



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EL EFECTO DE LA ECTOMIZACIÓN DE FALANGES
SOBRE LA SUPERVIVENCIA DE ESPECIES DE
LAGARTIJAS CON DIFERENTES HÁBITOS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

(B I Ó L O G A)

P R E S E N T A:

CLAUDIA OLIVERA TLAHUEL



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
2010**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Olivera
Tlahuel
Claudia
55 12 68 79 37
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302068470

2. Datos del tutor

Dr.
José
Jaime
Zúñiga
Vega

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Fausto
Roberto
Méndez
de la Cruz

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Maricela
Villagrán
Santa Cruz

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Saúl
López
Alcaide

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Juana
Margarita
Garza
Castro

7. Datos del trabajo escrito

El efecto de la ectomización de falanges sobre la supervivencia de especies de lagartijas con diferentes hábitos.
110 p
2010

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco profundamente a la máxima casa de estudios UNAM por brindarme e inspirarme los conocimientos profesionales adquiridos.

A la Facultad de Ciencias por las tantas horas de clase, donde ocurrieron experiencias inolvidables y conocí a personas maravillosas.

Al Doctor José Jaime Zúñiga Vega que me aceptó como su estudiante inesperadamente. Gracias por todo el apoyo que me brindaste, tu tiempo de enseñanza y por las grandes experiencias que he aprendido. Sobre todo tu confianza en mí y ser ahora un amigo inolvidable.

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, Dr. Brian C. Bock, Dr. José Jaime Zúñiga Vega, M. en C. Hibraim Pérez Mendoza, Biol. Claudia Molina Zuluaga, Biol. Jonathan Maceda Cruz y a la estudiante Laura Rubio Rocha por proporcionarme los valiosos datos de las especies estudiadas en la presente tesis que sin ellos esta no sería posible.

Gracias al jurado que lo integran la Doctora Maricela Villagrán por su guía y consejos, el Doctor Fausto Roberto Méndez de la Cruz por su acertada opinión, a el Maestro en Ciencias Saúl López Alcaide por su dedicada revisión y a la Maestra en Ciencias Juana Margarita Garza Castro por sus valiosos comentarios.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecología Especializada en la Facultad de Ciencias, en especial a mis compañeros de trabajo: Claudia Molina Zuluaga, Fernanda Rodríguez Reyes, Jonathan Maceda Cruz, Hibraim Pérez Mendoza y Mariana Romano García por su apoyo, consejos y convivencia.

A mis mejores amigos: Yared por ser una hermana, Lizette por su calidez, Julieta por escucharme, Mirna por nuestras aventuras, Laura por ser incondicional, Mariana por sus consejos, Marco por ser tú y Francisco por apoyarme. Sus risas, momentos y amistad son inigualables y se han convertido parte de mi familia.

A mis amigos de la universidad que siempre me traen felicidad, a las personas que me rodean que he compartido un momento especial y que he aprendido de ellos.

Y finalmente, pero los más importantes en mi corazón, gracias a mis padres Dario y Luz por su magnífica enseñanza, amor y fortaleza. Por todos los momentos que siempre guardaré en mi memoria y por darme lo más valioso que tengo, mi vida. A mi hermanito Rubén que siempre saca en mí una sonrisa.

A mis padres, Dario y Luz
por su gran amor, guía y enseñanza
y a mi hermano Rúbén
por su alegría y protección.
Por ser mis personas favoritas en este mundo.

Índice

RESUMEN	4
ABSTRACT	5
1. INTRODUCCIÓN	6
2. ANTECEDENTES	7
2.1. SUPUESTOS PRINCIPALES DE LOS MÉTODOS DE MARCAJE INDIVIDUAL	7
2.2. PARTICULARIDADES DEL MARCAJE DE ANFIBIOS Y REPTILES	8
2.3. LA ECTOMIZACIÓN DE FALANGES	9
2.3.1. <i>Anfibios anuros</i>	11
2.3.2. <i>Salamandras</i>	13
2.3.3. <i>Lagartijas</i>	15
3. OBJETIVOS	17
3. 1. GENERAL	17
3. 2. PARTICULARES	17
4. HIPÓTESIS	17
5. MÉTODOS	18
5. 1. ESPECIES Y SITIOS DE ESTUDIO	18
5.1.1. <i>Xenosaurus grandis</i>	18
5.1.1.1. Historia natural	18
5.1.1.2. Sitio de estudio	18
5.1.2. <i>Xenosaurus sp.</i>	20
5.1.2.1. Historia natural	20
5.1.2.2. Sitio de estudio	20
5.1.3. <i>Xenosaurus platyceps</i>	21
5.1.3.1. Historia natural	21
5.1.3.2. Sitio de estudio	21

5.1.4. <i>Sceloporus mucronatus</i>	22
5.1.4.1. Historia natural	22
5.1.4.2. Sitio de estudio	22
5.1.5. <i>Sceloporus grammicus</i>	23
5.1.5.1. Historia natural	23
5.1.5.2. Sitio de estudio	23
5.1.6. <i>Sceloporus anahuacus</i>	25
5.1.6.1. Historia natural	25
5.1.6.2 Sitio de estudio	25
5.1.7. <i>Sceloporus graciosus</i>	27
5.1.7.1. Historia natural	27
5.1.7.2. Sitio de estudio	27
5.1.8. <i>Anolis nebulosus</i>	28
5.1.8.1. Historia natural	28
5.1.8.2. Sitio de estudio	28
5.1.9. <i>Anolis mariarum</i>	29
5.1.9.1. Historia natural	29
5.1.9.2. Sitio de estudio	29
5.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	31
5.2.1. <i>Historias de captura y su análisis en el programa MARK</i>	31
5.2.2. <i>Estimación de parámetros a través de máxima verosimilitud y comparación de distintos modelos</i>	33
5.2.3. <i>Selección de modelos</i>	37
5.2.4. <i>Estimación ponderada de tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento</i>	38
5.2.5. <i>Las predicciones estadísticas de esta investigación</i>	39

6. RESULTADOS	41
6.1. <i>Xenosaurus grandis</i>	41
6.2. <i>Xenosaurus sp.</i>	47
6.3. <i>Xenosaurus platyceps</i>	52
6.4. <i>Sceloporus mucronatus</i>	57
6.5. <i>Sceloporus grammicus</i>	63
6.6. <i>Sceloporus anahuacus</i>	68
6.7. <i>Sceloporus graciosus</i>	74
6.8. <i>Anolis nebulosus</i>	78
6.9. <i>Anolis mariarum</i>	84
7. DISCUSIÓN	88
7.1. ¿LAS TASAS DE SUPERVIVENCIA, RECAPTURA Y CRECIMIENTO DISMINUYEN CONFORME SE AUMENTA EL NÚMERO DE DEDOS CORTADOS?	88
7.1.1. <i>Probabilidad de supervivencia</i>	89
7.1.2. <i>Probabilidad de recaptura</i>	91
7.1.3. <i>Probabilidad de crecimiento</i>	92
7.2. ¿CUÁL ES LA FASE DEL CICLO DE VIDA MÁS AFECTADA POR ESTA TÉCNICA DE MARCAJE (JÓVENES O ADULTOS)?	93
7.3. ¿HAY UN MAYOR IMPACTO ADVERSO EN ALGÚN ESTILO DE VIDA PARTICULAR, COMO POR EJEMPLO FUERTES EFECTOS EN ESPECIES ARBORÍCOLAS EN COMPARACIÓN CON ESPECIES SAXÍCOLAS?	94
7.4. IMPLICACIONES PARA ESTUDIOS ECOLÓGICOS CON LAGARTIJAS.	97
8. CONCLUSIONES	98
9. LITERATURA CITADA	99

RESUMEN

La ectomización de falanges es una técnica muy utilizada en estudios ecológicos (principalmente demográficos) llevados a cabo con lagartijas. Para identificar individualmente a cada animal se cortan combinaciones particulares de dedos, que consisten en la remoción de mínimamente 1 y hasta 8 falanges. El supuesto clave de los estudios de marca-recaptura es que el marcaje no debe afectar la probabilidad de supervivencia de los animales ni la probabilidad de que un organismo vivo sea capturado en subsecuentes ocasiones. De otro modo, las estimaciones demográficas obtenidas podrían estar sesgadas y por lo tanto, ser incorrectas. El objetivo principal de esta tesis fue evaluar el efecto del incremento en el número de dedos que son cortados sobre las probabilidades de supervivencia, de recaptura y de crecimiento de diversas especies de lagartijas con diferentes hábitos (saxícolas, arborícolas y terrestres). Se trabajó con datos de marcaje y recaptura, que otros investigadores habían colectado previamente, de las siguientes 9 especies de lagartijas: *Xenosaurus grandis*, *X. platyceps*, *X. sp.*, *Sceloporus graciosus*, *S. mucronatus*, *S. grammicus*, *S. anahuacus*, *Anolis nebulosus* y *A. mariarum*. Para el análisis de los datos, se utilizaron procedimientos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK. Los principales resultados son los siguientes. (1) La probabilidad de supervivencia solo se afectó en *X. platyceps* y *X. grandis*, ambas de hábitos saxícolas. (2) La probabilidad de recaptura resultó dependiente del número de falanges removidas en 4 especies: *X. grandis*, *X. platyceps*, *S. mucronatus* y *A. mariarum*. La tasa de recaptura disminuye o aumenta dependiendo de la especie, por lo cual se derivan preguntas acerca de la forma en la que este método de marcaje modifica el comportamiento de estas especies. (3) La probabilidad de crecimiento fue simplemente constante para casi todas las especies, lo que sugiere que el corte de falanges no inhibe el crecimiento. (4) Con excepción de *X. platyceps*, los jóvenes y los adultos de las especies que sufrieron algún impacto sobre sus tasas vitales, resultaron afectados de la misma manera. (5) Las 3 especies estudiadas de hábitos terrestres (*S. graciosus*, *S. grammicus* y *S. anahuacus*) no parecieron sufrir de efectos adversos sobre ninguna de sus tasas vitales ocasionados por el corte de falanges, por lo que este método de marcaje podría ser adecuado para este tipo de especies. No se recomienda el uso de la ectomización de falanges en especies saxícolas y arborícolas. Para corroborar los efectos adversos que se detectaron en esta investigación, se sugieren estudios futuros que comparen las tasas vitales entre lagartijas marcadas a través del corte de dedos y lagartijas marcadas mediante otras técnicas menos agresivas.

ABSTRACT

Toe clipping is a marking method widely used in ecological and demographic studies conducted on lizards. To individually identify each single animal, particular combinations of toes are removed, with a minimum of 1 toe up to 8 toes clipped. The main assumption of mark-recapture studies is that the marking technique must not affect the survival probability or the chance that individuals are captured on subsequent occasions. Otherwise, the derived demographic estimates might be biased and therefore, incorrect. The main objective of this thesis was to evaluate the effect of increasing the number of clipped toes upon the survival, recapture and growth rates of several species of lizards with different lifestyles (saxicolous, arboreal, and terrestrial). I used previously collected mark-recapture data for the following 9 species: *Xenosaurus grandis*, *X. platyceps*, *X. sp.*, *Sceloporus graciosus*, *S. mucronatus*, *S. grammicus*, *S. anahuacus*, *Anolis nebulosus*, and *A. mariarum*. For data analyses, maximum likelihood procedures implemented in the program MARK were used. The main results are the following. (1) Survival probability was only affected in *X. platyceps* y *X. grandis*, which both are saxicolous species. (2) Recapture rate depended on the number of clipped toes in 4 species: *X. grandis*, *X. platyceps*, *S. mucronatus*, and *A. mariarum*. This parameter decreases or increases depending on the species, yielding interesting questions about how this marking method modifies the behavior of these species. (3) Growth rate was simply constant for most of the species, which suggest that toe clipping does not inhibit the pattern of body growth. (4) Excepting *X. platyceps*, both juveniles and adults of those species that suffered from some sort of impact from toe clipping, were affected in a similar way. (5) The three studied species with terrestrial habits (*S. graciosus*, *S. grammicus* and *S. anahuacus*) did not appear to suffer adverse effects from toe clipping on any vital rate. Therefore, this marking method might be adequate for this kind of species. The use of toe clipping in saxicolous or arboreal lizards is not recommended. To corroborate the adverse effects that were detected on this research, I suggest future studies comparing the vital rates of lizards marked by toe clipping versus those of lizards marked by other less-aggressive procedures.

1. INTRODUCCIÓN

Los estudios demográficos son de gran relevancia debido a que permiten conocer la dinámica de las poblaciones en su ambiente natural (Boyce et al., 2006). La información derivada de este tipo de investigaciones ayuda a detectar tendencias demográficas negativas y a estimar probabilidades de extinción local. Por lo tanto, es una de las bases indispensables para implementar acciones de conservación y aprovechamiento (Dyke, 2008; Primack, 2008). Estos estudios parten de la estimación de parámetros como la supervivencia, la fecundidad y el crecimiento de los individuos de una población (Caswell, 2001; Williams et al., 2002). Para obtener estas estimaciones usualmente se aplican procedimientos de marcaje y recaptura, que implican capturar, marcar y liberar a los individuos y después darles seguimiento a través del tiempo. Por medio de la proporción de organismos marcados que vuelven a ser observados en subsiguientes ocasiones pueden estimarse distintos parámetros poblacionales, tales como tamaño poblacional, probabilidades de supervivencia y proporción de individuos migratorios (Amstrup et al., 2005; Lemos-Espinal et al., 2005). El supuesto clave de los estudios de marca-recaptura es que el marcaje no debe afectar la probabilidad de supervivencia de los animales ni la probabilidad de que un organismo vivo sea capturado en subsecuentes ocasiones (Donnelly y Guyer, 1994).

Una técnica de marcaje individual muy utilizada es la ectomización (corte) de falanges¹. Este método se ha usado primordialmente en ratones, ranas, sapos, salamandras e intensamente en lagartijas (e.g., Ott y Scott, 1999; Bloch y Irschick, 2004; Waddle et al., 2008). Sin embargo, el uso general del corte de falanges como un camino fácil y barato para identificar individualmente a los organismos enfatiza la necesidad de evaluar en qué grado esta técnica afecta negativamente la supervivencia y la probabilidad de captura, sesgando así la información demográfica obtenida (Borges-Landáez y Shine, 2003).

Desafortunadamente hay relativamente pocos estudios relacionados con los efectos adversos que esta técnica de marcaje puede provocar. Estos pocos estudios se han realizado principalmente en anfibios, particularmente en anuros (e.g., Golay y Durrer, 1994; Van Gelder y Strijbosch, 1996; Lemckert, 1996; Luddecke y Amézquita, 1999; Parris y McCarthy, 2001; McCarthy y Parris, 2004; Waddle et al., 2008). En cambio, existen muy pocos estudios enfocados a lagartijas (e.g., Paulissen y Meyer, 2000; Borges-Landáez y Shine, 2003; Bloch y Irschick, 2004). En resumen, el corte de falanges es en efecto un tema controversial, ya que muchos de los estudios mencionados no apoyan el corte de falanges debido a que sugieren efectos negativos sobre los individuos, mientras que otros están a favor argumentando que no afectan a los organismos en su rendimiento.

¹ En el presente estudio se utilizaron los términos “falanges” y “dedos” como sinónimos.

En este estudio se estimaron y compararon los posibles efectos negativos que el corte de falanges tiene sobre la supervivencia, la probabilidad de captura y el crecimiento de varias especies de lagartijas con diferentes hábitos (terrestres, saxícolas y arborícolas). Se analizaron los datos de marcaje y recaptura en 9 especies de 3 familias utilizando métodos de máxima verosimilitud (Lebreton et al., 1992; White y Burnham, 1999). También se exploró el posible efecto diferencial que esta técnica puede tener sobre individuos jóvenes y adultos. De esta manera, la principal contribución de este trabajo es una evaluación detallada del grado en el que el marcaje a través del corte de dedos, al ser utilizado con especies de lagartijas, viola los principales supuestos de los procedimientos de marcaje y recaptura y, por lo tanto, arroja estimaciones demográficas erróneas.

2. ANTECEDENTES

2.1. SUPUESTOS PRINCIPALES DE LOS MÉTODOS DE MARCAJE INDIVIDUAL

Diversas investigaciones requieren que los organismos sean marcados individualmente para obtener información detallada acerca de la dinámica de sus poblaciones, de sus patrones de movimiento espacial y de su comportamiento. La selección del tipo de marcaje debe estar sujeto a los siguientes supuestos:

1. No se debe afectar la supervivencia ni el comportamiento de los organismos (Ricker, 1956).
2. Las marcas no debe incrementar ni disminuir la probabilidad de que un individuo sea recapturado (Lemos-Espinal et al., 2005).
3. No debe causar excesivo dolor o disconformidad al animal (Lewke y Stroud, 1974).
4. Debe poder identificarse a cada animal como un individuo particular (Ricker, 1956).
5. Fácil de usar y leer en el campo o laboratorio con el menor costo posible (Lewke y Stroud, 1974).
6. La marca debe permanecer al menos el tiempo que dure el estudio (Nietfeld et al., 1996)
7. Debe de ser adaptable para organismos de diferentes tallas (Ferner, 2007).

Los dos primeros supuestos (no afectación de la supervivencia ni de la probabilidad de captura) se consideran los supuestos más importantes de los protocolos de marca y

recaptura. De no cumplirse estos dos supuestos, la información obtenida (tasas de supervivencia, de movimiento, densidades poblacionales, etc.) no sería confiable.

En lo concerniente a los supuestos restantes, no todas las técnicas los satisfacen, pero es ahí donde entra la selección de la técnica más adecuada, al dar más peso a un supuesto que a otro de acuerdo a los objetivos y características del estudio. El comportamiento y características anatómicas de las especies (e.g., si el animal es diurno o nocturno, conspicuo o difícil de observar, habita en áreas abiertas o con vegetación densa) son importantes para considerar al momento de elegir una técnica de marcaje (Nietfeld et al., 1996).

2.2. PARTICULARIDADES DEL MARCAJE DE ANFIBIOS Y REPTILES

Para contestar preguntas variadas acerca de diversos aspectos de la ecología y evolución de anfibios y reptiles, es necesario poder identificar individualmente a estos animales durante largos periodos. Una amplia variedad de técnicas se han utilizado para este propósito, por ejemplo: collares y anillos metálicos, radiotelemetría, tatuajes, corte de falanges, etiquetas de plástico y aluminio (Rodda et al., 1988; Hudson, 1996; Boone y Laure, 1999; Bloch y Irschick, 2004; Ferner, 2007; Waddle et al., 2008).

Un tema no resuelto del todo es cómo afectan las técnicas de marcaje la capacidad funcional (habilidad de movimiento) y por lo tanto, la probabilidad de supervivencia de estos organismos. De hecho, siempre ha sido un problema para los herpetólogos el decidir cómo marcar permanentemente a anfibios y reptiles en estudios de marcaje y recaptura de tal manera que se les afecte lo menos posible (Bloch y Irschick, 2004).

Los anfibios y reptiles representan un grupo de vertebrados muy difícil de marcar por diversas causas. En el caso de los anfibios, su piel es muy delgada y permeable. Por otro lado, la piel de los reptiles está conformada por escamas que a veces son difíciles de pintar y además presentan muda, lo cual remueve las marcas superficiales. Escoger una técnica adecuada depende de la especie bajo estudio (e.g., tamaño, hábitos, tipo de piel), de las características del estudio (e.g., si se desarrolla en cautiverio o en condiciones naturales, número de animales involucrados, duración del estudio, distancia a la que los animales son identificados, etc.) y del presupuesto disponible (Borges-Landáez y Shine, 2003).

Las técnicas de radiotelemetría y marcas PIT (passive integrated transponders, etiquetas con un código individual que se leen con un escáner electromagnético portátil) se utilizan cuando el estudio tiene un presupuesto abundante y generalmente para estudios a largo plazo (Ott y Scott, 1999). Los marcajes con pintura son muy baratos, fáciles de usar y leer pero sólo duran poco tiempo y pueden causar problemas secundarios como intoxicación y pérdida de camuflaje (Jones y Ferguson, 1980; Boone y Laure, 1999). Las etiquetas (como

grapas y aretes de aluminio) tienen por lo regular baja duración ya que pueden llegar a desprenderse (Klapan, 1958). Por su parte, el marcaje radiactivo puede llegar a ser un tanto peligroso para los animales y complicado de usar dependiendo del tipo isótopo utilizado (Shoop, 1971).

2.3. LA ECTOMIZACIÓN DE FALANGES

La técnica propuesta originalmente por Martof (1953) para anuros, la cual fue modificada por Carpenter (1954), consta de un sistema que asigna números a las falanges de cada extremidad para hacer combinaciones. De acuerdo con esta clave, no más de dos falanges deben ser removidas por cada extremidad. Hay distintas claves (fig. 1), las cuales son modificaciones de una más general en la que la extremidad anterior derecha (en vista dorsal) indica las unidades, la anterior izquierda las decenas, la posterior derecha las centenas y la posterior izquierda los millares (Lemos-Espinal et al., 2005).

Muchos estudios han utilizado esta técnica de marcaje en anfibios y reptiles (e.g., Hasegawa, 1990; Ulmar et al., 2004; Iverson et al., 2006; Lien et al., 2007; Rojas-González et al., 2008). Sin embargo, hay opiniones divergentes con respecto a los posibles efectos negativos de este método para marcarlos. Abajo, se resume la evidencia que genera este debate. Es importante mencionar que la gran mayoría de las evaluaciones que se han hecho de los efectos negativos del corte de dedos están enfocadas en anuros. Con lagartijas, la mayoría de los escasos estudios que analizan los costos que cortar dedos les implica a estos animales argumentan que la técnica es segura. No obstante, todos estos estudios se han llevado a cabo con una sola especie, sin realizar comparaciones interespecíficas.

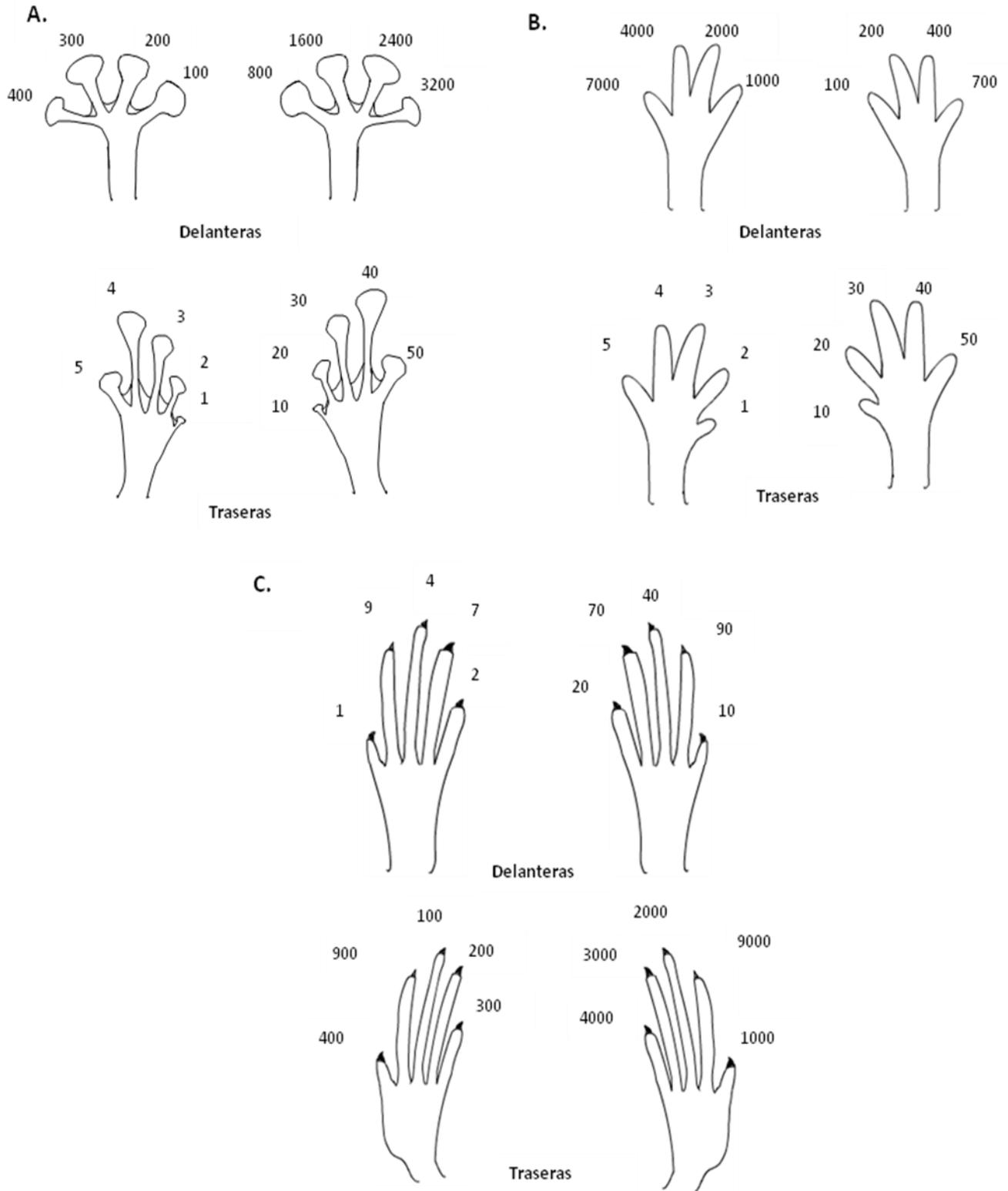


Figura 1. Esquemas que muestran los códigos más comunes utilizados para marcar anfibios y reptiles. La combinación de los dedos que son cortados resulta en números de marca individuales. A. Ranas y sapos, Martof (1953). B. Salamandras, Twitty (1966). C. Lagartijas, Lemos-Espinal et al. (2005).

