

EFFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS PATRONES REPRODUCTORES DE LOS ESCAMADOS.**EFFECT OF CLIMATIC CHANGE ON REPRODUCTIVE PATTERNES OF SQUAMATES.**Norma L. Manríquez-Morán^{1*}¹Laboratorio de Sistemática Molecular, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Km. 4.5 Carr. Pachuca-Tulancingo, Col Carboneras. C. P. 42184. Mineral de la Reforma, Hidalgo.*Autor para correspondencia: nrm292@gmail.com

RECIBIDO: 15 /10/ 2019

RESUMEN

ACEPTADO: 28 /11/ 2019

PALABRAS CLAVE:
Calentamiento global,
factores ambientales,
historias de vida,
reproducción,
Squamata.

KEYWORDS:
Global warming,
environmental factors,
life histories,
reproduction,
Squamata.

Los escamados (serpientes, lagartijas y anfisbénidos) son uno de los grupos de vertebrados más diversos y con mayor variación en sus características de historia de vida. Entre ellas destacan los patrones reproductores y los eventos de la fenología reproductora que los caracterizan. Los escamados presentan patrones reproductores continuos, con actividad reproductora todo el año, o estacionales, con periodos de actividad alternados con periodos de quiescencia. Diversos estudios han mostrado que los patrones reproductores en este grupo de animales están influenciados por la filogenia y factores ambientales, como el fotoperiodo, la precipitación y la temperatura. Debido al cambio climático que está enfrentando actualmente nuestro planeta, la temperatura se ha incrementado globalmente y los regímenes de lluvia han sufrido modificaciones, afectando los periodos de reproducción y la fenología reproductora de muchos organismos. Los estudios realizados en escamados son escasos, pero muestran que al igual que otros organismos, presentan un incremento en el periodo de actividad, debido al inicio temprano de la reproducción en especies con patrones de primavera-verano. Por otra parte, estudios experimentales han mostrado que dependiendo de la especie, el incremento en la temperatura puede tener efectos negativos en la adecuación de los individuos y supervivencia de las crías, o bien, favorecer dichas características en individuos con tamaños más grandes, ciclos gonadales cortos, frecuencia de nidadas múltiple, entre otros atributos. Dado que hasta ahora los resultados son variables, es necesario llevar a cabo estudios que involucren más especies, de diferentes taxones, con diferentes tipos de paridad y distintos periodos de reproducción, para poder establecer patrones de respuesta de este grupo de saurópsidos ante el calentamiento global.

ABSTRACT

The squamates (snakes, lizards and amphisbaenians) are one of the most diverse groups of vertebrates, with great variation in life history characteristics. Among them, the reproductive patterns and the events of reproductive phenology that characterize them are important. Squamates show continuous reproductive patterns, with year-round or seasonal activity, with alternate activity periods or quiescence. Several studies have shown that reproductive patterns in this group of animals are influenced by phylogeny and environmental factors, such as photoperiod, precipitation and temperature. Due to the climate change that our planet is currently facing, the temperature has increased globally, and the rainfall regimes have undergone modifications, affecting the reproduction season and reproductive phenology of several organisms. A few studies carried out in squamates, show that like other organisms, these animals exhibit an increase in the period of activity, due to the early reproduction in species with spring-summer patterns. On the other hand, experimental studies have shown that depending on the species, the increase in temperature can have negative effects on the individual's fitness and survival of the offspring, or favor these characteristics in individuals with larger body sizes, short gonadal cycles, multiple clutch frequency, among other attributes. Since results at this moment are variable, it is necessary to carry out studies that involve more species of different taxa, with different types of parity and different periods of reproduction, in order to establish responsive patterns in this group of sauropsids to global warming.

INTRODUCCIÓN

Los escamados (serpientes, lacertilios y anfisbénidos) son uno de los grupos de saurópsidos con mayor diversidad (Uetz et al., 2019) y variación en sus características de historia de vida. Los estudios realizados a la fecha muestran que atributos como la edad y tamaño a la madurez sexual, el tamaño de camada/nidada, la frecuencia de camadas/nidadas, el periodo de actividad y la fenología reproductora, pueden variar ampliamente, incluso entre especies relacionadas filogenéticamente o entre poblaciones de una misma especie (Shine, 2005; Ramírez-Pinilla et al., 2009; Méndez-de la Cruz et al., 2014).

El periodo de actividad reproductora es una de las características de historia de vida más importantes de los escamados (Shine, 2005; Méndez-de la Cruz et al., 2014; Ramírez-Pinilla et al., 2014) y de acuerdo con estudios previos, este rasgo está influenciado por la filogenia (Dunham et al., 1988; Huang, 2010; Mesquita et al., 2016) y diversos factores ambientales (Manríquez-Morán et al., 2005; Zaldívar-Rae et al., 2008; Hernández-Gallegos et al., 2014).

Patrones reproductores

De manera general, se han descrito dos tipos de patrones reproductores en escamados, los continuos y los estacionales o cíclicos (Guillette y Méndez de la Cruz, 1993; Ejere y Adegoke, 2005; Hernández-Gallegos et al., 2014). Los patrones continuos pueden ser divididos en aquellos en que los individuos muestran niveles de actividad gonadal similares durante todo el año (continuos acíclicos; Litch, 1984; Mathies et al., 2011) y aquellos en los que la actividad reproductora es variable (continuos cíclicos; Litch, 1984; Mathies et al., 2011). Los patrones continuos son comunes en taxones de ambientes tropicales y se han observado en diversas especies de los géneros *Agama* (Ejere y Adegoke, 2005), *Anolis* (Litch y Gorman, 1970), *Ameiva* (Soma y Brooks, 1976), *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus* (Vitt y Breitenbach, 1993), *Chironius* (Richard-Pinto et al., 2010), *Gonatodes* (Serrano-Cardozo et al., 2007) y *Oxyrhophus* (Pizzatto y Marques, 2002) entre otros. En las especies que presentan este tipo de patrones reproductores uno o ambos sexos pueden ser reproductores continuos a nivel individual o poblacional (Richard-Pinto et al., 2010). Sin embargo, las hembras suelen presentar periodos de quiescencia, debido a la demanda de energía que implica la producción y maduración de folículos, y la gestación (Derickson, 1976; Foucart et al., 2016; Rebelato et al., 2016). Los patrones continuos han sido ampliamente documentados en lacertilios, pero la falta de estudios histológicos pone en duda la existencia de estos en varias especies de serpientes en las que han sido propuestos (Mathies, 2011), así como en la lagartija *Sceloporus variabilis* (Granados-González et al., 2017).

