra pueden influir en la absorción de calor por otros medios como la radiación.

Respecto a los índices de termorregulación, se observó que *H. alvarezi* posee valores de precisión termorreguladora superiores en la noche ($db = 0.73$) en comparación con el día ($db = 1.01$). Lo que indica termorregulación activa, concordando con lo reportado por Holcomb (2017) para *H. horridum*, quien sugiere que la especie es termorreguladora; por el contrario, Aranda-Coello *et al.*, (2019) sugiere que *H. alvarezi* es termoconformista, sin embargo, en ninguno de estos estudios se evaluó el índice de precisión termorreguladora. Algunos estudios realizados con otros ectotermos del género *Eremias* y *Phrynosoma* han considerado valores de entre 0.4 y 1.15 como adecuados para determinar que una especie presenta precisión termorreguladora (Lara-Resendiz *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017). Con base en los valores obtenidos se considera apropiado determinar que *H. alvarezi* se comporta como una especie con adecuada precisión termorreguladora. En algunos casos se considera que la alta precisión de la temperatura corporal es consecuencia del termoconformismo en un hábitat térmicamente permisivo (Hertz *et al.*, 1993). Sin embargo, en el presente estudio se observó que gran parte de las *Te*'s se encuentran fuera del rango de la temperatura preferida, por otra parte, los valores de temperatura corporal registrados se encuentran dentro del rango de temperatura preferida. Lo que per se, es un indicador de termorregulación activa, ya que en el caso de especies termoconformistas, los valores de temperatura corporal suelen ser elevados con respecto a la temperatura preferida (Hertz *et al.*, 1993).

Se observaron diferencias en cuanto a la calidad térmica de los sitios según los periodos diurnos y nocturnos, dentro del ZooMAT durante el día el sitio expuesto a sol presentó el valor más bajo de calidad térmica debido a las elevadas temperaturas presentadas (3.65 ± 4.84). Asimismo, en campo el sitio bajo sombra presentó durante la noche valores bajos (4.33 ± 1.48) debido a las bajas temperaturas; por el contrario, el sitio en campo expuesto al sol fue aquel con el mejor valor de calidad térmica (1.32 ± 1.52), mientras que el resto de los sitios mostraron una calidad térmica moderada. En sitios heterogéneos que ofrecen una alta calidad térmica, los organismos generalmente se desplazan menos debido a una abundancia de microclimas, lo que reduce la distancia

entre sol y sombra reduciendo los gastos energéticos (Sears *et al.*, 2016). Por el contrario, cuando el ambiente no es óptimo la búsqueda de sitios adecuados implica un gran costo energético, por lo que los organismos tienden al termoconformismo (Sears *et al.*, 2016; Basson *et al.*, 2017).

Se ha observado que, en sitios con baja calidad térmica, los termorreguladores gastan hasta un 43 % más de energía incluso que los termoconformistas. Por lo que las lagartijas termorregulan menos intensamente cuando la termorregulación requiere mucha energía (Basson *et al.*, 2017). La disponibilidad entre sitios de sol y sombra y la distribución de refugios como las madrigueras permiten que los individuos puedan seleccionar entre distintos microclimas, facilitando así la regulación de la temperatura corporal. Durante el día algunas lagartijas pueden conducir su temperatura corporal dentro del intervalo de la temperatura preferida mediante el uso de madrigueras (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013).