2.3.1. Anfibios anuros

Standaert (1967) realizó un estudio para conocer si el corte de falanges reducía la supervivencia de *Rana virgatipes*. Este autor encontró que esta técnica de marcaje no reducía la supervivencia y concluyó que las heridas en las ranas sólo son ligeras y temporales. Similarmente, en 1996 van Gelder y Strijbosch examinaron si el corte de falanges en *Bufo bufo* tenía una influencia sobre sus hábitos alimenticios. Experimentaron con 61 individuos y concluyeron que la alimentación no cambiaba después del corte de falanges; por lo tanto, sugieren que este método es adecuado para realizar estudios ecológicos en *Bufo bufo*.

Lemckert (1996) estudió el efecto del corte de dedos en la supervivencia y comportamiento de *Crinia signifera* y descubrió que el incrementar el número de dedos removidos aparentemente no incrementa ni disminuye la oportunidad de que un individuo sea recapturado después de 30 días. Su conclusión fue que el corte de falanges no afecta la supervivencia y sus resultados muestran que la infección en las heridas ocasionadas por este método es rara debido a que solo 6 de más de 500 ranas la presentaron.

Luddecke y Amézquita (1999) llegaron a la conclusión de que el corte de discos en las falanges es una técnica adecuada de marcaje para estudios demográficos y de comportamiento en *Hyla labialis*. Estos autores esperaban que la magnitud de los efectos adversos debía estar relacionada con el número de falanges removidas. Las ranas con mayor número de falanges cortadas deberían recorrer distancias cortas, gastar poco tiempo en movimiento, tener menor habilidad de cortejo y reducida capacidad reproductora. Sin embargo, en el estudio de estos autores ninguna de estas variables decreció significativamente en relación con el número de discos removidos. Sus resultados sugieren que el corte de discos como técnica de marcaje no tiene ningún efecto adverso ni a corto ni a largo plazo en individuos de esta especie.

Bell y Pledger (2005) trabajaron con la rana terrestre *Leiopelma pakeka* probando si su técnica de marcaje a través del corte de dedos afectaba negativamente la tasa de retorno (i.e., la proporción de individuos marcados que son recapturados) de estas ranas. Usando regresión logística encontraron que la tasa de retorno de las ranas cambia negativamente conforme al número de dedos cortados. Sin embargo, discutieron que la tasa de retorno no necesariamente es la tasa de supervivencia. Aparentemente entonces para *Leiopelma pakeka* la técnica de corte de falanges no tiene un impacto demográfico significativo.

Hartel y Nemes (2006) examinaron el efecto del corte de falanges en *Bombina variegata* comparando la condición corporal de individuos marcados con la de individuos sin marcar.

Marcaron un total de 808 ranas con el método descrito por Hero (1989). No encontraron signos de infección, bajo peso, mal desempeño en temporada de reproducción en los individuos marcados en comparación con aquellos sin marcar. Además, los autores argumentan que el marcaje no afecta la probabilidad de recaptura.

Liner et al. (2007) evaluaron el impacto del corte de falanges en el crecimiento y supervivencia de *Hyla squirella*, tomando en cuenta los efectos directos como la infección en las heridas y el estrés inducido a cada rana marcada. Demostraron que el corte de dedos no afectó significativamente al crecimiento ni a la supervivencia en este experimento. Concluyeron que tal vez los efectos directos del corte de dedos no afectan a *Hyla squirella* y sugieren la existencia de consecuencias indirectas tales como mayor vulnerabilidad a la depredación, menor habilidad de adhesión y disminución en la capacidad de cortejo.

Idealmente, una técnica de marcaje no debería interferir con la biología de los animales estudiados. Sin embargo, existen varios trabajos que detectan, en diversos grados, efectos negativos del corte de dedos sobre la supervivencia y el comportamiento de diferentes especies de anfibios (e.g., Briggs y Storm, 1970; Clarke, 1972; Golay y Durrer, 1994; Stanford, 1996; Parris y McCarthy, 2001; McCarthy y Parris, 2004; Waddle et al., 2008). Cabe destacar que en la mayoría de estos estudios la evaluación de los efectos de la remoción de falanges se ha llevado a cabo con una o cuando mucho con dos especies. Solamente en los estudios de Parris y McCarthy (Parris y McCarthy, 2001; McCarthy y Parris, 2004) se reanaliza la información de marcaje y recaptura de varias especies de anuros y en general concluyen que este método de marcaje efectivamente tiene un impacto negativo considerable sobre la probabilidad de supervivencia de estos organismos.

Briggs y Storm (1970) documentaron la gran importancia de los pulgares durante el amplexo para individuos sexualmente maduros de *Rana cascadae*. Por lo tanto, les fue posible detectar un efecto negativo en su comportamiento de apareamiento debido a la ausencia de los pulgares. Clarke (1972) encontró que la tasa de retorno de *Bufo fowleri* decrecía cuando se incrementaba el número de falanges cortadas, probablemente debido al incremento de la mortalidad (Parris y McCarthy, 2001). Otro estudio del efecto negativo del corte de falanges en *Crinia signifera* encontró que la tasa de retorno de ranas marcadas declinaba conforme el número de falanges cortadas aumentaba (Humphries, 1979). Los pequeños individuos de *Crinia* (< 40 mm) fueron más afectados por el corte de falanges que los de una talla más grande.

Golay y Durrer (1994) determinaron que hay inflamación en las extremidades de *Bufo calamita* debido al corte de falanges. De los 66 individuos registrados a lo largo del estudio

12 casos tuvieron complicaciones en las falanges cortadas. Siete de los 12 casos tuvieron sólo un dedo removido y a los otros 5 se les removieron 2 dedos. La inflamación fue encontrada tanto en las extremidades anteriores como en las posteriores. Las principales consecuencias fueron infección y necrosis en los muñones, metástasis, necrosis de las falanges y en casos extremos de toda la extremidad.

Parris y McCarthy (2001) reanalizaron datos de la tasa de retorno de ranas silvestres (*Bufo fowleri*, *Crinia signifera* y *Hyla labialis*) y su posible asociación con el número de falanges cortadas usando una regresión logística. Sus resultados indican que el corte de falanges efectivamente reduce la tasa de retorno en estos anuros. Esta tasa se reduce proporcionalmente de entre el 6 y el 18 % por cada falange cortada. Posteriormente McCarthy y Parris (2004) reanalizaron estos mismos datos a través de un análisis Bayesiano. Observaron una vez más que los cambios en la tasa de retorno dependen del número de falanges cortadas. Al parecer la ectomización de falanges promueve fuertes cambios en las probabilidades de supervivencia y de recaptura de estos anfibios (McCarthy y Parris, 2004).

Un estudio reciente realizado por Waddle et al. (2008) con *Hyla cinerea* e *H. squirella*, intentó determinar si el incremento en el número de falanges cortadas tiene un efecto negativo sobre las probabilidades de supervivencia y captura de estas especies de ranas. Ellos encontraron una relación negativa entre el número de falanges cortadas en *Hyla cinerea* con la probabilidad de captura. En síntesis, para tres y cuatro falanges removidas observaron una disminución del 5% y 11% en la probabilidad de supervivencia, respectivamente, en comparación con los individuos a los que sólo se les removieron dos falanges. Sin embargo, estos mismos autores no encontraron este efecto negativo del corte de dedos sobre la supervivencia de *Hyla squirella*. El resultado interesante aquí es que dos especies en el mismo sitio de estudio muestran diferente sensibilidad al corte de falanges en términos de su supervivencia. No obstante, la tasa de retorno de ambas especies decrece con el número de falanges removidas. Así el método de análisis de marca-recaptura provee un método robusto para estimar el efecto del corte de falanges en la probabilidad de supervivencia y recaptura. En este trabajo se hizo uso de métodos de máxima verosimilitud para estimar el efecto del corte de dedos sobre las probabilidades de supervivencia y recaptura de estas ranas. Es importante señalar aquí que este enfoque de análisis es el más novedoso y más robusto para estudiar la variabilidad en las tasas vitales de organismos marcados así como sus posibles causas (Lebreton et al., 1992; White y Burnham, 1999).

2.3.2. Salamandras

En décadas pasadas, el corte de falanges ha sido la técnica más comúnmente usada para marcar salamandras (Twitty, 1966), debido principalmente a su fácil aplicación en estudios de campo, a que es barata, y a la creencia de que tiene un riesgo relativamente bajo para el animal (Ott y Scott, 1999). Sin embargo, debido a que las salamandras regeneran las falanges cortadas y algunas veces sufren lesiones en las falanges, la identificación individual de las marcas en eventos de captura posteriores a su primer marcaje se vuelve ambigua. En algunas especies, la regeneración completa puede llevar varios años (e.g., *Ambystoma opacum* y *A.talpoideum*; Semlitsch et al., 1988; Ott y Scott, 1999; Ferner, 2007) pero también pueden ser regeneradas antes de que el animal sea encontrado, lo que puede hacer difícil la identificación del marcaje original (Ferner, 2007). Por lo tanto, es necesario implementar un análisis del tiempo de regeneración en relación con la duración del estudio para cada especie de interés antes de que el corte de falanges pueda ser usado efectivamente durante largos periodos de tiempo. Existen técnicas para inhibir la regeneración de falanges, como por ejemplo a través de la aplicación de componentes químicos como el nitrato de berilio (Heatwole, 1961); pero este tipo de tratamientos incrementa el costo y el tiempo de manejo asociado al marcaje individual (Ott y Scott, 1999).

Ott y Scott (1999) decidieron probar el efecto del marcaje mediante corte de falanges sobre el crecimiento y la supervivencia de *Ambystoma opacum* en estado metamórfico, removiendo 2 falanges por extremidad, usando un código numérico parecido al de Twitty (1996). Ellos no encontraron efectos adversos sobre la supervivencia y el crecimiento de *A. opacum* y, por lo tanto, sugieren que esta técnica es efectiva y segura para el marcaje en salamandras.

Davis y Ovaska (2001) trabajaron con *Plethodon vehiculum*, evaluando la eficiencia y seguridad del corte de falanges. Para esto, implementaron 2 experimentos: uno en campo y otro en el laboratorio. Concluyeron que la marca duraba 153 días en laboratorio y 161 en el campo antes de la regeneración; después de este periodo la marca se volvía ambigua. No hubo infección ni necrosis pero se presentó hinchazón hasta 240 días después del marcado. Además, detectaron pérdida de peso después del corte de falanges y sus datos sugieren que esta técnica de marcaje afecta la habilidad de los individuos para forrajear y acumular reservas de energía. En el campo hubo una disminución significativa de recapturas en comparación con el grupo control (organismos no marcados mediante corte de dedos). En resumen, este estudio demuestra que el corte de falanges puede tener consecuencias negativas sobre la supervivencia en campo de esta salamandra. Los

autores recomiendan no usar esta técnica en estudios de marca y recaptura para estudios de este género.

Además de los trabajos citados anteriormente, no hay más estudios que evalúen los posibles efectos adversos del corte de dedos sobre las tasas vitales de salamandras. Esto resulta desafortunado, al considerar que muchas investigaciones ecológicas han marcado a estos organismos a través de esta técnica (e.g., Trenham et al., 2000; Davis y Ovaska, 2001; Trenham y Shaffer, 2005; Rodríguez-Reyes, 2009).

McCarthy et al. (2009) evaluaron la existencia de un efecto negativo del corte de falanges sobre las tasas de retorno, supervivencia y recaptura de *Ambystoma jeffersonianum*. Para ello, marcaron un total de 925 salamandras cortándoles de 1 a 5 dedos. Los autores encontraron que la tasa de retorno de las salamandras disminuía cuando se incrementaba el número de dedos cortados. Aparentemente, la tasa de recaptura se reduce un 6% por cada dedo cortado y también hay un impacto adverso sobre la tasa de supervivencia.

2.3.3. Lagartijas

El corte de falanges es un práctico camino para marcar pequeños reptiles, como son las lagartijas. De hecho, mediante el corte de distintos números de falanges en las extremidades son posibles miles de combinaciones (Dunham et al., 1994; Paulissen y Meyer, 2000; Ferner, 2007; Fig. 1). Por estas razones, la gran mayoría de trabajos enfocados en ecología de lagartijas han usado este procedimiento para identificar individualmente a los organismos (e.g., Ballinger et al., 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Lemos-Espinal et al., 2003; Zúñiga-Vega et al., 2005; Rojas-González et al., 2008).

Existen diversos sistemas que difieren en el número total de dedos que son cortados por cada extremidad (Martof, 1953; Hero, 1989; Donnelly, 1994; Waichman, 1992; Ferner, 2007). Waichman (1992) propone un método de marcaje en el que solamente deben amputarse un máximo de dos falanges por extremidad.

Dood (1993) estudió el efecto del corte de falanges sobre el rendimiento en la locomoción de *Cnemidophorus sexlineatus*. En su sistema de marcaje no más de dos falanges fueron removidas. No se detectó ningún efecto del corte de falanges en el desempeño de estas lagartijas.

Al igual que Dood (1993), Huey et al. (1990) estudiaron el efecto del corte de dedos sobre la velocidad de locomoción de *Sceloporus merriami*. Estos autores no encontraron una correlación negativa entre la velocidad de carrera y el número de falanges cortadas. Este trabajo sugiere que el corte de pocas falanges no afecta la supervivencia de estas lagartijas.

Paulissen y Meyer (2000) trabajaron con *Hemidactylus turcicus*, investigando si el corte de falanges reduce la habilidad de estos geckos para trepar y correr a lo largo de paredes verticales, (estas lagartijas tiene un modo de vida arborícola). Cortaron una falange por extremidad y no encontraron efectos adversos sobre la habilidad de adherirse y correr a lo largo de una pared vertical.

Similarmente al estudio anterior, Borges-Landaéz y Shine (2003) realizaron una exploración de la influencia del corte de falanges sobre la velocidad de movimiento de *Eulamprus quoyii*. Ellos demostraron que no hay un efecto significativo sobre las velocidades máximas y promedio de movimiento. También destacaron que ningún animal presentó señales de infección, inflamación o cualquier otro efecto adverso.

Jones y Bell (2007) probaron si el corte de falanges podría tener un efecto adverso en la tasa de recaptura. Marcaron a individuos de *Oligosoma maccanni* mediante dos técnicas: con corte de dedos o con una marca temporal de pintura en el pecho. Analizaron los datos a través del programa MARK (White y Burnham, 1999). Su conclusión fue que la probabilidad de capturar a estos organismos no fue diferente para los dos tipos de marcaje utilizados.

Hay pocos estudios acerca de la incidencia de la pérdida de falanges en poblaciones naturales de lagartijas, o acerca de los efectos negativos de la pérdida de falanges debida a causas naturales (Hudson, 1996). Este tipo de trabajos son importantes y necesarios porque, si la incidencia de la pérdida natural de dedos es relativamente alta, su efecto sobre la supervivencia debería ser pequeño, haciendo entonces que el método de marcaje a través del corte de falanges sea apropiado para este tipo de poblaciones.

Hudson (1996) examinó la incidencia natural de pérdida de dedos en lagartijas de los géneros *Niveoscincus* y *Pseudemoia*. Demostró que no hay una diferencia significativa en la pérdida de dedos entre machos y hembras, y que la proporción de individuos que pierden más dedos se incrementa con la talla y probablemente con la edad. Una alta incidencia de la pérdida de falanges en estas especies indica que no se afecta severamente a la supervivencia y, por lo tanto, el método de corte de falanges es apropiado para estudios ecológicos. Sin embargo, este mismo autor argumenta que hay que tener cuidado con las especies cuyos hábitos implican escalar y trepar y sugiere no usar la ectomización de falanges como el medio para marcar a este tipo de lagartijas.

La habilidad de las lagartijas arborícolas para adherirse eficazmente a las superficies puede determinar su capacidad para escapar de depredadores, para encontrar comida y para defender su territorio (Hecht, 1952; Irschick et al., 1996; Autumn et al., 2000; Zani, 2000). Pocos estudios han examinado la forma en la que el corte de falanges afecta a los

organismos con hábitos arborícolas. Por ejemplo, Mahendra (1941) sugiere que remover las uñas puede afectar la habilidad de los geckos de adherirse a las superficies.

Bloch e Irschick (2004) examinaron el impacto del corte de dedos sobre la capacidad de adhesión de *Anolis carolinensis*. Los autores destacan que los cojines en la punta de las falanges de estas lagartijas están íntimamente relacionados con su forma de vida arborícola. Sus resultados mostraron que el corte de falanges decrece significativamente la habilidad de adhesión y decrece mucho más conforme más falanges son cortadas. El posible impacto adverso sobre la probabilidad de supervivencia de estos animales es claramente intuitivo.

Además de los estudios citados con anterioridad no existen en la literatura actual más evaluaciones empíricas del efecto de la ectomización de falanges sobre las tasas vitales de lagartijas (Borges-Landáez y Shine, 2003). La evidencia hasta hoy es contradictoria: algunas especies parecen verse afectadas, mientras que otras no.

En la presente investigación se trata de evaluar el grado en el que la ectomización de falanges afecta negativamente las probabilidades de sobrevivir, de recapturar y de crecer de lagartijas de diferentes especies. Específicamente se intenta dar respuesta a las siguientes preguntas: (1) ¿estas tasas vitales disminuyen conforme se aumenta el número de dedos cortados?; (2) ¿cuál es la fase del ciclo de vida más afectada por esta técnica de marcaje (jóvenes o adultos)?; y (3) ¿hay un mayor impacto adverso en algún estilo de vida particular, como por ejemplo fuertes efectos en especies arborícolas en comparación con especies saxícolas?

3. OBJETIVOS

3. 1. GENERAL

Evaluar el efecto de la ectomización de falanges sobre las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento de diversas especies de lagartijas con diferentes hábitos (i.e., saxícolas, arborícolas y terrestres).

3. 2. PARTICULARES

1. Estimar si las tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento disminuyen conforme se incrementa el número de falanges que son cortadas.
2. Evaluar si los posibles efectos negativos del corte de falanges difieren entre los principales estadios del ciclo de vida (i.e., entre jóvenes y adultos).

Evaluar si los posibles efectos negativos del corte de falanges difieren entre lagartijas con hábitos saxícolas, terrestres y arborícolas.

4. HIPÓTESIS

1. La ectomización de falanges para marcar individualmente lagartijas tiene efectos negativos sobre las probabilidades de supervivencia, de recaptura y de crecimiento. De esta aseveración se desprende la siguiente predicción:

Entre más dedos son cortados, las tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento serán menores.

2. Los jóvenes, al ser más pequeños e inexpertos, deben sufrir de mayores efectos adversos del corte de dedos. La predicción que se deriva de esta hipótesis es:

El efecto negativo de la ectomización de falanges será distinto entre jóvenes y adultos. Los jóvenes deben verse más afectados.

3. Las lagartijas de hábitos arborícolas sufren un mayor efecto del corte de dedos debido a que la remoción de falanges impacta directamente su capacidad de trepar. De esta explicación biológica surge la siguiente predicción:

Las especies arborícolas sufrirán de un mayor y más claro efecto negativo del corte de falanges sobre su capacidad de sobrevivir, de evadir la captura y de crecer, en comparación con especies de hábitos saxícolas o terrestres.

5. MÉTODOS

5. 1. ESPECIES Y SITIOS DE ESTUDIO

5.1.1. *Xenosaurus grandis* (Veracruz, especie saxícola)

5.1.1.1. Historia natural

Es una lagartija vivípara de talla mediana: 113.0 ± 0.9 mm de longitud hocico-cloaca (LHC; fig. 2). El tamaño a la madurez sexual para las hembras es de 100 mm LHC (Ballinger et al., 1995), mientras que para los machos es de 95 mm LHC (Smith et al., 2000). Los machos tienen la cabeza de mayores dimensiones en comparación con las hembras, sin embargo los sexos no difieren en su LHC (Smith et al., 1997). Habita exclusivamente dentro de grietas de piedra caliza, en las que pasan la mayor parte del tiempo (i.e., es una especie saxícola estricta; Zúñiga-Vega, 2005). Estas lagartijas exhiben un modo de forrajeo de tipo acechador y se alimentan principalmente de artrópodos como lepidópteros y ortópteros (Lemos-Espinal et al., 2003).

5.1.1.2. Sitio de estudio

Una población de esta especie se estudió en la ladera oriental de la montaña Buena Vista, localizada en las afueras del pueblo de Cuautlapan en el estado de Veracruz, México ($18^{\circ}52'N$, $97^{\circ}01'W$; 1000-1200 msnm). Este sitio corresponde a un bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 2005); sin embargo, contiene plantaciones de café, naranja y mango con densa vegetación secundaria. Los datos analizados de marcaje y recaptura fueron recolectados mensualmente de enero del 2001 hasta diciembre del 2003 (Zúñiga-Vega, 2005). El método de marcaje utilizado para este estudio fue el corte de falanges en el cual se cortaron de 1 a 6 dedos con la finalidad de poder identificar individualmente a cada uno de los organismos.

Para efectos de contestar las preguntas de esta investigación, se dividió en 4 categorías a los individuos seguidos por Zúñiga-Vega (2005) de acuerdo con el número de dedos que fueron removidos: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados, (3) individuos con 4 dedos cortados y (4) individuos con 5 y 6 dedos cortados. El número total de ocasiones de captura (i.e., visitas a la zona de estudio) para esta especie fue de 22. El tamaño de la muestra (N) fue de 393 organismos marcados.



Figura 2. *Xenosaurus grandis*. Foto: Jaime Zúñiga-Vega

5.1.2. *Xenosaurus* sp. (Quéretaro, especie saxícola)

5.1.2.1. Historia natural

Esta es una especie vivípara aún no descrita del género *Xenosaurus*, pero para la que hay evidencia genética y morfológica de que se trata de una nueva especie (fig. 3; Zamora-Abrego, 2009). Es de tamaño medio (la talla media para hembras es de 106.9 mm LHC y para machos es de 99.7 mm LHC), con una talla a la madurez sexual para machos de 80 mm LHC y para hembras de 92 mm LHC (Zamora-Abrego, 2009). Como otras especies de *Xenosaurus* las lagartijas presentan dimorfismo sexual, que en esta especie se expresa en la LHC: las hembras son más grandes que los machos. También habita exclusivamente dentro de grietas en las rocas (fig. 3) y su modo de forrajeo es de tipo acechador. Su dieta consiste principalmente de artrópodos (Lemos-Espinal et al., 2004).

5.1.2.2. Sitio de estudio

Una población de estas lagartijas se estudió cerca del pueblo de Tilaco, en el norte del estado de Querétaro, México (21°10' N, 99°10'W; 1184 msnm). Este sitio se localiza en una zona de transición entre bosque de encinos y bosque tropical subperennifolio (Zamudio et al., 1992). Los datos fueron tomados mensualmente de octubre del 2001 a octubre del 2004 (Zamora-Abrego et al., en prensa). El marcaje utilizado fue el corte de falanges de 1 a 5 dedos de acuerdo con la marca individual correspondiente.

Para este trabajo, se dividió a la población en 3 categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados y (3) individuos con 4 y 5 dedos cortados. El número total de ocasiones de captura fue de 22, N = 143 organismos.



Figura 3. *Xenosaurus* sp. Foto: Gastón Zamora-Abrego.

5.1.3. *Xenosaurus platyceps* (Tamaulipas, especie saxícola)

5.1.3.1. Historia natural

Son lagartijas vivíparas cuyo promedio de talla para los adultos es de 111.7 mm LHC. El tamaño a la madurez sexual es de 100 mm LHC (Zamora-Abrego et al., 2007; fig.4). Presentan dimorfismo sexual que se expresa en la talla, con hembras de mayor talla que los machos (Rojas-González et al., 2008). Esta especie habita en grietas de las rocas y, al igual que las demás especies del género, raramente salen totalmente de ellas (Lemos-Espinal et al., 1997; Smith et al., 1997). Presenta una estrategia de forrajeo acechador y se alimenta principalmente de insectos (Cooper et al. 1998).

5.1.3.2. Sitio de estudio

Una población de estas lagartijas se estudió en el estado de Tamaulipas, México. El sitio de estudio se localiza en las cercanías del poblado de Gómez Farías (23°03'58.28"N, 99°10'6.10"O; 420 msnm) y corresponde a un tipo de vegetación de selva mediana subcaducifolia (*Bursera simaruba*, *Cederla mexicana*, *Leucaena pulverulenta*, *Phoebe tampicencis*) en la reserva de la biosfera "El cielo" (Rojas-González, 2008; Rojas-González et al., 2008). La recolección de datos se hizo de septiembre del 2000 a febrero del 2004 con visitas mensuales. El método de marcaje fue el corte de falanges, cortando de 1 a 5 dedos de acuerdo con la marca individual.

Para este estudio se clasificó a las lagartijas en las siguientes categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados y (3) individuos con 4 y 5 dedos cortados. Se registraron un total de 20 ocasiones de captura para esta especie, N = 216 organismos.



Figura 4. *Xenosaurus platyceps*. Foto: Isaac Rojas-González.

5.1.4. *Sceloporus mucronatus* (Distrito Federal, especie saxícola)

5.1.4.1. Historia natural

Es una lagartija vivípara de tamaño medio (machos = 87.2 mm LHC, hembras = 74.9 mm LHC; fig. 5) y que alcanzan la madurez sexual a los 63 mm LHC (ambos sexos). Exhiben un marcado dimorfismo sexual por la talla: los machos son más grandes que las hembras (Toledo, 2005). Pueden habitar en diversos entornos por encima de los 2000 m de elevación, desde bosque de pinos hasta regiones xéricas. Su modo de forrajeo es una combinación entre estrategia acechadora y búsqueda activa. Se alimenta de distintos artrópodos como arañas, moscas, grillos y ácaros (Ortega-León et al., 2007).

5.1.4.2. Sitio de estudio

Una población de esta especie fue estudiada en el Parque Nacional El Ajusco al sur de la Ciudad de México (19°12 N, 99°16 W; 3375 msnm). El sitio está compuesto principalmente por pastizales con numerosas rocas volcánicas, las cuales proveen de grietas para los refugios de esta lagartija saxícola (Ortega-León et al., 2007). Los datos se obtuvieron de junio del 2003 a octubre del 2004 con 30 días de separación entre los muestreos. El método de marcaje utilizado fue el corte de falanges; se cortaron de 1 a 5 dedos dependiendo de su marca individual.