Por otra parte, los patrones estacionales son comunes en escamados de zonas frías, templadas o tropicales donde las condiciones ambientales son variables (Brown y Shine, 2006). Las especies que presentan este tipo de patrones suelen alternar periodos de actividad gonadal, con periodos de inactividad (Manríquez-Morán et al., 2013). El patrón más común en estas especies, es el primaveral, en el que tanto machos como hembras presentan gametogénesis, cortejo y apareamiento en primavera, con nacimiento de las crías al final de la primavera o al inicio del verano (Fig. 1). Este tipo de actividad está presente en la mayor parte de las especies ovíparas de escamados de ambientes subtropicales y templados, aunque también la muestran especies vivíparas de latitudes altas (Xavier, 1982; Shine, 2003; Shine, 2005; Balestrin y Cappellari, 2011; Méndez-de la Cruz et al., 2014; Ramírez-Pinilla et al., 2014). En ambientes tropicales, existen especies que presentan patrones estacionales con periodos de actividad más amplios (reproducción extendida) y tanto hembras como machos exhiben actividad gonadal máxima durante primavera y verano (Sasa, 1993; Mesquita y Colli, 2003; Manríquez-Morán et al., 2005; Bonfiglio, 2007; Zaldívar-Rae et al., 2008; Huang, 2011; Mathies, 2011). En estos sitios, también existen especies con patrones que varían de manera interanual, ya que dependen de la disponibilidad de alimento asociada al periodo de mayor precipitación, como en las serpientes *Liasis fuscus* y *Acrochordus arafurae* (Shine y Brown, 2008), o de la disponibilidad de microhábitats adecuados para el desarrollo de los huevos, como en *Tropidurus torquatus* (Wiederhecker et al., 2002) y *Stegonotus cucullatus* (Shine y Brown, 2008). Además, en serpientes se ha visto que distintas poblaciones de una misma especie presentan patrones reproductores variables, que se ajustan a las fluctuaciones en temperatura, humedad, o disponibilidad de alimento (Quintela et al., 2017). En regiones tropicales con altitudes elevadas, las especies vivíparas suelen presentar un patrón de reproducción otoñal, en el que la gametogénesis, el cortejo y el apareamiento ocurren durante el otoño, la gestación durante el invierno y el nacimiento de las crías se presenta en la primavera siguiente (Fig. 2; Méndez de la Cruz et al., 1988; Shine, 2003; Shine, 2005; Méndez-de la Cruz et al., 2014; Ramírez-Pinilla et al., 2014).

Además, los estudios realizados hasta hoy muestran que varias especies de escamados exhiben patrones reproductores asociados o sincrónicos, que se caracterizan porque la producción de hormonas sexuales, la producción de gametos y el despliegue de conductas sexuales ocurren sincrónicamente entre los dos sexos, en una determinada época del año (Gadsden et al., 2005; Krohmer y Lutterschmidt, 2011; Mathies, 2011; González-Espinoza et al., 2019). En estas especies, el apareamiento ocurre en el periodo en que machos y hembras alcanzan la actividad gonadal máxima. Por otra parte, existen algunas especies que exhiben patrones no asociados o asincrónicos, en los que machos y hembras se encuentran reproductivamente activos en distintas

épocas del año. En las especies de lacertilios que exhiben este tipo de patrones, los machos suelen presentar reproducción con actividad máxima en primavera o verano, mientras que las hembras muestran actividad otoñal (Méndez de la Cruz et al., 1988; Méndez-de la Cruz y Villagrán-Santa Cruz, 1998). Debido a la asincronía entre sexos, el apareamiento ocurre durante el periodo de actividad gonadal máxima en los machos (primavera-verano), y la fecundación de los óvulos maduros (otoño), depende de los espermatozoides almacenados en el tracto reproductivo de las hembras (Méndez de la Cruz, 1988). En serpientes, los patrones reproductores asincrónicos se presentan en especies que exhiben espermatogénesis postnupcial, en la que los machos producen espermatozoides justo después de la reproducción y los retienen en los conductos deferentes hasta la siguiente temporada de reproducción (durante la primavera), cuando las hembras alcanzan la actividad reproductora máxima (Krohmer et al., 1987; Carretero, 2006; Krohmer y Lutterschmidt, 2011).

Factores ambientales asociados a los patrones reproductores.

El estudio de los patrones reproductores de los escamados ha revelado su asociación con diversos factores, tanto intrínsecos (ej. control hormonal) como extrínsecos (ej. filogenia y distribución geográfica de las especies). Dichos estudios han documentado que factores ambientales como el fotoperiodo (Censky, 1995; Manríquez-Morán et al., 2005; Zaldívar-Rae et al., 2008), la precipitación (Bradshaw et al., 1991; Colli, 1991; Cruz, et al., 1999) y la temperatura (Cruz, 1994; Abu-Zinadah, 2008), afectan la fenología reproductora de este grupo de animales.

Fotoperiodo.

La relación entre la actividad gonadal y el fotoperiodo se ha propuesto en especies tropicales como *Aspidoscelis cozumela* (Manríquez-Morán et al., 2005), *A. costatus* (Zaldívar-Rae et al., 2008), *Pholidoscelis plei* (Censky, 1995), *P. exsul* y *P. wetmorei* (Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991), dado que durante la fase de actividad reproductora máxima (primavera-verano), la duración del día (horas luz) es mayor en los sitios en los que habitan estas especies. Una correlación entre la reproducción y el fotoperiodo fue encontrada también, en *Sceloporus siniferus* (Ramírez-Bautista et al., 2015) y varias especies de lacértidos (Carretero, 2006). En el grupo de las serpientes, se ha propuesto que el fotoperiodo puede ser importante en la regulación de los patrones reproductores de las especies que habitan latitudes bajas, ya que en latitudes altas, los organismos atraviesan por periodos de hibernación prolongados y raramente reciben estímulos relacionados con el fotoperiodo que afecten su reproducción durante la primavera (Krohmer y Lutterschmidt, 2011). Tampoco se encontró una asociación entre el fotoperiodo y el ciclo testicular de *Sceloporus undulatus* (Marion, 1982).