Los resultados obtenidos indican que *H. alvarezi* presenta distintos patrones termorreguladores comportándose tanto como termorregulador activo como termoconformista durante la fotofase y escotofase. Concordando con lo reportado por Holcomb (2017) quien propone mediante una metodología similar que *H. horridum* presenta ambos patrones de termorregulación, sin embargo, sugiere que la termorregulación activa ocurre durante la temporada seca y el termoconformismo durante la temporada húmeda. *H. alvarezi* mostro termoconformismo durante el día y termorregulación activa durante la noche, siendo esto más evidente en las proyecciones de campo. Debido a la ausencia de radiación durante la noche, los ectotermos nocturnos dependen en gran medida de la calidad térmica del hábitat para poder regular su temperatura corporal (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013). Por otra parte, dentro del ZooMAT, la especie se comporta mayormente como moderadamente termorreguladora tanto en la fotofase como en la escotofase (Cuadro 1). Algunos estudios realizados con especies del género *Phrynosoma* y *Anolis* concluyen que valores del índice de 0.6 y 0.7 son suficientes para considerar a una especie como termorreguladores efectivos o bien, moderadamente termorreguladores (Hertz *et al.*, 1956; Lara-Resendiz *et al.*, 2014).

Los valores más altos para la termorregulación se encuentran asociados a aquellos sitios que presentan los valores más bajos de calidad térmica. Esto se debe a que los organismos tienen que termorregular activamente para conducir su temperatura corporal cerca del rango de la temperatura preferida. Mientras que en sitios térmicamente ideales los animales pueden acceder con mayor facilidad a un rango térmico cercano a la temperatura preferida.

Conductualmente los organismos presentaron patrones de actividad sumamente limitados, principalmente durante la temporada seca, donde la mayor parte del tiempo se encuentran dentro de sus madrigueras. Cuando emergen a la superficie se desplazan a sitios expuestos a sol para poder termorregular, donde al cabo de un tiempo se desplazan a sitios con sombra. Evitar las horas con temperaturas elevadas es una estrategia de termorregulación para prevenir temporal y espacialmente temperaturas extremas (Bakken y Anguilleta, 2014). Durante la temporada húmeda los individuos pueden observarse con mayor frecuencia fuera de sus madrigueras; cuando la temperatura en superficie se encuentra fuera del rango preferido *H. alvarezi* permanece en sus refugios hasta que la temperatura en superficie alcance las condiciones óptimas. Una vez en superficie, los organismos pueden seleccionar aquellos microhábitats con temperaturas que se encuentran cerca del rango de la temperatura preferida (Bakken y Anguilleta, 2014).

Los reptiles nocturnos, cuando se encuentran dentro de sus refugios durante el día, pueden mantener una temperatura corporal dentro del intervalo de temperatura preferida termorregulando efectivamente mediante la selección de sitios específicos (Lara-Reséndiz *et al.*, 2013). La búsqueda y selección de sitios específicos a manera de refugios ha sido documentado con anterioridad para *H. suspectum*, señalando que durante el invierno estas suelen ser mayormente rocosas; mientras que durante los veranos secos la composición puede llegar a ser mayormente arenosa (Beck y Jennings, 2003). *H. alvarezi* utilizó refugios rocosos durante la temporada seca y refugios arenosos durante la temporada húmeda, lo que ha sido explicado por la estrecha relación que existe entre la los helodermátidos y los microclimas ofrecidos por las madrigueras (Beck y Jennings, 2003; Beck y Lowe, 1991). Se pudo observar la presencia de más de un

individuo en una misma madriguera, incluso de otras especies, esto probablemente se deba a la falta de disponibilidad de sitios, orillándolos a compartir aquellas disponibles.

En especies como *H. horridum* se ha observado que la actividad en superficie suele ocurrir en la mañana a partir de las 07:00 hasta las 10:00 hrs y por tarde entre las 16:00 y las 20:00 hrs; con ciertas similitudes entre la temporada seca y húmeda (Beck y Lowe, 1991). Por el contrario *H. alvarezii* mostró periodos de actividad sumamente escasos durante la temporada seca a lo largo del día, siendo la temporada húmeda donde mayor actividad pudo observarse entre las 11:00 y 18:00 hrs. A pesar de ello en ambos casos pudo observarse actividad de los individuos en periodos nocturnos durante ambas estaciones.