Para este estudio se dividieron en 4 categorías a las lagartijas: (1) individuos de 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados, (3) individuos con 4 dedos cortados y (4) individuos con 5 dedos cortados. Se registraron un total de 15 ocasiones de captura para esta especie, N = 277 organismos.



Figura 5. *Sceloporus mucronatus*. Foto: Claudia Olivera Tlahuel.

5.1.5. *Sceloporus grammicus* (Zoquiapan, especie terrestre)

5.1.5.1. Historia natural

Es una lagartija vivípara con una talla adulta promedio de 44.8 mm LHC. La madurez sexual se alcanza a los 12 meses en las hembras y a los 14 meses en los machos, con tallas de 42.3 mm y 43.4 mm LHC, respectivamente (Zúñiga-Vega et al., 2008; fig.6). Exhiben ligero dimorfismo sexual por tamaño, en el que los machos son más grandes que las hembras (Leyte, 2007). Esta especie es una de las de mayor distribución en México. Se puede encontrar desde bajas altitudes en ambientes semitropicales hasta altitudes elevadas, como sitios montañosos, a través de regiones xéricas y urbanas (Sites et al., 1992; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). El tipo particular de hábitats que ocupa es muy variable, pero los más comunes son magueyes, nopales, rocas, trancos caídos y cercas hechas por humanos. Su modo de forrajeo es también, al igual que en muchas otras especies del género *Sceloporus*, una combinación entre acecho y forrajeo activo. Se alimenta primordialmente de insectos como hormigas y escarabajos (Leyte, 2007).

5.1.5.2 Sitio de estudio

Se trabajó una población localizada en el Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México (19°41'N, 98°42'W; 3200 msnm) en las montañas volcánicas del centro de México. En el sitio predomina el bosque de pino, intercalado con abundante pasto. Los datos fueron tomados 2 veces al año, en junio y noviembre, desde 1991 hasta 1997 (Zúñiga et al., 2008). El método de marcaje fue por corte de falanges, cortando de 1 a 5 dedos de acuerdo con la marca individual correspondiente.

Para esta población se clasificó a las lagartijas en 2 categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados y (2) individuos con 3, 4 y 5 dedos cortados. Se obtuvieron 13 ocasiones de captura para esta especie, N = 580 organismos.



Figura 6. *Sceloporus grammicus*. Foto: Hibrain Pérez-Mendoza.

5.1.6. *Sceloporus anahuacus* (Distrito Federal, especie terrestre)

5.1.6.1. Historia natural

Es una lagartija vivípara cuyos adultos son de tamaño pequeño, los machos miden 42.08 mm LHC y las hembras 38.74 mm LHC (fig. 7). La talla a la madurez sexual para ambos sexos es de 38.8 mm LHC (Lara-Gongora, 1983). Presentan un marcado dimorfismo sexual: los machos son más grandes que las hembras. Es una especie que se puede encontrar en troncos caídos y sobre las rocas (Lara-Góngora, 1983; Galván-Gutiérrez, 2007). Habita comúnmente en bosques de pino y encino, pero siempre están asociados a un estrato herbáceo de bosque (Lara-Góngora, 1983). El modo de forrajeo es tanto acechador como activo. Se alimentan de una amplia variedad de insectos como coleópteros, himenópteros y hemípteros (Galván-Gutiérrez, 2007).

5.1.6.2. Sitio de estudio

Una población de esta especie fue estudiada en Magdalena Petlatalco en la Sierra del Ajusco, México, Distrito Federal (19°13' 15.5"N, 99°17'8.2"W; 3500 msnm). La vegetación está representada principalmente por bosque de pino (*Pinus hartwegii*) y zacatonal (*Muhlenbergia quadridentata*, *Festuca hephaestophila* y *Festuca amplissima*; Álvarez del Castillo, 1989). Los datos fueron tomados aproximadamente cada mes de enero del 2007 a abril del 2009 (Maceda-Cruz et al., en preparación). El método de marcaje fue por corte de falanges, cortando de 1 a 6 dedos de acuerdo con la marca individual correspondiente.

Para esta población se clasificó a las lagartijas en 5 categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados, (3) individuos con 4 dedos cortados, (4) individuos con 5 dedos cortados y (5) individuos con 6 dedos cortados. Se obtuvieron 13 ocasiones de captura para esta especie, N = 598 organismos.



Figura 7. *Sceloporus anahuacus*. Foto: Uri O. García Vázquez

5.1.7. *Sceloporus graciosus* (Utah, EUA, especie terrestre)

5.1.7.1. Historia natural

Es una especie ovípara de talla pequeña (alrededor de 60 mm LHC). La madurez sexual para ambos sexos es de aproximadamente 22 meses, a una talla de 50 mm LHC (Fitch, 1940; Tinkle, 1973; fig.8). Es una lagartija muy frecuente en planicies donde predomina la artemisa (*Artemisa tridentata*), habita también en bosques poco densos de juníperos y pinos. Es de hábitos principalmente terrestres y es comúnmente vista entre los arbustos con sitios de percha regularmente en el suelo o cerca de él. Su tipo de forrajeo es una combinación entre el acecho y el forrajeo activo. Se alimentan básicamente de artrópodos (Whitaker y Maser, 1981; Pérez-Mendoza, 2009).

5.1.7.2. Sitio de estudio

Se estudió a una población de estas lagartijas en las colinas al este de las montañas Deep Creek, ubicadas en el centro-oeste del estado de Utah, EUA (1627 msnm). La vegetación predominante en el sitio es de bosque de pino-junípero y matorral (Cuellar, 1993; Pérez-Mendoza, 2009). Los datos fueron recolectados anualmente a mediados del mes de junio, desde 1976 hasta 1986. La técnica de marcaje fue el corte de falanges, cortando no más de 3 dedos de acuerdo a la marca individual correspondiente.

Para este trabajo las lagartijas se dividieron en 2 categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados y (2) individuos con 3 dedos cortados. Se obtuvieron 11 ocasiones de captura para esta especie, N = 428 organismos.



Figura 8. *Sceloporus graciosus*. Foto: www.wildherps.com

5.1.8. *Anolis nebulosus* (Chamela, especie arborícola)

5.1.8.1. Historia natural

Es una lagartija ovípara de tamaño pequeño (34.9 mm LHC; fig. 9), la talla de las hembras adultas es desde 35 (tamaño a la madurez) hasta 45 mm LHC y de los machos desde 32 (tamaño de la madurez) hasta 50 mm LHC. Los machos tienen un abanico gular característico mientras que las hembras adultas sólo tiene indicios de éste. Es una especie arborícola que habita en bosque tropical caducifolio, subperennifolio, matorral xerófilo y bosques de pino-encino. (Noguera et al., 2002). Se alimenta de gran variedad de insectos y su modo de forrajeo es una combinación de activo y pasivo.

5.1.8.2. Sitio de estudio

Los datos de la población estudiada de esta especie fueron recolectados en la Estación Biológica de Chamela de la Universidad Nacional Autónoma de México (EBCH, < 5 km desde la costa Pacífica a aproximadamente 19°30' N, 105°03' W; 10-584 msnm). En esta región *A. nebulosus* vive en áreas relativamente abiertas, márgenes del bosque, zonas cultivadas, sitios perturbados y cerca de los caminos, pero es escasa dentro del bosque (Ramírez- Bautista 1994, 1995). El sitio de estudio fue visitado mensualmente de junio de 1988 a diciembre de 1989 (Ramírez- Bautista y Vitt, 1997). El método de marcaje utilizado fue el corte de falanges; se cortaron de 1 a 6 dedos dependiendo de su marca individual.

Para esta investigación se clasificó a las lagartijas de esta población en 5 categorías: (1) individuos con 1 y 2 dedos cortados, (2) individuos con 3 dedos cortados, (3) individuos con 4 dedos cortados, (4) individuos con 5 dedos cortados y (5) individuos con 6 dedos cortados. Se registraron 19 ocasiones de captura para esta especie, N = 786 organismos.



Figura 9. *Anolis nebulosus*. Foto: Claudia Olivera Tlahuel

5.1.9. *Anolis mariarum* (Colombia, especie arborícola)

5.1.9.1. Historia natural

Son lagartijas ovíparas pequeñas que alcanzan un tamaño máximo de 58 mm de LHC, su talla de madurez sexual es de 37 mm LHC para los machos y 44 mm LHC para las hembras. Presentan dimorfismo sexual a través de abanicos gulares que caracterizan a los machos. Esta especie ocupa zonas abiertas, como claros, caminos, bordes de ríos y quebradas, donde percha en vegetación arbustiva baja. Su modo de forrajeo también involucra la caza activa y el forrajeo acechador. Se alimenta de pequeños insectos. (Páez et al., 2002; Palacio-B et al., 2006; fig. 10).

5.1.9.2. Sitio de estudio

Una población de *A. mariarum* fue estudiada en el municipio de San Pedro de los Milagros (06°25'07" N, 75°35'55" W; 2400 msnm) a 42 km de la ciudad de Medellín, Colombia. Esta localidad está ubicada en la cordillera occidental de los Andes Colombianos. Es una zona de bosque húmedo de baja altitud. En la zona hay actividad ganadera y agrícola. El sitio de colecta se encuentra exactamente en el borde de la carretera en una finca lechera cuya vegetación dominante está compuesta de *Tibuchina kingii*, *Crocasmia crocosmiiflora* y varias especies de las familias *Asteraceae* y *Poaceae*. Los muestreos se llevaron a cabo de manera mensual durante el periodo comprendido octubre del 2008 y marzo del 2009. El método de marcaje fue por corte de falanges; se cortaron de 2 a 4 dedos dependiendo de su marca individual.

Las lagartijas de esta población fueron clasificadas en 2 categorías: (1) individuos con 2 falanges cortadas y (2) individuos con 3 y 4 falanges cortadas. Se registraron 6 ocasiones de captura para esta especie, N = 103 organismos.



Figura 10. *Anolis mariarum*. Foto: Esteban Alzate

El objetivo de agrupar los datos de marcaje y recaptura dependiendo del número de dedos que fueron cortados fue comparar la supervivencia, la probabilidad de captura y el crecimiento entre individuos con pocas falanges removidas (i.e., 1 ó 2) e individuos con más falanges cortadas (> 3). Ahora bien, en algunos casos se juntaron los datos para dos de estas categorías en una sola (e.g., individuos con 1 y 2 dedos cortados) debido a que frecuentemente había muy pocos organismos (< 50) con cierto número de dedos removidos. Por ejemplo, si pocos individuos de determinada especie tenían sólo un dedo cortado, los datos correspondientes a estos animales se juntaban con la siguiente categoría (2 dedos cortados), dando origen a la categoría de “1 y 2 dedos cortados”. Del mismo modo, la categoría 3 y 4 dedos cortados indica que a un muy bajo número de lagartijas se les cortaron cuatro falanges y sus registros de captura y recaptura se juntaron con aquellos correspondientes a animales con tres dedos cortados.

5.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.2.1. *Historias de captura y su análisis en el programa MARK*

La herramienta principal utilizada en este estudio es el Software MARK (White y Burnham, 1999) que estima dos parámetros fundamentales: la probabilidad de supervivencia entre ocasiones de muestreo (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) para cada ocasión de muestreo. Los datos de entrada son las historias de captura para los animales que se marcaron en el campo. Estas historias de captura son construidas a través de un código binario en el que 0 indica ausencia (un animal particular no fue observado) y 1 indica presencia (un animal particular fue capturado) para cada ocasión de muestreo. La tabla 1 ejemplifica los cuatro posibles destinos de una lagartija en un estudio que consiste en tres ocasiones de captura.

Tabla 1. Posibles destinos de los animales que son marcados, liberados y recapturados en tres eventos de captura. 0 indica que el animal no fue visto y 1 indica que el animal fue capturado.

Historia de captura	Interpretación
111	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión, vivo y encontrado en la segunda ocasión, vivo y encontrado en la tercera ocasión.
110	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión, vivo y encontrado en la segunda ocasión y muerto en la tercera ocasión o vivo pero no encontrado.
101	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión, vivo pero no encontrado en la segunda ocasión, vivo y encontrado en la tercera ocasión.
100	Individuo marcado y capturado en la primera ocasión y: (1) muerto desde la segunda ocasión, o (2) vivo en la segunda ocasión pero no encontrado y vivo en la tercera ocasión pero no encontrado, o (3) vivo en la segunda ocasión pero no encontrado y muerto en la tercera ocasión.

Existen otro tipo de historias de captura llamadas multiestado (en inglés *multistrata*) que son la base para estimar un tercer parámetro: ψ , que denota la probabilidad de moverse a través de los estados (Nichols et al., 1992; Cooch y White 2009). Estos estados pueden ser localidades, estadios ontogenéticos o condiciones, en los cuales el individuo marcado es encontrado y en las historias de captura son representados por números o letras. En esta investigación los datos obtenidos para las especies estudiadas (excepto *Anolis mariarum*) se estructuraron a través de historias de captura multiestado, en las que dichos estadios fueron jóvenes (J) y adultos (A). La LHC a la madurez de cada especie fue considerada como la línea divisoria entre jóvenes y adultos. De esta forma, ψ representa la probabilidad de crecer de jóvenes a adultos. La tabla 2 ejemplifica algunas posibles historias de captura de organismos categorizados en jóvenes y adultos.

Tabla 2. Algunos posibles destinos de organismos categorizados como jóvenes (J) o adultos (A) en un experimento de marca y recaptura que consistió en tres ocasiones de muestreo.

Historias de captura	Interpretación
AAA	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión en la categoría de adultos, vivo y encontrado como un adulto tanto en la segunda como en la tercera ocasión.
JA0	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión en la categoría de jóvenes, vivo y encontrado en la segunda ocasión ya en la categoría de adultos, y muerto en la tercera ocasión o vivo pero no encontrado.
A00	Individuo capturado y marcado en la primera ocasión en la categoría de adultos, vivo en la segunda ocasión pero no encontrado y vivo en la tercera ocasión pero no encontrado o muerto desde la segunda ocasión.
J0A	Individuo marcado y capturado en la primera ocasión en la categoría de jóvenes, vivo en la segunda ocasión pero no encontrado y vivo y capturado en la tercera ocasión ya como un adulto.

Los datos de *A. mariarum* no se organizaron ni se analizaron de esta forma debido a que el número de jóvenes marcados fue menor a 10. Por lo tanto, los datos de esta especie se analizaron a través de historias de captura tradicionales (i.e., como en la tabla 1) y no se estimó el parámetro ψ .

5.2.2. Estimación de parámetros a través de máxima verosimilitud y comparación de distintos modelos

Para la estimación de los parámetros de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) se utilizó un procedimiento de máxima verosimilitud (ML), éste es un método clásico de inferencia estadística (Edwards, 1972; Rao, 1972; Mood et al., 1974; Burnham et al., 1987) que provee estimados insesgados, normalmente distribuidos y con el mínimo de varianza. Las dos primeras propiedades indican buena fiabilidad de las estimaciones cuando el número de animales marcados es grande y la última propiedad (mínima varianza) indica si son óptimos en términos de precisión.

El esquema general de análisis fueron modelos del tipo Cormack-Jolly-Seber (CJS) para poblaciones abiertas (Jolly, 1965; Seber, 1965; Lebreton et al., 1992). En este tipo de modelos se utilizan recapturas de animales vivos que son liberados también vivos. Se

construyeron diferentes modelos para la estimación de ϕ , p y ψ . Dichos modelos difirieron en sus supuestos acerca de la forma en la que estos parámetros podrían variar. En primer lugar, ϕ y p podrían diferir entre clases de estadio (i.e., entre jóvenes y adultos). A este tipo de modelo se denotó con una E (de estadio). En segundo lugar, estos mismos parámetros podrían ser distintos para cada categoría de dedos cortados (i.e., entre aquellos que se les cortó sólo una falange en comparación con los que se les cortaron dos y a su vez en comparación con los que se les removieron tres falanges, y así sucesivamente). A este tipo de modelo se le denotó con una F (de falanges). En tercer lugar, estos parámetros de interés podrían ser simplemente constantes, sin ningún efecto del estadio o del número de dedos cortados (i.e., ser iguales entre estadios y para todas las categorías de falanges removidas). La notación para este tipo de modelos es una C (de constantes). Adicionalmente, y en cuarto lugar, implementamos también modelos de tipo aditivo, en los que ϕ y p se vieran afectados tanto por el número de dedos removidos como por el estadio ontogenético, sin ninguna interacción entre estos dos efectos (i.e., modelos del tipo F + E). En estos modelos aditivos se supone que hay diferencias entre estadios y entre categorías de dedos cortados, pero no entre las distintas combinaciones de estos dos factores. A este tipo de modelos se les denotó a través de una A (de aditivo). Finalmente, se construyeron también modelos que incluyeron la interacción entre el estadio y el número de dedos cortados, además por supuesto del efecto de cada uno de estos dos factores por separado (i.e., modelos que involucran la interacción entre dos factores y que son del tipo F \times E). En este tipo de modelos, a los que se denominó saturados (denotados por una S), ϕ y p varían entre jóvenes y adultos, entre categorías de número de dedos cortados y entre alguna (o algunas) de las posibles combinaciones de estos dos factores (e.g., la ϕ de jóvenes con un dedo cortado puede ser mucho más baja que la ϕ de los adultos con tres dedos removidos).

El caso de la probabilidad de crecimiento (ψ) fue un poco diferente, puesto que sólo se utilizaron modelos de tipo F y C. En el primer caso, se supone que la probabilidad de crecer de jóvenes a adultos depende del número de falanges cortadas (por eso el uso de F de falanges). La probabilidad de transitar de adultos a jóvenes es obviamente imposible y se trató entonces como un parámetro no existente. En el segundo caso, se supone que ψ no se ve afectada por las distintas categorías de dedos removidos y, por lo tanto, es constante (C). Evidentemente, no pudo usarse un modelo del tipo E (diferencias entre clases de estadio) debido a que no existe probabilidad de crecimiento para los adultos (i.e., una vez que son adultos no regresan a jóvenes). En consecuencia tampoco se pudieron construir para el parámetro ψ modelos aditivos (F + E) o saturados (F \times E).

Se construyeron un total de 50 modelos con las diferentes combinaciones de supuestos (E, F, C, A y S para ϕ y p ; F y C para ψ) de los cuales se muestran y describen cuatro ejemplos

en la tabla 3. Estos modelos representan hipótesis alternativas acerca de la forma en la que los parámetros de interés (ϕ , p y ψ) se ven (o no) afectados por la clase de estadio y por el número de dedos cortados. Los procedimientos de máxima verosimilitud y de selección de modelos implementados en el programa MARK permiten conocer qué tan verosímil es cada uno de estos modelos con base en su ajuste relativo a los datos observados de marcaje y recaptura (Cooch y White, 2009). Los 50 modelos ajustados se presentan en la tabla 4.

Tabla 3. Ejemplo de cuatro distintos modelos ajustados a los datos de marca y recaptura en los que la probabilidad de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) pueden ser constantes (C), dependientes de la clase de estadio (E), dependientes del número de falanges cortadas (F), aditivos ($A = F + E$) y saturados ($S = F \times E$). Para la probabilidad de crecimiento (ψ), los modelos pueden ser solamente constantes (C) o tener solamente efecto de las categorías de número de falanges cortadas (F).

Modelos	Interpretación
$\phi_S p_A \psi_F$	ϕ es afectada por la interacción entre las clases de estadio y la categoría de dedos cortados así como por el efecto de cada uno de estos dos factores por separado, p es afectada por las clases de estadio y el número de falanges cortadas pero no incluye la interacción entre estos dos factores y ψ sólo difiere entre los individuos con distinto número de falanges cortadas.
$\phi_E p_F \psi_C$	ϕ difiere entre clases de estadio, p es afectada por la categoría de dedos cortados, y ψ no tienen ningún efecto del número de falanges cortadas (es constante).
$\phi_F p_E \psi_F$	ϕ difiere solamente entre las clases de dedos cortados, p es afectada únicamente por las clases de estadio y ψ difiere dependiendo del número de falanges cortadas.
$\phi_A p_F \psi_C$	ϕ es afectada por las clases de estadio y por la categoría de falanges cortadas pero no incluye las interacción entre estos dos factores, p difiere solamente entre categorías de dedos cortados y ψ no presenta ningún efecto del número de falanges cortadas (es constante).

Tabla 4. Se muestran los 50 distintos modelos que se ajustaron a los datos de marcaje y recaptura de las especies estudiadas (excepto *Anolis mariarum*). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) son afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, no se ven afectadas por ninguno de los factores anteriores (C).

Modelos que fueron ajustados a los datos de marcaje y recaptura			
$\phi_S p_S \psi_F$	$\phi_A p_A \psi_C$	$\phi_E p_F \psi_F$	$\phi_F p_C \psi_C$
$\phi_S p_S \psi_C$	$\phi_A p_E \psi_F$	$\phi_E p_F \psi_C$	$\phi_C p_S \psi_F$
$\phi_S p_A \psi_F$	$\phi_A p_E \psi_C$	$\phi_E p_C \psi_F$	$\phi_C p_S \psi_C$
$\phi_S p_A \psi_C$	$\phi_A p_F \psi_F$	$\phi_E p_C \psi_C$	$\phi_C p_A \psi_F$
$\phi_S p_E \psi_F$	$\phi_A p_F \psi_C$	$\phi_F p_S \psi_F$	$\phi_C p_A \psi_C$
$\phi_S p_E \psi_C$	$\phi_A p_C \psi_F$	$\phi_F p_S \psi_C$	$\phi_C p_E \psi_F$
$\phi_S p_F \psi_F$	$\phi_A p_C \psi_C$	$\phi_F p_A \psi_F$	$\phi_C p_E \psi_C$
$\phi_S p_F \psi_C$	$\phi_E p_S \psi_F$	$\phi_F p_A \psi_C$	$\phi_C p_F \psi_F$
$\phi_S p_C \psi_F$	$\phi_E p_S \psi_C$	$\phi_F p_E \psi_F$	$\phi_C p_F \psi_C$
$\phi_S p_C \psi_C$	$\phi_E p_A \psi_F$	$\phi_F p_E \psi_C$	$\phi_C p_C \psi_F$
$\phi_A p_S \psi_F$	$\phi_E p_A \psi_C$	$\phi_F p_F \psi_F$	$\phi_C p_C \psi_C$
$\phi_A p_S \psi_C$	$\phi_E p_E \psi_F$	$\phi_F p_F \psi_C$	
$\phi_A p_A \psi_F$	$\phi_E p_E \psi_C$	$\phi_F p_C \psi_F$	

Los datos de *Anolis mariarum* se trataron de manera diferente debido a que sólo existían historias de captura suficientes para individuos adultos (i.e., no se construyeron historias de captura multiestado). Por lo tanto, sólo se evaluó el efecto del número de dedos cortados sobre la ϕ y la p de adultos. Al no haber jóvenes se excluyó forzosamente, como ya se indicó anteriormente, la estimación del parámetro ψ , al igual que modelos de tipo E

(sólo hay una categoría de estadio), A y S. De esta forma, para *A. mariarum* sólo fue posible ajustar cuatro modelos diferentes que se muestran en la tabla 5.

Tabla 5. Se muestran los cuatro modelos que se ajustaron a los datos de marca y recaptura de *Anolis mariarum* en los que la probabilidad de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) pueden ser constantes (C) ó dependientes del número de falanges cortadas (F).

Modelos	Interpretación
$\phi_F p_F$	ϕ y p son afectadas por el número de falanges cortadas.
$\phi_C p_F$	ϕ es constante, no tiene ningún efecto del corte de falanges y p es afectada por el número de falanges cortadas.
$\phi_F p_C$	ϕ es afectada por el número de falanges cortadas y p es constante, no tiene ningún efecto del corte de falanges.
$\phi_C p_C$	ϕ y p son constantes, no se ven afectadas por el número de falanges cortadas.

Cada uno de los modelos que fueron ajustados representa un escenario que puede ocurrir en una población. Los siguientes pasos fueron escoger cuál de todos los modelos es el más verosímil (i.e., el que con mayor certeza arrojaría las historias de captura observadas) y posteriormente calcular las tasas de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) para jóvenes y adultos y para todas las categorías de número de falanges cortadas.

5.2.3. Selección de modelos

Existen principios y estrategias para la selección del mejor modelo, una de ellas es el principio de parsimonia, que indica que un modelo con muchos parámetros es indeseable (cuando el número de parámetros aumenta, la verosimilitud de los estimadores decrece; Lebreton et al., 1992). Por lo tanto, debe seleccionarse el modelo que, con el menor número posible de parámetros, tenga el mejor ajuste en los datos. En otras palabras, el modelo más verosímil y más parsimonioso (Johnson y Omland, 2004).

La opción que utiliza MARK para escoger el modelo más verosímil es a través del Criterio de Información de Akaike (AIC; 1973). Este último provee una medida de la verosimilitud de cada modelo que penaliza por el número de parámetros que son calculados. El AIC se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$AIC = -2 \ln L + 2 K$$

donde L indica la verosimilitud del modelo y K el número de parámetros que son calculados. La interpretación del AIC es que el modelo con el menor valor es el mejor porque es el más verosímil y a la vez el más parsimonioso (tiene el mayor ajuste con pocos parámetros). En otras palabras, el modelo con el menor AIC representa el escenario que puede acercarse más a la realidad desconocida que generó los datos recolectados en campo (Lebreton et al., 1992).

La diferencia entre los valores de AIC de dos modelos (ΔAIC) permite observar si un modelo difiere de otro, en términos de su nivel de ajuste a los datos, tomando en cuenta unas simples reglas: (1) cuando la ΔAIC de dos modelos es menor a 2, se puede concluir que ambos modelos tienen aproximadamente el mismo ajuste en los datos; (2) si ΔAIC es mayor a 2, hay entonces una considerable diferencia entre los dos modelos en su nivel de ajuste a los datos (i.e., aquel con el menor AIC tiene un mucho mejor ajuste; Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004).