Precipitación.

La asociación entre la precipitación y los patrones reproductores de los escamados ha sido documentada en especies de zonas áridas o ambientes marcadamente estacionales. Un estudio realizado con las especies de agámidos *Amphibolurus nuchalis* y *Ctenophorus caudicinctus* en el desierto del oeste de Australia (Pilbara), mostró que *A. nuchalis* se reproduce en primavera (septiembre-octubre) únicamente en los años en los que las lluvias invernales son abundantes, pero pospone su reproducción hasta después de las lluvias de verano provocadas por los huracanes en los años más secos. Se ha observado también, que en los años en los que la lluvia invernal es seguida por las lluvias de los primeros ciclones, los individuos de esta especie se reproducen por un periodo de seis meses, entre octubre y marzo del año siguiente. Por otra parte, se observó que *C. caudicinctus*, se reproduce exclusivamente en el otoño (marzo-abril), después de las lluvias de verano asociadas con los huracanes (Bradshaw et al., 1991). Se sugiere que ambas especies responden a la disponibilidad de recursos (alimento), que se incrementa después de las lluvias, para dar inicio a la reproducción.

En otras especies de escamados, se ha sugerido una relación entre reproducción y precipitación debido a que la actividad gonadal máxima coincide con los meses de mayor precipitación, como en el caso de *Enyalius perditus* (Migliore et al., 2017), *Sceloporus ochoterenae* (Bustos-Zagal et al., 2011), *S. siniferus* (Ramírez-Bautista et al., 2015), *Japalura swinhonis* (Huang, 2007), *Ophiodes fragilis* (Pizzatto, 2005), *Amphisbaena munoai*, *Anops kingi* (Balestrin y Cappellari, 2011) y varias especies de tropidúridos, entre otras (Ferreira et al., 2009). Además, se ha observado que en especies con reproducción continua (ej. *Ameivula ocellifera*), se presentan periodos de mayor actividad gonadal, al finalizar la estación de mayor humedad (Zanchi-Silva et al., 2014).

Sin embargo, se ha propuesto que la precipitación también puede tener un efecto desfavorable en la reproducción de los escamados. Las especies de tropidúridos, *Tropidurus torquatus* y *T. semitaeniatus*, se reproducen principalmente durante la estación seca y se ha sugerido que el descenso en el número de hembras reproductoras durante la estación húmeda implica un efecto perjudicial de las lluvias en estas especies (Ferreira et al., 2009). Por otra parte, Benabib (1994) sugirió que la actividad gonadal de *Sceloporus variabilis* decrece durante la época de mayor precipitación, debido a que las lluvias afectan la actividad de forrajeo de los individuos, disminuyendo la energía que destinan a la reproducción.