Se sabe que los comportamientos ligados a la reproducción tienen su inicio durante los últimos días de septiembre y principios de octubre, coincidiendo con el fin de la temporada húmeda. A pesar de ello debido a las observaciones de combates entre machos a inicios de septiembre se optó por tomar en cuenta la totalidad de los meses de septiembre y octubre para evaluar las horas de restricción. Ramírez y Guichard (1989) documentaron que los periodos donde es más común observar la actividad reproductiva de la especie ocurre a partir de las 17:30 con temperaturas que oscilan entre los 22 °C y los 28 °C. Los resultados obtenidos correspondientes a las horas de restricción sugieren que gran parte de las horas con temperaturas elevadas se encuentran fuera de los periodos de reproducción. Aunque entre las 17:00 y las 18:00 hrs aún es posible encontrar temperaturas elevadas que puedan limitar la actividad de los individuos. Además de ello, la especie presenta hábitos catemerales, por lo que podría evitar activamente los horarios de restricción térmica diurna mediante un incremento de la actividad durante el periodo nocturno para compensar diferentes aspectos biológicos omitidos durante la fotofase.

A pesar de ello se pudo observar individuos activos entre las 16:00 y las 17:00 hrs, ya sea explorando el territorio o bien siguiendo el rastro de otros machos principalmente en aquellos días donde la temperatura ambiental se encontraba entre los 28 °C, por lo que dichas horas no representaban una amenaza directa de sobrecalentamiento. No obstante, se ha observado un aumento de la temperatura desde

el siglo pasado, y considerando que las emisiones de gases de efecto invernadero no disminuirán hasta fines del siglo XXI, se espera que la temperatura incremente cerca de 4.8 °C (Field *et al.*, 2014 IPCC, 2018). Por lo que es probable que en un futuro las horas de restricción acorten o impidan el periodo destinado a la reproducción, ya que a temperaturas elevadas los individuos prefieren estar dentro de sus madrigueras; o bien que la especie se adapte modificando los ciclos de actividad hacia periodos nocturnos.

XI. CONCLUSIONES

Heloderma alvarezii presenta temperaturas corporales ligeramente superiores durante la temporada seca, en comparación con la temporada húmeda, observándose diferencia entre las estaciones. Dentro del ZooMAT los sitios mostraron tener una calidad térmica moderada, donde el enriquecimiento escénico (sol, sombra, rocas, hojarasca y arena) ofrece diferentes microclimas que permiten a la especie alcanzar la temperatura deseada. Por otra parte, los sitios en campo como el expuesto a sol presentaron valores altos de calidad térmica.

Conductualmente dentro del ZooMAT y en campo la especie mostró una estrategia termorreguladora de tipo bimodal con una tendencia hacia el termoconformismo durante el día y hacia moderadamente termorreguladora durante la noche. Sin embargo, resulta pertinente replicar el estudio con individuos de vida libre para observar si existen diferencias entre los resultados inferidos en el presente estudio respecto a la eficiencia termorreguladora.

Como estrategia termorreguladora se observó selección activa entre sitios de sol y sombra, además de el uso de posturas que facilitan la conducción de calor a través de la tigmotermia. Además de ello el uso de depósitos de agua les permiten acceder a temperaturas más bajas con respecto a la temperatura ambiental, disminuyendo así los costos energéticos de la termorregulación. Una vez que los individuos alcanzan la temperatura corporal deseada, estos regresan a sus madrigueras. El uso de las madrigueras y su importancia térmica en la biología de *H. alvarezii* debería de ser estudiado detalladamente, lo anterior con el fin de evaluar la relevancia que estos sitios desempeñan durante los periodos de inactividad de la especie.

Los periodos de restricción térmica se encuentran asociados principalmente a horarios diurnos entre las 10:00 y 18:00 hrs, sin embargo, la actividad ocurre principalmente en horarios crepusculares debido al descenso de la temperatura ambiental, evitando así temperaturas elevadas. Las horas de restricción no representan un riesgo significativo para las actividades de la especie, empero, es probable que el continuo incremento de la temperatura ambiental pueda llegar a repercutir a largo plazo

en los eventos reproductivos de la especie. Lo que podría suponer un incremento de las actividades hacia periodos totalmente nocturnos, con la finalidad de evitar los horarios con temperaturas ambientales elevadas.