MARK también calcula medidas de la plausibilidad relativa (i.e., la verosimilitud) de cada modelo a través del peso normalizado Akaike (w_i) de la siguiente manera:

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum \left\{ \exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right) \right\}}$$

Estos pesos normalizados indican el apoyo relativo que tiene cada modelo en los datos y ayudan a comparar entre ellos. Por ejemplo, un modelo con $w_i = 0.62$ tiene aproximadamente dos veces más apoyo que otro modelo con $w_i = 0.30$, dado que $0.62/0.30 = 2.07$.

5.2.4. Estimación ponderada de tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento

Aún a pesar de que haya un proceso de selección del mejor modelo, siempre existe cierto nivel de incertidumbre con respecto a que otros escenarios biológicos también sean posibles. Por esta razón, para estimar los parámetros de interés (ϕ , p y ψ) para cada categoría de estadio y para cada categoría de número de dedos cortados, es necesario tomar en cuenta el apoyo relativo que tienen todos los modelos analizados (es decir tomando en cuenta el valor w de cada modelo). De este modo, en lugar de reportar los estimados de ϕ , p y ψ derivados del modelo con el menor AIC, se calcularon promedios ponderados de estos parámetros con base en la plausibilidad relativa de los estimados que arrojan todos los modelos. Estos promedios ponderados se calcularon a través de MARK de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\text{Promedio ponderado}(\theta) = \sum_{i=1}^R w_i \theta_i$$

donde θ es el valor del parámetro de interés (ϕ , ρ ó ψ), w_i refleja el peso normalizado Akaike del modelo i y R indica el número total de modelos ajustados.

Así los promedios ponderados arrojan valores muy confiables (Johnson y Omland, 2004; Cooch y White, 2009) de las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento. Estas estimaciones se analizaron y graficaron para cada especie en función de las distintas combinaciones de la clase de estadio y del número de falanges cortadas.

5.2.5. Las predicciones estadísticas de esta investigación

Esta sección pretende conectar las hipótesis biológicas de este trabajo con los métodos analíticos descritos anteriormente. Para ello, se enuncian una vez más las hipótesis y predicciones biológicas y su correspondiente conexión a lo que se espera de los modelos y estimaciones numéricas obtenidos a través del programa MARK.

De acuerdo con las hipótesis planteadas anteriormente:

1. La ectomización de falanges para marcar individualmente lagartijas tiene efectos negativos sobre las probabilidades de supervivencia, de recaptura y de crecimiento. De esta aseveración se desprende la siguiente predicción:

Entre más dedos son cortados, las tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento serán menores.

Se espera que los modelos con mejor ajuste sean aquellos en los que las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (ρ) y crecimiento (ψ) son afectadas negativamente por la categoría de falanges cortadas (i.e., el modelo $\phi_F \rho_F \psi_F$ ó modelos que tengan el efecto F en al menos alguno de los tres parámetros). Alternativamente, se espera que modelos aditivos (A), que también incorporan el efecto del corte de dedos, además de diferencias entre jóvenes y adultos sobre al menos alguno de los parámetros de interés (ϕ , ρ y ψ), tengan también un ajuste alto en los datos (e. g., los modelos $\phi_A \rho_A \psi_F$, $\phi_A \rho_F \psi_F$ y $\phi_F \rho_A \psi_F$), por encima de los modelos en los que estos parámetros son constantes o sólo tienen efectos de la clase de estadio (e. g., los modelos $\phi_C \rho_C \psi_C$, $\phi_E \rho_E \psi_C$, $\phi_E \rho_C \psi_C$).

2. Los jóvenes, al ser más pequeños e inexpertos, deben sufrir de mayores efectos adversos del corte de dedos. La predicción que se deriva de esta hipótesis es:

El efecto negativo de la ectomización de falanges será distinto entre jóvenes y adultos. Los jóvenes deben verse más afectados.

Si los jóvenes son afectados más que los adultos por el corte de dedos, entonces los modelos saturados (S) que incorporan el efecto de la interacción entre el número de dedos cortados y la clase de estadio ($F \times E$) sobre alguno o algunos de los parámetros de interés (ϕ , p y ψ) tendrán el mejor ajuste en los datos por encima de modelos en los que estos parámetros son constantes o sólo tienen efectos de la clase de estadio. Debe enfatizarse que la interacción entre dos factores (en este caso el número de dedos cortados y la clase de estadio) implica precisamente que el efecto de uno de ellos (del corte de dedos) depende de los niveles del otro factor (de si los organismos son jóvenes o adultos). El resultado esperado de esta interacción es menor supervivencia de los jóvenes a los que se les remueve un número relativamente alto de falanges.

3. Las lagartijas de hábitos arborícolas sufren un mayor efecto del corte de dedos debido a que la remoción de falanges impacta directamente su capacidad de trepar. De esta explicación biológica surge la siguiente predicción:

Las especies arborícolas sufrirán de un mayor y más claro efecto negativo del corte de falanges sobre su capacidad de sobrevivir, de evadir la captura y de crecer, en comparación con especies de hábitos saxícolas o terrestres.

Se espera entonces que los efectos del corte de dedos sean mucho más marcados para *Anolis mariarum* y *A. nebulosus*, que son las dos especies de hábitos arborícolas que se han considerado en este trabajo, en comparación con las otras especies. La magnitud de los efectos del corte de dedos debe reflejarse en afectaciones más drásticas sobre los parámetros de interés. Por ejemplo, se esperan disminuciones mucho más marcadas en la supervivencia de estas dos especies, conforme se cortan más dedos, comparadas con las disminuciones que pudieran estimarse para especies saxícolas o terrestres.

Finalmente, cuando un modelo es seleccionado para ajustar a los datos, el investigador debe recordar que solo es un modelo. Ese modelo no es la realidad pero provee la mejor interpretación a los datos recolectados y es una fiable ayuda para elegir una buena respuesta a las preguntas planteadas (Lebreton et al., 1992).

6. RESULTADOS

6. 1. *Xenosaurus grandis*

El modelo con el mejor ajuste a los datos de *X. grandis* indicó que la probabilidad de supervivencia es distinta entre clases de estadio, la probabilidad de recaptura es influida por el número de dedos cortados y la probabilidad de crecimiento es constante ($\phi(E)$ $p(F)$ $\psi(C)$; tabla 6). Sin embargo, este mejor modelo tiene un peso de sólo 0.14 ($w = 0.14$) y el ajuste de los siguientes 7 modelos difiere relativamente poco del mejor modelo (i.e., $\Delta AIC < 2$). Los siguientes 3 mejores modelos indican que existe incertidumbre con respecto a si ϕ difiere entre estadios y también entre categorías de números de dedos cortados (A) o si es simplemente constante (C). También hay incertidumbre con respecto a p , puesto que los siguientes modelos sugieren que puede ser también constante (C) o sufrir el efecto tanto del corte de dedos como del estadio (A). Para *X. grandis* la probabilidad de crecer de jóvenes a adultos (ψ) es confiablemente constante tal como lo indican los doce modelos que se muestran en la tabla 6.

De acuerdo con los datos arrojados por los promedios ponderados de supervivencia (tabla 7) y representados en la figura 11A, la supervivencia en adultos es ligeramente mayor que la de los jóvenes ($\phi(E)$) y varía levemente dependiendo de las falanges cortadas: entre más dedos son cortados la probabilidad de sobrevivir disminuye significativamente, lo que se nota claramente en la ϕ de las lagartijas a las que se les cortaron 5 ó 6 falanges ($\phi(A)$). El tercer mejor modelo indica que la ϕ podría ser sencillamente constante ($\phi(C)$) y esto se debe a que la variación entre distintas categorías no es muy marcada (e.g., la probabilidad de supervivencia de jóvenes con 1 y 2 falanges removidas es de 0.95, la probabilidad de supervivencia de jóvenes con 3 falanges removidas es de 0.945, la probabilidad de supervivencia de adultos con 4 falanges cortadas es de 0.96, etc.; tabla 7).

El modelo mejor soportado por los datos ($\phi(E)$ $p(F)$ $\psi(C)$) indica que la probabilidad de recaptura depende del número de falanges que son cortadas ($p(F)$). De hecho, entre más dedos se cortan disminuye la probabilidad de recaptura de las lagartijas de esta especie (fig. 11B). Por ejemplo, tanto los jóvenes como los adultos a los que se les removieron 1 ó 2 dedos tienen una p alrededor de 0.19, mientras que los jóvenes y adultos a los que se les cortaron 5 ó 6 falanges tienen una p de 0.13 y 0.14, respectivamente (tabla 8). Sin embargo, el segundo mejor modelo ($\phi(A)$ $p(C)$ $\psi(C)$) indica que la probabilidad de recaptura podría ser constante y esto se refleja en que las diferencias entre categorías de dedos cortados en su probabilidad de recaptura son sólo ligeras (fig. 11B, tabla 8).

Todos los modelos con un alto ajuste (tabla 6) claramente muestran que la probabilidad de crecimiento (pasar de jóvenes a adultos) es constante. En otras palabras, este importante parámetro no está influido por el número de dedos que son cortados y oscila

alrededor de 0.034 para todas las categorías como claramente lo indican los promedios ponderados que se muestran en la tabla 9 y en la figura 11C.

Tabla 6. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus grandis* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (ΔAIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi(E) p(F) \psi(C)$	3332.63	0.000	0.143
$\phi(A) p(C) \psi(C)$	3333.45	0.816	0.095
$\phi(C) p(F) \psi(C)$	3333.62	0.991	0.087
$\phi(C) p(A) \psi(C)$	3333.68	1.045	0.085
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	3334.01	1.378	0.072
$\phi(F) p(E) \psi(C)$	3334.08	1.446	0.069
$\phi(C) p(S) \psi(C)$	3334.08	1.449	0.069
$\phi(A) p(E) \psi(C)$	3334.50	1.874	0.051
$\phi(F) p(C) \psi(C)$	3334.78	2.148	0.049
$\phi(E) p(S) \psi(C)$	3334.84	2.207	0.047
$\phi(A) p(F) \psi(C)$	3335.28	2.651	0.038
$\phi(F) p(F) \psi(C)$	3336.34	3.714	0.022

Tabla 7. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus grandis*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categoría	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.953	0.916 - 0.974
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.945	0.917 - 0.964
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.947	0.920 - 0.965
Jóvenes con 5 y 6 falanges cortadas	0.917	0.805 - 0.967
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.962	0.936 - 0.978
Adultos con 3 falanges cortadas	0.956	0.936 - 0.970
Adultos con 4 falanges cortadas	0.957	0.936 - 0.971
Adultos con 5 y 6 falanges cortadas	0.933	0.842 - 0.973

Tabla 8. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus grandis*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

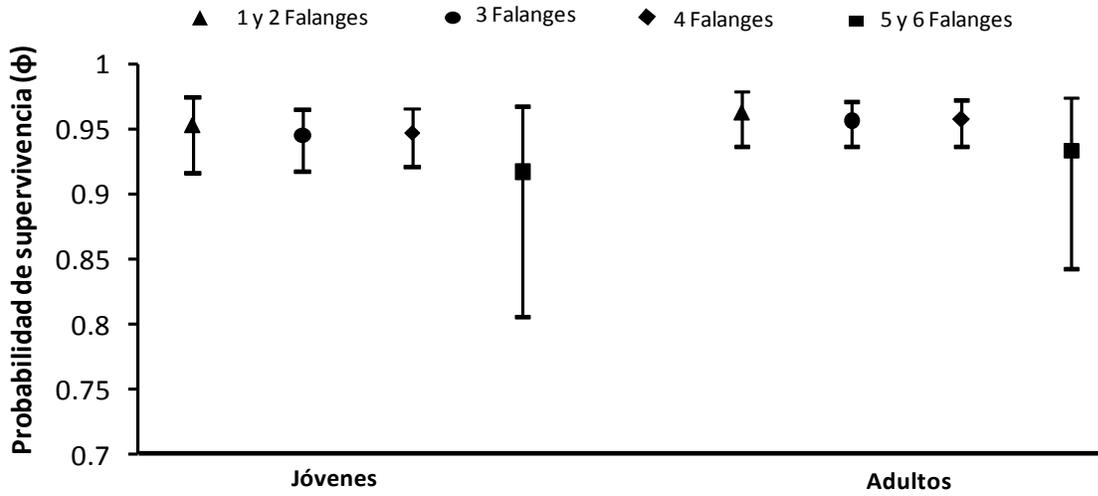
Categoría	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.190	0.129 - 0.271
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.167	0.133 - 0.209
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.163	0.133 - 0.198
Jóvenes con 5 y 6 falanges cortadas	0.128	0.074 - 0.212
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.188	0.151 - 0.232
Adultos con 3 falanges cortadas	0.184	0.154 - 0.217
Adultos con 4 falanges cortadas	0.175	0.148 - 0.205
Adultos con 5 y 6 falanges cortadas	0.144	0.092 - 0.218

Tabla 9. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus grandis*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

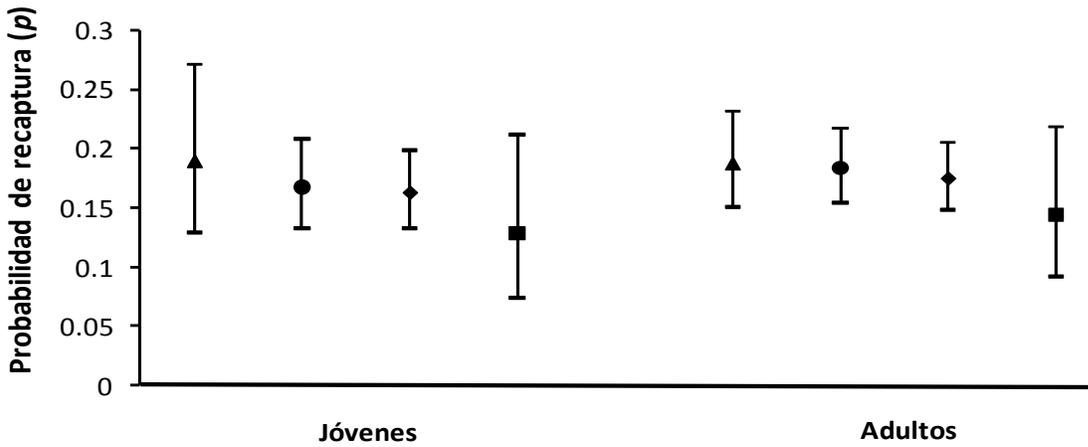
Categoría	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.033	0.021 - 0.053
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.034	0.022 - 0.051
Jóvenes a adultos con 4 falanges cortadas	0.034	0.022 - 0.052
Jóvenes a adultos con 5 y 6 falanges cortadas	0.034	0.021 - 0.055

Xenosaurus grandis

A.



B.



C.

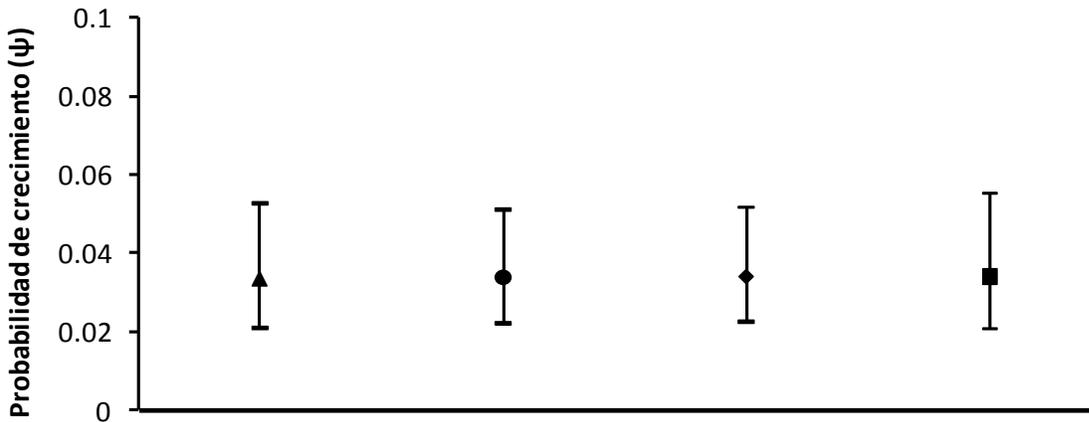


Figura 11. Promedios mensuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus grandis*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura y (C) probabilidad de crecimiento. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.2. *Xenosaurus sp.*

Para esta especie tres modelos tuvieron un ajuste relativamente similar ($\Delta AIC < 2$; tabla 10). Estos modelos sugieren distintos escenarios para la probabilidad de recaptura. El primer modelo que mejor se ajusta a los datos es $\phi(C) p(C) \psi(C)$, e indica que las tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento son constantes (no hay diferencia entre clases de estadio ni entre categorías de dedos cortados). El peso de este modelo es de 0.18 ($w = 0.18$). Sin embargo, existe fuerte incertidumbre con respecto a p , puesto que el segundo mejor modelo ($\phi(C) p(F) \psi(C)$; $w = 0.14$) sugiere que este parámetro puede sufrir un efecto del número de dedos cortados (F). Aún más, el tercer modelo con alto ajuste ($\phi(C) p(E) \psi(C)$; $w = 0.07$) indica que la probabilidad de recaptura puede estar influenciada más bien por la clase de estadio (jóvenes o adultos).

La probabilidad de supervivencia es claramente constante, tal como sugieren los 3 mejores modelos (tabla 10). Los promedios ponderados calculados a través de MARK (tabla 11, fig. 12A) demuestran que la supervivencia es similar para jóvenes y adultos y para todas las categorías de dedos cortados. La probabilidad de supervivencia tanto para adultos como para jóvenes en todas las categorías de falanges cortadas está alrededor de 0.97.

A pesar de que la probabilidad de recaptura parece ser constante de acuerdo con el mejor modelo que se ajusta a los datos ($\phi(C) p(C) \psi(C)$), puede también haber un mínimo efecto del número de falanges cortadas tal como lo indica el segundo mejor modelo ($\phi(C) p(F) \psi(C)$): aparentemente, la probabilidad de recaptura es ligeramente mayor para los jóvenes y adultos a los que se les cortan 3 falanges (tabla 12, fig. 12B). Sin embargo, los intervalos de confianza de los promedios ponderados de p , demuestran que esta diferencia no es significativa.

Los tres mejores modelos apoyan una probabilidad de crecimiento constante, análogamente a la probabilidad de supervivencia. En otras palabras, no existe un efecto del número de dedos cortados. Este parámetro oscila entre 0.082 y 0.092 para la todas las categorías de dedos cortados (tabla 13, fig. 12C).

Tabla 10. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus sp.* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (ΔAIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi(C) p(C) \psi(C)$	1883.38	0.000	0.183
$\phi(C) p(F) \psi(C)$	1883.95	0.567	0.138
$\phi(C) p(E) \psi(C)$	1885.21	1.825	0.073
$\phi(E) p(C) \psi(C)$	1885.39	2.005	0.067
$\phi(C) p(A) \psi(C)$	1885.87	2.485	0.053
$\phi(E) p(F) \psi(C)$	1885.99	2.608	0.050
$\phi(F) p(C) \psi(C)$	1886.00	2.621	0.049
$\phi(C) p(S) \psi(C)$	1886.47	3.084	0.039

Tabla 11. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus sp.* Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.973	0.949 - 0.986
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.975	0.955 - 0.987
Jóvenes con 4 y 5 falanges cortadas	0.975	0.954 - 0.986
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.973	0.960 - 0.983
Adultos con 3 falanges cortadas	0.975	0.963 - 0.984
Adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.975	0.962 - 0.984

Tabla 12. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus sp.* Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.268	0.189 - 0.365
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.304	0.237 - 0.380
Jóvenes con 4 y 5 falanges cortadas	0.285	0.228 - 0.350
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.283	0.239 - 0.331
Adultos con 3 falanges cortadas	0.308	0.259 - 0.361
Adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.286	0.245 - 0.331

Tabla 13. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus sp.* Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.082	0.043 - 0.150
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.092	0.049 - 0.166
Jóvenes a adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.086	0.050 - 0.144

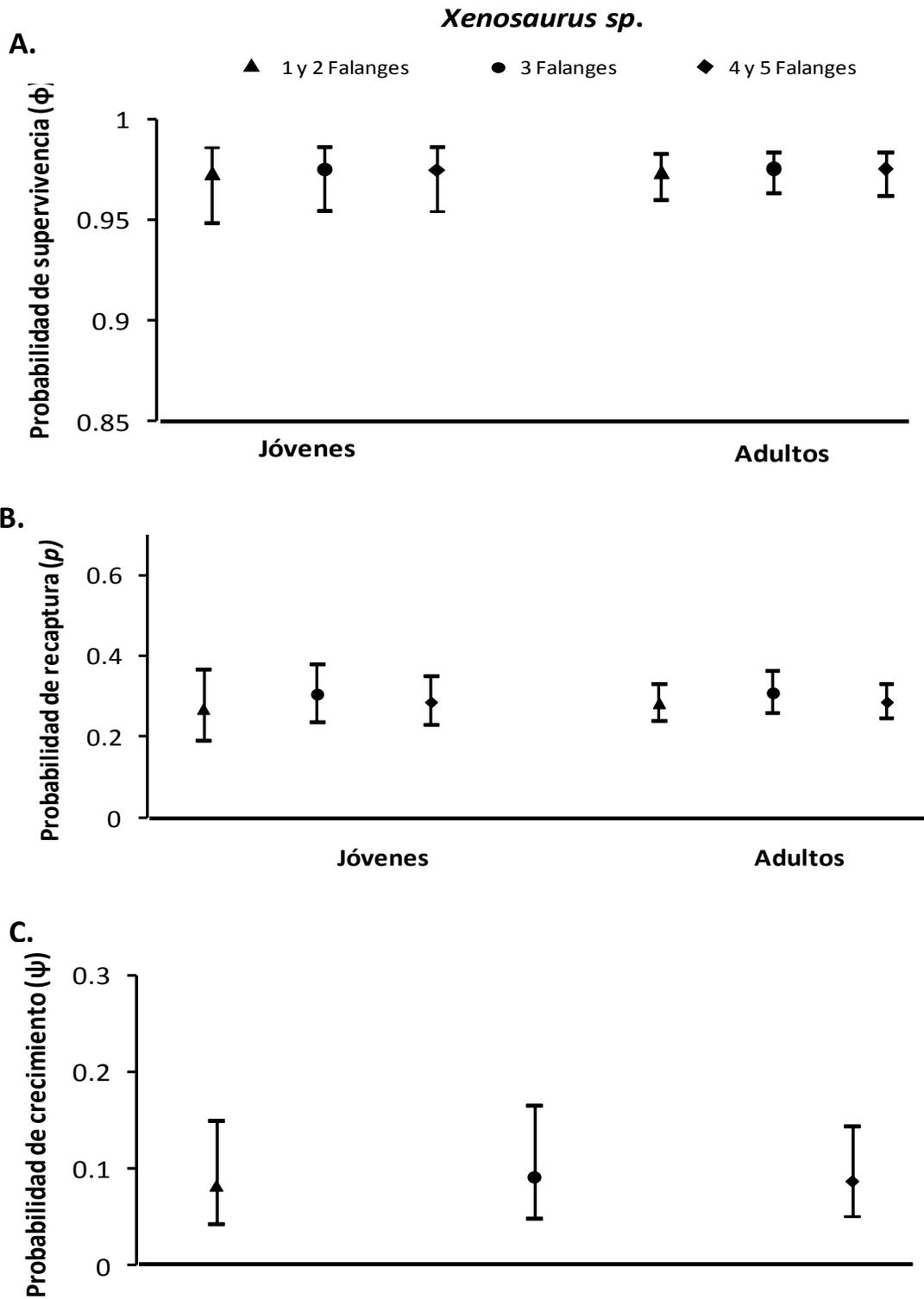


Figura 12. Promedios mensuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus sp.* (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura y (C) probabilidad de crecimiento. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.3. *Xenosaurus platyceps*

Para esta especie el modelo que mejor se ajusta a los datos es $\phi(S) p(S) \psi(F)$ con $w = 0.55$ (tabla 14). Este modelo sugiere fuertemente que las probabilidades de supervivencia y recaptura son afectadas por la interacción de la clase de estadio y el número de dedos cortados ($S = E \times F$), mientras que la probabilidad de crecimiento depende del número de falanges cortadas (F). Sin embargo, el segundo mejor modelo ($\phi(S) p(S) \psi(C)$) tiene un peso considerablemente importante ($w = 0.35$) y no alcanza a ser distinto del primer modelo ($\Delta AIC = 0.935$). La diferencia entre estos dos mejores modelos se centra sólo en la probabilidad de crecimiento que, en el segundo modelo, es aparentemente constante (C) sin efecto del número de falanges cortadas. El tercer mejor modelo que se ajusta a los datos ($\phi(E) p(S) \psi(C)$) es muy distinto a los dos anteriores ($\Delta AIC = 6.00$) y, por lo tanto, poco verosímil ($w = 0.03$).

Tomando en cuenta el mejor modelo ($\phi(S) p(S) \psi(F)$) y de acuerdo con los promedios ponderados de la probabilidad de supervivencia (tabla 15), ϕ se ve afectada por la interacción entre la clase de estadio y el número de falanges cortadas. Concretamente, las lagartijas jóvenes a las que se les remueven 3 o más falanges, experimentan una disminución en su probabilidad de sobrevivir. Este efecto es más evidente para los jóvenes con 3 falanges removidas (ϕ para 3 falanges = 0.86) al compararlos con lagartijas jóvenes con menos dedos cortados (ϕ para 1 y 2 falanges = 0.99) y con todas las lagartijas adultas (la ϕ de todas las categorías adultas oscila entre 0.96 y 0.98; fig. 13A). El segundo mejor modelo también apoya este escenario.