PATRÓN PRIMAVERAL

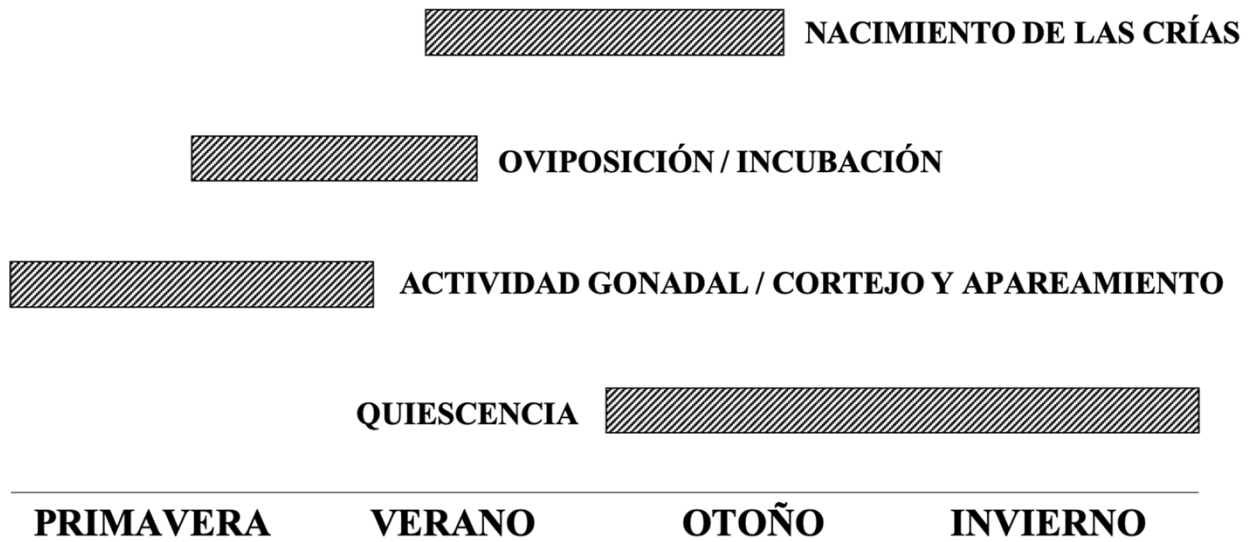


Figura 1. Fenología reproductora en especies con patrón primaveral

PATRÓN OTOÑAL

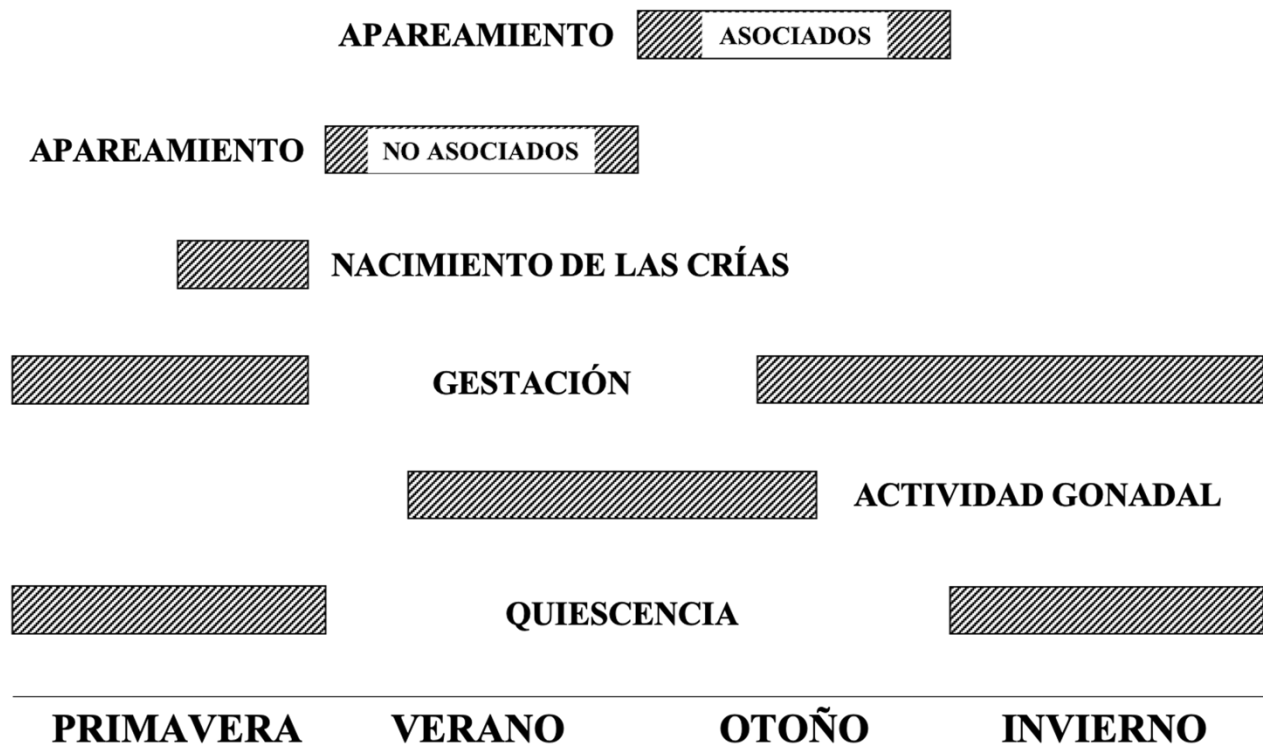


Figura 2. Eventos de la fenología reproductora en especies con patrón otoñal.

Temperatura

La temperatura ha sido considerada como uno de los factores ambientales más importantes en la regulación de los patrones reproductores de los escamados, principalmente en las especies de regiones subtropicales y templadas. En taxones como *Salvator rufescens* (Fitzgerald et al., 1993), *Sceloporus aeneus* (Hernández-Gallegos et al., 2014), *S. ochoteranae* (Bustos-Zagal et al., 2011), *Teius oculatus* (Cappellari et al., 2011), *Uromastix aegyptiusmicrolepis* (Abu-Zinadah, 2008), *Amphisbaena munoai*, *Anops kingi* (Balestrin y Cappellari, 2011) y varias especies de lacértidos (Carretero, 2006), se ha observado que la reactivación y actividad gonadal máxima coinciden con el periodo de mayor temperatura.

Estudios experimentales han mostrado que la producción de gonadotropinas y el comienzo de la actividad reproductora de machos (espermatogénesis) y hembras (ovogénesis) está regulado térmicamente en especies de ambientes templados (Joly y Saint-Girons, 1975; Angelini et al., 1997; Carretero, 2006; Hojati et al., 2016). En los machos, se ha demostrado que temperaturas altas estimulan la recrudescencia o reactivación testicular y la espermatogénesis, mientras que las temperaturas bajas, las inhiben (Abu-Zinadah, 2008; Quintela et al., 2017). Además, se ha documentado que la maduración espermática en el epidídimo requiere de temperaturas adecuadas, ya que un incremento en las mismas puede provocar malformaciones en los espermatozoides y que temperaturas fluctuantes son importantes para completar el ciclo testicular (Méndez de la Cruz et al., 2014).

La estacionalidad térmica puede variar entre diferentes años, afectando la duración de la estación reproductora y la intensidad de varias características de historia de vida asociadas a la reproducción (Méndez de la Cruz et al., 2014). En lacértidos, se ha documentado, que en años más cálidos o sitios donde el incremento de la temperatura es rápido, las especies suelen comenzar tempranamente la reproducción (Carretero, 2006).

Calentamiento global y fenología reproductora.

El calentamiento global generado por el cambio climático es una de las amenazas contemporáneas más importantes para la biodiversidad de nuestro planeta (Isaac, 2008), y existen evidencias del efecto negativo de este fenómeno, en una gran cantidad de taxones y ecosistemas (Walther et al., 2002).

A lo largo de su historia, la Tierra ha experimentado variación climática extrema, pero se considera que el cambio climático provocado por las actividades antropogénicas que está ocurriendo hoy en día presenta características que impactan negativamente a la biodiversidad (Isaac, 2008): 1. La tasa de cambio es la más alta de los últimos 10000 años y de acuerdo con

algunas estimaciones, la temperatura media global seguirá incrementándose durante el siglo XXI. El Informe sobre la Disparidad de Emisiones del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, señala que las emisiones de efecto invernadero aumentaron en un promedio de 1.6% por año, de 2008 a 2017 (UNEP, 2017). Se estima que con las políticas actuales, el aumento de la temperatura media global a finales del siglo será de 2.9-3.4 en comparación con los niveles preindustriales. 2. Varios de los ecosistemas del planeta han sufrido el impacto de diversas actividades humanas, tales como la fragmentación de hábitats y la destrucción de suelos, que en conjunto con el cambio climático producen una serie de efectos negativos en las poblaciones (Isaac, 2008).

Los estudios a largo plazo muestran que aunado al incremento de las temperaturas, se han presentado modificaciones en la ocurrencia de eventos extremos como lluvias intensas, sequías, ondas de calor, incendios forestales e inundaciones, (Sherif y Singh, 1999; Sivaramanan, 2015). Además, se ha documentado una pérdida de 1.5 millones de km² de bosques entre los años 2000 y 2012, una reducción de 287 mil millones de toneladas métricas del hielo de los polos al año, y cambios en el sistema climático, que están causando daños a una gran cantidad de organismos (Sivaramanan, 2015). Por otra parte, se ha visto que las poblaciones pequeñas y aisladas, resultado de la destrucción y fragmentación de los hábitats, son altamente susceptibles a procesos estocásticos relacionados con el cambio climático, como huracanes e incendios forestales (Isaac, 2008).