XII. LITERATURA CITADA

- Álvarez del Toro, M. 1972. Los reptiles de Chiapas. 3ª edición, Publicación del Instituto de Historia Natural, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Anguilleta, M., Niewiarowski, P., Navas, C. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249– 268.
- 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.
- Aranda-Coello, J.M. y Gómez-Cruz, A. 2021. *Heloderma alvarezii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T181146498A181151090. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T181146498A181151090.en>
- Ariano, 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, D. y G. Salazar. 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.
- Avery, R.A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: Gans C, Pough F.H. (eds) *Biology of the Reptilia*, Academic Press, New York, 12: 239-250.
- Baker, M. A. 1989. Effects of dehydration and rehydration on thermoregulatory sweating in goats. *Journal of Physiology*. 417:421-435.

- Bakken, G. S., y Angilletta Jr, M. J. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Functional Ecology*, 28(1), 96-107.
- Ballinger, R.E., y Schrank, G.D. 1970. Acclimation Rate and Variability of the Critical Thermal Maximum in the Lizard *Phrynosoma cornutum*. *Physiological Zoology*, 43, 19 - 22.
- Bartholomew, G. A. (1982) Physiological control of body temperature. Pp. 167–211. In: C. Gans, F. H. Pough (Eds.). *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Academic Press, New York, USA.
- Basson, C. H., Levy, O., Angilletta Jr, M. J., y Clusella-Trullas, S. 2017. Lizards paid a greater opportunity cost to thermoregulate in a less heterogeneous environment. *Functional Ecology*, 31(4), 856-865.
- Beck, D.D y C.H. Lowe. 1994. Resting metabolism of helodermatid lizards: allometric and ecological relationships. *J. Comp. Physiol B*. 164: 124-129.
- Beck, D.D. 2005. *Biology of Gila Monster and Beaded Lizards*. University of California Press, California.
- Beck, D.D. y C.H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, México. *J. Herpetol.* 25, 395-406.
- Beck, D.D. y R.D. Jennings. 2003. Habitat use by Gila Monsters: the importance of shelters. *Herpetological Monographs*, 17, 111-129.
- Bennett, A.F. y Dawson, W.R. 1976. *Metabolism. Biology of the Reptilia*. Academic Press, London and New York. 5 (2): 127-223.
- Bogert C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles; a factor in evolution. *Evolution; international journal of organic evolution*, 3(3).
- Bogert, C.M. y R. Martín del Campo. 1956. The Gila monster and its allies. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 109: 1-238.
- Bowker, R. G., y Johnson, O. W. 1980. Thermoregulatory Precision in Three Species of Whiptail Lizards (Lacertilia: Teiidae). *Physiological Zoology*, 53(2), 176–185.

- Campbell, J.A. y J.P. Vannini. 1988. A new subspecies of beaded lizard, *Heloderma horridum*, from the Motagua Valley of Guatemala. *J. Herpetol.* 22 (4): 457-468.
- Campbell, J.A. y W.L. Lamar. 1989. *The Venomous Reptiles de Latin America*. Comostoc. Cornell University Press, Ithaca y Londres. 425 pp.
- Campbell, J.A. y W.L. Lamar. 2004. *The venomous Reptiles of the Western Hemisphere*, Vol 1. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Ceballos, G. y A. García. 1996. La selva baja: biodiversidad única en peligro. *Ocelotl* 5:4-9.
- CITES. 2013. Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Fauna and Flora. <https://cites.org/sites/default/files/esp/app/2013/S-Appendices-2013-06-12.pdf>
- Clusella-Trullas, S., Van-Wyk, J., Spotila, J. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology.* 32(5):235-245.
- Davis, J.R. y D. F. DeNardo. 2010. Seasonal Patterns of Body Condition, Hydration State, and Activity of Gila Monsters (*Heloderma suspectum*) at a Sonoran Desert Site. *Journal of Herpetology.* 44(1) 83–93 pp.
- DeNardo, D.F, T.E. Zubal y C.M. Hoffman. 2004. Cloacal evaporative cooling: a previously undescribed means of increasing evaporative water loss at higher temperatures in a desert ectotherm, the Gila monster *Heloderma suspectum*. *The Journal of Experimental Biology.* 207 945-953.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(18), 6668–6672.
- Díaz de la Vega, A., R.A. Lara y F.R. Méndez. 2014. Comportamiento de lagartijas: Termorregulación y antidepredación, En: *Biología del comportamiento*. Universidad Autónoma de México 1 (20): 239-250.