La probabilidad de recaptura también experimentó un fuerte efecto de la interacción entre la clase de estadio y el número de dedos cortados ($p(S)$) de acuerdo con los dos modelos más verosímiles. La probabilidad de recapturar a los jóvenes aumenta al cortarles más de 3 falanges tal como se demuestra al comparar la p para 3 falanges (0.32) y para 4 y 5 falanges (0.22) con la de aquella para los jóvenes con sólo 1 y 2 dedos removidos (0.08; tabla 16, fig. 13B). En los adultos ocurre el fenómeno opuesto, la probabilidad de recapturarlos disminuye al cortarles más de 3 dedos (p para 3 falanges = 0.09, p para 4 y 5 falanges = 0.14) en comparación con la remoción de únicamente 1 ó 2 (p para 1 y 2 falanges = 0.23; tabla 16, fig. 13B).

Aparentemente, y de acuerdo con el modelo más verosímil, la probabilidad de crecimiento en *X. platyceps* es afectada por el número de dedos cortados ($\psi(F)$). Entre más dedos son removidos parece haber un ligero aumento en la probabilidad de crecimiento. Por ejemplo, lagartijas con 1 ó 2 falanges cortadas tienen una $\psi = 0.10$ mientras que lagartijas con 4 ó 5 dedos cortados tienen una $\psi = 0.16$ (tabla 17). Sin embargo, este aumento es mínimo y, según los intervalos de confianza de este parámetro,

no alcanza a ser significativo (i.e., todos los intervalos de confianza se superponen; fig. 13C). Esta falta de diferencias puede explicarse a que el segundo mejor modelo, que tiene un peso relativamente alto ($w = 0.35$), sugiere que la probabilidad de crecimiento es constante.

Tabla 14. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus platyceps* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (ΔAIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi(S) p(S) \psi(F)$	1404.87	0.000	0.552
$\phi(S) p(S) \psi(C)$	1405.81	0.935	0.347
$\phi(E) p(S) \psi(C)$	1410.87	6.005	0.027

Tabla 15. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus platyceps*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categoría	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.992	0.948 - 1.000
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.857	0.742 - 0.926
Jóvenes con 4 y 5 falanges cortadas	0.943	0.808 - 0.985
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.959	0.937 - 0.974
Adultos con 3 falanges cortadas	0.977	0.918 - 0.994
Adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.968	0.924 - 0.987

Tabla 16. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus platyceps*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.076	0.028 - 0.190
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.318	0.183 - 0.493
Jóvenes con 4 y 5 falanges cortadas	0.216	0.091 - 0.431
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.226	0.177 - 0.285
Adultos con 3 falanges cortadas	0.091	0.056 - 0.145
Adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.137	0.092 - 0.199

Tabla 17. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus platyceps*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.098	0.046 - 0.197
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.059	0.011 - 0.255
Jóvenes a adultos con 4 y 5 falanges cortadas	0.164	0.055 - 0.401

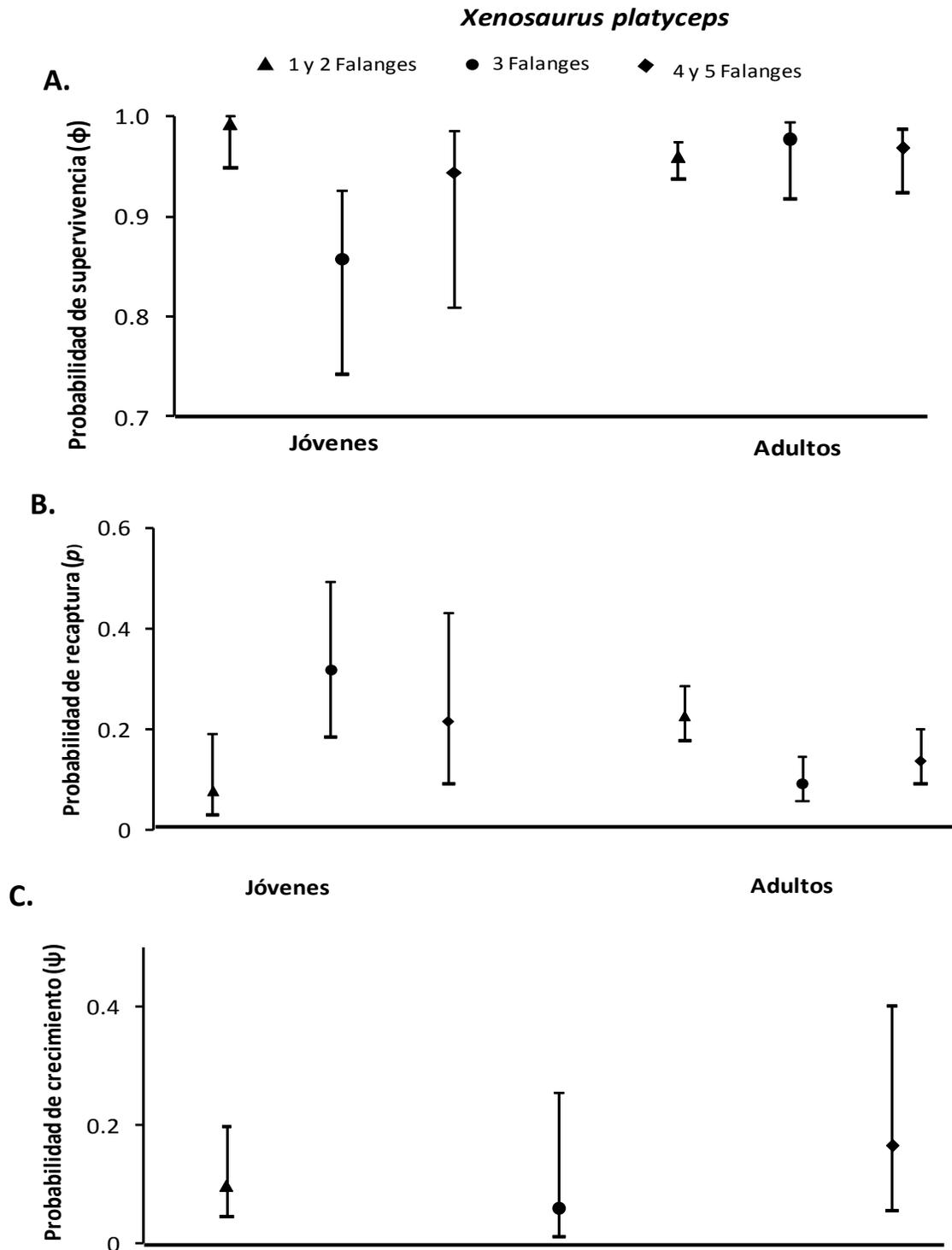


Figura 13. Promedios mensuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Xenosaurus platyceps*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura y (C) probabilidad de crecimiento. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.4. *Sceloporus mucronatus*

En esta especie el modelo más verosímil fue $\phi(E) p(F) \psi(C)$, que señala que la probabilidad de supervivencia es diferente entre clases de estadio, la probabilidad de recaptura es distinta entre categorías de falanges cortadas y la probabilidad de crecimiento es constante (sin ningún efecto del número de dedos cortados). Este modelo tuvo un apoyo relativo bastante alto en los datos ($w = 0.48$). Los dos siguientes modelos tuvieron relativamente bajo soporte: $\phi(E) p(A) \psi(C)$ con $w = 0.175$ y $\phi(E) p(C) \psi(C)$ con $w = 0.11$. Además, hay una diferencia real en el ajuste de estos dos últimos en comparación con el primer modelo, tal como lo indican sus valores de AIC ($\Delta AIC > 2$; tabla 18).

La probabilidad de supervivencia es distinta entre jóvenes y adultos tal como lo sugieren los tres mejores modelos (tabla 18). Los promedios ponderados indican que los adultos tienen mayor probabilidad de sobrevivir que los jóvenes, independientemente del número de dedos que son removidos. La ϕ de jóvenes oscila alrededor de 0.86, mientras que la ϕ de adultos lo hace alrededor de 0.93 (tabla 19; fig.14A). Evidentemente no existe un efecto negativo del corte de dedos sobre las probabilidades de supervivencia ni para jóvenes ni para adultos.

La probabilidad de recaptura parece variar en función del número de dedos que son cortados ($p(F)$). Remover más de dos falanges incrementa la probabilidad de recapturar a estas lagartijas tanto en jóvenes como en adultos (tabla 20, fig. 14B). Por ejemplo, la p de jóvenes con 1 ó 2 falanges cortadas es igual a 0.22, mientras que al remover 5 dedos, ésta se incrementa hasta 0.28. En los adultos ocurre el mismo fenómeno: la p de adultos con 1 ó 2 dedos cortados es igual a 0.21 y al remover 5 falanges aumenta también hasta 0.28 (tabla 20).

La probabilidad de crecimiento es claramente constante tal como lo indican los 3 mejores modelos ($\psi(C)$). En otras palabras, ψ no varía entre categorías de dedos cortados (fig. 14C). Los promedios ponderados de estas probabilidades de crecimiento difieren mínimamente entre categorías (entre 0.175 y 0.178; tabla 21).

Tabla 18. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus mucronatus* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (Δ AIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	Δ AIC	w
$\phi(E) p(F) \psi(C)$	2073.47	0.000	0.476
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	2075.47	2.003	0.175
$\phi(E) p(C) \psi(C)$	2076.45	2.983	0.107
$\phi(A)p(F) \psi(C)$	2078.41	4.935	0.040

Tabla 19. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus mucronatus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.857	0.759 - 0.920
Jóvenes 3 falanges cortadas	0.855	0.766 - 0.914
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.858	0.771 - 0.916
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.856	0.761 - 0.918
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.935	0.903 - 0.957
Adultos con 3 falanges cortadas	0.934	0.907 - 0.953
Adultos con 4 falanges cortadas	0.935	0.909 - 0.954
Adultos con 5 falanges cortadas	0.935	0.905 - 0.956

Tabla 20. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus mucronatus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.216	0.135 - 0.328
Jóvenes 3 falanges cortadas	0.316	0.241 - 0.403
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.263	0.205 - 0.332
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.279	0.198 - 0.378
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.214	0.143 - 0.307
Adultos con 3 falanges cortadas	0.314	0.259 - 0.375
Adultos con 4 falanges cortadas	0.262	0.221 - 0.307
Adultos con 5 falanges cortadas	0.279	0.214 - 0.355

Tabla 21. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus mucronatus*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.176	0.110 - 0.271
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.175	0.117 - 0.253
Jóvenes a adultos con 4 falanges cortadas	0.175	0.118 - 0.251
Jóvenes a adultos con 5 falanges cortadas	0.178	0.111 - 0.271

6.5. *Sceloporus grammicus*

El modelo con el mejor ajuste a los datos de *S. grammicus* indicó que la probabilidad de supervivencia y recaptura es distinta entre clases de estadio y la probabilidad de crecimiento es constante ($\phi(E) p(E) \psi(C)$; tabla 22). Sin embargo, este mejor modelo tiene un peso de sólo 0.15 y el ajuste de los siguientes 5 modelos difiere relativamente poco del mejor modelo (i.e., $\Delta AIC < 2$). Aún así, la incertidumbre recae en p , puesto que ϕ depende del estadio en los primeros cinco modelos y ψ es constante en los primeros tres. En contraste, p podría depender sólo del estadio ($p(E)$, $w = 0.15$) o tanto del estadio como del número de dedos cortados ($p(A)$, $w = 0.12$) o de la interacción entre estos dos factores ($p(S)$, $w = 0.10$; tabla 22).

La probabilidad de supervivencia difiere entre jóvenes y adultos, independientemente del número de falanges removidas, tal como señalan los primeros cinco modelos que mejor se ajustan a los datos. Los adultos tienen una probabilidad mayor de sobrevivir (0.95) en comparación con los jóvenes (0.91; tabla 23, fig. 15A) y este patrón no se ve afectado por el número de dedos cortados.

La variación en la probabilidad de recaptura depende primordialmente del estadio, de acuerdo con el mejor modelo ($p(E)$). Los promedios ponderados demuestran que los jóvenes son más recapturados que los adultos (e.g., jóvenes con 3, 4 ó 5 dedos cortados tienen una $p = 0.80$ mientras que adultos en la misma categoría tienen una $p = 0.51$; tabla 24, fig. 15B). No obstante, tanto el segundo modelo ($p(A)$) como los promedios ponderados indican que el número de falanges que son cortadas tienen también un ligero efecto: entre más dedos son cortados hay una leve (no significativa) disminución en la probabilidad de recaptura (fig.15B).

La probabilidad de crecer es simplemente constante y no depende del número de falanges cortadas, tal como se distingue en los tres mejores modelos ($\psi(C)$). Las lagartijas con 1 ó 2 falanges cortadas tienen una ψ de 0.50 y aquellas con 3, 4 ó 5 falanges cortadas una ψ de 0.52 (tabla 25; fig. 15C).

Tabla 22. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus grammicus* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (Δ AIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	Δ AIC	w
$\phi(E) p(E) \psi(C)$	2665.18	0.000	0.149
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	2665.60	0.420	0.120
$\phi(E) p(S) \psi(C)$	2665.86	0.685	0.105
$\phi(E) p(E) \psi(F)$	2666.35	1.172	0.083
$\phi(E) p(A) \psi(F)$	2666.62	1.444	0.072
$\phi(A) p(E) \psi(C)$	2666.70	1.524	0.069
$\phi(S) p(S) \psi(C)$	2667.50	2.325	0.046
$\phi(A) p(A) \psi(C)$	2667.5590	2.3800	0.0452
$\phi(S) p(E) \psi(C)$	2667.5951	2.4161	0.0443
$\phi(E) p(S) \psi(F)$	2667.7621	2.5831	0.0408
$\phi(A) p(S) \psi(C)$	2667.8755	2.6965	0.0385
$\phi(A) p(E) \psi(F)$	2667.9238	2.7448	0.0376
$\phi(S) p(A) \psi(C)$	2668.2837	3.1047	0.0314

Tabla 23. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus grammicus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.905	0.888 - 0.920
Jóvenes con 3, 4 y 5 falanges cortadas	0.906	0.888 - 0.922
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.949	0.940 - 0.957
Adultos con 3, 4 y 5 falanges cortadas	0.946	0.932 - 0.958

Tabla 24. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus grammicus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.852	0.621 - 0.953
Jóvenes con 3, 4 y 5 falanges cortadas	0.795	0.588 - 0.913
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.538	0.483 - 0.593
Adultos con 3, 4 y 5 falanges cortadas	0.510	0.430 - 0.589

Tabla 25. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus grammicus*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.503	0.422 - 0.585
Jóvenes con 3, 4 y 5 falanges cortadas	0.521	0.438 - 0.603

Sceloporus grammicus

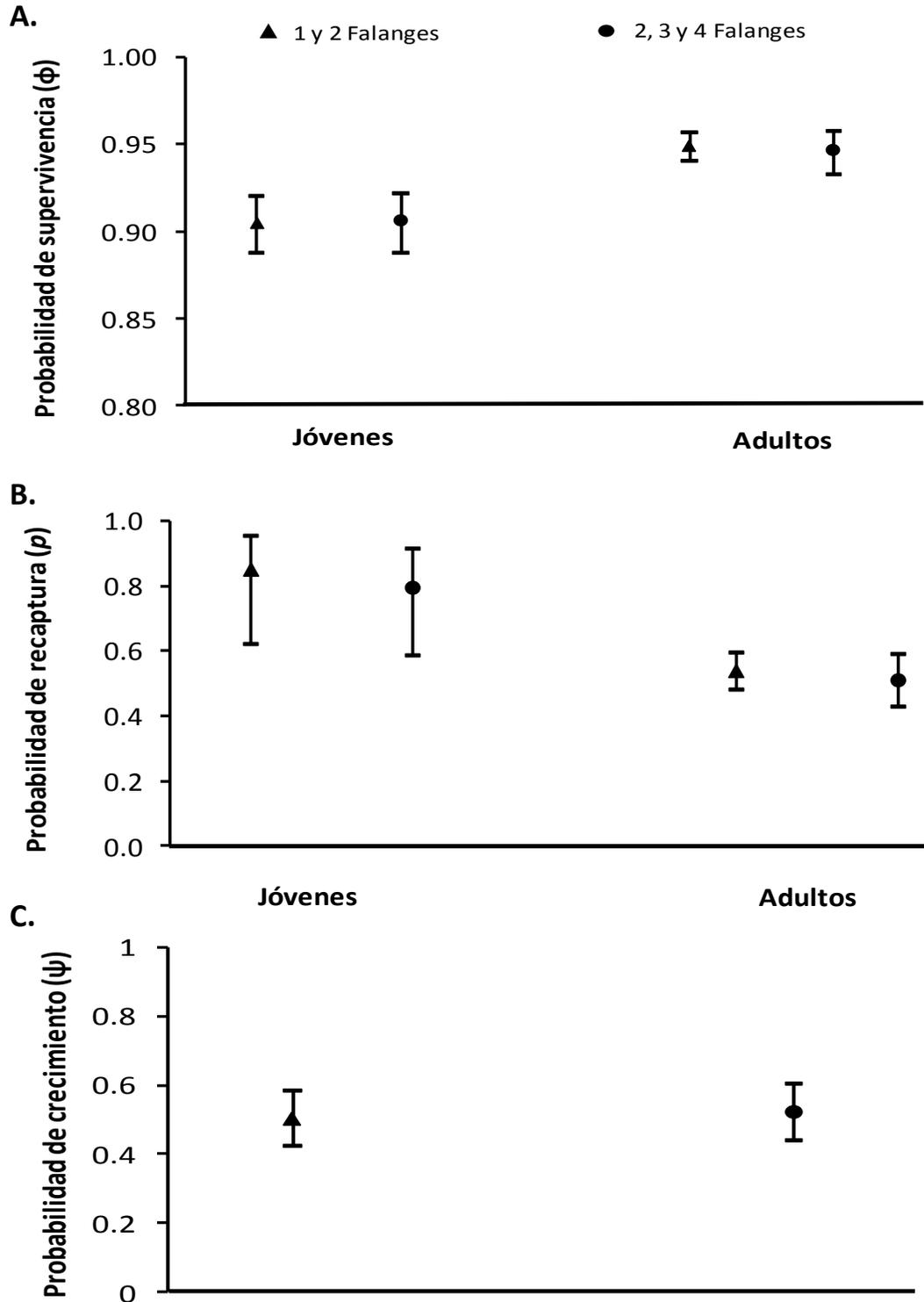


Figura 15. Promedios mensuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus grammicus*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura y (C) probabilidad de crecimiento. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.6. *Sceloporus anahuacus*

El modelo que mejor se ajusta a los datos de esta especie ($\phi(E) p(E) \psi(C)$; tabla 26) indica que las probabilidades de supervivencia y recaptura están afectadas por la clase de estadio, mientras que la probabilidad de crecimiento es constante. Este modelo tuvo un apoyo relativo de 0.23. Los siguientes modelos con alto ajuste para *S. anahuacus* ($\Delta AIC < 2$) demuestran que la incertidumbre se debe a p , puesto que también podría verse afectada por el estadio y por el número de dedos cortados ($p(A)$) así como por su interacción ($p(S)$). ϕ está determinada sólo por el estadio en los primeros tres modelos y ψ es constante en los primeros seis modelos (tabla 26).

La supervivencia depende claramente del estadio ontogenético de acuerdo con los primeros tres modelos ($\phi(E)$; tabla 26). Las lagartijas adultas tienen mayor probabilidad de supervivencia que las jóvenes. Por ejemplo, los adultos con 6 falanges cortadas tienen una $\phi = 0.92$ mientras que los jóvenes en la misma categoría de falanges cortadas tienen una $\phi = 0.865$ (tabla 27, fig. 16A).

Los resultados indican que el escenario más verosímil es que la probabilidad de recaptura es dependiente de la clase de estadio en la que se encuentran las lagartijas ($p(E)$). Los jóvenes tienen mayor probabilidad de recaptura en comparación con los adultos (i.e., la p de jóvenes varía entre 0.225 y 0.325, mientras que la de los adultos lo hace entre 0.135 y 0.21; tabla 28; fig. 16B). Existe un poco de incertidumbre con respecto a este parámetro. Aparentemente, hay un ligero efecto del corte de dedos: la probabilidad de recapturar a un organismo joven o adulto de esta especie se incrementa levemente al aumentar las falanges removidas, aunque disminuye una vez más al remover seis falanges. Sin embargo, este efecto no alcanza a ser significativo tal como lo demuestran los intervalos de confianza de los promedios ponderados (fig. 16B).

La probabilidad de crecimiento es claramente constante para todos los modelos de mayor ajuste a los datos de *S. anahuacus* ($\psi(C)$). En otras palabras, ψ no es afectada por el número de falanges cortadas como lo demuestran la completa superposición de los intervalos de confianza de este parámetro calculados para todas las categorías de dedos cortados (tabla 29, fig. 16C).

Tabla 26. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus anahuacus* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (ΔAIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi(E) p(E) \psi(C)$	2157.56	0.000	0.233
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	2158.65	1.092	0.135
$\phi(E) p(S) \psi(C)$	2159.22	1.663	0.101
$\phi(A) p(A) \psi(C)$	2159.42	1.862	0.092
$\phi(A) p(E) \psi(C)$	2160.01	2.442	0.069
$\phi(A) p(S) \psi(C)$	2160.34	2.784	0.058
$\phi(E) p(E) \psi(F)$	2160.47	2.913	0.054
$\phi(E) p(C) \psi(C)$	2160.79	3.235	0.046

Tabla 27. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus anahuacus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.809	0.656 - 0.904
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.819	0.731 - 0.883
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.829	0.761 - 0.881
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.837	0.762 - 0.892
Jóvenes con 6 falanges cortadas	0.865	0.621 - 0.961
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.901	0.869 - 0.927
Adultos con 3 falanges cortadas	0.903	0.875 - 0.925
Adultos con 4 falanges cortadas	0.906	0.876 - 0.930
Adultos con 5 falanges cortadas	0.911	0.872 - 0.939
Adultos con 6 falanges cortadas	0.924	0.780 - 0.976

Tabla 28. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus anahuacus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.245	0.096 - 0.498
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.273	0.152 - 0.441
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.297	0.178 - 0.452
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.325	0.179 - 0.515
Jóvenes con 6 falanges cortadas	0.225	0.089 - 0.462
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.178	0.133 - 0.235
Adultos con 3 falanges cortadas	0.181	0.141 - 0.230
Adultos con 4 falanges cortadas	0.176	0.131 - 0.231
Adultos con 5 falanges cortadas	0.210	0.143 - 0.298
Adultos con 6 falanges cortadas	0.135	0.053 - 0.304

Tabla 29. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus anahuacus*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.350	0.145 - 0.629
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.321	0.211 - 0.455
Jóvenes a adultos con 4 falanges cortadas	0.310	0.211 - 0.429
Jóvenes a adultos con 5 falanges cortadas	0.330	0.212 - 0.473
Jóvenes a adultos con 6 falanges cortadas	0.297	0.145 - 0.629

Sceloporus anahuacus

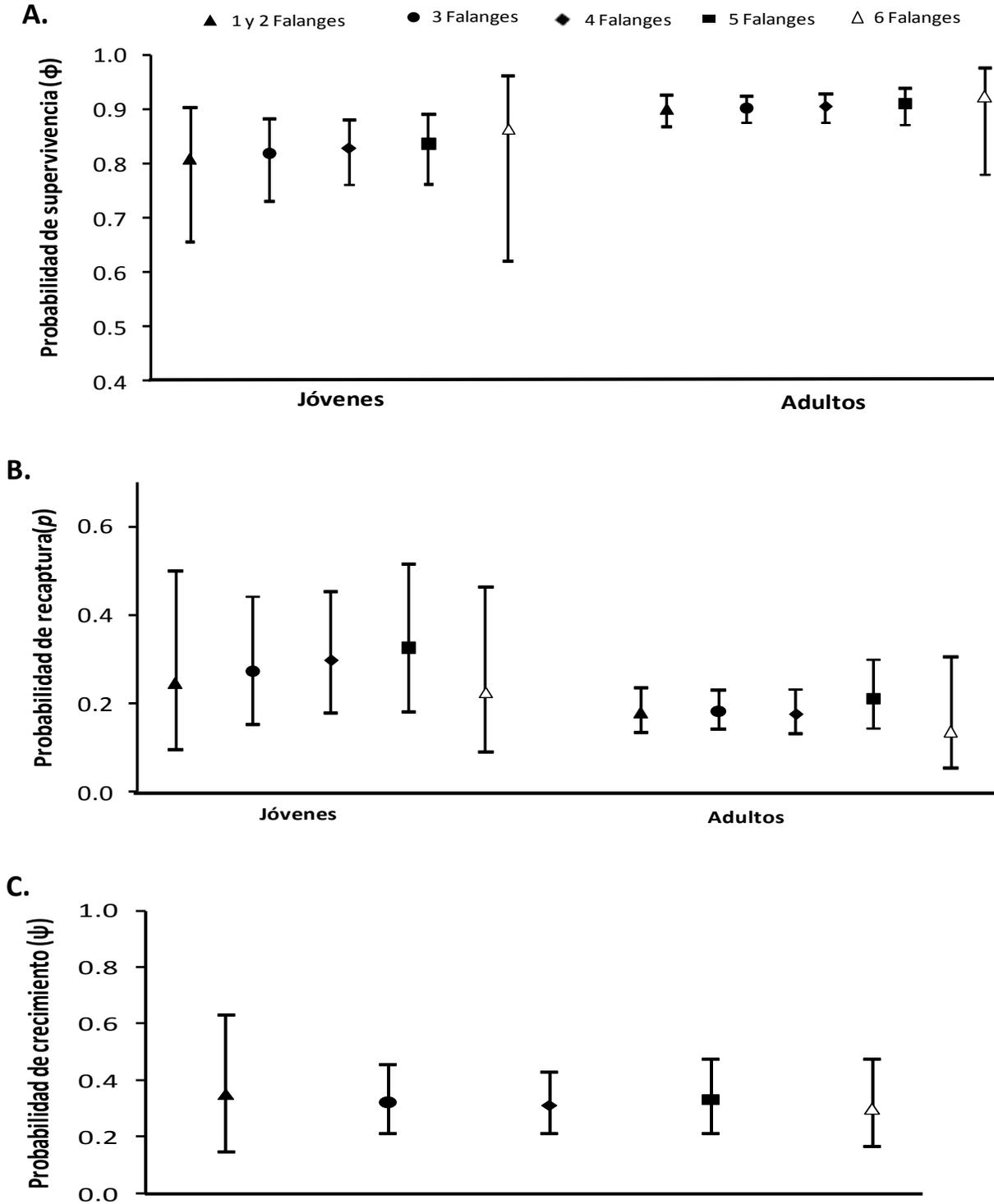


Figura 16. Promedios mensuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus anahuacus*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura y (C) probabilidad de crecimiento. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.7. *Sceloporus graciosus*

El modelo más verosímil para los datos de *S. graciosus* sugiere que las tasas de supervivencia, recaptura y crecimiento son constantes ($\phi(C)$ $p(C)$ $\psi(C)$; $w = 0.12$). Existe incertidumbre en los siguientes dos modelos solamente en la probabilidad de recaptura. El segundo mejor modelo que se ajusta a los datos ($\phi(C)$ $p(F)$ $\psi(C)$; $w = 0.12$) indica que p es afectada por el número de falanges cortadas. El tercer modelo sugiere que la probabilidad de recaptura es afectada por la interacción entre la clase de estadio y el número de dedos cortados ($\phi(C)$ $p(S)$ $\psi(C)$; $w = 0.10$; tabla 30).