De acuerdo con las evidencias acumuladas a la fecha, los organismos, poblaciones y comunidades, no responden al incremento promedio de la temperatura o cambios en el régimen de precipitación globales, sino a cambios regionales que son amplia, temporal y espacialmente heterogéneos (Walther et al., 2002).

Se considera que la principal respuesta de las especies ante el cambio climático es espacial (Jara et al., 2017), ya que los organismos cambian su área de distribución a sitios donde su tolerancia climática y/o sus requerimientos son alcanzados (Henle, 2008). Dicha respuesta, puede ser complementada con respuestas adaptativas de las poblaciones a una localidad determinada, a medida que las condiciones en ese sitio cambian (Bradshaw y McNelly, 1991). Las especies que no pueden responder espacial o adaptativamente al cambio sufrirán extinción ya sea local o globalmente (Henle et al., 2008; Sinervo et al., 2010).

Estudios realizados en diversas comunidades de plantas y animales (vertebrados e invertebrados), han mostrado que uno de los aspectos que puede ser afectado por el calentamiento global, es la fenología de los organismos (Walther et al., 2002). Sin embargo, la respuesta en los cambios fenológicos es variable, ya que las especies no solo responden a la variación térmica, sino a otras

señales climáticas como precipitación, derretimiento de la nieve o los periodos heladas en especies de latitudes altas (Ovaskainen et al., 2013). Estudios realizados en Europa y América del Norte, han revelado tendencias que parecen surgir en respuesta al cambio climático (Walther et al., 2002), aunque en otros casos, este parece tener un efecto mínimo sobre los eventos fenológicos (Ovaskainen et al., 2013).

A nivel poblacional, se han documentado diversos cambios en la fenología (principalmente a nivel reproductor), ya que varios procesos que la conforman están estrechamente relacionados con factores ambientales, como la temperatura y la precipitación (Abu-Zinadah, 2008; Balestrin y Cappellari, 2011). Estudios realizados en diversas regiones del planeta han registrado patrones que parecen dar respuesta al cambio climático contemporáneo. Un cambio común en las actividades primaverales de los animales es la reproducción temprana, mientras que en el otoño, hay un retraso de los eventos fenológicos (Walther et al., 2002; Henle et al., 2008; Ovaskainen et al., 2013). Se ha sugerido que dentro de los lacertilios, el tipo y la magnitud de respuesta al cambio climático depende de su tolerancia ecológica, en función de factores intrínsecos como el tiempo generacional, el tamaño poblacional y la variabilidad genética (Jara et al., 2019).

Estudios realizados en diversas poblaciones de la lagartija *Zootoca vivipara*, en el sur de Francia, revelaron que los individuos de todas ellas presentaron un incremento en el tamaño corporal (alrededor del 28%), a lo largo de un periodo de 18 años. Se ha sugerido que el incremento de tamaño en las distintas clases de edad se debe a que, durante su primer mes de vida, los individuos están expuestos a temperaturas altas (Chamaillé-Jammes et al., 2006). El crecimiento acelerado, provoca que la talla a la madurez sexual se alcance rápidamente y que los individuos se reproduzcan más temprano. Además, el incremento en tamaño implica una ventaja para las lagartijas, pues se encontró una correlación positiva entre el tamaño corporal y la fecundidad (Clobert et al., 1988).

En un estudio realizado por 13 años con la misma especie (*Zootoca vivipara*) se observó que las distintas poblaciones analizadas ubicadas en la misma cadena montañosa al sur de Francia y con distintos tipos de vegetación, responden de manera similar al cambio climático y que todas ellas han modificado su fenología, ya que en promedio han adelantado 8.1 días por década, el inicio de la actividad reproductora durante la primavera. Además, se observó una pérdida de variación en los periodos de los eventos reproductores entre las diferentes poblaciones (Massot et al., 2017). Los autores probaron experimentalmente, la causalidad entre la temperatura y las características fenológicas.

Estudios experimentales han mostrado que las temperaturas altas reducen significativamente el

periodo de gestación (la oviposición es más temprana), deprimen el sistema inmune de las hembras post-parto y disminuyen el éxito de las crías en *Takydromus septentrionalis*. Además, se observó que las crías de los padres expuestos a temperaturas cálidas sobreviven bien bajo condiciones simuladas de calentamiento, pero no bajo las condiciones actuales. De acuerdo con los autores, esto representa una respuesta anticipada de los padres al calentamiento global (Sun et al., 2018). Experimentos realizados con *Lacerta schreiberi*, mostraron resultados similares, ya que el éxito reproductor (supervivencia, características morfológicas y tasas de crecimiento de las crías) fue negativamente afectado por las temperaturas altas (Monasterio et al., 2013).

En contraste con lo mencionado anteriormente, experimentos realizados con hembras de lagartijas del género *Uta*, mostraron que el incremento de las temperaturas nocturnas durante el ciclo ovárico redujo la duración del mismo y aumentó el éxito reproductor. Además, las temperaturas altas no tuvieron un efecto negativo en el desarrollo de los embriones, el tamaño de los huevos a la oviposición, el tamaño de la nidada, el peso de los huevos o la masa relativa de nidada. Dichas temperaturas produjeron un aumento en la supervivencia y el tamaño de las crías, y una disminución en el período de incubación (Clarke y Zani, 2012).

Sitios de anidación

Otro aspecto que el cambio climático está afectando directa o indirectamente, es la elección de los sitios de anidación. La alteración de los hábitats y el calentamiento global conduce a las especies ovíparas a construir nidos en áreas alteradas o subóptimas, reduciendo la calidad de los sitios de anidación (Mainwaring et al., 2016). Dentro de los saurópsidos se ha visto, que para llevar a cabo una selección adecuada de sitios de anidación, los animales cambian su conducta o fisiología a lo largo de su vida, lo cual permitiría a las especies responder a los cambios en unas cuantas generaciones. Un estudio realizado por 10 años, con la especie *Eutropis longicaudata*, mostró que las hembras han modificado su conducta para utilizar sitios creados por el ser humano para la incubación de los huevos. Las hembras utilizan como sitios de anidación huecos debajo de las rocas en los hábitats no alterados y paredes de concreto con temperatura y humedad mayor en los sitios alterados. El estudio mostró que al inicio del mismo, los sitios alterados tenían características de temperatura y humedad que incrementaban la adecuación de las hembras y las crías, pero dado el incremento de las temperaturas por el calentamiento global, en los últimos años son los nidos de los ambientes naturales los que proveen ventajas mayores (Huan y Pike, 2011). Sin embargo, las hembras tienen el control, sobre el microambiente en el que se desarrollaran sus huevos. Por ello, el efecto del cambio climático dependerá de la capacidad de las

especies para dar respuesta adaptativa o conductual al incremento de la temperatura (Mainwaring et al., 2016).