- Domínguez, H., O. Monroy, J. Manjarrez & C.J. Balderas. 2017. Aversive hunting and sight frequency ecology of Beaded lizards (Squamata: Helodermatidae). *Perspectives in Ecology and Conservation* 15: 47-51.
- Domínguez-Vega, H., C.J. Balderas-Valdivia, J. Manjarrez, y O. Monroy-Vilchis. 2018. Conociendo al lagarto escorpión: leyendas, realidad y potencial de una rareza biológica. *Ciencia ergo-sum*, 25(2): 1-8.
- Domínguez-Vega, H., O. Monroy-Vilchis, C.J. Balderas-Valdivia, C.M. Gienger y D. Ariano-Sánchez. 2012. Predicting the potential distribution of the beaded lizard and identification of priority areas for conservation. *J. Nat. Conserv.* 20: 247-253.
- Dzialowski, E. M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology*, 30(4), 317-334.
- Eliosa, H.R. y Silva, A.B. 2011. El origen de la endotermia en los vertebrados. *Ciencias* 102, 28-36
- Eng J, Andrews PC, Kleinman WA, Singh L, Raufman JP. 1990. Purification and structure of exendin-3, a new pancreatic secretagogue isolated from *Heloderma horridum* venom. *J BiolChem.* 265:20259–20262.
- Eng J, Kleinman WA, Singh L, Singh G, Raufman JP. 1992. Isolation and characterization of exendin-4, an exendin-3 analog, from *Heloderma suspectum* venom—further evidence for an exendin receptor on dispersed acini from guinea-pig pancreas. *J BiolChem.* 267:7402–7405.
- Fierro, N. 2013. Ecología térmica de *Abronia taeniata* (Reptilia:Anguidae) y su susceptibilidad ante el calentamiento global. 67.
- Figueroa, 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.
- Firth, B.T. y Turner, J.S. 1982. Sensory, neuronal, and hormonal aspects of thermoregulation. *Biology of Reptilia.* 12: 213-274.

- 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 *T_e* its distribution in Mexico. *Journal of Threatened Taxa*. 12 (4): 15495-15498.
- Gienger, C.M. y D.D. Beck. 2007. Heads or tails? Sexual dimorphism in Helodermatid lizards. *Can. J. Zool.* 85: 92-98.
- Gienger, C.M., C. Richard y C. Zimmerman. 2013. Thermal responses *T_e* feeding in a secretive and specialized predator (Gila monster, *Heloderma suspectum*). *Journal of Thermal Biology* 38: 143-147.
- Gómez-Cruz, A., Santos-Hernández, N.G., Cruz, J.A., Ariano-Sánchez, D., Ruiz-Castillejos, C., Espinoza-Medinilla, E.E., y De Fuentes-Vicente, J.A. 2021. Effect of climate change on the potential distribution of *Heloderma alvarezii* (Squamata, Helodermatidae). *Zookeys* 1070: 1-12.
- González, R. 2013. Lagarto enchaquirado *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae) Wiegmann, 1829. Monografía. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. México.
- Hall, L. S., P. R. Krausman, y M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.
- Halliday, E.C. y Hugo, T.J. 1962. Measurement of the surface area of the human body. *Nature (London)*, 193, 584-584.
- Helmuth, B., Carrington, E., Kingsolver, J.G. 2005. Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Ann. Rev. Physiol.* 67:177-201.
- Hertz, P.E., R.B. Huey y R.D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142: 796-818