La probabilidad de supervivencia es claramente constante de acuerdo con los cinco mejores modelos ($\phi(C)$, tabla 30). Todas las lagartijas de *S. graciosus* tienen una probabilidad de supervivencia alrededor de 0.46 (tabla 31; figura 17A).

El mejor modelo señala que la probabilidad de recaptura es constante ($w = 0.12$; tabla 30). Sin embargo, con los datos disponibles para esta especie, MARK no pudo calcular este parámetro de manera confiable, tal como lo indican los amplios intervalos de confianza para los jóvenes (tabla 32, fig. 17B). Esta falta de precisión también se refleja en el siguiente mejor modelo, que tiene un apoyo relativo similar al primero ($w = 0.12$) y que indica que la probabilidad de recaptura es afectada por el número de falanges cortadas ($\phi(F)$; tabla 30). Aún más, el tercer mejor modelo también tiene un apoyo prácticamente similar a los anteriores ($w = 0.10$) y sugiere que la probabilidad de recaptura disminuye en los jóvenes cuando se les cortan más de 2 dedos, mientras que por el contrario en los adultos incrementa la probabilidad de recapturarlos al cortar más de 2 falanges (i.e., hay una aparente interacción entre el estadio y el número de dedos cortados; tabla 32, fig. 17B). No obstante, estos efectos no parecen ser significativos y esto se debe a la falta de precisión en la estimación de este parámetro.

La probabilidad de crecimiento parece ser constante ($\psi(C)$) y, por lo tanto, no afectada por incrementos en el corte de dedos. Sin embargo, el programa MARK, y por lo tanto los procedimientos de máxima verosimilitud, no pudieron estimar los intervalos de confianza de ψ , lo que indica que este parámetro simplemente no es estimable con los datos disponibles.

Tabla 30. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus graciosus* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (Δ AIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelo	AIC	Δ AIC	w
$\phi(C) p(C) \psi(C)$	882.92	0.000	0.124
$\phi(C) p(F) \psi(C)$	882.94	0.024	0.123
$\phi(C) p(S) \psi(C)$	883.35	0.433	0.100
$\phi(C) p(E) \psi(C)$	883.61	0.694	0.088
$\phi(C) p(A) \psi(C)$	884.09	1.168	0.069
$\phi(F) p(C) \psi(C)$	884.53	1.615	0.055
$\phi(E) p(C) \psi(C)$	884.92	2.002	0.046
$\phi(F) p(F) \psi(C)$	884.92	2.003	0.046
$\phi(E) p(F) \psi(C)$	884.94	2.026	0.045
$\phi(F) p(E) \psi(C)$	885.24	2.317	0.039
$\phi(E) p(S) \psi(C)$	885.28	2.366	0.038
$\phi(F) p(S) \psi(C)$	885.30	2.377	0.038
$\phi(E) p(E) \psi(C)$	885.54	2.623	0.033
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	886.04	3.122	0.026

Tabla 31. Tasas de supervivencia anual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus graciosus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.456	0.396 - 0.518
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.4655	0.372 - 0.561
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.452	0.401 - 0.505
Adultos con 3 falanges cortadas	0.461	0.376 - 0.549

Tabla 32. Tasas de recaptura anual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus graciosus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.558	0.140 - 0.908
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.543	0.064 - 0.954
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.732	0.627 - 0.816
Adultos con 3 falanges cortadas	0.815	0.561 - 0.938

Sceloporus graciosus

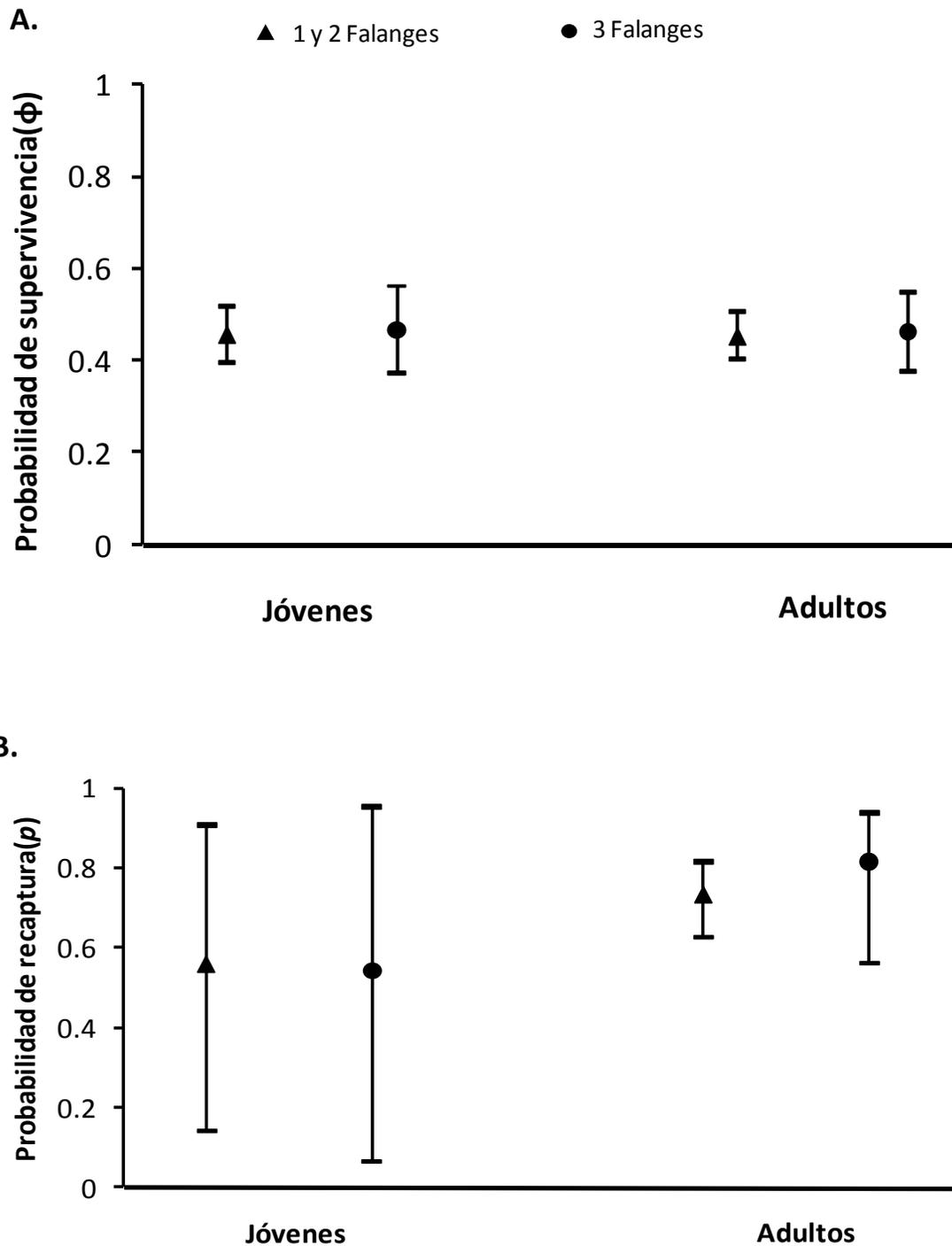


Figura 17. Promedios anuales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Sceloporus graciosus*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

6.8. *Anolis nebulosus*

El mejor modelo para esta especie ($\phi(E) p(C) \psi(C)$, $w = 0.275$; tabla 33) señala que la probabilidad de supervivencia es afectada por la clase de estadio, mientras que las probabilidades de recaptura y de crecimiento son constantes. Sin embargo, el segundo mejor modelo que se ajusta a los datos también tienen un peso considerable ($\phi(E) p(E) \psi(C)$, $w = 0.23$) y sugiere que también la p está afectada por la clase de estadio. El tercer mejor modelo ($\phi(C) p(C) \psi(C)$, $w = 0.17$) indica que todos los parámetros de interés (ϕ , p y ψ) son constantes. Cabe destacar que el único modelo que sugiere un efecto del corte de dedos sobre uno de los parámetros analizados (sobre p) tiene un apoyo muy bajo (i.e., es el quinto mejor modelo con $w = 0.04$).

La probabilidad de supervivencia para las lagartijas jóvenes es ligeramente mayor en comparación con los adultos (la ϕ de jóvenes varía entre 0.72 y 0.73 y la de adultos entre 0.66 y 0.67; tabla 34). Es decir, hay un efecto de la clase de estadio, efecto que es apoyado por el primero y segundo mejores modelos ($\phi(E)$, fig. 18A)). El tercer mejor modelo sugiere que ϕ es simplemente constante, y este posible escenario se refleja en el alto grado de superposición de los intervalos de confianza de la ϕ de jóvenes y adultos (tabla 34; fig 18A).

La probabilidad de recaptura en el primer y tercer modelos es constante entre clases de estadio y categorías de falanges cortadas (tabla 33; fig.18B). Realmente existe poca incertidumbre ya que el segundo modelo más verosímil sugiere que la p está influida por las clases de estadio. Los promedios ponderados indican esta pequeña diferencia (i.e., la probabilidad de recaptura de jóvenes es ligeramente menor que la de los adultos; tabla 35, fig. 18B).

La probabilidad de crecimiento es claramente constante para los mejores modelos con mayor ajuste. Es decir no hay un efecto significativo de las categorías de dedos cortados. La ψ de todas las categorías oscila alrededor de 0.20 (tabla 36, fig. 18C).

Tabla 33. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Anolis nebulosus* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (Δ AIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	Δ AIC	w
$\phi(E) p(C) \psi(C)$	1772.18	0.000	0.275
$\phi(E) p(E) \psi(C)$	1772.53	0.354	0.230
$\phi(C) p(C) \psi(C)$	1773.09	0.907	0.174
$\phi(C) p(E) \psi(C)$	1775.05	2.867	0.065
$\phi(E) p(A) \psi(C)$	1775.68	3.504	0.043

Tabla 34. Tasas de supervivencia mensual (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Anolis nebulosus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.733	0.631 - 0.816
Jóvenes con 3 falanges cortadas	0.732	0.633 - 0.812
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.730	0.631 - 0.812
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.731	0.629 - 0.813
Jóvenes con 6 falanges cortadas	0.723	0.499 - 0.873
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.669	0.600 - 0.731
Adultos con 2 falanges cortadas	0.666	0.602 - 0.725
Adultos con 3 falanges cortadas	0.664	0.597 - 0.725
Adultos con 4 falanges cortadas	0.666	0.596 - 0.729
Adultos con 5 falanges cortadas	0.657	0.443 - 0.822
Adultos con 6 falanges cortadas	0.669	0.600 - 0.731

Tabla 35. Tasas de recaptura mensual (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Anolis nebulosus*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Jóvenes con 1 y 2 falanges cortadas	0.339	0.232 - 0.466
Jóvenes 3 falanges cortadas	0.359	0.267 - 0.462
Jóvenes con 4 falanges cortadas	0.356	0.266 - 0.456
Jóvenes con 5 falanges cortadas	0.359	0.261 - 0.469
Jóvenes con 6 falanges cortadas	0.335	0.191 - 0.517
Adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.370	0.274 - 0.477
Adultos con 2 falanges cortadas	0.391	0.311 - 0.477
Adultos con 3 falanges cortadas	0.388	0.310 - 0.472
Adultos con 4 falanges cortadas	0.391	0.303 - 0.488
Adultos con 5 falanges cortadas	0.366	0.219 - 0.542
Adultos con 6 falanges cortadas	0.370	0.274 - 0.477

Tabla 36. Tasas de crecimiento mensual (ψ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Anolis nebulosus*. Se muestran las estimaciones para el número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%).

Categorías	Promedio ponderado de ψ	Intervalos de confianza
Jóvenes a adultos con 1 y 2 falanges cortadas	0.195	0.117 - 0.305
Jóvenes a adultos con 3 falanges cortadas	0.202	0.135 - 0.292
Jóvenes a adultos con 4 falanges cortadas	0.200	0.133- 0.289
Jóvenes a adultos con 5 falanges cortadas	0.204	0.129 - 0.207
Jóvenes a adultos con 6 falanges cortadas	0.226	0.065 - 0.550

6.9. *Anolis mariarum*

El mejor modelo que se ajusta a los datos indica que la probabilidad de supervivencia es constante y la probabilidad de recaptura está afectada por el número de falanges cortadas ($\phi(C) p(F)$, tabla 37). El segundo mejor modelo ($\phi(F) p(F)$) indica que tanto la probabilidad de supervivencia como la de recaptura son afectadas por el número de falanges cortadas. El ajuste de estos dos modelos no alcanza a ser distinto ($\Delta AIC = 1.43$), sin embargo, el primero tiene dos veces más apoyo que el segundo ($w = 0.48$ y 0.23 , respectivamente).

Los intervalos de confianza de los promedios ponderados de la supervivencia sugieren fuertemente que este parámetro no es estadísticamente distinto entre los organismos a los que se les cortan 2 dedos y aquellos a los que se les remueven más de 2. La diferencia entre categorías de dedos cortados sugerida por el segundo mejor modelo es mínima: los individuos con 2 falanges cortadas tienen una ϕ de 0.78 en comparación con las lagartijas con 3 ó 4 falanges cortadas para las que ϕ es igual a 0.76 (tabla 38; fig. 19A).

La probabilidad de recaptura parece verse impactada por el número de dedos cortados, entre mas dedos se cortan menor es la probabilidad de recapturar a estas lagartijas. La p de individuos con 2 falanges cortadas es de 0.82 y para las lagartijas con 3 y 4 dedos cortados es de 0.70 (tabla 39; fig.19B).

Tabla 37. Modelos que resultaron en el mejor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de *Anolis mariarum* de acuerdo con el programa MARK. Para cada modelo se presenta: (1) el criterio de información de Akaike (AIC), (2) la diferencia en el valor de AIC entre el mejor modelo (i.e., el primer modelo de la lista) y todos los demás (ΔAIC) y (3) el peso normalizado Akaike de cada modelo (w). Las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (p) y crecimiento (ψ) pueden verse afectadas por: las clases de estadio (E), el número de falanges cortadas (F), tanto por las clases de estadio como por el número de falanges cortadas (A), tanto por las clases de estadio, por el número de falanges cortadas y por la interacción entre estos dos factores (S) y finalmente, pueden no ser afectadas por ninguno de los factores anteriores y ser simplemente constantes (C).

Modelos	AIC	ΔAIC	w
$\phi(C) p(F)$	406.30	0.000	0.476
$\phi(F) p(F)$	407.73	1.426	0.233
$\phi(C) p(C)$	408.37	2.067	0.169
$\phi(F) p(C)$	409.04	2.7381	0.121

Tabla 38. Tasas de supervivencia semestral (ϕ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Anolis mariarum*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de ϕ	Intervalos de confianza
Individuos con 2 falanges cortadas	0.784	0.675 - 0.864
individuos con 3 y 4 falanges cortadas	0.761	0.690 - 0.820

Tabla 39. Tasas de recaptura semestral (p) estimadas a partir de los promedios ponderados por el peso relativo de cada modelo en los datos de marcaje y recaptura de *Anolis mariarum*. Se muestran las estimaciones para cada clase de estadio (jóvenes y adultos) con respecto al número de falanges que fueron cortadas, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Categorías	Promedio ponderado de p	Intervalos de confianza
Individuos con 2 falanges cortadas	0.825	0.607 - 0.935
individuos con 3 y 4 falanges cortadas	0.700	0.587 - 0.793

Anolis mariarum

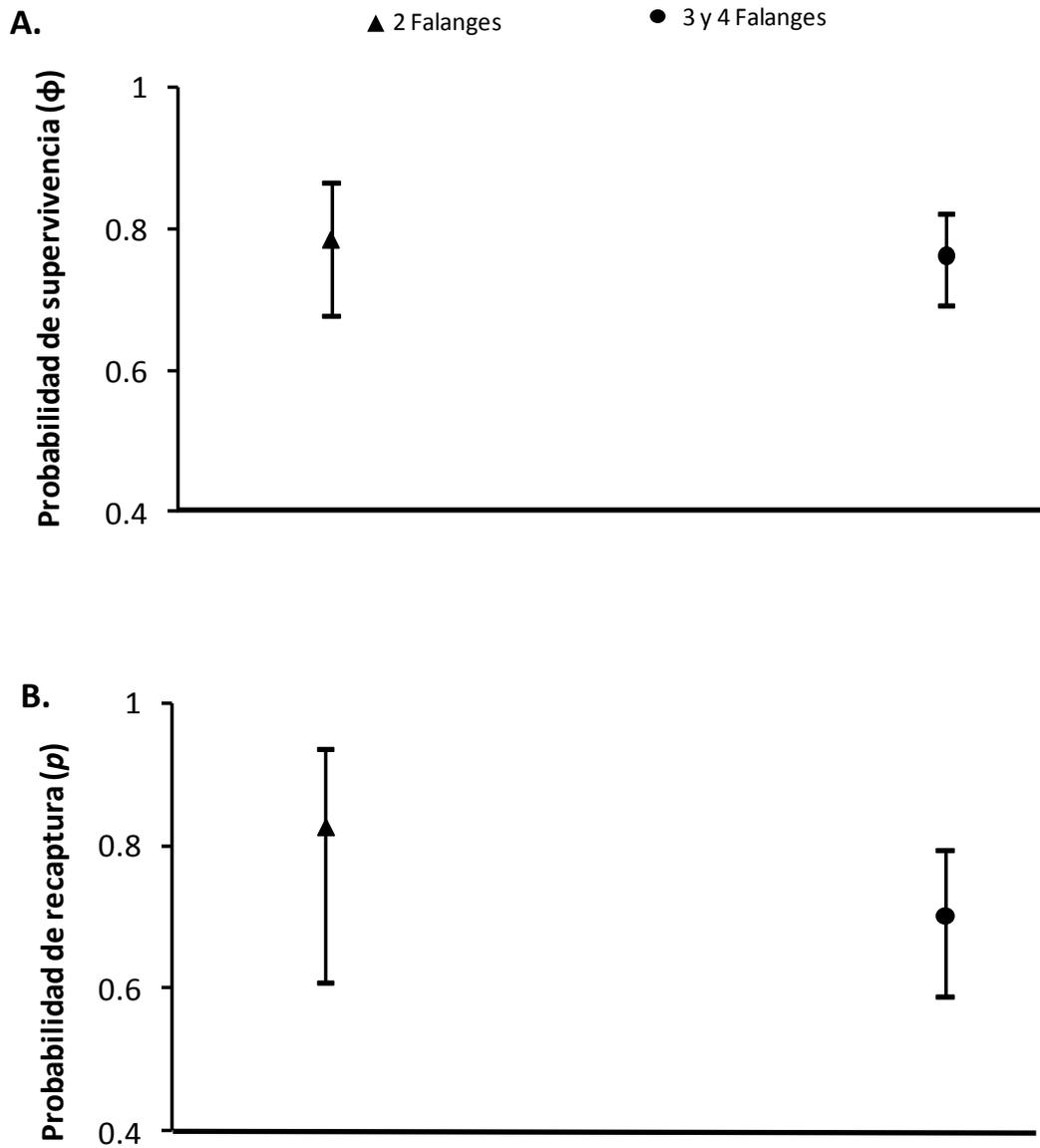


Figura 19. Promedios semestrales de los parámetros de interés ponderados por el peso relativo de cada modelo ajustado a los datos de marcaje y recaptura de *Anolis mariarum*. (A) Probabilidad de supervivencia, (B) probabilidad de recaptura. Las barras denotan intervalos de confianza (95%).

Tabla 40. Resumen de los distintos estilos de vida, de los modelos de mejor ajuste a los datos de marca y recaptura y de los efectos de incrementar el número de falanges cortadas sobre las probabilidades de supervivencia (ϕ), recaptura (ρ) y crecimiento (ψ) de las diferentes especies estudiadas.

Especie	Estilo de vida	Modelos de mejor ajuste	Efecto del corte de falanges sobre ϕ	Efecto del corte de falanges sobre ρ	Efecto del corte de falanges sobre ψ
<i>Xenosaurus grandis</i>	Saxícola	$\phi(E) \rho(F) \psi(C)$ $\phi(A) \rho(C) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(F) \psi(C)$	Disminuye a partir de 5 a 6 falanges cortadas en jóvenes y adultos	Disminuye a partir de 5 a 6 falanges cortadas en jóvenes y adultos	No hay efecto
<i>Xenosaurus sp.</i>	Saxícola	$\phi(C) \rho(C) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(F) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(E) \psi(C)$	No hay efecto	La diferencia no alcanza a ser significativa ²	No hay efecto
<i>Xenosaurus platyceps</i>	Saxícola	$\phi(S) \rho(S) \psi(F)$ $\phi(S) \rho(S) \psi(C)$	En jóvenes disminuye a partir de 3 falanges cortadas	En jóvenes aumenta y en adultos disminuye; en ambos a partir de 3 falanges cortadas	La diferencia no alcanza a ser significativa
<i>Sceloporus mucronatus</i>	Saxícola	$\phi(E) \rho(F) \psi(C)$	No hay efecto	Aumenta en jóvenes y adultos a partir de 2 falanges cortadas	No hay efecto
<i>Sceloporus grammicus</i>	Terrestre	$\phi(E) \rho(E) \psi(C)$ $\phi(E) \rho(A) \psi(C)$ $\phi(E) \rho(S) \psi(C)$	No hay efecto	La diferencia no alcanza a ser significativa	No hay efecto
<i>Sceloporus anahuacus</i>	Terrestre	$\phi(E) \rho(E) \psi(C)$ $\phi(E) \rho(A) \psi(C)$ $\phi(E) \rho(S) \psi(C)$	No hay efecto	La diferencia no alcanza a ser significativa	No hay efecto
<i>Sceloporus graciosus</i>	Terrestre	$\phi(C) \rho(C) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(F) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(S) \psi(C)$	No hay efecto	La diferencia no alcanza a ser significativa	-----
<i>Anolis nebulosus</i>	Arborícola	$\phi(E) \rho(C) \psi(C)$ $\phi(E) \rho(E) \psi(C)$ $\phi(C) \rho(C) \psi(C)$	No hay efecto	No hay efecto	No hay efecto
<i>Anolis mariarum</i>	Arborícola	$\phi(C) \rho(F)$ $\phi(F) \rho(F)$	La diferencia no alcanza a ser significativa	Disminuye a partir de 3 y 4 falanges cortadas	-----

² Se refiere a que a pesar de que alguno de los modelos con ajuste considerable sugieren un efecto del corte de falanges, la amplitud de los intervalos de confianza de los estimadores (promedios ponderados) no permite que las diferencias sean estadísticamente significativas.

7. DISCUSIÓN

La ectomización de falanges ha sido una técnica de marcaje ampliamente utilizada en estudios ecológicos de lagartijas (e.g., Ballinger et al., 1995; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Lemos-Espinal et al., 2003; Zúñiga-Vega et al., 2005; Rojas-González et al., 2008). Sin embargo, la evaluación de los efectos negativos del corte de dedos sobre las tasas vitales de estos organismos es de gran importancia, puesto que este tipo de marcaje puede afectar directamente las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento y, en consecuencia, sesgar las estimaciones de cualquier parámetro poblacional de interés (Borges-Landáez y Shine, 2003). Este trabajo representa una importante aproximación al problema, al explorar matemáticamente el posible impacto de remover varias falanges en comparación con la remoción de únicamente uno o dos. Estrictamente, no fue posible conocer si el corte de falanges carece absolutamente de efectos adversos, puesto que no se compararon individuos que sufrieron remoción de dedos (aunque fuera sólo un dedo) con otros marcados a través de técnicas menos agresivas. Solamente se evaluaron las consecuencias de incrementar el número de falanges que son removidas, utilizando datos recolectados de diversas especies de lagartijas que exhiben una interesante gama de hábitos y conductas.

Los resultados obtenidos son bastante notables. Los efectos negativos que intuitivamente podrían esperarse no parecen ser tan claros ni tan comunes. En esta discusión se enfatizan los patrones más interesantes y para ello, está estructurada de acuerdo con las preguntas que le dieron dirección a esta investigación.

7.1. ¿LAS TASAS DE SUPERVIVENCIA, RECAPTURA Y CRECIMIENTO DISMINUYEN CONFORME SE AUMENTA EL NÚMERO DE DEDOS CORTADOS?