CONCLUSIONES

Las evidencias que se tiene a la fecha, principalmente en el grupo de los lacértidos muestran que al igual que otros grupos de plantas y animales, estos escamados han respondido al calentamiento global, incrementado el periodo de actividad reproductiva al adelantar los eventos fenológicos durante la primavera, debido a que los organismos crecen más rápido y maduran más temprano.

Para definir patrones de respuesta más generales, es necesario llevar a cabo estudios a largo plazo que permitan evaluar las respuestas de especies de todos los grupos que integran a los escamados, de diferentes ambientes y tipos de paridad.

LITERATURA CITADA

- Abu-Zinadah, O.A. 2008. Variation in testicular histology of the spiny tailed lizard *Uromastix aegyptius microlepis* during hibernation and active periods. *Pak.J.Biol. Sci.* 11(12): 1615–1619.
- Angelini F., Picariello O. y Botte V. 1976. Influence of photoperiod and temperature on the testicular activity of the lizard, *Lacerta sicula sicula* Raf. *B. Zool.* 43: 111-113.
- Balestrin, R.L. y Cappellari, L.H. 2011. Reproduction and feeding ecology of *Amphisbaena munoai* and *Anops kingi* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) in the *Escudo Sul-Rio-Grandense*, southern Brazil. *Iheringia Sér. Zool.* 101: 93-102.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetol. Monogr.* 8: 160–180.
- Bonfiglio, F. 2007. Biología reproductiva e dieta de *Liophis semiaureus* (Serpentes-Colubridae) no Rio Grande do Sul, Brazil. Tesis de Maestría. Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.
- Bradshaw, A.D. y McNeilly, T. 1991. Evolutionary response to global climatic change. *Ann. Botany* 67: 5-14.
- Bradshaw, S.D., Saint Girons, H. y Bradshaw, F.J. 1991. Patterns of breeding in two species of agamid lizards in the arid subtropical Pilbara Region of Western Australia. *Gen. Comp. Endocr.* 82(3): 407-424.
- Brown, G.P. y Shine, R. 2006. Why do most tropical animals reproduce seasonally? Testing hypothesis on an Australian snake. *Ecology* 87: 133-143.
- Bustos-Zagal, M.G., Méndez-de la Cruz, F.R., Castro-Franco, R. y Villagrán-Santa Cruz, M. 2011. Ciclo reproductor de *Sceloporus ochoterenae* en el estado de Morelos, México. *Rev. Mex. Biod.* 82(2): 589-697.
- Cappellari, L.H., Balestrin, R.L., de Lema, T. y Rocha, C.F.D. 2011. Reproductive biology of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in Southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). *North-West J. Zool.* 7(2): 270–276.
- Carretero, M.A. 2006. Reproductive cycles in Mediterranean lacertids: plasticity and constraints. En Corti, C., Lo Cascio, P. y Biaggini M. (Eds.), Mainland and insular lacertids lizards: A Mediterranean perspective. Firenze. Firenze University Press pp. 33–54.
- Censky, E.J. 1995. Reproduction in two lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *J. Herpetol.* 29: 553–560.
- Chamaillé-Jammes, S., Massot, M., Aragón, P. y Clobert, J. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Glob. Change Biol.* 12(2): 392–402.
- Clarke, D.N. y Zani, P.A. 2012. Effects of night-time warming on temperate ectotherm reproduction: potential fitness benefits of climate change for side-blotched lizards. *J. Exp. Biol.* 215(7): 1117-1127.
- Clobert, J., Garland, T., Barbault, R. 1998. The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *J. Evol. Biol.* 11(3): 329–364.
- Colli, G.R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia*, 1991: 1002–1012.
- Cruz, F.B. 1994. Actividad reproductora en *Vanzosaura rubricauda* (Sauria: Teiidae) del Chaco occidental en Argentina. *Cuad. Herpetol.* 8: 112–118.
- Cruz, F.B., Teisaire, E., Nieto, L. y Roldán, A. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the semiarid Chaco of Salta, Argentina. *J. Herpetol.* 33: 420–429.
- Derickson, W.K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *Amer. Zool.* 16(4): 711-723.
- Dunham, A.E., Miles, D.B. y Reznick, D.N. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. En Gans, C. y Huey, R.B. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. Vol. 16, Ecology B. Defense and Life History. Alan R. Liss, Inc. New York pp. 441–522.
- Ejere, V.C. y Adegoke, J.A. 2005. Seasonal testicular histology and reproductive cycle of the Rainbow lizard, *Agama agama agama*, L. (Agamidae, Reptilia) in Ile-