- Holcomb, K. 2017. Thermal and Behavioral Ecology of the Mexican Beaded Lizard (*Heloderma horridum*). Tesis de Maestría. Central Washington University. <https://digitalcommons.cwu.edu/etd/956>
- Hoshino, M., Yanaihara, C., Hong, Y. M., Kishida, S., Katsumaru, Y., Vandermeers, A. y Yanaihara, N. (1984). Primary structure of helodermin, a VIP-secretin-like peptide isolated from Gila monster venom. *FEBS Letters*, 178(2), 233–239.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En *Biology of the Reptilia*. Academic press, New York. 25-91 p.
- Huey, R.B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*. 51(3) 363-384.
- Iglesias, P., M. Heras y J.J. Díez. 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 policymaker.
- 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.
- Kearney M., Shine, R., Porter, W. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106 (10) 3835-3840.
- Kiwanja. 2008. *El Monstruo de Gila*. Universidad Iberoamericana. México.
- Köhler, G. 2003. *Reptiles de Centroamérica*. Herpeton Elke Köhler. Offenbach, Germany. 360 pp.
- Labra, A., Vidal, M., Solís, R., Penna, M. 2008. Cap 17 Ecofisiología de anfibios y reptiles. En libro: *Herpetología de Chile* (pp.483-516).
- Lara-Reséndiz, R. 2015. Ecología térmica de lagartijas en el Desierto Sonorense. *Nuestra Tierra*. 24:17-20.

- Lara-Resendiz, R. A., Arenas-Moreno, D. M., & Méndez-De la Cruz F. R. (2013). Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(2),127-135
- Lara-Resendiz, R. A., Jezkova, T., Rosen, P. C., y Méndez-de La Cruz, F. R. 2014. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia*, 35(2), 161-172.
- Lara-Resendiz, R.A. 2015. Ecología térmica de lagartijas en el Desierto Sonorense. *Nuestra Tierra*. 24: 17-19.
- Lara-Resendiz, R.A. 2017. Un análisis cuantitativo del estado del conocimiento de la ecofisiología térmica de reptiles en México. *Arido-Ciencia*. 36- 47
- Li, S.R, W- Yang., M. Liang., Z. Zhi-Gao, B. Jun-Huai y D. Wei-Guo. 2017. Thermal ecology of three coexistent desert lizards: Implications for habitat divergence and thermal vulnerability. *Journal of Comparative Phisiology B*. 187: 1009-1018.
- Looking for answers to questions about heat stress: researchers are getting warmer. *Functional Ecology*. 23,231-232.
- Maass, J. M. 1995. Tropical deciduous forest conversion to pasture and agriculture. S. H. Bullock, H. A. Mooney, and E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Pp 399-422
- Masera, O.R, M.J, Ordoñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265 – 295.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental-Especies de Flora y Fauna Silvestre de México-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. http://dof.gob.mx/nota_detalle_popup.php?codigo=5173091