La primera hipótesis de este trabajo suponía que la ectomización de falanges tendría efectos negativos sobre las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento de las especies estudiadas. Se esperaba entonces que la probabilidad de supervivencia disminuyera entre más dedos son cortados. La pérdida de falanges puede implicarles a las lagartijas menor movilidad o disminución de la velocidad de carrera, poca agilidad para escapar de sus depredadores, pérdida de su capacidad para defender y/o establecer territorios, problemas en la adhesión a las superficies (para especies arborícolas y saxícolas) y baja habilidad para capturar a sus presas (Hudson, 1996; Autumn et al., 2000; Bloch e Irschick, 2004). Además la herida que se les infringe puede provocar infecciones severas (aunque esto último no se ha documentado en lagartijas sino solamente en anuros; Golay y Durrer, 1994). Este tipo de efectos negativos del corte de dedos sobre características que afectan la supervivencia de lagartijas se ha documentado solamente en *Anolis carolinensis* (Bloch e Irschick, 2004). En contraste, existen comparativamente más estudios con otros grupos de vertebrados, como los anfibios anuros, que han confirmado

la disminución de la supervivencia debida a la ectomización de falanges (*Bufo fowleri*, *Crinia signifera* y *Hyla labialis*, McCarthy y Parris, 2004; *H. cinerea*, Waddle et al., 2008).

Teóricamente, la probabilidad de recaptura puede verse afectada de dos distintas formas cuando se cortan más falanges: o se incrementa o disminuye. La probabilidad de volver a ver a un animal al cortar más falanges puede aumentar porque deben moverse más para conseguir alimento debido a que su habilidad para capturar a su presa y a que su agilidad para moverse es menor. Asimismo, las disminuciones en la locomoción y el desempeño pueden generar que estos organismos pierdan habilidad para esconderse o refugiarse, lo que también incrementa la probabilidad de capturarlos. Alternativamente, el corte de dedos puede disminuir la tasa de recaptura, puesto que si pierden movilidad y simplemente permanecen más tiempo en sus refugios, la probabilidad de ser vistas y recapturadas es menor.

Al ectomizar falanges, la probabilidad de crecimiento puede disminuir por muchos factores, todos ellos relacionados con los costos que implican la pérdida de falanges. Por ejemplo, la energía invertida en sanar las heridas del corte, podría destinarse al metabolismo y la termorregulación (Golay y Durrer, 1994; Davis y Ovaska, 2001). La disminución en la locomoción y el desempeño ocasionada por la pérdida de dedos, podría disminuir la tasa de ingesta alimenticia, lo que a su vez provoca bajas tasas de crecimiento corporal. Adicionalmente, la disminución en la probabilidad de crecimiento puede deberse a la pérdida de apetito o a una menor habilidad para capturar a sus presas debido al estrés ocasionado por el corte de falanges (Gelder y Strijbosch, 1996.)

Por todas las razones anteriores, se esperaba que los modelos con mejor ajuste, al menos para la mayoría de las especies, fueran aquellos en los que las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento dependieran del número de falanges cortadas (i.e., los modelos con efectos F o A en al menos alguno de los tres parámetros). Los resultados indican que este tipo de modelos no fueron los que comúnmente representan mejor los datos de marcaje y recaptura (tabla 40). A continuación, se discuten una a una las tasas vitales estudiadas con respecto a la primera hipótesis de trabajo.

7.1.1. Probabilidad de supervivencia

La probabilidad de supervivencia no fue una de las más afectadas por incrementos en el número de falanges cortadas. Los modelos de mayor ajuste para 7 de las 9 especies (*Anolis mariarum*, *A. nebulosus*, *Sceloporus graciosus*, *S. mucronatus*, *S. grammicus*, *S. anahuacus* y *Xenosaurus sp.*) muestran que esta tasa vital es simplemente constante o depende del estadio ontogenético. De hecho, el efecto de la clase de estadio fue el más

común, lo cual tiene absoluto sentido biológico: los jóvenes sufren una probabilidad de morir distinta a la que experimentan los adultos.

Algunos estudios previos muestran también que no hay efectos negativos en la probabilidad de supervivencia de lagartijas causados por el corte de dedos. Aparentemente, la ectomización de falanges no afecta la velocidad de carrera, la habilidad de adhesión y las velocidades máximas de *Sceloporus merriami*, *Hemidactylus turcicus* y *Eulamprus quoyii* (Huey et al., 1990; Paulissen y Meyer, 2000; Borges-Landáez y Shine, 2003). Un dato relevante es que para algunos anfibios anuros, algunos investigadores han documentado que la remoción de falanges no tiene un efecto negativo sobre la probabilidad de supervivencia (Standaert, 1957; Liner et al., 2007).

La única especie que sufre un claro efecto del corte de falanges sobre la probabilidad de supervivencia fue *Xenosaurus platyceps*, y particularmente sobre el estadio jóvenes. Al remover más de 2 dedos, disminuye notoriamente la probabilidad de que los jóvenes sobrevivan. Este impacto podría resultar de diversos escenarios: disminución en la movilidad, en la capacidad de obtener alimento, en la habilidad para evadir la depredación, etc. Evidentemente estos efectos no parecen ocurrir en los adultos. Diversos estudios han documentado que las lagartijas adultas son más resistentes que aquellas en estadios tempranos de desarrollo (Esparza, 2006). Sin embargo, no existen estudios que comparen la resistencia y el desempeño entre jóvenes y adultos de especies del género *Xenosaurus*.

Adicionalmente, la probabilidad de supervivencia de otra de las especies estudiadas del género *Xenosaurus*, *X. grandis*, disminuye levemente entre más falanges son cortadas. Este efecto negativo es mucho más notorio al cortar más de cuatro dedos. Posiblemente, tanto los jóvenes como los adultos a los que se les remueven 5 dedos o más resultan tan dañados que son poco capaces de sobrevivir. Sin embargo, este escenario tiene una debilidad matemática: los intervalos de confianza de la supervivencia de organismos con más de cuatro falanges cortadas son muy amplios (ver fig. 11) y, por lo tanto, estas estimaciones son poco precisas. En resumen, la existencia de un efecto negativo sobre la probabilidad de sobrevivir de *X. grandis* no es un hecho totalmente demostrado con los datos disponibles.

Hasta la fecha, no existen estudios con lagartijas en donde se muestre estrictamente que la probabilidad de supervivencia se vea afectada por el corte de falanges. Solamente un trabajo con *Anolis carolinensis* documenta una baja capacidad de adhesión en individuos a los que se les remueven los dedos, y sugieren como consecuencia afectaciones en su supervivencia (Bloch e Irschick, 2004). Sin embargo, investigaciones llevadas a cabo con anfibios anuros y salamandras, muestran que la tasa de supervivencia disminuye al

remover falanges (anuros: *Bufo fowleri*, *Crinia signifera* y *Hyla labialis*, Parris y McCarthy, 2004; *H. cinerea*, Waddle et al., 2008. Salamandras: *Plethodon vehiculum*, Davis y Ovaska, 2001; *Ambystoma jeffersonianum*, McCarthy et al., 2009).

7.1.2. Probabilidad de recaptura

La probabilidad de recaptura es el parámetro que más se afectó por el corte de falanges. En 4 de las 9 especies estudiadas (*X. grandis*, *X. platyceps*, *S. mucronatus* y *A. mariarum*) se observó un claro efecto de la remoción de dedos sobre la tasa a la cual se recaptura a los organismos.

En *X. grandis* y *A. mariarum* existe una marcada disminución de p conforme se cortan más falanges. Este impacto negativo ocurre tanto en jóvenes como en adultos de *X. grandis*. Es probable que esta disminución en la probabilidad de volver a ver un animal se deba a reducciones en la movilidad, aunque ambas especies tengan distintos hábitos (*X. grandis* es saxícola y *A. mariarum* es arborícola), lo que a su vez genera decrementos en los niveles de actividad.

Por otro lado, en *Sceloporus mucronatus* al cortar más dedos se incrementa la probabilidad de recaptura en vez de disminuirla, tanto para jóvenes como para adultos. El efecto del corte de falanges en esta especie de lagartija puede provocar dos escenarios distintos. (1) Al ser menos hábiles, las lagartijas marcadas tienen que salir durante más tiempo de las grietas para capturar una presa y por lo tanto, ser vistas ó recolectadas fácilmente por los investigadores. (2) Tener menos dedos puede reducir su movilidad, y en consecuencia, son recapturadas con mayor frecuencia.

Uno de los resultados más notables de esta investigación, es que la probabilidad de recaptura para *X. platyceps* aumenta en los jóvenes y disminuye en los adultos conforme se incrementa el número de dedos removidos (ver fig. 13B). Aparentemente, las lagartijas jóvenes con 3 ó más falanges cortadas son recapturadas con mayor frecuencia, en comparación con aquellas a las que se les remueven menos de 3 dedos. La pregunta que se deriva es si estos individuos pequeños pierden habilidad y, por lo tanto, deben estar más tiempo activos para poder alimentarse (lo cual los hace fáciles de capturar), o si es justamente la disminución en la movilidad lo que los hace más propensos a ser recapturados. Cualquiera de estas dos posibilidades podría estar relacionada con la disminución en la probabilidad de supervivencia que se observó para esta misma categoría de lagartijas jóvenes, al aumentar el número de dedos cortados (figs. 13A y 13B).

Contrariamente, para las lagartijas adultas de *X. platyceps* hay una disminución de la probabilidad de recaptura cuando se cortan más de 3 dedos. Es muy probable que en

estos organismos reproductores, la ectomización de falanges disminuya su movilidad, incrementando el tiempo que pasan completamente dentro de sus grietas y, en consecuencia, sea más difícil recapturarlas.

Para *Sceloporus graciosus*, el procedimiento de selección de modelos indicó que un escenario muy probable es que la probabilidad de recaptura se vea afectada por incrementos en el número de dedos que son cortados (de hecho, este fue el segundo modelo más verosímil; ver tabla 30). Sin embargo, tanto el mejor modelo (probabilidad de recaptura constante), como los intervalos de confianza para este parámetro (que indican poca precisión en este estimador; ver fig. 17B) sugieren fuertemente que no existe un efecto significativo de la remoción de falanges sobre la probabilidad de volver a capturar a estos animales.

Hasta antes de este trabajo, ningún otro estudio con lagartijas había podido poner a prueba que la probabilidad de recaptura es afectada por el número de falanges cortadas. Sin embargo, existen estudios hechos con anuros y salamandras que indican que este parámetro disminuye conforme más falanges son removidas (anuros: *Bufo fowleri*, *Crinia signifera* y *Hyla labialis*, McCarthy y Parris, 2004; *H. cinerea* e *H. squirella*, Waddle et al., 2008. Salamandras: *Plethodon vehiculum*, Davis y Ovaska, 2001; *Ambystoma jeffersonianum*, McCarthy et al., 2009).

Existe solamente un estudio previo llevado a cabo con la lagartija *Oligosoma maccanni* que sugiere que la probabilidad de recaptura no es afectada por el corte de dedos, en comparación con otra técnica de marcaje hecha de pintura temporal. Este resultado sugiere que no hay un efecto adverso sobre el comportamiento de *Oligosoma maccanni* (Jones y Bell, 2007). También para anuros hay un sólo trabajo realizado con *Bombina variegata* que demuestra que la probabilidad de recaptura no es afectada por la ectomización de falanges (Hartel y Nemes, 2006).

Se sugieren estudios que estimen el efecto de la remoción de dedos sobre la probabilidad de recaptura en lagartijas. Es muy relevante esta clase de investigación debido a que la probabilidad de recaptura indica si un organismo ya marcado puede volverse a ver en otra ocasión de captura y es fundamental para estimar otras tasas vitales, como la probabilidad de supervivencia.

7.1.3. Probabilidad de crecimiento

La probabilidad de crecimiento para casi todas las especies estudiadas no resultó afectada por el corte de dedos, al contrario de lo esperado. Es decir, las ψ de la mayoría de las lagartijas son constantes, independientemente del número de dedos ectomizados, de acuerdo con los modelos con mejor ajuste a los datos.

La única excepción fue *X. platyceps* en la que el mejor modelo sugiere que la probabilidad de crecer aumenta conforme más falanges cortadas (ver tabla 14). Este resultado tiene poco sentido biológico, ya que mientras menos agilidad tengan para escapar o para conseguir alimento, o si sufren de infecciones, su capacidad de convertir la energía disponible en masa corporal debe disminuir. El segundo mejor modelo, que tiene aproximadamente el mismo ajuste en los datos en comparación con el primero ($\Delta AIC = 0.935$) y los intervalos de confianza para ψ (ver fig. 13C), indican que en realidad, la probabilidad de crecer de jóvenes a adultos es simplemente constante entre todas las categorías de dedos cortados.

Los resultados de esta investigación sugieren entonces que la ectomización de falanges no es un factor que disminuya la probabilidad de crecimiento de lagartijas. Diversos estudios han mostrado que, entre los principales factores que pueden restringir el crecimiento corporal de especies de lagartijas, están los costos reproductores, la depredación, factores climáticos desfavorables y baja disponibilidad de alimento (Andrews, 1982; Dood, 1993; Zúñiga-Vega et al., 2005).

Sólo existe un estudio hecho con lagartijas en el que no se encontraron señales de infección, inflamación o algún otro efecto negativo para la especie estudiada (*Eulamprus quoyii*) provocado por el corte de dedos (Borges-Landáez y Shine, 2003). Entonces, esta técnica de marcaje no pareció promover un costo energético en estas lagartijas. Similarmente, en anuros existen estudios que muestran que no hay signos de infección ni de pérdida de peso debidos al corte de falanges (*Bombina variegata*, Hartel y Nemes, 2006). También hay estudios tanto en anuros como en salamandras que indican que la probabilidad de crecimiento no se reduce por este método de marcaje (anuros: *Hyla squirella*, Liner et al., 2007. Salamandras: *Ambystoma opacum*, Ott y Scott, 2001). En contraste, un estudio con la salamandra *Plethodon vehiculum* (Davis y Ovaska, 2001) registró una pérdida de peso en los organismos que fueron marcados por esta técnica, afectando indirectamente las reservas destinadas al aumento de biomasa. Estos resultados contrastantes sugieren llevar a cabo revisiones minuciosas de los organismos que son trabajados en campo para detectar posibles infecciones o inflamaciones secundarias que puedan afectar en el largo plazo su probabilidad de crecer.

7.2. ¿CUÁL ES LA FASE DEL CICLO DE VIDA MÁS AFECTADA POR ESTA TÉCNICA DE MARCAJE (JÓVENES O ADULTOS)?

La segunda hipótesis supone que los jóvenes, al ser más pequeños e inexpertos, deben sufrir de mayores efectos adversos del corte de dedos. Como se mencionó anteriormente,

el efecto de la interacción entre el número de falanges cortadas y la clase de estadio está reflejada en modelos saturados (i.e., los jóvenes sufren distintas consecuencias de la ectomización en comparación con los adultos; ver métodos 5.2.5). Este tipo de modelos únicamente fueron relevantes para *X. platyceps*.

Los jóvenes de *X. platyceps* fueron los más afectados por el corte de dedos, debido a una disminución en su probabilidad de supervivencia en comparación con los adultos, en los que esta técnica de marcaje no disminuye la ϕ . La tasa de supervivencia de lagartijas jóvenes de esta especie decrece significativamente al cortar más de dos falanges (ver fig. 13A). Las explicaciones de este impacto pueden ser diversas: menor agilidad para escapar de sus depredadores, menor habilidad en el forrajeo, heridas no cicatrizadas, etc.

La probabilidad de recaptura de *X. platyceps* también depende de la interacción entre la clase de estadio y el número de falanges cortadas. Las lagartijas jóvenes con más de 2 dedos removidos sufren de un aumento en la probabilidad de recaptura. Sorprendentemente, los adultos experimentan el patrón contrario: a partir de la remoción de 2 falanges disminuye su p (ver fig. 13B). Las explicaciones biológicas surgen como hipótesis a comprobarse en estudios futuros: los jóvenes marcados podrían experimentar menor o mayor movilidad. Los adultos podrían sufrir de mayor lentitud, menos actividad y mayor tiempo completamente dentro de sus grietas.

En general, considerando las otras 8 especies analizadas (*Xenosaurus grandis*, *X. sp.*, *Sceloporus graciosus*, *S. mucronatus*, *S. grammicus*, *S. anahuacus*, *Anolis nebulosus*, *A. mariarum*), hay evidencia que muestra que los jóvenes no son más afectados por el método de corte de falanges en comparación con los adultos. La segunda hipótesis de esta investigación tiene muy bajo apoyo en los datos disponibles. Es decir, este método de marcaje impacta de igual manera tanto a los jóvenes como a los adultos de casi todas las especies (excepto *X. platyceps*).

7.3. ¿HAY UN MAYOR IMPACTO ADVERSO EN ALGÚN ESTILO DE VIDA PARTICULAR, COMO POR EJEMPLO FUERTES EFECTOS EN ESPECIES ARBORÍCOLAS EN COMPARACIÓN CON ESPECIES SAXÍCOLAS?

La tercera hipótesis de este trabajo propone que las lagartijas de hábitos arborícolas sufren un mayor efecto del corte de dedos, suponiendo que esta técnica de marcaje impacta directa y negativamente su capacidad de trepar y de adherirse a superficies verticales. Entonces, las especies que son de hábitos arborícolas (*Anolis nebulosus* y *A. mariarum*) tendrían un efecto negativo mayor sobre las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento, a diferencia de las especies con hábitos terrestres o saxícolas.

Cabe destacar también que la carencia de dedos puede interferir negativamente en la conducta termorreguladora. Lagartijas con menos falanges podrían termorregular de manera menos eficiente y, como consecuencia, disminuir su capacidad de movimiento, ser más propensas a ser depredadas, disminuir su tasa de metabólica y su potencial de crecimiento corporal. Por estas razones, podría esperarse también que el corte de falanges afecte más a especies que requieren de termorregulación activa (porque necesitan moverse más) en comparación con especies termoconformistas como son las del género *Xenosaurus* (Lemos-Espinal et al., 1997, 1998).

Una vez más, los datos con los que se trabajó contradicen las predicciones esperadas. La probabilidad de supervivencia sólo fue afectada por el corte de falanges en 2 especies de hábitos estrictamente saxícolas (*X. platyceps* y *X. grandis*). Ninguna de las dos especies arborícolas consideradas sufrió de disminuciones en la supervivencia a causa de incrementos en el número de dedos que son removidos. Para *A. nebulosus* el modelo que incorpora un efecto del corte de dedos tiene un apoyo prácticamente nulo. En *A. mariarum* el efecto de la remoción de falanges tiene un apoyo notablemente menor (23%) en comparación con un modelo que supone probabilidades de supervivencia constantes (48%, ver tabla 37).

Por lo tanto, los resultados muestran que las especies saxícolas son más vulnerables a este método de marcaje en comparación con especies terrestres y arborícolas. Este fenómeno es absolutamente contrario a lo esperado, ya que muchos estudios sugieren que el corte de dedos en especies arborícolas puede causar daños graves porque dependen más de sus extremidades para llevar a cabo las actividades asociadas a su estilo de vida (Mahendra, 1941; Autumn et al., 2000; Bloch e Irschick, 2004). Sin embargo, también existe otro estudio que demuestra que el corte de falanges no ocasiona una disminución en el rendimiento de otra lagartija arborícola (*Hemidactylus turcicus*, Paulissen y Meyer, 2000). Al parecer entonces, las lagartijas saxícolas estrictas del género *Xenosaurus* dependen ampliamente de sus falanges para escalar las rocas, para cazar sus presas y para evadir a sus depredadores. Además, existe la posibilidad de que sus metabolismos termoconformistas (Lemos-Espinal et al., 1996, 1998) restrinjan la capacidad de que estos organismos cicatricen sus heridas debido a que no alcanzan los niveles óptimos de temperatura requeridos para regenerar tejido rápidamente y para lidiar con procesos infecciosos (las lagartijas termoconformistas mantienen una temperatura corporal idéntica a la del sustrato en el que se encuentran; Porter et al., 1973; Navarro-García et al., 2008). Se ha mostrado empíricamente que lagartijas con termorregulación activa de hábitos arborícolas y terrestres aumentan su temperatura para lograr una especie de “fiebre” que les ayuda a liberarse de bacterias (Vaughn et al., 1974). Las lagartijas termoconformistas parecen carecer de esta capacidad.

La probabilidad de recaptura se vio afectada significativamente en 3 especies saxícolas (*X. grandis*, *X. platyceps*, *S. mucronatus*) y una arborícola (*A. mariarum*). Tanto en *X. grandis* como en *A. mariarum* existe una marcada disminución de la tasa de recaptura conforme más falanges son cortadas. Una posible explicación de esta disminución en p es que al carecer de todas sus falanges sean menos activas y, tanto el tiempo de percha como de caza sea menor. La consecuencia es menor probabilidad de observarlas. Sin embargo, y notablemente, las dos especies restantes de hábitos saxícolas sufren el efecto de la ectomización de falanges de forma distinta: en *S. mucronatus* aumenta la probabilidad de recaptura y en *X. platyceps* aumenta en los jóvenes pero en los adultos disminuye. Es claro aquí que distintas especies de lagartijas, aunque sean del mismo género, pueden tener diferente respuesta al corte de falanges, tal como se ha documentado en anuros (Waddle et al., 2008). El aumento en p de *S. mucronatus* puede deberse a que son termorreguladoras activas con amplios periodos de actividad diaria y estacional. Menos dedos pueden implicarles menor habilidad general y consecuentemente menor capacidad de evadir el evento de captura por parte de un investigador. Sorprendentemente, las especies terrestres no experimentaron un impacto adverso sobre la probabilidad de recaptura, por lo que es posible inferir que son menos susceptibles a la remoción de dedos en comparación con lagartijas de hábitos arborícolas o saxícolas.

En lo que respecta a la probabilidad de crecer de jóvenes a adultos, prácticamente ninguna de las especies estudiadas sufrió de efectos negativos de la ectomización de falanges. Únicamente se encontró un leve efecto del corte de dedos sobre esta tasa vital en una especie saxícola, *X. platyceps*. Desafortunadamente, los intervalos de confianza indican que las estimaciones de este parámetro carecen de precisión y, por lo tanto, no es evidencia concluyente. Se sugiere entonces que este modo de marcaje no disminuye la tasa de crecimiento de lagartijas saxícolas, terrestres o arborícolas. Sin embargo, para que esta sugerencia se convierta en conclusión es necesario hacer este tipo de exploraciones analíticas en un mayor número de especies.

Las especies que se vieron afectadas por el corte de falanges sobre alguno de los parámetros de interés fueron 3 saxícolas (*X. grandis*, *X. platyceps* y *S. mucronatus*) y 1 arborícola (*A. mariarum*). Se destaca que las especies terrestres son las que no sufrieron ningún efecto de incrementos en el número de dedos que son cortados. Esto último puede indicar que este método de marcaje es óptimo para este tipo de lagartijas. Una explicación biológica puede ser que las lagartijas con hábitos terrestres no escalan las rocas o trepan superficies verticales como lagartijas saxícolas o arborícolas (Hecht, 1952; Autumn et al., 2000; Zani, 2000; Bloch e Irschick, 2004). Simplemente ocupan espacios abiertos prácticamente al nivel del suelo. Por estas razones la pérdida de dedos puede no implicarles disminución de su actividad y/o desempeño.

Es importante mencionar que este es el primer estudio que analiza con varias especies el posible impacto que puede tener la ectomización de falanges sobre diferentes tasas vitales de lagartijas. De hecho, este tipo de trabajos comparativos sólo se ha llevado a cabo con anfibios y con un número mucho menor de especies (máximo 3 especies; Parris y McCarthy 2001; McCarthy y Parris, 2004; Waddle et al., 2008).

Una pregunta importante queda por contestar: ¿cuál es el efecto de esta técnica de marcaje individual sobre las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento de especies fosoriales? Estas últimas son todas aquellas lagartijas que tienen hábitos excavadores y que pasan la mayor parte del tiempo enterradas. Hay una gran diversidad de especies de lagartijas fosoriales, sobre todo en las familias Scincidae y Bipedidae (Pough et al., 2004; Vitt y Caldwell, 2009). Hasta la fecha se desconoce si el corte de dedos puede impactar adversamente las tasas vitales de este tipo de organismos.

7.4. IMPLICACIONES PARA ESTUDIOS ECOLÓGICOS CON LAGARTIJAS

En este estudio se comparó el efecto que tiene el corte de falanges entre lagartijas a las que se les ectomizaron entre 1 y 6 dedos. Al no haber comparado organismos con dedos cortados y organismos sin falanges removidas, los resultados de este trabajo no permiten saber si cortar solamente un dedo genera o no algún efecto adverso. Lo que se evaluó fue el impacto de incrementar el número de dedos que son removidos. Por lo tanto, se sugieren posteriores estudios en los que se comparen las tasas vitales de lagartijas con dedos ectomizados y lagartijas marcadas con algún otro método.

Sin embargo, esta investigación muestra que cortar relativamente varias falanges afecta las probabilidades de supervivencia y recaptura de especies estrictamente saxícolas como lo son *X. platyceps* y *X. grandis*. De esta forma, se sugiere tener extrema precaución con el uso de este método de marcaje para este tipo de especies. Es desafortunadamente muy probable que los estudios demográficos que se han llevado a cabo con especies del género *Xenosaurus* (Zúñiga-Vega et al., 2007; Rojas-González et al., 2008; Zamora-Abrego et al., en prensa) documenten tasas de supervivencia sesgadas a causa de la ectomización de falanges que los autores implementaron.

Otras especies que también fueron afectadas por la ectomización de dedos, aunque solo en términos de la probabilidad de recaptura, fueron *Sceloporus mucronatus* (especie saxícola) y *Anolis mariarum* (especie arborícola). Por supuesto también se sugiere precaución y cuidado en la aplicación de este método de marcaje con este tipo de organismos en estudios posteriores. Una vez más debe destacarse que el estudio publicado de la dinámica poblacional de *S. mucronatus*, en el que se marcó a estas

lagartijas a través del corte de dedos (Ortega-León et al., 2007), puede haberse basado en estimaciones demográficas imprecisas.