- Ife, South Western Nigeria. *Anim. Res. Int.* 2(3): 393-398.
- Ferreira, A., Silva, D.N., Van Sluys, M., & Dolder, H. 2009. Seasonal changes in testicular and epididymal histology of the tropical lizard, *Tropidurus itambere* (Rodrigues, 1987), during its reproductive cycle. *Braz. J. Biol.* 69(2): 429-435.
- Fitzgerald, L.A., Cruz, F.B. y Perotti, G. 1993. The reproductive cycle and size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the dry Chaco of Argentina. *J. Herpetol.* 27: 70-78.
- Foucart, T., Lourdais, O., DeNardo, D.F. y Heulin, B. 2014. Influence of reproductive mode on metabolic costs of reproduction: insight from the bimodal lizard *Zootoca vivipara*. *J. Exp. Biol.* 217(22): 4049-4056.
- Gadsden, H., Rodríguez-Romero, F.J., Méndez de la Cruz, F.R. y Gil-Martínez, R. 2005. Ciclo reproductor de *Sceloporus poinsettii* Baird y Girard, 1852 (Squamata: Phrynosomatidae) en el centro del Desierto Chihuahuense, México. *Acta Zool. Mex.* 21(3): 93-107.
- González-Espinoza, J.E., Lemos-Espinal, J.A., Manríquez-Morán, N.L. y Woolrich-Piña, G. 2019. Reproductive cycle of the oviparous lizard *Sceloporus jalapae*, from Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Acta Zool.-Stockholm* 100: 36-42.
- Granados-González, G., Villagrán-Santa Cruz, M., Peña-Herrera, E., Rheubert, J.L., Gribbins, K.M. y Hernández-gallegos, O. 2017. Spermatogenesis in *Sceloporus variabilis* (Squamata, Phrynosomatidae): A non-quiescent pattern. *Acta Zool.-Stockholm.* 100: 43-52.
- Guillette, L.J. y Méndez-de la Cruz, F.R. 1993. The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *J. Herpetol.* 27: 168-174.
- Henle, K., Dick, D., Harpke, A., Kün, I., Schweiger, O. y Settele, J. 2008. Climate change impacts on European amphibians and reptiles. *Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats*. Strasbourg. France pp. 225-305.
- Hernández-Gallegos, O., Méndez-de la Cruz, F.R., Villagrán-Santa Cruz, M., Rheubert, J.L., Granados-González, G. y Gribbins, K.M. 2014. Seasonal spermatogenesis in the Mexican endemic oviparous lizard, *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Spermatogenesis* 4(39).
- Hojati, V., Keshavarz, S.M., Behniafar, R. y Shiravi, A. 2016. The reproductive biology of Caspian Green Lizard, *Lacerta strigata* (Sauria: Lacertidae) in Iran. *Int. J. Morphol.* 34(2): 443-450.
- Huang, W.S. 2007. Ecology and reproductive patterns of the agamid lizard *Japalura swinhonis* on an East Asian Island, with comments on the small clutch sizes of island lizards. *Zool. Sci.* 24(2): 181-188.
- Huang, W.S. 2010. Ecology and reproductive characteristics of the skink *Sphenomorphus incognitus* on an East Asian Island, with comments on variations in clutch size with reproductive modes in *Sphenomorphus*. *Zool. Stud.* 49(6): 779-788.
- Huang, W.S. 2011. Ecology and reproductive patterns of the littoral skink *Emoia atrocostata* on an East Asian tropical rainforest island. *Zool. Stud.* 50(4): 506-512.
- Huang, W.S. y Pike, D.A. 2011. Climate change impacts on fitness depend on nesting habitat in lizards. *Funct. Ecol.* 25(5): 1125-1136.
- Isaac, J.L. 2008. Effects of climate change on life history: implications for extinction risk in mammals. *Endang. Species Res.* 7(2): 115-123.
- Jara, M., García-Roa, R., Escobar, L., Torres-Carbajal, O y Pincheira-Donoso, D. 2017. Alternative reproductive adaptations predict asymmetric responses to climate change in lizards. *Sci. Rep.* 9: 1-9.
- Joly J. y Saint-Girons H. 1975. Influence de la température sur la vitesse de la spermatogenèse, la durée de l'activité spermatogénétique et l'évolution des caractères secondaires du lézard des murailles, *Lacerta muralis* L. (Reptilia, Lacertidae). *Arch. Anat. Microsc.* 64(4): 317-336.
- Krohmer, R.W. y Lutterschmidt, D.I. 2011. Environmental and neuroendocrine control of reproduction in snakes. En Aldridge, R.D. y Sever, D.M. (Eds.), *Reproductive biology and phylogeny of snakes*. CRC Press. Boca Raton pp. 289-346.
- Krohmer, R.W., Grassman, M. y Crews, D. 1987. Annual reproductive cycle in the male red sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*: Field and laboratory studies. *Gen. Comp. Endocrinol.* 68: 64-75.
- Licht, P. y Gorman, G.C. 1970. Reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis* lizards. *Univ. Calif. Publ.* 95: 1-52.
- Litch, P. 1984. Reptiles. I: Marshall's physiology of reproduction. In Laming, G.E. (Ed.), *Reproductive cycles of vertebrates*. Edinburgh. 206-321 pp.
- Mainwaring, M.C., Barber, I., Deeming, D.C., Pike, D.A., Roznik, E.A. y Hartley, I.R. 2017. Climate change and nesting behavior in vertebrates: a review of ecological threats and potential for adaptive responses. *Biol. Rev.* 92(4): 1991-2002.