- Notes on the distribution of the endangered lizard, *Heloderma horridum charlesbogerti*, in the dry forests of eastern Guatemala: an application of multi-criteria evaluation to conservation. *Iguana*. 14,152-158
- Palacios-Espinosa, E., Beutelspacher, C.R. y Sarmiento-Cortez, O. 2016. Vegetación y flora del Parque Ecológico y Recreativo El Zapotal, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Lacandonia* 10(1):37–86.
- Parker, D.S., Raufman, J.P., O'Donohue, T.L., Bledsoe, M., Yoshida, H. y Pisano J.J. (1984). Amino acid sequences of helospectins, new members of the glucagon puperfamily, found in Gila monster venom. *Journal of Biological Chemistry*. 259(19): 11751-11755.
- Ramírez, A. 2009. Monstruo horrible y venenoso... tímido, apacible y en peligro de extinción. *Herpetófilos* 7 13-17.
- Ramirez, A. y C.A. Guichard. 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 D.D. Beck. 1996. El “escorpión”, lagartija venenosa de México. *Información científica y tecnológica* 18 (232): 24-28.
- Refsnider, J. M., Clifton, I. T., y Vazquez, T. K. 2019. Developmental plasticity of thermal ecology traits in reptiles: Trends, potential benefits, and research needs. *Journal of Thermal Biology*, 84, 74-82.
- Reiserer, S.S., G.W. Schuett y D.D. Beck. 2013. Taxonomic reassessment and conservation status of the beaded lizard, *Heloderma horridum* (Squamata: Helodermatidae). *Amphibian & Reptile Conservation* 7(1): 74-96.
- Richard, W. y Gordon A., Wyse. 1992. Fisiología animal. Segunda Edición.
- Rocha-Loredo A.G., Ramírez-Marcial, N. y González-Espinoza, M. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87: 89-103.

- Rodríguez-López, M.E., Sánchez-Hernández, G. y Gómez, B. 2019. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la reserva El Zapotal, Chiapas, México. *Revista Peruana de Biología*. 26 (3): 339-350.
- Sears, M.W., Anguilletta M.J., Chuler, M.S., Borchet, J., Dilliplane, k.F., Stegman, M., Rusch, T.W. y Mitchell, A. 2016. Configuration of the thermal landscape determines thermoregulatory performance of ectotherms. *PNAS Ecology*. 113 (38): 10595-10600
- Seebacher, F. y R. Shine. 2004. Evaluating thermoregulation in Reptiles: The fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77(4): 688-695.
- Shawn, S., J. sartorius, P.S. do Amaral, R.D. Durtsche, C.M. Deen y W.I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 1966-1976.
- Shine, R. y M. Kearney. 2001. Field studies of reptile thermoregulation: how well do physical models predict operative temperatures? *Functional Ecology* 15: 282-288.
- Silva, C. M., García, A. A., & Hernando, G. A. (2015). Crecimiento de la mancha urbana en la Zona Metropolitana de Tuxtla Gutiérrez (Chiapas, México). *Quehacer Científico en Chiapas*, 10(2): 35-41.
- Sinervo, B., F. Méndez de la Cruz, D.B., Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M.L. Calderón-Espinosa, R.N. MezaLázaro, H. Gadsden, L.J. Ávila, M. Morando, I.J. De la Riva, P.V Sepúlveda, C.F. Duarte Rocha, N. Ibargüengoytía, C. Aguilar Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T.A. Oksanen, D.G. Chapple, A.M. Bauer, W.R. Branch, J. Clobert, J.W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328, 894–899.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Kearney, M.R., Colwell, R.K., Dulvy, N.K., Longino, J.T. & Huey, R.B. (2014) Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory

- behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 5610– 5615.
- Taylor, E.N., Diele-Viegas, L.M., Gangloff, E.J., Hall, J.M., Halpern, B., Massey, M.D., Rödder, D., Rollinson, N., Spears, S., Sun, B.J. y Telemeco, R.S. 2020. The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: Auser's guide. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(1), 13-44.
- Trejo-Vázquez, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Villavicencio, H.J., J.C. Acostra, G.M. Blanco y J.A. Marinero. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina* 21: 1-7.
- 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.
- Wilson L.D., V. Mata-Silva y J.D. Jhonson. 2013. A conservation reassessment of the reptiles of Mexico based on the EVS measure. *Amphibian and Reptile Conservation* 7(1): 1-47.
- Yang, Y., Z. Zeng, K. Xing, S. Li, C. yang y W. Du. 2020. Behavioural thermoregulation by the endangered crocodile lizard (*Shinisaurus crocodilurus*) in captivity. *Journal of Thermal Biology*. 93: 1-8.
- Zug, G., L. Vitt y J. Caldwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology on amphibians and reptiles*. Academic Press.