Los resultados indican que incrementar el número de falanges cortadas no afecta la probabilidad de supervivencia y crecimiento de *A. mariarum* y que no impacta ninguna de las tasas vitales estudiadas de *A. nebulosus*. No obstante, se sugiere, al igual que en el estudio de Hudson (1996), tener cautela para las especies arborícolas, ya que únicamente dos especies fueron analizadas de entre la gran variedad de especies existentes que exhiben este particular estilo de vida.

Notablemente, este trabajo muestra que las tres especies terrestres consideradas (*S. graciosus*, *S. grammicus* y *S. anahuacus*) no parecen sufrir de afectaciones en sus tasas vitales ocasionadas por el corte de falanges. Al parecer, este procedimiento de marcaje es una buena opción para estas especies. No es posible extrapolar esta conclusión a todas las especies del género *Sceloporus*, puesto que como ya se mencionó, aumentar el número de dedos impacta la probabilidad de recapturar a *S. mucronatus*. De hecho, esta es precisamente una de las principales contribuciones de esta investigación: la ectomización de falanges afecta de manera diferencial a las distintas especies de lagartijas, aunque sean del mismo género y aunque compartan o no el mismo estilo de vida. Hay que tomar en cuenta que especies que pertenecen al mismo género pueden estar sometidas a presiones ecológicas diferentes (e.g. depredación, disponibilidad de recursos, temperatura) que influyen directamente sobre sus tasas vitales. Es decir, las estimaciones de las probabilidades de supervivencia, recaptura y crecimiento también dependen de su desempeño en el ambiente y ubicación particular de cada especie (Diego-Rasilla, 2003; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004).

Como se ha mencionado con anterioridad, los métodos de marcaje que se implementan en los organismos en estudio no deben violar los supuestos, o al menos los dos más importantes (no se debe afectar la supervivencia ni el comportamiento de los organismos y las marcas no deben incrementar ni disminuir la probabilidad de que un individuo sea recapturado). Por ello se sugieren estudios que exploren extensivamente los efectos adversos de otras técnicas de marcaje agresivas como lo son: el marcaje radiactivo, el uso de collares y bandas y las marcas cutáneas frías y calientes (Shoop, 1971; Hatch y Nisbet, 1983; Castelli y Trost, 1996). También se sugiere la implementación de técnicas innovadoras y aparentemente menos agresivas como lo son las marcas PIT (Germano y William, 1993; Faber, 1997; Ott y Scott, 1999) y los implantes de tinta hecha a base de elastómero (Davis y Ovaska; 2001).

8. CONCLUSIONES

- La probabilidad de supervivencia solo resultó afectada por incrementos en el número de dedos que son cortados en dos especies de hábitos saxícolas: *Xenosaurus platyceps* y *X. grandis*.
- La probabilidad de recaptura es el parámetro que más se afectó por el corte de dedos. Cuatro especies sufrieron de este impacto, de las cuales 3 son saxícolas (*X. grandis*, *X. platyceps* y *S. mucronatus*) y una arborícola (*A. mariarum*). La tasa de recaptura disminuye y aumenta dependiendo de la especie, por lo cual se derivan preguntas sobre el comportamiento de estas especies y se sugieren estudios detallados sobre los mecanismos a través de los cuales la falta de dedos modifica el movimiento y la actividad de estos animales.
- La probabilidad de crecimiento resultó simplemente constante para casi todas las especies, lo cual indica que incrementos en el número de dedos que son cortados no es un factor que restringe el incremento corporal.
- Con excepción de una sola especie, *X.platyceps*, hay evidencia de que los jóvenes no son más afectados por el corte de dedos en comparación con los adultos.
- Contrariamente a lo esperado, las especies saxícolas son más vulnerables a la ectomización de falanges en comparación con especies terrestres y arborícolas. Se propone tener cuidado en estudios posteriores al implementar la ectomización de falanges en este tipo de especies.
- Aparentemente las especies estudiadas de hábitos arborícolas no sufren de los cambios drásticos en sus tasas vitales que se podrían esperar al remover sus falanges. Aunque los resultados sean favorables para especies arborícolas se sugiere precaución y medida en la utilización del corte de falanges.
- Las especies de hábitos terrestres no fueron afectadas por el método del corte de falanges en ninguna de sus tasas vitales. Este método de marcaje podría ser óptimo para este tipo de especies.
- Se sugiere poner a prueba en futuros estudios llevados a cabo con especies de lagartijas, métodos de marcaje más actuales, innovadores y menos agresivos como son las marcas PIT (passive integrated transponders, etiquetas con un código individual que se leen con un escáner electromagnético portátil) y los implantes de tinta hechos con elastómero.

9. LITERATURA CITADA

- Akaike, H. (1973): Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: International Symposium on information theory. B. N. Peltran and F. Csáki, editors. Second edition. Akadémiai Kiadó, Budapest, Hungary.
- Álvarez del Castillo, C. (1989): La vegetación de la Sierra del Ajusco. Cuaderno de trabajo No. 33. Departamento de Prehistoria. México: Instituto Nacional de Antropología e Historia. D. F.
- Amstrup, S.C., McDonald, T. L., Manly Eds, B. F. J. (2005): The Handbook of Capture-Recapture Analysis. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Andrews, R. A. (1982): Patterns of growth in reptiles. Gans and F.H. Pough, editors. Biology of the Reptilia. Volume 13. Physiology D. Academic Press, New York.
- Autumn, K., Liang, Y. A., Hsieh, S. T., Zesch, W., Chan, W. P., Kenny, T. W., Fearing, R., Full, R. J. (2000): Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature* **405**: 681-685.
- Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, J., Sanoja-Sarabia, S., Coady, N. R. (1995): Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica* **27**: 128-132.
- Bell, B. D., Pledger, S. (2005): Does toe clipping affect the return rates of the terrestrial frog *Leiopelma pakeka* on Maud Island, New Zealand? *New Zeal. J. Zool.* **32**:219-220.
- Bloch, N., Irschick, D. (2004): Toe-Clipping dramatically Reduces Clinging Performance a Pad-Bearing Lizard (*Anolis carolinensis*). *J. Herpetol.* **37**: 293-298.
- Boone, J. L., Laure, E. A. (1999): Effects of marking *Uta stansburiana* (Sauria: Phrynosomatidae) with Xylene-based paint. *Herpetol. Rev.* **30**: 33-34.
- Borges-Landáez, P. A., Shine, R. (2003): Influence of the toe-clipping on running speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian Scincid lizard. *J. Herpetol.* **37**: 592-595.
- Boyce, M.S., Haridas, C.V., Lee, C.T., NCEAS Stochastic Demography Working Group. (2006): *TRENDS in Ecology and Evolution*. Vol.2, N°3, Marzo.
- Briggs, J. L., Storm, R.M. (1970): Growth and population structure of the cascade frog. *Rana cascadae*. *Herpetologica* **26**:283-300.

- Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., Pollock, K. H. (1987): Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monographs* **5**: 1-437.
- Burnham, K.P., Anderson, D. R. (2002): Model selection and multimodel inference. In: A practical information-theoretic approach. Second Edition. Springer-Verlag, New York.
- Carpenter, C. C. (1954): A study of amphibian movement in the Jackson Hole Wildlife Park. *Copeia* **1954**: 197-200.
- Castelli, P.M, Trost, R.E. (1996): Neck Bands Reduce Survival of Canada Geese in New Jersey. *J. Wildlife Manage.* **60**: 891-898
- Caswell, H. (2001): Matrix Populations Models. Sinauer Associates, 2a.ed, Sunderland, Massachusetts.
- Clarke, R. D. (1972): The effect of toe-clipping on survival in fowler's toad (*Bufo woodhousei fowleri*). *Copeia* **1972**: 182-185.
- Cooch, E., White, G. (2009): Program MARK: "A gentle introduction". 7th Edition. Colorado State University.
- Cooper, W. E. Jr., Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R. (1998): Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica* **54**: 409-413.
- Cuellar, O. (1993): Lizard population ecology: A long term community study .B. *Ecol.***24**:109-149.
- Davis, M. T., Ovaska, K. (2001): Individual recognition of amphibians: Effects of the toe clipping and fluorescent tagging in the salamander *Plethodon vehiculum*. *J. Herpetol.* **35**: 217-225.
- Díaz, J. A., Cabezas-Díaz, S. (2004): Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Ecology* **18**: 867-875.
- Diego-Rasilla, F. J. (2003): Influence of predation pressure on the escape behavior of *Podarcis muralis* lizards. *Behavioural processes* **63**: 1-7.

- Donnelly, M. A., Guyer, C., Juterbock, J. E., Alford, R. A. (1994): Techniques for marking amphibians. In: Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians, p. 277-284. L.-A. C. Hayek, and M. S. Foster, Eds. Smithsonian.
- Dood, C. K. (1993): The effects of the toe-clipping on the sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. J. Herpetol. **27**: 209-213.
- Dunham, A. E., Morin, P. J., Wilbur, H. M. (1994): Methods for the study of reptile populations. In: C. Gans and R. B. Huey, Biology of reptilian, p. 381-386. Branta Brooks, Ann Arbor, MI.
- Dyke, V.F. (2008): Conservation Biology. In: Foundations, Concepts, Applications. Springer, 2° Edition.
- Edwards, A. W. F. (1972): Likelihood. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Esparza, G. H. (2006): demografía e historias de vida en saurios. Ciencia Ergo Sum **13**: 183-191.
- Faber, H. (1997): Der Einsatz von passiven integrierten transpondern zur individuellen Markierung von Bergmolchen (*Triturus alpestris*) im Freiland. Mertensiella **7**: 121-132.
- Ferner, J. W. (2007): Review of Marking Techniques for Amphibians and Reptiles. Herp. Circular. No. **35**: 1-72.
- Fitch, H. S. (1940): A field study of the growth and behavior of the fence lizard. Univ. Calif. Publ. Zool. **44**: 151- 172.
- Galván-Gutiérrez, A. A., (2007): Análisis de la dieta de una población de la lagartija *Sceloporus anahuacus* (Sauria: Phrynosomatidae), en un bosque templado del Noroeste del Estado de México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de estudios superiores Iztacala, Mexico. D. F.
- Gelder, J. J. van, Strijbosch, H. (1996): Marking amphibians: Effects of the toe clipping on *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). Amphibia-Reptilia **17**: 169-174.
- Germano, D. J., Williams, D. F. (1993): Field evaluation of using passive integrated transponder (PIT) tags to permanently mark lizard. Herpetol. Rev. **24**: 54-56.

- Golay, N., Durrer H. (1994): Inflammation due to toe-clipping in Natterjack Toads (*Bufo calamita*). *Amphibian-Reptilia* **15**: 81-83.
- Hartel, T., Nemes, Sz. (2006): Assessing the effect of the toe clipping on the yellow bellied toads. *Acta Zool. Hung.* **52**: 359-366.
- Hasegawa, M. (1990): Demography of an island population of the lizard, *Eumeces okadae*, on Miyake-jima, Izu islands. *Res. Popul. Ecol.* **32**: 119-133.
- Hatch, J., Nisbet, I. C. T. (1983): Band wear and loss in Common Terns. *J. Field Ornithol.* **54**: 1-16.
- Heatwole, H. (1961): Inhibition of digital regeneration in salamanders and its uses in marking individuals for field studies. *Ecology* **42**: 593-594.
- Hecht, M. K. (1952): Natural selection in the lizard genus *Aristelliger*. *Evolution* **6**: 112-124.
- Hero, J. M. (1989): A simple code for toe clipping anurans. *Herpetol. Rev.* **20**: 67-68.
- Hudson, S. (1996): Natural toe loss in the southern Australian Skinks: implications for marking by toe-clipping. *J. herpetol.* **30**:106-110.
- Huey, R., Dunham, A., Overall, K., Newman, R. (1990): Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiol. Zool.* **63**: 845-872.
- Humphries, R. B. (1979): Dynamics of a breeding frog community. Ph. D. Thesis, The Australian National University, Canberra, Australia.
- Irschick, D. J., Austin, C. C., Petren, K., Fisher, R. N., Losos, J. B., Ellers, O. (1996): A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizard. *Biol. J. Linn. Soc.* **59**: 21-35.
- Iverson, B.J., Converse, J. S., Smith, R. G., Valiulis, M. J. (2006): Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock iguana (*Cyclura cyclura inornata*): Human disturbance and density-dependent effects. *Biol. Conserv.* **132**: 300-310.
- Johnson, J. B., Omland, K. S. (2004): Model selection in ecology and evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**: 101-108.

- Jolly, G. M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with death and immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**: 225-247.
- Jones, C., Bell. T. (2007): Does toe clipping reduce recapture of McCann's skinks? in 12th Biennial Conference of the Society of Research on Amphibians and Reptiles in New Zealand, Dunedin, New Zealand, 9-11 February 2007.
- Jones, M. S., Ferguson, G. W. (1980): The effect of paint marking on mortality in a Texas population of *Sceloporus undulate*. *Copeia* **1980**: 850-854.
- Klapan, H. M. (1958): Marking and banding frogs and turtles. *Herpetologica*. **14**:131-132.
- Lara-Góngora, G. (1983): Two new species de lizard genus *Sceloporus* (reptilia, sauria, iguanidae) from de Ajusco and Ocuilán Sierras, México. *B. Maryland herpetol. Soc.* **19**: 1-14.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., Anderson, D. R. (1992): Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62**: 67-118.
- Lemckert, F. (1996). Effects of toe-clipping on the survival and behavior of the Australian frog *Crinia signifera*. *Amphibia-Reptilia* **17**; 287-290.
- Lemos-Espinal, J. A., Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J. (2005): Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. Primera edición, México. D. F.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. (1996): Natural history of the Knobscaled lizard *Xenosaurus rectocollaris*. *Herpetol. Nat. hist.* **4**: 151-154.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. (1998): Thermal ecology of the crevice dwelling lizard, *Xenosaurus newmanorum*. *J. herpetol.* **32**: 141-144.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G. R., Ballinger, R. E. (2004): Aspects of the ecology of a distinct population of *Xenosaurus platyceps* from Querétaro, México. *Amphibia-Reptilia* **25**: 204–210.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G.R., Ballinger, R. E. (1997): Natural history of *Xenosaurus platyceps*, a crevice dwelling lizard from Tamaulipas, México. *Herpetol. Nat. hist.* **5**: 181-186.

- Lemos-Espinal, J. A., Smith, G.R., Ballinger, R. E. (2003): Variation in growth and demography of a Knob-scaled lizard (*Xenosaurus newmanorum*: Xenosauridae) from a seasonal tropical environment in México. *Biotropica* **35**: 240-249.
- Lewke, R. R., Stroud, R. K. (1974): Freeze branding as a method of marking snakes. *Copeia* **1974**: 1997-1000.
- Leyte, M. A. (2007): Ecología y morfología de *Sceloporus grammicus* en dos ambientes diferentes en el estado de Hidalgo, México. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* **15**: 23- 24
- Lien, C., Lin, H., Lue, K. (2007): Demography of two small breeding populations of tai pei grass frog, *Rana taipehensis* van denburgh (Amphibia, anura). *BioFormosa* **42(1)**: 17-24.
- Liner, A. E., Smith, L. L., Castleberry, S. B. (2007): Effects of toe clipping on the survival and growth of *Hyla squirella*. *Herpetol. Rev.* **38**: 143-145.
- Luddecke, H., Amézquita, A. (1999): Assessment of disc clipping on the survival and behavior of the Andean frog *Hyla labialis*. *Copeia* **1999**: 824-830.
- Mahendra, B. C. (1941): Contributions to the bionomics anatomy, reproduction and development of the Indian House-Gecko. *Hemidactylus flaviviridis*. *Rupel*. Part II. The problem of locomotion, p. 288-306. *Proceedings of the Indian Academy of Science, Section B* 13.
- Martof, B. S. (1953): Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology* **34**: 165-174.
- McCarthy, M. A., Parris, K. M. (2004): Clarifying the effects of the toe-clipping on frogs with Bayesian statistics. *J. Appl. Ecol.* **41**:780-786.
- McCarthy, M. A., Weller, F. W., Parris, K. M. (2009): Effects of the toe clipping on survival, recapture, and return rates of Jefferson salamanders (*Ambystoma jeffersonianum*) in Otario, Canada. *J. Herpetol.* **43**: 394-401.
- Mood, A. M., Graybill, F. A., Boes, D. C. (1974): *Introduction to the theory of statistics*. McGraw Hill, New York, USA.
- Navarro-García, J. C., García, A., Méndez de la Cruz, F. R. (2008): Estacionalidad, eficiencia termorreguladora de *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: Teiidae) y la

calidad térmica del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Rev. Mex. Biodivers.* **79**: 413-419.

- Nichols, J. D., Sauer, J. R., Pollock, K. H., Hestbeck, J. B. (1992): Estimating transition probabilities for stage-based population projection matrices using capture-recapture data. *Ecology* **73**: 306–312.
- Nietfeld, M. T., Barret, M. W., Silvy, N. (1996): Wildlife marking techniques. In: *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats*. Bookhurt, T.A., Ed, Fifth edition, rev. The Wildlife Society Bethesda, Md.
- Noguera, M. F., Vega, R. J., García, A. A. N., Quesada, A. M. (2002): *Historia natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, México. D. F.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Flores-Villela, O. (2006): Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México. D. F.
- Ortega-León, A., Smith, E. R., Zúñiga-Vega, J. J., Méndez-de la Cruz, F. R. (2007): Growth and demography of one population of the lizard *Sceloporus mucronatus mucronatus*. *West. N. Am. Naturalist* **67**: 492-502.
- Ott, J. A., Scott, D. E. (1999): Effects of the toe-clipping and PIT-tagging on growth and survival in metamorphic *Ambystoma opacum*. *J. Herpetol.* **33**: 344-448.
- Páez, V. P., Bock, B. C., Estrada, J. J., Ortega, A. M., Daza, J. M., Gutiérrez-C, P. D. (2002): *Guía de Campo de Algunas Especies de Anfibios y Reptiles de Antioquia*. Multimpresos Ltda., Medellín, Colombia.
- Palacio-B, J. A., Muñoz-E, E. M., Gallo-D, S. M., Rivera-C, M. (2006): *Anfibios y Reptiles del Valle de Aburrá*. Área Metropolitana de Valle de Aburrá. Medellín, Colombia.
- Parris, K. M., McCarthy, M. A. (2001): Identifying effects of toe-clipping in anuran return rates: the importance of statistical power. *Amphibia-Reptilia* **22**: 275-289.
- Paulissen, M. A., Meyer, H. A. (2000): The effect of toe-clipping on the Gecko *Hemidactylus turcicus*. *J. Herpetol.* **34**:282-285.
- Pérez-Mendoza, H. A. (2009): Demografía comparada de dos especies de lagartijas del género *Sceloporus*: integrando la densidad en la dinámica poblacional

mediante un enfoque matricial. Tesis de maestría en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. México. D. F.

- Porter, W. P., Mitchell, J. W., Beckman, W. A., DeWitt, C. B. (1973): Behavioral implications of mechanistic ecology. *Oecologia* **13**: 1-54.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H., Wells, K. D. (2004): *Herpetology*. Edition 3. Pentice-Hall, New Jersey.
- Primack B.R. (2008): *A primer of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc 4° Edition.
- Ramírez- Bautista, A. (1994): Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México. Cuaderno No. 23. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, México. D. F.
- Ramírez- Bautista, A. (1995): Demografía y reproducción de la lagartija arborícola *Anolis nebulosus* de la región de Chamela, Jalisco. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México. D. F.
- Ramírez-Bautista, A., Vitt. L. J. (1997). Reproduction of lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of México. *Herpetologica* **53**:423-431.
- Rao, C. S. (1972): *Linear statistical inference and its applications*. John Wiley y Sons, New York, USA.
- Ricker, W. (1956): Uses of marking of animals in ecological studies the marking of fish. *Ecology* **37**: 669-670.
- Rodda, G., Bock, B., Burghardt, M., Rand, A. (1988): Techniques for identifying individual lizards at a distance several influences of handling. *Copeia* **1988**: 905-913.
- Rodríguez-Reyes, R. F. (2009): Dinámica poblacional del ajolote *Ambystoma altamirani* en el río Magdalena, D.F. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, México. D. F.
- Rojas-González, I. R. (2008): Demografía comparada e historia de vida de la lagartija de cabeza plana *Xenosaurus platyceps* (King y Thompson 1968) en Tamaulipas, México. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de estudios superiores Iztacala, México. D. F.

- Rojas-González, I. R., Jones, P. C., Zúñiga-Vega, J. J., Lemos-Espinal, A. J. (2008): Demography of *Xenosaurus platyceps* (Squamata: Xenosauridae): A comparison between tropical and temperate populations. *Amphibia-Reptilia* **29**: 245-256.
- Rzedowski, J. (2005): Vegetación en México. Editorial Limusa. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Primera edición en digital.
- Seber, G. A. F. (1965): A note on the multiple recapture census. *Biometrika* **52**: 249-259.
- Semlitsch, R. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K. (1988): Time of metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* **69**: 184-192
- Shoop, C. R. (1971): A method for short-term marking of amphibians with 24-sodium. *Copeia* **1973**: 264-272.
- Sites, J. W. Jr., Archie, J. W., Cole, C. J., Flores-Villela, O. (1992): A review of phylogenetic hypotheses for the lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): implication for ecological and evolutionary studies. *B. Am. Mus. Nat. Hist.* **213**: 1-110.
- Smith, G. R., Ballinger, R. E., Lemos-Espinal, A. (2000): Male reproductive cycle of the knobscalded lizard, *Xenosaurus grandis*. *Southwest. Nat.* **45**: 356-357.
- Smith, G. R., Lemos-Espinal, A., Ballinger, R. E. (1997): Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from México. *Herpetologica* **53**: 200-205.
- Standaert, W. F. (1967): Growth, maturation, and population ecology of the Carpenter Frog (*Rana virgatipes* Cope). Ph. D. Thesis, Rutgers University, New Jersey, USA.
- Stanford, C. (1996): *Rana pretiosa* toe-clipping effects. *Herpetol. Rev.* **27**: 195-196.
- Tinkle, D. W. (1973): A population analysis of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus* in southern Utah. *Copeia* **1973**: 284-296.
- Toledo, A. (2005): Variación morfológica de dos poblaciones de *Sceloporus mucronatus mucronatus* Coopem 1885 (squamata: Phrynosomatidae) de ambientes contrastantes. Bachelor tesis, Universidad Veracruzana, México.
- Trenham, C. P., Shaffer, B. H. (2005): Amphibian upland habitat use and its consequences for population viability. *Ecol. Appl.* **15**: 1158-1168.

- Trenham, C. P., Shaffer, B. H., Koenig, D. W., Stromberg, R. M. (2000): Life history and demographic variation in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Copeia* **2000**: 365-377.
- Twitty, V. C. (1966): *Of scientists and salamanders*. Freeman, San Francisco, California.
- Ulmar, G. T., Kaminski, K.S., Bitz, H. J., Lüssow, K. H., Linsenmain, E. K. (2004): Demographics dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*: effects of the climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia* **141**: 40-46.
- Van Gelder, J. J., Strijbosch, H. (1996): Marking amphibians: effects of the toe clipping on *Bufo bufo* (Anura: Bufonidae). *Amphibia-Reptilia* **17**: 169-174.
- Vaughn, L. K., Bernheim, H. A., Kluger, M. (1974): Fever in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Nature* **252**: 473-474.
- Vitt, L. J., Caldwell, J. P. (2009): *Herpetology*. Edition 3. Editor Academic Press. USA.
- Waddle, J. H., Rice, K. G., Mazzotti, F. J., Percival, H. F. (2008): Modeling the effect of toe-clipping on treefrog survival beyond the return rate. *J. Herpetol.* **42**: 467-473.
- Waichman, A. V. (1992): An alphanumeric code for toe-clipping amphibians and reptiles. *Herpetol. Rev.* **23**: 19-21.
- Whitaker, J. O., Maser, C. (1981): Food habits of the seven species of the lizards from Malheur Country, southern Oregon. *Northwest. Sci.* **55**: 202-208.
- White, G. C., Burnham, K. P. (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**: S120-S138.
- Williams, B. K., Nichols, J. D., Conroy, M. J. (2002): *Analysis and management of wildlife populations*. Academic Press, San Diego, C. A.
- Zamora-Abrego, J. G. (2009). *Filogenia molecular de las lagartijas del género Xenosaurus (Xenosauridae) y evolución de sus características de historias de vida*. Ph.D. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México. D. F.

- Zamora-Abrego, J. G., Yuan-Mou, C., Zúñiga-Vega, J. J., Nieto-Montes de Oca, A., Johnson, B. J. (en prensa): Demography of a knob-scaled lizard in Northeastern Querétaro, México. *Herpetologica*.
- Zamora-Abrego, J. G., Zúñiga-Vega, J. J., Nieto-Montes de Oca, A. (2007): Variation in the reproductive traits within the lizard genus *Xenosaurus*. *J. Herpetol.* **41**:630-637.
- Zamudio, R. S., Rzedowski, J., Carranza, E., De Rzedowski, G. C. (1992): La Vegetación del Estado de Querétaro (Panorama Preliminar). Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Zani, P. A. (2000): The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *J. Evolution. Biol.* **13**: 316-325.
- Zúñiga-Vega, J. J. (2005): Demografía e historia de vida de la lagartija *Xenosaurus grandis* en Cautlapan, Veracruz. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en ciencias biológicas. Facultad de estudios superiores Iztacala, México. D.F.
- Zúñiga-Vega, J. J., Mendez-de la Cruz, F. R., Cuellar, O. (2008): Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. *Can. J. Zool.* **86**: 1397- 1409.
- Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J. A., Pérez-Trejo, M. E. (2005): Growth ecology of the lizard *Xenosaurus grandis* in Veracruz, México. *J. Herpetol.* **39**: 433-443.
- Zúñiga-Vega, J. J., Valverde, T., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J.A. (2007): Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. *Copeia* **2007**: 324-335.