- Manríquez-Morán, N.L., Villagrán-Santa Cruz, M. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2005. Reproductive biology of the parthenogenetic lizard, *Aspidoscelis cozumela*. *Herpetologica* 61(4): 435–439.
- Manríquez-Morán, N.L., Villagrán-Santa Cruz, M. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2013. Reproductive activity in females of the oviparous lizard *Sceloporus aeneus*. *Southwest. Nat.* 58: 325–329.
- Marion, K.R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: Temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*. 38: 26–39.
- Massot, M., Legendre, S., Fédérici, P. y Clobert, J. 2017. Climate warming: a loss of variation in populations can accompany reproductive shifts. *Ecol. Lett.* 20(9): 1140–1147.
- Mathies, T. 2011. Reproductive cycles of tropical snakes. En Aldridge, R.D. y Sever, D.M. (Eds.), Reproductive biology and phylogeny of snakes. CRC Press. Boca Raton. 511–550. pp.
- Méndez de la Cruz, F.R. y Villagrán-Santa Cruz, M. 1998. Reproducción asincrónica en *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae), con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Rev. Biol. Trop.* 46(4): 1159–1161.
- Méndez de la Cruz, F.R., Guillette, L.J., Villagrán-Santa Cruz, M. y Casas-Andreu, G. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetol.* 22: 1–12.
- Méndez-de la Cruz, F.R., Manríquez Morán, N.L., Arenas Ríos E. e Ibargüengoytia, N. 2014. Male reproductive cycles in lizards. En Rheubert, J.L., Siegel, D.S. y Trauth, S.E. (Eds.), Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara. CRC Press. Boca Raton pp. 302–339.
- Mesquita, D.O. y Colli, G.R. 2003. The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. *J. Herpetol.* 37(3): 498–509.
- Mesquita, D.O., Costa, G.C., Colli, G.R., Costa, T.B., Shepard, D.B., Vitt, L.J. y Pianka, E.R. 2016. Life-history patterns of lizards of the world. *Am. Nat.* 187(6): 689–705.
- Migliore, S.N., Braz, H.B., Barreto-Lima, A.F y Almeida-Santos, S.M. 2017. Reproductive timing and fecundity in the Neotropical lizard *Enyalius perditus* (Squamata: Leiosauridae). *Acta Hepetol.* 12(2): 187–191.
- Monasterio, C., Shoo, L.P., Salvador, A., Iraeta, P. y Díaz, J.A. 2013. High temperature constrains reproductive success in a temperate lizard: implications for distribution range limits and the impacts of climate change. *J. Zool.* 291(2): 136–145.
- Ovaskainen, O., Skorokhodovab, S., Yakovlevab, M., Sukhov, A., Kutenkov, A., Kutenkova, N., Shcherbakovb, A., Meyke, E. y Delgado, M.M. 2013. Community-level phenological response to climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110(33): 13434–13439.
- Pizzatto, L. 2005. Reproductive biology of the “Glass snake” *Ophiodes fragilis* (Squamata: Anguillidae) in South-east Brazil. *Herpetol. J.* 15: 9–13.
- Pizzatto, L. y Marques O.A.V. 2002. Reproductive biology of false coral snake *Oxyrhopus guibeii* (Colubridae) from southeastern Brazil. *Amphib. Reptil.* 23(4): 495–504.
- Quintela, F.M., Marque, W.C. y Loebmann, D. 2017. Reproductive biology of Green Ground Snake *Erytrolampus poecilgyrus sublineatus* (Serpentes: Dipsadidae) in Subtropical Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 89(3): 2189–2197.
- Ramírez-Bautista, A., Luria-Manzano, R., Cruz-Elizalde, R., Pavón, N.P. y Wilson, L.D. 2015. Variation in reproduction and sexual dimorphism in the long-tailed spiny lizard, *Sceloporus siniferus*, from the southern Pacific coast of Mexico. *Salamandra* 51(2): 73–82.
- Ramírez-Pinilla, M.P., Calderón-Espinosa, M.L., Flores-Villela, O., Muñoz-Alonso, A. y Méndez-de la Cruz, F.R. 2009. Reproductive activity on three sympatric viviparous lizards at Omiltemi, Guerrero, Sierra Madre del Sur, México. *J. Herpetol.* 43: 409–420.
- Ramírez-Pinilla, M.P., de Pérez, G.R. y Alvarado-Ramírez, C. 2014. Oogenesis and ovarian cycle. En Rheubert, J.L., Siegel, D.S. y Trauth, S.E. (Eds.), Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara. CRC Press. Boca Raton pp. 213–25.
- Rebelato, M.M., Pontes, G.M.F. y Tozetti, A.M. 2016. Reproductive biology of *Thamnodynastes hypoconia* (Serpentes: Dipsadidae) in Brazilian subtemperate wetlands. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 88(3): 1699–1709.
- Richard-Pinto, R., Vuolo-Marques, O.A. y Fernandes, R. 2010. Reproductive biology of two sympatric colubrid snakes, *Chironius flavolineatus* and *Chironius quadricarinatus*, from Brazilian Cerrado domain. *Amphib. Reptil.* 31(4): 463–473.
- Rodríguez-Ramírez, J. y Lewis, A.R. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47: 395–403.

- Sasa, M. 1993. Distribution and reproduction of the grey earth snake *Geophis brachycephalus* (Serpentes: Colubridae) in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 41: 295-297.
- Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P., Ortega, J.E. y Cortés, L.A. 2007. Annual reproductive activity of *Gonatodes albogularis* (Squamata: Gekkonidae) living in an anthropic area in Santander, Colombia. *S. Am. J. Herpetol.* 2: 31-38.
- Sherif, M.M. y Singh, V.P. 1999. Effect of climate change on sea water intrusion in coastal aquifers. *Hydrol. Process.* 13(8): 1277-1287.
- Shine, R. 2003. Reproductive strategies in snakes. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270(1519): 995-1004.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 36: 23-46.
- Shine, R. y Brown, G.P. 2008. Adaptation to unpredictable: Reproductive biology of the vertebrates in Australian wet-dry tropics. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363(1490): 363-373.
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, F.R., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Reséndiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R. N., Gadsden, H., Ávila, L.J., Morando, M., de la Riva, I.J., Sepúlveda, P.V., Duarte-Rocha, C.F., Ibagüengoytía, N., Aguilar-Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D. G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J. y Sites, J.W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328(5980): 894-899.
- Sivaramanan, S. 2015. Global warming and climate change causes, impacts and mitigation. *Review*, 1-26.
- Soma, C.A. y Brooks, G.R. 1976. Reproduction in *Anolis oculatus*, *Ameiva fuscata* and *Mabuya mabuya* from Dominica. *Copeia* 1976: 249-256.
- Sun, B.J., Wang, Y., Wang, Y., Lu, H.L. y Du, W.G. 2018. Anticipatory parental effects in a subtropical lizard in response to experimental warming. *Front. Zool.* 15: 1-11.
- Uetz, P., Freed, P. y Hošek, J. 2019. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>. Fecha de consulta: 28 de septiembre de 2019.
- UNEP. 2017. The Emissions Gap Report 2017. Nairobi, United Nations Environment Programme (UNEP). 89 pp.
- Vitt, L.J. y Breitenbach, G.L. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria:Teiidae). EN Wright J.W. y Vitt, L.J. (Eds.), *Biology of Whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. Norman, Oklahoma. Museum of Natural History pp 211-243.
- Walther, G.R., Post, E., Convery, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. y Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879): 389-395.
- Wiederhecker, H.C., Pinto, A.C.S. y Colli, G. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in highly seasonal Cerrado biome of Central Brazil. *J. Herpetol.* 36: 82-91.
- Xavier, F. 1982. Progesterone in the viviparous lizard *Lacerta vivipara*: ovarian biosynthesis, plasma levels, and binding to transcorticon-type protein during the sexual cycle. *Herpetologica* 38: 62-70.
- Zaldívar-Rae, J., Drummond, H., Ancona-Martínez, S., Manríquez-Morán, N.L. y Méndez de la Cruz, F.R. 2008. Seasonal breeding in the Western Mexican whiptail lizard, *Aspidoscelis costata* on Isla Isabel, Nayarit, México. *Southwet. Nat.* 53(2): 175-184.
- Zanchi-Silva, D., Borges-Nojosa, D.M. y Galdino, C.A.B. 2014. Reproduction of a whiptail lizard (*Ameivula ocellifera*, Teiidae) from a coastal area in northeastern Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86(3): 1263-1272.